



HAL
open science

Ajustements comportementaux et démographiques du singe magot (*Macaca sylvanus*) face à divers degrés de pressions anthropiques : implications pour sa conservation

Élisa Neves

► To cite this version:

Élisa Neves. Ajustements comportementaux et démographiques du singe magot (*Macaca sylvanus*) face à divers degrés de pressions anthropiques : implications pour sa conservation. *Ecologie, Environnement*. Université de Rennes, 2023. Français. NNT : 2023URENB057 . tel-04819979

HAL Id: tel-04819979

<https://theses.hal.science/tel-04819979v1>

Submitted on 5 Dec 2024

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

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

THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE DE RENNES

ECOLE DOCTORALE N° 600

Ecologie, Géosciences, Agronomie, Alimentation

Spécialité : *Ecologie et Evolution*

Par

Elisa NEVES

Ajustements comportementaux et démographiques du singe magot (*Macaca sylvanus*) face à divers degrés de pressions anthropiques : implications pour sa conservation

Thèse présentée et soutenue à Paimpont, le 04 décembre 2023

Unité de recherche : UMR 6553 ECOBIO

Rapporteurs avant soutenance :

Fany Brotcorne
Aurélien Besnard

1st Assistant Professor, Université de Liège, Belgique
Maître de conférences, Université de Montpellier, France

Composition du Jury :

Présidente de jury
Examineurs :

Joan Van Baaren
Sabrina Krief
Victor Narat
Bernard Thierry

Professeure, Université de Rennes, France
Professeure, MNHN/Université de Paris, France
Chargé de recherche, MNHN/Université de Paris, France
Directeur de recherche émérite, CNRS Strasbourg, France
Directrice de recherche, Université de Rennes, France
Maître de conférences, Université de Rennes, France

Dir. de thèse :

Nelly Ménard

Co-dir. de thèse :

Pascaline Le Gouar

Remerciements

En premier lieu, j'adresse mes plus sincères remerciements à mes deux directrices de thèse, Nelly Ménard et Pascaline Le Gouar. Merci tout d'abord de m'avoir donné l'opportunité de faire cette thèse et d'avoir partagé avec moi votre passion pour les magots. Merci pour vos conseils, votre soutien, votre bonne humeur et votre implication dans mon travail. Je vous remercie infiniment d'avoir été toujours présentes pour m'aider pendant ces trois années. Je remercie aussi Dominique pour ses bons conseils et sa convivialité.

Je tiens aussi à remercier les membres de mon jury de thèse pour avoir accepté d'évaluer mes travaux. Je remercie ma rapportrice Fany Brotcorne de l'Université de Liège, et mon rapporteur Aurélien Besnard de l'Université de Montpellier. Merci à mes examinateurs Victor Narat et Sabrina Krief du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, Thierry Bernard de l'Université de Strasbourg, et Joan Van Baaren de l'Université de Rennes.

Je remercie l'Agence Nationale des Eaux et Forêts du Maroc, ainsi que l'ONG AAP pour leur soutien financier, scientifique et logistique sans lequel mon travail de terrain n'aurait pas été possible. Je tiens à remercier particulièrement Imad Cherkaoui pour son important soutien logistique lors de mes missions au Maroc, ainsi que Mohammed Moukhliiss, directeur du parc national d'Ifrane, pour les ressources mises à ma disposition pour le suivi des magots. Merci aussi à Jasper Iepema, Zouhair Amhaouch, et toute l'équipe impliquée dans le programme de réintroduction des magots à Tazekka.

Je remercie aussi tout particulièrement les éco-gardes du parc national d'Ifrane : Hassan, Rachid, Mustapha, Abdellah, Saleh, Omar et Ala, qui m'ont accompagnée quotidiennement sur le terrain et dont le soutien a été essentiel au bon déroulement de mes recherches. Merci aussi aux agriculteurs d'Aïn Leuh qui m'ont permis de travailler sur leurs terres.

Un grand merci à Coline Duperron et Sarah Le Berre pour le remarquable travail qu'elles ont fait pendant leurs stages, et pour leur importante contribution à cette thèse. Coline, avec ta détermination et ta passion pour l'éthologie, tu as dépassé mes attentes lorsque, de façon imprévue, tu t'es retrouvée seule sur le terrain. Tes observations des magots à Aïn Leuh ont apporté une contribution essentielle à ma thèse. Sarah, malgré les restrictions liées au Covid qui t'ont obligée à travailler de façon très indépendante pendant ton stage, tu as fourni un travail d'excellente qualité qui a été indispensable à la construction du modèle de viabilité pour la réintroduction des magots. Merci à vous deux !

Je remercie l'école doctorale EGAAL et les membres de mon comité de thèse Jean-Sébastien Pierre, Odile Petit et François Sarrazin pour leurs conseils et leur bienveillance. Je remercie en particulier Jean-Sébastien pour son aide précieuse en modélisation.

Je remercie Guillaume de Turkheim et Ellen Merz pour m'avoir accueillie gracieusement à La montagne des singes en Alsace et m'avoir aidée à identifier l'âge et le sexe des magots en préparation de mes missions de terrain au Maroc.

Merci à tous les personnels de la Station Biologique de Paimpont et aux membres des équipes de recherche d'ECOBIO et EthoS pour l'ambiance chaleureuse de la station, les bons repas et les échanges conviviaux qui ont su égayer mes journées.

De tous, je tiens évidemment à remercier Clémence Agasse, avec qui j'ai partagé mon bureau à la fin de ma thèse. Clémence a été un modèle, tardif mais un modèle quand même. Merci à toi <3. Je tiens également à remercier Sarah Guillocheau, rayon de soleil de mon quotidien quand je venais à la station. Ou même la nuit car je rêvais d'elle tellement elle est super. Elle est spécialisée des vers de terre et a son entreprise, toutes les infos sur son site internet www.sarah-guillocheau.com. Un énorme merci à Céline Rochais, mon tonton Célin, d'avoir permis des escapades spirituelles et éthyliques me permettant une inspiration scientifique et philosophique. Je ne t'oublierai jamais. Mention spéciale pour le partage (tardif) de la fonctionnalité « synonyme » sur Word.

Merci surtout à vous trois pour votre humilité et pour n'avoir jamais cherché à vous représenter de façon disproportionnée dans ces remerciements.

Merci à mes parents et ma sœur Jojo pour leur soutien et leur présence infaillibles qui m'ont été indispensables. Merci pour votre confiance, pour avoir toujours répondu présents lorsque j'avais besoin de vous, et pour vos mots de réconfort dans les moments d'angoisse. Merci à Jules pour m'avoir accompagnée et soutenue dans cette aventure bretonne, et dont les compétences en programmation m'ont permis d'éviter de longues heures de frustration sur R. Merci à Camille d'être toujours là pour moi, même à distance, dans les bons moments comme dans les mauvais.

Merci à Alexandra Elbakyan, fondatrice du fantastique site internet sans lequel ma liste de références bibliographiques serait considérablement plus courte. *To remove all barriers in the way of science.*

Merci au café, que j'ai enfin appris à aimer pendant ces derniers mois.

Et bien sûr, le meilleur pour la fin : merci à Popod, Touille, Rio et Chuffit, mes boules de poils qui, même s'ils ont été étonnamment peu enclins à m'aider pour la rédaction, ont considérablement adouci ma vie ces trois dernières années.

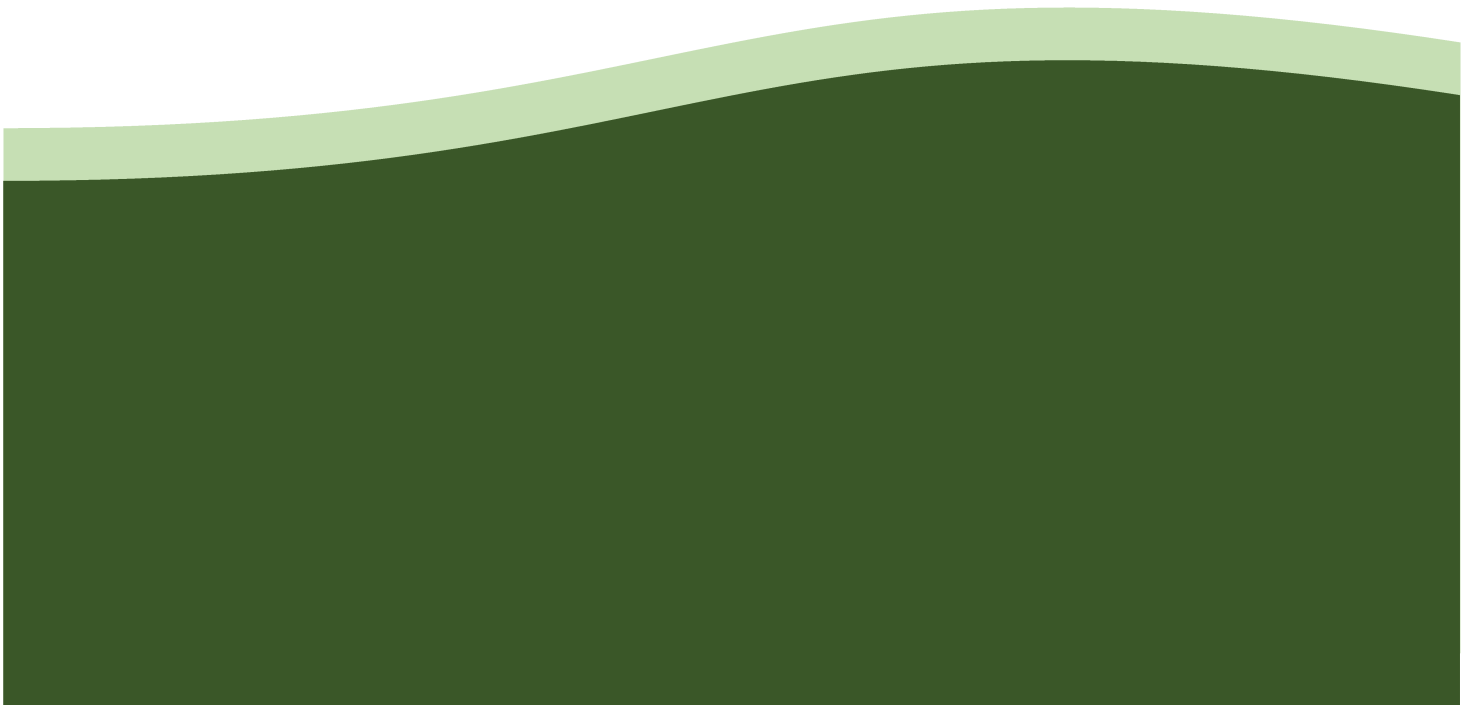
Table des matières

Introduction générale	1
1 Flexibilité comportementale	2
1.1 Concept de flexibilité comportementale	2
1.1.1 Définition.....	2
1.1.2 Facteurs influençant la flexibilité comportementale.....	3
1.1.2.1 Facteurs évolutifs.....	3
1.1.2.2 Facteurs ontogéniques.....	7
1.1.2.3 Mécanismes épigénétiques	8
1.2 La flexibilité comportementale face aux pressions anthropiques	8
1.2.1 Activités humaines et modifications de l'environnement.....	8
1.2.2 Adaptations comportementales et survie face aux modifications rapides de l'environnement.....	9
2 Conflits entre humains et faune sauvage	11
2.1 Causes des conflits : dommages causés par la faune.....	12
2.2 Augmentation des conflits.....	13
2.3 Mitigation des conflits.....	15
2.3.1 Mitigation en réduisant les dommages de la faune.....	15
2.3.2 Mitigation en modifiant les comportements humains.....	16
2.4 Le cas des primates	18
2.4.1 Zones urbaines	19
2.4.2 Zones agricoles.....	19
2.4.3 Les moyens de dissuasion.....	20
3 Le magot	21
3.1 Présentation de l'espèce.....	21
3.2 Flexibilité comportementale des magots.....	25
3.3 Conflits humain-magot	26
3.4 Menaces et actions de conservation pour le magot.....	28
3.4.1 Dégradation et perte d'habitats.....	29
3.4.2 Conflits d'intérêts entre humains et magots.....	29

3.4.3	Commerce illégal de magots	30
3.4.4	Facteurs affectant la démographie.....	30
3.4.5	Réintroductions	31
4	Objectifs et plan de la thèse	33
Partie I : Flexibilité comportementale de magots dans un paysage agricole au Maroc : consommation d'aliments cultivés et interactions avec les humains		
41		
Chapitre 1 : Ajustements comportementaux de singes magots se nourrissant dans des cultures au Maroc.....		
43		
	Résumé du chapitre 1	45
Behavioral adjustments of endangered Barbary macaques (<i>Macaca sylvanus</i>) living at the edge of an agricultural landscape in Morocco.....		
51		
	Abstract	51
	1 Introduction	52
	2 Methods.....	54
	3 Results	59
	4 Discussion	67
	References.....	73
	Supporting Information.....	80
Chapitre 2 : Conflits entre humains et magots dans un paysage agricole au Maroc		
87		
	Résumé du chapitre 2	89
Conflicts between humans and Endangered Barbary macaques (<i>Macaca sylvanus</i>) at the edge of an agricultural landscape in Morocco		
95		
	Abstract	95
	1 Introduction	96
	2 Methods.....	98
	3 Results	104
	4 Discussion	112
	References.....	118
	Supporting information	125

Partie II : Dynamiques de populations de magots en lien avec des variations de l’environnement et dans un contexte de réintroduction	129
Chapitre 3 : Influence des conditions environnementales sur la croissance de population et les paramètres vitaux âge-spécifiques d’un primate longévive dans deux habitats contrastés	131
Résumé du chapitre 3	133
Influence of environmental conditions on population growth and age-specific vital rates of a long-lived primate species in two contrasted habitats	139
Abstract	139
1 Introduction	140
2 Methods	143
3 Results	149
4 Discussion	156
References	162
Supporting Information	172
Chapitre 4 : Analyse de viabilité de population pour informer des décisions de réintroduction du magot	187
Résumé du chapitre 4	189
Population viability analysis to inform reintroduction decisions for a group-living mammal	195
Abstract	195
1 Introduction	196
2 Methods	199
3 Results	208
4 Discussion	211
References	216
Supporting information	225
Discussion générale	247
Références bibliographiques	265
Annexe	293
Résumé détaillé	310
Detailed abstract	311

Introduction générale



Introduction générale

Les adaptations comportementales des animaux face aux modifications de l'environnement impliquent une certaine flexibilité comportementale et représentent des capacités déterminantes pour la persistance des populations et des espèces dans des environnements changeants. Certaines perturbations anthropiques impactent fortement et rapidement les habitats naturels des espèces et aboutissent à des chevauchements importants des espaces de vie des humains et de la faune sauvage, générant potentiellement des problèmes de cohabitation spatio-temporelle et des conflits entre humains et faune. La compréhension de la flexibilité comportementale des animaux face aux changements environnementaux, ainsi que l'analyse et la résolution des conflits entre humains et faune sauvage, sont d'autant plus cruciales du point de vue de la préservation de la biodiversité lorsqu'on a affaire à des espèces en danger d'extinction.

Je présenterai dans cette introduction l'avancée des connaissances i) sur la flexibilité comportementale des animaux et ses contraintes, ii) sur la flexibilité comportementale des animaux face à des perturbations de l'environnement, avec un accent particulier sur les perturbations d'origine anthropique, iii) sur des exemples de cohabitation entre humains et faune sauvage qui génèrent des conflits importants pour lesquels des possibilités de résolution ont été étudiées, iv) sur le cas particulier de l'espèce cible de cette thèse, le magot (*Macaca sylvanus*). Le magot représente un cas d'étude pertinent pour cette problématique globale car c'est une espèce i) considérée comme très flexible du point de vue de son comportement, notamment son régime alimentaire, mais spécialiste d'habitats forestiers, ii) qui est soumise à diverses pressions anthropiques sur ses habitats naturels, liées notamment à des mutations agricoles récentes qui génèrent des problèmes de cohabitation avec les humains, iii) qui fait partie d'un groupe d'espèces (genre *Macaca*, ordre des Primates) caractérisé par de grandes capacités cognitives et capable de développer des stratégies efficaces pour exploiter des ressources d'origine anthropique, iv) est en danger d'extinction pour diverses raisons pour lesquelles des solutions sont envisagées, dont certaines nécessitent de mobiliser des modèles de dynamiques des populations.

1 Flexibilité comportementale

Cette première partie a été discutée lors d'un atelier de l'Institut Universitaire de France dirigé par Eric Baratay (*Penser les variations comportementales dans le temps et l'espace, Lyon 2021*) et a contribué à un chapitre d'ouvrage présenté en annexe (Ménard, Neves, Le Gouar, 2022. *La flexibilité comportementale face aux perturbations de l'Anthropocène. Ce que le spatial nous apprend sur le temporel*).

1.1 Concept de flexibilité comportementale

1.1.1 Définition

La compréhension des comportements animaux a longtemps été ancrée dans l'idée qu'ils étaient fixés, caractérisés par des schémas spécifiques à chaque espèce. Puis, en 1969, Poirier a observé des variations comportementales entre différentes populations sauvages de langurs du Nilgiri (*Presbytis johnii*), ainsi qu'entre individus au sein d'une même population, notamment concernant des comportements alimentaires. Ces observations l'ont mené à conclure que les comportements de ces singes étaient variables et en partie expliqués par leurs capacités d'apprentissage. Depuis lors, la flexibilité comportementale a fait l'objet de nombreuses études en écologie, en particulier dans le contexte de l'adaptation des animaux aux modifications de l'environnement dues aux activités humaines (Sih et al., 2011). Cependant, en écologie, il n'y a pas de consensus sur la définition de la flexibilité comportementale. Elle peut être pensée de façon large comme la capacité d'un animal à modifier rapidement un comportement en fonction des conditions environnementales. Mais elle peut aussi être pensée de façon plus stricte comme nécessairement liée à des mécanismes cognitifs. Par exemple, González Lagos (2012) définit la flexibilité comportementale comme la capacité cognitive générale d'un animal à s'adapter en modifiant son comportement. Elle peut ainsi être pensée en termes de capacité d'innovation, de résolution de problèmes ou d'apprentissage (Bond et al., 2007 ; Lefebvre et al., 1997). Divers traits comportementaux sont étudiés sous l'angle de la flexibilité comportementale en écologie, tels que l'exploration, la vigilance, la néophilie, l'utilisation d'outils, la sélection d'habitat, les budgets-temps, et l'organisation sociale (Audet & Lefebvre, 2017). Cette multitude d'approches a conduit certains auteurs à

suggérer d'abandonner l'utilisation du terme pour éviter toute confusion (Audet & Lefebvre, 2017). D'autres auteurs proposent plutôt d'y attribuer une définition plus précise, comme Lea et al. (2020) qui la définissent comme une qualité ou un trait qui libère un animal des contraintes de l'instinct, et lui permet de s'adapter efficacement aux variations de l'environnement.

La multitude d'études sur le sujet, ainsi que la diversité des traits et mécanismes abordés, illustrent bien la complexité du concept de flexibilité comportementale. Dans ce travail, je choisis de définir la flexibilité comportementale de manière large, n'excluant aucune des définitions données dans la littérature. Cette définition repose notamment sur celles proposées par Hockings et al. (2015) et Rymer et al. (2013) : la flexibilité comportementale est la capacité d'un individu à modifier son comportement de manière réversible en réponse aux changements des conditions locales. Ces changements comportementaux peuvent prendre diverses formes, allant de l'alternance entre des comportements alternatifs déjà existants, jusqu'à l'élaboration de comportements complètement nouveaux (*i.e.* innovation), en passant par la modification de comportements déjà existants.

1.1.2 Facteurs influençant la flexibilité comportementale

Le degré de flexibilité comportementale est variable entre espèces, populations et même individus au sein d'une même population. Plusieurs facteurs peuvent expliquer ces variations.

1.1.2.1 Facteurs évolutifs

Complexité de l'environnement

Les espèces qui ont évolué dans des environnements très variables sont susceptibles de présenter une plus grande flexibilité comportementale que celles qui ont évolué dans des environnements plus stables (Gabriel et al., 2005). En réponse à des changements de conditions locales, un animal va pouvoir faire preuve de flexibilité comportementale en alternant entre des comportements préexistants dans son répertoire comportemental. Ainsi, un animal ayant un répertoire comportemental large sera plus facilement en mesure de répondre efficacement à un large panel de variations environnementales potentielles. Cela est bien illustré par l'hypothèse de la « proie naïve » qui part du constat

que, lorsqu'un prédateur envahit un nouvel environnement, ses impacts sur les populations de proies natives sont plus forts si ces proies ont eu peu ou pas de prédateurs au cours de leur histoire évolutive (Sih et al., 2010). En revanche, une proie sera plus à même de présenter des comportements anti-prédation efficaces si elle a, au cours de son histoire évolutive, déjà développé des stratégies anti-prédation face à un prédateur similaire (Sih et al., 2010). Par conséquent, plus l'environnement dans lequel une espèce a évolué est variable (spatialement et temporellement), plus elle a de chances de rencontrer des changements locaux similaires à des changements passés, et ainsi d'avoir déjà dans son répertoire comportemental le ou les comportements les plus adaptés pour y répondre. L'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) est un bon exemple d'espèce dont l'histoire évolutive a permis des adaptations comportementales rapides face à un changement environnemental (Foster et al., 2015). Originellement benthique, c'est-à-dire se nourrissant au fond des eaux, cette espèce a évolué en divers écotypes, y compris un limnétique, qui se nourrit dans la colonne d'eau. L'écotype benthique présente un comportement alimentaire cannibale, se nourrissant des embryons de ses conspécifiques. Cette caractéristique a été perdue dans l'évolution de l'écotype limnétique, mais elle est réapparue dans une population en réponse à l'augmentation de la productivité du lac qu'elle habite, due au développement de systèmes d'épuration. Parallèlement à cette réapparition du cannibalisme, les mâles ont repris un comportement paternel ancestral de diversion à l'approche de conspécifiques en recherche de nourriture. Les pères s'écartent rapidement du nid et se livrent à une recherche alimentaire intense, attirant ainsi les conspécifiques qui les imitent sans prêter attention au nid contenant les embryons. La prise en compte de la phylogénie au sein d'une radiation adaptative de l'épinoche a conduit à la conclusion que ce comportement anti-prédation récent était présent chez l'ancêtre commun des écotypes daté de 12000 ans. Cela suggère que ce comportement, inhibé pendant une longue période, a été réactivé en réponse à des changements des conditions de vie.

La taille de niche d'une espèce influence également sa flexibilité comportementale, et réciproquement, la flexibilité comportementale d'une espèce influence sa taille de niche. Les espèces généralistes, qui peuvent utiliser une grande variété de ressources, sont généralement plus prédisposées à être flexibles que les espèces spécialistes. Cela est dû en partie au fait que la grande variabilité des ressources chez les généralistes favorise

l'évolution de l'apprentissage (Daly et al., 1982). De plus, les généralistes doivent traiter plus d'informations que les spécialistes, ce qui peut contribuer à la sélection de plus gros cerveaux (Ratcliffe et al., 2006). Une étude portant sur 193 espèces d'oiseaux a montré une relation positive entre taux d'innovation et généralisme en ce qui concerne la taille de niche d'habitat (Overington et al., 2011).

Complexité sociale

Le système social est souvent mentionné dans la littérature comme moteur de flexibilité comportementale via l'intelligence sociale, l'apprentissage social, et la capacité d'innovation. En effet, de nombreuses études suggèrent que la complexité sociale est liée à la capacité d'innovation, qui est définie comme la capacité d'un animal à inventer de nouveaux comportements ou à ajuster des comportements préexistants pour répondre à de nouveaux problèmes (Kummer & Goodall, 1985). L'innovation est utilisée comme mesure de cognition et de flexibilité comportementale (Lefebvre et al., 2004 ; Reader & Laland, 2002), car les comportements innovants permettent aux animaux de s'adapter à de nouvelles conditions (Lee, 1991 ; Lefebvre et al., 2004).

L'évolution de la complexité et de l'intelligence sociales est intrinsèquement liée aux contraintes développementales imposées par des pressions de sélection passées. Par exemple, l'évolution de la forme des membres, soumise à des pressions de sélection différentes chez les primates et les carnivores, aurait permis aux primates de développer des capacités cognitives plus importantes que les carnivores (Holekamp et al., 2013). Les carnivores, qui sont des superprédateurs, se déplacent à grande vitesse grâce à leur locomotion digitigrade, c'est-à-dire avec uniquement les orteils au contact du sol. Les primates, eux, ont une locomotion plantigrade, c'est-à-dire avec toute la plante et le métatarse du pied en contact avec le sol. Ces pressions sélectives différentes ont permis aux primates, mais pas aux carnivores, d'avoir des mains. Le fait d'avoir des mains aurait favorisé l'évolution de l'intelligence et de la complexité sociale plus importantes chez les primates, car elles permettent de manipuler les objets présents dans l'environnement et facilitent des interactions sociales plus sophistiquées, notamment à travers des comportements comme le toilettage manuel élaboré entre individus. De plus, alors que les carnivores sont contraints de souvent laisser leurs petits seuls dans leurs terriers, les primates peuvent les garder avec eux en permanence grâce à leurs mains qui permettent

aux parents de tenir leurs jeunes, et aux jeunes de s'accrocher à leurs parents. Ainsi, les jeunes primates ont bien plus d'occasions d'observer leurs parents et de participer à leurs activités que les jeunes carnivores, ce qui affecte positivement leur capacité d'apprentissage social.

L'hypothèse d'intelligence sociale (Humphrey, 1976 ; Jolly, 1966) postule que vivre dans un groupe social complexe a favorisé la sélection de capacités cognitives plus élevées chez les primates. Pour maintenir leurs sociétés, les primates doivent être capables de mémoriser et de traiter des relations dynamiques, d'anticiper le comportement des membres du groupe et d'y répondre de façon adéquate, et d'identifier des partenaires appropriés. Des études empiriques ont étayé cette hypothèse en montrant des différences de capacités cognitives entre des espèces de primates ayant des niveaux différents de complexité sociale (Amici et al., 2008). Cette hypothèse a également été généralisée à d'autres taxons tels que les oiseaux et les carnivores (Bond et al., 2003, 2007 ; Borrego & Gaines, 2016). Des variations intraspécifiques de performance cognitive ont aussi été démontrées en lien avec la taille de groupe : des grands groupes de moineaux (*Passer domesticus*) et de cassicans flûteurs (*Cracticus tibicen dorsalis*) sont plus efficaces dans des tâches cognitives que des petits groupes (Ashton et al., 2018 ; Liker & Bókony, 2009).

Il est donc considéré dans la littérature que les espèces sociales sont globalement plus prédisposées à la flexibilité comportementale que les espèces solitaires. Cependant, les capacités cognitives ne sont pas les seuls facteurs qui entrent en jeu dans la flexibilité comportementale, et on peut considérer que les espèces ayant des modes de vie solitaires ont certains avantages pour s'adapter aux variations environnementales par rapport aux espèces vivant en groupes. Par exemple, une adaptation comportementale fréquemment observée face à la modification des conditions environnementales est la modification des budgets d'activités, c'est-à-dire l'allocation du temps à différentes activités (Lendrum et al., 2017 ; Ménard et al., 2013 ; Riddington et al., 1996 ; Riley, 2007). Le temps est une ressource limitée pour les animaux, qui contraint la socialité, la taille de groupe et la distribution géographique (Dunbar, 1992 ; Korstjens et al., 2010 ; Pollard & Blumstein, 2008). Chez les espèces sociales, le maintien de liens sociaux forts entre individus est extrêmement important et permet d'augmenter la valeur sélective individuelle (Buchan et al., 2003 ; Palombi, 1999 ; Silk et al., 2003, 2004). Afin de maintenir ces relations, les individus doivent allouer une certaine portion de leur temps aux interactions sociales.

Chez les primates par exemple, les interactions comme le toilettage sont très importantes pour le maintien des relations sociales (Dunbar, 1991 ; Seyfarth, 1977). Ainsi, on peut faire le postulat que les espèces solitaires qui, hors périodes de reproduction, n'ont pas besoin d'allouer de temps aux interactions sociales, ont une plus grande flexibilité pour modifier l'allocation de leur temps à d'autres activités en fonction des modifications des conditions environnementales.

1.1.2.2 Facteurs ontogéniques

Taille de cerveau

La taille du cerveau, relative à la taille du corps, est liée à plusieurs traits favorisant la flexibilité comportementale et l'adaptation à de nouvelles conditions, tels que les capacités d'innovation, d'apprentissage et de résolution des problèmes. Des études ont montré que la taille relative du cerveau est positivement corrélée à la capacité de résolution des problèmes chez les carnivores (Benson-Amram et al., 2016) et à la capacité d'innovation et au succès de colonisation de nouveaux environnements chez les oiseaux (Sol et al., 2005). Chez les primates, les capacités d'innovation et d'apprentissage sont corrélées positivement à la fois à la taille relative et absolue du cerveau (Reader & Laland, 2002).

Traits de personnalité

Contrairement aux histoires évolutives qui sont communes à toute une espèce ou population, les traits de personnalité expliquent des variations de flexibilité comportementale entre individus. De nombreuses études ont démontré l'existence de traits de personnalité différents entre individus d'une même espèce, d'une même population ou d'un même groupe, notamment sur des comportements en lien avec la témérité, l'exploration, la réactivité ou la socialité (Dall, 2004 ; Stamps, 2007). Ces différents traits de personnalité peuvent favoriser ou contraindre la flexibilité comportementale des individus. Chez le mulot rayé (*Apodemus agrarius*), par exemple, il a été montré que des individus vivant dans des zones urbaines présentaient des tempéraments plus téméraires et explorateurs que des individus vivant en zones rurales, et faisaient preuve d'une plus grande flexibilité comportementale face à de nouvelles conditions locales (Dammhahn et al., 2020). Les individus les plus téméraires auraient

ainsi plus de facilités que les autres à coloniser et s'adapter à des environnements urbains qui présentent une très grande diversité de conditions locales par rapport aux environnements ruraux.

1.1.2.3 Mécanismes épigénétiques

Depuis peu, les mécanismes épigénétiques sont considérés comme influençant les variations comportementales (Ledón-Rettig et al., 2013). Ces mécanismes sont des processus moléculaires tels que des méthylations d'ADN ou des modifications d'histones, qui modifient l'expression des gènes sans altérer les séquences d'ADN. Ces modifications peuvent être transmises sur plusieurs générations. Des auteurs ont suggéré que certaines capacités d'apprentissage pourraient être transmises entre générations via des mécanismes épigénétiques (Ledón-Rettig et al., 2013). Par exemple, des rats ayant vécu dans des environnements enrichis, connus pour améliorer les capacités cognitives (Nithianantharajah & Hannan, 2006), ont appris à naviguer plus efficacement dans un labyrinthe que des rats n'ayant pas connu ces conditions enrichies (Arai & Feig, 2011). Leurs descendants, élevés par des mères adoptives n'ayant pas connu les conditions enrichies, ont hérité des capacités de navigation de leurs mères biologiques via des mécanismes épigénétiques (Arai & Feig, 2011). On suppose que les variations épigénétiques pourraient jouer un rôle de régulateur de la flexibilité comportementale et de moteur d'évolution, mais leur héritabilité et leurs effets à long terme sur le comportement social et la biologie des groupes et des populations restent encore à préciser (Seebacher & Krause, 2019).

1.2 La flexibilité comportementale face aux pressions anthropiques

1.2.1 Activités humaines et modifications de l'environnement

Les activités humaines impactent sévèrement les écosystèmes et modifient les conditions de vie des animaux. On identifie cinq grands types de changements environnementaux provoqués par ces activités (Sih et al., 2011) : la perte et la fragmentation des habitats, la propagation des espèces exotiques, le prélèvement des ressources naturelles, diverses formes de pollution, et les changements climatiques (Figure 1).

L'exploitation forestière, l'agriculture, l'élevage, l'urbanisation et les transports, activités humaines majeures, sont responsables de la perte d'habitats et entraînent souvent une

dégradation et une fragmentation des espaces restants. Cela conduit à une réduction des ressources alimentaires et des zones de refuge pour les animaux, ainsi qu'à une augmentation des risques de prédation et de chasse (Schwitzer et al., 2011). L'introduction d'espèces exotiques perturbe les écosystèmes en altérant les chaînes trophiques (Crooks, 2002). De plus, ces espèces exotiques peuvent être des parasites, des pathogènes, des prédateurs ou des compétiteurs pour les espèces natives (Crooks, 2002). Les pollutions chimiques, visuelles, acoustiques et olfactives émises par les activités humaines peuvent altérer l'environnement physique et sensoriel des animaux, pouvant modifier entre autres le rôle fonctionnel des organismes, les chaînes trophiques, les perceptions des animaux et leur transmission d'informations (Edwards, 2002 ; Tuomainen & Candolin, 2011). Le réchauffement climatique entraîne des conséquences sur la phénologie des plantes et des animaux. Les activités printanières arrivent plus tôt dans l'année, les aires de distribution des espèces se déplacent vers les pôles ou à des altitudes plus élevées, et les compositions des communautés sont altérées (Walther et al., 2002).

1.2.2 Adaptations comportementales et survie face aux modifications rapides de l'environnement

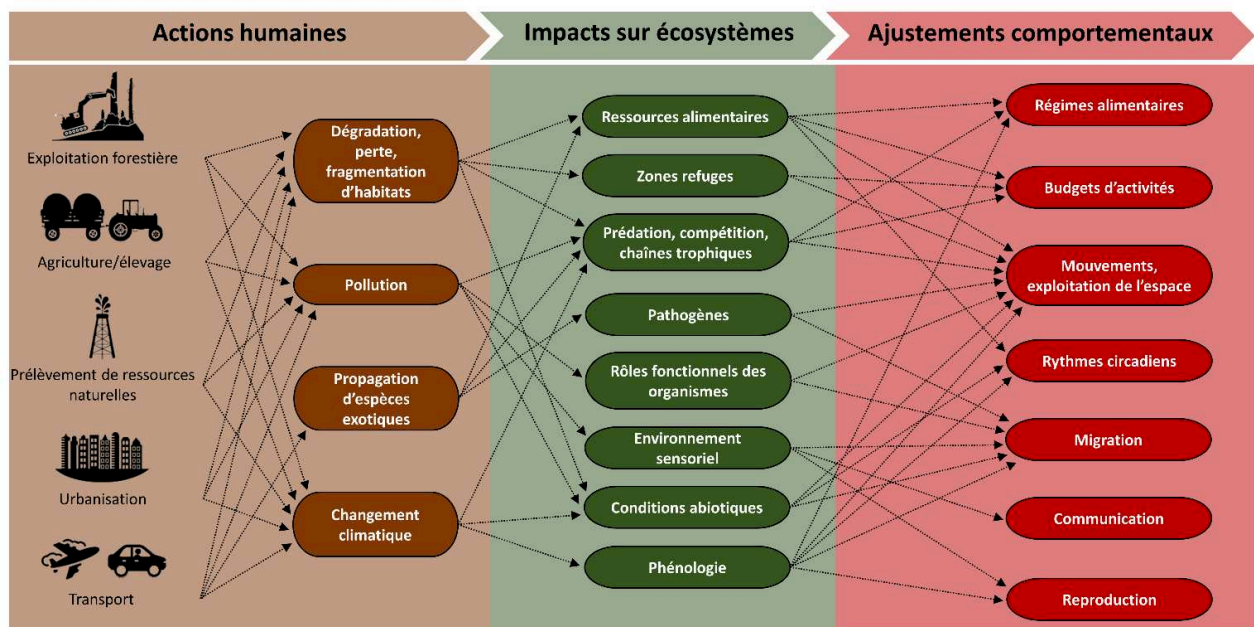


Figure 1. Voies par lesquelles les activités humaines affectent les comportements des animaux. Adapté de Wilson et al. (2020).

La particularité des modifications environnementales dues aux activités humaines depuis le début de l'Anthropocène (« ère de l'humain ») est qu'elles se produisent beaucoup plus rapidement que les modifications environnementales ayant eu lieu auparavant (Palumbi, 2001). Lorsque les modifications se produisent sur des temps longs, les espèces peuvent s'y adapter génétiquement : les pools de gènes changent sur de multiples générations via des processus de sélection agissant sur des variations de fréquences de gènes et sur des mutations (Rymer et al., 2013). Les modifications environnementales dues aux humains, elles, sont tellement rapides qu'elles se produisent parfois pendant la durée de vie d'un individu, particulièrement pour les espèces longévives. La première réponse possible pour les animaux face aux modifications rapides de l'environnement dues aux activités humaines est donc bien souvent d'adapter leur comportement.

Les adaptations comportementales des animaux face aux changements environnementaux dépendent à la fois de leur propre flexibilité comportementale, et du type de perturbation rencontré (Figure 1). Par exemple, face à la dégradation et à la perte d'habitats et de ressources naturelles, ils adoptent des réponses communes telles que la modification des régimes alimentaires, notamment avec l'inclusion de nouveaux aliments. Ces nouveaux aliments peuvent être des ressources déjà présentes dans l'environnement mais qu'ils n'exploitaient pas avant, comme observé chez le singe hurleur noir (*Alouatta caraya*) prédatant des nids d'oiseaux dans des habitats dégradés mais pas dans des habitats préservés (Bicca-Marques et al., 2009). Ils peuvent également exploiter de nouvelles ressources introduites par les humains, comme les productions agricoles (Schweitzer et al., 2017). De plus, on observe des ajustements dans leurs comportements d'exploitation de l'espace, avec des déplacements et des tailles de domaines adaptés à la nouvelle distribution des ressources (Beasley & Rhodes, 2010), des modifications du degré de terrestriété (Riley, 2008), de sélection des zones d'habitat (Gazagne et al., 2020), ou l'utilisation de nouveaux habitats (Galat-Luong & Galat, 2005). Les animaux peuvent également ajuster leur budget d'activités en passant plus ou moins de temps qu'avant à rechercher de la nourriture et à s'alimenter (Johns, 1986 ; Milich et al., 2014). Face à l'empiètement des zones urbaines ou agricoles sur leurs habitats et à la forte disponibilité de ressources anthropiques, les animaux présentent des réponses comportementales telles que des réductions des tailles de domaines (Harveson et al., 2007 ; Herr et al., 2009 ; Prange et al., 2004), des changements dans les comportements de nidification (Everding

& Jones, 2006 ; Parris & Hazell, 2005), l'utilisation de structures artificielles comme zones de refuges (Herr et al., 2010), l'augmentation de la nocturnité (Gaynor et al., 2018), ou encore le développement de stratégies de fourragement innovantes (Brotcorne et al., 2017 ; Reader et al., 2002). Par exemple, les macaques à longue queue (*Macaca fascicularis*) ont appris à exploiter les palmiers à huile en Thaïlande en utilisant des pierres pour ouvrir les noix (Luncz et al., 2017). Des moineaux en Nouvelle-Zélande ont appris à ouvrir des portes automatiques pour accéder à des aliments humains dans un café (Breitwisch & Breitwisch, 1991). En présence de polluants chimiques, les animaux peuvent s'adapter en modifiant leurs routes de migration (Saunders & Sprague, 1967) ou en ajustant leurs rythmes de reproduction (Hamilton et al., 2017). Face aux pollutions sonores, ils peuvent ajuster leurs comportements de communication en changeant la fréquence ou l'amplitude de leurs signaux vocaux (Lowry et al., 2013). En réponse au réchauffement global, les animaux ayant des reproductions ou des migrations saisonnières ont tendance à se reproduire et à migrer plus tôt dans l'année (Walther et al., 2002).

Les ajustements comportementaux des animaux face aux modifications de l'environnement ne sont pas toujours appropriés et peuvent parfois être mal adaptatifs, c'est-à-dire qu'ils entraînent une réduction de la valeur sélective individuelle (Tuomainen & Candolin, 2011). Par exemple, plusieurs espèces d'oiseaux aquatiques coloniaux ont tendance à abandonner leur nid en réponse à la présence d'humains à proximité de leurs sites de nidification (Carney & Sydeman, 1999), même lorsque les humains ne les menacent pas directement. Cela entraîne une augmentation de la mortalité des oisillons restant au nid, et ainsi une réduction du succès reproductif des parents.

2 Conflits entre humains et faune sauvage

Les activités humaines ne se limitent pas à la modification de l'environnement des animaux sauvages, elles impliquent également de partager leurs habitats, et les interactions directes ou indirectes avec ces animaux peuvent entraîner des conflits entre humains et faune sauvage. Ces conflits peuvent être définis comme des actions de la faune qui affectent négativement les humains, et inversement, des actions humaines qui ont des effets néfastes sur la faune (Conover, 2001). La nature des effets négatifs causés par la faune sur les humains diffère fondamentalement de celle des effets négatifs causés par les

humains sur la faune étant donné que les dommages causés par la faune résultent de l'accomplissement du cycle de vie des animaux dans un espace partagé. Les dommages causés par les humains, en revanche, sont infligés intentionnellement dans le but de limiter l'accès des animaux à certains espaces et certaines ressources. Il existe un grand nombre de publications sur les conflits humain-faune, parmi lesquelles seulement une minorité traite de conflits directs (Peterson et al., 2010). La plupart traite en réalité de problèmes qui pourraient plutôt être décrits comme des perceptions humaines de menaces engendrées par la faune (Peterson et al., 2010). De plus en plus d'auteurs considèrent que les conflits humain-faune relèvent de conflits entre humains à propos de la faune plutôt que de conflits entre humains et faune, notamment entre humains cherchant à protéger la faune et humains protégeant leurs propres intérêts au détriment de celle-ci (Madden, 2004 ; Peterson et al., 2010). L'emploi du terme « conflit humain-faune » peut donc être critiquable (Peterson et al., 2010). Cependant, étant donné l'utilisation du terme dans la grande majorité des études mentionnées ci-après, j'emploierai dans la suite de cette thèse, par souci de clarté, le terme de « conflit » pour décrire l'ensemble des interactions négatives, directes ou indirectes, entre faune et humains, et entre différents acteurs humains à propos de la faune.

2.1 Causes des conflits : dommages causés par la faune

Les conflits surviennent lorsque la présence d'animaux sauvages a des conséquences néfastes sur la santé, la sécurité, le bien-être ou la stabilité économique des êtres humains. Bien que la majorité des recherches se focalise sur les grands vertébrés (Nyhus, 2016), l'ensemble des taxons peut être concerné. La taille des animaux s'avère un indicateur pertinent de ces conflits, les plus grands animaux étant perçus comme étant particulièrement susceptibles de blesser ou tuer des humains ou du bétail, et de consommer ou détériorer des ressources ou propriétés revêtant une importance socio-économique (Nyhus, 2016). Par exemple, les requins, les crocodiles, les alligators et les grands carnivores, malgré la rareté relative de leurs attaques, sont au cœur de nombreux conflits avec les humains (Conover, 2001 ; Nyhus, 2016). Les conflits avec les ours, notamment les ours bruns (*Ursus arctos*) qui s'en prennent aux récoltes et au bétail, sont fréquents (Can et al., 2014). Les éléphants et les primates non-humains (ci-après « primates ») peuvent causer des dommages considérables aux cultures et aux propriétés. En raison de leur taille, les éléphants peuvent causer d'importants dégâts aux cultures et

aux villages (Shaffer et al., 2019). Les primates, grâce à leur agilité, leur intelligence et leur flexibilité comportementale, parviennent à accéder et utiliser de nombreux biens humains, notamment dans les cultures et les habitations (Hill, 2017 ; Karimullah et al., 2022). Les conflits avec les ratons-laveurs (*Procyon lotor*) sont aussi fréquents en raison des dégâts qu'ils peuvent causer dans les zones urbaines et les cultures (Rosatte, 2000).

Cependant, il est important de noter que les petits animaux peuvent causer des dommages économiques bien plus importants que les gros animaux, comme les invertébrés ou les oiseaux qui sont de grands ravageurs de cultures (Anderson et al., 2013 ; Murray et al., 2013). Malgré cela, les perceptions humaines sont souvent plus marquées par les gros animaux, considérés comme plus impressionnants. Par exemple, en Ouganda, les rongeurs et les invertébrés causent plus de dommages que les grands mammifères (primates, potamochères et éléphants), mais ils sont perçus comme moins menaçants (Naughton-Treves & Treves, 2005).

2.2 Augmentation des conflits

Les conflits sont devenus un sujet central en écologie ces dernières décennies, et leur prévalence dans la littérature scientifique témoigne de leur importance croissante (Anand & Radhakrishna, 2017 ; Nyhus, 2016). Toutefois, il est important de noter que les conflits entre humains et faune sauvage ne sont pas un phénomène nouveau et ont existé tout au long de l'histoire humaine. Des preuves de conflits remontent à la préhistoire, avec des cas de prédation sur des hominidés il y a plus de 2 millions d'années (Berger & McGraw, 2007). Il y a 10 000 ans, les humains mettaient déjà en place des techniques de protection des cultures contre les animaux sauvages (Gordon, 2009). Dans les temps modernes, les programmes de contrôle des espèces considérées comme nuisibles ne sont pas nouveaux (Loveridge et al., 2010 ; Woodroffe et al., 2005b).

Cependant, les conflits augmentent. Cette augmentation est due à divers facteurs écologiques et sociaux, dont les plus importants sont la croissance démographique humaine et les développements associés qui altèrent profondément la planète, tels que l'expansion de l'agriculture, l'urbanisation, l'exploitation des ressources naturelles, les technologies et les transports (Waters et al., 2016). L'intensification de l'agriculture a notamment des répercussions majeures sur les écosystèmes, avec près de 40% de la

surface terrestre consacrée aux terres agricoles et aux pâturages, et l'agriculture responsable de 80% de la déforestation mondiale (Foley et al., 2005 ; Hosonuma et al., 2012). On prévoit une accélération de cette croissance agricole, avec une augmentation de 10 à 25% des terres agricoles d'ici à 2050 (par rapport à 2005 ; Schmitz et al., 2014), ce qui réduira davantage les habitats naturels. L'augmentation des besoins en production énergétique est également un facteur majeur contribuant aux conflits (Naugle, 2011). Parallèlement, l'urbanisation s'accélère, avec 4,2 milliards de personnes (soit 55% de la population mondiale) vivant dans des zones urbaines en 2018, contre 751 millions en 1950, et on prévoit que ce chiffre atteindra 6,7 milliards en 2050 (ONU, 2019). Dans les zones urbaines, les conflits avec la faune surviennent principalement à des niveaux intermédiaires d'urbanisation, proches des zones naturelles, des parcs ou des espaces verts (Soulsbury & White, 2015).

Plus les zones d'activités humaines s'étendent, plus les zones de contact entre humains et animaux sauvages augmentent, faisant ainsi augmenter le risque de conflits. De plus, la dégradation des ressources naturelles résultant des activités humaines influence aussi les conflits, puisque le manque de ressources naturelles peut pousser les animaux à se tourner vers les ressources humaines, en prédatant les animaux d'élevage par exemple, voir même les humains (Inskip & Zimmermann, 2009). Même lorsque les animaux sauvages ne causent aucun dommage, leur simple présence dans des espaces humanisés peut être source de conflits. En effet, les animaux sauvages sont communément considérés dans l'imaginaire collectif comme inféodés à certains types de milieux, et leur « transgression » des frontières de ces espaces, parfois perçue comme anormale, peut être mal acceptée (Marchand, 2013, 2016). Le changement de statut de certaines espèces de « nuisibles » à « protégées » peut aussi être à l'origine de tensions exacerbant les conflits. Certaines populations humaines, souffrant de dommages causés par des espèces protégées qu'elles n'ont plus le droit de gérer (c'est-à-dire bien souvent tuer) comme bon leur semble, peuvent se sentir à la fois dépossédées de leurs terres et de leur droit de défense (Marchand, 2016). Elles peuvent aussi avoir le sentiment d'être considérées par des institutions nationales ou régionales comme passant au second plan après des espèces qu'elles considèrent pourtant comme nuisibles (Marchand, 2016). Ces tensions peuvent être intensifiées par le fait que, dans des zones où ces espèces abondent (ou

semblent abonder), il peut être difficile de concevoir qu'elles soient menacées d'extinction (Marchand, 2016).

2.3 Mitigation des conflits

La mitigation des conflits implique principalement deux approches : réduire les impacts négatifs des animaux sur les humains, et modifier les représentations et les comportements humains, notamment pour augmenter leur tolérance envers la faune (Woodroffe et al., 2005a).

2.3.1 Mitigation en réduisant les dommages de la faune

La réduction des impacts négatifs des animaux se fait généralement à travers deux approches, catégorisées comme létales ou non-létales. L'utilisation d'approches létales a été largement répandue au cours de l'histoire. Cela peut aller de l'abattage sélectif de certains individus, tels que ceux causant d'importants dégâts aux cultures dans des groupes d'éléphants par exemple (Hoare, 2001), à l'éradication de populations ou même d'espèces entières, ce qui a conduit au déclin dramatique de l'abondance de nombreuses espèces et à l'extinction de bien d'autres, comme le loup des Malouines (*Dusicyon australis*) en 1876, le caracara de Guadalupe (*Polyborus lutosus*) en 1900, ou le thylacine (*Thylacinus cynocephalus*) en 1930 (Dirzo et al., 2014 ; Treves & Karanth, 2003 ; Woodroffe et al., 2005c). Les approches létales peuvent avoir des conséquences dévastatrices, entraînant des réductions importantes des populations animales concernées, comme chez les jaguars (*Panthera onca*), lions (*Panthera leo*), lycaons (*Lycaon pictus*) et tigres (*Panthera tigris*) (Gittleman et al., 2001). Pourtant, ces approches ne sont pas toujours efficaces pour résoudre les conflits. Par exemple, dans le cas des éléphants (*Loxodonta africana*), tuer des individus considérés comme particulièrement nuisibles aux cultures est inefficace car ils sont rapidement remplacés par d'autres individus (Chiyo et al., 2011). De plus, les approches létales peuvent avoir des répercussions négatives sur d'autres espèces que celles visées. Par exemple, en Australie, l'abattage de dingos (*Canis lupus dingo*) pour protéger le bétail a été efficace pour cette fin, mais a entraîné une augmentation de l'abondance de l'une de leurs proies, les chats errants (*Felis catus*), qui menacent les espèces indigènes par leurs activités de prédation (Brook et al., 2012).

De nombreuses approches non-létales existent pour réduire les dommages causés par la faune. Cependant, ces méthodes peuvent présenter des défis et des limites. Par exemple, les translocations, qui consistent à déplacer des animaux hors des zones de conflit, se sont avérées coûteuses et souvent inefficaces, avec seulement 42% d'efficacité des translocations de carnivores (félidés, canidés et ursinés) en Amérique du Nord et en Afrique (Fontúrbel & Simonetti, 2011). De plus, cette pratique entraîne parfois la mort accidentelle des animaux transloqués (Fontúrbel & Simonetti, 2011). L'utilisation de barrières est une méthode commune pour protéger les cultures et les élevages. Cela peut inclure des clôtures artificielles ou des barrières naturelles telles que des haies (Hill & Wallace, 2012). Parfois, des barrières basées sur d'autres animaux sont utilisées, comme des barrières d'abeilles pour dissuader les éléphants de s'approcher des cultures (King et al., 2011). Cependant, les barrières peuvent être coûteuses à installer et à entretenir, et certaines espèces peuvent facilement les contourner ou les détruire. Par exemple, l'utilisation de clôtures barbelées autour de champs en Ouganda s'est révélée efficace contre les potamochères (*Potamochoerus porcus*) mais pas contre les primates (Wallace & Hill, 2016). De plus, les barrières de grande taille peuvent restreindre la mobilité et la dispersion des animaux, ainsi que les flux de gènes entre populations (Woodroffe et al., 2014). D'autres approches non-létales incluent l'utilisation de répulsifs chimiques (Avery & Cummings, 2003), olfactifs (Tiller et al., 2022), visuels (Gilsdorf et al., 2002) ou sonores (Bomford & O'Brien, 1990) pour éloigner les animaux considérés comme nuisibles. La surveillance des zones agricoles et d'élevage est également courante, impliquant souvent l'embauche de gardes pour protéger ces zones. Bien que ces méthodes se révèlent souvent efficaces, notamment contre des primates (Hill & Wallace, 2012), elles nécessitent des investissements importants en termes de temps et d'argent. Le dressage de chiens est une approche fréquemment utilisée pour réduire la prédation du bétail par des grands carnivores (Marker et al., 2005). Cependant, les chiens eux-mêmes peuvent parfois devenir des prédateurs des animaux d'élevage (Vanak et al., 2015). Enfin, la stérilisation ou l'utilisation de contraceptifs peuvent permettre de contrôler la reproduction et de limiter la prolifération d'espèces problématiques (Deleuze et al., 2021).

2.3.2 Mitigation en modifiant les comportements humains

En plus des approches visant à réduire directement l'impact des animaux sur les humains, de plus en plus d'efforts sont faits pour changer les comportements et les attitudes des

humains envers la faune. Ceci est fait à la fois pour limiter l'impact des animaux et des humains les uns sur les autres, et pour augmenter la tolérance des humains envers les animaux qu'ils considèrent comme nuisibles. Ces dernières années, de nombreux chercheurs et autres professionnels de la conservation sont arrivés au constat que les conflits avec la faune sont intrinsèquement liés à différentes caractéristiques culturelles, politiques et historiques des populations humaines (Setchell et al., 2017). Ainsi, pour parvenir à des solutions de résolution de ces conflits, les sciences naturelles ne suffisent pas et doivent être couplées aux sciences sociales. L'étude des relations entre différentes sociétés humaines et leur environnement, désignée comme « ethnoécologie » a déjà fait ses preuves dans la conservation de certaines espèces. On peut citer notamment l'exemple du bonobo (*Pan paniscus*) dans la région de Bolobo en République Démocratique du Congo, menacé entre autres par la chasse illégale et par l'exploitation locale des ressources forestières (Narat et al., 2015). Suite à des initiatives de conservation prenant en compte à la fois l'écologie de l'espèce, les coutumes humaines locales et les objectifs de développement économique dans la région, le bonobo, initialement perçu de façon très négative, est maintenant considéré par une grande partie de la population locale comme porteur d'espoir, moteur de développement, et à protéger (Narat et al., 2015).

Des études ont montré que la perception des risques liés à la faune sauvage par les humains est souvent biaisée, avec une tendance à surestimer les risques et les pertes causés par la faune et à entraîner des réactions disproportionnées, pouvant causer des préjudices importants pour les animaux (Dickman, 2010). Pour remédier à cela, il est donc essentiel de mieux comprendre les dimensions humaines des conflits, soit les raisons pour lesquelles les humains surestiment les risques et les dommages liés à la faune. Il est aussi important de confronter ces perceptions à des quantifications réelles des dommages. Cela implique de réaliser des enquêtes auprès des populations humaines, des observations directes sur le terrain, et d'impliquer les communautés humaines locales dans des groupes de discussion (Nyhus, 2016). Les programmes d'éducation aux enjeux environnementaux et de conservation sont également importants pour modifier positivement les attitudes des humains envers la faune (Espinosa & Jacobson, 2012).

Malgré ces efforts pour changer les perceptions et attitudes humaines, tout le monde ne perçoit pas la faune de la même façon, et il est nécessaire de mettre en place des réglementations pour limiter les conflits (Western & Waithaka, 2005). Avec l'augmentation ces

dernières décennies des préoccupations concernant la conservation d'espèces menacées, des mesures législatives de protection de certaines espèces considérées comme nuisibles par les populations locales peuvent être mises en place pour en interdire l'abattage (Reading et al., 2005). Des zones de protection peuvent aussi être créées pour protéger toute espèce qui s'y trouve, quel que soit son statut. Des réglementations peuvent être mises en place pour contrôler le nombre de visiteurs et leurs activités dans des zones de loisirs (Cline et al., 2007), ou encore interdire l'utilisation de certaines zones spécifiques par des navires commerciaux pour minimiser le risque de rencontres avec certaines espèces marines (Redfern et al., 2013). Pour accroître la tolérance des humains face aux dommages causés par les animaux, des réponses économiques sont également mises en œuvre (Nyhus, 2016). La compensation consiste à rembourser les montants estimés des pertes causées par les animaux. Les assurances sont similaires, mais elles nécessitent des cotisations payantes. Les primes de rendement récompensent financièrement des personnes lorsque des objectifs de conservation sont atteints. Par exemple, la Suède rétribue les éleveurs de rennes lorsque le glouton (*Gulo gulo*), un prédateur protégé du renne, atteint un certain nombre de reproductions (Persson et al., 2015). Ces mesures incitent les communautés à collaborer avec la conservation de la faune et à adopter une approche plus favorable à la coexistence avec les animaux sauvages.

2.4 Le cas des primates

Les conflits entre humains et autres primates sont un problème grandissant avec d'importantes implications en conservation (Dickman, 2013). En raison de leur remarquable flexibilité comportementale, les primates sont capables de s'adapter à différents habitats anthropiques, notamment les zones urbaines et agricoles, où leurs interactions avec les humains et les dégâts qu'ils causent sont sources de conflits. Bien que ce soit peu fréquent, certaines espèces de primates peuvent s'attaquer au bétail (par exemple, les babouins *Papio ursinus* ; Butler, 2000) et même aux humains (Hockings et al., 2010). Ces conflits ont des répercussions importantes sur les populations de primates. Par exemple, ils sont associés au déclin des macaques rhésus (*Macaca mulatta*) dans des zones agricoles en Inde (Southwick et al., 1983) et menacent la survie des chimpanzés (*Pan troglodytes schweinfurthii*) dans une région anthropisée en Ouganda (McLennan, 2008).

2.4.1 Zones urbaines

Un certain nombre de primates vit dans des zones urbaines, en particulier des espèces de macaques (Priston & McLennan, 2012). Le problème des primates urbains est donc prépondérant en Asie puisque c'est là que vivent toutes les espèces de macaques, sauf une (le magot). Cependant, d'autres espèces de primates peuvent également coloniser des zones urbaines en Afrique (babouins, vervets et magots : Maibeche et al., 2015 ; Thatcher et al., 2019 ; van Doorn & O'Riain, 2020), en Amérique (alouates et ouistitis : Duarte et al., 2011 ; Jerusalinsky et al., 2010) et en Europe (magots : Klegarth et al., 2017).

La présence de primates dans les zones urbaines est source de conflits en raison de diverses nuisances comme par exemple les comportements agressifs des macaques rhésus, des entelles d'Hanuman (*Semnopithecus entellus*) et des macaques à longue queue envers les humains (Chauhan & Pirta, 2010 ; Imam & Yahya, 2001 ; Sha et al., 2009). Certains primates urbains ont aussi tendance à prélever de la nourriture et des objets humains (Brotcorne et al., 2017 ; Sha et al., 2009), ou à fouiller dans les poubelles et les déchets, ce qui peut avoir des répercussions sanitaires (Md-Zain et al., 2011). La présence de primates en zones urbaines entraîne aussi d'importants risques de zoonose. En effet, de nombreux pathogènes sont communs aux primates humains et non-humains du fait de notre forte proximité génétique et physiologique (Jones-Engel et al., 2006).

Cependant, les relations entre humains et primates urbains ne sont pas toujours conflictuelles. Dans certaines cultures hindoues, les singes (à l'origine les entelles d'Hanuman, mais aussi par extension les macaques ; Southwick & Siddiqi, 2011), sont considérés comme sacrés et respectés. Ils sont nourris et protégés à proximité des temples, des routes et d'autres lieux publics (Pragatheesh, 2011). Cependant, avec l'augmentation de la population humaine et des nuisances causées par les macaques, même dans ces zones où ils sont traditionnellement sacrés, les macaques sont de plus en plus perçus comme des nuisibles (Southwick & Siddiqi, 2011).

2.4.2 Zones agricoles

Les primates sont le taxon dominant sur la liste des espèces sauvages ravageant les cultures en Afrique et en Asie (Naughton-Treves et al., 1998). Les macaques, les babouins et les vervets sont particulièrement prépondérants dans la littérature sur la

consommation de cultures. Grâce à leur intelligence, leur capacité d'apprentissage, leur flexibilité comportementale, leur agilité et leur locomotion semi-terrestre, ils sont particulièrement bien équipés pour s'adapter aux habitats agricoles et extraire des aliments cultivés qu'ils incorporent dans leurs régimes (Hill, 2017). Cependant, la consommation de cultures n'est pas limitée aux seuls macaques, babouins et vervets. Pratiquement toutes les familles de primates comprennent des espèces qui se nourrissent dans des cultures (Lee & Priston, 2005). On a des exemples de consommation de cultures notamment chez les atèles (*Ateles geoffroyi*), les capucins (*Cebus capucinus*), les lémuriens (*Lemur catta*), les colobes (*Ptilocolobus tephroceles*), les entelles (*Trachypithecus vetulus*), et les grands singes tels que les orang outans (*Pongo abelii*), les chimpanzés (*Pan troglodytes*) et les gorilles (*Gorilla beringei*) (Campbell-Smith et al., 2011 ; Kibaja, 2014 ; Krief et al., 2014 ; LaFleur & Gould, 2009 ; McKinney, 2011 ; Nijman & Nekaris, 2010 ; Seiler & Robbins, 2016 ; Waters & Ulloa, 2007).

Les dommages causés aux cultures par les primates peuvent avoir d'importantes retombées économiques. Par exemple, à Maurice, les dommages causés par les macaques à longue queue ont été estimés à plus d'1,5 million de dollars (USD) par an (Lee & Priston, 2005). Ces dégâts peuvent affecter considérablement les moyens de subsistance des agriculteurs, pour qui protéger les cultures des primates est donc essentiel pour garantir la sécurité alimentaire et économique.

2.4.3 Les moyens de dissuasion

Pour dissuader les primates d'utiliser les ressources anthropiques, diverses méthodes de dissuasion sont mises en œuvre. Dans les zones urbaines, une approche consiste à réduire les sources de nourriture accessibles pour les singes, notamment en limitant l'accès aux poubelles (Mazué et al., 2023). Dans les zones agricoles, les agriculteurs utilisent des barrières, qu'elles soient artificielles ou végétales, pour empêcher l'accès aux cultures (Hill & Wallace, 2012). Les systèmes d'alarme et la surveillance des cultures peuvent également être utilisés pour détecter la présence de singes et les effrayer en cas d'approche (Hill & Wallace, 2012). Ces méthodes peuvent être efficaces pour les décourager, mais il est essentiel d'en combiner plusieurs pour assurer une meilleure efficacité (Hill & Wallace, 2012). Comme les primates peuvent s'adapter aux méthodes employées, il est important d'ajuster régulièrement ces méthodes pour maintenir leur

efficacité au fil du temps (Osborn & Hill, 2005). Il est aussi courant de jeter des projectiles vers les singes pour les faire fuir, et de dresser des chiens pour les repousser (Hill, 2005). Dans certains cas, les agriculteurs vont jusqu'à tuer les singes pour protéger leurs cultures (Meijaard et al., 2011). Il peut être conseillé de planter les cultures à une certaine distance des habitats naturels, car les cultures situées à moins de 200 mètres de ces habitats sont plus vulnérables aux dommages causés par les primates (Hill, 2017). L'utilisation de cultures moins attractives pour les primates peut également être une approche efficace pour décourager leur consommation (Saj et al., 2001).

3 Le magot

3.1 Présentation de l'espèce

Le magot (*Macaca sylvanus*), également connu sous le nom de macaque de Barbarie, vit principalement dans des régions tempérées et montagneuses du Maroc et de l'Algérie, caractérisées par des étés secs et des hivers froids (Figure 2 ; Ménard & Vallet, 1996 ; Taub, 1977). Une petite population, estimée à environ 200 individus, vit également à Gibraltar, au sud de la péninsule Ibérique (Figure 2 ; Majolo et al., 2013). C'est l'unique espèce de macaque vivant en dehors de l'Asie, et la seule espèce de primate non-humain en Afrique du Nord et en Europe.



Figure 2. Carte de distribution géographique des magots. Source : Montagne des Singes.

Les cédraies-chênaies du massif du Moyen-Atlas au Maroc abritent 75% des populations sauvages (Figure 3). Cependant, le nombre de magots dans cette région a chuté de 15000 à 5000 individus en 30 ans (Ménard et al., 2014a). Depuis 2008, l'espèce est classée comme étant en danger d'extinction sur la Liste Rouge de l'UICN (Wallis et al., 2020). Cette diminution est attribuée principalement à la dégradation forestière causée par le surpâturage et par une gestion forestière inadéquate (Figure 4 ; Camperio-Ciani et al., 2005 ; Mehlman, 1989 ; Ménard et al., 2014a), et au commerce illégal d'animaux exotiques (van Lavieren, 2008 ; van Lavieren & Wich, 2010). Le changement climatique, réduisant significativement les forêts de cèdres au Maroc et en Algérie, est également attendu comme une future menace pour les habitats naturels des magots (Abel-Schaad et al., 2018 ; Arar et al., 2018 ; Cheddadi et al., 2009). Les populations naturelles de magots sont actuellement fortement fragmentées, caractérisées par des flux de gènes réduits et une forte différenciation génétique (Le Gouar et al., 2021 ; Von Segesser et al., 1999).



Figure 3. Futaie de cèdres non dégradée abritant des magots dans le Parc National d'Ifrane, Maroc. Photo : Nelly Ménard.



Figure 4. Futaie de cèdres dégradée (ébranchée et pâturée) dans le Parc National d'Ifrane, Maroc. Photo : Nelly Ménard.

Les magots forment de grands groupes multimâle-multifemelle avec des sexe-ratios généralement équilibrées (Figures 5 et 6). Ils sont polygynandres et ont une reproduction saisonnière. La saison des accouplements s'étend de novembre à décembre, suivie de la saison des naissances en mai-juin après une gestation de 5,5 mois (Kuester & Paul, 1984; Ménard et al., 2001 ; Ménard & Vallet, 1993).



Figure 5. Trois magots en épouillage (Moyen-Atlas, Maroc). Photo : Elisa Neves.

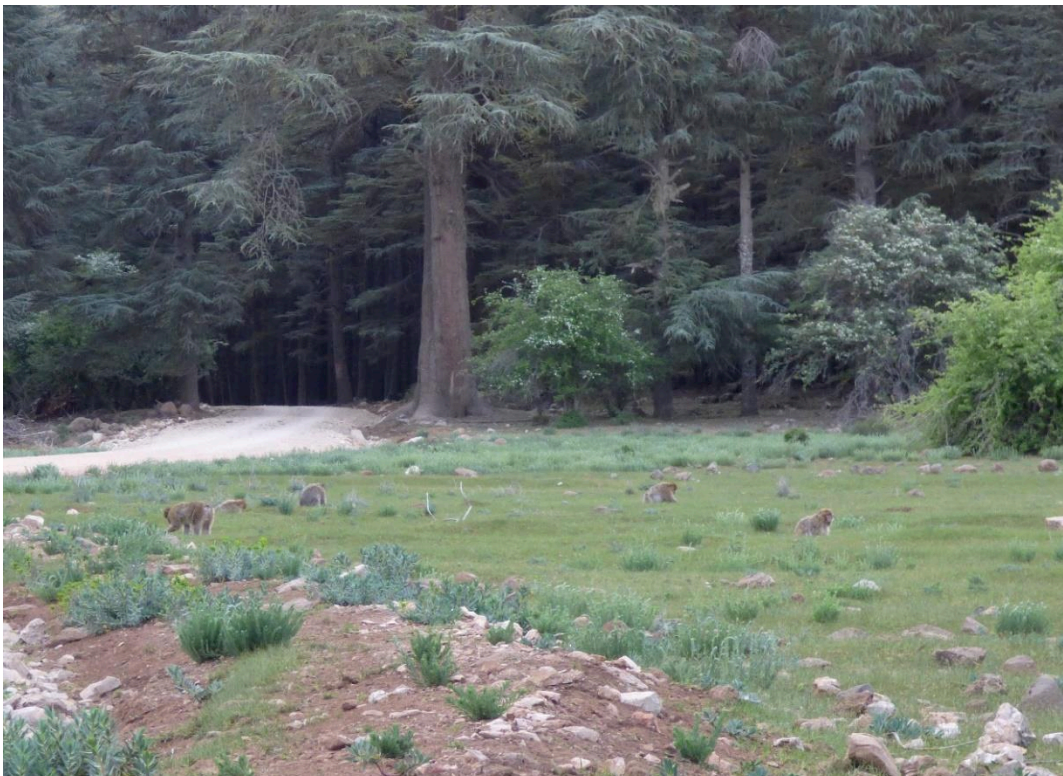


Figure 6. Groupe de magots en alimentation sur herbacées (Moyen-Atlas, Maroc). Photo : Elisa Neves.

3.2 Flexibilité comportementale des magots

Le magot est connu pour son importante flexibilité comportementale qui lui permet de vivre dans des habitats tempérés marqués par de fortes variations saisonnières des disponibilités de ressources alimentaires (Ménard, 2002). Les magots ont un régime généraliste, très variable entre différentes périodes de l'année, mais aussi entre habitats (Ménard, 2002). Ils ajustent leurs budgets d'activités en fonction des ressources disponibles et des contraintes liées à leur cycle de reproduction. Ils maximisent notamment leur temps d'alimentation lorsque les ressources alimentaires sont abondantes au début du printemps, puis les minimisent ensuite après la période des naissances pour passer plus de temps en interactions sociales (Ménard & Vallet, 1997). Les magots font aussi preuve de flexibilité dans leurs patterns de cohésion spatiale, présentant un système de fission-fusion uniquement dans des habitats rocheux dont la distribution des ressources est beaucoup plus sporadique que dans les habitats forestiers (Ménard et al., 1990). Cette importante flexibilité comportementale, commune chez de nombreuses espèces de macaques (Hill, 2017), contribue à la forte adaptabilité des magots à diverses pressions anthropiques, que ce soit dans des zones naturelles dégradées, urbaines, touristiques ou agricoles.

Au Maroc, dans le cas de dégradation marquée des forêts du Moyen-Atlas causée par le surpâturage, les magots adaptent leur régime alimentaire. La réduction de ressources herbacées les pousse à se tourner vers des ressources souterraines telles que les champignons et les invertébrés, et à incorporer de nouveaux aliments, comme l'écorce et les cônes de cèdre, les vers de terre et les insectes dermoptères (Ménard et al., 2014b). Ces ajustements entraînent des modifications de leurs budgets d'activités et de leur exploitation de l'espace, avec plus de temps consacré à la recherche de nourriture et une augmentation des distances parcourues quotidiennement. Pour compenser le temps supplémentaire passé à ces activités, ils réduisent leur temps de repos (Ménard et al., 2013). Dans des zones péri-urbaines en Algérie, les magots consomment des aliments anthropiques fournis par les touristes, tels que les fruits, les cacahuètes et le pain (Maibeche et al., 2015). Les mâles adultes consomment davantage de ces aliments que les femelles et les immatures. À Gibraltar, la disponibilité d'aliments anthropiques influence le comportement d'exploitation spatiale des magots : les groupes y ayant le plus accès réduisent leurs tailles de domaine et leurs distances journalières parcourues (Klegarth et

al., 2017). Ils ajustent également leurs budgets d'activités, consacrant moins de temps à la recherche de nourriture et à l'alimentation, et plus de temps au repos (Majolo et al., 2013). Au Maroc, la proximité avec les touristes engendre des niveaux d'anxiété élevés chez les magots, qu'ils mitigent par des mécanismes tels que le soutien social et les comportements affiliatifs et agressifs inter-individuels (Maréchal et al., 2011 ; 2016a). Les magots s'adaptent aussi aux zones agricoles où ils consomment des produits cultivés, et sont chassés par les humains (El Harrad et al., 2022 ; Waters et al., 2019). Cependant, les ajustements comportementaux spécifiques liés à l'inclusion d'aliments cultivés dans leur régime et aux persécutions humaines sont encore peu connus.

La flexibilité comportementale et les capacités d'adaptation des magots à différents niveaux de pression sont cependant limitées par un certain nombre de contraintes. La forte dépendance des magots aux habitats forestiers, par exemple, semble responsable de leur réticence à traverser des zones ouvertes de plus de 200m (Ménard & Vallet, 1996). Dans des massifs forestiers fortement fragmentés, cela entraîne une interruption des flux d'individus et de gènes entre populations (Le Gouar et al., 2021). Les contraintes imposées par le système social de l'espèce (société matrilineale, mode de reproduction polygynandre, forte saisonnalité reproductive, soins aux jeunes prodigués par les mâles) limitent aussi la plasticité de l'espèce et contraignent ses patterns démographiques dans des conditions dégradées (Ménard, 2002).

3.3 Conflits humain-magot

Contrairement à d'autres espèces de macaques qui sont intensivement étudiées dans le contexte des conflits avec les humains (Priston & McLennan, 2012), la littérature sur les magots, particulièrement dans un contexte agricole, reste limitée. Le magot est pourtant au centre de conflits dans des contextes anthropiques variés liés au tourisme, à la gestion forestière et à l'agriculture. Bien que toujours considéré comme nuisible par certains acteurs impliqués dans ces conflits, le magot a acquis le statut officiel d'espèce protégée au cours de la dernière décennie. Il a acquis ce statut au niveau national au Maroc depuis 2011 et en Algérie depuis 2012. Au niveau international, le magot est inscrit depuis 2017 à l'annexe I de la CITES, interdisant toute capture, vente ou mise à mort d'individus. Auparavant, il était déjà inscrit à l'annexe II de la CITES depuis 1975. Comme de nombreux conflits entre humains et faune sauvage, les conflits humain-magot sont complexes, impliquant une vaste palette d'acteurs humains aux intérêts divergents et contradictoires.

Certains groupes de personnes bénéficient de la présence du magot dans le contexte touristique, notamment les professionnels du tourisme comme les vendeurs de nourriture pour les singes, ou encore les propriétaires d'hôtels et de gîtes qui bénéficient directement de l'attraction des touristes par les magots. Pour ces acteurs, le magot est avant tout une ressource économique. Pour les magots, en revanche, les effets du tourisme sont essentiellement négatifs. Les interactions physiques entre magots et humains sont fréquentes sur les sites touristiques (Fuentes, 2006; Figure 7). Ces interactions, particulièrement lorsqu'elles sont agressives, font augmenter les niveaux d'anxiété des magots (Maréchal et al., 2011 ; 2016a). La proximité avec les touristes est aussi responsable de la transmission de pathogènes entre humains et magots (Carne et al., 2017), et les aliments humains fournis par les touristes peuvent causer des problèmes de santé (Borg et al., 2014). Le nourrissage des macaques au bord des routes augmente également le risque de collisions avec des véhicules (Hetman et al., 2019). De plus, l'habituation des magots à la présence humaine sur les sites touristiques facilite les activités de braconnage qui, visant essentiellement les juvéniles, affectent dramatiquement la démographie des populations (Ménard et al., 2014c).



Figure 7. Touristes à proximité de magots en bord de route (Moyen-Atlas, Maroc). Photo : Pascaline Le Gouar.

Dans le Moyen-Atlas au Maroc, les conflits humain-magot dans le contexte de la gestion forestière impliquent différents acteurs dont les intérêts divergent. On peut notamment citer les institutions responsables d'assurer la préservation de la biodiversité et l'exploitation durable des ressources naturelles, et les organismes et associations ayant pour but de protéger l'environnement et la faune sauvage, dont les missions peuvent entraîner des tensions avec d'autres acteurs locaux. Parmi ces derniers, on trouve notamment les éleveurs de bétail dont les animaux, en pâture dans la forêt, provoquent une diminution significative des ressources naturelles, en particulier au niveau de la strate herbacée (Ménard et al., 2013 ; Ménard et al., 2014b). Ces ressources sont essentielles non seulement pour les magots, mais aussi pour d'autres espèces sauvages. Les conflits peuvent aussi être liés aux effets directs des magots sur l'environnement forestier. Dans le Moyen-Atlas, les magots sont perçus négativement par les forestiers car ils arrachent l'écorce des cèdres (*Cedrus atlantica*), un arbre emblématique et à haute valeur commerciale de cette région. L'écorçage des cèdres par les magots n'est pas lié à une recherche d'eau en raison d'un déficit en eau libre dans le milieu (Menard et al., 1999) contrairement à l'hypothèse évoquée par Camperio Ciani et al. (2001). En effet, la teneur en eau dans l'écorce y est plus faible que dans les autres ressources végétales consommées (Menard et al., 1999), mais les magots y trouvent certains minéraux en plus forte concentration (N. Ménard, *comm.pers.*).

Dans le contexte agricole, les divergences d'intérêt sont évidentes entre agriculteurs et acteurs œuvrant pour la protection des magots. En effet, les incursions fréquentes des magots dans les cultures, et les dégâts qu'ils y occasionnent, ont un coût financier potentiellement important pour les agriculteurs, se traduisant par une perte de production et des dépenses supplémentaires pour la protection des cultures. Cependant, ces conflits sont pour l'instant peu connus, et leurs effets sur les magots n'ont pas été étudiés.

3.4 Menaces et actions de conservation pour le magot

En 2012, le Haut Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification a initié un plan d'action national pour la conservation du singe magot au Maroc. Parmi les principaux facteurs de déclin des populations du magot, on identifie : la dégradation et la perte d'habitats, les conflits d'intérêts entre humains et magots, et le commerce illégal de

magots. Différentes mesures ont été initiées pour limiter ces pressions. Par ailleurs, la compréhension des impacts de ces pressions sur la démographie des populations est essentielle. Un programme de réintroduction de magots dans un habitat favorable d'où l'espèce a disparu au siècle dernier a aussi été initié pour renforcer les effectifs globaux.

3.4.1 Dégradation et perte d'habitats

La dégradation et la perte d'habitats ont été identifiées comme les principales causes du déclin des populations de magots. Cette dégradation est causée en partie par l'exploitation excessive du bois dans les forêts et l'ébranchage des cèdres par les populations locales, mais le surpâturage en est surtout le principal responsable, entraînant une dégradation accélérée des ressources alimentaires du magot et empêchant la régénération naturelle de la végétation (Camperio Ciani et al., 2003 ; 2005 ; Ménard et al., 2014a). La réduction des habitats du magot entraîne la fragmentation des populations en petits isolats entre lesquels les flux de gènes sont réduits et la différenciation génétique est forte (Le Gouar et al., 2021 ; Von Segesser et al., 1999). Pour atténuer ces pressions, le plan d'action pour la conservation du magot vise à restaurer et maintenir des zones de corridor, de refuges et d'alimentation à grande valeur pour les magots. La réduction de ces pressions humaines implique aussi une gestion et une exploitation rationnelles des ressources naturelles et la promotion d'activités d'éco-développement local pour soutenir la protection et la conservation du magot. En outre, l'implication des communautés humaines locales dans l'identification et la mise en œuvre de solutions appropriées est indispensable. Cela implique de soutenir ces communautés dans le développement d'activités économiques moins néfastes pour l'environnement et de mettre en place des plans d'éducation pour les jeunes générations (Camperio Ciani et al., 2003).

3.4.2 Conflits d'intérêts entre humains et magots

Les conflits d'intérêts entre humains et magots, détaillés dans la partie précédente, se manifestent par la compétition pour l'accès aux ressources alimentaires et en eau, les conflits avec les agriculteurs en raison des dommages portés aux récoltes, les conflits avec les forestiers en raison de l'écorçage des cèdres, et les impacts négatifs du tourisme sur les populations de magots. Les attaques et la persécution des magots par les chiens de bergers et les humains ont également été identifiés comme menaces pesant sur les

populations. Pour atténuer efficacement les conflits avec les humains, il est indispensable d'en comprendre pleinement toutes les composantes (Nyhus, 2016). Cela implique de comprendre à la fois les enjeux pour les divers acteurs humains impliqués et leurs comportements vis-à-vis des magots, ainsi que les comportements des magots, et leurs réponses face aux perturbations humaines. Ces éléments restent encore relativement méconnus dans le cas des conflits entre humains et magots, particulièrement dans le contexte agricole. Il est aussi crucial, pour limiter les impacts négatifs du tourisme, de mieux réguler le nourrissage des magots par les touristes (Maréchal et al., 2016b).

3.4.3 Commerce illégal de magots

Le commerce illégal de magots, principalement destinés au marché européen, inflige de graves dommages aux populations sauvages. Les immatures sont particulièrement visés par le braconnage, et on estimait, il y a 15 ans, que 300 individus étaient prélevés chaque année de leur milieu naturel au Maroc (van Lavieren, 2008). Ce déclin du nombre d'immatures dans les populations naturelles peut avoir des conséquences dramatiques sur la démographie de ces populations, perturbant leur équilibre et leur capacité à se renouveler (Ménard et al., 2014c). Pour freiner ce commerce illégal, le plan de conservation du magot a initié un renforcement du contrôle et de la surveillance aux frontières et au sein du Maroc, et le sauvetage d'individus détenus illégalement. L'application renforcée des mesures déjà mises en place en Europe est aussi essentielle. Gibraltar, étant la principale porte d'entrée des magots en Europe, doit faire l'objet d'une attention particulière dans l'application de ces régulations (van Uhm, 2014). Il est également crucial d'éduquer à la fois les populations locales marocaines et, peut-être encore plus important, les consommateurs européens, sur la vulnérabilité des magots et sur les répercussions de ce commerce sur la persistance de leurs populations (van Uhm, 2014).

3.4.4 Facteurs affectant la démographie

Dans les plans de conservation de toute espèce, comprendre comment la démographie des populations est influencée par les variations de l'environnement, qu'elles soient naturelles ou anthropiques, est crucial. Pour estimer correctement les risques d'extinction d'une espèce et y répondre de manière appropriée, il est nécessaire de pouvoir mener des analyses de viabilité fiables. Cela nécessite une connaissance précise

des paramètres démographiques des populations, tels que les taux de survie et de reproduction (Conde et al., 2019). Les impacts du tourisme et du pastoralisme sur la démographie des magots ont déjà été étudiés (Ménard et al., 2014c). Le tourisme, contrairement au pastoralisme, est associé à un déficit important d'immatures dans les groupes de magots car le nourrissage des magots facilite leur braconnage, qui vise particulièrement les juvéniles. Ni le tourisme, ni le pastoralisme ne semblent affecter les taux de reproduction des magots (Ménard et al., 2014c). Les effets démographiques des conflits humain-magot dans des contextes agricoles, quant à eux, ne sont pas connus.

3.4.5 Réintroductions

Protéger et restaurer les habitats naturels des magots est certes crucial pour leur conservation, mais s'appuyer uniquement sur cette approche de long terme n'est pas réaliste tant que les populations humaines locales dépendront de l'exploitation des forêts. Dans ce contexte urgent de conservation des magots, la réintroduction, c'est-à-dire la translocation intentionnelle d'individus dans une zone de leur aire de répartition historique d'où ils ont disparu, peut permettre de renforcer plus rapidement les effectifs et restaurer les flux entre populations (IUCN/SSC, 2012). Les réintroductions peuvent être vitales pour la conservation d'une espèce, mais elles sont souvent coûteuses (Converse et al., 2013) et ont historiquement rencontré un succès limité (Griffith et al., 1989). Pour maximiser les chances de réussite, il est donc essentiel d'acquérir autant d'informations que possible sur les facteurs influençant le succès et d'utiliser des outils de prédiction comme des modèles de viabilité qui intègrent des paramètres démographiques fiables (Armstrong & Reynolds, 2012). Le succès des réintroductions est généralement meilleur quand le nombre d'individus réintroduits est élevé, avec une grande diversité génétique (Griffith et al., 1989). De plus, la réintroduction a plus de chances de réussir lorsque la zone de réintroduction offre suffisamment de zones refuges, que la compétition y est faible, et qu'il y a peu de variations environnementales (Griffith et al., 1989). Une bonne gestion de l'habitat et une préparation adéquate à l'acclimatation des individus réintroduits sont également importantes, ainsi que le suivi et les soins éventuels après le lâcher (Griffith et al., 1989). Cette attention est particulièrement cruciale si les individus réintroduits proviennent de populations captives, qui peuvent avoir plus de difficultés à s'acclimater aux nouveaux habitats que les individus sauvages (Converse et al., 2013).

L'ANEF (Agence Nationale des Eaux et Forêts marocaine), en collaboration avec les ONG AAP (Animal Advocacy and Protection) et IFAW (International Fund for Animal Welfare), et l'Université de Rennes, a lancé un projet de réintroduction de magots dans le Parc National de Tazekka, situé au nord-est du Moyen-Atlas au Maroc. Historiquement, ce parc faisait partie de l'aire de répartition des magots jusqu'en 1930, avant que la population ne disparaisse complètement de cette zone. La cause de cette disparition n'est pas clairement établie, mais on pense que la dégradation avancée de la forêt a empêché les magots de trouver les ressources nécessaires à leur survie. Le plan de gestion du parc, depuis sa création en 1950, est centré sur la restauration de l'écosystème naturel, y compris la réintroduction d'espèces de plantes et d'animaux indigènes. Avec l'augmentation des efforts pour contrôler le commerce illégal de magots au cours des dernières années, le nombre de confiscations de magots sur le marché noir au Maroc et en Europe a considérablement augmenté. Ce stock croissant d'individus fournit les candidats pour la réintroduction à Tazekka.

Depuis 2019, l'ANEF, en collaboration avec AAP et l'Université de Rennes, a entrepris une évaluation exhaustive de l'habitat et des ressources disponibles pour les magots dans le parc. Les résultats de cette évaluation ont permis de conclure que le parc, et les zones forestières alentour, constituent un habitat favorable à l'établissement d'une population de magots. L'habitat ne comporte pas de barrières majeures à la dispersion des magots, et comprend des zones de refuges et des ressources alimentaires et en eau quantitativement et qualitativement suffisantes pour supporter une population estimée à 1500 à 3000 individus de magots, soit 38 à 75 groupes (Ménard & Le Gouar, *non-publié*). Des installations pour la réhabilitation et le lâcher des individus ont ainsi été construites dans le parc, où la phase de réhabilitation des individus à réintroduire a commencé en 2022. Les magots sont actuellement dans de grands enclos dans le parc, où ils s'acclimatent à leur nouvel habitat et aux ressources naturelles disponibles. Étant donné que les individus relâchés proviennent de sources différentes, l'acclimatation en enclos leur permet également de former des liens sociaux avec les autres membres de leur nouveau groupe (deux groupes actuellement), afin que les groupes soient cohésifs au moment du lâcher. Le lâcher est prévu pour 2024.

4 Objectifs et plan de la thèse

Les objectifs de cette thèse sont multiples et visent à contribuer à la conservation du magot, dont la survie est menacée par différents facteurs anthropiques. La sauvegarde de cette espèce requiert une compréhension profonde des multiples facteurs en action afin d'élaborer des réponses adaptées. Parmi ces facteurs, certains sont bien documentés, comme la dégradation des habitats et le commerce illégal, tandis que d'autres, comme les conflits avec les humains liés à l'agriculture, sont moins connus. La préservation de l'espèce passe aussi par la compréhension de l'impact des pressions environnementales sur la dynamique populationnelle et la mise en évidence des paramètres démographiques sensibles à ces pressions et les plus susceptibles d'affecter le devenir des populations.

Dans la première partie de cette thèse, constituée de deux chapitres, je cherche à mieux comprendre les enjeux de conservation associés à l'exploitation de zones agricoles par les magots. Le premier chapitre aborde les modifications comportementales des magots en relation avec leur consommation d'aliments cultivés. J'y fais l'hypothèse que les magots tirent des bénéfices énergétiques de cette consommation, qui doivent se traduire par des ajustements comportementaux au niveau de leurs budgets d'activités et de leurs patterns d'exploitation de l'espace. Je vérifie ces prédictions en comparant les comportements de magots se nourrissant dans des cultures à ceux de magots vivant dans des habitats préservés sans accès à des ressources anthropiques. Dans le deuxième chapitre, je fais l'hypothèse que l'utilisation de ressources cultivées dans un habitat fortement anthropisé engendre des coûts pour les magots, causés par les conflits avec les agriculteurs. Je prédis que, pour mitiger ces coûts, les magots devraient exhiber des stratégies d'évitement des interactions hostiles avec les humains. Je cherche aussi, dans ce chapitre, à identifier les stratégies mises en place par les humains pour dissuader les magots d'accéder aux cultures, et à estimer leur efficacité.

Dans la seconde partie, elle aussi constituée de deux chapitres, je m'intéresse à la démographie et à la dynamique des populations de magots. Dans le troisième chapitre, j'étudie comment la démographie des magots est modulée par les fluctuations environnementales naturelles. Pour ce faire, j'estime les paramètres démographiques (survie et reproduction) de magots vivant dans des habitats préservés, et j'analyse leurs variations en fonction des variations de conditions environnementales, en particulier la

disponibilité de nourriture. Je fais l'hypothèse que la croissance des populations doit être plus fortement affectée par des variations de survie des adultes que par d'autres paramètres comme la survie des juvéniles et la reproduction, et que la survie des adultes doit être moins affectée par les variations environnementales que les autres paramètres. Dans le quatrième chapitre, j'évalue le succès potentiel de la réintroduction planifiée des magots dans le parc national de Tazekka en créant un modèle de viabilité basé sur les paramètres démographiques que j'ai déterminés dans des populations naturelles, et sur les effectifs de magots disponibles pour cette réintroduction.

L'ensemble de ces travaux repose sur des observations effectuées sur trois populations de magots vivant dans des milieux écologiques contrastés. Une population vit dans un habitat fortement anthropisé au Maroc, dégradé avec des cultures fruitières et du surpâturage (Figures 8 à 10). Les données sur cette population proviennent de mes propres observations, ainsi que celles de C. Duperron et N. Ménard, réalisées en 2021 et 2022. Les deux autres populations vivent en Algérie, dans des habitats naturels bien préservés, avec une faible présence humaine et aucun accès à des ressources anthropiques (Figures 11 à 13). Les données que j'ai analysées sur ces deux populations ont été récoltées entre 1983 et 1993 par N. Ménard et D. Vallet.

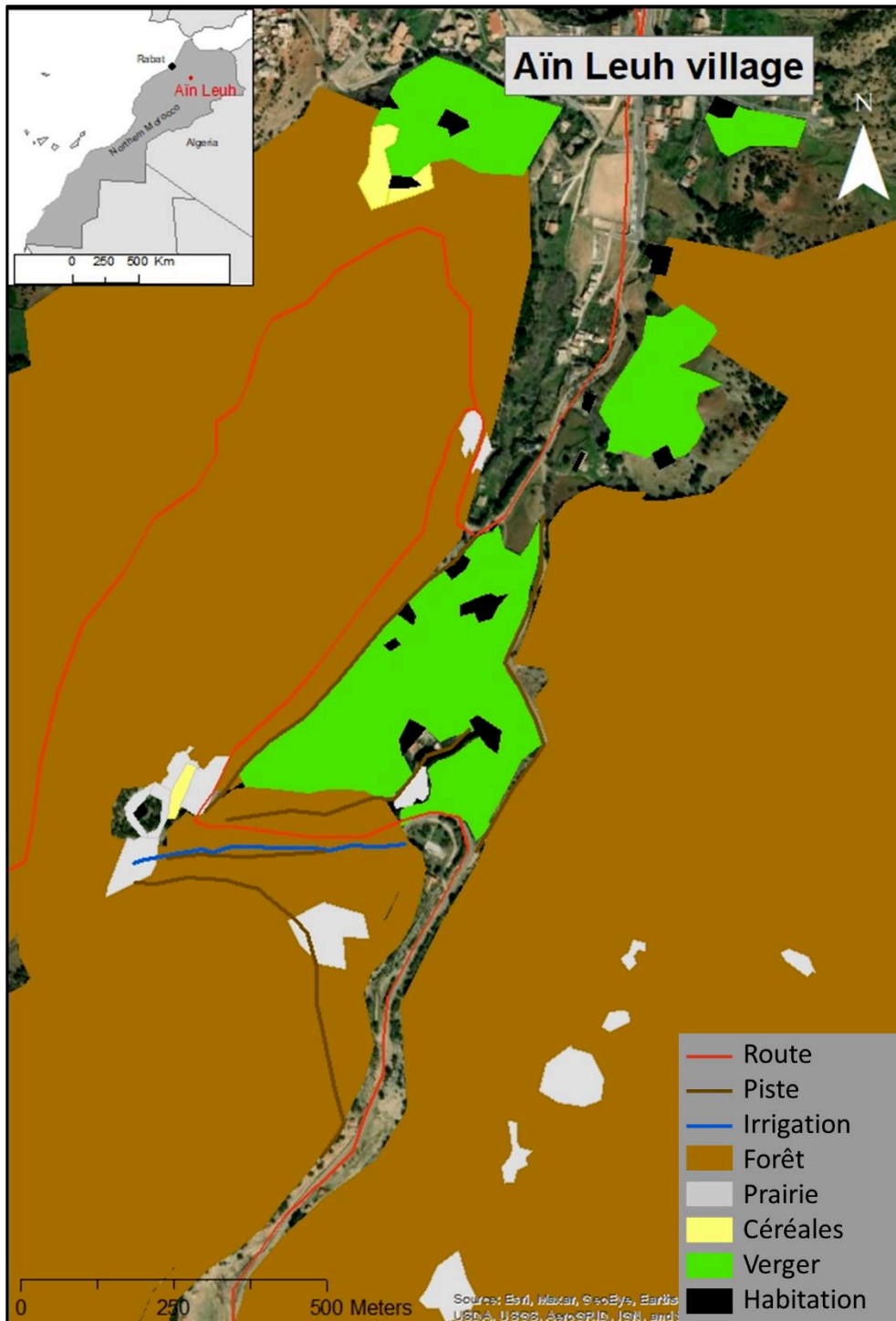


Figure 8. Carte du site d'étude anthropisé à Aïn Leuh, Maroc. Source : Elisa Neves.



Figure 9. Vergers accolés à la forêt sur le site d'Aïn Leuh (Maroc). Photo : Elisa Neves.

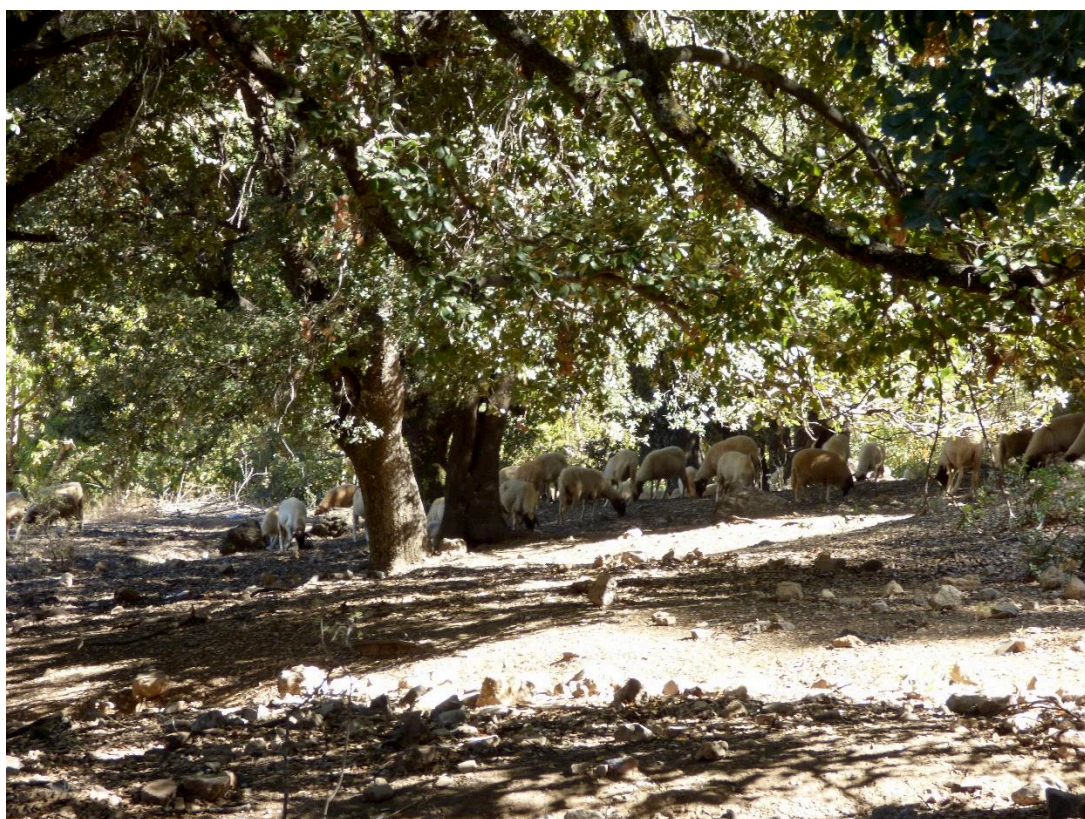


Figure 10. Moutons pâturent en forêt sur le site d'Aïn Leuh (Maroc). Photo : Nelly Ménard.

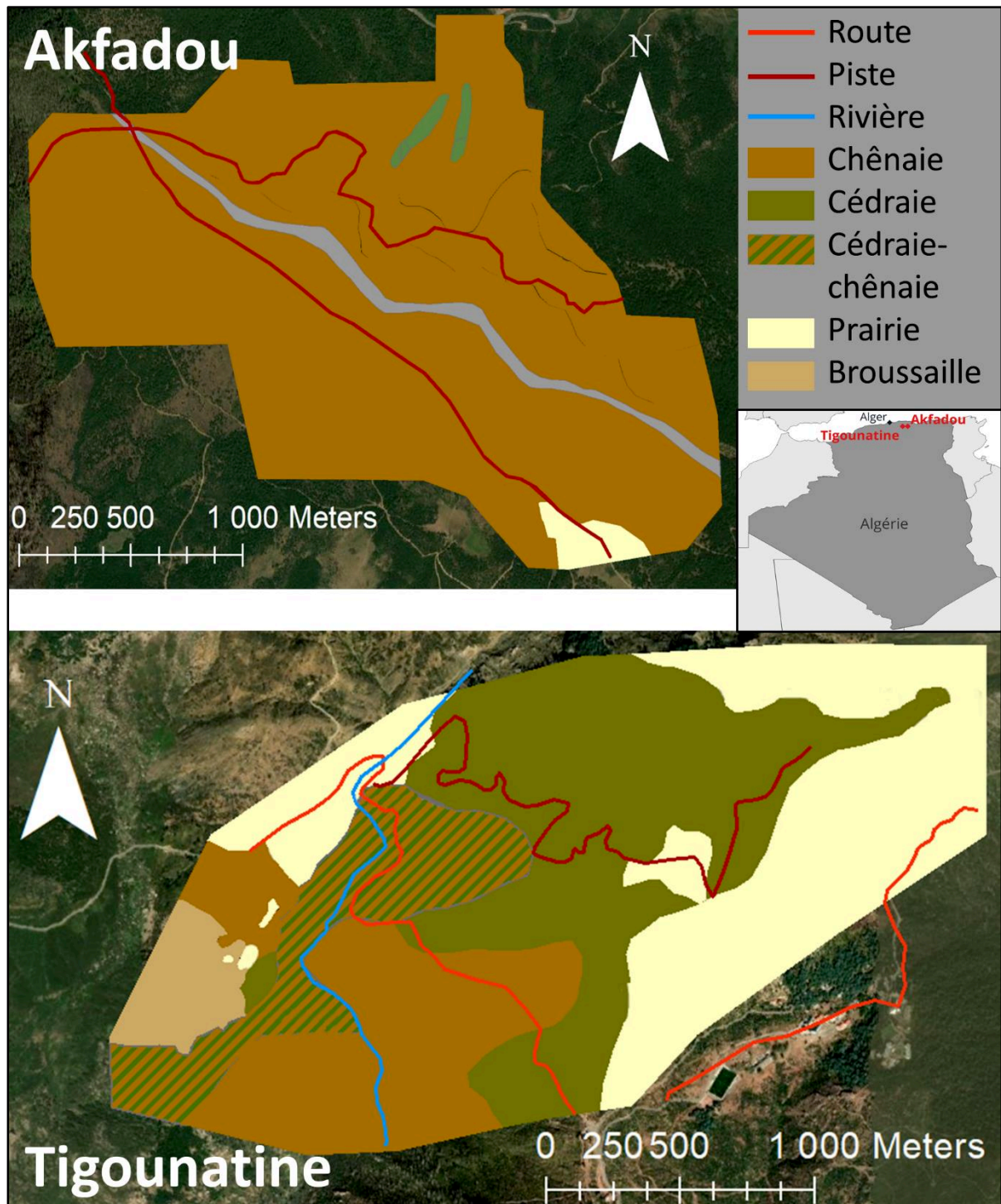


Figure 11. Cartes des sites d'études algériens Akfadou et Tigounatine. Source : Elisa Neves.

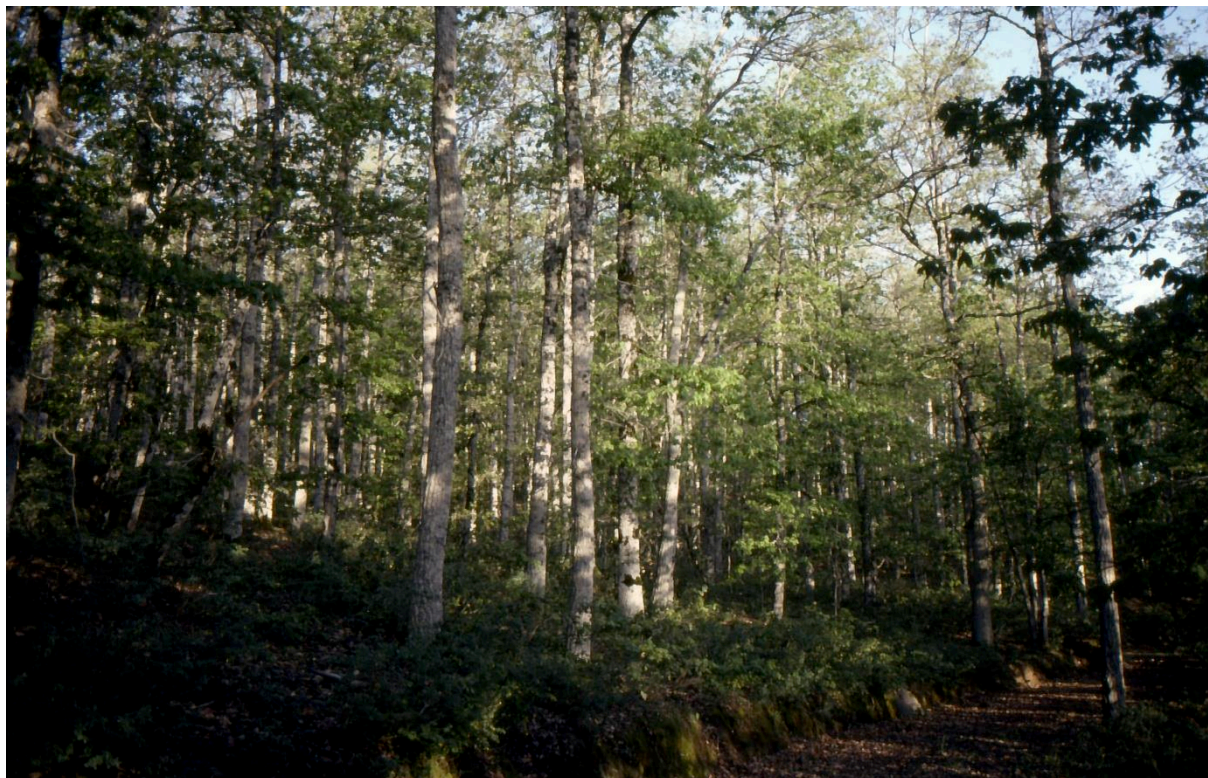


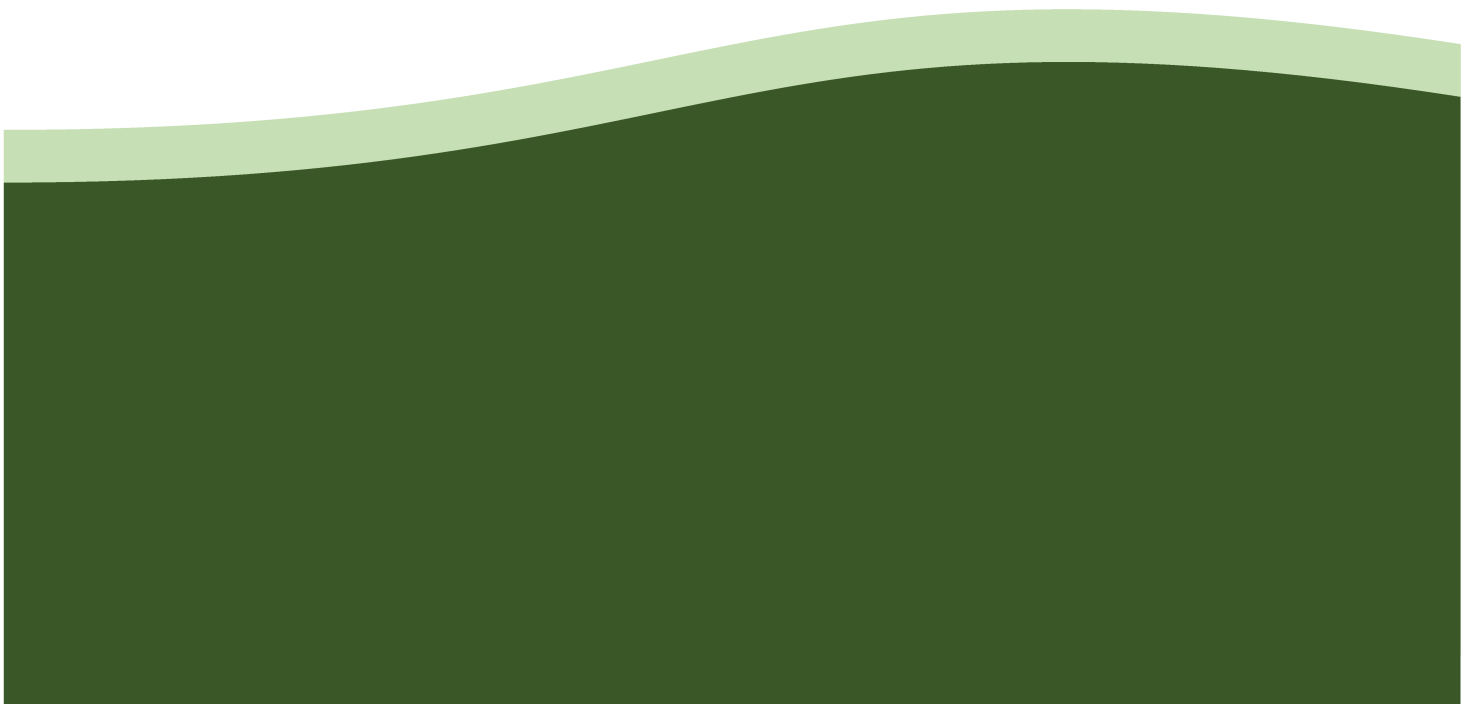
Figure 12. Forêt de chênes préservée sur le site d'Akfadou (Algérie). Photo : Nelly Ménard.



Figure 13. Cédraie-chênaie préservée sur le site de Tigounatine (Algérie). Photo : Nelly Ménard.

Partie I

Flexibilité comportementale de magots dans un paysage agricole au Maroc : consommation d'aliments cultivés et interactions avec les humains



Chapitre 1

**Ajustements comportementaux de singes magots
se nourrissant dans des cultures au Maroc**



Résumé du chapitre 1 : Ajustements comportementaux de singes magots se nourrissant dans des cultures au Maroc

Contexte

L'expansion des zones agricoles, représentant près de 40% de la surface terrestre (Foley et al., 2005), entraîne une perte importante d'habitats et de ressources naturels et menace la biodiversité mondiale (Newbold et al., 2015). Cependant, les terres agricoles peuvent fournir de nouvelles ressources alimentaires aux animaux sauvages capables de les exploiter. Les aliments cultivés sont souvent énergétiquement riches, localement abondants, et spatialement et temporellement prévisibles, ce qui peut les rendre plus avantageux que les aliments naturels et conduire à une meilleure efficacité de fourrage des animaux (Saj et al., 1999 ; Strum, 1994). Ces avantages énergétiques peuvent se traduire par des modifications des budgets d'activités, avec moins de temps passé à rechercher de la nourriture et/ou à s'alimenter, libérant plus de temps pour le repos (Priston, 2005 ; Saj et al., 1999 ; Strum, 1994 ; Warren et al., 2010). Ils peuvent aussi permettre aux animaux de réduire leurs déplacements journaliers et leurs tailles de domaines vitaux (Abu Baker et al., 2017 ; Davison et al., 2009 ; Hoffman & O'Riain, 2012 ; Saj et al., 1999).

Les macaques, grâce à leur grande flexibilité comportementale, sont particulièrement efficaces pour exploiter des ressources cultivées, et sont ainsi considérés comme nuisibles dans de nombreuses zones agricoles (Hill, 2017). Cette perception d'animal nuisible représente une menace pour leur conservation, particulièrement dans le cas d'espèces protégées. Il est donc important de comprendre les comportements d'espèces exploitant des ressources cultivées, et leur capacité à s'adapter et survivre dans des paysages agricoles. Le magot (ou macaque de Barbarie) est classifié comme étant en danger d'extinction sur la Liste Rouge de l'UICN (Wallis et al., 2020). La majorité des populations vit dans les cédraies-chênaies du Moyen-Atlas au Maroc, dont les bordures sont progressivement converties en terres agricoles (Kouba et al., 2018). Certaines de ces terres agricoles sont exploitées par des magots, ce qui entraîne des relations conflictuelles avec les humains.

Objectifs et hypothèses

Le premier objectif de ce chapitre est de comprendre comment la consommation d'aliments cultivés affecte le comportement des magots, notamment leurs budgets d'activités et leur exploitation de l'espace. Pour ce faire, nous avons comparé les régimes alimentaires, les budgets d'activités, et les patterns d'exploitation de l'espace de groupes de magots vivant dans une zone agricole dans le Moyen-Atlas au Maroc à ceux de groupes vivant dans des forêts préservées sans accès à des ressources anthropiques en Algérie. Nous faisons l'hypothèse que les aliments cultivés représentent une part importante du régime des magots et influencent leurs budgets d'activités et leurs patterns d'exploitation de l'espace. Par rapport aux groupes se nourrissant exclusivement d'aliments naturels, les

groupes se nourrissant dans des cultures devraient (i) passer moins de temps en recherche de nourriture et en alimentation, et plus de temps en repos et en interactions sociales, (ii) avoir de plus petits domaines vitaux et parcourir chaque jour des distances plus courtes, (iii) avoir des zones de dortoirs plus prévisibles.

Le second objectif est de déterminer si les budgets d'activités et les régimes alimentaires des groupes sont influencés par les interactions avec les humains et les chiens domestiques.

Méthodes

Sites, périodes d'étude et groupes de magots

L'un des sites d'étude était situé à l'interface entre une cédraie-chênaie et des terres agricoles près du village d'Aïn Leuh dans le Moyen-Atlas au Maroc. Nous avons suivi trois groupes de magots sur ce site à l'automne (octobre-novembre) 2021 et au printemps-été (mai-août) 2022. L'essentiel des cultures était composé de vergers de cerises et de noix (14,2 ha). Un champ de céréales était également présent sur le site d'étude (0,2 ha). En mai, et jusqu'à la récolte des cerises début juin, les cultures étaient surveillées par des gardiens dans le but de repousser les magots qui s'en approchaient. Il y avait une forte présence humaine sur ce site, dans les cultures mais aussi dans la forêt où les bergers accompagnaient des troupeaux de moutons. Le site d'Aïn Leuh est ci-après dénommé « site perturbé ». Les deux autres sites étaient situés dans une chênaie (Akfadou), et dans une cédraie-chênaie (Tigounatine) bien préservées en Algérie, avec une faible présence humaine et aucune zone cultivée. Nous avons observé un groupe de magot sur chacun de ces deux sites, aux printemps, été et automne 1983 et 1984. Ces deux sites sont ci-après dénommés « sites naturels ».

Collecte des données

Nous avons suivi les groupes de magots de l'aube au crépuscule et avons noté l'activité de 5 individus toutes les 15 minutes (observations « scans »). Nous avons divisé les activités en 5 catégories : recherche de nourriture, alimentation, locomotion, repos, et interactions sociales. Lorsque l'activité enregistrée était l'alimentation, nous avons noté l'espèce consommée. Nous avons aussi noté tous les événements de perturbation des magots par des humains ou des animaux domestiques. Nous avons relevé la position GPS des groupes de magots toutes les 30 minutes.

Analyse des données

Nous avons estimé les régimes alimentaires et budgets d'activités mensuels moyens des groupes à partir des observations scans. Nous avons construit des GLMM pour examiner les effets du type de site (perturbé ou naturel), du mois et de l'interaction type de site × mois sur les régimes alimentaires et les budgets d'activités des groupes. Nous avons estimé les distances journalières moyennes parcourues par les groupes chaque mois et sur chaque site en sommant les distances moyennes parcourues à chaque demi-heure.

Nous avons estimé les tailles de domaines vitaux des groupes via la méthode d'estimation par noyau (KDE ; Silverman, 1986). Nous avons compté le nombre de zones utilisées comme dortoirs par les groupes, et avons calculé le pourcentage de réutilisation du même dortoir deux soirs de suite sur chaque site.

Nous avons calculé, pour chaque mois et site, les taux horaires moyens de perturbations anthropiques agressives et non-agressives (par les humains et les chiens). Nous avons ensuite fait une analyse de co-inertie multiple (Bady et al., 2004) pour identifier de potentielles relations entre perturbations anthropiques, budgets d'activités, régimes alimentaires et distances journalières parcourues.

Résultats

Régimes alimentaires et budgets d'activités

En moyenne sur les 6 mois d'observations, les aliments cultivés ont représenté 37% du régime des magots vivant sur le site perturbé, avec une forte variabilité entre mois (min : 4%, max : 79% ; Figure 1). Les aliments cultivés représentaient l'essentiel du régime de juin à août. Les autres mois, le régime était composé essentiellement d'herbacées poussant en forêt et dans les cultures, et d'arbres et arbustes. Sur les sites naturels, les régimes étaient constitués essentiellement d'herbacées, arbres et arbustes, mais aussi de lichens, champignons et insectes.

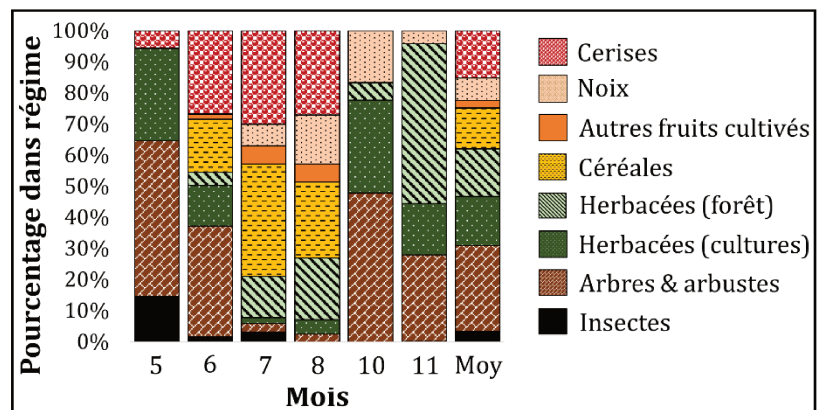


Figure 1. Régimes mensuels sur le site perturbé

Les magots du site perturbé ont passé significativement plus de temps à s'alimenter en mai et en novembre, plus de temps à rechercher de la nourriture en juin et novembre, et moins de temps à se reposer en mai et juin que les magots des sites naturels.

Exploitation de l'espace

Le domaine vital du groupe focal principal vivant sur le site perturbé (84 ha) était 2,5 à 3 fois plus petit que ceux des groupes vivant sur les sites naturels d'Akfadou (266 ha) et Tigounatine (212 ha). Le groupe du site perturbé a utilisé le même dortoir deux soirs de suite dans 94% des jours d'observation, contre 0% et 8% pour les groupes d'Akfadou et Tigounatine, respectivement.

Relations entre perturbations anthropiques, budgets d'activités, régimes alimentaires et distances journalières

Sur le site perturbé, les magots ont rencontré en moyenne 0,52 perturbations anthropiques par heure. Ces perturbations impliquaient des rencontres avec des humains dans 51,4% des cas, avec des chiens dans 33,3% des cas, avec du bétail dans 9,7% des cas, et avec des véhicules dans 5,6% des cas. Les humains et les chiens présentaient des comportements agressifs envers les magots dans 50% et 71% de leurs rencontres, respectivement. Sur les sites naturels d'Akfadou et Tigounatine, les magots ont rencontré en moyenne 0,04 et 0,06 perturbations anthropiques par heure, respectivement.

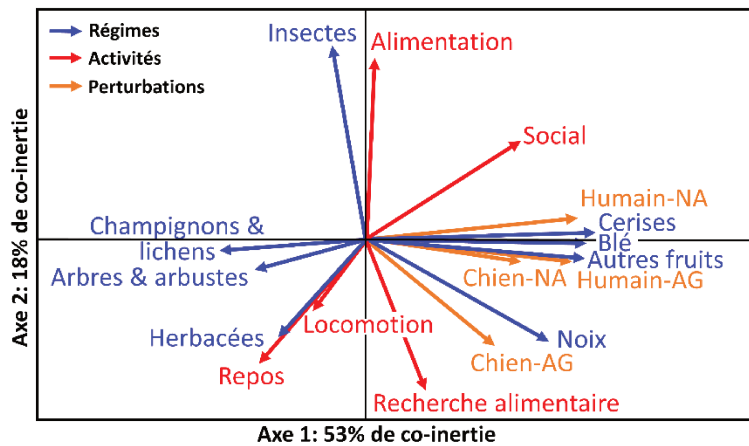


Figure 2. Représentation graphique de l'analyse de co-inertie multiple. AG: Agressif; NA: Non-agressif.

sur la partie négative, à celle d'aliments cultivés sur la partie positive, associée aux perturbations anthropiques (Figure 2). Les budgets d'activités sont bien représentés sur le deuxième axe mais contribuent peu au premier, ce qui montre qu'ils sont peu influencés par les perturbations anthropiques (Figure 2). Alors que l'influence humaine augmente (le long de l'axe 1), les distances parcourues quotidiennement par les magots diminuent significativement.

Discussion

Sur le site perturbé, les aliments cultivés ont représenté l'essentiel du régime des magots pendant trois des six mois d'étude. Lorsque les aliments cultivés n'étaient plus présents (en novembre), les cultures sont restées attractives pour les magots qui y ont passé beaucoup de temps à se nourrir de ressources herbacées. En effet, la strate herbacée était plus fournie dans les cultures qu'en forêt, sa croissance y étant favorisée par l'irrigation artificielle, et n'y étant pas limitée par le pâturage des moutons.

Contrairement à nos prédictions, les magots vivant sur le site perturbé ont passé plus de temps à s'alimenter que ceux des sites naturels, particulièrement lorsque leur accès aux ressources cultivées était limité (mai et novembre). Ils ont aussi passé plus de temps en recherche alimentaire, et moins de temps en repos. Ces résultats suggèrent que, lorsque les magots du site perturbé avaient accès aux ressources cultivées, ils parvenaient à maintenir des budgets d'activités similaires à ceux de groupes non-perturbés. Par contre,

lorsque les ressources cultivées n'étaient pas ou peu accessibles, les variations de budgets d'activités semblent indiquer une augmentation des coûts énergétiques pour les groupes du site perturbé, probablement attribuable à la forte dégradation des ressources naturelles. Le temps passé en interactions sociales ne différait pas entre sites. Similairement, sur un site dégradé mais sans accès à des ressources anthropiques, des magots ont réduit leur temps de repos mais maintenu leur temps d'interactions sociales (Ménard et al., 2013). Cela pourrait s'expliquer par le fait que, dans un habitat avec d'importantes perturbations anthropiques, le maintien des liens sociaux au sein du groupe est essentiel pour limiter les niveaux de stress (Kikusui et al., 2006 ; Sachser et al., 1998).

La réduction des distances parcourues quotidiennement et du domaine vital sur le site perturbé par rapport aux sites naturels suggère une réduction des dépenses énergétiques liée à la consommation d'aliments cultivés. Cependant, malgré des distances plus courtes parcourues quotidiennement par les groupes du site perturbé, le temps passé en déplacement par les individus ne variait pas entre sites. Cela pourrait être dû aux taux importants de perturbations anthropiques qui obligent les individus à se déplacer régulièrement sur de courtes distances pour fuir les perturbations (Cañadas Santiago et al., 2020 ; Sheehan & Papworth, 2019). Une analyse fine des motivations poussant les individus à se déplacer permettrait d'explorer cette hypothèse.

Les patterns de sélection de dortoirs étaient très différents entre sites. Chez les primates, la sélection de zones de dortoirs dépend à la fois de la proximité des ressources alimentaires, et des pressions de prédation (Albert et al., 2011), résultant en une balance coûts-bénéfices entre gains énergétiques et sécurité. Sur les sites naturels, les groupes de magots avaient de nombreuses zones de dortoirs, et évitaient d'utiliser la même deux soirs de suite, probablement pour limiter les risques que des prédateurs puissent prédire leur localisation (Albert et al., 2011). Sur le site perturbé, les magots n'ont utilisé que trois zones de dortoirs différentes, toutes localisées à moins de 130m des cultures. Ils réutilisaient très fréquemment le même dortoir plusieurs soirs de suite. Le dortoir le plus fréquemment utilisé était situé à moins de 50m d'une route, et juste au-dessus d'une piste fréquemment empruntée par des humains et des chiens. Cela suggère que sur ce site, les magots minimisent la sécurité pour maximiser les gains énergétiques.

Les patterns d'utilisation de l'espace semblent stables pendant les 6 mois d'observations (soit très centrés autour des cultures), même lorsque l'accès aux aliments cultivés était limité. Il reste encore à déterminer si cela est essentiellement dû à l'attractivité des cultures, ou à d'autres facteurs tels que la compétition pour l'espace avec des groupes voisins. Les périodes d'observation comprenaient principalement des périodes de production de fruits et de céréales dans les cultures. Nous ne savons donc pas si les comportements des magots et les perturbations anthropiques sont comparables en hiver. Des observations pendant la période hivernale pourraient nous aider à identifier plus précisément les facteurs influençant les comportements des magots en milieu agricole.

Cette étude vient compléter l'état des connaissances sur la flexibilité comportementale des magots qui leur permet de s'adapter à différents types d'habitats anthropiques, comme des zones péri-urbaines (Maibeche et al., 2015), des sites touristiques (El Alami et al., 2012), des forêts dégradées (Ménard et al., 2014) et des zones agricoles.

Behavioral adjustments of endangered Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) living at the edge of an agricultural landscape in Morocco

Published in *American Journal of Primatology*. <https://doi.org/10.1002/ajp.23545>

Elisa Neves¹, Dominique Vallet¹, Sidi Imad Cherkaoui^{2,3}, Zouhair Amhaouch⁴, Coline Duperron¹, Nelly Ménard¹, Pascaline Le Gouar¹

¹ UMR 6553, ECOBIO: Ecosystems, Biodiversity, Evolution, CNRS/University of Rennes 1, Biological Station of Paimpont, Paimpont, France.

² AAP Morocco, Animal Advocacy and Protection, Kemphaanpad 1, Almere, the Netherlands.

³ Ecole supérieure de Technologie de Kénitra, University of Ibn Tofail, B.P 242, Kénitra, Morocco.

⁴ Département des Eaux et Forêts, Rabat-Agdal, Morocco.

ABSTRACT

Transition zones between natural and human-altered spaces are eroding in most terrestrial ecosystems. The persistence of animals in shared landscapes depends in part on their behavioral flexibility, which may involve being able to exploit human agricultural production. As a forest-dependent species, the Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) is affected by the progressive conversion of forest-adjacent lands into crops. We explore how Barbary macaque behavior differs between groups living in a forest at the edge of agricultural zones (hereafter “disturbed groups”) and groups inhabiting undisturbed forests (hereafter “natural groups”). We compare the diets, activity-budgets, home range sizes, daily path lengths and sleeping site locations of the groups. We also quantify anthropogenic disturbances (*i.e.* rates of encounter with humans and dogs) and investigate relationships between such disturbances and the diets and activity budgets of macaques through multiple co-inertia analysis. Disturbed groups included high proportions of cultivated food items in their diet and encountered over 0.5/h anthropogenic disturbances. Activity-budgets differed between disturbed and natural groups and were mostly influenced by diets, not anthropogenic disturbances. Disturbed groups spent more time feeding and less time resting than natural ones. Patterns of space

use differed markedly between groups, with disturbed groups displaying smaller home ranges, shorter daily path length and much higher reutilization of sleeping sites than natural groups. This study highlights the dietary and behavioral flexibility of Barbary macaques living in human-altered environments. Their patterns of space use suggest a reduction in energy expenditure in the disturbed groups due to the inclusion of cultivated food items in their diet possibly leading to increased foraging efficiency. However, the high rates of anthropogenic encounters, including aggressive ones, are likely stressful and may potentially induce extra energy costs and lead to macaque injuries. This could result in demographic costs for crop-foraging groups, threatening the conservation of this endangered species.

Keywords: Macaques, anthropogenic pressure, crop-foraging, diets, activity-budgets, space use.

Abbreviations: MCOA, Multiple Co-inertia Analysis; PCA, Principal Component Analysis.

1 | INTRODUCTION

Human activities are affecting most of the world's biodiversity (Boivin et al., 2016), and anthropogenic pressures such as agriculture, logging and livestock ranching are leading to extensive loss of natural habitats. In response to those high pressures, animals may rely on their behavioral flexibility to survive in modified and degraded habitats, which often translates into modifications in diets, ranging patterns, activity-budgets and social behaviors (Fehlmann et al., 2021). Agricultural activities represent an important part of those anthropogenic pressures, with croplands and pastures alone occupying about 40% of terrestrial surface and agriculture being responsible for about 80% of deforestation worldwide (Foley et al., 2005; Hosonuma et al., 2012). Such a loss of natural resources is a major threat to biodiversity globally (Newbold et al., 2015). However, the expansion of agricultural lands also brings new food resources to some wildlife species which are able to exploit them. Agricultural food resources are often energetically rich, abundant, clumped and predictable in both space and time, and may thus offer advantages over natural foods and improve foraging efficiency (Saj et al., 1999; Strum, 1994). This results in energetic advantages which have been linked to shorter interbirth intervals, reduced infant mortality, and shorter weaning time (baboons, *Papio sp.*: Higham et al., 2009; Strum, 2010; Tonkean macaques, *Macaca tonkeana*: Riley et al., 2013), as well as better

body condition (hedgehogs, *Paraechinus aethiopicus*: Abu Baker et al., 2017), and increased animal densities (coyotes, *Canis latrans*: Fedriani et al., 2001). The consumption of agricultural foods has been shown to influence activity budgets, often resulting in a higher proportion of time spent resting and a lower proportion of time spent foraging or feeding (Buton macaques, *Macaca ochreata brunnescens*: Priston, 2005; vervet monkeys, *Chlorocebus aethiops*: Saj et al., 1999; baboons: Strum, 1994; Warren et al., 2010). The consumption of agricultural foods also influences ranging behaviors: when consuming energy-rich human foods, animals will often be able to reduce the size of their home-range compared to their wild-foraging counterparts (hedgehogs: Abu Baker et al., 2017; Eurasian badgers, *Meles meles*: Davison et al., 2009; vervet monkeys: Saj et al., 1999), as well as their daily path length (hedgehogs: Abu Baker et al., 2017; chacma baboons, *Papio ursinus*: Hoffman & O’Riain, 2012). In non-human primates (henceforth, primates), macaques, baboons and vervet monkeys, with their high dietary and behavioral flexibility, are particularly successful at exploiting agricultural food resources (Hill, 2017). Crop-foraging primates may therefore be considered as agricultural pests, which represents a threat to their effective conservation when they are endangered and protected species. There is thus an urgent need to understand the behavior of crop-foraging primates, and their capacity to adapt and survive in human-modified landscapes.

The Barbary macaque is an endangered (Wallis et al., 2020) forest-dwelling monkey inhabiting temperate mountainous forests. Seventy-five percent of the world’s Barbary macaque population inhabits the Middle-Atlas Mountains of Morocco, where forest-adjacent lands are increasingly being converted into agricultural lands (Kouba et al., 2018). Barbary macaques have high behavioral and dietary flexibility and are able to colonize peri-urban areas where they consume human foods, and to forage in crops when these areas are located at the interface with forested habitats (Maibeche et al., 2015). In this study, we examine how including human derived foods in agricultural land influences aspects of the behavior and movement of Barbary macaque groups living in an evergreen cedar-oak forest at the edge of agricultural zones in the Middle-Atlas in Morocco. We hypothesize that agricultural foods are an important part of the groups’ diets, which influences their activity-budgets and ranging behaviors. To test this hypothesis, we compare the diets, activity-budgets and patterns of space use of three crop-foraging groups with two wild-foraging groups inhabiting forests without access to agricultural

lands in Algeria. Like in other species foraging on agricultural resources, we expect crop-foraging Barbary macaques (i) to spend less time feeding and foraging, and more time resting and socializing than their wild-foraging counterparts (Priston, 2005; Saj et al., 1999; Strum, 1994; Warren et al., 2010), (ii) to display smaller home ranges (Abu Baker et al., 2017; Davison et al., 2009; Saj et al., 1999) and shorter daily path length (Hoffman & O’Riain, 2012), and (iii) to display a more predictable utilization of sleeping sites (Altmann & Muruthi, 1988; Strum, 2010). We also investigate whether the activity-budgets and diets of the groups are influenced by disturbances associated with humans and domestic dogs.

2 | METHODS

2.1 | Sites, study periods and subjects

One study site was located at the interface of an indigenous evergreen cedar-oak forest (*Quercus rotundifolia* and *Cedrus atlantica*) and agricultural lands near Aïn Leuh (5° 20’W, 33° 18’N; 1400-1700m altitude; mean annual minimum and maximum temperatures: 9.5°C and 21.1°C, respectively; mean annual rainfall: 830mm), a rural village in the Middle-Atlas Mountains, in the Ifrane Province of Morocco. Observations at this site took place in the fall (October-November) of 2021, and in the spring (May-June) and summer (July-August) of 2022. The agricultural areas, located on the edge of the forest, included mainly orchards, with 14.2 ha of cherry and walnut trees, and 0.2 ha of cereal fields. Walnuts in Aïn Leuh had been harvested in September 2021, but some remained on trees in private gardens until early November. In 2022, unripe walnuts were available in the orchards from June, and became ripe in August. Cherries were mature by the end of May 2022, and were harvested in June. A lot of cherries remained in the trees in July, and were left to rot on the ground in August. Orchards were intensely guarded in May, until cherry harvest started in early June. Crops in Aïn Leuh are a recent development, as most of them were planted in the last decade, replacing open areas traditionally used as extensive pastures for domestic livestock. This site was characterized by high human presence, in agricultural areas as well as in the forest where shepherds led sheep to graze. It is hereafter referred to as the “disturbed site”. According to a vegetation map from a consulting agency (Sogreah-Ttoba, 2004), the evergreen cedar-oak forest comprised about 80% of mature forest and 20% of pure oak coppices (< 5 meters high). The two

other study sites were located in Algeria: in a deciduous oak forest (*Quercus faginea* and *Q. afares*, Akfadou, 4°33'E, 36°27'N; 800-1300m altitude; mean annual minimum and maximum temperatures: 9 and 21.1°C, respectively; mean annual rainfall: 600mm) and in an evergreen cedar-oak forest (*Cedrus atlantica* and *Q. ilex*, Tigounatine, Djurdjura National Park; 4°8'E, 36°27'N; 1200-1900m altitude; mean annual minimum and maximum temperatures: 4.5 and 16.3°C, respectively; mean annual rainfall: 1000mm). At the time of observations (1983-1984), they were both well-preserved forests, with very little human and cattle presence, and no cultivated areas nearby. The study site in Akfadou comprised 93% forest, 5% scrub and 2% grassland (Ménard & Vallet, 1988). The Tigounatine study site comprised 74% forest (including 10% of pure oak coppices), 2% scrub and 24% grassland (Ménard & Vallet, 1988). The Akfadou and Tigounatine sites are hereafter referred to as “natural sites”.

We studied three groups in the disturbed site. Group Depog was the main focal group in which all members were individually identified. We followed this group in the fall of 2021 and in the spring and summer of 2022. It comprised 28 individuals in 2021 and 26 in 2022. The difference was due to the disappearance of three adult females and two immatures, while three infants were born. We followed group Houquette only in the fall of 2021, as we could not find it again in the following spring. It comprised 37 individuals. We followed group Felix, which comprised about 35 individuals, only in 2022. Individuals in groups Houquette and Felix were not individually identified. We followed one focal group in each of the two natural sites in 1983 and 1984. All members were individually identified in both natural sites and, as in the disturbed site, observations covered three seasons: spring (May-June), summer (July-August) and fall (October-November). In Akfadou, the group comprised 38 individuals in 1983 and 41 in 1984. In Tigounatine, the group comprised 46 individuals in 1983 and 47 in 1984.

2.2 | Data collection

During observation sessions, we used “instantaneous scan sampling” (Altmann, 1974) every 15 minutes to record the activity of five individuals. To avoid bias on activity records, we chose the first individual randomly and observed the others from a right to left direction from the first one. We recorded scans on all individual categories excluding infants (< 1-year-old). We divided activities into five mutually exclusive behavioral

categories: foraging (*i.e.* searching for food items, including turning over stones, digging into the ground, searching beneath litter, hunting insects, and cleaning plant items), feeding (*i.e.* actually ingesting food items), moving (*i.e.* any type of locomotion that was not associated with another activity), resting (*i.e.* all inactive postures not associated with another activity), and socializing (*i.e.* all inter-individual affiliative or agonistic interactions). During feeding bouts, we recorded consumed food items. We recorded a total of 7185 scan records in the disturbed site over 887 hours of observation, 6703 scan records in the natural Akfadou site over 536 hours of observation, and 7272 scan records in the natural Tigounatine site over 558 hours of observation. We also recorded all occurrences of macaques being disturbed by humans or domestic animals (dogs and/or cattle).

We recorded the location of the groups every 30 minutes during observation sessions. In the disturbed site, we recorded locations by global positioning system (GPS) with an uncertainty of about 5m. In the natural sites, we mapped group locations using a grid system of 50-m quadrats whose intersections were physically marked on the study areas with paint. This grid system allowed us to develop a useful artificial North/South and East/West coordinates system which made it possible to record the position of each group with a maximum uncertainty of about 15m. We then reported these coordinates on 1/50,000 topographic maps using topographic markers. We later converted the topographic maps and those artificial coordinates into GIS coordinates. In all sites, we conducted observations each month to get activity and location records equally distributed among hours from dawn to dusk.

2.3 | Data analysis

2.3.1 | Diets and activity patterns between sites and months

We estimated diets and activity-budgets of the groups from the scans. We identified consumed food items at the species level. Because species differ between habitats, we grouped food items into broad categories based on their relative importance in the macaques' diets for comparison between sites. In the natural sites, we estimated monthly diets and time budgets as an average over two years for certain months (May and June in Akfadou, and May, June and October in Tigounatine). Because the diets and activity-

budgets of Barbary macaques differ between age and sex classes (Ménard & Vallet, 1997), we calculated, for each group, mean monthly diets and activity-budgets as the weighted mean of three separate age-sex classes: adult females (> 4 years-old), adult males (> 5 years-old) and immatures (excluding infants < 1 year-old), based on a “standard” group composition of this species, which is about 25% adult females, 25% adult males, and 50% immatures (Ménard, 2002). Diet compositions are presented as a percentage of the feeding time spent eating each category of food. To take into account the huge variation in monthly day length (10-15 hours), activity-budgets are presented as a number of hours spent in each activity over a 24-hour period, assuming that the macaques were not active (*i.e.* resting) during unobserved nighttime periods. Total resting time thus includes both diurnal and nocturnal rest.

For all statistical analyses, we converted activity-budgets into continuous proportions of time over 24 hours. To examine the effects of the type of site (disturbed or natural site) on diets and activity-budgets, we used generalized linear mixed models (GLMM, Baayen et al., 2008) with beta error structure and logit link function. We ran one model for each activity, and for each food category which was consumed in both types of site. In each model, in addition to the type of site, we included the month and type of site * month interaction as fixed effects, and the site and group as random effects. To control for a possible effect of group size on diets and activity-budgets, we included group size (excluding infants) as a control predictor. Whenever a model included a significant interaction of type of site and month, we ran post hoc Tukey’s tests to determine in which months the response variable (*i.e.* food category or activity) differed between types of site. We built the GLMMs using the “*glmmTMB*” R package (Brooks et al., 2017), and performed the Tukey’s tests using the “*lsmeans*” R package (Lenth, 2016).

2.3.2 | Ranging patterns

We calculated the mean daily path length for each month and site by summing the mean half-hourly distances travelled each day. We computed the home ranges of the groups with the kernel density estimation (KDE) method (Silverman, 1986) using the *Density* tool in ArcGIS 10.8. With this method, the study area is divided into quadrats, and the limits of the home range are determined by analyzing the number of location points found in each quadrat. We used a quadrat size of 100x100m with 100m search radius to account for the

spread of the group which is usually about 100m (\pm 50m, NM, *pers. comm.*). In the disturbed site, we estimated the home-range size only for group Depog, which was consistently observed during all three seasons of observation. Because home range size is known to be affected by group size in macaques (Takasaki, 1981), we also estimated home range size *per capita* by dividing total home range size by group size (group size at each site was averaged over the two years of observation, excluding infants).

We also analyzed the use of sleeping sites by group Depog in the disturbed site, and by each group in the natural sites. We calculated the percentage of reutilization of sleeping sites two nights in a row, and in the disturbed site, we measured the distance from each sleeping site to the cultivated areas.

2.3.3 | Influence of anthropogenic disturbances and diets on activity-budgets and ranging behavior

We performed a Multiple Co-inertia Analysis (MCOA; Bady et al., 2004) to assess whether the activity-budgets and diets of the groups were influenced by human and domestic dog disturbances. We used three sets of multivariate data for all sites: the monthly activity-budgets of the groups, their monthly diets, and the hourly rates of disturbances by humans or domestic dogs (cattle were not included in this analysis because they were never aggressive towards macaques). The activity-budget dataset contains the mean monthly percentages of time spent on the different activities at each site. The diet dataset contains the mean monthly percentages of feeding time spent on ten categories of food items, including five types of cultivated items, and five types of non-cultivated items. Finally, the disturbance dataset contains the hourly rates averaged for each month of disturbances by humans and dogs displaying aggression towards the macaques, and by humans and dogs behaving non-aggressively towards the macaques. All the proportional data were arcsine square root transformed. Our analysis was based on three separate Principal Component Analyses (PCA), one on each dataset. Because all the tables contain the same rows (18 rows which represent every combination of site and month), but different variables in columns, MCOA allows us to show the relationships between the tables by rotating the axes of each PCA with respect to those of the other PCAs. This rotation leads to new axes which maximize the co-inertia of all the variables of all the tables. We estimated RV coefficients (Robert & Escoufier, 1976) to measure the

correlation between each table and the reference structure of the MCOA (*i.e.* the synthetic plane which maximizes covariance between all datasets), as well as between each pair of tables. We used Mantel permutation tests with 1000 permutations to assess the significance of those correlations. Graphically, the angle between the arrows from the origin to the variables indicates how they are correlated: an acute angle indicates a positive correlation, an obtuse angle a negative correlation, and a 90° angle indicates no correlation. The distance between the origin and the variables represents the strength of the correlation: the longer the distance, the stronger the correlation. All co-inertia analyses were performed using the “*ade4*” R package (Thioulouse et al., 2018).

2.3.4 | Daily path length

To test the influence of the activity-budgets, diets and anthropogenic disturbances on the distances travelled daily by the studied groups, we first checked, using linear regression, whether group size affected mean monthly daily path length (Majolo et al., 2008). Because mean daily path length is univariate, we could not include it directly in the MCOA. Therefore, we regressed the normed scores of the statistical individuals (*i.e.* the 18 site-month combinations of each dataset) on each axis of the MCOA (*i.e.* synthetic new variables interpretable as gradients) with daily path length using linear regressions.

3 | RESULTS

3.1 | Diets between sites and months

We grouped food items consumed by the macaques into ten broad categories. Cultivated food items include five broad categories: cherries (divided in two categories: found on trees, or found on the ground, because those two categories represent different phenological periods), walnuts, other fruits (almonds, figs, pears, apples and grapes, grouped together because they each represent a very small proportion of the diet), and cereals (wheat). Non-cultivated food items include five broad categories: two categories of herbaceous plants, located either in cultivated areas or in forested areas, products of natural shrubs and trees, insects, and lichens and mushrooms which we grouped together because they were consumed only in the undisturbed sites and represented small proportions of the diets.

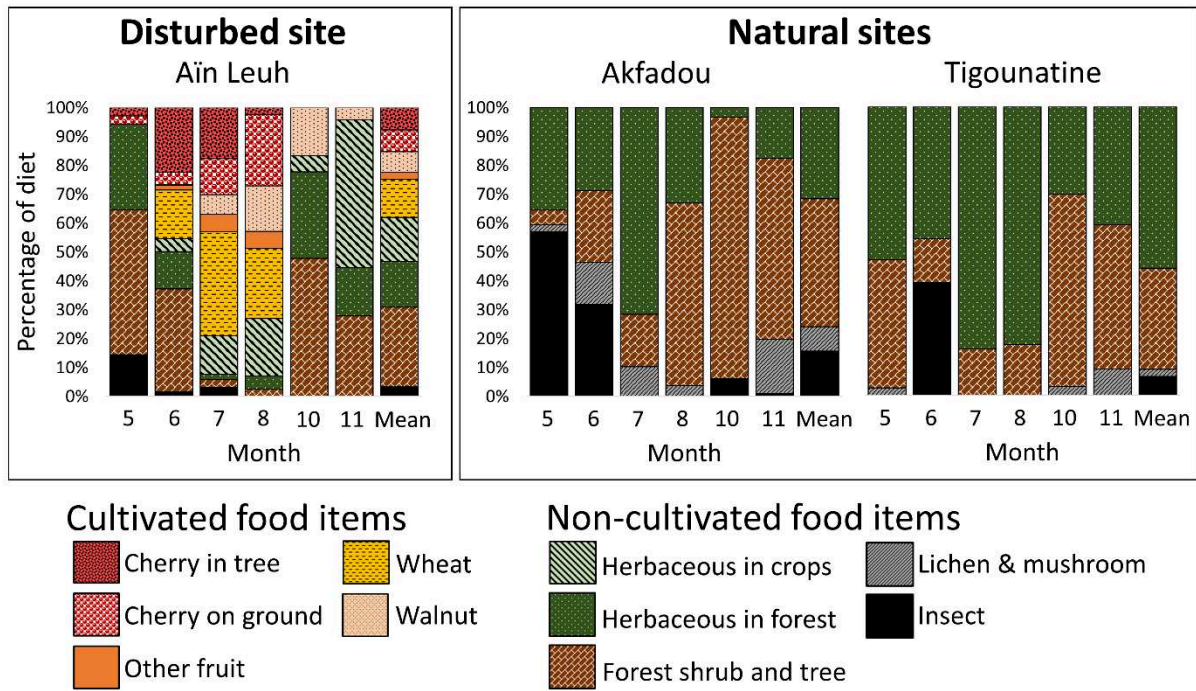


Figure 1. Monthly diets, and mean diet over all months at each site.

In the disturbed site, the cultivated foods composed 45 to 79% of the diet from June to August, while they composed less than 17% in May, October and November (Figure 1). By contrast, in May, October and November, the main food (up to 96% of the diet) came from herbaceous plants (30% in forested areas in May; 35 and 68% in cultivated and forested areas in October and November, respectively, Figure 1) and forest tree and shrub products (50, 48 and 28% respectively). Regarding cherries, which represented the main cultivated food item in the diet, macaques ate them in trees mostly in June and July (22 and 18%, respectively), while they ate them on the ground mostly in August (25%). In July, wheat composed the main food in the diet (36%), followed by cherries (30%). Walnuts were consumed mainly in August (16%) and October (17%). In both natural sites, natural tree and shrub products were the most consumed items in October and November (50 to 90%, Figure 1), as well as in August in Akfadou (63%). Insects were the main food in May and June in Akfadou (57 and 32%), and were also an important resource in Tigounatine in June (39%). In all other months, herbaceous items were the main food items in the natural sites (46 to 84%). Natural shrub and tree products were consumed more often by macaques in the natural sites compared to the disturbed site overall (β :

coefficient estimate, $\beta = -2.3$, SE: standard error, SE = 0.61; Table 1), and in each month from July to November, but were consumed more often in the disturbed site in May (Table S1). Time spent feeding on natural shrub and tree products decreased as group size increased ($\beta = -0.04$, SE = 0.02; Table 1). From June to August, herbaceous items found in forested areas were consumed more often on the natural sites than on the disturbed one, while the reverse occurred in October (Table S1).

Table 1. GLMM analysis of variance statistics for each food category consumed on both types of site, and for each activity.

Dependant and explanatory variables	LR chi²	Df	P
Food category			
Herbaceous in forest			
Type of site	0.003	1	0.95
Month	43.11	5	<0.001
Group size	2.91	1	0.09
Type of site x Month	86.53	5	<0.001
Natural shrubs and trees			
Type of site	14.25	1	<0.001
Month	98.84	5	<0.001
Group size	5.58	1	0.02
Type of site x Month	73.07	5	<0.001
Insects			
Type of site	0.3	1	0.58
Month	2.68	5	0.75
Group size	1.28	1	0.26
Type of site x Month	1.71	5	0.89

Table 1. (Continued)

Dependant and explanatory variables	LR chi²	Df	P
Activity			
Feeding			
Type of site	7.09	1	0.008
Month	16.06	5	0.007
Group size	0.37	1	0.54
Type of site x Month	20.98	5	<0.001
Foraging			
Type of site	0.04	1	0.85
Month	39.17	5	<0.001
Group size	6.62	1	0.01
Type of site x Month	41.16	5	<0.001
Moving			
Type of site	0.55	1	0.46
Month	24.43	5	<0.001
Group size	0.18	1	0.67
Type of site x Month	14.12	5	0.01
Resting			
Type of site	3.88	1	0.04
Month	26.94	5	<0.001
Group size	1.97	1	0.16
Type of site x Month	23.47	5	<0.001
Socializing			
Type of site	0.53	1	0.47
Month	46.8	5	<0.001
Group size	0.02	1	0.89
Type of site x Month	7.77	5	0.17

Note: Likelihood Ratio tests compare the full model with a reduced model in which the listed variable is excluded.

Abbreviations: Df: Degrees of freedom; LR chi²: Likelihood ratio chi².

3.2 | Activity patterns between sites and months

The type of site had a significant effect on feeding and resting time (Feeding: $\beta = -0.65$, SE = 0.24; Resting: $\beta = 0.26$, SE = 0.13; Table 1), with macaques in the disturbed site spending more time feeding in May (disturbed: 5.3 h per day; natural: 3.6 and 3.9 h per day; Table S2; Figure 2) and November (disturbed: 3.5 h per day; natural: 2.3 and 2.4 h per day; Table S2) and less time resting in May (disturbed: 13.7 h per day; natural: 15.4 and 15.6 h per day; Table S2) and June (disturbed: 14.5 h per day; natural: 16.1 and 16.8 h per day; Table S2) than macaques on the natural sites. Although foraging time was not affected by type of site overall (Table 1), it was higher in the disturbed site in June (disturbed: 1.2 h per day; natural: 0.2 and 0.5 h per day; Table S2) and November (disturbed: 1.2 h per day; natural: 0.2 h per day; Table S2) compared to natural sites. Foraging time increased with group size ($\beta = 0.04$, SE = 0.02; Table 1), while other activities were not affected by group size (Table 1). Moving and socializing time did not differ between types of site (Table 1).

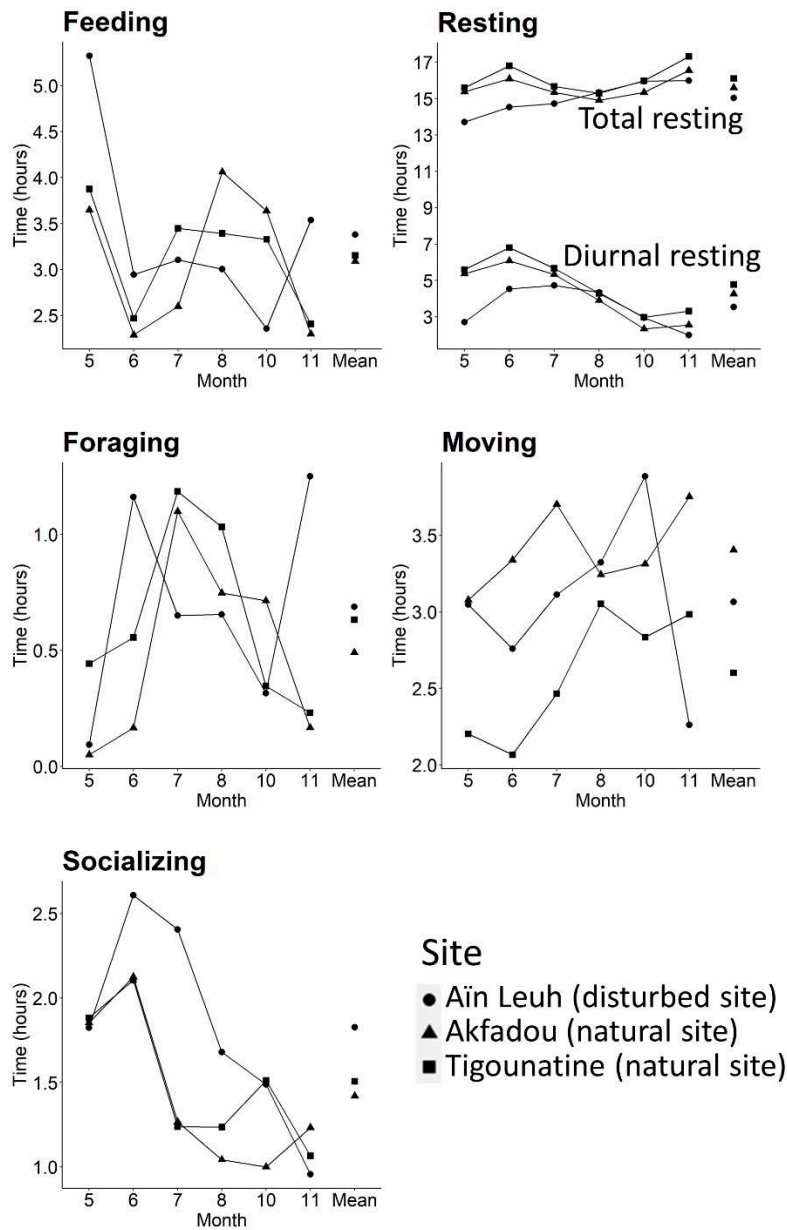


Figure 2. Variations in activity-budgets (in hours) depending on the month and the site.

3.3 | Influence of anthropogenic disturbances and diets on activity-budgets and ranging behavior

In the disturbed site, the macaques encountered, on average over all observation months, 0.52 anthropogenic disturbances per hour (N = 485 disturbance events). Encounters with humans represented 51.4% of those disturbances, while 33.3% were with dogs, 9.7% with cattle (accompanied by dogs in 23% of cases, and by humans in 9%) and 5.6% with

vehicles. Fifty percent of encounters with humans were aggressive (*i.e.* people yelling, or throwing projectiles at the macaques), while 50% were non-agonistic (*i.e.* people passing by, trying to feed the macaques, calling them, or moving close to take pictures). Seventy-one percent of encounters with dogs were aggressive (*i.e.* dogs barking or chasing the macaques), while 29% were non-agonistic (*i.e.* passing by). The macaques in the natural Akfadou site encountered 0.04 anthropogenic disturbances per hour (N = 17 disturbance events), including 34.2% with humans, 29% with dogs, and 36.8% with cattle (always accompanied by people, and in 5% of cases by dogs). Forty percent of encounters with humans and 100% of encounters with dogs were aggressive. In the natural Tigounatine site, the macaques encountered 0.06 disturbances per hour (N = 28 disturbance events), of which 45.2% were with humans (including 16% with aggression), 40.5% with dogs (including 71% with aggression), and 14.3% with cattle (accompanied by dogs: 5%; by humans: 5%; by both: 2%).

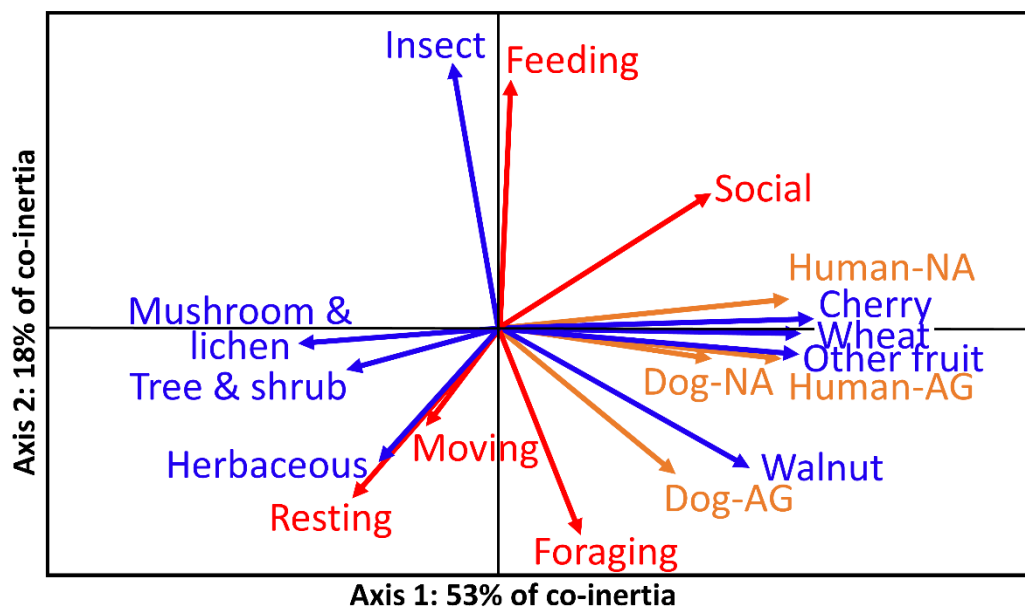


Figure 3. Graphical representation of the MCOA analysis. Red: activity-budgets; blue: diets; orange: anthropogenic disturbances. Dog-AG: Aggressive dog; Dog-NA: Non-aggressive dog; Human-AG: Aggressive human; Human-NA: Non-aggressive human.

We retained the first two axes of the MCOA which accounted, respectively, for 53% and 18% of the total covariance between the three tables (see methods for details). RV

coefficients between the tables and the reference structure were all significant ($p \leq 0.002$), meaning that each of the three datasets was correlated with the reference structure of the MCOA. RV coefficients between each pair of tables showed that activity-budgets were significantly correlated with diets only ($p = 0.04$), while the other two tables (diets and disturbances) were significantly correlated with each other ($p = 0.003$). The composition of the diets and the level of anthropogenic disturbance were most represented on the first axis (Figure 3, $\text{cov}^2_{\text{diets}} = 0.43$; $\text{cov}^2_{\text{disturbances}} = 0.50$), while the activity-budget variables were better represented on the second axis ($\text{cov}^2_{\text{activities}} = 0.21$). The first axis of the MCOA opposes the consumption of forest food items to the consumption of agricultural items, associated with anthropogenic disturbances (Figure 3). This axis can thus be interpreted as a gradient of human influence that allows one to differentiate the disturbed macaques from the natural ones. The lack of correlation between activity-budgets and disturbances shows that global time budgets were not impacted by anthropogenic disturbances. In particular, moving activity was not contributing to the first axis, which suggests that disturbances had little impact on macaque locomotion. Socializing was represented partially on both axes, and associated with the consumption of cherries, cereals and other fruits on the first axis. This suggests that the consumption of cherries, cereals and other fruits, abundant and easy to access, allowed disturbed macaques to save time for increased social activities compared to natural macaques. The second axis opposes socializing and feeding associated with the consumption of insects to resting associated with herbaceous items, and foraging associated with the consumption of walnuts. By contrast to cherries, cereals and other fruits, when macaques fed on walnuts, they increased their foraging time due to the required processing time before accessing nuts.

3.4 | Daily path length

In the disturbed site, mean daily path length of Barbary macaques ranged from 1291m to 1828m depending on the month (mean over all months: 1557m). In the natural sites, they ranged from 1473m to 2904m in Akfadou (mean over all months: 2028m) and from 1327m to 2264m in Tigounatine (mean over all months: 1838m). We found no significant effect of group size on mean monthly daily path length ($F_{1,16} = 1.79$, $R^2_{\text{adj}} = 0.04$, $p = 0.2$). The regressions of daily path length with the normed scores of the site-month combinations on the MCOA axes showed that distances decreased significantly as human

influence increased (*i.e.* along the positive part of the first axis; $F_{1,16} = 5.41$, $R^2_{\text{adj}} = 0.21$, $p = 0.03$). This means that, as macaques spent more time in human-altered areas, they travelled shorter daily distances.

3.5 | Ranging patterns

In the disturbed site, the home range of group Depog (84 ha, $N = 1610$ GPS locations) was three times smaller than the natural Akfadou group (266 ha, $N = 1069$ GPS locations) and 2.5 times smaller than the natural Tigounatine group (212 ha, $N = 1129$ GPS locations). When accounting for group size, the home range *per capita* of the disturbed group was 3.8 ha, *i.e.* two times smaller than the natural Akfadou group (8.2 ha) and 1.3 times smaller than the natural Tigounatine group (5.1 ha). Group Depog's home range contained 19% of cultivated areas, with 11 ha of orchards, and 0.2 ha of cereal fields (see details in Figure S1).

The disturbed group Depog used only three locations for sleeping sites (see details in Supporting information, Figures S1 and S2A). It used the same sleeping site on two consecutive nights in 94% of cases. Its main sleeping site (used 46 times) was only at 130m from the cultivated areas. Its second sleeping site (used only twice) was at 34m, and the third (used once) was at 97m. The sleeping sites of the natural groups ($N > 20$ locations) were more widespread (see Figure S2B and C), and were used on two consecutive nights in 0% of cases in Akfadou and 8% in Tigounatine.

4 | DISCUSSION

Diet composition is often reported to affect primates' activity-budgets and ranging behaviors. In particular, the inclusion of human foods in primates' diets often results in a decrease in foraging and feeding time, and an increase in resting and/or socializing time (Priston, 2005; Saj et al., 1999; Strum, 1994; Warren et al., 2010). It also leads to smaller home-ranges and shorter daily path lengths (Hoffman & O'Riain, 2012; Saj et al., 1999). In Barbary macaques living in an agricultural site, we showed that cultivated food items were the most consumed foods in three of the six study months (*i.e.* June-August). In addition, when cultivated foods were scarce, cultivated areas remained attractive because artificial irrigation favored the growth of herbaceous plants that composed almost 50% of macaque's diets at that time. Indeed, although we did not quantify herbaceous

resources in forest habitat, we observed that in the evergreen oak forest surrounding the cultivated areas, the dense canopy and closed thickets, in addition to heavy grazing by cattle, limited the growth of the herbaceous layer.

4.1 | Impacts of diets and agricultural resources on activity-budgets

Differences in activity patterns between disturbed and natural sites were not what we expected. Indeed, macaques in the disturbed site spent more time feeding than macaques in the natural sites. Although time spent feeding does not necessarily reflect energy intake, it is known to be affected by habitat quality, and primates living in unfavorable habitats commonly spend more time feeding than counterparts in more favorable habitats (Japanese macaques, *Macaca fuscata*: Nakagawa, 1989; white-headed langurs, *Trachypithecus leucocephalus*: Li & Rogers, 2004), although the reverse has also been observed (lion-tailed macaques, *Macaca silenus*: Menon & Poirier, 1996). Increased feeding time in our disturbed macaques compared to those living in natural habitats were particularly marked in May and November, *i.e.* when disturbed macaques had the least access to cultivated foods and relied on less nutrient-rich items. In May, when macaques in the disturbed site had little access to cultivated areas due to intense crop-guarding by farmers, they relied on shrub and tree products, which were actually mainly oak leaves. Those resources were rarely consumed on the other sites and are likely a filler fallback food in the disturbed site, *i.e.* a food item used when preferred foods are unavailable, and which can be completely avoided when better foods are available (Marshall & Wrangham, 2007). In November, when cultivated foods were no longer present, macaques fed mostly on herbaceous items. Foraging time also increased in the disturbed site in June and November. In November it was likely due to the high consumption of herbaceous items in orchards. Indeed, at that time, the leaves of cherry and walnut trees had fallen to the ground and were covering the herbaceous layer, making it more time-consuming for macaques to access herbaceous items. In June, however, the increased foraging time in the disturbed site remains difficult to explain. Macaques in the disturbed site spent less time resting than those in the natural sites, especially in May and June, while socializing time was similar. The same pattern was observed by Ménard et al. (2013), with Barbary macaques living in an unfavorable habitat managing to spend the same amounts of socializing time as a group living in a preserved forest by reducing their resting time. Because living in a disturbed habitat with high levels of human disturbances is stressful,

maintaining social bonds within the group is likely a priority (Kikusui et al., 2006; Sachser et al., 1998).

Overall, the results suggest that Barbary macaques in the disturbed habitat manage to maintain activity-patterns similar to those living in natural habitats when they have access to cultivated food resources. When those resources are not accessible, changes in activity patterns suggest increased energy costs for the disturbed macaques. Although we did not quantify natural resources in the disturbed site, habitat degradation in forested areas was clearly visible. This was mostly notable at the herbaceous layer which was heavily grazed by sheep and goats, but also at the canopy layer which was regularly pruned by shepherds to feed livestock. It is likely that natural resources in forested areas at the disturbed site are too degraded to sufficiently provide for the macaques, and that cultivated resources are necessary for those disturbed macaques to maintain a viable energy balance. Natural differences in forest characteristics (*i.e.* evergreen cedar-oak forest and a greater canopy closure in the disturbed site) could be confounding factors in explaining Barbary macaque behavior. However, we are confident that they contribute little as explanatory factors in comparison to overgrazing and the presence of attractive cropland which constitute the major differences between the natural and disturbed sites we studied.

4.2 | Impacts of diets and agricultural resources on ranging behaviors

The reduced daily path length and home range size of crop-foraging macaques suggest a reduction in energy expenditure compared to macaques living in the natural sites, likely resulting from the consumption of agricultural food items. However, despite the disturbed groups having shorter daily path lengths, their group members did not display less moving time (*i.e.* energy expenditure) compared to those of natural groups. This could be explained by the high rate of anthropogenic disturbances in the disturbed site, which forced macaques to frequently engage in brief bouts of locomotion to escape aggression, as seen in other species subjected to human presence and anthropogenic noises (Cañadas Santiago et al., 2020; Sheehan & Papworth, 2019). A finer analysis of what motivates individual movements would be required to confirm this hypothesis.

Macaques in disturbed and natural sites displayed contrasting patterns of sleeping site selection. Sleeping site selection in primates depends largely on both proximity to food resources and predation pressure (Albert et al., 2011), resulting in a cost-benefit balance between energetic costs and security. Groups living in the natural sites had numerous sleeping locations covering a large portion of their home range. They avoided using the same sleeping site on consecutive nights, which is a typical behavior in primates, most likely to reduce the probability of predators predicting their location (Albert et al., 2011; Heymann, 1995), and also possibly to limit contact with pathogen load accumulated at sleeping sites from primates' own fecal emissions (Hausfater & Meade, 1982). Macaques in the disturbed site had a very high percentage of reutilization of sleeping sites, and all three sleeping sites were located within 130m of cultivated areas. This shift in sleeping behavior has been observed in other primates foraging on human resources, using highly regular sleeping sites located near their predictable food source (Altmann & Muruthi, 1988; Strum, 2010). The sleeping site most used by group Depog was located within 50m of a road, and right above a trail that was regularly used by humans and dogs. This suggests that this group might choose to minimize security while maximizing energetic gains, although this is difficult to ascertain as we do not know how the risks are actually perceived by the group. These areas which appear risky from the observers' point of view could actually feel safer than others to the macaques who know them well and possibly feel that they are able to manage the known dangers regularly encountered there. Decreased risk perception due to habituation to human disturbances is common in many species (Engelhardt & Weladji, 2011; Stillfried et al., 2017), although it is not as well known in primates (but see Mikula et al., 2018). However, opposite patterns have also been observed, with increased risk perception despite long-term exposure to human disturbances, which seems to be related to the lethality of human encounters (Gotanda et al., 2009; Reimers et al., 2009; Stankowich, 2008). Such lethality has not been assessed in our disturbed site, making it more difficult to assess the level of risk perceived by the macaques inhabiting this study site.

Sleeping sites and overall space use patterns at the disturbed site appeared to remain stable during all observation months (*i.e.* highly centered around the cultivated areas), even when the macaques had little access to cultivated foods. Whether this is due mainly to the attractiveness of cultivated areas, or to other factors such as competition for space

with neighboring groups, remains unknown. The study period, from May to November, encompassed mainly periods of fruit and/or cereal production in the crops. Thus, we do not know if the studied disturbed groups display comparable behaviors in periods when cultivated foods are not available in the winter. We also do not know if rates of anthropogenic disturbances are as high during those periods. Judging by the high consumption of herbaceous items inside the orchards in November (*i.e.* when fruit was no longer present), we can assume that cultivated areas remain attractive to the macaques during winter, as the herbaceous layer is not grazed by cattle, contrary to forested areas. However, Barbary macaque behavior in those periods remains to be studied.

5 | CONCLUSION

The inclusion of agricultural resources in the diet of Barbary macaques living in a disturbed habitat appears to offset the lack of natural resources resulting from forest degradation, at least in periods of crop production. However, living in highly human-modified landscapes with high rates of anthropogenic encounters, including aggressive ones, is likely stressful and may potentially induce extra energy costs and lead to macaque injuries. This could result in demographic costs for crop-foraging groups, threatening the conservation of this endangered species. Our study adds to previous ones showing that Barbary macaques are behaviorally flexible, allowing them to adapt and persist in a wide range of disturbed habitats such as peri-urban areas (Maibeche et al., 2015), degraded forests (Ménard et al., 2014), tourist sites (El Alami et al., 2012) and agricultural areas (present study). Despite that, their numbers have been substantially declining in the past 40 years (Ménard et al., 2014), and given the intensification of land use change and habitat loss, the long-term viability of their populations remains uncertain. In the global context of expected increase of land-use change and human-macaque conflict, ensuring Barbary macaque conservation will thus require changing current strategies of agricultural lands and wildlife habitat management. New strategies should include favoring more productive natural habitats, decreasing grazing and logging pressure, and keeping buffer zones between natural and human-altered areas.

Author contributions

Elisa Neves: Conceptualization (equal); formal analysis (lead); methodology (equal); writing—original draft (lead); writing—review & editing (equal). **Dominique Vallet:**

Investigation (equal); writing—review & editing (equal). **Sidi Imad Cherkaoui:** Funding acquisition (equal); resources (equal); writing—review & editing (equal). **Zouhair Amhaouch:** Project administration (equal); resources (equal); writing—review & editing (equal). **Coline Duperron:** Investigation (equal). **Nelly Ménard:** Conceptualization (equal); funding acquisition (equal); investigation (equal); methodology (equal); project administration (equal); supervision (equal); writing—original draft (equal); writing—review & editing (equal). **Pascaline Le Gouar:** Conceptualization (equal); funding acquisition (equal); investigation (equal); methodology (equal); project administration (equal); supervision (equal); writing—original draft (equal); writing—review & editing (equal).

Acknowledgments

Financial support for this study came from the NGO AAP (Animal Advocacy and Protection, Morocco and Netherlands), the French ANR project COHUMAG, the CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique, France). Our study was conducted in close partnership with the “Haut Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte contre la Désertification” and the Director of the Ifrane National Park, Morocco. We thank L. Oukannou who helped us in the choice of the study site in Morocco, the team of the Ifrane National Park who assisted us in the field, and the local farmers who let us work on their lands. We also thank B. Gaci and M. Muller for permission to work in the Djurdjura National Park (Algeria), and the Ministry of Hydraulics, Environment and Forests of Algeria which permitted our field studies in the Djurdjura Park and Akfadou forest. We are very grateful to Ellen Merz, Gilbert de Turkheim and Guillaume de Turkheim (La montagne des singes, France) who kindly hosted N. Ménard, D. Vallet and E. Neves and provided valuable assistance in identifying the age and sex of Barbary macaques. We thank the review editor Marina Cords, as well as two anonymous reviewers, for their suggestions which greatly improved this manuscript. This is a scientific production of UMR CNRS 6553/OSUR, University of Rennes.

Conflict of interest statement

The authors declare no conflict of interest.

Data availability statement

The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon reasonable request.

REFERENCES

Abu Baker, M. A., Reeve, N., Conkey, A. A. T., Macdonald, D. W., & Yamaguchi, N. (2017). Hedgehogs on the move: Testing the effects of land use change on home range size and movement patterns of free-ranging Ethiopian hedgehogs. *PLoS ONE*, *12*(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180826>

Albert, A., Savini, T., & Huynen, M.-C. (2011). Sleeping site selection and presleep behavior in wild pigtailed macaques. *American Journal of Primatology*, *73*(12), 1222–1230. <https://doi.org/10.1002/ajp.20993>

Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, *49*(3–4), 227–266. <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>

Altmann, J., & Muruthi, P. (1988). Differences in daily life between semiprovisioned and wild-feeding baboons. *American Journal of Primatology*, *15*(3), 213–221. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350150304>

Baayen, R. H., Davidson, D. J., & Bates, D. M. (2008). Mixed-effects modeling with crossed random effects for subjects and items. *Journal of Memory and Language*, *59*(4), 390–412. <https://doi.org/10.1016/j.jml.2007.12.005>

Bady, P., Dolédec, S., Dumont, B., & Fruget, J.-F. (2004). Multiple co-inertia analysis: A tool for assessing synchrony in the temporal variability of aquatic communities. *Comptes Rendus Biologies*, *327*(1), 29–36. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2003.10.007>

Boivin, N. L., Zeder, M. A., Fuller, D. Q., Crowther, A., Larson, G., Erlandson, J. M., Denham, T., & Petraglia, M. D. (2016). Ecological consequences of human niche construction: Examining long-term anthropogenic shaping of global species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(23), 6388–6396. <https://doi.org/10.1073/pnas.1525200113>

Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Machler, M., & Bolker, B. M. (2017). GlmmTMB balances speed and flexibility among packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *R Journal*, 9(2), 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>

Cañadas Santiago, S., Dias, P. a. D., Garau, S., Coyohua Fuentes, A., Chavira Ramírez, D. R., Canales Espinosa, D., & Rangel Negrín, A. (2020). Behavioral and physiological stress responses to local spatial disturbance and human activities by howler monkeys at Los Tuxtlas, Mexico. *Animal Conservation*, 23(3), 297–306. <https://doi.org/10.1111/acv.12541>

Davison, J., Huck, M., Delahay, R. J., & Roper, T. J. (2009). Restricted ranging behaviour in a high-density population of urban badgers. *Journal of Zoology*, 277(1), 45–53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00509.x>

El Alami, A., Van Lavieren, E., Rachida, A., & Chait, A. (2012). Differences in activity budgets and diet between semiprovisioned and wild-feeding groups of the endangered barbary macaque (*Macaca sylvanus*) in the central High Atlas mountains, Morocco. *American Journal of Primatology*, 74(3), 210–216. <https://doi.org/10.1002/ajp.21989>

Engelhardt, S. C., & Weladji, R. B. (2011). Effects of levels of human exposure on flight initiation distance and distance to refuge in foraging eastern gray squirrels (*Sciurus carolinensis*). *Canadian Journal of Zoology*, 89(9), 823–831. <https://doi.org/10.1139/z11-054>

Fedriani, J. M., Fuller, T. K., & Sauvajot, R. M. (2001). Does availability of anthropogenic food enhance densities of omnivorous mammals? An example with coyotes in southern California. *Ecography*, 24(3), 325–331. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00205.x>

Fehlmann, G., O'riain, M. J., Fürtbauer, I., & King, A. J. (2021). Behavioral causes, ecological consequences, and management challenges associated with wildlife foraging in human-modified landscapes. *BioScience*, 71(1), 40–54. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa129>

- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., & Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, *309*(5734), 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Gotanda, K. M., Turgeon, K., & Kramer, D. L. (2009). Body size and reserve protection affect flight initiation distance in parrotfishes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *63*(11), 1563–1572. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0750-5>
- Hausfater, G., & Meade, B. J. (1982). Alternation of sleeping groves by yellow baboons (*Papio cynocephalus*) as a strategy for parasite avoidance. *Primates*, *23*(2), 287–297. <https://doi.org/10.1007/BF02381167>
- Heymann, E. W. (1995). Sleeping habits of tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* (Mammalia; Primates; Callitrichidae), in north-eastern Peru. *Journal of Zoology*, *237*(2), 211–226. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1995.tb02759.x>
- Higham, J. P., Warren, Y., Adanu, J., Umaru, B. N., MacLarnon, A. M., Sommer, V., & Ross, C. (2009). Living on the edge: Life-history of olive baboons at Gashaka-Gumti National Park, Nigeria. *American Journal of Primatology*, *71*(4), 293–304. <https://doi.org/10.1002/ajp.20651>
- Hill, C. M. (2017). Primate crop feeding behavior, crop protection, and conservation. *International Journal of Primatology*, *38*(2), 385–400. <https://doi.org/10.1007/s10764-017-9951-3>
- Hoffman, T. S., & O’Riain, M. J. (2012). Troop size and human-modified habitat affect the ranging patterns of a chacma baboon population in the Cape Peninsula, South Africa. *American Journal of Primatology*, *74*(9), 853–863. <https://doi.org/10.1002/ajp.22040>
- Hosonuma, N., Herold, M., Sy, V. D., Fries, R. S. D., Brockhaus, M., Verchot, L., Angelsen, A., & Romijn, E. (2012). An assessment of deforestation and forest degradation drivers in developing countries. *Environmental Research Letters*, *7*(4), 044009. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/4/044009>

Kikusui, T., Winslow, J. T., & Mori, Y. (2006). Social buffering: Relief from stress and anxiety. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361(1476), 2215–2228. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1941>

Kouba, Y., Gartzia, M., El Aich, A., & Alados, C. L. (2018). Deserts do not advance, they are created: Land degradation and desertification in semiarid environments in the Middle Atlas, Morocco. *Journal of Arid Environments*, 158, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.07.002>

Lenth, R. (2016). Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software*, 69. <https://doi.org/10.18637/jss.v069.i01>

Li, Z., & Rogers, E. (2004). Habitat quality and activity budgets of white-headed langurs in Fusui, China. *International Journal of Primatology*, 25(1), 41–54. <https://doi.org/10.1023/B:IJOP.0000014644.36333.94>

Maibeche, Y., Moali, A., Yah, N., & Menard, N. (2015). Is diet flexibility an adaptive life trait for relictual and peri-urban populations of the endangered primate *Macaca sylvanus*? *PloS One*, 10(2), e0118596. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118596>

Majolo, B., de Bortoli Vizioli, A., & Schino, G. (2008). Costs and benefits of group living in primates: Group size effects on behaviour and demography. *Animal Behaviour*, 76(4), 1235–1247. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.06.008>

Marshall, A. J., & Wrangham, R. W. (2007). Evolutionary consequences of fallback foods. *International Journal of Primatology*, 28(6), 1219–1235. <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9218-5>

Ménard, N. (2002). Ecological plasticity of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 11(S1), 95–100. <https://doi.org/10.1002/evan.10067>

Ménard, N., Motsch, P., Delahaye, A., Saintvanne, A., Le Flohic, G., Dupé, S., Vallet, D., Qarro, M., & Pierre, J.-S. (2013). Effect of habitat quality on the ecological behaviour of a temperate-living primate: Time-budget adjustments. *Primates*, 54(3), 217–228. <https://doi.org/10.1007/s10329-013-0350-x>

Ménard, N., Rantier, Y., Foulquier, A., Qarro, M., Chillasse, L., Vallet, D., Pierre, J.-S., & Butet, A. (2014). Impact of human pressure and forest fragmentation on the Endangered Barbary macaque *Macaca sylvanus* in the Middle Atlas of Morocco. *Oryx*, *48*(2), 276–284. <https://doi.org/10.1017/S0030605312000312>

Ménard, N., & Vallet, D. (1988). Disponibilités et utilisation des ressources par le magot (*Macaca sylvanus*) dans différents milieux en Algérie. *Revue d'Ecologie*, *43*, 201–250.

Ménard, N., & Vallet, D. (1997). Behavioral responses of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) to variations in environmental conditions in Algeria. *American Journal of Primatology*, *43*(4), 285–304. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1997\)43:4<285::AID-AJP1>3.0.CO;2-T](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1997)43:4<285::AID-AJP1>3.0.CO;2-T)

Menon, S., & Poirier, F. E. (1996). Lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) in a disturbed forest fragment: Activity patterns and time budget. *International Journal of Primatology*, *17*(6), 969–985. <https://doi.org/10.1007/BF02735297>

Mikula, P., Šaffa, G., Nelson, E., & Tryjanowski, P. (2018). Risk perception of vervet monkeys *Chlorocebus pygerythrus* to humans in urban and rural environments. *Behavioural Processes*, *147*, 21–27. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.12.011>

Nakagawa, N. (1989). Feeding strategies of Japanese monkeys against deterioration of habitat quality. *Primates*, *30*(1), 1–16. <https://doi.org/10.1007/BF02381206>

Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhousseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Laginha Pinto Correia, D., Martin, C.D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H.R.P., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M., Mace, G.M., Scharlemann, J.P.W., & Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, *520*(7545), Article 7545. <https://doi.org/10.1038/nature14324>

Priston, N. E. C. (2005). *Crop-raiding by Macaca ochreata brunnescens in Sulawesi: Reality, perceptions and outcomes for conservation* [Ph.D., University of Cambridge]. <https://ethos.bl.uk/OrderDetails.do?uin=uk.bl.ethos.440609>

Reimers, E., Loe, L. E., Eftestøl, S., Colman, J. E., & Dahle, B. (2009). Effects of hunting on response behaviors of wild reindeer. *The Journal of Wildlife Management*, 73(6), 844–851. <https://doi.org/10.2193/2008-133>

Riley, E. P., Tolbert, B., & Farida, W. R. (2013). Nutritional content explains the attractiveness of cacao to crop raiding Tonkean macaques. *Current Zoology*, 59(2), 160–169. <https://doi.org/10.1093/czoolo/59.2.160>

Robert, P., & Escoufier, Y. (1976). A unifying tool for linear multivariate statistical methods: The RV-coefficient. *Journal of the Royal Statistical Society Series C: Applied Statistics*, 25(3), 257–265. <https://doi.org/10.2307/2347233>

Sachser, N., Dürschlag, M., & Hirzel, D. (1998). Social relationships and the management of stress. *Psychoneuroendocrinology*, 23(8), 891–904. [https://doi.org/10.1016/S0306-4530\(98\)00059-6](https://doi.org/10.1016/S0306-4530(98)00059-6)

Saj, T., Sicotte, P., & Paterson, J. D. (1999). Influence of human food consumption on the time budget of vervets. *International Journal of Primatology*, 20(6), 977–994. <https://doi.org/10.1023/A:1020886820759>

Sheehan, R. L., & Papworth, S. (2019). Human speech reduces pygmy marmoset (*Cebuella pygmaea*) feeding and resting at a Peruvian tourist site, with louder volumes decreasing visibility. *American Journal of Primatology*, 81(4), e22967. <https://doi.org/10.1002/ajp.22967>

Silverman, B. W. (1986). *Density estimation for statistics and data analysis* (Vol. 26). CRC press.

Sogreah-Ttoba (2004). Etudes d'aménagement concerté des forêts et des parcours collectifs de la Province d'Ifrane. Carte d'occupation des sols et description parcellaire (Studies of the management of forests and livestock in the Province of Ifrane. Map of

landscape use and description of parcels) Service Provincial des Eaux et Forêts d'Ifrane, Royaume du Maroc. (Administration of water and forests of Ifrane, Morocco).

Stankowich, T. (2008). Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 141(9), 2159–2173. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.026>

Stillfried, M., Gras, P., Börner, K., Göritz, F., Painer, J., Röllig, K., Wenzler, M., Hofer, H., Ortmann, S., & Kramer-Schadt, S. (2017). Secrets of success in a landscape of fear: Urban wild boar adjust risk perception and tolerate disturbance. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00157>

Strum, S. C. (1994). Prospects for management of primate pests. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 49(3), 295–306.

Strum, S. C. (2010). The development of primate raiding: Implications for management and conservation. *International Journal of Primatology*, 31(1), 133–156. <https://doi.org/10.1007/s10764-009-9387-5>

Takasaki, H. (1981). Troop size, habitat quality, and home range area in Japanese macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9(4), 277–281. <https://doi.org/10.1007/BF00299883>

Thioulouse, J., Dray, S., Dufour, A.-B., Siberchicot, A., Jombart, T., & Pavoine, S. (2018). *Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8850-1>

Wallis, J., Benrabah, M. E., Pilot, M., Majolo, B., & Waters, S. (2020). *Macaca sylvanus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2020: E. T12561A50043570*. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T12561A50043570.en>

Warren, Y., Higham, J., MacLarnon, A., & Ross, C. (2010). Crop-raiding and commensalism in olive baboons: The costs and benefits of living with humans. In *Primates of Gashaka: Socioecology and Conservation in Nigeria's Biodiversity Hotspot* (pp. 359–384). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7403-7_8

Supporting Information

Table S1. Post hoc Tukey tests for comparisons of consumption of herbaceous items in forested areas and natural shrub and tree products between disturbed and natural sites in each month. Reference category is disturbed site. Est: Estimate; SE: Standard error.

Month	Herbaceous in forested areas			Shrubs and trees		
	Est.	SE	p	Est.	SE	p
May	-0.04	0.68	0.95	2.3	0.61	<0.001
June	-1.52	0.65	0.02	1.09	0.57	0.06
July	-3.82	0.64	<0.001	-3.05	0.58	<0.001
August	-3.76	0.59	<0.001	-3.11	0.54	<0.001
October	1.21	0.61	0.04	-2.66	0.55	<0.001
November	-1.01	0.56	0.07	-2.01	0.49	<0.001

Table S2. Post hoc Tukey tests for comparisons of feeding, foraging, moving and resting time between disturbed and natural sites in each month. Reference category is disturbed site. Est: Estimate; SE: Standard error.

Month	Feeding			Foraging			Moving			Resting		
	Est.	SE	p	Est.	SE	p	Est.	SE	p	Est.	SE	p
May	0.65	0.24	0.008	0.12	0.61	0.85	0.24	0.32	0.46	-0.26	0.13	0.04
June	0.26	0.22	0.24	1.56	0.37	<0.001	0.24	0.3	0.42	-0.3	0.1	0.003
July	0.04	0.23	0.88	0.09	0.41	0.83	0.13	0.33	0.7	-0.04	0.11	0.73
August	-0.17	0.2	0.4	-0.2	0.37	0.59	0.15	0.32	0.63	0.12	0.1	0.15
October	-0.28	0.24	0.24	0.35	0.45	0.44	0.38	0.3	0.2	0.12	0.11	0.24
November	0.63	0.22	0.004	2.08	0.38	<0.001	-0.29	0.3	0.33	-0.12	0.1	0.25

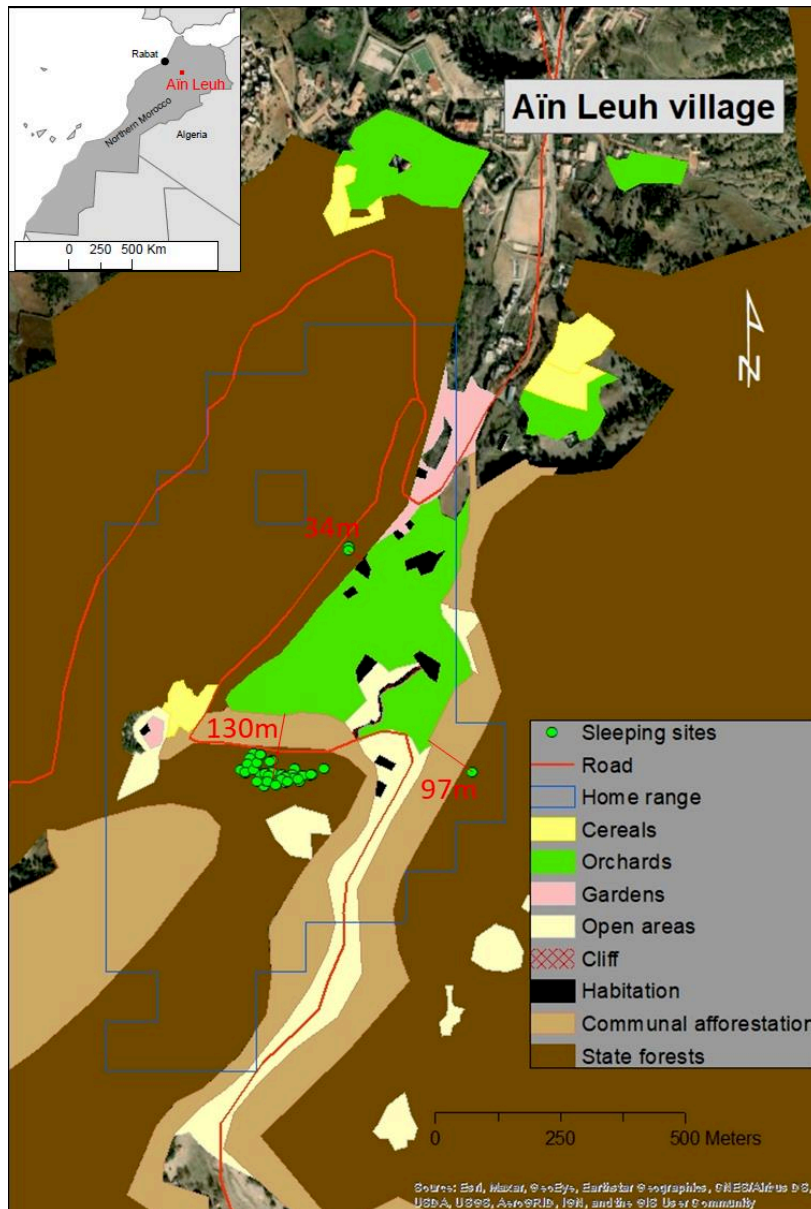


Figure S1. Land types of the study agricultural site at Aïn Leuh in Morocco, home range of the disturbed focal group Depog and distances between its sleeping sites and the cultivated areas.

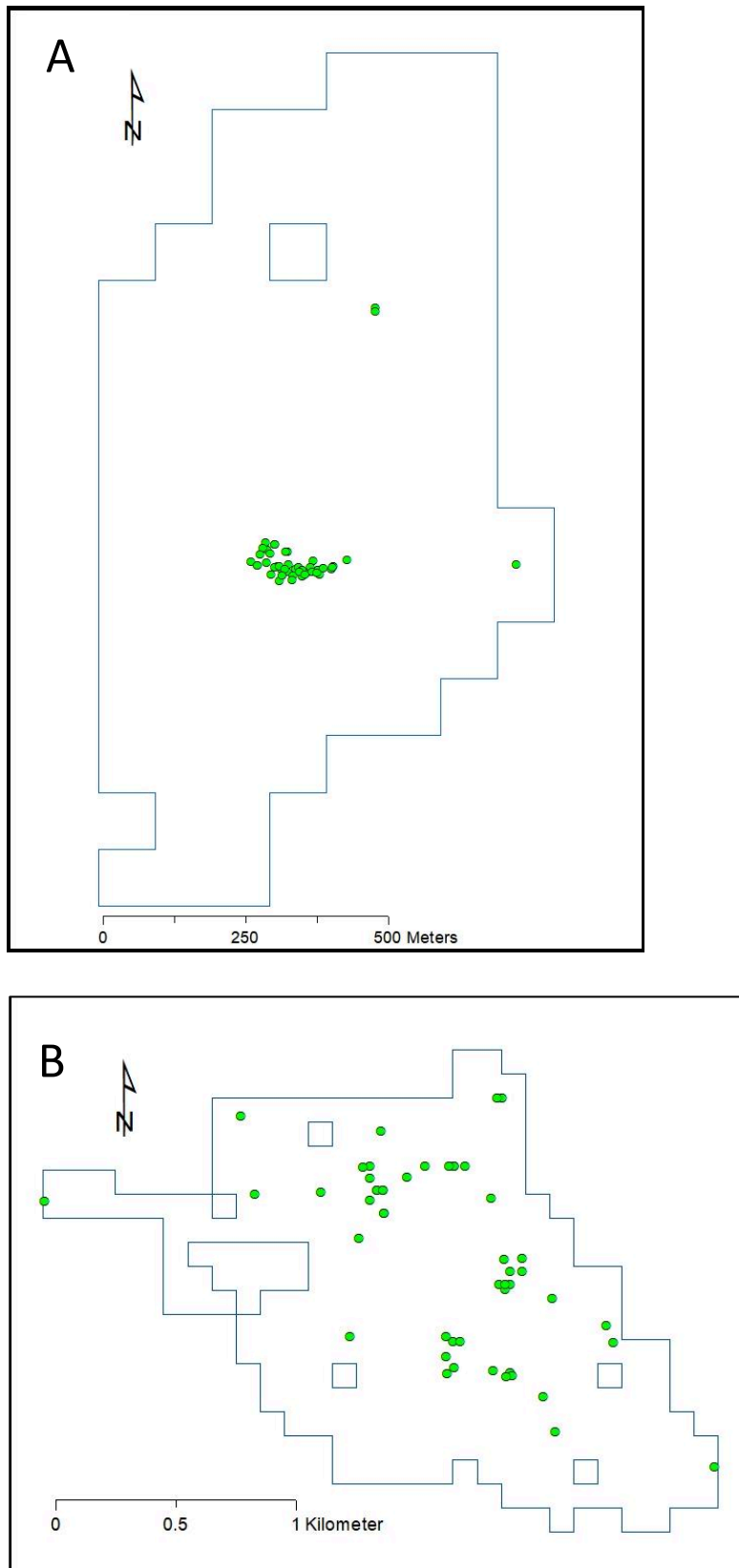


Figure S2. Home ranges of the studied groups and the distribution of their sleeping sites over the study periods. A: the disturbed group Depog at the agricultural site of Aïn Leuh in Morocco; B: Akfadou group in the natural site of Akfadou in Algeria; C: Tigounatine group in the natural site of the Djurdjura National park in Algeria.

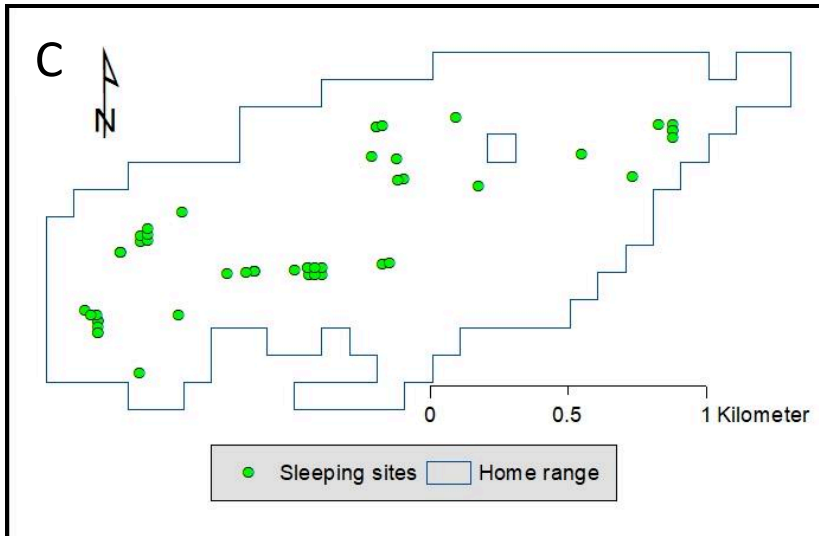


Figure S2. (Continued)

Chapitre 2

**Conflits entre humains et magots dans un
paysage agricole au Maroc**



Résumé du chapitre 2 : Conflits entre humains et magots dans un paysage agricole au Maroc

Contexte

Avec l'expansion rapide des populations humaines et des espaces anthropiques, les zones de contact entre humains et faune sauvage augmentent, et avec elles les conflits humain-faune (Anand & Radhakrishna, 2017 ; Bloomfield et al., 2020 ; Nyhus, 2016). La conversion d'habitats naturels en terres agricoles entraîne une perte de ressources naturelles pour la faune, mais apporte aussi de nouvelles ressources que certaines espèces sont capables d'exploiter. C'est le cas de beaucoup de primates, et en particulier les macaques, qui sont communément considérés comme nuisibles dans des zones agricoles (Hill, 2017). Pour les dissuader d'accéder aux cultures, les agriculteurs emploient diverses méthodes comme l'installation de barrières ou l'emploi de gardes pour surveiller les cultures (Findlay & Hill, 2020 ; Hill & Wallace, 2012). Certaines méthodes sont violentes, comme l'attaque de singes avec des armes ou par des chiens de garde, et peuvent entraîner des blessures mortelles (Strum, 2010). Cela représente une menace pour certaines espèces protégées. En réponse à ces attaques, les primates mettent en place des stratégies pour éviter les interactions hostiles. Ils peuvent notamment modifier leurs périodes d'activités pour visiter les cultures à des périodes où les humains en sont absents (Krief et al., 2014), et minimiser le temps passé dans les zones risquées en y limitant le temps passé à certaines activités, comme le repos et les interactions sociales (Bryson-Morrison et al., 2017 ; Caselli et al., 2021). Il est aussi courant que les mâles adultes exploitent plus les cultures que les femelles et les immatures, car ils sont plus enclins à entreprendre des activités risquées (Hockings et al., 2007 ; Priston, 2005 ; Saj et al., 1999 ; Strum, 1994). Etant donné l'expansion des terres agricoles, l'augmentation des conflits humains-primates qui en résulte, et les menaces que cela représente pour certaines populations de primates, il est important de trouver des solutions efficaces pour mitiger ces conflits. Pour cela, il est essentiel de comprendre comment les primates se comportent face aux risques rencontrés dans les zones agricoles.

Objectifs et hypothèses

Le premier objectif de ce chapitre est de comprendre comment des groupes de magots exploitant des cultures adaptent leurs comportements en réponse aux interactions hostiles avec les humains et les chiens domestiques. Nous faisons l'hypothèse que les magots ont des stratégies d'évitement des interactions hostiles qui incluent de minimiser le temps passé dans les zones risquées (*i.e.* les cultures) en y limitant le temps passé en repos et en interactions sociales, activités qu'ils devraient privilégier en forêt. Nous testons cette prédiction en comparant les budgets d'activités des groupes entre trois types

d'occupation du sol : forêt, vergers et champ de céréales. Nous prédisons aussi que les magots devraient visiter les cultures préférentiellement aux heures où la présence humaine y est faible, et que les mâles adultes devraient être plus présents dans les cultures que les femelles et les immatures.

Le second objectif est d'identifier les stratégies de dissuasion mises en place par les populations humaines locales, et d'évaluer leur efficacité. Pour cela, nous quantifions les différents types de comportements des humains et des chiens lors de leurs rencontres avec les magots, et analysons les réponses des magots.

Méthodes

Site, périodes d'études et groupes de magots

Le site d'étude, Aïn Leuh, est localisé dans le Moyen-Atlas au Maroc, à l'interface entre une cédraie-chênaie et des terres agricoles comprenant 14,2 ha de vergers (cerisiers et noyers) et un champ de céréales de 0,2 ha. Nous y avons suivi trois groupes de magots à l'automne (octobre-novembre) 2021 et au printemps (mai-juin) et été (juillet-août) 2022. Les humains étaient présents quotidiennement sur le site pendant l'étude, essentiellement dans les vergers où ils travaillaient généralement entre 9h et 18h.

Collecte des données

Nous avons suivi les groupes de magots de l'aube au crépuscule et avons noté l'activité de 5 individus toutes les 15 minutes (observations « scans »). Nous avons divisé les activités en 5 catégories : recherche de nourriture, alimentation, locomotion, repos, et interactions sociales. A chaque rencontre entre magots et perturbateurs anthropiques potentiels (humains, chiens et bétail ; ci-après « perturbateurs »), nous avons noté le comportement du perturbateur et la réaction des magots, leur distance de fuite et le temps avant qu'ils reprennent une activité normale. Nous avons aussi relevé la position GPS des magots pendant chaque perturbation, puis à nouveau une heure plus tard.

Analyse des données

Nous avons estimé les budgets d'activités des groupes à partir des observations scans. A l'aide de GLMMs, nous avons examiné l'effet du type d'occupation du sol (forêt, verger, champ) sur les budgets d'activités. Nous avons utilisé la proportion de scans faits sur les mâles adultes, femelles adultes et immatures dans les différents types d'occupation du sol comme proxy de présence relative de ces différentes classes d'âge-sexe. Nous avons ensuite testé à l'aide de GLMMs l'effet du type d'occupation du sol sur la présence relative des différentes classes. Nous avons aussi testé l'effet de la période de la journée (cinq périodes de 3h chacune entre 6h et 21h) et du mois sur la présence des magots dans les cultures. En cas d'effets significatifs, nous avons examiné, à l'aide de tests de Tukey post-hoc, entre quels types d'occupation du sol, périodes de la journée ou mois des variations étaient observées.

Nous avons calculé, pour chaque mois, les taux horaires moyens de rencontres entre magots et perturbateurs anthropiques. Nous avons aussi réalisé une analyse de co-inertie (COA) entre deux analyses de correspondances multiples (MCA) pour identifier des corrélations entre le type de perturbation et les réponses des magots. La MCA portant sur le type de perturbation comprenait des variables sur l'identité des perturbateurs (humains seuls, chiens seuls, ou humains accompagnés de chiens) et sur leurs comportements envers les magots (neutre, interaction non-agressive, cris, aboiements, poursuite, lancé de projectiles). La MCA portant sur les réponses des magots comprenait quatre variables correspondant à leurs réactions face aux perturbations (posture de défense, fuite, cris d'alarme, pas de réaction visible). Nous avons aussi testé, à l'aide de régressions linéaires, les corrélations entre les axes de la COA et trois variables supplémentaires : les distances de fuite des magots, le temps qu'ils passent dans les cultures chaque jour, et le temps avant de reprendre une activité normale post-perturbation.

Pour évaluer l'effet des agressions par les humains et les chiens sur la présence des magots dans les cultures, nous avons estimé, à partir des localisations GPS des groupes, leur distance des cultures au moment de chaque agression, puis une heure plus tard. Nous avons testé, à l'aide d'un test de χ^2 avec simulation de Monte Carlo, si la localisation de l'agression (dans les cultures ou en forêt) affectait leur distance des cultures une heure plus tard.

Résultats

Budgets d'activités

Lorsqu'ils étaient dans les cultures, les magots ont passé deux à trois fois plus de temps à s'alimenter qu'en forêt. Ils ont passé 1,5 fois plus de temps à se reposer dans la forêt par rapport aux vergers, et deux fois plus dans les vergers par rapport au champ de céréales. Ils ont aussi passé deux à trois fois plus de temps en interactions sociales dans la forêt par rapport aux cultures.

Utilisation des cultures

Les magots ont passé 35.6% du temps d'observation (N = 887 heures) dans les cultures, ce qui représente 277,3 heures dans les vergers, et 38,5 heures dans le champ. Les visites ont duré en moyenne $128 \pm \text{SD } 151$ minutes dans les vergers et $68 \pm \text{SD } 44$ minutes dans le champ, avec une forte variabilité inter-visites et inter-mois. La présence relative des mâles adultes et des immatures était similaire

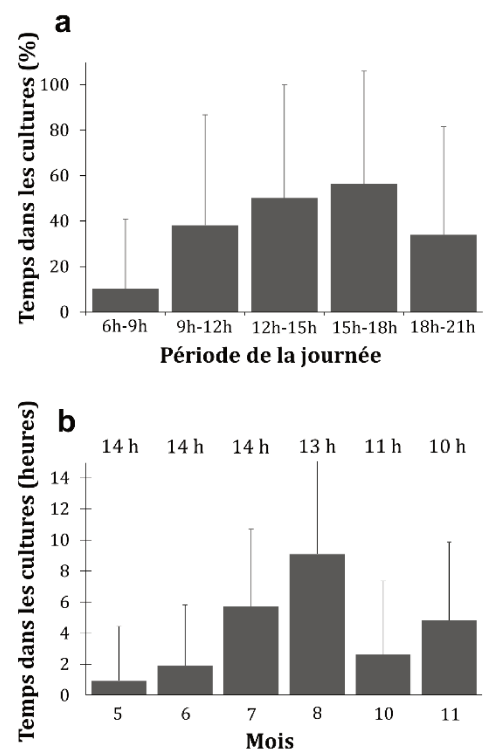


Figure 1. a) Pourcentage de temps moyen passé dans les cultures à chaque période de la journée ; b) Nombre d'heures moyen passé dans les cultures chaque mois, et durée du jour chaque mois.

dans les trois types d'occupation du sol. Les femelles adultes, elles, représentaient une part plus importante du groupe dans le champ de céréales que dans la forêt. Les magots ont passé significativement plus de temps dans les cultures entre 12h et 18h qu'aux autres périodes de la journée (Figure 1a). Ils y ont aussi passé plus de temps en juillet, août et novembre (> 5h par jour, *i.e.* > 50% du temps diurne) qu'en mai, juin et octobre (< 3h par jour, *i.e.* < 25% du temps diurne ; Figure 1b).

Interactions entre macaques et humains/chiens

Les taux mensuels moyens de rencontres avec des perturbateurs anthropiques étaient d'un minimum de 0,34/h en novembre, et d'un maximum de 0,67/h en juillet. Les humains et les chiens présentaient des comportements agressifs envers les magots dans 50% et 71% des rencontres, respectivement.

L'analyse de co-inertie a montré que les réponses des magots étaient corrélées aux types de perturbations. Le premier axe de co-inertie oppose les rencontres avec les chiens (sur la partie positive, Figure 2) à celles avec les humains (sur la partie négative). Cet axe montre que les humains, qu'ils lancent des projectiles aux magots, ou qu'ils s'en approchent pour interagir sans agression, déclenchent des réactions de fuite chez les magots. Les chiens, quant à eux, tendent plus à déclencher chez les magots des cris d'alarme, des postures de défense, ou aucune réaction visible. Les distances de fuite des macaques étaient négativement corrélées au premier axe, ce qui signifie que les macaques fuyaient sur de plus grandes distances face à des humains (17m en moyenne) que face à des chiens (9m en moyenne). Le temps passé dans les cultures était aussi négativement corrélé au premier axe, ce qui confirme que plus les magots passaient de temps dans les cultures, plus ils rencontraient d'humains. Le temps avant de reprendre une activité normale suite à une perturbation (102 secondes en moyenne) n'était corrélé à aucun des axes, ce qui signifie que le type de perturbation n'influçait pas la durée de réponse des magots.

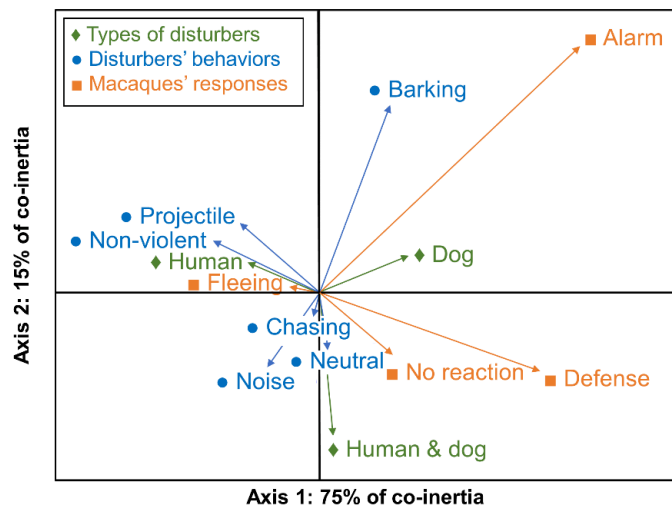


Figure 2. Représentation graphique de l'analyse de co-inertie.

Le lieu d'agression des magots par les humains et les chiens affectait la distance d'éloignement des cultures par les magots une heure après l'agression. Lorsque les magots étaient dans les cultures au moment d'une agression, ils étaient plus susceptibles d'être toujours dans les cultures une heure plus tard que de s'en être éloignés. Au contraire, lorsque les magots étaient dans la forêt au moment d'une agression, ils étaient plus susceptibles de s'être éloignés des cultures une heure après (de 97m en moyenne) que de s'en être rapprochés.

Discussion

Les magots ont passé beaucoup de temps dans les cultures à Aïn Leuh. Comme on s'y attendait, les rencontres avec les humains et les chiens étaient fréquentes et souvent agressives. Dans les cultures, les magots passaient l'essentiel de leur temps à s'alimenter, alors qu'ils allouaient une part plus importante de leur temps au repos et aux interactions sociales en forêt. Cependant, plus de 20% de leur temps dans les vergers était alloué au repos, ce qui suggère qu'ils ne perçoivent pas ces zones comme très fortement risquées. De plus, ils les ont visitées essentiellement aux heures de forte activité humaine. Des longues durées d'incursions dans des vergers ont aussi été rapportées chez des capucins et des macaques à queue de cochon (Holzner et al., 2021 ; Martins et al., 2022), ce qui peut s'expliquer par la nature de ces cultures, constituées de grands arbres mûres. En revanche, dans les zones ouvertes dénuées d'arbres refuges que représentent les champs, les incursions de primates sont typiquement de courte durée (Anand & Radhakrishna, 2022 ; Schweitzer et al., 2017) et impliquent plus de mâles adultes que de femelles et d'immatures (Priston, 2005 ; Saj et al., 1999). La longue durée des incursions de magots et la présence plus importante de femelles dans le champ de céréales suggère que ce champ est perçu comme relativement sûr. Cela pourrait s'expliquer par la faible valeur financière que représentent les céréales pour les agriculteurs d'Aïn Leuh. Ils sont donc moins enclins à protéger le champ que les vergers qui représentent une source de revenus très importante. De plus, le champ de céréales étant directement accolé à la forêt, les magots peuvent rapidement accéder à une zone de refuge en cas de perturbation. La forte utilisation des cultures par les magots peut aussi s'expliquer par les bénéfices apportés par les aliments cultivés, qui pourraient surpasser largement les coûts du fait d'un manque de ressources naturelles sur le site d'étude. En effet, à Aïn Leuh, comme dans de nombreuses autres zones du Moyen-Atlas, la forêt est fortement dégradée par le surpâturage (Kouba et al., 2018), ce qui affecte particulièrement la strate herbacée.

L'analyse des réactions des magots face aux perturbateurs anthropiques fournit des informations intéressantes concernant leurs perceptions des risques. Lancer des projectiles était efficace pour les faire fuir. Les attaques par les chiens étaient moins efficaces, probablement car ils ne sont pas capables d'atteindre les magots perchés dans les arbres. Les distances de fuite face aux humains étaient cependant courtes, et insuffisantes pour chasser les magots hors des cultures, particulièrement dans les vergers où ils fuyaient souvent d'arbre en arbre sans quitter la zone. Faire fuir les magots avant qu'ils ne pénètrent dans les vergers est plus efficace, mais cela nécessite une surveillance continue de la périphérie des cultures. Bien que ce type de surveillance soit coûteux, il a déjà fait ses preuves pour d'autres espèces (Hill & Wallace, 2012 ; Koirala et al., 2021 ; Mekonnen et al., 2020) et semble être une option viable pour dissuader les magots de pénétrer dans les cultures. Cependant, si la forte utilisation des zones cultivées par les magots est liée à un manque de ressources naturelles dû à la dégradation des forêts, il est impératif de s'appliquer aussi à faire augmenter les bénéfices de l'alimentation naturelle par rapport à l'alimentation dans les cultures (Strum, 2010). Cela nécessite de réduire la pression de pâturage en forêt, et de favoriser des habitats naturels plus productifs.

Conflicts between humans and Endangered Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at the edge of an agricultural landscape in Morocco

In press in International Journal of Primatology.

Elisa Neves¹, Sidi Imad Cherkaoui^{2,3}, Zouhair Amhaouch⁴, Coline Duperron¹, Nelly Ménard¹, Pascaline Le Gouar¹

¹ UMR 6553, ECOBIO: Ecosystems, Biodiversity, Evolution, CNRS/University of Rennes 1, Biological Station of Paimpont, Paimpont, France.

² AAP Morocco, Animal Advocacy and Protection, Kemphaanpad 1, Almere, the Netherlands.

³ University of Ibn Tofail, B.P 242, Kénitra, Morocco.

⁴ Département des Eaux et Forêts, Rabat-Agdal, Morocco.

ABSTRACT

The expansion of shared spaces between humans and wildlife, particularly resulting from agricultural encroachment on natural habitats, leads to increasing interactions between humans and non-human primates (hereafter “primates”). We explored how crop-foraging Barbary macaques adapt their behavior to anthropogenic disturbances and identified deterrents implemented by farmers and their effectiveness. We observed three groups of crop-foraging Barbary macaques in Aïn Leuh, Morocco, in 2021-2022. We estimated their activity-budgets from 7185 scan records and tested whether they were influenced by habitat (forest, fruit orchard and cereal field). Additionally, we examined the impact of time of day, month, and age-sex class (adult female, adult male, immature) on macaque presence in cultivated areas. We also analyzed macaque responses to encounters with humans and dogs. Macaques primarily focused on feeding in cultivated areas while allocating more time to resting and socializing in forested areas. They used cultivated areas extensively during periods of human activity. Cereal fields, but not orchards, were predominantly visited by adult females rather than males or immatures. Macaques experienced 0.34 to 0.67 anthropogenic encounters per hour, with variation across months, and high rates of aggression from humans and dogs. Preemptive deterrence measures, such as using slingshots before macaques entered the crops, were more effective than

confrontations inside the cultivated areas. While crop-guarding with slingshots was effective, it poses risks to the macaques. This study highlights the high risk of crop-foraging for Endangered Barbary macaques and the need to develop safer and more sustainable crop-guarding strategies to mitigate conflicts and promote human-Barbary macaque cohabitation.

Keywords: Crop-foraging; Activity-budgets; Deterrents; Behavioral responses; Anthropogenic disturbances.

Abbreviations: COA, Co-inertia analysis; MCA, Multiple correspondence analysis.

1 | INTRODUCTION

With the rapid expansion of human populations and anthropogenic areas encroaching on wildlife habitat, contact zones and subsequent interactions between humans and wildlife are increasing (Anand & Radhakrishna, 2017; Bloomfield et al., 2020; Nyhus, 2016). The conversion of natural habitats into agricultural lands leads to a loss of natural resources for wildlife, but it also brings new resources to species which are able to exploit them (Fehlmann et al., 2021). However, because the use of agricultural resources by animals negatively impacts human livelihoods, it can lead to human-wildlife conflicts which can represent a real threat to the long-term survival of species (Strum, 2010; Woodroffe et al., 2005).

Non-human primates (hereafter “primates”), especially macaques, baboons and vervets, with their high dietary and behavioral flexibility, are particularly successful at exploiting agricultural food resources, and are commonly considered as agricultural pests (Hill, 2017; McLennan et al., 2017). Farmers employ various methods to deter primates from foraging on crops. The most commonly used deterrents include barriers and fences, crop-guarding techniques, alarm systems, and chasing (Findlay & Hill, 2020; Hill & Wallace, 2012; Strum, 2010). Some of these methods can be violent, for instance chasing primates with packs of dogs or with weapons, and can result in lethal injuries (Strum, 2010). Crop-foraging primates exhibit a range of strategies to avoid such interactions. These strategies may involve shifting their activity periods to visit crops at times of low human activity (chimpanzees, *Pan troglodytes*: Krief et al., 2014) and minimizing risks of detection by reducing resting and social time in cultivated areas (chimpanzees: Bryson-Morrison et al., 2017; geladas, *Theropithecus gelada*: Caselli et al., 2021). In several species, adult or

subadult males are more likely to forage in crops than other age and sex classes, as they appear to be more willing to engage in risky activities (chimpanzees: Hockings et al., 2007; Buton macaques, *Macaca ochreata brunnescens*: Priston, 2005; vervets, *Chlorocebus aethiops pygerrhus*: Saj et al., 1999; olive baboons, *Papio anubis*: Strum, 1994).

Given the projected increase in human-primate conflicts, it is imperative to identify effective solutions for managing these conflicts (Campbell-Smith et al., 2010; Marchal & Hill, 2009). Achieving this goal first requires understanding the behavior of crop-foraging primates, which may be both species-specific and location-specific and thus requires case-by-case analyses (Hill, 2017). By gaining insights into crop-foraging primates' behavioral patterns, one can develop targeted and informed strategies to mitigate these conflicts successfully (Hill, 2017).

The Endangered Barbary macaque (*Macaca sylvanus*; Wallis et al., 2020) inhabits temperate mountainous forests in Morocco and Algeria. The Middle-Atlas Mountains of Morocco host about 75% of the global Barbary macaque population (Fa, 1984; Taub, 1977) and are under increasing anthropogenic pressure, with intense livestock grazing and progressive conversion of forest-adjacent lands into agricultural lands (Kouba et al., 2018). With their high behavioral and dietary flexibility, Barbary macaques have colonized anthropogenic habitats such as peri-urban and agricultural areas where they are able to forage on human food resources (Maibeche et al., 2015). While macaques are particularly efficient crop-foragers due to their behavioral flexibility, aptitude for social learning and semiterrestrial locomotion (Hill, 2017), the specific behaviors exhibited by crop-foraging Barbary macaques have not yet been studied.

In this study, we examined the behavioral adaptations of Barbary macaque groups to anthropogenic disturbances at the interface between an evergreen cedar-oak forest and agricultural areas in the Middle-Atlas in Morocco. We also quantified their agonistic and non-agonistic interactions with local people. Because crop-foraging primates considered as agricultural pests, like macaques, are typically the targets of human aggression (Hill, 2017; Strum, 2010), we assumed that humans display aggressive behaviors towards crop-foraging Barbary macaques, and we hypothesized that the macaques use strategies to mitigate the resulting risk. Specifically, we predicted that they minimize the risks of encounters with humans by minimizing the time spent in the riskiest areas (*i.e.* cultivated areas), which should be devoted mainly to crop-foraging, while resting and socializing are

preferentially performed in safer areas (*i.e.* forests). To test this prediction, we examined how the groups' activity-budgets vary between cultivated and forested areas. Because two different types of agrosystems are present at the study site (fruit orchards and cereal field), we also examined activity-budget variations between those habitats. We also predicted that the macaques will predominantly visit risky areas when human activity is low and that adult males will spend more time in cultivated areas than adult females and immatures. Finally, we identified the strategies used by the local human population to deter macaques from crop-foraging, and assessed which, if any, are effective. To that end, we quantified human behaviors during encounters with the macaques and the macaques' responses to those different types of behaviors, especially regarding their movements away or towards the cultivated areas.

2 | METHODS

2.1 | Site and subjects

We conducted the study in the Middle-Atlas Mountains in the Ifrane Province of Morocco, at the interface of an evergreen cedar-oak forest (*Quercus rotundifolia* and *Cedrus atlantica*) and agricultural lands (Figure 1) near the rural village of Aïn Leuh (5° 20'W, 33° 18'N; 1400-1700 m altitude; mean annual temperatures: minimum 9.5, maximum 21.1°C; mean annual rainfall: 830 mm). The evergreen cedar-oak forest encompassed about 80% of mature forest and 20% of pure oak coppices < 5 m high (Sogreah-Ttoba, 2004). Over the past decade, the area has undergone agricultural development, with the conversion of open areas traditionally used as extensive pastures into crops. The study site encompassed 14.2 ha of cherry and walnut orchards, and one 0.2 ha cereal field where wheat was grown (Figure 1). Humans were present daily in the study area, both in agricultural and forested zones. Humans in agricultural areas were mainly agricultural workers, mostly present from 9am to 6pm. Humans in the forest were mainly shepherds leading sheep and goats to graze. We studied three groups of macaques during three observation seasons, in the fall (October-November) of 2021, and in the spring (May-June) and summer (July-August) of 2022. We followed the primary focal group (Depog) during all three seasons. This group consisted of 28 individuals in 2021. Three adult females and two immatures disappeared and three infants were born, resulting in a total of 26 individuals in 2022. We could identify all members of Depog group individually. We

followed Houpette group (37 individuals) only in the fall of 2021, as we could not locate it in the following spring. We followed Felix group (about 35 individuals) only in 2022. We could not identify all members of Houpette and Felix groups individually.

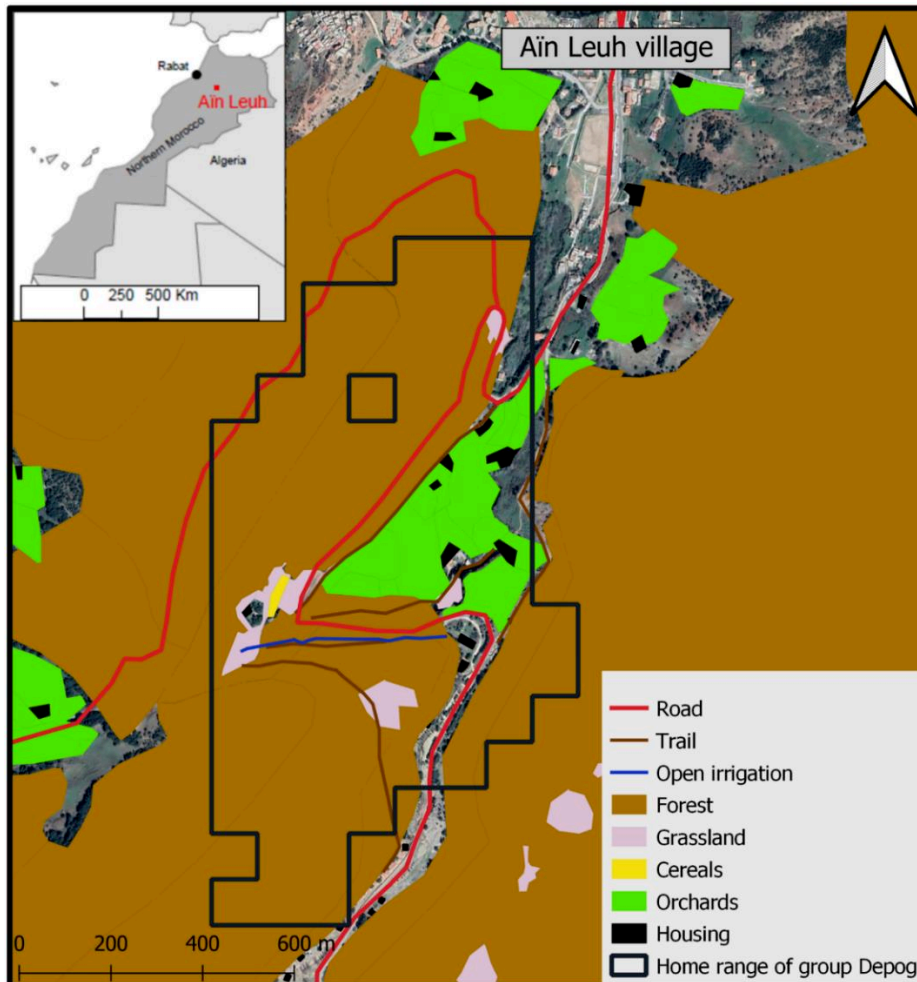


Figure 1. Map of Aïn Leuh study site, Morocco, in 2021, with land types and home range of the focal Barbary macaque group, Depog. We estimated home range size using the kernel density estimation method (Supporting Information and Neves et al., 2023a).

2.2 | Data collection

Every 15 minutes, we used instantaneous scan sampling (Altmann, 1974) to record the activity of five individuals, excluding infants <1-year-old. We chose the first individual haphazardly among all individuals in sight, then observed the others from right to left from the first individual. We divided activities into five mutually exclusive categories: foraging (*i.e.* searching for food items, including turning over stones, digging into the ground, searching beneath litter, hunting insects, and cleaning plant items), feeding (*i.e.*

actually eating food items), moving (*i.e.* any type of locomotion that was not associated with another activity), resting (*i.e.* all inactive postures not associated with another activity), and socializing (*i.e.* all inter-individual affiliative or agonistic interactions). We recorded 6007 scans for Depog group in 705 hours of observation, 732 scans for Houquette group in 94 hours of observation, and 446 scans for Felix group in 88 hours of observation.

We recorded all occurrences when Barbary macaques experienced anthropogenic disturbances, which we define as encounters with humans and domestic animals, including dogs and livestock (referred to as ‘disturbers’). For each encounter, we recorded the behavior of the disturber (Table 1), its distance to the closest macaques, and the duration of the encounter. We also recorded the reaction of the macaques (Table 1), the distance they fled if they fled, and the time it took them to resume their previous activity or engage in a new activity that was not vigilance, fleeing, or interacting with the disturber. During observation sessions, we recorded the location of the groups every 30 minutes using a GPS Trimble TERMINAL JUNO 5B, with an uncertainty of about 5m, as estimated by the manufacturer. Additionally, we recorded the macaques’ location at the time of each anthropogenic encounter and again one hour later.

Table 1. Ethogram for humans, dogs and livestock (‘disturbers’) and Barbary macaques during encounters in Ain Leuh, Morocco, in 2021-2022.

Human, dog and livestock	
Neutral	Passing by without interacting with the macaques.
Human	
Projectile	Throwing projectiles with slingshots or by hand.
Noise	Directing loud noises at the macaques (shouting, hitting objects).
Non-agonistic interaction	Approaching the macaques to take pictures, calling them or trying to feed them.
Dog	
Barking	Barking at the macaques.
Chasing	Running after the macaques.
Macaque	
Defense	Holding its ground and facing the disturber, or chasing the disturber.
Fleeing	Moving away on the ground, or climbing up (or higher up) in trees.
Alarm call	Specific call signaling potential danger.
No visible reaction	No visible change in activity.

2.3 | Data analysis

2.3.1 | Activity patterns

We estimated the daily activity-budgets of each group from the scans. The activity-budgets of Barbary macaques differ between age and sex classes (Ménard & Vallet, 1997). To account for those differences, we calculated mean daily activity-budgets for each group as the weighted mean of three age-sex classes, based on group compositions observed at several other study sites (Ménard, 2002), which are $\frac{1}{4}$ adult females (>4 years-old), $\frac{1}{4}$ adult males (>5 years-old), and $\frac{1}{2}$ immatures (excluding infants <1 year-old). We present activity-budgets as a percentage of daylight time (*i.e.* between sunrise and sunset) spent in each activity. Daylight time varies between 10 and 14 hours depending on the season. We tested the effects of habitat (forest, orchard or cereal field) and group ID (Depog, Houquette and Felix) on the groups' activity-budgets using generalized linear mixed models (GLMM, Baayen et al., 2008). "Forested areas" encompass high forests and oak coppices and a few grassland formations. Because the response variables are continuous percentages, we used a beta error structure with logit link function (Salinas Ruíz et al., 2023). We ran five models, one for each activity (*i.e.* foraging, feeding, moving, resting and socializing). In each model, we included the month and observation day as random effects. When a model showed a significant effect, we ran post-hoc Tukey's tests to determine between which habitats the activity-budgets differed. We performed all analyses using the R software (R Core Team, 2020). We built the GLMMs using the "glmmTMB" R package (Brooks et al., 2017) and performed Tukey's tests using the "lsmeans" R package (Lenth, 2016). We ran residual diagnostics for all GLMMs using the "DHARMA" R package (Hartig, 2021) to ensure that all model assumptions were met.

2.3.2 | Use of cultivated areas

To assess differences in the presence of the different age-sex classes in cultivated areas, we calculated the proportion of scans made each day for each of three age-sex classes (adult females, adult males and immatures) in the three habitats (forest, orchard and cereal field). We used those proportions as a proxy for relative presence of the three age-sex classes in the cultivated areas. We used binomial GLMMs (one for each age-sex class) to test the effect of habitat and group ID on the proportion of scans. We added the month

and observation day as random effects to the models. When a model showed a significant effect, we ran post-hoc Tukey's tests to determine between which habitats the relative presence of an age-sex class differed. To determine whether the macaques visited cultivated areas more frequently at specific times of day, we divided the day into five periods from sunrise to sunset: 6am-9am; 9am-12pm; 12pm-3pm; 3pm-6pm; and 6pm-9pm. Using binomial GLMMs, we assessed the effects of the period of the day, the month and group ID on the macaques' presence in cultivated areas. Again, we added the observation day as a random effect. We then ran post-hoc Tukey's tests to determine between which periods of the day and between which months the percentage of time spent by macaques in cultivated areas differed.

2.3.3 | Human-macaque interactions

For each month, we calculated hourly rates of anthropogenic encounters as the number of encounters between macaques and humans or domestic animals divided by the number of hours of observation. Observation sessions lasted a mean of 9 hours (min: 1h, max: 14h). We defined encounters as any interaction with a human or domestic animal, regardless of whether it was aggressive or not. We defined aggressive encounters as those including physical aggression such as chasing or throwing projectiles, or non-physical aggression such as shouting/barking or directing loud noises at the macaques. We included instances where humans or domestic animals passed close enough to be visible by the macaques, but the macaques did not exhibit a visible reaction to their presence. We assumed that when humans or domestic animals were visible to the researchers (positioned within 30 m of the macaques), they were also visible to the macaques, and vice versa.

To investigate the effectiveness of the various strategies implemented by the local human population to keep the macaques out of the cultivated areas, we used a co-inertia analysis (COA). COA identifies relationships between two sets of variables, based on separate standard multivariate analyses on each of the datasets, which are then connected (Dolédec & Chessel, 1994). In this case, one of the two datasets contained data on the nature of the anthropogenic encounters, and the other contained data on the macaques' reactions. Both tables share the same rows, each representing one encounter event (N = 485), and gather binary variables with values being either "yes" or "no". The first table

contains three variables regarding the identity of the disturber (either human, dog, or human accompanied by dog) and six regarding the type of behavior towards the macaques: neutral, projectile, noise, non-agonistic interaction, barking, or chasing (Table 1). The second dataset contains four variables regarding the macaques' reactions to the encounters: defense, fleeing, alarm call or no visible reaction (Table 1). The standard analyses made on each dataset were multiple correspondence analyses (MCA) which detect underlying structures in a dataset containing categorical variables, bringing out a principal axis which is the vector direction maximizing the inertia in each dataset (Dolédec & Chessel, 1994). COA then identifies dimensions in both MCAs which are maximally correlated with each other. It thus identifies similar associations present in both datasets which explain their relationships. We assessed whether there was a significant correlation between the tables using Monte Carlo random permutation tests with 1000 permutations. We assessed the correlation between each variable and each co-inertia axis graphically via the angle between the axis and the arrow from the origin of the COA factorial plan to the variable: an acute angle indicates a positive correlation, an obtuse angle a negative correlation, and a 90° angle indicates no correlation. Variables which display the same type of correlation with the axes are considered as associated. The normed scores of the statistical individuals (*i.e.* the encounter events) provide insight into how the individuals relate to the variables in each dataset. Individuals with higher scores on a particular axis are more influenced by the variables associated with that axis. We tested whether those scores explained variation in three additional variables: the distances fled by the macaques (in meters), the proportion of time they spent in cultivated areas that day, and the time before resuming a normal activity (in seconds). To do this, we regressed, on each axis of the COA, the normed scores of the statistical individuals with the three variables using linear regression. We performed the COA analysis using the “*ade4*” R package (Thioulouse et al., 2018).

To evaluate the impact of aggression by humans or dogs on the presence of macaques in cultivated areas, we estimated the distance of the groups from the cultivated areas at the time of each aggression by humans or dogs, and one hour later, using GPS locations of the groups. We considered that a group had moved closer to the cultivated areas if its distance to these areas had decreased by at least 20 m one hour later. Conversely, we considered a group as having moved away if its distance from the cultivated areas had increased by more than 20 m. This minimum distance of 20 m accounts for the uncertainty in GPS

accuracy. We tested whether the location of the aggression (in cultivated or forested areas) influenced the closeness of the groups to the cultivated areas in the next hour using a Chi-square test with Monte Carlo simulation.

2.4 | Ethical statement

Our research complied with Moroccan laws, followed the IPS Code of Best Practices for Field Primatology, and was conducted in close partnership with Moroccan Forestry authorities, under DLCDPN permits n°385 and 1367. All data collection was non-invasive. The authors declare no conflict of interest.

2.5 | Data availability statement

The datasets generated and analyzed during the current study are available in an online OSF repository accessible at <https://osf.io/v2j7c/>.

3 | RESULTS

3.1 | Activity patterns

Activity-budgets varied between habitats with macaques spending two to three times more time feeding in cultivated areas than in forested areas (Figure 2, Table 2). The macaques moved less when they were in the field than in the orchards or the forest (Figure 2, Table 2). Resting time was highest in the forest and was twice as high in the orchards compared to the field (Figure 2, Table 2). Socializing time was higher in the forest than in both types of cultivated areas (Figure 2, Table 2). Group ID had no effect on time spent on any activity (Table 2).

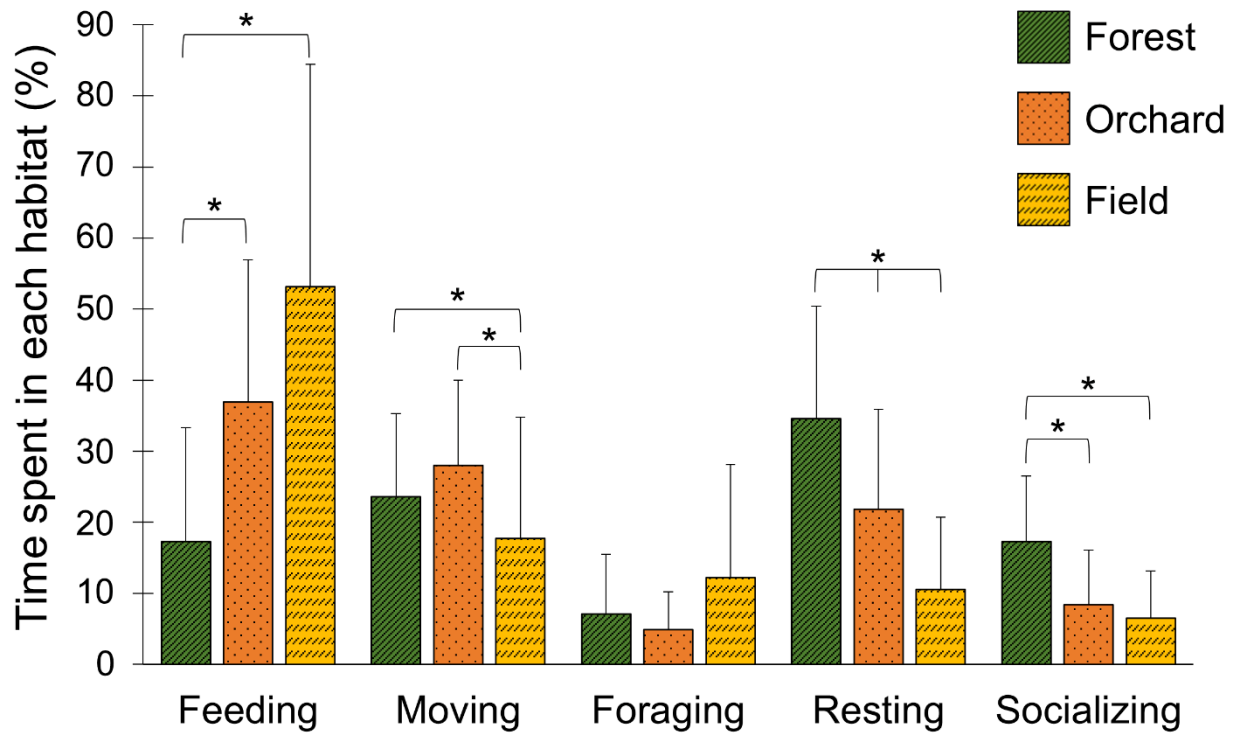


Figure 2. Mean and standard deviation time spent in different activities in different habitats by Barbary macaques in Aïn Leuh, Morocco, in the fall of 2021 and spring-summer of 2022. Asterisks indicate significant differences based on post-hoc Tukey tests following generalized linear mixed models (Table 2).

Table 2. Results of generalized linear mixed models comparing the time spent in different activities in different habitats by Barbary macaques in Aïn Leuh, Morocco, in the fall of 2021 and spring-summer of 2022, and effect of group ID on each activity.

Activity	Likelihood ratio chi ² , df = 2	p	Time (%) in each habitat		
			Forest	Orchard	Field
Feeding	60.89	<0.001	17.3	36.9	53.1
Group ID	4.20	0.12			
Moving	29.69	<0.001	23.6	28	17.7
Group ID	0.34	0.84			
Foraging	3.51	0.17	7.1	4.9	12.2
Group ID	0.32	0.85			
Resting	72.92	<0.001	34.6	21.8	10.5
Group ID	4.14	0.13			
Socializing	90.85	<0.001	17.3	8.4	6.5
Group ID	0.37	0.83			

Note: Numbers in bold indicate significant p-values.

3.2 | Use of cultivated areas

The macaques visited cultivated areas on 89 of 98 observation days (91%). They spent 35.9% of observation time (N = 887 hours) in cultivated areas, with 279.9 hours in the orchards and 38.9 hours in the cereal field. The mean duration of visits was 128 ± SD 151 minutes in orchards, and 68 ± SD 44 minutes in the cereal field, with high variability across visits and months. Minimum mean visit durations were 28 ± SD 22 minutes (June) in orchards, and 9 minutes in the field (May, only one visit). Maximum mean durations were 321 ± SD 208 minutes in orchards (August) and 102 ± SD 73 minutes in the field (November). The relative presence of adult males and immatures was similar in the three habitats (Figure 3, Table 3). Adult females represented a greater proportion of the group in the cereal field than the forest (Figure 3, Table 3). Group ID had no effect on the relative presence of either age-sex class in the three habitats (Table 3).

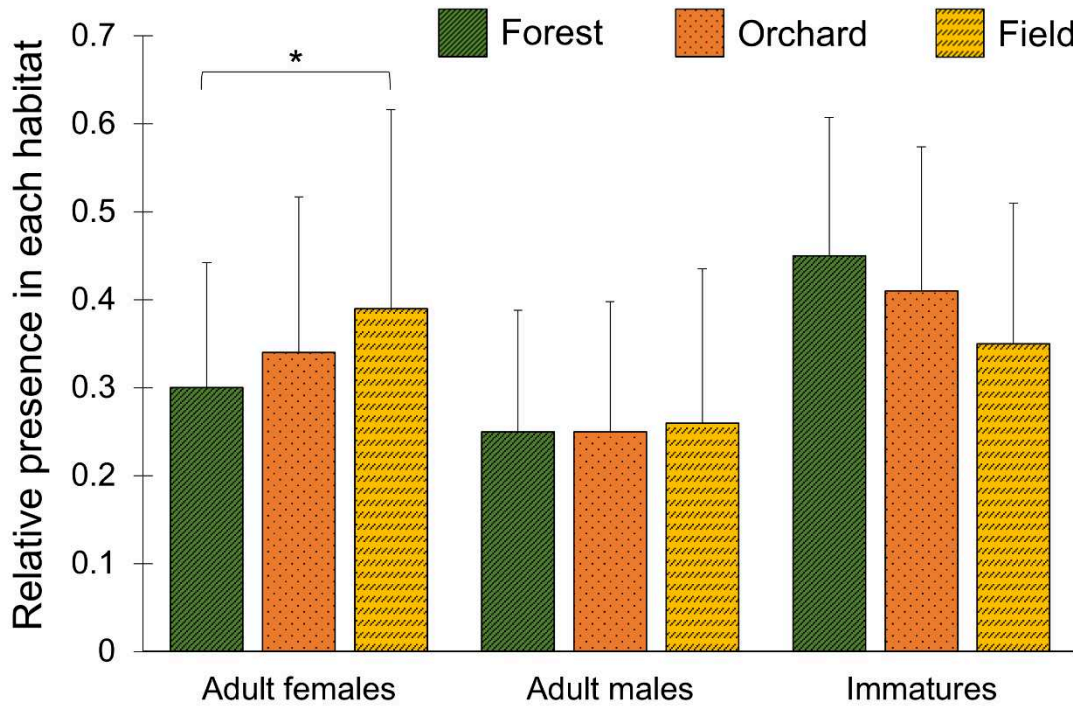


Figure 3. Mean (and standard deviation) for the relative presence of three Barbary macaque age-sex classes in each habitat in Aïn Leuh, Morocco, in the fall of 2021 and spring-summer of 2022. Asterisks indicate significant differences based on post-hoc Tukey tests following generalized linear mixed models (Table 3).

Table 3. Results of generalized linear mixed models comparing the relative presence of three Barbary macaque age-sex classes in three habitats in Aïn Leuh, Morocco, in the fall of 2021 and spring-summer of 2022, and effect of group ID.

Age-sex class	Likelihood ratio χ^2 , df = 2	p	Relative presence in each habitat		
			Forest	Orchard	Field
Adult females	7.07	0.03	0.30	0.34	0.39
Group ID	2.08	0.35			
Adult males	2.87	0.24	0.25	0.25	0.26
Group ID	0.40	0.82			
Immatures	1.51	0.47	0.45	0.41	0.35
Group ID	0.14	0.93			

Note: Numbers in bold indicate significant p-values.

The period of the day and the month both had significant effects on the presence of macaques in cultivated areas (period of the day: GLMM, $\text{Chi}^2 = 147.95$, $\text{df} = 4$, $p < 0.001$; month: GLMM, $\text{Chi}^2 = 81.2$, $\text{df} = 5$, $p < 0.001$). Group ID had no effect on macaque presence in cultivated areas between periods of the day (GLMM, $\text{Chi}^2 = 0.03$, $\text{df} = 2$, $p = 0.98$) or between months (GLMM, $\text{Chi}^2 = 1.05$, $\text{df} = 2$, $p = 0.59$). The macaques spent little time inside the cultivated areas before 9am (Figure 4a), less than in any other period (post-hoc Tukey tests $p < 0.001$, Table S1). The percentage of time spent in cultivated areas then increased until it reached 50-60% between 12pm and 6pm (Figure 4a), higher than in any other period (post-hoc Tukey tests $p < 0.001$, Table S1). The macaques moved from the cultivated areas to their sleeping sites in the forest quite late in the day, as they still spent 25% of the time inside cultivated areas between 6pm and 9pm. They spent most of the daytime in cultivated areas in July, August and November (≥ 5 hours per day, *i.e.* $\geq 50\%$ of their time, Figure 4b). They spent significantly less time in cultivated areas in May, June and October (< 3 hours per day, *i.e.* $< 25\%$ of their time, Figure 4b, post-hoc Tukey tests $p \leq 0.01$, Table S2).

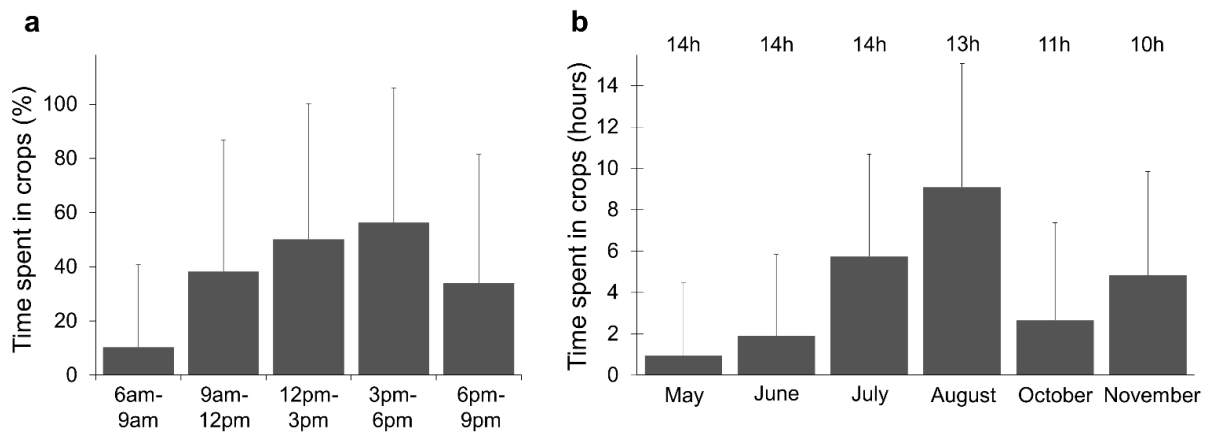


Figure 4. a) Mean percentage (and standard deviations) of daytime that Barbary macaques spent in cultivated areas for each period of the day in Ain Leuh, Morocco, in the fall of 2021 and spring-summer of 2022; b) Mean daily time spent by the macaques in cultivated areas each month. Mean day length (in hours) for each month is shown above each bar.

3.3 | Human-macaque interactions

Mean hourly rates of anthropogenic encounters varied between 0.34/h in November and 0.67/h in July (Figure 5). The encounters were with four types of disturbers: humans and dogs, who often displayed aggression towards the macaques, livestock, who never displayed aggression towards the macaques, and passing vehicles (Figure 5). Patterns of human aggression towards the macaques varied over the six months of observation. Systematic guarding of cultivated areas occurred solely in May and early June, after which the guards were no longer present at the site. The guards employed various methods to deter macaques from crops, including throwing rocks using slingshots, shouting, and creating loud noises by hitting the metal guardrails along the road that separated the orchards from the forest (Figure 1). In July, August, October and November, human aggression primarily came from people living or working near the orchards, throwing projectiles (rocks and sticks), shouting at the macaques, and encouraging domestic dogs to chase them. We never observed macaque aggression towards humans. We observed macaque aggression towards dogs only once, when two adult males lunged towards a dog after it had chased a juvenile.

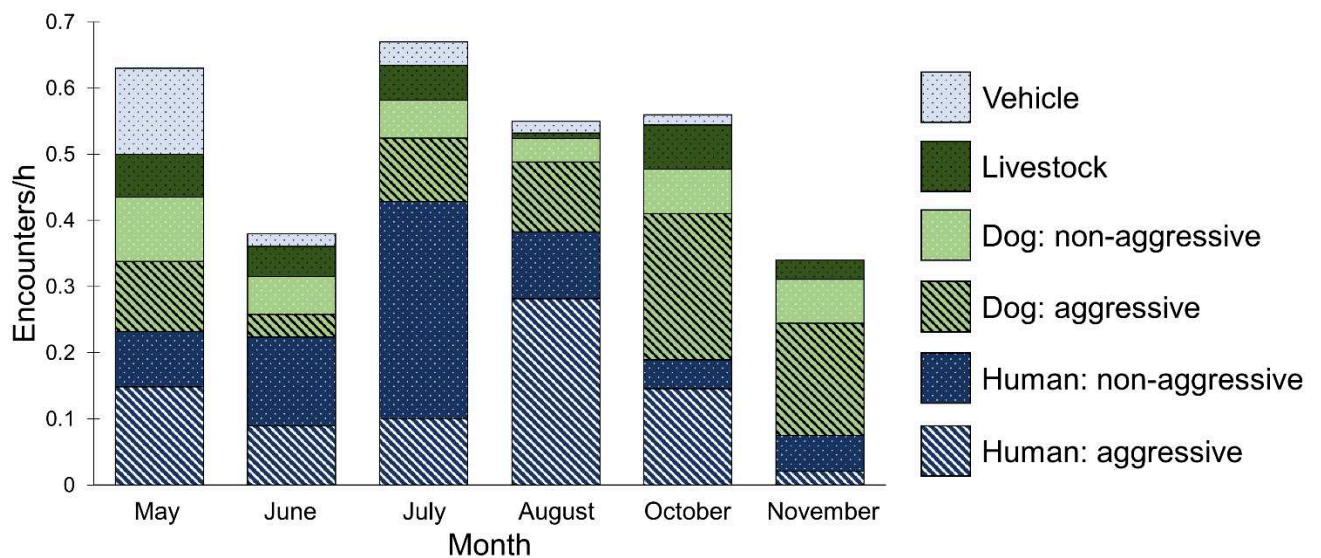


Figure 5. Mean monthly rates of encounters between Barbary macaques and humans, dogs, livestock and vehicles each month, and behaviors of humans and dogs in Aïn Leuh, Morocco, in the fall of 2021 and spring-summer of 2022.

We retained the first two axes of the COA between anthropogenic encounters and macaques' reactions (Figure 6). The first axis accounted for 75% of the total covariance between the two tables, while the second axis accounted for 15%. The correlation between the two tables was highly significant (Monte Carlo simulation, $p = 0.001$). The first axis opposes the encounters with dogs alone on the positive part, and with humans alone on the negative part (Figure 6). Fleeing was associated with the first axis on the negative part, as well as projectiles and non-violent interactions, although projectiles contributed more to the axis than non-violent interactions. This means that humans alone induced fleeing reactions when displaying overtly aggressive behaviors such as throwing projectiles, but also, to a lesser extent, when displaying non-aggressive behaviors such as trying to feed the macaques. By contrast, dogs alone tended to induce alarm calls, defense postures, or no visible reactions from the macaques. The second axis characterizes macaque reactions to noises, opposing barking dogs on the positive part to human noises on the negative part. Human noises, associated with neutral encounters, induced little reaction from the macaques, while barking dogs were strongly associated with alarm calls.

The linear regressions on the normed scores of the encounter events showed that distances fled were significantly negatively correlated with human encounters on the first axis (Linear regression: $F_{1,205} = 43.69$, $R^2_{adj} = 0.17$, $p < 0.001$) but showed no significant correlation on the second axis ($F_{1,205} = 0.003$, $R^2_{adj} = -0.005$, $p = 0.95$). This means that individual macaques fled further when encountering humans than dogs (when fleeing humans, mean: 17 m, range: 1-60 m; when fleeing dogs, mean: 9 m, range: 2-30 m), but that fleeing distance was not correlated with the types of anthropogenic noise. Time spent in cultivated areas by macaques also increased on the negative part of the first axis ($F_{1,486} = 29.52$, $R^2_{adj} = 0.05$, $p < 0.001$), which confirms that when macaques spend more time in those areas, they receive more aggression from humans. Time spent by macaques in cultivated areas was not significantly correlated with the second axis ($F_{1,486} = 0.05$, $R^2_{adj} = -0.002$, $p = 0.82$) which means that time spent in cultivated areas was not significantly correlated with barking dogs or human noises. Time before resuming a normal activity after a disturbance (mean: 102 seconds, range: 5-3240 seconds) was not significantly correlated with any of the COA axes (Axis 1: $F_{1,96} = 2.38$, $R^2_{adj} = 0.01$, $p = 0.13$; Axis 2: $F_{1,96} = 0.17$, $R^2_{adj} = 0.009$, $p = 0.68$), meaning that the type of anthropogenic disturbance did not influence the duration of macaque responses.

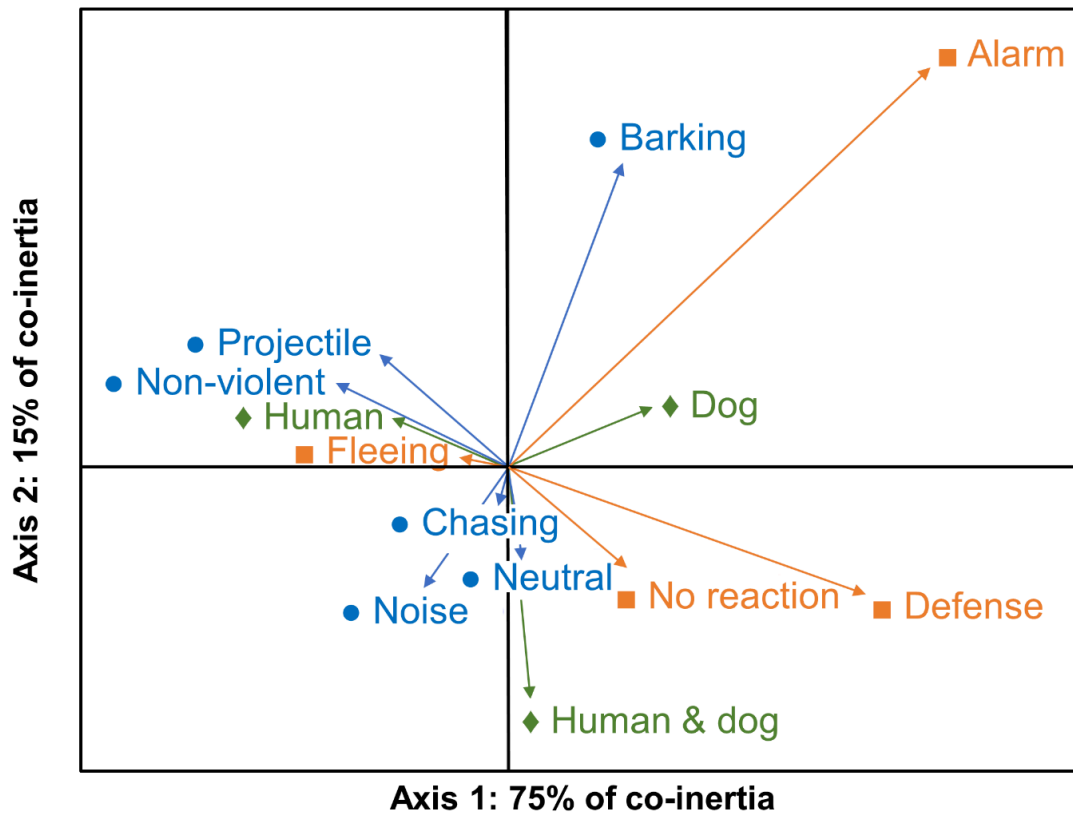


Figure 4. Graphical representation of the COA analysis. In green (◆) are the types of disturbers: Human: humans only; Dog: dogs only; Human & dog: humans and dogs together. In blue (●) are the disturbers' behaviors: Projectile: humans throwing projectiles; Noise: humans directing loud noises at macaques; Non-violent: humans interacting non-agonistically with the macaques; Chasing: dogs chasing macaques; Barking: dogs barking at macaques; Neutral: humans and/or dogs passing by. In orange (■) are the macaques' reactions.

The macaques' distance to the cultivated areas one hour after receiving aggression from humans and/or dogs depended on their location at the time of the aggression (Chi-square test with Monte Carlo simulation: $N=117$, $\chi^2 = 32.95$, $p < 0.001$). When the macaques were in cultivated areas at the time of aggression, they were more likely to have remained in those areas one hour later than to have moved away from them (Figure 7). By contrast, when they were in forested areas at the time of aggression, they were more likely to have moved farther away from cultivated areas one hour later (mean: 97 m, range: 29-325 m) than to have moved closer. Human aggression towards macaques in forested rather than

cultivated areas occurred mainly in May, when guards were monitoring the crops (percentage of human aggression in forested areas: 100% in May; 50% in June; 23% in July, 8% in August; 37% in October; 50% in November).

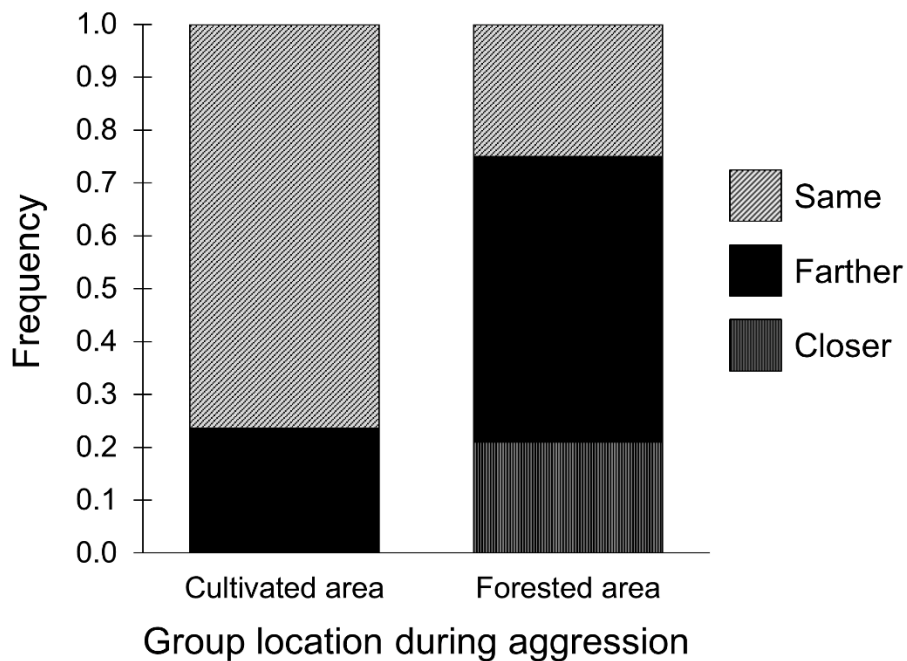


Figure 7. Frequency with which Barbary macaques were closer, farther, or at the same distance from cultivated areas one hour after aggression compared to the time of the aggression in Ain Leuh, Morocco, in the fall of 2021 and spring-summer of 2022.

4 | DISCUSSION

Barbary macaques living at the edge of an agricultural landscape in Ain Leuh, Morocco, spent a large portion of their time in cultivated areas, particularly orchards. They frequently encountered anthropogenic disturbers and received aggression from both humans and dogs. They showed different activity patterns in the cultivated areas compared to the forest. Contrary to our predictions, they did not avoid cultivated areas when humans were present, and males did not use those risky areas more than females or immatures. The macaques seemed more afraid of humans than dogs, as shown by their greater fleeing responses. However, they generally did not leave the cultivated areas

when attacked by either humans or dogs, but they did tend to move back into the forest when attacked before they entered the cultivated areas.

4.1 | Macaque behavior in cultivated areas

Barbary macaques in Aïn Leuh used cultivated areas extensively, where they did not allocate as much time to resting and socializing as in the forest. This suggests that the macaques perceive cultivated areas as more dangerous than the forest, as minimizing the time devoted to activities which do not need to be performed in risky areas could be a strategy to reduce the risk of detection by humans. However, when in the orchards, they did spend a significant portion of their time resting (21.8%), which indicates that those areas are not used exclusively as foraging and feeding grounds. Macaques spent half as much time resting in the cereal field as they did in the orchards, which is unsurprising considering that Barbary macaques usually rest in trees, which were absent in the field.

Macaques used cultivated areas frequently and for long periods, especially orchards. While few studies have quantified the use of orchards by primates, our results are similar to those for robust capuchin monkeys (*Sapajus robustus*) in Brazil, which also spent a large proportion of their time in orchards in some months (Martins et al., 2022). In Malaysia, Southern pig-tailed macaques (*Macaca nemestrina*) visited oil palm plantations daily, with visits lasting 3 hours on average (Holzner et al., 2021). By contrast, primates typically only spend a short time in crop fields, for example under 3 minutes for chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*) in graminoid fields in Zimbabwe (Schweitzer et al., 2017), and on average 14 minutes for rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in graminoid and vegetable fields in India (Anand & Radhakrishna, 2022). These patterns of crop field use are quite different from those observed in Aïn Leuh, where Barbary macaques' average use of the cereal field lasted over one hour. Moreover, olive baboons in Nigeria minimized the risk of human detection by transporting cultivated foods out of the crop fields and eating them in safe locations (Warren et al., 2010), while we rarely saw macaques in Aïn Leuh transporting food from cultivated to forested areas. In South Africa, the core home range of a crop-foraging chacma baboon did not overlap with fields (Walton et al., 2021) whereas nearly 20% of the home range of Depog group in Aïn Leuh comprised cultivated areas (Figure 1; Neves et al., 2023a). Overall, those results suggest that Barbary macaques do not perceive cultivated areas as highly risky. In the cereal field,

this finding could be explained by low levels of human retaliation and proximity to the forest edge. In the orchards, it could be explained by the fact that mature orchards resemble small forests, providing ample opportunities for macaques to hide from humans and dogs. However, these patterns of extensive crop-use can also be explained by the possibility that the benefits of crop-foraging outweigh the costs due to the scarcity of natural resources at our study site. While we did not quantify resource availability in Aïn Leuh, we observed clear signs of habitat degradation, particularly in the herbaceous layer which suffered from heavy grazing by sheep and goats. Overgrazing has dramatically increased in the Middle-Atlas over the last decades and is largely responsible for the high levels of land degradation in the region (Kouba et al., 2018).

The higher presence of females in the cereal field, relative to males and immatures, was contrary to our predictions. Typically, in primates, adult males, being larger and stronger, tend to engage in riskier behaviors than other age-sex classes, which involves more crop visits (chimpanzees: Hockings et al., 2007; olive baboons: Strum, 1994), spending more time in crops (vervet: Saj et al., 1999), and leading the group into crops (Buton macaques: Priston, 2005). However, in chacma baboons, both males and females initiate crop-foraging events (Schweitzer et al., 2017). In Sumatran orangutans (*Pongo abelii*), females were more likely to forage in crops than males (Campbell-Smith et al., 2011). It has been suggested that when crop-foraging risks are high, males are more likely to forage on crops than females (Humble & Hill, 2016). However, when levels of retaliation by humans are low, females may forage on crops as frequently or even more than males due to their higher needs to meet reproductive demands (Humble & Hill, 2016). In Aïn Leuh, the cereal field was not as important to farmers as the orchards. The fruits in the orchards were primarily grown for commercial purposes, making them a crucial source of revenue. In contrast, cereals were not sold. After harvesting, they remained in the field to feed passing herds of livestock. Farmers were thus less inclined to chase away macaques from the field than from the orchards, which could have led female macaques to feel relatively safe in the field. Additionally, the cereal field was directly adjacent to the forest, unlike the orchards which were separated from the forest by the road. If disturbed when foraging in the field, macaques thus had the possibility to quickly seek refuge in the forest, which likely contributed to the relative perceived safety of that area.

Contrary to our predictions, the macaques did not avoid cultivated areas during times of human activity. Agricultural workers, who worked primarily in the orchards, were usually present between 9am and 6pm. We expected the macaques to visit crops primarily outside of these hours, either just after dawn or before dusk, as observed in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis umbrosus*; Mishra et al., 2020). This would seem particularly feasible considering that the primary sleeping site of the main focal group, Depog, was near the orchards (Neves et al., 2023a). This pattern of high reuse of the same sleeping site contrasts with those of groups living in sites with no access to human resources, which usually avoid using the same sleeping site on consecutive nights to balance the costs and benefits of predation risk and proximity to food (Albert et al., 2011; Neves et al., 2023a). It is however commonly observed in primate groups which regularly use human resources (Almann & Muruthi, 1988; Neves et al., 2023a; Strum, 2010) and suggests that macaques in Aïn Leuh might choose to minimize security while maximizing energetic gains (Neves et al., 2023a).

4.2 | Macaque responses to anthropogenic encounters

Rates of anthropogenic encounters and aggression towards macaques were high in Aïn Leuh, and the macaques' reactions provided interesting information on their perceptions of risks. Throwing projectiles was effective to induce fleeing reactions, but the macaques also tended to flee when approached by humans who tried to feed them or take pictures. Interestingly, the macaques in Aïn Leuh never accepted food when we observed humans offering it to them, indicating that they do not perceive humans as a potential source of food but rather perceive them as inherently dangerous, even in the absence of overt aggression. Dogs induced fewer fleeing reactions from the macaques, likely because they were unable to reach the macaques when they were in trees. Despite their fear of humans, the macaques fled short distances when receiving aggression from humans and the aggression was not sufficient to drive them out of cultivated areas. While in orchards, the macaques usually moved from tree to tree to avoid humans but did not leave the fruit trees. This suggests that chasing macaques away from the orchards once they have already settled in them is nearly impossible with the tactics currently used by farmers. However, pushing them away towards the forest before they enter seems effective. This tactic was used almost exclusively by guards who were hired to monitor crops in May and early June, before cherry harvesting. For financial reasons, those guards were employed

only during this period of cherry maturation, considered by farmers as the most critical. The macaques spent the least time in cultivated areas during this period, which reinforces the conclusion that the guards' strategy is effective. This strategy consisted of monitoring the forest edges close to the cultivated areas and pushing macaques back to the forest when they approached. These findings align with studies that have shown the effectiveness of systematic crop-guarding against crop-foraging primates in other areas (Hill & Wallace, 2012; Koirala et al., 2021; Mekonnen et al., 2020). However, during the six months of observation in Aïn Leuh, we only observed continuous crop-guarding by employed guards for one month, while in the remaining five months, farmers sporadically attempted to chase monkeys away from small areas surrounding their houses. The high use of cultivated areas by Barbary macaques in the absence of guards supports the conclusion that guarding by farmers who are distracted by other tasks is not as successful as continuous monitoring by employed guards (Hill & Wallace, 2012). Although the financial implications must be considered, crop-guarding appears to be a suitable approach for Barbary macaques.

It is crucial to consider the potential negative impacts of violent methods used by guards. The use of slingshots to throw rocks at the macaques can result in serious injuries if the macaques are hit. Living in such a conflicted and stressful environment can have significant implications for the demography of macaque groups. In the case of Depog group, many individuals disappeared during our study, particularly adult females, resulting in a mortality of 37%, in contrast to the <3% mortality observed in forest sites with low human pressure (Neves et al., 2023b). We therefore recommend throwing projectiles near the macaques, not directly at them to ensure safety while maintaining levels of intimidation. Crop-foraging deterrence should be viewed through the lens of optimal foraging theory, *i.e.* as a balance of costs and benefits (Hill, 2017). To be effective, deterrence must increase the costs or decrease the benefits of crop-foraging compared to natural foraging (Strum, 2010). When Endangered and protected species such as Barbary macaques are concerned, increasing the costs can only go so far without threatening the survival of individuals and populations. Therefore, efforts should also be put towards increasing the benefits of natural foraging, which requires changing current strategies of Barbary macaque habitat management, namely decreasing grazing and logging pressure and favoring more productive natural habitats.

5 | CONCLUSION

There is an urgent need to develop safe and effective methods to deter Barbary macaques from crop-foraging while maintaining close collaboration with local farmer associations and official institutions. Prioritizing the conservation of this Endangered species while addressing the concerns of local farmers is crucial and requires effective crop-foraging deterrents which do not jeopardize the macaques' survival. We showed that despite frequent aggressive encounters with humans and dogs, Barbary macaques do not avoid the riskiest habitats and are able to use crops extensively. Trying to chase them away after they have settled inside the orchards is unlikely to succeed, while monitoring the crops' edges and pushing them away before they enter is much more effective. Those insights into Barbary macaque behavioral responses to conflicts with humans and crop-foraging deterrence are important for the development of effective crop-protection methods and ultimately for human-Barbary macaque coexistence. Future research will include interdisciplinary analyses involving both ecological and socio-economical models which are expected to result in a range of potential deterrents to be tested on Barbary macaques in Aïn Leuh. In the broader global context of increasing land-use change and human-wildlife conflicts, research of this nature holds significant importance.

Author contributions

Elisa Neves: conceptualization, data acquisition, methodology, formal analysis, writing-original draft preparation, writing- reviewing and editing. **Imad Cherkaoui:** ressources, original draft- reviewing and editing, funding acquisition. **Zouhair Amhaouch:** ressources, project administration, original draft- reviewing and editing. **Coline Duperron:** data acquisition, investigation. **Nelly Ménard, Pascaline Le Gouar:** conceptualization, supervision, data acquisition, methodology, investigation, writing-original draft preparation, writing- reviewing and editing, project administration, funding acquisition.

Acknowledgments

Financial support for this study came from the NGO AAP (Animal Advocacy and Protection, Morocco and Netherlands), the French ANR project COHUMAG ANR-22-CE03-0008-01, the CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique, France). Our study was

conducted in close partnership with the “Agence Nationale des Eaux et Forêts” and the Director of the Ifrane National Park, Morocco. We thank L. Oukannou who helped us in the choice of the study site in Morocco, the team of the Ifrane National Park who assisted us in the field, and the local farmers who let us work on their lands. We are very grateful to Ellen Merz, Gilbert de Turkheim and Guillaume de Turkheim (La montagne des singes, France) who kindly hosted N. Ménard and E. Neves and provided valuable assistance in identifying the age and sex of Barbary macaques. We thank the Associate Editor of *International Journal of Primatology* Addisu Mekonnen, the Editor-in-chief Joanna Setchell, as well as two anonymous reviewers, for their suggestions which greatly improved this manuscript. This is a scientific production of UMR CNRS 6553/OSUR, University of Rennes.

Conflict of interest statement

The authors declare no conflict of interest.

REFERENCES

- Albert, A., Savini, T., & Huynen, M.-C. (2011). Sleeping site selection and presleep behavior in wild pigtailed macaques. *American Journal of Primatology*, 73(12), 1222–1230. <https://doi.org/10.1002/ajp.20993>
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, 49(3–4), 227–266. <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>
- Altmann, J., & Muruthi, P. (1988). Differences in daily life between semiprovisioned and wild-feeding baboons. *American Journal of Primatology*, 15(3), 213–221. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350150304>
- Anand, S., & Radhakrishna, S. (2017). Investigating trends in human-wildlife conflict: Is conflict escalation real or imagined? *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 10(2), 154–161. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2017.02.003>
- Anand, S., & Radhakrishna, S. (2022). Collective movement decision-making in primates in crop-raiding contexts. *Behavioural Processes*, 196, 104604. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2022.104604>

- Baayen, R. H., Davidson, D. J., & Bates, D. M. (2008). Mixed-effects modeling with crossed random effects for subjects and items. *Journal of Memory and Language*, *59*(4), 390–412. <https://doi.org/10.1016/j.jml.2007.12.005>
- Bloomfield, L. S. P., McIntosh, T. L., & Lambin, E. F. (2020). Habitat fragmentation, livelihood behaviors, and contact between people and nonhuman primates in Africa. *Landscape Ecology*, *35*(4), 985–1000. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-00995-w>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Machler, M., & Bolker, B. M. (2017). GlmmTMB balances speed and flexibility among packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *R Journal*, *9*(2), 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Bryson-Morrison, N., Tzanopoulos, J., Matsuzawa, T., & Humle, T. (2017). Activity and habitat use of chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in the anthropogenic landscape of Bossou, Guinea, West Africa. *International Journal of Primatology*, *38*(2), 282–302. <https://doi.org/10.1007/s10764-016-9947-4>
- Campbell-Smith, G., Campbell-Smith, M., Singleton, I., & Linkie, M. (2011). Raiders of the lost bark: Orangutan foraging strategies in a degraded landscape. *PLOS ONE*, *6*(6), e20962. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020962>
- Campbell-Smith, G., Simanjorang, H. V. P., Leader-Williams, N., & Linkie, M. (2010). Local attitudes and perceptions toward crop-raiding by orangutans (*Pongo abelii*) and other nonhuman primates in northern Sumatra, Indonesia. *American Journal of Primatology*, *72*(10), 866–876. <https://doi.org/10.1002/ajp.20822>
- Caselli, M., Zanolli, A., Dagradi, C., Gallo, A., Yazezew, D., Tadesse, A., Capasso, M., Ianniello, D., Rinaldi, L., Palagi, E., & Norscia, I. (2021). Wild geladas (*Theropithecus gelada*) in crops - more than in pasture areas - reduce aggression and affiliation. *Primates*, *62*(4), 571–584. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00916-8>
- Dolédec, S., & Chessel, D. (1994). Co-inertia analysis: An alternative method for studying species–environment relationships. *Freshwater Biology*, *31*(3), 277–294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01741.x>

Fa, J. E. (1984). Habitat distribution and habitat preference in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *International Journal of Primatology*, 5(3), 273–286. <https://doi.org/10.1007/BF02735762>

Fehlmann, G., O’riain, M. J., Fürtbauer, I., & King, A. J. (2021). Behavioral causes, ecological consequences, and management challenges associated with wildlife foraging in human-modified landscapes. *BioScience*, 71(1), 40–54. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa129>

Findlay, L. J., & Hill, R. A. (2020). Field guarding as a crop protection method: Preliminary implications for improving field guarding - ProQuest. *Human-Wildlife Interactions*, 14(3), 519–530. <https://doi.org/10.26077/df2c-63d3>

Hartig, F. (2021). Package ‘DHARMA’. *R package version 0.3*, 3. <https://cran.r-project.org/web/packages/DHARMA/index.html>

Hill, C. M. (2017). Primate crop feeding behavior, crop protection, and conservation. *International Journal of Primatology*, 38(2), 385–400. <https://doi.org/10.1007/s10764-017-9951-3>

Hill, C. M., & Wallace, G. E. (2012). Crop protection and conflict mitigation: Reducing the costs of living alongside non-human primates. *Biodiversity and Conservation*, 21(10), 2569–2587. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0318-y>

Hockings, K. J., Humle, T., Anderson, J. R., Biro, D., Sousa, C., Ohashi, G., & Matsuzawa, T. (2007). Chimpanzees share forbidden fruit. *PLOS ONE*, 2(9), e886. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000886>

Holzner, A., Balasubramaniam, K. N., Weiß, B. M., Ruppert, N., & Widdig, A. (2021). Oil palm cultivation critically affects sociality in a threatened Malaysian primate. *Scientific Reports*, 11(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89783-3>

Humle, T., & Hill, C. M. (2016). People–primate interactions: Implications for primate conservation. In S. A. Wich & A. J. Marshall (Eds.), *An Introduction to Primate Conservation* (pp. 219–240). Oxford University Press. <http://dx.doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198703389.003.0014>

Koirala, S., Garber, P. A., Somasundaram, D., Katuwal, H. B., Ren, B., Huang, C., & Li, M. (2021). Factors affecting the crop raiding behavior of wild rhesus macaques in Nepal:

Implications for wildlife management. *Journal of Environmental Management*, 297, 113331. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.113331>

Kouba, Y., Gartzia, M., El Aich, A., & Alados, C. L. (2018). Deserts do not advance, they are created: Land degradation and desertification in semiarid environments in the Middle Atlas, Morocco. *Journal of Arid Environments*, 158, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.07.002>

Krief, S., Cibot, M., Bortolamiol, S., Seguya, A., Krief, J.-M., & Masi, S. (2014). Wild chimpanzees on the edge: Nocturnal activities in croplands. *PLoS One*, 9(10), e109925. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109925>

Lenth, R. (2016). Least-squares means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software*, 69. <https://doi.org/10.18637/jss.v069.i01>

Maibeche, Y., Moali, A., Yahy, N., & Menard, N. (2015). Is diet flexibility an adaptive life trait for relictual and peri-urban populations of the endangered primate *Macaca sylvanus*? *PloS One*, 10(2), e0118596. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118596>

Marchal, V., & Hill, C. (2009). Primate crop-raiding: A study of local perceptions in four villages in North Sumatra, Indonesia. *Primate Conservation*, 24(1), 107–116. <https://doi.org/10.1896/052.024.0109>

Martins, W. P., Izar, P., Araujo, W. S., Rodrigues, F. H., & Lynch, J. W. (2022). Diet, activity patterns, and home range use in forest and cultivated areas for one wild group of endangered crested capuchin monkeys (*Sapajus robustus*) in Reserva Natural Vale, Espírito Santo, Brazil. *American Journal of Primatology*, 84(8), e23413. <https://doi.org/10.1002/ajp.23413>

McLennan, M. R., Spagnoletti, N., & Hockings, K. J. (2017). The implications of primate behavioral flexibility for sustainable human–primate coexistence in anthropogenic habitats. *International Journal of Primatology*, 38(2), 105–121. <https://doi.org/10.1007/s10764-017-9962-0>

Mekonnen, A., Fashing, P. J., Bekele, A., & Stenseth, N. Chr. (2020). Use of cultivated foods and matrix habitat by Bale monkeys in forest fragments: Assessing local human attitudes and perceptions. *American Journal of Primatology*, 82(4), e23074. <https://doi.org/10.1002/ajp.23074>

- Ménard, N. (2002). Ecological plasticity of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 11(S1), 95–100. <https://doi.org/10.1002/evan.10067>
- Ménard, N., & Vallet, D. (1997). Behavioral responses of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) to variations in environmental conditions in Algeria. *American Journal of Primatology*, 43(4), 285–304. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1997\)43:4<285::AID-AJP1>3.0.CO;2-T](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1997)43:4<285::AID-AJP1>3.0.CO;2-T)
- Mishra, P. S., Kumara, H. N., Thiyagesan, K., Singh, M., Velankar, A. D., & Pal, A. (2020). Chaos in coexistence: Perceptions of farmers towards long-tailed macaques (*Macaca fascicularis umbrosus*) related to crop loss on Great Nicobar Island. *Primate Conservation*, 34, 175–183.
- Neves, E., Vallet, D., Cherkaoui, S. I., Amhaouch, Z., Duperron, C., Ménard, N., & Le Gouar, P. (2023a). Behavioral adjustments of endangered Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) living at the edge of an agricultural landscape in Morocco. *American Journal of Primatology*, 85(11), e23545. <https://doi.org/10.1002/ajp.23545>
- Neves, E., Vallet, D., Pierre, J.-S., Thierry, H., Le Gouar, P., & Ménard, N. (2023b). Influence of environmental conditions on population growth and age-specific vital rates of a long-lived primate species in two contrasted habitats. *Population Ecology*. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12164>
- Nyhus, P. J. (2016). Human–wildlife conflict and coexistence. *Annual Review of Environment and Resources*, 41(1), 143–171. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085634>
- Priston, N. E. C. (2005). *Crop-raiding by Macaca ochreata brunnescens in Sulawesi: Reality, perceptions and outcomes for conservation* [Ph.D., University of Cambridge]. <https://ethos.bl.uk/OrderDetails.do?uin=uk.bl.ethos.440609>
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria : R foundation for statistical computing. <https://www.r-project.org/>
- Saj, T., Sicotte, P., & Paterson, J. D. (1999). Influence of human food consumption on the time budget of vervets. *International Journal of Primatology*, 20(6), 977–994. <https://doi.org/10.1023/A:1020886820759>

- Salinas Ruíz, J., Montesinos López, O. A., Hernández Ramírez, G., & Crossa Hiriart, J. (2023). Generalized Linear Mixed Models for proportions and percentages. In J. Salinas Ruíz, O. A. Montesinos López, G. Hernández Ramírez, & J. Crossa Hiriart (Eds.), *Generalized Linear Mixed Models with Applications in Agriculture and Biology* (pp. 209–278). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-32800-8_6
- Schweitzer, C., Gaillard, T., Guerbois, C., Fritz, H., & Petit, O. (2017). Participant profiling and pattern of crop-foraging in chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*) in Zimbabwe: Why does investigating age–sex classes matter? *International Journal of Primatology*, *38*(2), 207–223. <https://doi.org/10.1007/s10764-017-9958-9>
- Sogreah-Ttoba (2004). Etudes d'aménagement concerté des forêts et des parcours collectifs de la Province d'Ifrane. Carte d'occupation des sols et description parcellaire (Studies of the management of forests and livestock in the Province of Ifrane. Map of landscape use and description of parcels) Service Provincial des Eaux et Forêts d'Ifrane, Royaume du Maroc. (Administration of water and forests of Ifrane, Morocco).
- Strum, S. C. (1994). Prospects for management of primate pests. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, *49*(3), 295–306.
- Strum, S. C. (2010). The development of primate raiding: Implications for management and conservation. *International Journal of Primatology*, *31*(1), 133–156. <https://doi.org/10.1007/s10764-009-9387-5>
- Taub, D. M. (1977). Geographic distribution and habitat diversity of the Barbary macaque *Macaca sylvanus* L. *Folia Primatologica*, *27*(2), 108–133. <https://doi.org/10.1159/000155781>
- Thioulouse, J., Dray, S., Dufour, A.-B., Siberchicot, A., Jombart, T., & Pavoine, S. (2018). *Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8850-1>
- Wallis, J., Benrabah, M. E., Pilot, M., Majolo, B., & Waters, S. (2020). *Macaca sylvanus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2020: E. T12561A50043570*. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T12561A50043570.en>

Walton, B. J., Findlay, L. J., & Hill, R. A. (2021). Insights into short- and long-term crop-foraging strategies in a chacma baboon (*Papio ursinus*) from GPS and accelerometer data. *Ecology and Evolution*, *11*(2), 990–1001. <https://doi.org/10.1002/ece3.7114>

Warren, Y., Higham, J., MacLarnon, A., & Ross, C. (2010). Crop-raiding and commensalism in olive baboons: The costs and benefits of living with humans. In V. Sommer & C. Ross (Eds.), *Primates of Gashaka: Socioecology and Conservation in Nigeria's Biodiversity Hotspot* (pp. 359–384). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7403-7_8

Woodroffe, R., Thirgood, S., & Rabinowitz, A. (2005). *People and Wildlife, Conflict or Co-existence?* Cambridge University Press.

Supporting information

Home range estimation

The home range of focal group Depog was estimated in [Neves et al. \(2023\)](#) using the kernel density estimation (KDE) method ([Silverman, 1986](#)) using the Density tool in ArcGIS 10.8. With this method, the study area is divided into quadrats, and the limits of the home range are determined by analyzing the number of location points found in each quadrat. We used a quadrat size of 100 × 100m with 100m search radius to account for the spread of the group which is usually about 100m.

References

- Neves, E., Vallet, D., Cherkaoui, S. I., Amhaouch, Z., Duperron, C., Ménard, N., & Le Gouar, P. (2023). Behavioral adjustments of endangered Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) living at the edge of an agricultural landscape in Morocco. *American Journal of Primatology*, 85(11), e23545. <https://doi.org/10.1002/ajp.23545>
- Silverman, B. W. (1986). *Density estimation for statistics and data analysis* (Vol. 26). CRC press.

Table S1. Post hoc Tukey tests for comparisons of presence in cultivated areas between periods of the day. Est: Estimate; SE: Standard error.

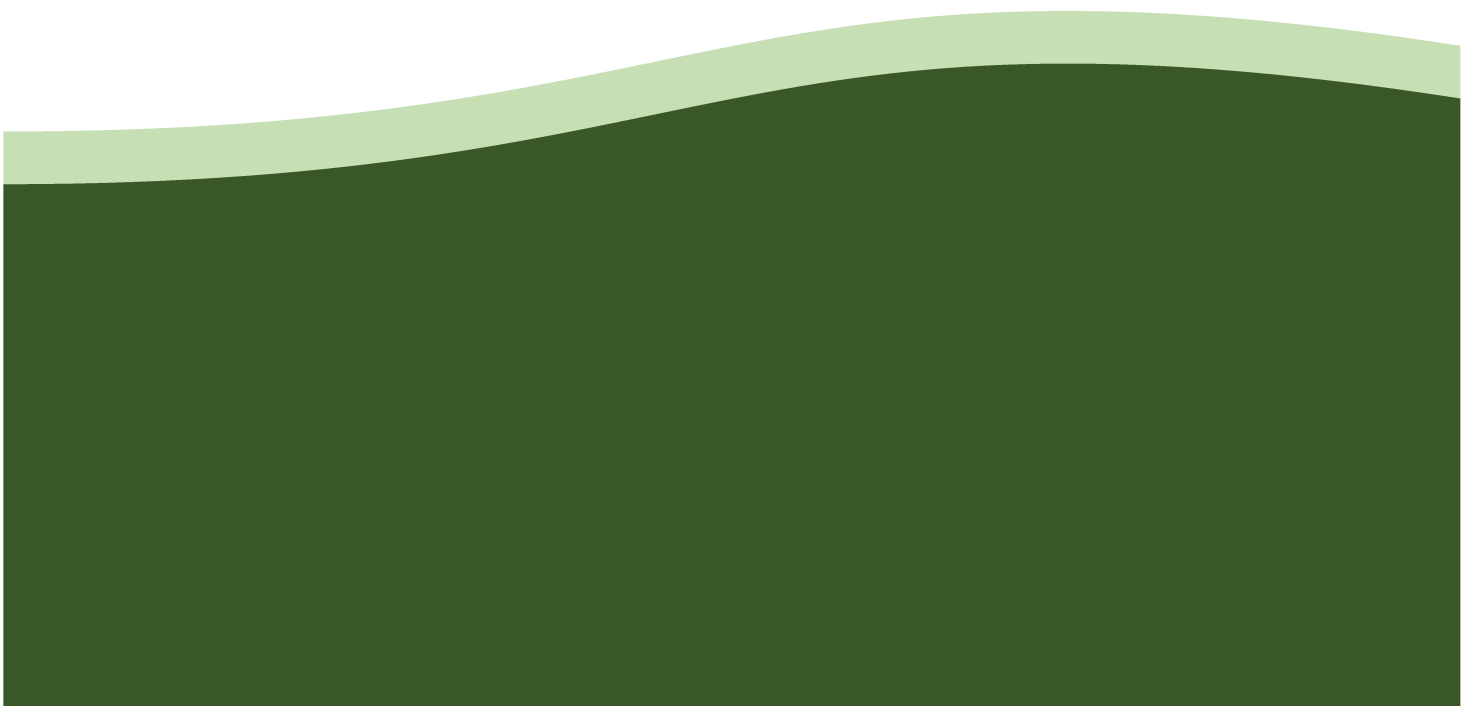
	9am – 12pm		12pm – 3pm		3pm – 6pm		6pm – 9pm	
	Z	p	Z	p	Z	p	Z	p
6am – 9am	-7.80	<0.001	-10.28	<0.001	-11.00	<0.001	-6.02	<0.001
9am – 12pm			-4.55	<0.001	-5.97	<0.001	1.08	0.81
12pm – 3pm					-1.95	0.29	4.40	<0.001
3pm – 6pm							5.71	<0.001

Table S2. Post hoc Tukey tests for comparisons of presence in cultivated areas between months. Est: Estimate; SE: Standard error.

	June		July		August		October		November	
	Z	p	Z	p	Z	p	Z	p	Z	p
May	-1.47	0.68	-4.09	<0.001	-5.06	<0.001	-1.63	0.58	-3.38	0.009
June			-5.18	<0.001	-7.23	<0.001	-0.58	0.99	-3.89	0.001
July					-2.24	0.22	4.04	<0.001	1.16	0.85
August							5.98	<0.001	3.36	0.01
October									-3.11	0.02

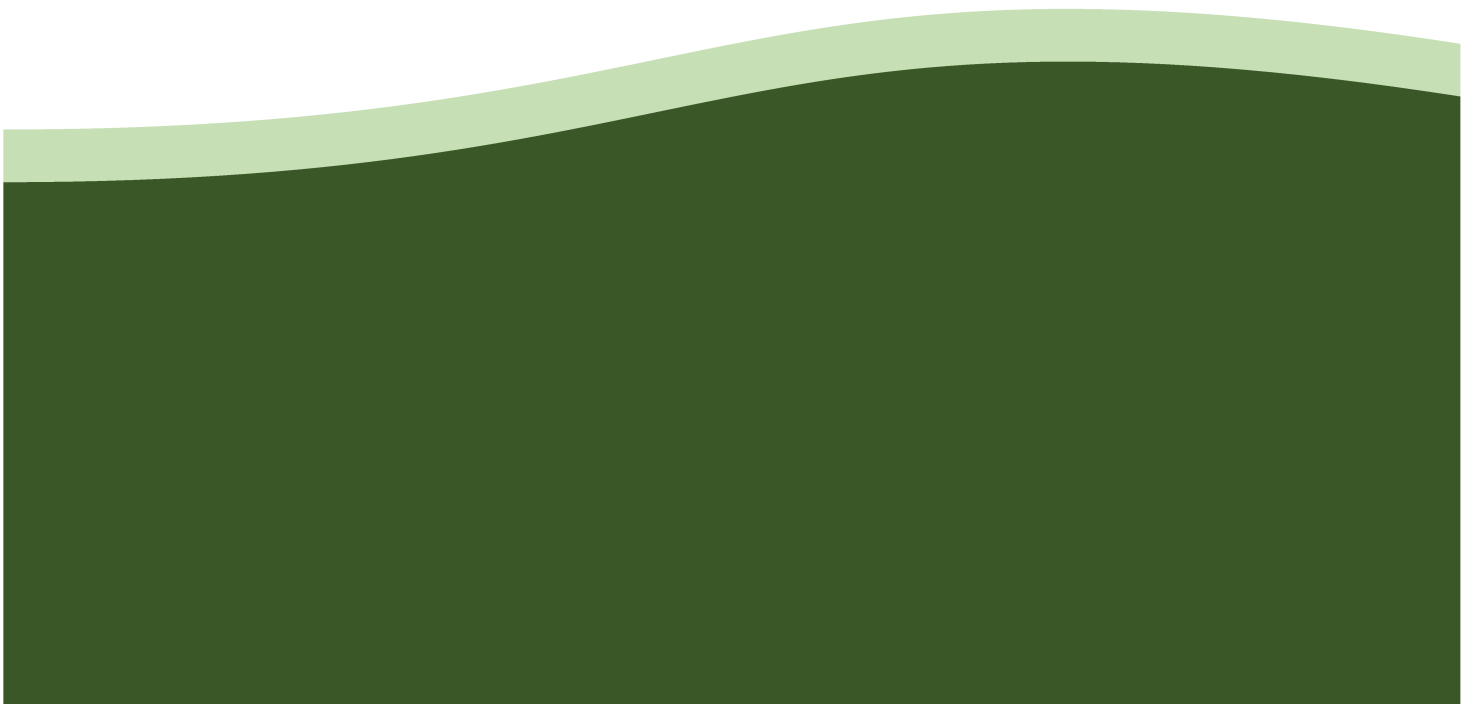
Partie II

Dynamiques de populations de magots en lien avec des variations de l'environnement et dans un contexte de réintroduction



Chapitre 3

Influence des conditions environnementales sur la croissance de population et les paramètres vitaux âge-spécifiques d'un primate longévive dans deux habitats contrastés



Résumé du chapitre 3 : Influence des conditions environnementales sur la croissance de population et les paramètres vitaux âge-spécifiques d'un primate longévive dans deux habitats contrastés

Contexte

Dans le contexte actuel de modifications rapides de l'environnement, il est important de comprendre les dynamiques populationnelles des espèces dans différentes conditions écologiques. Les mammifères partagent des patterns classiques de survie et de reproduction, avec des taux de survie faibles chez les juvéniles, puis des taux élevés et stables chez les adultes, jusqu'à ce qu'ils diminuent progressivement à l'âge de la sénescence actuarielle (Caughley, 1966). Les taux de reproduction sont généralement faibles au moment de la maturité sexuelle puis atteignent un pic avant de diminuer à l'âge de la sénescence reproductive (Lemaître et al., 2020). L'âge est donc un facteur essentiel à prendre en compte dans l'étude des dynamiques populationnelles, d'autant plus car de nombreuses variations environnementales affectent différemment les classes d'âges, et les variations de survie et de reproduction des différentes classes d'âge affectent différemment la croissance des populations (Borrego et al., 2008 ; Coulson et al., 2001 ; Pardo et al., 2013). Couramment, chez les mammifères longévives, c'est la survie adulte qui a la plus forte élasticité, ce qui signifie que des variations de survie adulte ont de plus gros impacts sur la croissance de population que des variations des autres paramètres démographiques (Gaillard et al., 2000 ; Heppell et al., 2000). Les paramètres démographiques ayant la plus forte élasticité tendent à être moins variables que les autres lorsque les conditions environnementales changent (Dawson & Hone, 2012 ; Hilde et al., 2020).

Objectifs et hypothèses

L'objectif de ce chapitre est de mieux comprendre les dynamiques de populations de magots en relation à des variations des conditions environnementales. Nous analysons 11 années de données démographiques sur deux populations de magots vivant dans des habitats préservés aux conditions environnementales contrastées. Nous faisons l'hypothèse que les magots doivent avoir des patterns de survie et de reproduction classiques d'espèces longévives, et que la survie adulte doit avoir la plus forte élasticité et rester stable lorsque les conditions changent. Au contraire, la survie des juvéniles et la reproduction doivent avoir de plus faibles élasticités et être plus variables dans des conditions changeantes. Pour tester ces hypothèses, nous estimons les taux de survie et de reproduction âge-spécifiques des femelles, et les comparons entre les deux populations, ainsi qu'entre années considérées comme « normales » ou « mauvaises » en termes de disponibilité des ressources alimentaires. Nous examinons aussi les effets de variations intra-annuelles de disponibilité des ressources sur la survie infantile. Nous

développons ensuite des modèles matriciels de populations pour estimer et comparer les taux de croissance des deux populations, et examiner l'influence des différents paramètres démographiques sur la croissance.

Méthodes

Sites, sujets et périodes d'étude

Les deux populations étudiées vivaient en Algérie, l'une dans une chênaie décidue (Akfadou), et l'autre dans une cédraie-chênaie sempervirente (Tigounatine). La forêt de Tigounatine est considérée comme plus favorable pour les magots que celle d'Akfadou du fait d'une plus grande diversité spécifique de la végétation, une disponibilité de nourriture plus uniforme tout au long de l'année, et une période sèche plus courte et moins critique (Ménard & Vallet, 1993). La population de magots d'Akfadou a été suivie de 1983 à 1991, et comprenait 38 individus la première année et 50 la dernière. La population de Tigounatine a été observée de 1983 (46 individus) à 1993 (121 individus).

Analyse de survie

Nous avons estimé les taux de survie âge-spécifiques des femelles de chaque population en utilisant la méthode de Kaplan-Meier (Kaplan & Meier, 1958), et avons testé les effets de la population et de la disponibilité de nourriture sur ces taux à l'aide de modèles à risques proportionnels de Cox (Therneau & Grambsch, 2000). Nous avons testé ces effets séparément pour les enfants (< 1 an), les immatures (< 4 ans) et les adultes (≥ 4 ans). Pour les enfants, nous avons inclus les femelles et les mâles, et avons testé l'effet du sexe sur la survie. L'effet de la disponibilité de nourriture a été considéré en catégorisant chaque année comme une année « normale » ou « mauvaise » d'après la disponibilité de deux aliments de base constituant une part importante du régime des magots : les chenilles et les glands. Nous avons aussi testé l'effet de la période de l'année (printemps, été et hiver) sur la survie infantile. Lorsque des modèles déviaient des conditions du modèle de Cox, nous avons construit des modèles à sorties accélérées (« Accelerated Failure Time », AFT) dont nous avons comparé plusieurs distributions et sélectionné celle ayant le plus faible AICc.

Analyse de reproduction

Nous avons utilisé la méthode des moindres carrés non linéaires pour estimer les taux de reproduction âge-spécifiques des femelles à partir de la fonction de reproduction de Plantegenest et al. (1996) :

$$(1) \quad y = a\sqrt{(x - x_0)} \exp^{-b(x-x_0)}$$

où y est le taux de reproduction à l'âge x , x_0 est l'âge de première reproduction, a est le taux de reproduction de base, et b est un coefficient de sénescence. Pour chaque classe d'âge, nous avons estimé l'intervalle de confiance à 95% et avons considéré que le taux

d'une classe d'âge différait entre populations ou entre années lorsque les intervalles de confiance ne se chevauchaient pas. Nous avons comparé les coefficients a et b entre populations à l'aide d'un test de T^2 d'Hotelling.

Croissance des populations et paramètres clés

Pour chaque population, nous avons paramétré une matrice de transition comportant 24 classes d'âges (de 0 à 23 ans), avec comptage post-reproduction et pas de temps d'un an. Nous avons estimé le taux de croissance asymptotique (λ) de chaque population. Nous avons bootstrappé chaque matrice 1000 fois pour obtenir 1000 valeurs de λ à partir desquelles nous avons estimé des intervalles de confiance à 95% pour comparer λ entre les deux populations. Pour chaque population, nous avons estimé l'élasticité de la survie infantile, immature et adulte, et de la reproduction.

Résultats

Survie

La survie infantile, qui ne différait pas entre sexes d'après les régressions de Cox, était significativement inférieure dans la population d'Akfadou (0,74) que dans celle de Tigounatine (0,82). La survie des femelles immatures et adultes, par contre, ne différait pas entre populations. La survie était relativement stable pour toutes les classes de 1 à 15 ans, avec une moyenne de 0,97 à Akfadou et 0,98 à Tigounatine. Dans les deux populations, la survie déclinait ensuite à partir de 16 ans (0,63 à Akfadou et 0,57 à Tigounatine). Dans les deux populations, les enfants nés pendant les années de mauvaise disponibilité de nourriture survivaient significativement moins bien que ceux nés pendant les années de disponibilité normale. La survie des immatures et des adultes, par contre, n'était pas affectée par le type d'année. La survie infantile était affectée par la période de l'année. A Akfadou, la survie était plus faible au printemps et en été qu'en hiver. A Tigounatine, elle était plus faible en été qu'en hiver, mais pas au printemps.

Reproduction

L'âge moyen de première reproduction était de 5,25 ans à Akfadou et 5,6 ans à Tigounatine. A Akfadou, les taux de reproduction augmentaient progressivement de 0,59 à 5 ans jusqu'à 0,84 à 8 ans, avant de diminuer à 9 ans jusqu'à atteindre un minimum de 0,54 à 17 ans (Figure 1). A Tigounatine, ils augmentaient de 0,46 à 5 ans jusqu'à 0,78 à 10 ans, avant de diminuer à 13 ans jusqu'à atteindre un minimum de 0,54 à 23 ans (Figure 1). A tous les âges, les taux de reproduction ne différaient pas significativement entre populations (Figure 1). Cependant, le coefficient de sénescence b était supérieur à Akfadou qu'à Tigounatine, indiquant une sénescence reproductive plus rapide à Akfadou.

A Akfadou, les taux de reproduction étaient similaires entre années normales et mauvaises. A Tigounatine, les taux de reproduction des femelles âgées de 8 à 14 ans étaient plus forts dans les années normales que dans les mauvaises.

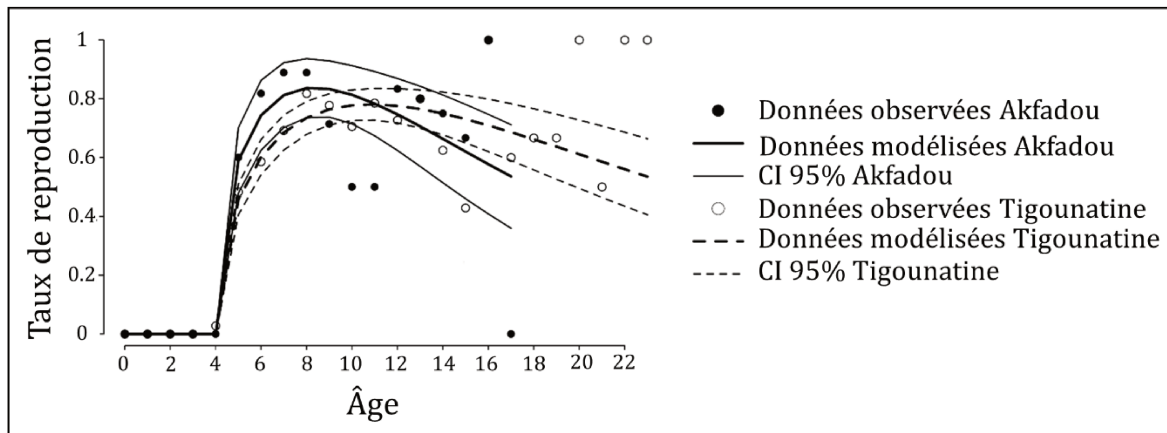


Figure 1. Taux de reproduction des femelles à Akfadou et Tigounatine.

Croissance des populations et paramètres clés

Les taux de croissance asymptotique étaient supérieurs à 1 dans les deux populations (Akfadou : 1,05 ; Tigounatine : 1,10). Le chevauchement des intervalles de confiance à 95% de λ entre les deux populations n'indiquait pas de différence significative entre les populations.

La contribution des différents paramètres démographiques à λ était très similaire dans les deux populations (Figure 2). Les survies adulte et immature représentaient 51% et 29% de l'élasticité globale, respectivement. La survie infantile et la reproduction représentaient chacune 10%.

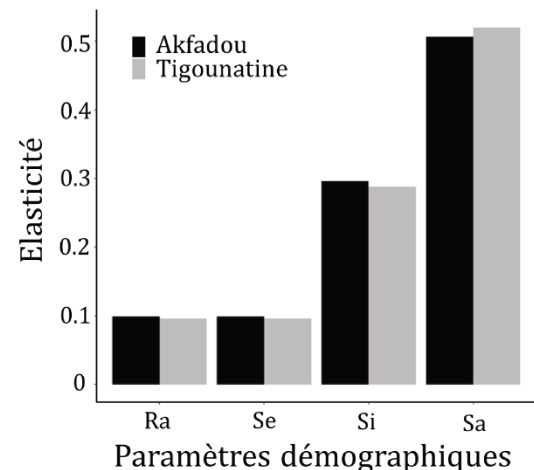


Figure 2. Elasticité des paramètres démographiques à Akfadou et Tigounatine. Ra : reproduction ; Se : survie des enfants ; Si : survie des immatures ; Sa : survie des adultes.

Discussion

Nos analyses de la démographie de deux populations de magots vivant dans des habitats contrastés ont montré que la chênaie d'Akfadou et la cédraie-chênaie de Tigounatine fournissaient des ressources suffisantes pour que les deux populations soient en croissance. Les patterns d'élasticités étaient similaires dans les deux populations, et cohérents avec d'autres études montrant que, chez les espèces longévives, la survie des

adultes a le plus fort impact sur la croissance de population (Gaillard et al., 2000 ; Heppell et al., 2000). La survie infantile était le paramètre le plus variable, diminuant avec les conditions environnementales. Les variations de survie infantile entre populations étaient probablement dues à des différences climatiques entre les habitats. La forêt de Tigounatine, plus humide et à plus haute altitude que celle d'Akfadou, subissait une période sèche plus courte et moins critique, et avait une diversité et une abondance de ressources plus importantes (Ménard & Vallet, 1988). Cela explique pourquoi le printemps et l'été sont des périodes critiques pour la survie des enfants à Akfadou, contre seulement l'été à Tigounatine.

En accord avec des études sur des espèces longévives montrant que les variations de disponibilité alimentaire affectent les taux de reproduction des femelles (Chevallier et al., 2020 ; Dawson & Hone, 2012 ; Skogland, 1985 ; Watts & Holekamp, 2009), les taux de reproduction étaient variables à Tigounatine entre années normales et mauvaises. L'hypothèse d'investissement terminal prédit que l'investissement d'un individu dans la reproduction devrait augmenter lorsque ses chances de survie, et donc de se reproduire à l'avenir, diminuent (Clutton-Brock, 1984). Il y a un seuil d'intensité de menace au-dessous duquel les individus devraient favoriser leur propre survie avant la reproduction, et au-delà duquel ils devraient favoriser la reproduction au détriment de leur survie (Duffield et al., 2017). Plus un individu est âgé, plus ce seuil diminue du fait de la plus faible probabilité de survie liée à l'âge. Cela pourrait expliquer pourquoi, à Tigounatine, seuls les taux de reproduction des femelles de moins de 15 ans diminuaient pendant les mauvaises années.

La survie des adultes et des immatures, qui sont les paramètres impactant le plus la croissance des deux populations, sont restés stables quand les conditions environnementales étudiées variaient. Chez de nombreuses espèces, les paramètres qui contribuent le plus à la croissance de population sont ceux qui présentent le moins de variabilité temporelle (Pfister, 1998). Ce pattern, appelé "demographic buffering", serait un résultat de la sélection naturelle qui, dans des environnements variables, devrait maximiser la croissance à long terme de la population (Hilde et al., 2020). Cependant, nos deux populations évoluaient dans les années 1980 dans des environnements bien préservés dans lesquels les fluctuations de ressources alimentaires étaient soutenables. Dans le contexte actuel de dégradation rapide des habitats des magots, il n'est pas certain que la survie des adultes puisse rester stable dans des habitats très dégradés. Dans les conditions les plus sévères, les paramètres démographiques ayant les plus fortes élasticités diminuent, faisant ainsi augmenter les risques d'extinction (Eberhardt, 2002).

Notre étude apporte de nouveaux éléments de compréhension des dynamiques populationnelles de magots en lien avec des variations de l'environnement, et fournit des paramètres démographiques fiables pouvant être utilisés dans des programmes de conservation impliquant des analyses de viabilité de populations.

Influence of environmental conditions on population growth and age-specific vital rates of a long-lived primate species in two contrasted habitats

Published in *Population Ecology*. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12164>

Elisa Neves¹, Dominique Vallet¹, Jean-Sébastien Pierre², Hugo Thierry³, Pascaline Le
Gouar¹, Nelly Ménard¹

¹ UMR 6553, ECOBIO: Ecosystems, Biodiversity, Evolution, CNRS/University of Rennes 1, Biological Station of Paimpont, Paimpont, France.

² UMR 6553, ECOBIO: Ecosystems, Biodiversity, Evolution, CNRS/University of Rennes 1, Rennes, France.

³ Department of Geography, McGill University, Montreal, Canada.

ABSTRACT

As wildlife is increasingly affected by environmental change, identifying how vital rates vary with ecological factors is essential to predict the consequences of environmental perturbations on wild population dynamics. We explored the effects of habitat constraints on the demographic and life history patterns of two Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) populations living in two contrasted habitats in Algeria. Using 11 years of field data, we estimated age-specific survival rates of females and of infants of both sexes, as well as female reproduction rates. We investigated how these vital rates were influenced by both intra- and inter-habitat environmental variations. We parameterized age-structured female-only transition matrices and conducted a prospective analysis to estimate the contribution of each vital rate to the populations' asymptotic growth rates (λ). We also conducted a retrospective analysis (LTRE, Life Table Response Experiment) to determine how each vital rate contributed to the observed differences in λ between populations. The macaques exhibited common patterns of survival and reproduction (low rates at young ages, and then high and stable until a decrease at old ages), with first evidence of both actuarial and reproductive senescence. Both populations were growing. In both

populations, adult and immature survival had the highest elasticities, and remained stable in changing environmental conditions. By contrast, infant survival and female reproduction had low elasticities, and varied more with environmental variations. As Barbary macaque habitats are increasingly degrading, we provide robust estimates of their vital rates with conservation implications, in particular to predict population responses to anthropogenic perturbations.

Keywords: Environmental variation, *Macaca sylvanus*, matrix population model, senescence, survival analysis.

Abbreviations: AFT, Accelerated Failure Time model; AIC, Akaike's Information Criterion; CI, Confidence Interval; LTRE, Life Table Response Experiment.

1 | INTRODUCTION

In the current context of rapid environmental change, it is becoming increasingly important to understand species-specific population dynamics (reproduction, survival, and growth) under different ecological conditions. This can be achieved using population matrix models, arising from the pioneer work of Leslie (1945). This approach was improved on with the works of Hamilton (1966), Goodman (1971), Demetrius (1974) and Caswell (1978) who investigated the sensitivity of a population's growth rate to small changes in age-specific vital rates (i.e. birth and death rates), and Tuljapurkar (1980,1989) who included environmental stochasticity in population matrix models. Understanding how environmental variations affect the demographic success of endangered species is particularly critical to inform conservation strategies. Proper management and conservation of endangered species also requires reliable estimates of their demographic parameters (Conde et al., 2019).

Mammals share classical patterns of survival and reproduction, with low survival rates in juveniles, then high and stable survival rates in adults, followed by a decrease in old adults at the age of actuarial senescence (Caughley, 1966). Reproduction rates are generally low at the beginning of sexual maturity and rise to a peak, until they fall at the age of reproductive senescence (Emlen, 1970; Lemaître et al., 2020). When studying population dynamics of long-lived species, age is an essential factor to consider, as many variations in environmental conditions affect age-classes differently (Borrego et al., 2008; Coulson

et al., 2001; Pardo et al., 2013), and variations in the vital rates of different age-classes affect population growth differently. In long-lived mammals, adult survival is known to often have the highest elasticities, meaning that changes in adult survival tend to have a greater impact on population growth rate than changes in any other vital rate (Gaillard et al., 2000; Heppell et al., 2000). Adult survival also tends to be less affected by environmental variations than reproduction or juvenile survival. For instance, in many ungulate species, decreases in food supply have been shown to reduce female reproductive success and/or juvenile survival, but not adult survival [reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*), Skogland (1985); wild horses (*Equus caballus*), Dawson & Hone (2012)]. Strong evidence that prey availability affects breeding probability but not adult survival was also found in carnivores [arctic foxes (*Vulpes lagopus*), Chevallier et al. (2020); spotted hyenas (*Crocuta crocuta*), Watts & Holekamp (2009)].

Primates are among the mammals with the slowest life histories, and despite great diversity and variation among the primate order, their life histories are uniquely slow in comparison to other mammals of the same size (Zimmermann & Radespiel, 2007). They are characterized by long lifespans, slow growth, late ages of first reproduction, and low fertilities compared to most other mammals (Jones, 2011). Survivorship rather than reproduction has been shown to consistently have the greatest impact on population growth in diverse primate species and families such as atelids, cercopithecids, cebids, aotids (Alberts & Altmann, 2003; Anderson et al., 2019; Blomquist et al., 2009; Hernández-Pacheco et al., 2013; Morcillo et al., 2020; Morris et al., 2011), indriids (Dunham et al., 2008; Morris et al., 2011) and hominids (Morris et al., 2011; Robbins et al., 2011). Several studies found that food availability strongly influences female reproduction in primates [Japanese macaque (*Macaca fuscata*), Takahashi (2002); Assamese macaque (*Macaca assamensis*), Heesen et al. (2013); rhesus macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), Cui et al. (2020); chimpanzee (*Pan troglodytes*), Anderson et al. (2006)] but its effects on age-specific survival remain unexplored.

The Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) lives in temperate mountainous forests characterized by dry summers and cold winters (Ménard & Vallet, 1996), in Algeria and Morocco. It is an endangered species (Wallis et al., 2020) whose general decline and fragmentation of populations result mainly from forest degradation through overgrazing by domestic herds and inadequate forest management (Ménard et al., 2014a), and the

illegal pet trade of infants (Ménard et al., 2014b; van Lavieren, 2008). In addition, climate change is expected to induce a dramatic reduction in cedar forests in Algeria and Morocco in the future (Abel-Schaad et al., 2018; Arar et al., 2018; Cheddadi et al., 2009), making it increasingly important to understand how habitat quality affects Barbary macaque demographics. A previous study conducted on different populations living in contrasted forest types showed that, whatever the forest, interannual variation of food production with a reduction of staple foods increased infant mortality (Ménard & Vallet, 1993a). In addition, a global analysis showed no difference in female reproduction rates between populations while infant mortality tended to be higher in the less suitable forest (Ménard & Vallet, 1993a).

In this study, we explore the demographic and life history patterns of two Barbary macaque populations in two contrasted habitats, and their consequences on population growth. Using modelling approaches and 11 years of field data on these two populations, we investigate in detail age-specific vital rates, and how they vary depending on environmental conditions. Unlike most similar studies which focus on intra-habitat variations, ours focuses on both intra- and inter-habitat variations. First, we hypothesize that Barbary macaques should exhibit classical long-lived mammal patterns of age-specific vital rates with low infant survival, and high immature and young adult survival followed by a decrease in survival rates in old individuals (*i.e.* actuarial senescence; Caughley, 1966). Likewise, reproduction rates in young adult females are expected to be low, increase up to mid-age and then decrease progressively until death (*i.e.* reproductive senescence; Lemaître et al., 2020). To test these hypotheses, we estimate female age-specific survival and reproduction rates in each population, and compare them between age-classes. Second, we hypothesize that, like in other primates and mammals with slow life histories, female adult survival is the most influential vital rate for population growth in Barbary macaques (*i.e.* with the highest elasticity) and remains unaffected by variations in food supply, while infant survival and female reproduction have the lowest elasticities and vary according to changes in food supply (Heppell et al., 2000; Dawson & Hone, 2012). To test these hypotheses, we compare the age-specific vital rates of females between populations, as well as between years of normal and bad food production within each population. We also investigate how habitat, inter-annual levels of food production, and seasonal variations affect infant survival rates of both sexes. Finally, we build female-

based matrix population models to estimate the asymptotic growth rates of both populations, and investigate the influence of vital rates on asymptotic population growth rates through both prospective and retrospective perturbation analyses. We then discuss the implications of these results for the conservation of Barbary macaques.

2 | METHODS

2.1 | Study species and sites

Barbary macaques live in large polygynandrous multimale-multifemale groups with fairly balanced sex-ratios. Females are strictly philopatric while males are the dispersing sex. Reproduction is highly seasonal, with a mating season in November-December and a birth season in May-July after a 5.5 months gestation period (Ménard & Vallet, 1993a). Females' first conceptions usually start when they reach 5 years of age, but can occur as early as 4 years of age, and infants are fully weaned at 6 months of age, in September-October (Ménard & Vallet, 1993a).

The two studied groups of Barbary macaques were located in Algeria in a deciduous oak forest (Akfadou, 4°33'E, 36°27'N) and in an evergreen cedar-oak forest (Tigounatine, Djurdjura National Park; 4°8'E, 36°27'N). Previous studies on the ecology and dynamics of those groups have shown that the Tigounatine cedar-oak forest is more favorable for Barbary macaques than the Akfadou oak forest due to a greater specific diversity at all vegetation layers, a more even distribution of food production throughout the year, and a shorter and less critical dry period, particularly for the herbaceous layer, lasting from July to October in Tigounatine vs. June to November/December in Akfadou (Ménard & Vallet, 1988; 1993a).

Observations were carried out from April 1983 to October 1991 in Akfadou and from April 1983 to July 1993 in Tigounatine to cover the birth season and part of the mating season (see Supporting Information 1 for details). The size of the Akfadou group varied from 38 individuals in 1983 to 50 in 1991. The Tigounatine group increased from 46 individuals in 1983 to 121 in 1993 (in 1989, the initial group divided into three stable groups (Ménard & Vallet, 1993b), which were considered together in our demographic analysis; see details of the composition of groups in Supporting Information 2). Group composition was assessed during each day of observation. All animals were individually recognized based

on individual physical characteristics. The age and sex of each individual was determined using morphological and sexual maturity criteria (for details see Supporting Information 2). Because the fate of dispersing males was not always known, those older than 1-year-old were excluded from our analysis. In the present paper, “infant” refers to individuals between 0 and 1-year-old; “immature” to sexually immature females (1-3 years-old); and “adult” to sexually mature females (≥ 4 years-old; see Supporting Information 2 for details). For each infant born during the study period, date of birth, sex, and maternal affiliation were recorded, as well as the date of death when applicable. Female and male infants, dependent on their mothers, were presumed to have died if they had disappeared. Because females are strictly philopatric, those that disappeared during the study period were most likely dead. Our statistic population includes 242 identified individuals (74 in Akfadou, 168 in Tigounatine).

2.2 | Survival analysis

Because 100% of the macaques in both the Akfadou and Tigounatine study groups were individually identified, the probability of observing deaths or disappearances was equal to one. The use of count data rather than capture-recapture models thus appeared most appropriate. We estimated age-specific survival rates using the Kaplan-Meier method (Kaplan & Meier, 1958) and tested the effects of population and food production on survival using Cox proportional hazards models (Therneau & Grambsch, 2000). Those effects were tested separately for infants, immatures, and adults. Because the age of females who were older than ten years-old at the beginning of the study (seven individuals) was approximated within a range of 2-3 years (see Supporting Information 2 for details), the adult survival model included a quality factor with two modalities: either known-age or approximated age. Infant survival was estimated on a monthly basis of 1 to 12 months and included both sexes. The effect of sex on infant survival was tested as well. Because there were few females in age-classes over 11 years-old, age-classes between 11 and 15 years-old were grouped together, and so were age-classes over 16 years-old. This was to avoid over-estimating the survival rates of age-classes which only included one female. The effect of food production was included by categorizing each year as either a “normal” or a “bad” year regarding the availability of two staple foods for the macaques: caterpillars and acorns. Data on these staple food abundances are available from 1983 to 1989 (Ménard & Vallet, 1993a). Caterpillars were a valuable source of proteins for

macaques the years they invaded oaks in spring. However, when they proliferated, the defoliation of oak trees resulted in a low production of acorns the following fall. When caterpillars were unabundant the following year in spring, then staple foods were lacking for macaques in two successive critical seasons (*i.e.* during the gestation period and the birth season). Years involving these two successive events were qualified as “bad” years. They occurred in 1986 and 1987 in Akfadou, and in 1984 and 1988 in Tigounatine. Normal years were those when at least one of the two staple foods were abundant either in the spring, or in the previous fall. Data from 1990 to 1993 were excluded because of a lack of resource abundance estimation. The effects of population and food production on survival were thus tested in separate models, as they were based on different datasets.

We also investigated if infant mortality varied depending on the period of the year. Three periods were considered according to climate and resource availability. The spring period from April to June corresponds to the regrowth of vegetation and the birth season. The dry period includes summer and part of fall (from July to October, hereafter “summer”), which corresponds to a food shortage period due to the desiccation of the herbaceous layer. The third period, when infants are weaned, includes the rest of fall and winter (from November to March, hereafter “winter”), with fall corresponding to an increase in rainfall, with the regrowth of the herbaceous vegetation and acorn production, followed by a wintering food shortage, especially during snowy periods (Ménard & Vallet, 1997). The effect of the period on infant survival was tested using Cox proportional hazards models. Individuals that were still alive by the end of the study period were right-censored, as their true survival time was not known.

If models departed from the assumption of proportional hazards, parametric Accelerated Failure Time (AFT) models were constructed. Several classical survival distributions were tested (Weibull, exponential, gaussian, logistic, log-normal and log-logistic). Model selection was based on Akaike’s information criterion corrected for small sample size (AICc; Burnham & Anderson, 2002) and estimated Akaike weights (R package “*AICcmodavg*”, Mazerolle, 2020). Survival analyses were performed in R statistical package (R Core Team, 2020) with the add-on “*survival*” package (Therneau & Grambsch, 2000).

2.3 | Reproduction analysis

Female age-specific reproduction rates were estimated for each population with the nonlinear least squares method using an *ad hoc* adaptation of the fecundity function by Plantegenest et al. (1996), with an increasing function combined with a decreasing exponential to fit the data, such as:

$$(1) \quad y = a\sqrt{(x - x_0)}\exp^{-b(x-x_0)}$$

where y is the reproduction rate at age x ; x_0 is the age at first reproduction; a is the baseline reproduction rate and b is a senescence coefficient.

By derivation of (1), we also observe that the age at maximum reproduction has the simple expression:

$$(2) \quad x_M = x_0 + \frac{1}{2b}$$

depending only on the age at first reproduction and the senescence rate. For convergence purposes, x_0 was set to 4 years-old, which is the age at which first conceptions can occur in female Barbary macaques (Ménard & Vallet, 1993a). The model was weighted by the number of females in each age-class. The uncertainty of each point estimate was evaluated by approximating 95% confidence intervals using an inverse regression (*investR* package in R, Greenwell & Schubert Kabban, 2014). Statistical significance of differences in coefficients a and b between populations was assessed by multivariate Hotelling's T^2 test and *post-hoc* two-tailed t-tests with non-integer degrees of freedom (Satterthwaite, 1946).

2.4 | Population growth and key parameters

2.4.1 | Model structure

In order to estimate asymptotic population growth rates and the key parameters influencing those rates, we parameterized two female-only transition matrices (one for each population) according to a birth-pulse post-breeding census design following Caswell (2001), meaning that the censuses occurred immediately after the breeding period, with a 1-year projection interval. Because our study groups had a maximum of 24

ages-classes (from 0 to 23 years-old), the matrices' dimensions were 24x24. The survival rates estimated using the Kaplan-Meier method (Kaplan & Meier, 1958; see section "Survival analysis") and reproductive rates estimated using non-linear regression (see section "Reproduction analysis") were used in the matrices. Because the matrices were female only, reproductive entries in the matrices were multiplied by the sex ratio at birth, calculated as:

$$(3) \quad SR = 1 * N_F / (N_F + N_M)$$

with N_F being the number of females at birth, and N_M the number of males at birth. Sex ratios at birth were 0.47 in Akfadou and 0.55 in Tigounatine. Reproductive entries in the matrices were:

$$(4) \quad R_i * S_{i-1} * SR$$

with R_i being the reproductive rate at age i (*i.e.* the number of infants produced alive per year by a female of age i), S_i the female survival rate at age i , and SR the sex ratio at birth. Survival entries in the matrices were S_i .

Because age-classes between 11 and 15 years-old, and over 16 years-old were grouped in the survival analysis (see Methods, section "Survival analysis"), survival matrix entries were repeated each year within those stages (see matrix format and values in Supporting Information 3, Tables S3-S5). From the matrices, we estimated the asymptotic population growth rates (λ) as the dominant eigenvalues and investigated variations in λ through prospective and retrospective analyses. The estimated parameters used in the transition matrices are given in Table 1 for survival, and Table S6 for reproduction (Supporting Information 3). To compare and test differences in λ between populations, we bootstrapped the original data with replacement 1000 times. We estimated age-specific survival and reproduction rates from the 1000 resulting datasets, and constructed 1000 matrices per population. We then estimated 95% confidence intervals from the resulting 1000 values of λ obtained for each population.

2.4.2 | Prospective analysis

Prospective analyses address the effects that potential future changes in matrix elements may have on λ . Sensitivity (s_{ij}) refers to the change in λ resulting from an absolute change in a matrix element (a_{ij}) and can be calculated from the right eigenvector of the matrix (w) which gives the stable stage distribution, and the left eigenvector (v) which gives the stage-specific reproductive values (Caswell, 2001). It is calculated as:

$$(5) \quad s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle w, v \rangle}$$

Elasticity is a measure of proportional sensitivity. The elasticity (e_{ij}) of λ to a matrix element (a_{ij}) refers to the proportional change in λ resulting from a proportional change in a_{ij} (Caswell, 2001). It is calculated as:

$$(6) \quad e_{ij} = \frac{\partial \log \lambda}{\partial \log a_{ij}} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$$

2.4.3 | Retrospective analysis

Retrospective analyses look back on variations in λ which occurred between two or more sets of environmental conditions, and quantify the contribution of each of the vital rates to the variability in λ (Horvitz et al., 1997). We used a fixed-design Life Table Response Experiment (LTRE) analysis to assess how each vital rate, relative to the others, contributed to variations in λ between the two populations. The difference in λ between both populations, $\Delta\lambda$, is given by (Caswell, 2001):

$$(7) \quad \Delta\lambda = \lambda^t - \lambda^c \approx \sum_{ij} (a_{ij}^t - a_{ij}^c) * \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \bigg|_{\frac{A^t + A^c}{2}}$$

Where $(a_{ij}^t - a_{ij}^c)$ is the difference in a_{ij} between the “treatment” matrix (arbitrarily chosen to be Akfadou) and the “control” matrix (arbitrarily chosen to be Tigounatine). $\partial\lambda/\partial a_{ij}$ is the sensitivity of λ to changes in a_{ij} calculated for the mean matrix between the treatment matrix (A^t) and the control matrix (A^c). For easier readability, the contributions of the different vital rates were summed within stages immatures (1 to 3 years-old) and adults (4 to 23 years old) in both prospective and retrospective analyses. All matrix analyses were performed using the “popbio” package in R (Stubben & Milligan, 2007).

3 | RESULTS

3.1 | Survival

Female age-specific survival rates were estimated from 41 females in Akfadou, and 100 females in Tigounatine. During the study period, 22 (54%) females died in Akfadou, and 38 (38%) in Tigounatine. Thirteen out of 28 infant females died in their first year in Akfadou, and 16 out of 68 in Tigounatine. Nine out of 31 infant males died in their first year in Akfadou, and 11 out of 51 in Tigounatine. Two infants in Akfadou, and four in Tigounatine died before their sex could be determined. For infants whose death dates were known within a 5-months accuracy due to the observation schedule, the retained age of death was the median age within the range of possible death ages. The death dates of four females (one in Akfadou and three in Tigounatine) and four males (one in Akfadou and three in Tigounatine) were not known within a 5-months accuracy. Those infants were thus removed from the seasonal infant survival analysis, but not from the population and year type analysis.

3.1.1 | Survival between populations and year type (years of normal or bad food production)

According to the Cox regression models, infant mortality markedly differed between populations regardless of sex, with infants in Akfadou showing an increased risk of death by 210% (39% deaths, N=61 infants) relative to infants in Tigounatine (25% deaths, N=123 infants; Hazard ratio = 3.10; 95% CI = 1.41 – 6.79; Table 2). The survival of either immature or adult females did not differ between populations (Table 2). The quality factor accounting for the uncertainty of some females' age had no effect on female adult survival ($p = 0.43$). The survival probability of female infants was 0.74 in Akfadou and 0.82 in Tigounatine (Figure 1, Table 1). The survival probability of females was relatively stable for all age classes from one to 15 years-old, with an average of 0.97 in Akfadou 0.98 in Tigounatine. In both populations, there was a considerable decrease in female survival after 16 years-old (0.63 in Akfadou and 0.57 in Tigounatine). The oldest age in Akfadou was 17 years-old vs. 23 in Tigounatine.

Table 1. Age-specific estimates of survival probabilities of female Barbary macaques in Akfadou and Tigounatine.

Stage	Age (years)	Akkfadou		Tigounatine	
		Survival probability	N	Survival probability	N
Infants	0	0.74	41	0.82	100
Immatures	1	0.95	25	0.96	74
	2	0.97	25	0.98	61
	3	0.97	22	0.97	53
Adults	4	0.98	21	0.98	45
	5	0.99	21	0.99	36
	6	0.99	16	0.99	35
	7	0.98	12	0.99	31
	8	0.98	12	0.99	27
	9	0.96	10	0.96	22
	10	0.98	9	0.98	21
	11 to 15	0.93	25	0.93	61
	>16	0.63	4	0.57	23

Note: Age-classes between 11 and 15 years-old were grouped together, and so were age-classes over 16 yearsold, to avoid over-estimating the survival probabilities of age-classes which comprised only one female.

Abbreviations: N = sample size.

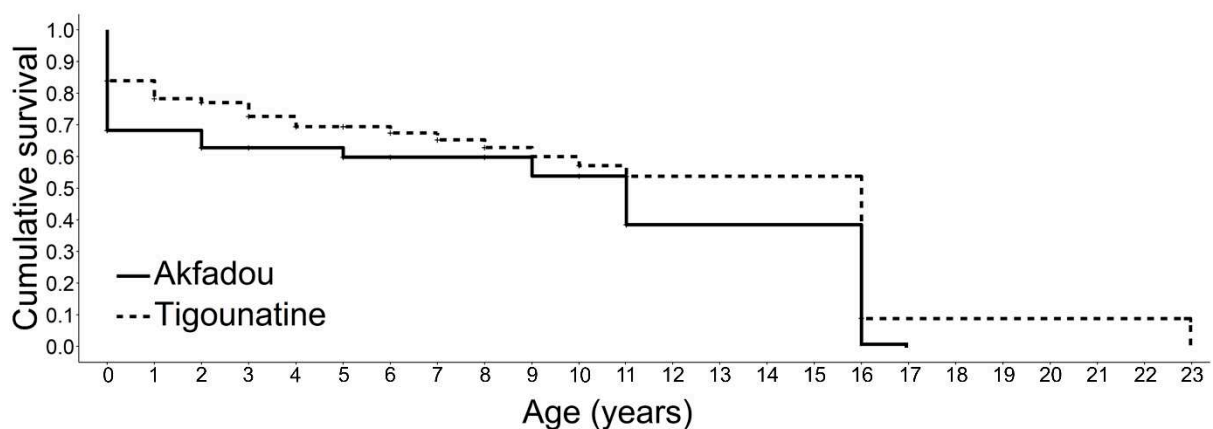


Figure 1. Kaplan-Meier survival curves at each habitat. Solid line: Akfadou; dashed line: Tigounatine; +: censored individuals.

Table 2. Results of Cox regression models for the influence of population and sex on infant survival, and of population only on immature and adult survival.

	Predictor	β^a	Hazard ratio ^b	95% CI ^c	p-value
Infants	Population ^d	1.13	3.10	1.41 – 6.79	0.005**
	Sex ^e	-0.22	0.81	0.34 – 1.88	0.618
	Population ^d × Sex ^e	-0.48	0.62	0.18 – 2.12	0.442
Immatures	Population ^d	-0.31	0.73	0.16 – 3.40	0.692
Adults	Population ^d	0.58	1.78	0.67 – 4.74	0.248

Note: Immatures and adults included only females. Infants included both females and males. The dataset included years 1983 to 1991 in Akfadou, and 1983 to 1993 in Tigounatine.

^a The sign of the β coefficient indicates either a higher (>0) or lower (<0) risk of death relative to the reference category.

^b The hazard ratio represents the relative difference between the two categories.

^c 95% confidence interval (CI) for the hazard ratio.

^d Reference is Tigounatine.

^e Reference is female.

** p-Value <0.005.

In both populations, infants born in years of bad food production survived less relative to infants born in years of normal food production, showing an increased risk of death by 168 % in Akfadou (bad years: 57% deaths, N=21 infants; normal years: 31% deaths, N=32 infant; Hazard ratio = 2.68; 95% CI = 1.16 – 6.23, Table 3) and 593% in Tigounatine (bad years: 64% deaths, N=14 infants; normal years: 15% deaths, N=59 infants; Hazard ratio = 6.93; 95% CI = 2.72 – 17.64, Table 3). There was no detectable effect of year type on the survival of immatures and adults (Table 3). However, because no immatures died in Akfadou during bad years, a reliable β coefficient for this category could not be estimated. The effect of year type on immature survival was thus tested only in Tigounatine.

Table 3. Results of Cox regression models for the influence of year type (normal or bad food production) on infant, immature, and adult survival.

	Predictor	β^a	Hazard ratio ^b	95% CI ^c	p-value
Infants	Year type ^d				
	Akfadou	0.99	2.68	1.16 – 6.23	0.02*
	Tigounatine	1.94	6.93	2.72 – 17.64	4.9×10 ⁻⁵ **
Immatures	Year type ^d				
	Akfadou	Non-estimable			
	Tigounatine	1.30	3.67	0.67 – 20.07	0.13
Adults	Year type ^d				
	Akfadou	0.55	1.74	0.26 – 11.75	0.57
	Tigounatine	-0.07	0.93	0.09 – 9.01	0.95

Note: Models were separate for each population in each stage. Immatures and adults included only females. Infants included both females and males. The dataset included years from 1983 to 1989 in both populations.

^a The sign of the β coefficient indicates either a lower (>0) or higher (<0) probability of survival relative to the reference category.

^b The hazard ratio represents the relative difference between the two categories.

^c 95% confidence interval (CI) for the hazard ratio.

^d Reference is normal.

* p-Value <0.05; ** p-Value <0.005.

3.1.2 | Seasonal infant survival

When considering seasonal infant survival, data departed from the assumption of proportional hazards ($\chi^2 = 9.5$, $p = 0.008$). Parametric AFT models were thus compared, and models with a log-normal distribution were retained (Table S7 in Supporting Information 3). In both populations, season had a detectable effect on infant survival (Table 4). In Akfadou, survival time decreased by 48% and 49% in spring and summer respectively relative to winter (Spring: Time ratio = 0.52, 95% CI = 0.30 – 0.90; Summer:

Time ratio = 0.51, 95% CI = 0.30 – 0.88; Table 4). In Tigounatine, survival time in summer, but not in spring, decreased relative to winter, by 39% (Time ratio = 0.61, 95% CI = 0.40 – 0.92; Table 4).

Table 4. Results of Accelerated Failure Time models for the influence of season on infant survival within each population.

Predictor	β^a	Time ratio ^b	95% CI ^c	p-value
Season ^d				
Akfadou				
Spring	-0.65	0.52	0.30 – 0.90	0.02*
Summer	-0.67	0.51	0.30 – 0.88	0.01*
Tigounatine				
Spring	-0.39	0.68	0.41 – 1.10	0.12
Summer	-0.50	0.61	0.40 – 0.92	0.02*

Note: Both females and males are included.

^a The sign of the β coefficient indicates either an increase (>0) or decrease (<0) in survival time relative to the reference category.

^b The time ratio represents the relative difference between the two categories.

^c 95% confidence interval (CI) for the time ratio.

^d Reference is winter.

*p-Value <0.05.

3.2 | Reproduction

Reproduction data was obtained from 170 and 476 female-years in Akfadou and Tigounatine, respectively. The mean age at first parturition was 5.25 years-old in Akfadou and 5.61 years-old in Tigounatine, which were not significantly different ($W = 195$, $p = 0.17$). In Akfadou, the reproduction rate increased progressively from 0.59 at 5 years-old to 0.84 at 8 years-old, its maximum. The onset of reproductive senescence occurred at 9 years-old, when reproduction rates started decreasing progressively until reaching a low of 0.54 at 17 years-old (Figure 2, Table S6 in Supporting Information 3). In Tigounatine, the reproduction rate increased progressively from 0.46 at 5 years-old to 0.78 at 10 years-old. The onset of reproductive senescence occurred at 13 years-old, and the reproductive

rate reached a low of 0.54 at 23 years-old (Figure 2, Table S6 in Supporting Information 3). Age-specific reproduction rates did not differ between populations, as shown by the overlapping 95% confidence intervals at all point estimates (Figure 2, Table S6 in Supporting Information 3). Hotelling's T^2 test revealed differences in a (baseline reproduction) and b (senescence) coefficients between populations ($T^2 = 118.54$, $df = 2/39$, $p < 0.001$). *Post-hoc* t-tests failed to evidence significant differences in a between populations (Akfadou: $a = 0.67$; Tigounatine: $a = 0.48$; $t = 1.90$, $df = 22.5$, $p = 0.07$), although an effect size corresponding to a variation of 26% was found ($d = 0.55$). Coefficient b was higher in Akfadou than Tigounatine (Akfadou: $b = 0.13$; Tigounatine: $b = 0.07$; $t = 2.25$, $df = 22.9$, $p = 0.03$), meaning that reproductive senescence was faster in Akfadou.

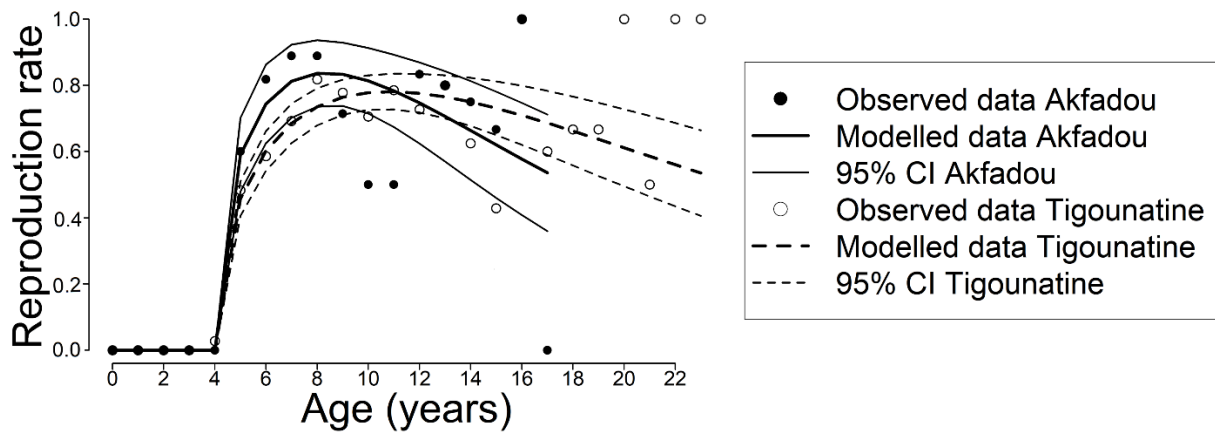


Figure 2. Observed female reproductive data and estimated reproduction rates in Akfadou (solid wide line) and Tigounatine (dashed wide line). 95% confidence intervals are showed for Akfadou (solid thin lines) and Tigounatine (dashed thin lines).

In Akfadou, age-specific reproduction rates did not differ between years of normal and bad food production, as shown by the overlapping 95% confidence intervals at all point estimates (Table S8 in Supporting Information 3). In Tigounatine, reproduction rates of females aged between 8 and 14 years-old were higher in years of normal food production (Table S9 in Supporting Information 3).

3.3 | Asymptotic population growth and key parameters

The asymptotic growth rate in both groups was higher than one, indicating that vital rates were high enough to ensure positive growth in both populations. No detectable differences in λ (Akfadou: $\lambda = 1.08$, 95% CI: 1.05 – 1.10; Tigounatine: $\lambda = 1.10$, 95% CI: 1.09 – 1.12) could be evidenced between populations.

3.3.1 | Prospective analysis

The contribution of the different vital rates to λ were very similar between the two populations (Figure 3), with adult and immature survival accounting for about 51% and 29%, respectively, of the overall elasticity. Infant survival and adult reproduction each accounted for 10%.

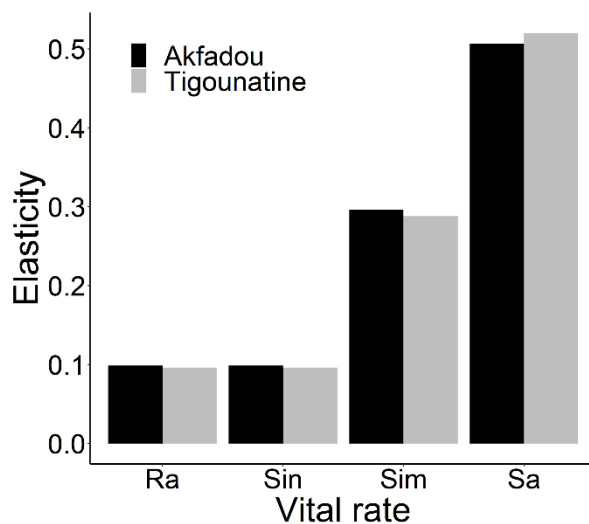


Figure 3. Elasticity of vital rates for Akfadou and Tigounatine. Sin: infant survival; Sim: immature survival; Sa: adult survival; Ra: adult reproduction.

3.3.2 | Retrospective analysis

The LTRE analysis showed that all vital rates were lower in Akfadou compared to Tigounatine and contributed to the lower population growth recorded in Akfadou. The survival of infants contributed the most (45%), followed by adult reproduction (40%; Figure 4). Immature and adult survival contributed by 9% and 6%, respectively (Figure 4).

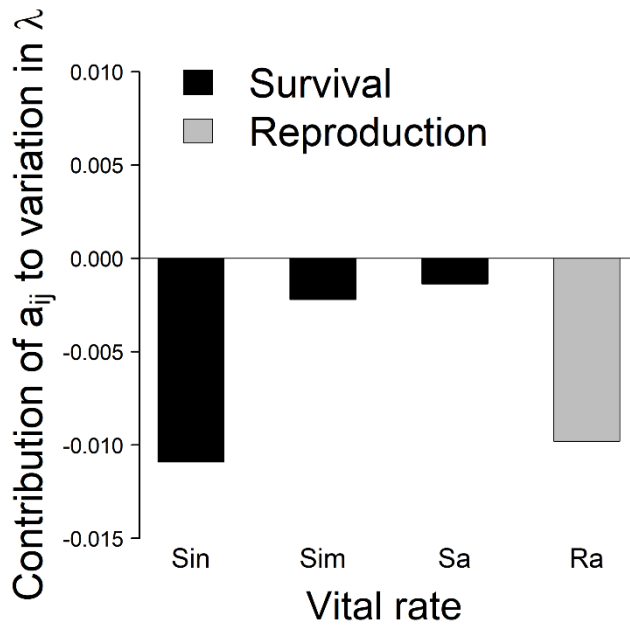


Figure 4. Relative contributions of vital rates to variations in λ in Akfadou compared to Tigounatine. Sin: infant survival; Sim: immature survival; Sa: adult survival; Ra: adult reproduction.

4 | DISCUSSION

Our analysis of Barbary macaque demography in two contrasted populations revealed that both the cedar-oak forest and the oak forest provided sufficient resources for the groups to yield positive growth. Patterns of elasticities were similar in the two populations and were consistent with other studies showing that, in long-lived species, the survival of adults has the greatest impact on population growth rates (Gaillard et al., 2000; Heppell et al., 2000). Infant survival had a low elasticity, but was the most variable vital rate, which explains why it made such a large contribution to variations in λ between populations.

Infant survival was the most variable demographic parameter regardless of sex, decreasing in relation to poor environmental conditions. Inter-population variations were likely due to climatic differences between habitats: the Tigounatine cedar-oak forest, with its higher altitude and wetter climate, shows a less critical dry period with a shorter and later period of desiccation of the herbaceous layer. This results in more diverse and abundant resources compared to the Akfadou oak forest, particularly in June (Ménard & Vallet, 1988). These patterns also explain why both spring and summer were

critical periods for infant survival in Akfadou, vs. only summer in Tigounatine. During the food shortage of the dry period, infants depend entirely on their mothers' milk production, which may not be sufficient to insure their survival. Due to food shortages, cold temperatures and snowy periods in both habitats, winter could have been expected to be the most critical period for infant survival. However, infants are weaned in September-October, which coincides with the abundant production of acorns, a staple food representing up to 60% of the monthly diet of Barbary macaques in the fall (Ménard & Vallet 1997). Infants are thus able to build up advantageous fat reserves to face the following winter. They also benefit from social thermoregulation protecting them from the cold (Campbell et al., 2018), with several individuals (including the mothers and usually their closely related conspecifics) aggregating around the infants and keeping them warm. The high variability of infant survival in relation to environmental variations, compared to other age-classes in our study, is biologically consistent with the fact that infants, in order to achieve proper growth and physical development, require more energy per unit of body weight than do adults (Ullrey et al., 2003). It was demonstrated in several mammal species, most notably in ungulates, that infant survival is reduced when food supply decreases, while adult survival is unaffected (Dawson & Hone, 2012; Gaillard et al., 1998; Skogland, 1985). In primates, however, there is little information on the effects of food availability on age-specific survival and, to our knowledge, the present study is one of the first to demonstrate the effects of food availability on different age-classes in macaques.

Reproduction rates varied in Tigounatine between normal and bad food production years. This is consistent with other studies finding that variations in food availability affect the reproductive success of females in long-lived mammals (Chevallier et al., 2020; Dawson & Hone, 2012; Skogland, 1985; Watts & Holekamp, 2009), including primates (Heesen et al., 2013; Takahashi, 2002). The terminal investment hypothesis predicts that an individual's investment in current reproduction should increase when its expectation of future offspring decreases through increased mortality risk (Clutton-Brock, 1984). There is a threshold of threat intensity at which individuals are expected to shift their reproductive allocation from favoring survival by reducing current reproduction effort, to the reverse (Duffield et al., 2017). This threshold depends on both intrinsic (*e.g.* age) and extrinsic (*e.g.* environmental conditions) factors, and decreases as age increases (Duffield

et al., 2017). When environmental conditions decrease to a non-life-threatening level, then prime-aged females should decrease reproductive effort to increase somatic maintenance and delay reproduction until conditions improve. Older females, however, which have a lower survival probability due to age, and hence a lower number of potential future breeding attempts, should invest more in reproduction. Our results are in accordance with this theory, as the reproductive rates of females between 8 and 14 years-old in Tigounatine decreased in years of bad food production, but not those of females older than 14 years-old.

Age-specific patterns of reproduction followed a classical pattern in both groups [low reproduction rate at the beginning of sexual maturity, then reaching a peak at a middle age, and gradually decreasing at oldest ages (Lemaître et al., 2020)]. Although we were not able to identify differences in age-specific reproduction rates between populations, our results show that females in Akfadou exhibited a steeper rate of reproductive senescence than females in Tigounatine. It is now recognized in the life history theory of aging that variations in environmental conditions influence actuarial senescence (Austad, 1993; Lemaître et al., 2013), but little is known of their effects on reproductive senescence. Indeed, most studies focus mainly on the impacts of environmental conditions during development and early life rather than conditions during the entire or late life (Lemaître & Gaillard, 2017). For instance, in female red deer (*Cervus elaphus*; Nussey et al., 2007) and barn swallows (*Hirundo rustica*; Balbontín & Møller, 2015), individuals experiencing intense competition during early life showed faster rates of reproductive senescence in late life. Our results have shown that early life conditions are more critical for Barbary macaques living in Akfadou than in Tigounatine, which is coherent with a faster rate of reproductive senescence in adult females from Akfadou.

Females in our study groups experienced reproductive senescence but not complete reproductive cessation, unlike captive female Barbary macaques, who commonly experienced a post-reproductive lifespan of ≥ 5 years in Salem, Germany (Kuester et al., 1995; Paul et al., 1993). Females in Salem ceased reproduction in the second half of their third decade of life, similarly to what was found in captive pig-tailed (*Macaca nemestrina*) and rhesus (*Macaca mulatta*) macaques (Ha et al., 2000; Walker, 1995). Females in our study did not reach such old ages, the oldest dying around 23 years-old, showing that Barbary macaques with extended lifespans in captive conditions can exhibit post-

reproductive lifespans, while wild individuals may not. Although several studies suggest that post-reproductive lifespan is a common trait in mammals (Cohen, 2004; Walker & Herndon, 2008), Ellis et al. (2018) showed that it is in fact rare and that the post-reproductive lifespans observed in captive populations are an artifact of the low-risk environments resulting in artificially prolonged life. Out of 52 mammal species tested (including seven primates), they found evidence of actual menopause only in humans (*Homo sapiens*), killer whales (*Orcinus orca*), and short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*). Favorable environmental conditions in captivity, most notably increased food availability, may also protect against reproductive senescence. Lemaître & Gaillard (2017) found that although birth rates in captive ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) were consistently higher in semi-captive conditions compared to wild conditions, the magnitude of the difference between the two populations reached its maximum at old ages. Similarly, the onset of reproductive senescence in female Barbary macaques in our study happened much earlier than in captive females in Salem (9-13 years-old vs. 20 years-old; Kuester et al., 1995). Our results, taken together with studies on captive Barbary macaques, shed new light on the effects that environments with higher risk in the wild compared to captivity may have on reproductive senescence and menopause.

Actuarial senescence occurred in a similar fashion in both populations, with survival rates decreasing considerably at 16 years old. Both groups exhibited common patterns of survival for long-lived mammals (Caughley, 1966), with a low survival probability in the first year of life, followed by a relatively high and stable survival until a dramatic decrease at the age of senescence. We found the survival of adults and immatures, which are the parameters with the highest impacts on population growth rates, to remain stable through all the studied variations in ecological conditions. This is consistent with the fact that for many organisms, the parameters which contribute the most to population growth are the ones showing the less temporal variability (Pfister, 1998). This pattern, called demographic buffering, is likely a result from natural selection which, in fluctuating environments, is expected to maximize the long-run growth rate of a population (Hilde et al., 2020). There is thus a strong selection on vital rates with highest sensitivities to remain fairly stable in changing environmental conditions, while vital rates with lower sensitivities can be more variable (Hilde et al., 2020). The parameters which contributed the most to variations in λ between our study populations (*i.e.* infant survival and

reproduction) were those that had the lowest elasticities, and the effects of those variations on λ were apparently sufficiently small for the groups to display comparable asymptotic population growth rates in both populations. Nevertheless, it is important to keep in mind that both study areas provided sufficient resources for the groups to yield positive growth. They were both fairly undisturbed, and fluctuations in food production were sustainable for the groups. Although we do not know the past demographic status of the studied populations, we cannot rule out that the observed positive growth partly resulted from a recovering process from a past detrimental event. Indeed, the two study forests suffered from fires during the Algerian war in the years 1960-1962 and showed signs of progressive recovering twenty years later. At the time of data collection, Barbary macaques were classified as vulnerable on the IUCN Red List, but their status changed to endangered since 2008 (Wallis et al., 2020). Their decline results mainly from forest degradation due to overgrazing by domestic herds, deforestation and pruning, resulting in increasing loss of suitable habitats (Camperio-Ciani et al., 2005; Mehlman, 1989; Ménard et al., 2014a). Although the current status of the two studied populations is not known, the Djurdjura National Park has suffered an increase in anthropogenic development since 2003 and decreases in biodiversity (Hami, 2021), like most habitats in Barbary macaque geographic range. The higher the environmental pressures get, the less likely the vital rates with highest impacts on population growth are to remain stable. In the most severe conditions, they will decrease, resulting in an increased extinction risk (Eberhardt, 2002). The impacts of increasing environmental pressures can be expected to be all the more detrimental to Barbary macaque demography given that the remaining natural populations are highly fragmented and experiencing disrupted gene flows and high genetic differentiation (Le Gouar et al., 2021). It is thus becoming increasingly important to implement conservation programs for Barbary macaques, which require a good understanding of how their environment influences their population dynamics. Our 11-year study brought to light new important information on such dynamics, but we do point out that it lasted only half as long as Barbary macaque lifespan. Thus, it does not constitute a full demographic analysis as it did not allow the monitoring of all individuals from birth to death. However, in the absence of longer demographic monitoring of this species, our study brings valuable new insight on its dynamics in relatively undisturbed populations in two different habitats with environmental variations. It provides

demographic parameters which can be used as useful indicators of population viability in conservation programs.

5 | CONCLUSIONS

This longitudinal study, based on an 11-year-long dataset of two social groups in two contrasted habitats, provided essential data on their demographic evolution and life-history traits. The analysis of these data through time-tested mathematical modelling techniques brings us to new, well-founded conclusions. The groups' dynamics depend on habitat type and resource availability. Although the group living in the more favorable cedar-oak forest displays better infant survival, and longer lives, the group living in the oak forest shows no sign of critical viability during the study period. When environmental conditions, more specifically food availability, decline, both groups show fairly similar dynamics which are consistent with classical patterns for long-lived vertebrates. Infants are the most impacted stage. They exhibit significant decreases in survival probability, while immature and adult survival remain stable. Our study presents important interests for the conservation of the endangered Barbary macaque by increasing knowledge on its population dynamics and by providing reliable estimates of its vital rates in wild and relatively undisturbed populations.

Acknowledgments

We thank B. Gaci and M. Muller for permission to work in the Djurdjura National Park (Algeria), and the Ministry of Hydraulics, Environment and Forests of Algeria which permitted our field studies in Djurdjura Park and Akfadou forest. This research has also benefited from the support from the Institut National d'Enseignement Supérieur de Biologie (Tizi Ouzou, Algeria), and the Université des Sciences et de la technologie Houari Boumédiène (USTHB, Algiers). We are particularly indebted to Professor Charef Zidane (USTHB, Algiers) for his continued interest, support and advice throughout this study. We are grateful to Jean-Dominique Lebreton who sketched a preliminary version of this analysis in 2000. Ellen Merz, Gilbert de Turkheim and Guillaume de Turkheim (La montagne des singes, France) kindly hosted N. Ménard, D. Vallet and E. Neves and provided valuable assistance in identifying the age and sex of Barbary macaques. We also thank R. Hachem for collaboration in the collection of demographic data in the Tigounatine groups in 1992 and 1993. We thank two reviewers, Jean-Michel Gaillard and

Christina Hernandez, for their suggestions which greatly improved this manuscript. This is a scientific production of UMR CNRS 6553/OSUR, University of Rennes 1. This research was funded by the CNRS (PICS N_88, France), the National Geographic Society Grant 3766-88, and was supported by the Direction pour la Recherche Scientifique (Algeria).

Conflict of interest statement

The authors declare no conflict of interest.

REFERENCES

Abel-Schaad, D., Iriarte, E., López-Sáez, J. A., Pérez-Díaz, S., Sabariego Ruiz, S., Cheddadi, R., & Alba-Sánchez, F. (2018). Are *Cedrus atlantica* forests in the Rif Mountains of Morocco heading towards local extinction? *The Holocene*, *28*, 1023-1037. <https://doi.org/10.1177/0959683617752842>

Alberts, S. C., & Altmann, J. (2003). Matrix models for primate life history analysis. In P. M. Kappeler & M. E. Pereira (Eds.), *Primate life histories and socioecology* (pp. 66-102). Chicago: University of Chicago Press.

Anderson, C. J., Van De Kerk, M., Pine, W. E., Hostetler, M. E., Heard, D. J., & Johnson, S. A. (2019). Population estimate and management options for introduced rhesus macaques. *The Journal of Wildlife Management*, *83*, 295-303. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21588>

Anderson, D. P., Nordheim, Erik. V., & Boesch, C. (2006). Environmental factors influencing the seasonality of estrus in chimpanzees. *Primates*, *47*, 43-50. <https://doi.org/10.1007/s10329-005-0143-y>

Arar, A., Tabet, S., Nouidjem, Y., Bounar, R., & Chenchouni, H. (2018). Projected small-scale range reductions of *Cedrus atlantica* forests due to climate change at the Belezma National Park (Algeria). In H. Chenchouni, E. Errami, F. Rocha, & L. Sabato (Eds.), *Exploring the nexus of geoecology, geography, geoarcheology and geotourism : Advances and applications for sustainable development in environmental sciences and agroforestry research*. (pp. 15-19). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-01683-8_4

Austad, S. N. (1993). Retarded senescence in an insular population of Virginia opossums (*Didelphis virginiana*). *Journal of Zoology*, 229, 695-708. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1993.tb02665.x>

Balbontín, J., & Møller, A. P. (2015). Environmental conditions during early life accelerate the rate of senescence in a short-lived passerine bird. *Ecology*, 96, 948-959. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.3307560.v1>

Blomquist, G. E., Kowalewski, M. M., & Leigh, S. R. (2009). Demographic and morphological perspectives on life history evolution and conservation of new world monkeys. In P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann, & K. B. Strier (Eds.), *South american primates* (pp. 117-138). New York: Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-3_5

Borrego, N., Ozgul, A., Armitage, K. B., Blumstein, D. T., & Oli, M. K. (2008). Spatiotemporal variation in survival of male yellow-bellied marmots. *Journal of Mammalogy*, 89, 365-373. <https://doi.org/10.1644/07-MAMM-A-061R1.1>

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (Eds.). (2002). *Model selection and multimodel inference*. Springer. <https://doi.org/10.1007/b97636>

Campbell, L. A. D., Tkaczynski, P. J., Lehmann, J., Mouna, M., & Majolo, B. (2018). Social thermoregulation as a potential mechanism linking sociality and fitness: Barbary macaques with more social partners form larger huddles. *Scientific Reports*, 8, 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24373-4>

Camperio-Ciani, A. C., Palentini, L., Arahou, M., Martinoli, L., Capiluppi, C., & Mouna, M. (2005). Population decline of *Macaca sylvanus* in the Middle Atlas of Morocco. *Biological Conservation*, 121, 635-641. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.06.009>

Caswell, H. (1978). A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology*, 14, 215-230. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(78\)90025-4](https://doi.org/10.1016/0040-5809(78)90025-4)

Caswell, H. (2001). *Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation* (2nd ed). Sinauer Associates.

Caughley, G. (1966). Mortality patterns in mammals. *Ecology*, 47, 906-918. <https://doi.org/1935638>

Cheddadi, R., Fady, B., François, L., Hajar, L., Suc, J.-P., Huang, K., Demarteau, M., Vendramin, G. G., & Ortu, E. (2009). Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography*, 36, 1361-1371. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02063>.

Chevallier, C., Gauthier, G., Lai, S., & Berteaux, D. (2020). Pulsed food resources affect reproduction but not adult apparent survival in arctic foxes. *Oecologia*, 193, 557-569. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04696-8>

Clutton-Brock, T. H. (1984). Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist*, 123, 212-229. <https://doi.org/10.1086/284198>

Cohen, A. A. (2004). Female post-reproductive lifespan: A general mammalian trait. *Biological Reviews*, 79, 733-750. <https://doi.org/10.1017/S1464793103006432>

Conde, D. A., Staerk, J., Colchero, F., da Silva, R., Schöley, J., Baden, H. M., Jouvett, L., Fa, J. E., Syed, H., Jongejans, E., Meiri, S., Gaillard, J.-M., Chamberlain, S., Wilcken, J., Jones, O. R., Dahlgren, J. P., Steiner, U. K., Bland, L. M., Gomez-Mestre, I., ... Vaupel, J. W. (2019). Data gaps and opportunities for comparative and conservation biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116, 9658-9664. <https://doi.org/10.1073/pnas.1816367116>

Coulson, T., Catchpole, E. A., Albon, S. D., Morgan, B. J. T., Pemberton, J. M., Clutton-Brock, T. H., Crawley, M. J., & Grenfell, B. T. (2001). Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science*, 292, 1528-1531. <https://doi.org/10.1126/science.292.5521.1528>

Cui, Z., Wang, Z., Zhang, S., Wang, B., Lu, J., & Raubenheimer, D. (2020). Living near the limits: Effects of interannual variation in food availability on diet and reproduction in a temperate primate, the Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*). *American Journal of Primatology*, 82, e23080. <https://doi.org/10.1002/ajp.23080>

- Dawson, M. J., & Hone, J. (2012). Demography and dynamics of three wild horse populations in the Australian Alps. *Austral Ecology*, 37, 97-109. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02247.x>
- Demetrius, L. (1974). Demographic parameters and natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71, 4645-4647. <https://doi.org/10.1073/pnas.71.12.4645>
- Duffield, K. R., Bowers, E. K., Sakaluk, S. K., & Sadd, B. M. (2017). A dynamic threshold model for terminal investment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71, 185. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2416-z>
- Dunham, A. E., Erhart, E. M., Overdorff, D. J., & Wright, P. C. (2008). Evaluating effects of deforestation, hunting, and El Niño events on a threatened lemur. *Biological Conservation*, 141, 287-297. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.10.006>
- Eberhardt, L. L. (2002). A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology*, 83, 2841-2854. <https://doi.org/3072020>
- Ellis, S., Franks, D. W., Nattrass, S., Cant, M. A., Bradley, D. L., Giles, D., Balcomb, K. C., & Croft, D. P. (2018). Postreproductive lifespans are rare in mammals. *Ecology and Evolution*, 8, 2482-2494. <https://doi.org/10.1002/ece3.3856>
- Emlen, J. M. (1970). Age specificity and ecological theory. *Ecology*, 51, 588-601. <https://doi.org/1934039>
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., & Yoccoz, N. G. (1998). Population dynamics of large herbivores: Variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 58-63. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01237-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01237-8)
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N. G., Loison, A., & Toigo, C. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 367-393. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.367>

Gaillard, J.-M., & Yoccoz, N. G. (2003). Temporal variation in survival of mammals : A case of environmental canalization? *Ecology*, *84*, 3294-3306. <https://doi.org/10.1890/02-0409>

Goodman, L. A. (1971). On the sensitivity of the intrinsic growth rate to changes in the age-specific birth and death rates. *Theoretical Population Biology*, *2*, 339-354. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(71\)90025-6](https://doi.org/10.1016/0040-5809(71)90025-6)

Greenwell, B. M., & Schubert Kabban, C. M. (2014). investr : An R package for inverse estimation. *R Journal*.

Ha, J. C., Robinette, R. L., & Sackett, G. P. (2000). Demographic analysis of the Washington Regional Primate Research Center pigtailed macaque colony, 1967–1996. *American Journal of Primatology*, *52*, 187-198. [https://doi.org/10.1002/1098-2345\(200012\)52:4<187::AID-AJP3>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/1098-2345(200012)52:4<187::AID-AJP3>3.0.CO;2-C).

Hami, K. (2021). Impact de l'anthropisation sur le Parc National du Djurdjura cas: Site de Tikjda [Doctoral dissertation]. Université Mouloud Mammeri. <https://www.ummtto.dz/dspace/handle/ummtto/18665>

Hamilton, W. D. (1966). The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology*, *12*, 12-45. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90184-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90184-6)

Heesen, M., Rogahn, S., Ostner, J., & Schülke, O. (2013). Food abundance affects energy intake and reproduction in frugivorous female Assamese macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *67*, 1053-1066. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1530-9>

Heppell, S. S., Caswell, H., & Crowder, L. B. (2000). Life histories and elasticity patterns : Perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology*, *81*, 654-665. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0654:LHAEPP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0654:LHAEPP]2.0.CO;2)

Hernández-Pacheco, R., Rawlins, R. G., Kessler, M. J., Williams, L. E., Ruiz-Maldonado, T. M., González-Martínez, J., Ruiz-Lambides, A. V., & Sabat, A. M. (2013). Demographic variability and density-dependent dynamics of a free-ranging rhesus macaque population. *American Journal of Primatology*, *75*, 1152-1164. <https://doi.org/10.1002/ajp.22177>

Hilde, C. H., Gamelon, M., Sæther, B.-E., Gaillard, J.-M., Yoccoz, N. G., & Pélabon, C. (2020). The demographic buffering hypothesis : Evidence and challenges. *Trends in Ecology & Evolution*, *35*, 523-538. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.02.004>

Horvitz, C., Schemske, D. W., & Caswell, H. (1997). The relative “importance” of life-history stages to population growth : Prospective and retrospective analyses. In S. Tuljapurkar & H. Caswell (Eds.), *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems* (pp. 247-271). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-5973-3_7

Jones, J. H. (2011). Primates and the evolution of long, slow life histories. *Current Biology*, *21*, R708-R717. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.025>

Kaplan, E. L., & Meier, P. (1958). Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association*, *53*, 457-481. <https://doi.org/2281868>

Kuester, J., Paul, A., & Arnemann, J. (1995). Age-related and individual differences of reproductive success in male and female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Primates*, *36*, 461-476. <https://doi.org/10.1007/BF02382869>

Le Gouar, P., Vallet, D., Ernoult, A., Petit, E. J., Rantier, Y., Dréano, S., Qarro, M., & Ménard, N. (2021). A multiscale analysis of landscape resistance reveals genetic isolates in an endangered forest-specialist species the Barbary macaque (*Macaca sylvanus*). *Biological Conservation*, *263*, 109337. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109337>

Lemaître, J.-F., & Gaillard, J.-M. (2017). Reproductive senescence : New perspectives in the wild. *Biological Reviews*, *92*, 2182-2199. <https://doi.org/10.1111/brv.12328>

Lemaître, J.-F., Gaillard, J.-M., Lackey, L. B., Clauss, M., & Müller, D. W. (2013). Comparing free-ranging and captive populations reveals intra-specific variation in aging rates in large herbivores. *Experimental Gerontology*, *48*, 162-167. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2012.12.004>

Lemaître, J.-F., Ronget, V., & Gaillard, J.-M. (2020). Female reproductive senescence across mammals : A high diversity of patterns modulated by life history and mating traits. *Mechanisms of Ageing and Development*, *192*, 111377. <https://doi.org/10.1016/j.mad.2020.111377>

Leslie, P. H. (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33, 183-212. <https://doi.org/10.2307/2332297>

Mazerolle, M. J., & Mazerolle, M. M. J. (2017). Package 'AICcmodavg'. *R package*, 281.

Mehlman, P. T. (1989). Comparative density, demography, and ranging behavior of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) in marginal and prime conifer habitats. *International Journal of Primatology*, 10, 269-292. <https://doi.org/10.1007/BF02737418>

Ménard, N., Foulquier, A., Vallet, D., Qarro, M., Le Gouar, P., & Pierre, J.-S. (2014a). How tourism and pastoralism influence population demographic changes in a threatened large mammal species. *Animal Conservation*, 17, 115-124. <https://doi.org/10.1111/acv.12063>

Ménard, N., Rantier, Y., Foulquier, A., Qarro, M., Chillasse, L., Vallet, D., Pierre, J.-S., & Butet, A. (2014b). Impact of human pressure and forest fragmentation on the endangered Barbary macaque *Macaca sylvanus* in the Middle Atlas of Morocco. *Oryx*, 48, 276-284. <https://doi.org/10.1017/S0030605312000312>

Ménard, N., & Vallet, D. (1988). Disponibilités et utilisation des ressources par le magot (*Macaca sylvanus*) dans différents milieux en Algérie. *Revue d'Ecologie*, 43, 201-250.

Ménard, N., & Vallet, D. (1993). Population dynamics of *Macaca sylvanus* in Algeria : An 8-year study. *American Journal of Primatology*, 30, 101-118. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350300203>

Ménard, N., & Vallet, D. (1996). Demography and ecology of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) in two different habitats. In J.E. Fa, D.G. Lindburg (Eds), *Evolutionary ecology and behaviour of macaques* (pp. 106-131). Cambridge University Press, Cambridge.

Ménard, N., & Vallet, D. (1997). Behavioral responses of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) to variations in environmental conditions in Algeria. *American Journal of Primatology*, 43, 285-304.

Ménard, N., & Vallet, D. (1993b). Dynamics of fission in a wild Barbary macaque group (*Macaca sylvanus*). *International Journal of Primatology*, 14, 479-500. <https://doi.org/10.1007/BF02192778>

Morcillo, D. O., Steiner, U. K., Grayson, K. L., Ruiz-Lambides, A. V., & Hernández-Pacheco, R. (2020). Hurricane-induced demographic changes in a non-human primate population. *Royal Society Open Science*, 7, 200173. <https://doi.org/10.1098/rsos.200173>

Morris, W. F., Altmann, J., Brockman, D. K., Cords, M., Fedigan, L. M., Pusey, A. E., Stoinski, T. S., Bronikowski, A. M., Alberts, S. C., & Strier, K. B. (2011). Low demographic variability in wild primate populations: Fitness impacts of variation, covariation, and serial correlation in vital rates. *The American Naturalist*, 177, E14-E28. <https://doi.org/10.1086/657443>

Nussey, D. H., Kruuk, L. E., Morris, A., & Clutton-Brock, T. H. (2007). Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of red deer. *Current Biology*, 17, R1000-R1001. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.10.005>

Pardo, D., Barbraud, C., Authier, M., & Weimerskirch, H. (2013). Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits. *Ecology*, 94, 208-220. <https://doi.org/10.1890/12-0215.1>

Paul, A., Kuester, J., & Podzuweit, D. (1993). Reproductive senescence and terminal investment in female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Salem. *International Journal of Primatology*, 14, 105-124. <https://doi.org/10.1007/BF02196506>

Pfister, C. A. (1998). Patterns of variance in stage-structured populations: Evolutionary predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95, 213-218. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.1.213>

Plantegenest, M., Pierre, J.-Seba., Caillaud, C. M., Simon, J.-C., Dedryver, Charle. A., & Cluzeau, S. (1996). A model to describe the reproductive rate in the aphid *Sitobion avenae* (Hemiptera : Aphididae): a case study. *European Journal of Entomology*, 93, 545-553.

R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria : R foundation for statistical computing. <https://www.r-project.org/>

Robbins, M. M., Gray, M., Fawcett, K. A., Nutter, F. B., Uwingeli, P., Mburanumwe, I., Kagoda, E., Basabose, A., Stoinski, T. S., & Cranfield, M. R. (2011). Extreme conservation leads to

recovery of the Virunga mountain gorillas. *PloS one*, 6, e19788.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019788>

Satterthwaite, F. E. (1946). An approximate distribution of estimates of variance components. *Biometrics Bulletin*, 2, 110-114. <https://doi.org/10.2307/3002019>

Skogland, T. (1985). The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *The Journal of Animal Ecology*, 359-374.
<https://doi.org/10.2307/4484>

Stubben, C., & Milligan, B. (2007). Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software*, 22, 1-23.
<https://doi.org/10.18637/jss.v022.i11>

Takahashi, H. (2002). Female reproductive parameters and fruit availability : Factors determining onset of estrus in Japanese macaques. *American Journal of Primatology*, 57, 141-153. <https://doi.org/10.1002/ajp.10041>

Therneau, T. M., & Grambsch, P. M. (2000). *Modeling survival data : Extending the Cox model*. New York: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3294-8>

Tuljapurkar, S. (1989). An uncertain life : Demography in random environments. *Theoretical Population Biology*, 35, 227-294. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(89\)90001-4](https://doi.org/10.1016/0040-5809(89)90001-4)

Tuljapurkar, S. D., & Orzack, S. H. (1980). Population dynamics in variable environments I. Long-run growth rates and extinction. *Theoretical Population Biology*, 18, 314-342.
[https://doi.org/10.1016/0040-5809\(80\)90057-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(80)90057-X)

Ullrey, D., Allen, M., Ausman, L., Conklin-Brittain, N., Edwards, M., Erwin, J., Holick, M., Hopkins, D., Lewis, S., Lonnerdal, B., & Rudel, L. (2003). *Nutrient requirements of nonhuman primates : Second revised edition*. Washington, DC: The National Academies Press. <https://doi.org/10.17226/9826>

van Lavieren, E. (2008). The illegal trade in Barbary macaques from Morocco and its impact on the wild population. *Traffic Bulletin*, 21, 123.

Walker, M. L. (1995). Menopause in female rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, 35, 59-71. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350350106>

Walker, M. L., & Herndon, J. G. (2008). Menopause in nonhuman primates? *Biology of Reproduction*, 79, 398-406. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.108.068536>

Wallis, J., Benrabah, M. E., Pilot, M., Majolo, B., & Waters, S. (2020). *Macaca sylvanus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2020: E. T12561A50043570*. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T12561A50043570.en>

Watts, H. E., & Holekamp, K. E. (2009). Ecological determinants of survival and reproduction in the spotted hyena. *Journal of Mammalogy*, 90, 461-471. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-136.1>

Zimmermann, E., & Radespiel, U. (2007). Primate life histories. In W. Henke & I. Tattersall (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology* (pp. 1163-1205). Berlin: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-33761-4_38

Supporting Information

Supporting Information 1. Periods of observation.

Table S1. Periods of observation of Barbary macaques at Akfadou and Tigounatine. In Akfadou in 1991, observations did not cover the entire birth season. Consequently, the data collected in 1991 made it possible to estimate the survival of infants born in 1990, while the reproduction rate in 1991 could not be estimated.

Site	Year	Dates	No of days of observation
Akkfadou	1983	April to July	19
		October to December	19
	1984	January to March	14
		April to July	20
		August - September	16
	1985	February - March	11
		April to July	15
		October to December	22
	1986	April to July	15
		November - December	13
	1987	May - June	11
		October to December	10
	1988	May - June	9
		November - December	5
	1989	June	8
		October - November	6
	1990	May to July	10
1991	May and October	4	
Tigounatine	1983	April to July	16
		September to January 1984	27
	1984	April to July	23
		August to October	18
	1985	February - March	18
		April to July	17
		October to January 1986	31
	1986	April to July	33
		November to January 1987	15
	1987	May to July	28
		November - December	24
	1988	April to July	23
		November - December	12
	1989	June - July	15
		October to December	22
	1990	May to July	36
	1991	May to July	48
October - November		17	

1992	February - March	8
	April to July	67
	August to December	48
1993	January to March	38
	April to July	55

Supporting Information 2. Group composition.

The age and sex of each individual in the studied groups were determined on the basis of morphological, sexual, and behavioral criteria. In this species where reproduction is highly seasonal, the development of individuals in terms of size and maturation is much contrasted on a yearly basis at least until the stage young adult, *i.e.* around ten-years old (Fa, 1984). Infants display a black fur gradually replaced by dense brown fur after 6 months age. They have frequent nipple contacts. Due to the discrete birth season, 1 year-old and 2 year-old juveniles can be easily distinguished by size difference. In addition, 1 year-old juveniles have thickened fur partially obscuring the ears. They are totally weaned but are frequently with their mothers for resting and grooming and spend the night with them. Two year-old juveniles have a slight furrow differentiating ischial callosities as two distinct triangular forms. These juveniles are often far away from their mother. Around 3.5-4 years old, females display their first sexual swelling that appears as a reduced circular mass separated from the callosities region. Four year-old females have a small face and are still slender-bodied, with small button-like nipples. Five-year-old females have a small face and a small dark beard appearing as a fine line under the chin. They display large sexual swellings. Females between 6-8 years can be distinguished by their body size and the length of their beard. They reach full size at 8 years old. Between 9-10 years, they become heavier and fatter than preceding stages, the fur around their face gradually thickens and the beards are more marked. Nipples are long and pendulant. Additionally, we compared the photos of females born before the beginning of our study with photos of females born later, and taken from the infant until the adult stage. For the seven females that were estimated already more than ten years old at the start of our study we approximated their age within a range of 2-3 years by comparisons with captive Barbary macaques of known age. Then we attributed a median age to them in our survival and reproductive analyses.

Table S2. Annual composition of Akfadou and Tigounatine groups.

At Tigounatine, the individuals of the three groups resulting from the fission of the initial group in 1989 (Ménard and Vallet, 1993) have been pooled in the subsequent years for the analyses.

Akkfadou													
	Sex	Age	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991		
Adults	Male	≥5 years	9	10	7	7	9	12	11	13	14		
	Female	≥4 years	8	10	11	13	12	14	15	15	15		
Immatures	Male	1-4 years	10	10	6	8	7	11	12	14	11		
	Female	1-3 years	5	3	6	8	9	6	3	3	4		
Infants	Male	<1 year	3	2	2	3	9	4	4	4	2		
	Female		3	6	4	6	3	2	0	4	1		
	Undetermined ^a				1			1		1			
Total			38	41	37	45	49	49	46	53	50		
Tigounatine													
	Sex	Age	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993
Adults	Male	≥5 years	9	9	10	16	20	26	22	31	28	26	26
	Female	≥4 years	10	14	18	20	23	23	26	30	27	26	32
Immatures	Male	1-4 years	7	10	10	11	11	12	12	14	15	17	20
	Female	1-3 years	12	12	7	11	11	15	10	14	13	19	20
Infants	Male	<1 year	3	1	6	5	4	5	7	10	5	5	12
	Female		5	1	8	6	5	7	10	8	9	9	10
	Undetermined ^a									1	2	1	1
Total			46	47	59	69	74	88	87	108	99	103	121

^a Infants who died early before their sex had been determined.

References

Fa, J. E. (1984). *The Barbary macaque : a case study in conservation*. Plenum Press, New York.

Ménard, N., & Vallet, D. (1993). Dynamics of fission in a wild Barbary macaque group (*Macaca sylvanus*). *International Journal of Primatology*, 14, 479-500. <https://doi.org/10.1007/BF02192778>

Supporting Information 3. Models.

Table S3. Format of the projection matrices used in the analyses. R_i is the reproductive rate at age i . S_i (from S_0 to S_{10}) is the survival rate at age i . $S_{11\sim}$ is the survival rate for age-classes from 11 to 15 years-old. $S_{16\sim}$ is the survival rate for age-classes from 16 to 23 years-old. For Akfadou, the last 6 reproductive entries (on the first row) and the last 6 survival entries (rows 19 to 24) were set to zero, as there were only 18 age-classes in the population.

0	0	0	0	R_4^* S_3^* SR	R_5^* S_4^* SR	R_6^* S_5^* SR	R_7^* S_6^* SR	R_8^* S_7^* SR	R_9^* S_8^* SR	R_{10}^* S_9^* SR	R_{11}^* S_{10}^* SR	R_{12}^* $S_{11\sim}^*$ SR	R_{13}^* $S_{11\sim}^*$ SR	R_{14}^* $S_{11\sim}^*$ SR	R_{15}^* $S_{11\sim}^*$ SR	R_{16}^* $S_{11\sim}^*$ SR	R_{17}^* $S_{16\sim}^*$ SR	R_{18}^* $S_{16\sim}^*$ SR	R_{19}^* $S_{16\sim}^*$ SR	R_{20}^* $S_{16\sim}^*$ SR	R_{21}^* $S_{16\sim}^*$ SR	R_{22}^* $S_{16\sim}^*$ SR	R_{23}^* $S_{16\sim}^*$ SR	
S_0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	S_1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	S_2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	S_3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	S_4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	S_5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	S_6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	S_7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	S_8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	S_9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	S_{10}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$S_{11\sim}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$S_{11\sim}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$S_{11\sim}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$S_{11\sim}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$S_{16\sim}$	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$S_{16\sim}$	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$S_{16\sim}$	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$S_{16\sim}$	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$S_{16\sim}$	0	0	0	0

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	S _{16~}	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	S _{16~}	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	S _{16~}	0

Table S4. Projection matrix for the Akfadou population.

0	0	0	0	0	0.27	0.34	0.38	0.39	0.38	0.37	0.36	0.33	0.31	0.29	0.27	0.25	0.16	0	0	0	0	0	0
0.74	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.95	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.97	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.97	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0.99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0.98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0.98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.96	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.93	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.93	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.63	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.63	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Table S5. Projection matrix for the Tigounatine population.

0	0	0	0	0	0.25	0.33	0.38	0.40	0.41	0.41	0.42	0.40	0.39	0.38	0.37	0.36	0.22	0.21	0.20	0.19	0.18	0.18	0.17
0.82	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.96	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.97	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0.99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0.99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0.99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.96	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.93	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.93	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.57	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.57	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.57	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.57	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.57	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.57	0

Table S6. Estimated regression coefficients (with their 95% confidence intervals) of the non-linear regression models performed to estimate female age-specific reproduction rates (*i.e.* the number of infants produced alive per year by a female of age i) in Akfadou and Tigounatine. Confidence intervals overlap at all point estimates.

Stage	Age	Akkfadou			Tigounatine		
		Estimate	2.5% CI	97.5% CI	Estimate	2.5% CI	97.5% CI
Infants	0	0	0	0	0	0	0
Immatures	1	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0
Adults	4	0	0	0	0	0	0
	5	0.59	0.48	0.70	0.46	0.41	0.51
	6	0.74	0.63	0.86	0.60	0.54	0.66
	7	0.81	0.70	0.92	0.69	0.63	0.74
	8	0.84	0.74	0.94	0.74	0.68	0.79
	9	0.83	0.74	0.93	0.76	0.71	0.82
	10	0.81	0.71	0.91	0.78	0.73	0.83
	11	0.78	0.67	0.89	0.78	0.73	0.84
	12	0.75	0.62	0.87	0.78	0.72	0.83
	13	0.71	0.57	0.84	0.77	0.70	0.83
	14	0.66	0.51	0.81	0.75	0.68	0.82
	15	0.62	0.46	0.78	0.73	0.65	0.81
	16	0.58	0.41	0.75	0.71	0.62	0.80
	17	0.54	0.36	0.71	0.69	0.59	0.78
	18	NA	NA	NA	0.66	0.56	0.77
	19	NA	NA	NA	0.64	0.53	0.75
	20	NA	NA	NA	0.61	0.50	0.73
21	NA	NA	NA	0.59	0.46	0.71	
22	NA	NA	NA	0.56	0.43	0.69	
23	NA	NA	NA	0.54	0.41	0.66	

Table S7. Model selection results for parametric AFT distributions testing the effects of season on infant survival in each habitat. The most parsimonious models are the one with lowest AICc (in bold).

Habitat	Distribution	Parameters	AICc	ΔAICc	Weight
Akfadou	Log-normal	4	171.19	0	0.78
	Log-logistic	4	174.8	3.6	0.13
	Weibull	4	175.99	4.8	0.07
	Gaussian	4	178.51	7.32	0.02
	Logistic	4	182.66	11.46	0
	Exponential	3	186.45	15.25	0
Tigounatine	Log-normal	4	224.59	0	0.49
	Log-logistic	4	225.77	1.18	0.27
	Weibull	4	226.29	1.7	0.21
	Gaussian	4	231.5	6.91	0.02
	Logistic	4	233.94	9.36	0
	Exponential	3	242.66	18.07	0

Table S8. Estimated regression coefficients (with their 95% confidence intervals) of the non-linear regression models performed to estimate female age-specific reproduction rates in years of normal and bad food production in Akfadou (from 1983 to 1989). Confidence intervals overlap at all point estimates.

Stage	Age	Normal years			Bad years		
		Estimate	2.5% CI	97.5% CI	Estimate	2.5% CI	97.5% CI
Infants	0	0	0	0	0	0	0
Immatures	1	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0
Adults	4	0	0	0	0	0	0
	5	0.57	0.40	0.74	0.74	0.58	0.91
	6	0.72	0.54	0.90	0.93	0.76	1.00
	7	0.78	0.62	0.95	1.00	0.85	1.00
	8	0.80	0.65	0.95	1.00	0.89	1.00
	9	0.80	0.66	0.94	1.00	0.89	1.00
	10	0.78	0.63	0.92	1.00	0.87	1.00
	11	0.75	0.59	0.91	0.96	0.82	1.00
	12	0.71	0.53	0.89	0.91	0.75	1.00
	13	0.67	0.47	0.88	0.86	0.69	1.00
	14	0.63	0.41	0.86	0.81	0.62	1.00
	15	0.59	0.35	0.83	0.75	0.55	0.95
	16	0.55	0.29	0.80	0.70	0.48	0.91
	17	0.51	0.24	0.77	NA	NA	NA

Table S9. Estimated regression coefficients (with their 95% confidence intervals) of the non-linear regression models performed to estimate female age-specific reproduction rates in years of normal and bad food production in Tigounatine (from 1983 to 1989). Rows in bold indicate age points when confidence intervals do not overlap between categories.

Stage	Age	Normal years			Bad years		
		Estimate	2.5% CI	97.5% CI	Estimate	2.5% CI	97.5% CI
Infants	0	0	0	0	0	0	0
Immatures	1	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0
Adults	4	0	0	0	0	0	0
	5	0.48	0.40	0.56	0.33	0.18	0.47
	6	0.64	0.54	0.73	0.42	0.26	0.58
	7	0.73	0.63	0.82	0.47	0.31	0.63
	8	0.79	0.69	0.88	0.50	0.35	0.65
	9	0.82	0.73	0.91	0.51	0.37	0.66
	10	0.84	0.75	0.93	0.51	0.37	0.66
	11	0.85	0.76	0.94	0.51	0.35	0.67
	12	0.85	0.75	0.95	0.50	0.32	0.67
	13	0.84	0.73	0.95	0.48	0.29	0.68
	14	0.83	0.70	0.95	0.47	0.25	0.68
	15	0.81	0.67	0.95	0.45	0.21	0.68
	16	0.79	0.64	0.94	0.43	0.18	0.68
	17	0.77	0.61	0.93	0.41	0.14	0.68
	18	0.75	0.57	0.92	0.39	0.10	0.67
	19	0.72	0.53	0.91	0.37	0.07	0.67
	20	0.70	0.50	0.89	NA	NA	NA

Chapitre 4

Analyse de viabilité de population pour informer des décisions de réintroduction du magot



Résumé du chapitre 4 : Analyse de viabilité de population pour informer des décisions de réintroduction du magot

Contexte

Une réintroduction consiste à libérer intentionnellement des organismes dans un endroit situé à l'intérieur de leur aire de répartition historique, d'où l'espèce a disparu (Beck et al., 2007 ; Griffith et al., 1989). Les réintroductions peuvent être un dernier recours pour éviter l'extinction d'espèces menacées ayant de petites populations fragmentées, avec l'objectif d'établir une population viable et autonome (Baker, 2002 ; Griffith et al., 1989). Historiquement, les réintroductions ont eu un succès limité (Griffith et al., 1989). Pour en augmenter les chances de succès, une gestion adéquate de l'habitat de réintroduction est essentielle. Il est aussi important de préparer l'acclimatation des individus avant, et de les suivre après le relâcher (Griffith et al., 1989), particulièrement lorsque les individus proviennent de populations captives car ils peuvent avoir plus de difficultés à s'adapter à leur nouvel habitat que des individus sauvages (Converse et al., 2013). Dans le cas d'espèces sociales, pour que les groupes soient viables et autonomes, ils doivent être cohésifs (Le Hellaye et al., 2010). Cela peut être critique lorsque les groupes réintroduits sont composés d'individus ayant vécu isolés de leurs congénères. La réhabilitation à la vie sociale, l'acclimatation des individus aux nouveaux membres de leur groupe et le développement de liens sociaux inter-individuels forts avant le relâcher sont donc essentiels. Pour maximiser les chances de succès, il est aussi important d'utiliser des outils prédictifs comme des modèles de viabilité de populations incorporant des paramètres démographiques fiables et prenant en compte les facteurs pouvant potentiellement limiter le succès démographique (Armstrong & Reynolds, 2012 ; Taylor et al., 2017). Chez des populations réintroduites, on observe souvent des réductions de la survie et de la fertilité pendant les premiers mois ou années après le relâcher (Sarrazin & Legendre, 2000). Ce phénomène, appelé « coût de réintroduction », est lié à plusieurs facteurs comme le manque de connaissances de l'environnement, le manque de compétences dû à la captivité, ou l'absence d'adaptations génétiques locales (Sarrazin & Legendre, 2000 ; Tutin et al., 2001). Ces coûts de réintroduction sont des facteurs très importants à prendre en compte dans les modèles de viabilité.

Depuis 2012, une augmentation des efforts pour combattre le commerce illégal de magots au Maroc a abouti à la confiscation de nombreux individus détenus illégalement. Ce stock d'individus fournit des candidats pour un programme de réintroduction dans une région du Maroc d'où l'espèce a disparu au siècle dernier.

Objectifs

Dans ce chapitre, nous réalisons une analyse de viabilité pour estimer les risques d'extinction de la population de magots à réintroduire. Notre modèle est basé sur les paramètres démographiques (taux de survie et de reproduction) estimés dans le chapitre 3 (Neves et al., 2023a), ainsi que sur les effectifs des individus considérés comme les meilleurs candidats à réintroduire. Nous cherchons à déterminer, parmi deux stratégies potentielles de relâcher, laquelle a les meilleures chances de succès. La première stratégie (S-1G) consiste à relâcher un seul groupe social comprenant tous les candidats

disponibles. La deuxième stratégie (S-2G) consiste à relâcher les candidats en deux groupes sociaux distincts. Etant donné les contraintes liées à l'âge et au sexe des meilleurs candidats, la composition en âges et en sexes des groupes à relâcher diffère potentiellement de celles communément observées en milieu naturel. Nous comparons donc, pour chacune des deux stratégies, les risques d'extinction des groupes à relâcher à ceux de groupes ayant des compositions sauvages standard. Le modèle incorpore des coûts de réintroduction potentiels estimés à partir de la littérature, ainsi que de la stochasticité démographique et environnementale.

Méthodes

Site de réintroduction et individus à réintroduire

Le parc national de Tazekka, situé au nord-est du Maroc, a été choisi comme site de réintroduction. Ce parc fait partie de l'aire de distribution historique des magots, d'où ils ont disparu en 1930 probablement à cause d'une dégradation importante des habitats forestiers. Depuis la création du parc national en 1950, d'importants efforts de restauration de l'écosystème naturel ont été entrepris. En 2019, une évaluation de l'habitat a permis de conclure qu'il fournit les ressources suffisantes pour l'établissement d'une population de 1500 à 3000 individus de magots.

Les individus à réintroduire proviennent de différentes sources marocaines où ils ont été braconnés lorsqu'ils étaient enfants ou juvéniles, puis détenus illégalement avant d'être confisqués et placés dans des zoos. En 2022, ils ont été placés dans des enclos dans le parc de Tazekka, où ils ont commencé le processus d'acclimatation. Ils sont actuellement divisés en deux groupes, dont les compositions sont celles considérées dans le modèle sous la stratégie S-2G. Le groupe R-A, composé de 12 individus, comporte trois femelles de 5 à 10 ans et neuf mâles de 3 à 10 ans (proportion de femelles, P_f : 0,25). Le groupe R-B, composé de 13 individus, comporte six femelles et sept mâles de 3 à 11 ans (P_f : 0,46). Le groupe R, considéré dans le modèle pour la stratégie S-1G est composé de ces 25 individus (P_f : 0,36). La composition « sauvage » des groupes considérés dans le modèle a été déterminée sur la base de dénombrements faits sur 13 groupes en milieu naturel. Les deux groupes de la stratégie S-2G sont W-A (12 individus dont six femelles de 2 à 12 ans et six mâles de 0 à 11 ans, P_f : 0,50) et W-B (13 individus dont sept femelles de 0 à 12 ans et six mâles de 0 à 11 ans, P_f : 0,54). Le groupe « sauvage » de la stratégie S-1G (groupe W) est composé de 25 individus dont 14 femelles de 0 à 18 ans et 11 mâles de 0 à 16 ans (P_f : 0,56).

Modèle

Deux catégories d'individus ont été considérées dans le modèle : les individus relâchés, et les individus nés-sauvages (nés des femelles relâchées et des nées-sauvages ultérieures, Figure 1). Les coûts de réintroduction, appliqués uniquement aux individus relâchés, sont exprimés par les coefficients q (coûts sur la reproduction) et p (coûts sur la survie). La première année après le relâcher, la reproduction et la survie sont affectés par qs et ps , respectivement, qui représentent des coûts à court terme. Les années suivantes, et jusqu'à la fin de la vie des individus relâchés, ils sont affectés par ql et pl , qui représentent des coûts à long terme, plus faibles que ceux à court terme. Nous avons estimé ces coûts à partir de quatre publications rapportant le succès de réintroductions de primates dans

des conditions similaires aux nôtres (Britt et al., 2004 ; Goossens et al., 2005 ; King et al., 2012 ; Wimberger et al., 2010). Sur la base de ces estimations, nous avons testé neuf combinaisons de coûts différents dans nos analyses.

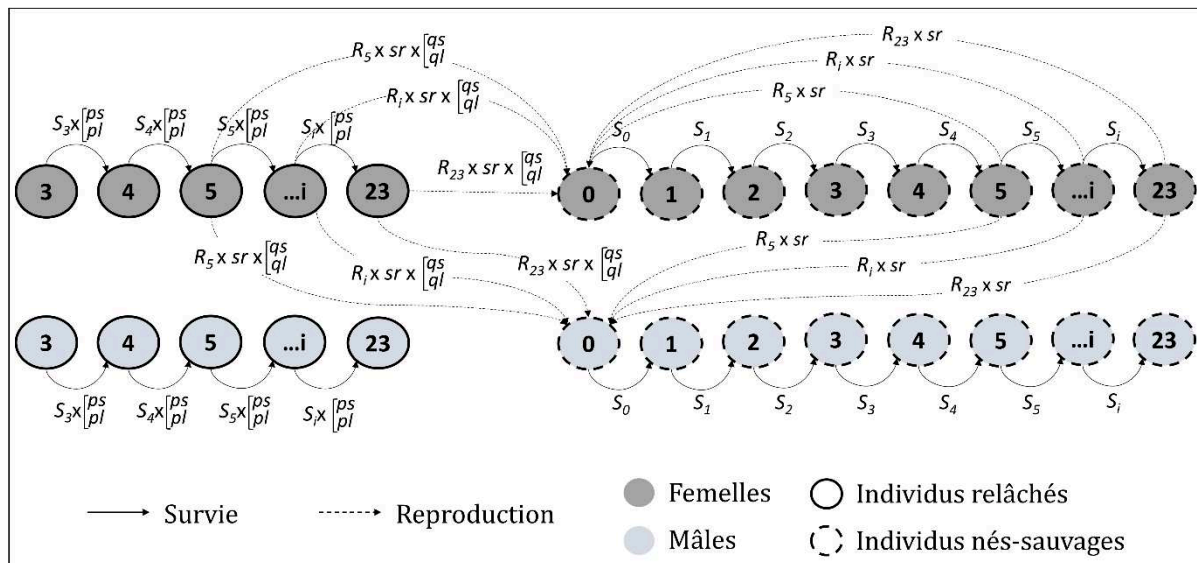


Figure 1. Cycle de vie de la population réintroduite. S_i : taux de survie de l'âge i à l'âge $i+1$. R_i : taux de reproduction des femelles d'âge i . ps et qs : coûts de réintroduction à court terme sur la survie et la reproduction, respectivement. pl et ql : coûts de réintroduction à long terme sur la survie et la reproduction, respectivement. sr : sex-ratio à la naissance.

L'analyse consiste en un modèle matriciel comportant 24 classes d'âge (0 à 23 ans), avec comptage post-reproduction et pas de temps d'un an. Nous avons intégré de la stochasticité démographique et environnementale dans le modèle. Les mâles sont le sexe dispersant chez les magots. Si deux groupes sont présents dans la population, nous considérons que les mâles ne peuvent disperser que dans l'autre groupe et qu'ils restent donc dans la population globale. Si un seul groupe est présent, nous considérons que les mâles dispersants disparaissent de la population. Les taux de survie des mâles en âge de disperser (4 à 15 ans) sont donc plus faibles en présence d'un seul groupe qu'en présence de deux groupes.

Pour chaque stratégie de relâcher, avec chaque combinaison de coûts de réintroduction et chaque composition de groupe (« relâcher » ou « sauvage »), nous avons fait 1000 simulations d'évolution de la population sur 50 ans. Nous avons estimé les probabilités d'extinction de population chaque année comme étant le pourcentage de trajectoires éteintes cette année-là. Pour la stratégie S-2G, nous avons calculé les probabilités d'extinction de chaque groupe, ainsi que de la population entière. Nous avons défini un groupe comme éteint lorsque (i) il ne comportait plus de femelles ; (ii) il ne comportait plus de mâles ; (iii) il ne comportait plus d'adultes. Nous avons calculé le pourcentage de trajectoires éteintes à cause de chacune de ces trois causes.

Résultats

Quelle que soit la stratégie de relâcher et la composition de groupe, les risques d'extinction ont diminué lorsque les coûts de réintroduction diminuaient (Figure 2). Les risques d'extinction étaient globalement plus forts sous S-1G que S-2G (Figure 2). Les plus forts risques d'extinction après 50 ans sous S-1G (43.9% - 46.8%) ou S-2G (28% - 31.1%) étaient associés aux coûts de réintroduction maximums sur tous les paramètres. Les risques les plus faibles (0%) étaient associés à des coûts minimums sur la survie, et à des coûts minimums à maximums sur la reproduction. Sous S-2G, dans le cas de compositions de groupes « relâcher », les risques d'extinction étaient plus forts pour le groupe R-A (max : 63.6%) que pour le groupe R-B (max : 33%). Dans le cas de compositions « sauvage », les risques d'extinction du groupe W-A étaient globalement plus faibles que ceux de R-A (jusqu'à 19% plus faibles) alors que ceux de W-B étaient globalement plus forts que ceux de R-B (jusqu'à 9% plus forts).

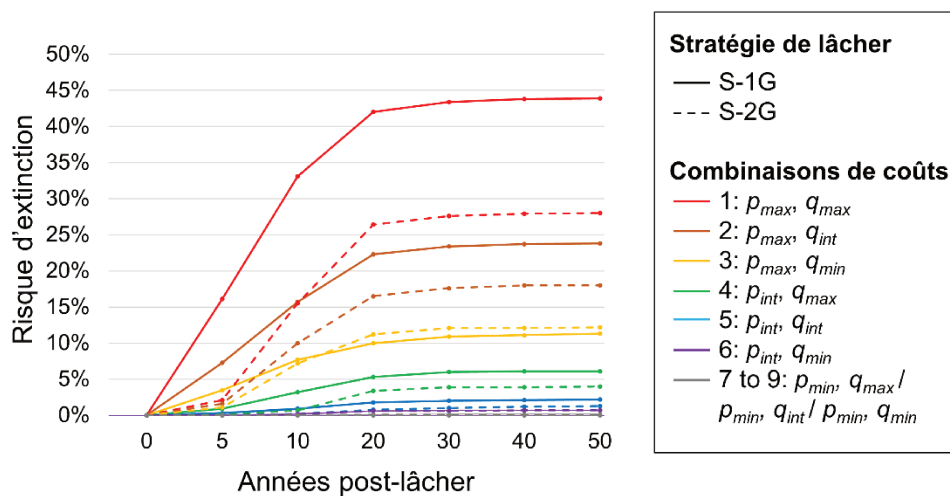


Figure 2. Risques d'extinction sur 50 ans de la population réintroduite avec composition de groupe « relâcher » sous deux stratégies de relâcher et neuf combinaisons de coûts de réintroduction. *max* : coûts maximum ; *min* : coûts minimum ; *int* : coûts intermédiaires.

Sous S-1G, quelle que soit la composition de groupe, la principale cause d'extinction était la disparition de tous les mâles de la population (dans 42% à 82% des cas en fonction des coûts de réintroduction). La deuxième cause d'extinction était la disparition de tous les adultes (9% à 47%). Sous S-2G, pour les groupes de composition « relâcher », la principale cause d'extinction de R-A était la disparition de toutes les femelles (53% à 90%). Pour R-B, c'était la disparition des mâles (36% à 51%), puis des femelles (23% à 46%). Pour les deux groupes de composition « sauvage » W-A et W-B, les extinctions étaient dues en proportions similaires à la disparition des femelles et des mâles (20% à 80%).

Discussion

Notre analyse de viabilité fournit des résultats encourageants pour le succès de la réintroduction de magots dans le parc national de Tazekka. Que l'on relâche un ou deux groupes, les risques d'extinction de la population sont inférieurs à 5% lorsque les coûts de réintroduction sur la survie sont faibles à modérés, quels que soient les coûts sur la reproduction. Ce risque de 5% est communément considéré comme le seuil maximum acceptable (Halsey et al., 2015 ; Kramer-Schadt et al., 2005 ; Leaper et al., 1999). L'effet

critique que la survie a sur le risque d'extinction, comparé à la reproduction, était attendu étant donné que, chez les magots, la survie impacte plus fortement la croissance de population que la reproduction (Neves et al., 2023a). Minimiser les coûts de réintroduction sur la survie est donc crucial pour le succès de la réintroduction. Pour cela, l'acclimatation adéquate des individus avant le relâcher est essentielle, ainsi que le suivi des individus post-relâcher, en prodiguant des soins vétérinaires si nécessaire. En particulier, il faudra s'assurer pendant la phase d'acclimatation que les groupes sont cohésifs et stables avant le relâcher. En effet, les forts coûts de réintroduction sur la survie estimés à partir de notre revue de la littérature étaient dus essentiellement à la forte mortalité liée au manque de cohésion des groupes (Goossens et al., 2005 ; Wimberger et al., 2010).

Dans une autre étude, la mortalité de lémuriens était essentiellement due à de la prédation par des fossas, face auxquels les lémuriens réintroduits ne possédaient pas les stratégies anti-prédation appropriées (Britt et al., 2004). Il n'y a pas de prédateurs naturels de magots dans la zone de réintroduction (Bautista et al., 2019 ; Fa, 1986 ; Mehlman, 1989), mais des attaques par des chiens sont possibles (Neves et al., 2023b). Cependant, les chiens, contrairement aux fossas, ne sont pas capables de grimper aux arbres. Cela, couplé à la grande disponibilité de zones de refuges à Tazekka, devrait offrir une certaine protection aux magots réintroduits. Des cultures étant présentes en périphérie du parc de Tazekka, des conflits avec les humains pourraient aussi émerger et nuire à la démographie de la population si les magots venaient à exploiter ces zones. Le parc de Tazekka offrant des ressources naturelles appropriées pour supporter une importante population de magots, les ressources cultivées ne devraient pas représenter une ressource essentielle pour les magots réintroduits, qui pourraient donc éviter ces zones risquées. Pour favoriser l'évitement des zones anthropiques, il est important de s'appliquer, pendant la phase d'acclimatation, à déshabituer les magots aux contacts avec les humains (Guy et al., 2012 ; Guy & Curnoe, 2013). Les coûts de réintroduction sur la reproduction sont plus difficiles à contrôler que ceux sur la survie. Cependant, la naissance et la survie jusqu'à présent de quatre enfants pendant la phase d'acclimatation à Tazekka nous rendent très optimistes quant à la capacité des femelles réintroduites à produire et élever des enfants post-relâcher.

Dans nos analyses, les risques d'extinction étaient globalement plus faibles lors du relâcher de deux groupes plutôt qu'un seul, malgré la taille deux fois supérieure du groupe seul par rapport aux deux autres groupes. Cela peut s'expliquer par le fait que lorsqu'un seul groupe est présent, son extinction se traduit par l'extinction immédiate de la population. En revanche, lorsque deux groupes sont présents, la population peut persister malgré la disparition de l'un des groupes. La probabilité d'extinction du grand groupe R (P_f : 0.36), plus faible que celle du petit groupe R-A (P_f : 0.25), mais plus forte que celle du petit groupe R-B (P_f : 0.46) démontre l'impact important qu'un sexe-ratio déséquilibré peut avoir sur les risques d'extinction.

Nous recommandons le relâcher de deux groupes sociaux distincts, ce qui, en plus des bénéfices directement liés à la démographie, offre aussi des avantages logistiques (Deredec & Curchamp, 2007) et promeut la cohésion sociale du fait du nombre réduit d'individus inconnus les uns des autres dans chaque groupe.

Population viability analysis to inform reintroduction decisions for a group-living mammal

Elisa Neves¹, Sarah Le Berre¹, Sidi Imad Cherkaoui^{2,3}, Jasper Iepema², Zouhair Amhaouch⁴, Nelly Ménard¹, Pascaline Le Gouar¹

¹ UMR 6553, ECOBIO: Ecosystems, Biodiversity, Evolution, CNRS/University of Rennes 1, Biological Station of Paimpont, Paimpont, France.

² AAP Morocco, Animal Advocacy and Protection, Kemphaanpad 1, Almere, the Netherlands.

³ Ecole supérieure de Technologie de Kénitra, University of Ibn Tofail, B.P 242, Kénitra, Morocco.

⁴ Département des Eaux et Forêts, Rabat-Agdal, Morocco.

ABSTRACT

Reintroductions are a useful tool for the conservation of endangered species, and their success often depends on careful planning and informed decisions based on demographic analyses. The endangered Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) is the only extant non-human primate in North Africa, whose numbers have severely declined in the past decades, and whose populations are strongly fragmented. To reinforce global population size and connectivity, a soft-release reintroduction of wild-born captive Barbary macaques has been initiated in Morocco. We developed a demographic model to predict the risks of extinction for the reintroduced population. The model, based on age-specific vital rates estimated from 11 years of demographic data on a wild population, incorporates possible reductions in survival and reproduction due to potential release costs. It also incorporates demographic and environmental stochasticity. Based on the available individuals considered as best candidates for reintroduction, we compare the extinction risks for the population under two release strategies. One strategy involves the release of all individuals as one large social group, while the other involves the formation and release of two separate smaller groups. Because the composition of release groups is determined based on a number of logistical constraints, the age-sex structure of the release groups differs from those commonly occurring in the wild. We investigate the

effects of such differences by estimating, under each strategy, the extinction risks for a population with an initial composition based on available candidates, and for a population with a “standard” wild composition. Our results show that the best strategy for Barbary macaques is to release two separate social groups, for which extinction risks remain low as long as survival suffers minimal release costs. Extinction risks barely differ between release and wild group compositions. Careful pre-release acclimatization and post-release care are essential to minimize the mortality of released individuals.

Keywords: *Macaca sylvanus*; soft-release; population viability analysis; demography; extinction risk.

1 | INTRODUCTION

Reintroductions have been a major tool in conservation programs for several decades, carried out with the goal of counteracting the population declines of threatened species (Fischer & Lindenmayer, 2000; Griffith et al., 1989). A reintroduction is the intentional release of organisms in a location within their historical range, from which the species had been extracted (Beck et al., 2007; Griffith et al., 1989). Reintroductions can be a last resort to avoid extinction for threatened species with small, fragmented populations (Griffith et al., 1989), with the ultimate goal of establishing a viable, self-sustaining population (Baker, 2002). Reintroductions can be vital for species conservation, but they are often financially costly (Converse et al., 2013) and have historically encountered limited success (Armstrong & Seddon, 2008; Griffith et al., 1989). Success is generally higher when the number of reintroduced individuals is large, with high genetic diversity (Armstrong & Seddon, 2008; Griffith et al., 1989). Moreover, a reintroduction is more likely to succeed when the reintroduction area provides sufficient refuges, low competition, and limited environmental variations (Griffith et al., 1989). Proper habitat management and adequate preparation for released individuals' acclimatization are also critical, along with follow-up care after release (Griffith et al., 1989), especially when released individuals come from captive populations, as they may struggle more to adapt to their new habitats than wild individuals (Converse et al., 2013). In social species, such as many primates, reintroduction programs may be highly challenging because for groups to be viable and self-sustaining, they must be highly cohesive (Le Hellaye et al., 2010). This can be critical when the reintroduced stock is composed of individuals who grew isolated

from conspecifics. The proper rehabilitation to social living, acclimatization of individuals to their new group members, and the development of strong inter-individual social bonds before release is crucial. To maximize success chances, it is essential to acquire as much information as possible about the factors influencing success and to utilize predictive tools like population viability models incorporating reliable demographic parameters (Armstrong & Reynolds, 2012; Taylor et al., 2017).

Population viability models depend greatly on the quality of the input data, and obtaining precise estimates of demographic parameters is particularly challenging for long-lived species (King et al., 2012; Lawler, 2011). In primates, whose life histories are particularly slow compared to other mammals of the same size (Zimmermann & Radespiel, 2007), the use of population viability models for reintroductions is rare (King et al., 2012). Moreover, such models should integrate “release costs”. Indeed, in reintroduced populations, a decrease in survival and fertility is often observed in the months or years following release (Sarrazin & Legendre, 2000). This phenomenon, known as “release cost”, is tied to several factors, making it hard to predict: direct stress related to transport (anesthesia, human contact, disorientation; Tutin et al., 2001), lack of environmental knowledge (food and shelter location and abundance; Sarrazin & Legendre, 2000), missing skills due to captivity (food and shelter search, predator avoidance), or the absence of local genetic adaptations (Tutin et al., 2001). Those release costs are a major factor to consider, as newly released populations usually have small numbers, making the survival and reproduction of each individual crucial for reintroduction success (Griffith et al., 1989). To minimize those release costs, reintroduction programs typically implement an on-site acclimatization phase before release, consisting of a progressive release in several steps, including pre-release animal care and rehabilitation, and post-release care and food supplementation (King et al., 2012; Tutin et al., 2001). Modelling population viability prior to reintroduction, integrating release costs, allows to predict population losses and to identify which group compositions and sizes might be optimal for reintroduction success (Sarrazin & Legendre, 2000).

The Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) is the only macaque species out of Asia, and the only non-human primate in North Africa. Barbary macaques live in large multi-male, multi-female groups, generally comprising as many males as females, and as many immatures as adults (Ménard & Vallet, 1996). They are polygynandrous and have a highly

seasonal reproduction, with a mating period in November-December, followed by a birth period in May-June, after a 5.5-month gestation period (Kuester & Paul, 1984; Ménard et al., 2001; Ménard & Vallet, 1993a). Females are philopatric, while males can disperse from their natal group at as early as 3 years-old and may disperse to a new group several times in their lifetime (Ménard & Vallet, 1993a). Barbary macaques are forest dwelling, inhabiting mainly temperate, mountainous areas in Morocco and Algeria (Ménard & Vallet, 1996; Taub, 1977). The cedar-oak forests of the Middle-Atlas Mountains in Morocco host about 75% of Barbary macaque wild populations. However, Barbary macaque numbers in this region have decreased from 15,000 to 5,000 individuals in 30 years (Ménard et al., 2014a). Since 2008, the species is classified as endangered on the IUCN Red List (Wallis et al., 2020). Its decline is attributed mainly to forest degradation due to overgrazing and inadequate forest management (Camperio-Ciani et al., 2005; Mehlman, 1989; Ménard et al., 2014a), and the illegal trade of exotic animals (Ménard et al., 2014b; van Lavieren, 2008; van Lavieren & Wich, 2010). Climate change is expected to substantially reduce cedar forests in Morocco and Algeria in the future, which constitutes an additional threat to Barbary macaque natural habitats (Abel-Schaad et al., 2018; Arar et al., 2018; Cheddadi et al., 2009). In 2022, a serious drought event allowed numerous forest fires to spread in Morocco, killing entire groups of macaques and severely reducing populations in the concerned areas (Waters & el Harrad, 2023). Such events are expected to occur more severely and frequently in the next decades (Pausas & Keeley, 2021), threatening the strongly fragmented current natural populations which have reduced gene flow and significant genetic differentiation (Le Gouar et al., 2021).

In 2012, a National Action Plan for the Conservation of Barbary Macaques was initiated in Morocco. One of the measures included in this Action Plan was increasing law enforcement efforts to fight the illegal trade of Barbary macaques. The success of these efforts has resulted in a steep rise in confiscated individuals from the Moroccan trade markets in recent years (Wallis et al., 2020). As this growing stock of rescued individuals provides candidates for release, a reintroduction program was proposed by Moroccan authorities, in collaboration with the European NGO “Animal Advocacy and Protection” and the University of Rennes. Tazekka National Park was chosen as a suitable reintroduction area, as it represents a high-quality habitat within Barbary macaque historical range.

In this study, we conduct a population viability analysis to estimate the risk of extinction of the Barbary macaque population to be reintroduced in Tazekka NP. Our analyses are based on demographic parameters (survival and reproductive rates) derived from 11 years of data on a wild population in Algeria (Neves et al., 2023a), and the number and age-sex classes of the available captive individuals considered as best candidates for reintroduction. Our analyses aim specifically to determine which of two potential release strategies has the best chance of success. The first strategy is to release one social group comprising all available candidates. The second strategy is to release sequentially two smaller social groups. As the composition of released groups potentially differs from that commonly observed in wild groups due to constraints in the available age-sex categories of the best candidates, we compare, for each of the two strategies, the extinction risks of released groups to those of groups with standard wild compositions. Our model incorporates potential release costs estimated from the literature, and demographic and environmental stochasticity.

2 | METHODS

2.1 | Release site

Tazekka NP is located in North-eastern Morocco and stretches over 140 km², most of which are covered with cedar-oak forest (*Cedrus atlantica*, *Quercus rotundifolia*, *Q. suber*, *Q. faginea*). The park was part of Barbary macaque historical range, until they disappeared from the area in 1930, likely because of the advanced degradation state of the forest. Since its creation in 1950, the management plan of the park focuses on restoring the natural ecosystem, which includes reestablishing native plant and animal species. In 2019, NM and PLG conducted an assessment of the habitat in a 530 km² area, including the entire park and surrounding forests (*Unpub. data*). The assessment included analyses of refuge quality and quantity, barriers to dispersion, diversity and quantity of food resources, intensity of human pressure, and identification of favorable acclimatization and release sites. The analyses yielded very positive results with a diversity of species used as food resources and refuge sites greater than in most habitats currently inhabited by Barbary macaques, and a sufficient quantity of food and water resources in all seasons. Sixty-five percent of the studied area included no major constraint to dispersion, but 63% (mainly outside of the park boundaries) were under grazing pressure by domestic livestock.

Several favorable sites were identified for the acclimatization and release of individuals. Overall, 124.8 km² were considered favorable to the establishment of a Barbary macaque population, providing sufficient resources for about 1500 to 3000 individuals based on densities in other favorable cedar-oak (Ménard et al., 2014b) or pure mature oak (Fa, 1984) forests, *i.e.* 38 to 75 groups, owing to a modal size of 40 individuals in wild groups (Ménard, 2002).

2.2 | Released individuals

Released individuals come from different Moroccan locations where they were poached as infants or juveniles and then illegally detained until they were confiscated in the past 5 years and placed in either one of two Moroccan zoos: Rabat zoo and Dream village. A first assessment of all confiscated individuals was done in 2021 in the zoos, including health and behavioral checks. Individuals which were considered fit for release were moved to the pre-release facilities in Tazekka NP in 2022. They started the acclimatization process in parties of 2 to 4 individuals in small enclosures. In 2023, they were moved to larger enclosures (0.13 and 0.27 ha) containing natural vegetation in two groups of 12 and 13 individuals (group A and B, respectively, Table 1). The acclimatization process in those enclosures is still ongoing and includes the forming of strong intra-group social bonds, the habituation to natural food resources, and the loss of habituation to human contact.

The release groups were constituted based on a number of constraints resulting in group compositions which differ from those of standard wild groups. First, because it gets more and more difficult for captive individuals to acclimatize to wild conditions as they get older, released groups do not include any individual aged > 11 years-old. Second, individuals which established social bonds during their stay in zoos were placed together. Third, known patterns of interactions between unfamiliar individuals were taken into account. Because interactions between unfamiliar fully-grown males (≥ 10 years-old) are known to be highly aggressive and to potentially harm their lives and group cohesion, each group comprises only one fully-grown male. These types of constraints are common in reintroductions of group-living captive individuals, where released groups are typically smaller than wild groups, with different age-sex structures (Converse & Armstrong, 2016). In the present case, they resulted in unbalanced age-structures with all individuals being younger than 12 years-old, and in male-biased sex-ratios when considering the

release of only one large social group (hereafter referred to as strategy S-1G) comprising all available candidates (group R, Table 1), and in one of the two groups (group R-A, Table 1) when considering the release of two smaller social groups (hereafter referred to as strategy S-2G). The second group considered under S-2G (group R-B) has a balanced sex-ratio (Table 1). To investigate the potential effects of differences in group composition between our release groups and wild groups, we determined, based on censuses made on 13 wild groups in Morocco, the standard composition of groups of similar size (*i.e.* groups W, W-A and W-B, of 25, 12 and 13 individuals, respectively, Table 1).

Table 1. Age-sex compositions of release and wild groups as included in the models.

Sex	Stage	Age (years)	Release groups			Wild groups		
			Strategy 1G	Strategy 2G		Strategy 1G	Strategy 2G	
			Group R	Group R-A	Group R-B	Group W	Group W-A	Group W-B
F	Adult	≥ 12	0	0	0	4	1	1
		10-11	3	1	2	1	0	0
		4-9	5	2	3	4	3	3
	Subadult	3	1	0	1	1	1	
	Juvenile	1-2	0	0	0	2	1	1
	Infant	< 1	0	0	0	2	0	1
M	Adult	≥ 12	0	0	0	2	0	0
		10-11	2	1	1	1	1	1
		5-9	11	7	4	3	1	1
	Subadult	3-4	3	1	2	2	2	2
	Juvenile	1-2	0	0	0	1	1	1
	Infant	< 1	0	0	0	2	1	1
Total			25	12	13	25	12	13
Global sex-ratio			0.36	0.25	0.46	0.56	0.50	0.54
Adult sex-ratio			0.38	0.27	0.50	0.60	0.67	0.67

Note: The global and adult sex-ratio is given for each group. It is calculated as N_f/N_{tot} . N_f : number of females; N_{tot} : number of females and males.

Age: estimated age in 2024 (expected year of first release).

2.3 | Population modeling

Two different categories of individuals were considered in the model: released individuals (*i.e.* the captive individuals which were released in the wild), and wild-born individuals (*i.e.* individuals born from released and subsequent wild-born individuals). Potential costs of release were expressed using release coefficients on reproduction (q) and survival (p), following Sarrazin & Legendre (2000). At each time-step, age-specific reproductive rates were multiplied by q , and survival rates by p . A q or p of 1 would not affect the vital rate, thus representing no cost, while a q or p of 0 would reduce the vital rate to 0, thus representing the highest cost. For released individuals, we considered short-term costs on reproduction and survival in the first year after release using coefficients q_s and p_s , respectively, and long-term costs during the rest of the individuals' lifespans using coefficients q_l and p_l , respectively (Sarrazin & Legendre, 2000). We considered no release costs for wild-born individuals. We estimated release costs from a literature review of studies reporting on the reintroduction success of primate species in similar conditions, *i.e.* group-living species with all or most released individuals coming from captive stocks with little or no experience in the wild, where both pre-release and post-release care were provided, including post-release veterinary care. We selected four published studies in which survival rates and female reproductive rates in the first year after release were provided or could be derived, and where causes of death were provided (Table 2). Using data on individual fate published in those papers, we estimated annual survival and female reproductive rates in the first year after release, in the following years after release, and in all years after release (Table 2). In our calculations of survival rates, we considered individuals which had disappeared from the release site or been definitively re-placed in captivity as dead, because they are no longer part of the studied populations. In our calculations of reproductive rates, we included only live infants, and the number of females of reproductive age each year. We then calculated short-term and long-term release costs on female reproduction and global survival, respectively, as their rate in the released population divided by their rate in wild populations (Table 2). Based on the minimum, maximum, and intermediate values of those estimated costs, we tested nine different combinations of costs in our models (Table 3).

Table 2. Estimated costs of release in four primate reintroductions.

Species	N	1 st year S; R	>1 st year S; R	Total S; R	Wild S; R	ps; qs	pl; ql	Causes of death	References
<i>Varecia variegata</i> <i>variegata</i> (Black and white ruffed lemur)	13	0.77; 0	0.85; 0.44	0.82; 0.35	0.91 ¹ ; 0.58 ²	0.85; 0	0.93; 0.76	62.5% predation 12.5% malnutrition 12.5% unknown 12.5% re-captured	Britt et al., 2004 ¹ Morland, 1991 ² Morland, 1990
<i>Pan troglodytes</i> <i>troglodytes</i> (Chimpanzee)	37	0.81; NA*	0.97; 0.29	NA; 0.29	0.95 ³ ; 0.16- 0.22 ⁴	0.85; NA	1; 1	35.71% fled 7.14% drowned 14.28% killed by chimpanzees 42.86% disappeared	Goossens et al., 2005 ³ Hill et al., 2001 ⁴ Thompson et al., 2007
<i>Gorilla gorilla gorilla</i> (Western lowland gorilla)	51	0.98; 0	NA; NA	0.97; 0.16	0.97; 0.18	1; 0	1; 0.89	12.5% drowned 25% health issues 25% fights 37.5% unknown	King et al., 2012
<i>Chlorocebus aethiops</i> (Vervet monkey)	59	0.31; 0.66	NA; NA	NA; NA	0.85; 0.54 ⁵	0.36; 1	NA; NA	10.26% predation 2.56% snake bite 2.56% killed by humans 5.12% injured 7.69% unknown 74.36% disappeared 2.56% re-captured	Wimberger et al., 2010 ⁵ Turner et al., 1987

* There were no females of reproductive age the first year.

Abbreviations: N: number of released individuals; S: annual survival rate; R: annual reproductive rate; 1st year: annual rates the first year after release; >1st year: mean annual rates the following years; Total: mean annual rates in all years; Wild: annual rates in wild populations; ps: short-term cost on survival; qs: short-term cost on reproduction; pl: long-term cost on survival; ql: long-term cost on reproduction.

Table 3. Nine different combinations of release costs tested in the models.

Combinations	<i>ps</i>	<i>pl</i>	<i>qs</i>	<i>ql</i>
1	0.36 [max]	0.93 [max]	0 [max]	0.76 [max]
2	0.36 [max]	0.93 [max]	0.5 [int]	0.88 [int]
3	0.36 [max]	0.93 [max]	1 [min]	1 [min]
4	0.68 [int]	0.96 [int]	0 [max]	0.76 [max]
5	0.68 [int]	0.96 [int]	0.5 [int]	0.88 [int]
6	0.68 [int]	0.96 [int]	1 [min]	1 [min]
7	1 [min]	1 [min]	0 [max]	0.76 [max]
8	1 [min]	1 [min]	0.5 [int]	0.88 [int]
9	1 [min]	1 [min]	1 [min]	1 [min]

[max] Maximum costs estimated from the literature.

[min] Minimum costs estimated from the literature.

[int] Intermediate costs estimated from the literature.

2.3.1 | Life cycle

We constructed a post-breeding census, age-classified projection model (Caswell, 2001) with a 1-year projection interval and 24 age-classes, from zero to 23 years-old (Figure 1). Vital rates used in the model were estimated from 11 years of demographic data on a wild Barbary macaque population living in Tigounatine (Djurdjura National Park) in Algeria from 1983 to 1993 (Table 4; Neves et al., 2023a) whose oldest individual died at about 23 years-old. Age-specific female survival rates were estimated in Neves et al. (2023a) using the Kaplan-Meier method (Kaplan & Meier, 1958). Because 100% of the macaques in the Tigounatine study group were individually identified and censused on each observation day, and because female Barbary macaques are strictly philopatric, all female deaths were known. Males are the dispersing sex. Their disappearances could be ascertained as deaths only if they were found dead, or as emigrations only if they were subsequently observed in other groups. Thus, only the local survival (or apparent survival, *i.e.* the probability that an individual remains within the study population) of males, rather than their true survival, could be estimated. In Barbary macaques, dispersing males always integrate another social group. Therefore, because there is currently no Barbary macaque population at the release site, we assume that males can only disperse into another released group (if several groups are present), and will remain in the global population, or disappear from the population (if only one group is present). We thus assume that when several groups are present, male survival rates are similar to female survival rates

in the global population, *i.e.* they are not affected by emigration and immigration (Table 4). When only one group is present, we consider the survival rates of males of dispersing age (4 to 15 years-old) to be similar to the local survival rates of males in the wild Tigounatine population, *i.e.* emigrant males are lost to the population (Table 4). Because Barbary macaques are polygynandrous, paternity cannot be ascertained without genetic analyses. Reproductive rates are thus only available for females (Neves et al., 2023a). Females become sexually mature at 4 years-old, but first conceptions usually occur at 5 years-old (Ménard & Vallet, 1993a). We considered in the model that females become reproductive at 5 years-old (Table 4). Only one infant per female can be produced each year.

The model's parameters were S_i , the survival rate at age i (*i.e.* the probability of surviving from age i to age $i+1$) and R_i , the female reproductive rate at age i (*i.e.* the number of infants produced alive per year by a female of age i). Released individuals of age i survive each year with a probability of S_i multiplied by ps the first year after release, and by pl the following years (Figure 1). Released females aged ≥ 5 years-old produce infant wild-born females and males (age 0) with a probability of R_i multiplied by the sex-ratio at birth (sr ; see details on its calculation below in part "Simulations") and by qs the first year after release, and ql the following years (Figure 1). Wild-born individuals of age i survive each year with a probability of S_i . Wild-born females aged ≥ 5 years-old produce infant wild-born females and males with a probability of R_i*sr (Figure 1).

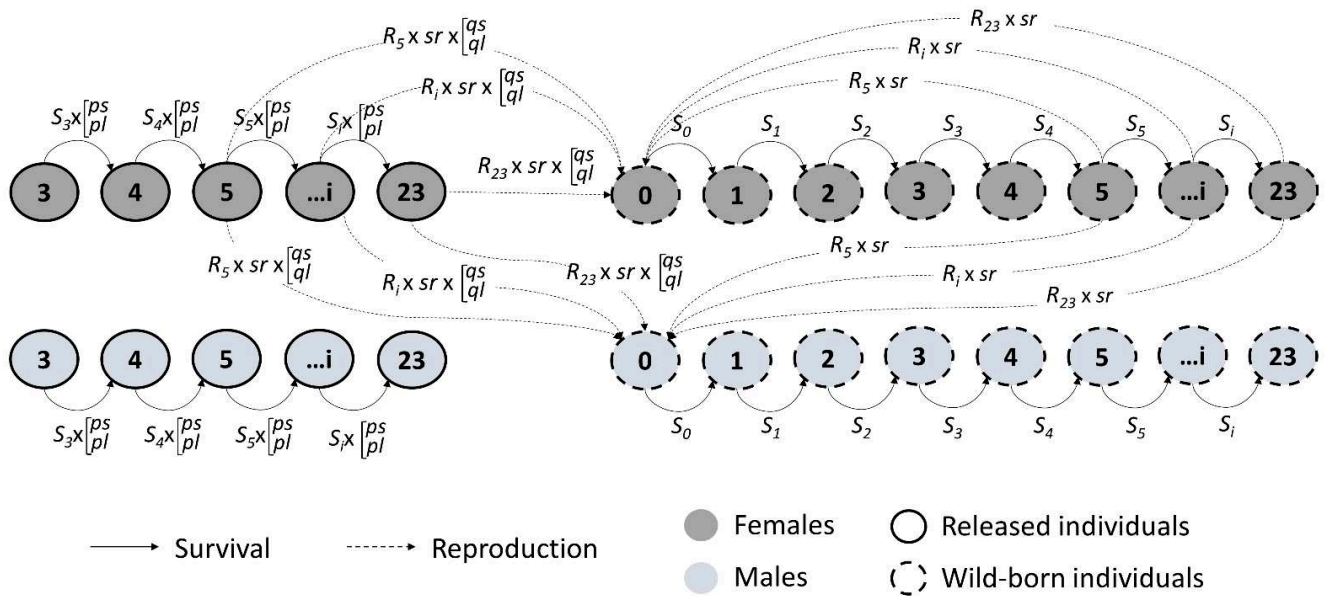


Figure 1. Age-structured life cycle graph of a reintroduced Barbary macaque population with post-breeding census as used in the model. The nodes refer to the different age-classes from ages 0 to 23. Dark nodes refer to females and light nodes to males. Solid node outlines refer to released individuals and dashed node outlines to wild-born individuals. The survival transitions are shown with solid lines, and the recruitment transitions with dashed lines. S_i : annual survival rate from age i to age $i+1$. R_i : annual female reproductive rate at age i . ps and qs : short-term release costs on survival and reproduction, respectively. pl and ql : long-term release costs on survival and reproduction, respectively. sr : sex-ratio at birth.

Table 4. Age-specific estimates of male and female survival and female reproductive rates of Barbary macaques.

Age (years)	Female survival rate	Male survival rate (two groups ¹)	Male survival rate (one group ²)	Female reproductive rate
0	0.82	0.82	0.82	0
1	0.96	0.96	0.96	0
2	0.98	0.98	0.98	0
3	0.97	0.97	0.97	0
4	0.98	0.98	0.75	0
5	0.99	0.99	0.71	0.46
6	0.99	0.99	0.67	0.60
7	0.99	0.99	0.65	0.69
8	0.99	0.99	0.63	0.74
9	0.96	0.96	0.61	0.76
10	0.98	0.98	0.55	0.78
11	0.93	0.93	0.34	0.78
12	0.93	0.93	0.34	0.78
13	0.93	0.93	0.34	0.77
14	0.93	0.93	0.34	0.75
15	0.93	0.93	0.34	0.73
16	0.57	0.57	0.57	0.71
17	0.57	0.57	0.57	0.69
18	0.57	0.57	0.57	0.66
19	0.57	0.57	0.57	0.64
20	0.57	0.57	0.57	0.61
21	0.57	0.57	0.57	0.59
22	0.57	0.57	0.57	0.56
23	0.57	0.57	0.57	0.54

¹ Male survival rates are similar to females' when two groups are present, *i.e.* males disperse within the population so that their dispersal does not affect their survival rate.

² Survival rates of males aged 4 to 15 years-old are lower when only one group is present to account for the disappearance of dispersing males.

2.3.2 | Simulations

We included both environmental and demographic stochasticity in the model. For environmental stochasticity, we calculated the standard deviations (sd) of annual reproduction and survival (σ_q and σ_p , respectively). Environmental stochasticity was represented by two coefficients, x and y , representing environmental effects on reproduction and survival, respectively. At each step (*i.e.* year), those coefficients were

drawn from a normal distribution with mean = 1 and $sd = \sigma_q$ for reproduction, and $sd = \sigma_p$ for survival. Hence, x and $y > 1$ in good years and < 1 in bad years. In the simulations, recruitment and survival transitions were multiplied at each step by x and y , respectively. We introduced demographic stochasticity on survival transitions by drawing, at step $t+1$, the number of individuals N_{t+1} from a binomial distribution of size N_t and probability S_t . The same was done for recruitment transitions by drawing the number of infants N_0 at step $t+1$ from a binomial distribution of size $N_{f_{i \geq 5}}$ (*i.e.* the number of females of reproductive age at step t) and probability R_t . To introduce stochasticity on sex-ratios at birth, the number of female infants N_{f_0} was then drawn from a binomial distribution of size N_0 and probability 0.5. The number of infant males N_{m_0} was then calculated as $N_0 - N_{f_0}$. Because the goal of the model is to estimate extinction probabilities but not realistic maximum group size, we did not include density-dependence in the simulations.

With two strategies (S-1G and S-2G) with nine combinations of release costs, each tested for release and wild group compositions, we ran a total of 36 scenarios, for each of which we ran 1000 simulations of population size trajectories over 50 years. For S-1G, we calculated extinction probabilities each year as the percentage of trajectories where the group was extinct that year. For S-2G, we calculated in the same way the extinction probabilities of each group, and we calculated the extinction probability of the entire population each year as the percentage of trajectories where both groups were extinct that year. We defined a group as being extinct based on three possible non-mutually exclusive conditions: (i) if there were only females remaining, (ii) if there were only males remaining, or (iii) if there was no adult remaining. Condition 3 thus assumes that immatures cannot survive and become reproductive without adults. Although this could possibly not be true, it seems likely considering the importance of adults in the protection and stability of the group. The model thus considers the most pessimistic scenario. For all trajectories where a group went extinct, we calculated the percentage of trajectories where they became extinct because of each condition. We performed simulations in R version 4.2.2 (R Core Team, 2020). The R script built for simulations is available in Supporting Information 1.

3 | RESULTS

3.1 | Extinction probabilities

As expected, whatever the strategy and the group composition (either release groups or standard wild groups), extinction probabilities decreased with decreasing release costs

(Figure 2, see also details in Supporting Information 2, Tables S1 and S2). The population's extinction probabilities were generally higher when releasing only one large group (S-1G) compared to two smaller groups (S-2G), especially when release costs on survival were maximal. The highest extinction probability for the population under S-1G (43.9 - 46.8%) or under S-2G (28.0 - 31.1%) was associated with maximum costs on all vital rates. The lowest (0%) was associated with minimum survival costs and minimum to intermediate (S-G1) or minimum to maximum (S-G2) reproductive costs. Under S-2G and in the case of release group compositions, maximum extinction probabilities were 63.6% for group R-A (12 individuals, sex-ratio = 0.27) and 33% for group R-B (13 individuals, sex-ratio = 0.5), and extinction probabilities were consistently higher for group R-A compared to group R-B. In the case of wild group compositions, extinction probabilities for group W-A (12 individuals, sex-ratio = 0.50) were generally lower than with release group composition (up to 19% lower). By contrast, extinction probabilities for group W-B (13 individuals, sex-ratio = 0.54) were generally higher than with release group composition (up to 9% higher).

3.2 | Causes of extinction

Under S-1G, whatever the group composition (either release group or standard wild group), the main cause of population extinction was the disappearance of all males in 42% to 82% of cases, depending on the release costs (excluding combinations of costs which had ≤ 2 extinct trajectories, Supporting Information 2, Tables S3 and S4). The second most common cause of extinction was the disappearance of all adults from the population (9% to 47% of cases). Under S-2G and in the case of release group compositions, the extinction of group R-A was mainly due to the disappearance of all females in 53% to 90% of cases (Supporting Information 2, Table S5). For group R-B, it was the disappearance of all males from the group in 36% to 51% of cases, followed by the disappearance of all females from the group in 23% to 46% of cases (excluding combinations of costs which had ≤ 2 extinct trajectories). In the case of wild group compositions, extinctions of both groups W-A and W-B were about equally due to the disappearance of females and males for most extinct trajectories (20 to 80% of cases depending on the combination of release costs, Supporting Information 2, Table S6).

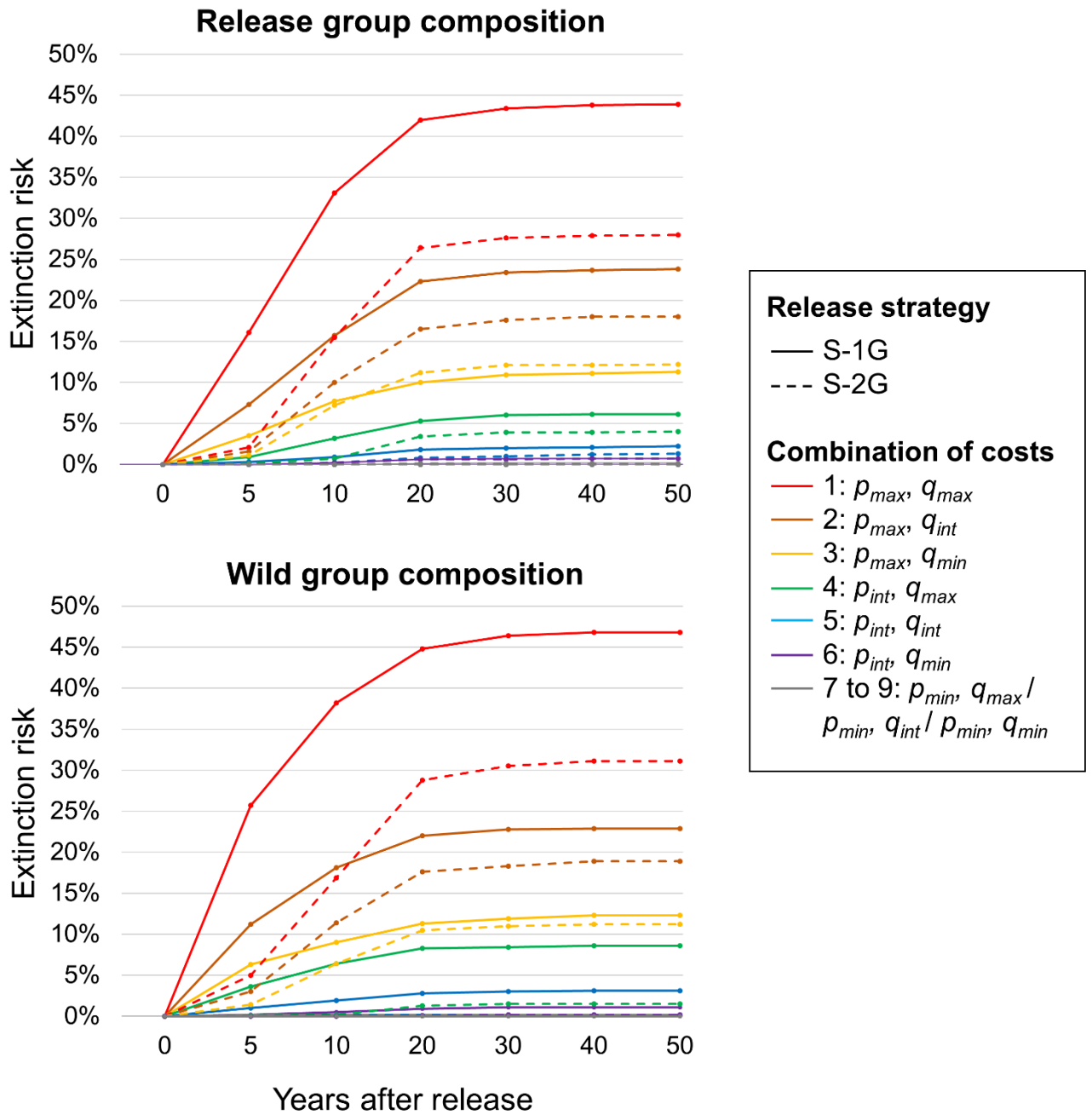


Figure 2. Extinction risks over 50 years of reintroduced populations with release and wild group compositions under strategies S-1G (release of one group) and S-2G (release of two groups) and nine combinations of minimum (*min*), maximum (*max*) and intermediate (*int*) short- and long-term release costs on survival (*p*) and reproduction (*q*).

4 | DISCUSSION

We modelled the extinction risks of a Barbary macaque population that is planned to be reintroduced in Tazekka NP (Morocco), testing a range of short-term and long-term potential costs on the survival and reproduction of released individuals. When either one group or two groups were released, we found that the extinction probabilities of the population remained below the threshold of 5% when release costs on survival were low to moderate, whatever the release costs on reproduction. Although this threshold of 5% can be arbitrary and debatable, it has been commonly used in viability analyses as a maximum acceptable extinction risk (Halsey et al., 2015; Kramer-Schadt et al., 2005; Leaper et al., 1999). The critical effect of survival compared to reproduction was to be expected considering that in Barbary macaques, as is typically the case in long-lived species, population growth is most influenced by survival (particularly that of adults) rather than by reproduction (Gaillard et al., 2000; Heppell et al., 2000; Neves et al., 2023a). Minimizing release costs on survival thus appears to be the most crucial aspect to consider for a successful reintroduction. According to our literature review of primate reintroductions, this can be achieved through appropriate pre-release acclimatization and vigilant post-release care. The substantial short-term release costs on survival observed in vervet monkeys in Wimberger et al. (2010) mostly resulted from the disappearance of nearly half of released individuals, likely due to a lack of group stability. This supports the critical role of an adequate pre-release acclimatization, particularly in forming cohesive groups. Similarly, although post-release survival was notably higher among reintroduced chimpanzees compared to vervet monkeys, a significant proportion of deaths (36%) also resulted from individuals scattering immediately following their release (Goossens et al., 2005). It is thus essential to ensure robust group cohesion during the pre-release phase and to proceed with the release only after confirming the absence of abnormal signs of group instability. Barbary macaques live in matrilineal groups where females remain with related females during their entire life (Scheffrahn et al., 1993). The formation of cohesive groups in species with such kin-based bonds can be particularly challenging when the best candidates for reintroduction are unrelated. However, in other highly matrilineal species, such as elephants, social bonding in a reintroduced group was found to not be influenced by genetic relatedness, but rather by the presence of calves within the group (Evans et al., 2013). In Barbary macaques, inter-individual relationships and bonds (particularly between males, but also females), are known to be strongly

positively affected by interactions with infants (Henkel et al., 2010; Small, 1990). The presence of four infants recently born during the acclimatization phase in Tazekka NP could thus represent very positive opportunities to reinforce social bonds within the groups.

Other factors contributing to mortality in the studied cases included lethal interactions with wild males at the chimpanzee reintroduction site (Goossens et al., 2005) and predation of black and white ruffed lemurs by natural predators (Britt et al., 2004). Because wild Barbary macaques are not present at the release site, and because evidence points towards the absence of extant natural predators to the species in Northern Morocco (Bautista et al., 2019; Fa, 1986; Mehlman, 1989), similar events can be ruled out as potential mortality factors for Barbary macaques released in Tazekka NP. However, domestic and feral dogs have commonly been observed attacking Barbary macaques (Neves et al., 2023b). Similar to released lemurs which were more vulnerable to predation by fossas (*Cryptoprocta ferox*) than wild populations (Britt et al., 2004), released Barbary macaques may lack effective anti-predator strategies against dogs. However, the macaques have a natural advantage, as unlike fossas, dogs cannot climb trees. This, coupled with the high availability of refuge sites at the release location, should offer some level of protection. An additional concern that could adversely impact the demography of the reintroduced population in Tazekka NP is the possibility of conflict with humans, particularly if the macaques venture into anthropogenic zones like crop areas located outside the park boundaries. Crop damage by wild Barbary macaque groups is known to lead to hostile interactions with humans, which can potentially negatively affect demography (Neves et al., 2023b). Unlike agricultural areas where those conflicts have been observed, the habitat in Tazekka NP is well protected and provides suitable natural resources for the macaques. Hence, cultivated foods should not represent an essential resource for reintroduced Barbary macaques, who can be expected to avoid those risky areas. To promote avoidance of such anthropogenic areas, efforts need to be put towards de-habituating the macaques to human contact during the pre-release phase (Guy et al., 2012; Guy & Curnoe, 2013).

Contrary to the relatively controllable release costs on survival, which can be mitigated through proper pre-release acclimatization and post-release care, costs on reproduction are more challenging to regulate. However, there are reasons to be optimistic that these

reproductive costs will be minimal in our released Barbary macaque population. Release costs on the reproduction of gorillas (King et al., 2012) were extremely high in the initial years, with no births recorded for the first eight years post-release, although birth rates in the entire study period were fairly similar to those of wild populations. Gorillas have slow life histories compared to Barbary macaques. Female first reproductions occur at around 10 years-old in gorillas (King et al., 2012), vs. 5 years-old in Barbary macaques (Ménard & Vallet, 1993a). Generation time for gorillas ranges between 15 to 25 years (Langergraber et al., 2012), as opposed to 10 years for Barbary macaques (EN, *unpub. data*). The interbirth interval is also longer in gorillas, at about 5 years (King et al., 2012), compared to about 1 year in Barbary macaques (Ménard & Vallet, 1996). Given these differences in life history traits, we can expect any post-release delays in reproduction to be shorter for Barbary macaques than for gorillas. Moreover, four female Barbary macaques have given birth during the pre-release phase in Tazekka NP, to infants who are still alive. Those pre-release births make us very optimistic for females' ability to successfully produce and raise offspring after release.

In our models, the risks of population extinction were generally lower when releasing two small groups compared to only one larger group, although the magnitude of differences decreased with decreasing release costs. This can be easily explained by the fact that when only one group is present, its extinction translates into the immediate extinction of the entire population. In contrast, when two groups are present, the population can persist despite the loss of one group. Moreover, our model assumes lower survival rates of males of dispersing age when only one group is released. Therefore, the release of two small groups seems to be the most viable strategy for Barbary macaque reintroduction. Beyond the benefits related to population demography, dividing the reintroduction in multiple releases also has operational advantages. Specifically, it allows a first assessment of the animals' adaptation to their new habitat. This preliminary assessment can yield valuable insights that could be employed to refine protocols for future releases, thereby enhancing the chances of a successful reintroduction (Deredec & Courchamp, 2007).

In the strategy where only one large group was released and release costs on survival were at their highest, the extinction probabilities were consistently lower than those of the smaller group with male-biased sex-ratio under the strategy of releasing two groups. In contrast, they were consistently higher than those of the small group with balanced sex-

ratio. This goes to show that the sex-ratio of the population has a greater impact on extinction risk than group size, as the large group released alone is twice the size of each of the two groups released together, with a sex ratio that falls between the ratios of the two small groups. This is further corroborated by the fact that most extinction events in the small group with male-biased sex-ratio were attributable to the loss of females, whereas those of the small group with balanced sex-ratio were about equally caused by the disappearance of males and females. When releasing only one large group, the primary cause of extinction was the loss of males from the population, due to the model's assumption that dispersing males are lost to the population if there is no available group for them to join. While this is a reasonable assumption, it does highlight a limitation in our model: it does not account for the natural process of group fission. In natural populations, when groups reach a certain size (approximately 80 individuals; [Ménard & Vallet, 1993b](#)) they fission into two or more smaller groups. In most of our simulations, the groups reached such sizes around 30 to 40 years after release. Groups persisting and growing to such sizes would undergo fission, thus allowing males to disperse between the resulting groups and to remain within the population.

Surprisingly, whatever the release strategy, we did not find a consistently lower extinction risk for populations with wild group compositions as compared to those with release group compositions, except in the case of the small group with male-biased sex-ratio. This group comprised only a quarter of females, which represented only three individuals. Such a small number of females makes the group extremely susceptible to demographic stochasticity, frequently resulting in the death of all three females in our simulations, and consequently leading to high extinction risks. The large group with release composition also features an unbalanced sex-ratio (36% of females) but this equates to nine females, a number more resilient to demographic stochasticity. The lower extinction risks for the large group with release composition as compared to wild composition may be attributed to the generally older age profile of the wild composition. Our model takes into account the age-specific survival and reproductive rates of individuals, which decline past a certain age threshold of about 16 years-old. However, the model does not consider potential advantages that older individuals, especially females in matrilineal species like the Barbary macaque, might confer on population demography, through social learning ([Barrett et al., 2017](#)), increasing reproductive success of younger, related females

(grandmother hypothesis, Alvarez, 2000), or maintaining group stability (Sueur et al., 2011), all of which are known to positively influence individual fitness. Given these limitations in our model, we cannot conclude that our proposed group compositions for release are more advantageous than those naturally occurring in the wild.

5 | CONCLUSIONS

Our model presents highly promising prospects for the successful reintroduction of a Barbary macaque population in Tazekka National Park. The most effective strategy to optimize population demography appears to be the release of two distinct social groups. This approach has the additional advantage of promoting stronger group cohesion by limiting the number of unfamiliar individuals within each group. The most pivotal factor for enhancing the chances of successful reintroduction is to maximize post-release survival. To achieve this, it is imperative to establish strongly cohesive groups prior to release and to monitor individuals closely afterward, providing necessary care as needed. Additionally, subsequent releases involving more groups should be considered as a way of reinforcing the reintroduced population. An influx of individual candidates for release seems likely in the coming years, given the rising number of Barbary macaques being confiscated from the illegal trade market. This reintroduction initiative will mark the first soft release of endangered Barbary macaques in Morocco. It bears significant implications, serving as a cornerstone in the conservation of the only extant non-human primate species in North Africa.

Acknowledgments

Financial support for this study came from the NGO AAP (Animal Advocacy and Protection, Morocco and Netherlands), the French IRP project DIERCOMA from the CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique, France). Our study was conducted in close partnership with the “Agence Nationale des Eaux et Forêts”, Morocco. We thank the team of the Tazekka National Park and of the NGO AAP who managed the acclimatization phase of the reintroduction project of confiscated Barbary macaques and provided all relevant information about available Barbary macaque candidates and group composition for reintroduction. We thank Stella Dunas for completing this information with observations on Barbary macaque behaviors and groups cohesion during the acclimatization phase. This is a scientific production of UMR CNRS 6553/OSUR, University of Rennes.

Conflict of interest statement

The authors declare no conflict of interest.

REFERENCES

Abel-Schaad, D., Iriarte, E., López-Sáez, J. A., Pérez-Díaz, S., Sabariego Ruiz, S., Cheddadi, R., & Alba-Sánchez, F. (2018). Are *Cedrus atlantica* forests in the Rif Mountains of Morocco heading towards local extinction? *The Holocene*, 28(6), 1023–1037. <https://doi.org/10.1177/0959683617752842>

Alvarez, H. P. (2000). Grandmother hypothesis and primate life histories. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 113(3), 435–450. [https://doi.org/10.1002/1096-8644\(200011\)113:3<435::AID-AJPA11>3.0.CO;2-O](https://doi.org/10.1002/1096-8644(200011)113:3<435::AID-AJPA11>3.0.CO;2-O)

Arar, A., Tabet, S., Nouidjem, Y., Bounar, R., & Chenchouni, H. (2018). Projected small-scale range reductions of *Cedrus atlantica* forests due to climate change at the Belezma National Park (Algeria). In H. Chenchouni, E. Errami, F. Rocha, & L. Sabato (Eds.), *Exploring the Nexus of Geoecology, Geography, Geoarcheology and Geotourism: Advances and Applications for Sustainable Development in Environmental Sciences and Agroforestry Research*. (pp. 15–19). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-01683-8_4

Armstrong, D. P., & Reynolds, M. H. (2012). Modelling reintroduced populations: The state of the art and future directions. In J. G. Ewen, D. P. Armstrong, K. A. Parker, & P. J. Seddon (Eds.), *Reintroduction Biology: Integrating Science and Management* (pp. 165–222). <https://doi.org/10.1002/9781444355833.ch6>

Armstrong, D. P., & Seddon, P. J. (2008). Directions in reintroduction biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(1), 20–25. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.003>

Baker, L. R. (2002). Guidelines for nonhuman primate re-introductions. *Re-Introduction NEWS*, 21, 29–57.

Barrett, B., McElreath, R., & Perry, S. (2017). Pay-off-biased social learning underlies the diffusion of novel extractive foraging traditions in a wild primate. *Proceedings of the Royal*

Society B: Biological Sciences, 284(1856), 20170358.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.0358>

Bautista, J., Castillo, S., Paz, J. L., Llamas, J., & Ellis, D. H. (2019). Golden Eagles (*Aquila chrysaetos*) as potential predators of Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*) in northern Morocco: Evidences of predation. *Go-South Bull*, 15, 172–179.

Beck, B., Walkup, K., Rodrigues, M., Unwin, S., Travis, D., & Stoinski, T. (2007). *Best Practice Guidelines for the Re-Introduction of Great Apes* (E. A. Williamson, Ed.). IUCN.

Britt, A., Welch, C., & Katz, A. (2004). Can small, isolated primate populations be effectively reinforced through the release of individuals from a captive population? *Biological Conservation*, 115(2), 319–327. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00150-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00150-2)

Camperio-Ciani, A. C., Palentini, L., Arahou, M., Martinoli, L., Capiluppi, C., & Mouna, M. (2005). Population decline of *Macaca sylvanus* in the Middle Atlas of Morocco. *Biological Conservation*, 121(4), 635–641. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.06.009>

Caswell, H. (2001). *Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation* (2nd ed). Sinauer Associates.

Cheddadi, R., Fady, B., François, L., Hajar, L., Suc, J.-P., Huang, K., Demarteau, M., Vendramin, G. G., & Ortu, E. (2009). Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1361–1371. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02063>.

Converse, S. J., & Armstrong, D. P. (2016). Demographic modeling for reintroduction decision-making. In D. S. Jachowski, J. J. Millspaugh, P. L. Angermeier, & R. Slotow (Eds.), *Reintroduction of fish and wildlife populations* (pp. 123–146). University of California Press. <https://pubs.usgs.gov/publication/70200465>

Converse, S. J., Moore, C. T., & Armstrong, D. P. (2013). Demographics of reintroduced populations: Estimation, modeling, and decision analysis. *The Journal of Wildlife Management*, 77(6), 1081–1093. <https://doi.org/10.1002/jwmg.590>

Deredec, A., & Courchamp, F. (2007). Importance of the Allee effect for reintroductions. *Ecoscience*, 14(4), 440–451. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2007\)14\[440:IOTAEF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14[440:IOTAEF]2.0.CO;2)

Evans, K., Moore, R. J., & Harris, S. (2013). The release of a captive-raised female African elephant (*Loxodonta africana*) in the Okavango Delta, Botswana. *Animals*, 3(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/ani3020370>

Fa, J. E. (1984). Habitat distribution and habitat preference in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *International Journal of Primatology*, 5(3), 273–286. <https://doi.org/10.1007/BF02735762>

Fa, J. E. (1986). On the ecological status of the Barbary macaque *Macaca sylvanus* L. in North Morocco: Habitat influences versus human impact. *Biological Conservation*, 35(3), 215–258. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(86\)90065-0](https://doi.org/10.1016/0006-3207(86)90065-0)

Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2000). An assessment of the published results of animal relocations. *Biological Conservation*, 96(1), 1–11. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00048-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00048-3)

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N. G., Loison, A., & Toigo, C. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 367–393. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.367>

Goossens, B., Setchell, J. M., Tchidongo, E., Dilambaka, E., Vidal, C., Ancrenaz, M., & Jamart, A. (2005). Survival, interactions with conspecifics and reproduction in 37 chimpanzees released into the wild. *Biological Conservation*, 123(4), 461–475. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.008>

Griffith, B., Scott, J. M., Carpenter, J. W., & Reed, C. (1989). Translocation as a species conservation tool: Status and strategy. *Science*, 245(4917), 477–480. <https://doi.org/10.1126/science.245.4917.477>

Guy, A. J., & Curnoe, D. (2013). Guidelines for the rehabilitation and release of vervet monkeys. *Primate Conservation*, 2013(27), 55–63. <https://doi.org/10.1896/052.027.0103>

Guy, A. J., Stone, O. M. L., & Curnoe, D. (2012). The release of a troop of rehabilitated vervet monkeys (*Chlorocebus aethiops*) in KwaZulu-Natal, South Africa: Outcomes and assessment. *Folia Primatologica*, 82(6), 308–320. <https://doi.org/10.1159/000337269>

Halsey, S. J., Bell, T. J., McEachern, K., & Pavlovic, N. B. (2015). Comparison of reintroduction and enhancement effects on metapopulation viability. *Restoration Ecology*, 23(4), 375–384. <https://doi.org/10.1111/rec.12191>

Henkel, S., Heistermann, M., & Fischer, J. (2010). Infants as costly social tools in male Barbary macaque networks. *Animal Behaviour*, 79(6), 1199–1204. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.02.005>

Heppell, S. S., Caswell, H., & Crowder, L. B. (2000). Life histories and elasticity patterns: Perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology*, 81(3), 654–665. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0654:LHAEPP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0654:LHAEPP]2.0.CO;2)

Hill, K., Boesch, C., Goodall, J., Pusey, A., Williams, J., & Wrangham, R. (2001). Mortality rates among wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 40(5), 437–450. <https://doi.org/10.1006/jhev.2001.0469>

Kaplan, E. L., & Meier, P. (1958). Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association*, 53(282), 457–481. <https://doi.org/2281868>

King, T., Chamberlan, C., & Courage, A. (2012). Assessing initial reintroduction success in long-lived primates by quantifying survival, reproduction, and dispersal parameters: Western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in Congo and Gabon. *International Journal of Primatology*, 33(1), 134–149. <https://doi.org/10.1007/s10764-011-9563-2>

Kramer-Schadt, S., Revilla, E., & Wiegand, T. (2005). Lynx reintroductions in fragmented landscapes of Germany: Projects with a future or misunderstood wildlife conservation? *Biological Conservation*, 125(2), 169–182. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.02.015>

Kuester, J., & Paul, A. (1984). Female reproductive characteristics in semifree-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus* L. 1758). *Folia Primatologica*, 43(2–3), 69–83. <https://doi.org/10.1159/000156173>

Langergraber, K. E., Prüfer, K., Rowney, C., Boesch, C., Crockford, C., Fawcett, K., Inoue, E., Inoue-Muruyama, M., Mitani, J. C., Muller, M. N., Robbins, M. M., Schubert, G., Stoinski, T. S., Viola, B., Watts, D., Wittig, R. M., Wrangham, R. W., Zuberbühler, K., Pääbo, S., & Vigilant, L. (2012). Generation times in wild chimpanzees and gorillas suggest earlier divergence times in great ape and human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(39), 15716–15721. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211740109>

Lawler, R. R. (2011). Demographic concepts and research pertaining to the study of wild primate populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 146(S53), 63–85. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21611>

Le Gouar, P., Vallet, D., Ernoult, A., Petit, E. J., Rantier, Y., Dréano, S., Qarro, M., & Ménard, N. (2021). A multiscale analysis of landscape resistance reveals genetic isolates in an endangered forest-specialist species the Barbary macaque (*Macaca sylvanus*). *Biological Conservation*, 263, 109337. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109337>

Le Hellaye, Y., Goossens, B., Jamart, A., & Curtis, D. J. (2010). Acquisition of fission–fusion social organization in a chimpanzee (*Pan troglodytes troglodytes*) community released into the wild. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(3), 349–360. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0851-1>

Leaper, R., Massei, G., Gorman, M. L., & Aspinall, R. (1999). The feasibility of reintroducing wild boar (*Sus scrofa*) to Scotland. *Mammal Review*, 29(4), 239–258. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.1999.2940239.x>

Mehlman, P. T. (1989). Comparative density, demography, and ranging behavior of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) in marginal and prime conifer habitats. *International Journal of Primatology*, 10(4), 269–292. <https://doi.org/10.1007/BF02737418>

Ménard, N. (2002). Ecological plasticity of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 11(S1), 95–100. <https://doi.org/10.1002/evan.10067>

Ménard, N., Foulquier, A., Vallet, D., Qarro, M., Le Gouar, P., & Pierre, J.-S. (2014b). How tourism and pastoralism influence population demographic changes in a threatened large mammal species. *Animal Conservation*, 17(2), 115–124. <https://doi.org/10.1111/acv.12063>

Ménard, N., Rantier, Y., Foulquier, A., Qarro, M., Chillasse, L., Vallet, D., Pierre, J.-S., & Butet, A. (2014a). Impact of human pressure and forest fragmentation on the Endangered Barbary macaque *Macaca sylvanus* in the Middle Atlas of Morocco. *Oryx*, 48(2), 276–284. <https://doi.org/10.1017/S0030605312000312>

Ménard, N., & Vallet, D. (1993a). Dynamics of fission in a wild Barbary macaque group (*Macaca sylvanus*). *International Journal of Primatology*, 14(3), 479–500. <https://doi.org/10.1007/BF02192778>

Ménard, N., & Vallet, D. (1993b). Population dynamics of *Macaca sylvanus* in Algeria: An 8-year study. *American Journal of Primatology*, 30(2), 101–118. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350300203>

Ménard, N., & Vallet, D. (1996). Demography and ecology of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) in two different habitats. In J.E. Fa, D.G. Lindburg (Eds), *Evolutionary ecology and behaviour of macaques* (pp. 106–131). Cambridge University Press, Cambridge.

Ménard, N., von Segesser, F., Scheffrahn, W., Pastorini, J., Vallet, D., Gaci, B., Martin, R. D., & Gautier-Hion, A. (2001). Is male–infant caretaking related to paternity and/or mating activities in wild Barbary macaques (*Macaca sylvanus*)? *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences-Series III-Sciences de La Vie*, 324(7), 601–610. [https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(01\)01339-7](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(01)01339-7)

Morland, H. S. (1990). Parental behavior and infant development in ruffed lemurs (*Varecia variegata*) in a northeast Madagascar rain forest. *American Journal of Primatology*, 20(4), 253–265. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350200402>

- Morland, H. S. (1991). Preliminary report on the social organization of ruffed lemurs (*Varecia variegata variegata*) in a Northeast Madagascar rain forest. *Folia Primatologica*, 56(3), 157–161. <https://doi.org/10.1159/000156540>
- Neves, E., Vallet, D., Cherkaoui, S. I., Amhaouch, Z., Duperron, C., Ménard, N., & Le Gouar, P. (2023b). Behavioral adjustments of endangered Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) living at the edge of an agricultural landscape in Morocco. *American Journal of Primatology*, e23545. <https://doi.org/10.1002/ajp.23545>
- Neves, E., Vallet, D., Pierre, J.-S., Thierry, H., Le Gouar, P., & Ménard, N. (2023a). Influence of environmental conditions on population growth and age-specific vital rates of a long-lived primate species in two contrasted habitats. *Population Ecology*. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12164>
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2021). Wildfires and global change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19(7), 387–395. <https://doi.org/10.1002/fee.2359>
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria : R foundation for statistical computing. <https://www.r-project.org/>
- Sarrazin, F., & Legendre, S. (2000). Demographic approach to releasing adults versus young in reintroductions. *Conservation Biology*, 14(2), 488–500. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.97305.x>
- Scheffrahn, W., Ménard, N., Vallet, D., & Gaci, B. (1993). Ecology, demography, and population genetics of barbary macaques in Algeria. *Primates*, 34(3), 381–394. <https://doi.org/10.1007/BF02382634>
- Small, M. F. (1990). Alloparental behaviour in Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Animal Behaviour*, 39(2), 297–306. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80874-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80874-7)
- Sueur, C., Jacobs, A., Amblard, F., Petit, O., & King, A. J. (2011). How can social network analysis improve the study of primate behavior? *American Journal of Primatology*, 73(8), 703–719. <https://doi.org/10.1002/ajp.20915>

Taub, D. M. (1977). Geographic distribution and habitat diversity of the Barbary macaque *Macaca sylvanus* L. *Folia Primatologica*, 27(2), 108–133. <https://doi.org/10.1159/000155781>

Taylor, G., Canessa, S., Clarke, R. H., Ingwersen, D., Armstrong, D. P., Seddon, P. J., & Ewen, J. G. (2017). Is reintroduction biology an effective applied science? *Trends in Ecology & Evolution*, 32(11), 873–880. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.08.002>

Thompson, M. E., Jones, J. H., Pusey, A. E., Brewer-Marsden, S., Goodall, J., Marsden, D., Matsuzawa, T., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., & Wrangham, R. W. (2007). Aging and fertility patterns in wild chimpanzees provide insights into the evolution of menopause. *Current Biology: CB*, 17(24), 2150–2156. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.11.033>

Turner, T. R., Whitten, P. L., Jolly, C. J., & Else, J. G. (1987). Pregnancy outcome in free-ranging vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *American Journal of Primatology*, 12(2), 197–203. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350120207>

Tutin, C. E. G., Ancrenaz, M., Paredes, J., Vacher-Vallas, M., Vidal, C., Goossens, B., Bruford, M. W., & Jamart, A. (2001). Conservation biology framework for the release of wild-born orphaned chimpanzees into the Conkouati Reserve, Congo. *Conservation Biology*, 15(5), 1247–1257. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.00046.x>

van Lavieren, E. (2008). The illegal trade in Barbary macaques from Morocco and its impact on the wild population. *Traffic Bulletin*, 21(3), 123.

van Lavieren, E., & Wich, S. A. (2010). Decline of the Endangered Barbary macaque *Macaca sylvanus* in the cedar forest of the Middle Atlas Mountains, Morocco. *Oryx*, 44(1), 133–138. <https://doi.org/10.1017/S0030605309990172>

Wallis, J., Benrabah, M. E., Pilot, M., Majolo, B., & Waters, S. (2020). *Macaca sylvanus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2020: E. T12561A50043570*. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T12561A50043570.en>

Waters, S., & el Harrad, A. (2023). Wildfire kills Endangered Barbary macaques in Bouhachem mixed oak forest, Morocco. *Oryx*, 57(1), 10–11. <https://doi.org/10.1017/S0030605322001430>

Wimberger, K., Downs, C. T., & Perrin, M. R. (2010). Postrelease success of two rehabilitated vervet monkey (*Chlorocebus aethiops*) troops in KwaZulu-Natal, South Africa. *Folia Primatologica*, 81(2), 96–108. <https://doi.org/10.1159/000314636>

Zimmermann, E., & Radespiel, U. (2007). Primate life histories. In W. Henke & I. Tattersall (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology* (pp. 1163–1205). Berlin: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-33761-4_38

Supporting information

Supporting Information 1. R script for the model.

```
#####
# The population model is a post-breeding census, age-classified matrix model with demographic and
# environmental stochasticity
# The input variables are:
# - T: the number of projected years
# - Niter: the number of simulations
# - Age: the number of age classes
# - Vitals: dataframe containing the age- and sex-specific vital rates:
#   - Survival_multigroup: female survival rates, and male vital rates when two groups are present
#   - Survival_unigroup: male survival rates when one group is present
#   - Reproduction: female reproductive rates
# - ps: short-term release cost on survival
# - pl: long-term release cost on survival
# - qs: short-term release cost on reproduction
# - ql: long-term release cost on reproduction
# - stoch: list of Niter matrices to be filled with coefficients of environmental stochasticity
#   - x: coefficient for environmental stochasticity affecting reproduction
#   - y: coefficient for environmental stochasticity affecting survival
# - Nitit: dataframe with initial group composition
#   - F_GpA: females in group A
#   - M_GpA: males in group A
#   - F_GpB: females in group B
#   - M_GpB: males in group B
# - Nf_release_GpA: list of Niter matrices to be filled with the number of released females in group A each
# year
# - Nm_release_GpA: list of Niter matrices to be filled with the number of released males in group A each year
# - Nf_release_GpB: list of Niter matrices to be filled with the number of released females in group B each
# year
# - Nm_release_GpB: list of Niter matrices to be filled with the number of released males in group B each year
# - Nf_wild_GpA: list of Niter matrices to be filled with the number of wild-born females in group A each year
# - Nm_wild_GpA: list of Niter matrices to be filled with the number of wild-born males in group A each year
# - Nf_wild_GpB: list of Niter matrices to be filled with the number of wild-born females in group B each year
```

```

# - Nm_wild_GpB: list of Niter matrices to be filled with the number of wild-born males in group B each year
# - Repro_release_GpA: list of Niter matrices to be filled with released females' age-specific reproductive
rates in group A after accounting for environmental stochasticity and release costs
# - Repro_release_GpB: list of Niter matrices to be filled with released females' age-specific reproductive
rates in group B after accounting for environmental stochasticity and release costs
# - Repro_wild: list of Niter matrices to be filled with wild-born females' age-specific reproductive rates
after accounting for environmental stochasticity. Unlike Repro-release which is affected differently by qs in
groups A and B because the groups are released in different years, Repro_wild is the same for both groups as
wild-born individuals do not experience release costs.
# - N_inf_GpA: list of Niter matrices to be filled with the number of infants born each year in group A
# - N_inf_GpB: list of Niter matrices to be filled with the number of infants born each year in group B
# - ext_GpA: matrix to be filled with the causes of extinction for group A
# - ext_GpB: matrix to be filled with the causes of extinction for group B

#####
##### INPUT VARIABLES #####
#####
T <- 50
Niter <- 1000
Age <- c(0:23)

Vitals <- data.frame(
  Age = c(0:23),
  Survival_multigroup = c(0.82, 0.96, 0.98, 0.97, 0.98, 0.99, 0.99, 0.99, 0.99, 0.96, 0.98, 0.93, 0.93, 0.93,
0.93, 0.93, 0.57, 0.57, 0.57, 0.57, 0.57, 0.57, 0.57, 0.57),
  Survival_unigroup = c(0.82, 0.96, 0.98, 0.97, 0.75, 0.71, 0.67, 0.65, 0.63, 0.61, 0.55, 0.34, 0.34, 0.34,
0.34, 0.34, 0.57, 0.57, 0.57, 0.57, 0.57, 0.57, 0.57, 0.57),
  Reproduction = c(0, 0, 0, 0, 0, 0.46, 0.6, 0.69, 0.74, 0.76, 0.78, 0.78, 0.78, 0.77, 0.75, 0.73, 0.71, 0.69,
0.66, 0.64, 0.61, 0.59, 0.56, 0.54)
)

qs <- 1
ql <- 1
ps <- 1
pl <- 1

stoch <- replicate(Niter, matrix(nrow = 2, ncol = T, dimnames = list(c("x", "y"), NULL)), simplify = F)

```

```

Ninit <- data.frame(Age = c(0:23),
                  F_GpA = c(0, 0, 0, 0, 0, 2, 0, 0, 0, 0, 1, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0),
                  M_GpA = c(0, 0, 0, 1, 0, 4, 1, 2, 0, 0, 1, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0),
                  F_GpB = c(0, 0, 0, 1, 0, 1, 1, 0, 0, 1, 1, 1, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0),
                  M_GpB = c(0, 0, 0, 1, 1, 1, 1, 0, 2, 0, 0, 1, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0))

Nf_release_GpA <- Nm_release_GpA <- Nf_release_GpB <- Nm_release_GpB <- replicate(Niter, matrix(0, nrow = 24,
ncol = T + 1, dimnames = list(c(0:23), NULL)), simplify = F)
Nf_wild_GpA <- Nm_wild_GpA <- Nf_wild_GpB <- Nm_wild_GpB <- replicate(Niter, matrix(nrow = 24, ncol = T + 1,
dimnames = list(c(0:23), NULL)), simplify = F)

# Initializing Nf_release_GpA and Nm_release_GpA with the number of individuals to be released the first year
in group A:
Nf_release_GpA <- lapply(Nf_release_GpA, function(x) { x[, 1] <- Ninit[, 2]; x })
Nm_release_GpA <- lapply(Nm_release_GpA, function(x) { x[, 1] <- Ninit[, 3]; x })

# Initializing Nf_release_GpB and Nm_release_GpB with the number of individuals to be released the second year
in group B:
Nf_release_GpB <- lapply(Nf_release_GpB, function(x) { x[, 1] <- 0; x[, 2] <- Ninit[, 4]; x })
Nm_release_GpB <- lapply(Nm_release_GpB, function(x) { x[, 1] <- 0; x[, 2] <- Ninit[, 5]; x })

# Initializing Nf_wild_GpA and Nm_wild_GpA with zeros the first year and Nf_wild_GpB and Nm_wild_GpB with zeros
the first two years as there are no wild-born individuals when the groups are first released
Nf_wild_GpA <- Nm_wild_GpA <- lapply(Nf_wild_GpA, function(x) { x[, 1] <- 0; x })
Nf_wild_GpB <- Nm_wild_GpB <- lapply(Nf_wild_GpB, function(x) { x[, c(1, 2)] <- 0; x })

Repro_release_GpA <- Repro_release_GpB <- Repro_wild <- replicate(Niter, matrix(nrow = 24, ncol = T, dimnames =
list(c(0:23), NULL)), simplify = F)

N_inf_GpA <- N_inf_GpB <- replicate(Niter, matrix(0, nrow = 1, ncol = T + 1), simplify = F)

ext_GpA <- ext_GpB <- matrix(NA, nrow = Niter, ncol = 4, dimnames = list(NULL, c("Year", "Cause 1", "Cause 2",
"Cause 3"))))

#####
##### MODEL #####
#####

```



```

# Function to generate coefficients of environmental stochasticity each year:
library(truncnorm)
stochas.env <- function(T) {
  mat <- matrix(0, 2, T)
  mat[1, ] <- rtruncnorm(T, a = 0, mean = 1, sd = 0.15)
  mat[2, ] <- rtruncnorm(T, a = 0, mean = 1, sd = 0.07)
  return(mat)
}

# Functions to return the number of released females, wild_born females, released males and wild_born males
alive each year:
# Demographic stochasticity is introduced by drawing the number of individuals in a binomial distribution of
size [N at step-1] and probability [Survival rate * release cost (for released individuals only) * y].
# The probability [Survival rate * release cost * y] can theoretically be >1, which does not make biological
sense. If that happens, it is thus replaced by 1.
# The survival rates of males vary depending on whether or not another group is present.
# Released females:
get_Nf_release_Gp <- function(Nf_release_Gp_m, a, i, stoch_m, p_sl) {
  if (Vitals[a - 1, 2] * p_sl * stoch_m[2, i] <= 1) {
    return(rbinom(1, Nf_release_Gp_m[a - 1, i], Vitals[a - 1, 2] * p_sl * stoch_m[2, i]))
  } else {
    return(rbinom(1, Nf_release_Gp_m[a - 1, i], 1))
  }
}

# Wild-born females:
get_Nf_wild_Gp <- function(Nf_wild_Gp_m, a, i, stoch_m) {
  if (Vitals[a - 1, 2] * stoch_m[2, i] <= 1) {
    return(rbinom(1, Nf_wild_Gp_m[a - 1, i], Vitals[a - 1, 2] * stoch_m[2, i]))
  } else {
    return(rbinom(1, Nf_wild_Gp_m[a - 1, i], 1))
  }
}

# Released males:
get_Nm_release_Gp <- function(Nm_release_Gp_m, sum_group, a, i, stoch_m, p_sl) {
  if (sum_group == 0) { # If no other group is present, male survival = Survival_unigroup
    if (Vitals[a - 1, 3] * p_sl * stoch_m[2, i] <= 1) {
      return(rbinom(1, Nm_release_Gp_m[a - 1, i], Vitals[a - 1, 3] * p_sl * stoch_m[2, i]))
    } else {

```

```

    return(rbinom(1, Nm_release_Gp_m[a - 1, i], 1))
  }
} else if (Vitals[a - 1, 2] * p_sl * stoch_m[2, i] <= 1) { # If the other group is present, male survival =
Survival_multigroup
  return(rbinom(1, Nm_release_Gp_m[a - 1, i], Vitals[a - 1, 2] * p_sl * stoch_m[2, i]))
} else {
  return(rbinom(1, Nm_release_Gp_m[a - 1, i], 1))
}
}
# Wild-born males:
get_Nm_wild_Gp <- function(Nm_wild_Gp_m, sum_group, a, i, stoch_m) {
  if (sum_group == 0) { # If no other group is present, male survival = Survival_unigroup
    if (Vitals[a - 1, 3] * stoch_m[2, i] <= 1) {
      return(rbinom(1, Nm_wild_Gp_m[a - 1, i], Vitals[a - 1, 3] * stoch_m[2, i]))
    } else {
      return(rbinom(1, Nm_wild_Gp_m[a - 1, i], 1))
    }
  } else if (Vitals[a - 1, 2] * stoch_m[2, i] <= 1) { # If the other group is present, male survival =
Survival_multigroup
    return(rbinom(1, Nm_wild_Gp_m[a - 1, i], Vitals[a - 1, 2] * stoch_m[2, i]))
  } else {
    return(rbinom(1, Nm_wild_Gp_m[a - 1, i], 1))
  }
}
}
# Loop:
for (m in seq(Niter)) {
  stoch[[m]][] <- stochas.env(T)
  print(c("iter", m))

  for (i in seq(T)) {
    for (a in 2:length(Age)) {
      # Released individuals:
      # The first year, the survival rates of released individuals are multiplied by ps. The following years by
pl.
      p_sl_A <- if (i == 1) ps else pl
      # Released females group A :
      Nf_release_GpA[[m]][a, i + 1] <- get_Nf_release_Gp(Nf_release_GpA[[m]], a, i, stoch[[m]], p_sl_A)
      # Released males group A :

```

```

    sum_group_b <- sum(Nm_release_GpB[[m]][, i], Nm_wild_GpB[[m]][, i], Nf_release_GpB[[m]][, i],
Nf_wild_GpB[[m]][, i], na.rm = T) # Calculating whether group B is present or not
    Nm_release_GpA[[m]][a, i + 1] <- get_Nm_release_Gp(Nm_release_GpA[[m]], sum_group_b, a, i, stoch[[m]],
p_sl_A)
    # Group B released the second year:
    p_sl_B <- if (i == 2) ps else pl
    if (i + 2 <= T) {
      # Released females group B:
      Nf_release_GpB[[m]][a, i + 2] <- get_Nf_release_Gp(Nf_release_GpB[[m]], a, i + 1, stoch[[m]], p_sl_B)
      # Released males group B:
      sum_group_a <- sum(Nm_release_GpA[[m]][, i + 1], Nm_wild_GpA[[m]][, i + 1], Nf_release_GpA[[m]][, i +
1], Nf_wild_GpA[[m]][, i + 1], na.rm = T)
      Nm_release_GpB[[m]][a, i + 2] <- get_Nm_release_Gp(Nm_release_GpB[[m]], sum_group_a, a, i + 1,
stoch[[m]], p_sl_B)
    }

    #Wild individuals:
    # The number of infants born each year from released females is drawn from a binomial distribution of
size [N released females > 5 years-old] and probability [reproductive rate * release cost * x]
    # The number of infants born each year from wild-born females is drawn from a binomial distribution of
size [N wild-born females > 5 years-old] and probability [reproductive rate * x]
    # The number of female infants is then drawn from a binomial distribution of size [N infants] and
probability 0.5.
    # Reproductive rates of released females in group A:
    if (i == 1) { # The first year, short term cost on reproduction (qs):
      Repro_release_GpA[[m]][a, i] <- Vitals[a, 4] * qs * stoch[[m]][1, i]
    }
    if (i > 1) { # The following years, long-term cost on reproduction (ql):
      Repro_release_GpA[[m]][a, i] <- Vitals[a, 4] * ql * stoch[[m]][1, i]
    }
    Repro_release_GpA[[m]][Repro_release_GpA[[m]] > 1] <- 1 # Replacing reproductive rates by 1 if they are
>1

    # Reproductive rates of wild-born females (no release cost):
    Repro_wild[[m]][a, i] <- Vitals[a, 4] * stoch[[m]][1, i]
    Repro_wild[[m]][Repro_wild[[m]] > 1] <- 1
    # Infants born in group A:
    N_inf_GpA[[m]][1, i + 1] <- sum(sapply(5:24, function(j) {
      rbinom(1, Nf_release_GpA[[m]][j, i], Repro_release_GpA[[m]][j, i]) +

```

```

    rbinom(1, Nf_wild_GpA[[m]][j, i], Repro_wild[[m]][j, i])
  )), na.rm = T)
# Infant females in group A:
if (is.na(Nf_wild_GpA[[m]][1, i])) {
  Nf_wild_GpA[[m]][1, i] <- rbinom(1, N_inf_GpA[[m]][1, i], 0.5)
}
# Infant males in group A:
if (is.na(Nm_wild_GpA[[m]][1, i])) {
  Nm_wild_GpA[[m]][1, i] <- N_inf_GpA[[m]][1, i] - Nf_wild_GpA[[m]][1, i]
}
# Wild females >1an in group A:
Nf_wild_GpA[[m]][a, i + 1] <- get_Nf_wild_Gp(Nf_wild_GpA[[m]], a, i, stoch[[m]])
# Wild males >1an in group A:
sum_group_b <- sum(Nm_release_GpB[[m]][, i], Nm_wild_GpB[[m]][, i], Nf_release_GpB[[m]][, i],
Nf_wild_GpB[[m]][, i], na.rm = T)
Nm_wild_GpA[[m]][a, i + 1] <- get_Nm_wild_Gp(Nm_wild_GpA[[m]], sum_group_b, a, i, stoch[[m]])

# Reproductive rates of released females in group B:
if (i == 2) { # Short term cost on reproduction (qs) at year 2 (i.e. year of release of group B):
  Repro_release_GpB[[m]][a, i] <- Vitals[a, 4] * qs * stoch[[m]][1, i]
}
if (i > 2) { # The following years, long-term cost on reproduction (ql):
  Repro_release_GpB[[m]][a, i] <- Vitals[a, 4] * ql * stoch[[m]][1, i]
}
Repro_release_GpB[[m]][Repro_release_GpB[[m]] > 1] <- 1
# Infants born in group B:
N_inf_GpB[[m]][1, i + 1] <- sum(sapply(5:24, function(j) {
  rbinom(1, Nf_release_GpB[[m]][j, i], Repro_release_GpB[[m]][j, i]) +
  rbinom(1, Nf_wild_GpB[[m]][j, i], Repro_wild[[m]][j, i])
})), na.rm = T)
# Infant females in group B:
if (is.na(Nf_wild_GpB[[m]][1, i])) {
  Nf_wild_GpB[[m]][1, i] <- rbinom(1, N_inf_GpB[[m]][1, i], 0.5)
}
# Infant males in group B:
if (is.na(Nm_wild_GpB[[m]][1, i])) {
  Nm_wild_GpB[[m]][1, i] <- N_inf_GpB[[m]][1, i] - Nf_wild_GpB[[m]][1, i]
}
}

```

```

# Wild females >1an in group B:
Nf_wild_GpB[[m]][a, i + 1] <- get_Nf_wild_Gp(Nf_wild_GpB[[m]], a, i, stoch[[m]])
# Wild males >1an in group B:
sum_group_a <- sum(Nm_release_GpA[[m]][, i], Nm_wild_GpA[[m]][, i], Nf_release_GpA[[m]][, i],
Nf_wild_GpA[[m]][, i], na.rm = T)
Nm_wild_GpB[[m]][a, i + 1] <- get_Nm_wild_Gp(Nm_wild_GpB[[m]], sum_group_a, a, i, stoch[[m]])

# Conditions of extinction: if there is only one sex left in a group, or no adults, set the entire group
to zero the following year
if (i>1) {
  #Group A:
  if (sum(Nf_release_GpA[[m]][, i], Nf_wild_GpA[[m]][, i], na.rm = T) == 0 | # If no females
      sum(Nm_release_GpA[[m]][, i], Nm_wild_GpA[[m]][, i], na.rm = T) == 0 | # If no males
      sum(Nf_release_GpA[[m]][c(5:24), i], Nf_wild_GpA[[m]][c(5:24), i], Nm_release_GpA[[m]][c(6:24), i],
Nm_wild_GpA[[m]][c(6:24), i], na.rm = T) == 0 # If no adults
  ) {
    Nf_release_GpA[[m]][, i + 1] = Nf_wild_GpA[[m]][, i + 1] = Nm_release_GpA[[m]][, i + 1] =
Nm_wild_GpA[[m]][, i + 1] = 0 # All = 0 the following year

    # Storing reasons of extinction:
    if (sum(Nf_release_GpA[[m]][, i - 1], Nf_wild_GpA[[m]][, i - 1], Nm_release_GpA[[m]][, i - 1],
Nm_wild_GpA[[m]][, i - 1]) != 0) { # If the group was not extinct the previous year
      ext_GpA[m, 1] <- i - 1 # Year of extinction
      ext_GpA[m, 2] <- if (sum(Nf_release_GpA[[m]][, i - 1], Nf_wild_GpA[[m]][, i - 1], na.rm = T) == 0)
{
        "Yes" # "Yes" if extinct due to cause 1 (no females)
      } else {
        "No"
      }
      ext_GpA[m, 3] <- if (sum(Nm_release_GpA[[m]][, i - 1], Nm_wild_GpA[[m]][, i - 1], na.rm = T) == 0)
{
        "Yes" # "Yes" if extinct due to cause 2 (no males)
      } else {
        "No"
      }
      ext_GpA[m, 4] <- if (sum(Nf_release_GpA[[m]][c(5:24), i - 1], Nf_wild_GpA[[m]][c(5:24), i - 1],
Nm_release_GpA[[m]][c(6:24), i - 1], Nm_wild_GpA[[m]][c(6:24), i - 1], na.rm = T) == 0) {
        "Yes" # "Yes" if extinct due to cause 3 (no adults)
      }
    }
  }
}

```

```

    } else {
      "No"
    }
  }
}
#Group B:
if (sum(Nf_release_GpB[[m]][, i], Nf_wild_GpB[[m]][, i], na.rm = T) == 0 |
    sum(Nm_release_GpB[[m]][, i], Nm_wild_GpB[[m]][, i], na.rm = T) == 0 |
    sum(Nf_release_GpB[[m]][c(5:24), i], Nf_wild_GpB[[m]][c(5:24), i], Nm_release_GpB[[m]][c(6:24), i],
Nm_wild_GpB[[m]][c(6:24), i], na.rm = T) == 0
) {
  Nf_release_GpB[[m]][, i + 1] = Nf_wild_GpB[[m]][, i + 1] = Nm_release_GpB[[m]][, i+1] =
Nm_wild_GpB[[m]][, i + 1] = 0

  if (sum(Nf_release_GpB[[m]][, i - 1], Nf_wild_GpB[[m]][, i - 1], Nm_release_GpB[[m]][, i - 1],
Nm_wild_GpB[[m]][, i - 1]) != 0) {
    ext_GpB[m, 1] <- i - 1
    ext_GpB[m, 2] <- if (sum(Nf_release_GpB[[m]][, i - 1], Nf_wild_GpB[[m]][, i - 1], na.rm = T) == 0)
{
      "Yes"
    } else {
      "No"
    }
    ext_GpB[m, 3] <- if (sum(Nm_release_GpB[[m]][, i - 1], Nm_wild_GpB[[m]][, i - 1], na.rm = T) == 0)
{
      "Yes"
    } else {
      "No"
    }
    ext_GpB[m, 4] <- if (sum(Nf_release_GpB[[m]][c(5:24), i - 1], Nf_wild_GpB[[m]][c(5:24), i - 1],
Nm_release_GpB[[m]][c(6:24), i - 1], Nm_wild_GpB[[m]][c(6:24), i - 1], na.rm = T) == 0) {
      "Yes"
    } else {
      "No"
    }
  }
}
}
}

```

```
}  
}  
}
```

Supporting Information 2. Model outputs.

Table S1. Results of simulations for each combination of release costs (see Table 3 in main text for details) and each scenario with initial release group compositions. The percentages of extinct trajectories (% ext) and the average group size of non-extinct trajectories (N) are given 5, 10, 20, 30, 40 and 50 years after release.

Combination of release costs 1							
S-1G			S-2G				
Year	Population		Group A		Group B		Population
	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	16.1	7	40.8	5	7	7	2.1
10	33.1	9	53.2	6	21.9	9	15.5
20	42	22	61.4	14	31.1	21	26.4
30	43.4	49	63.1	33	32.4	46	27.6
40	43.8	109	63.6	73	32.9	103	27.9
50	43.9	242	63.6	161	33	232	28
Combination of release costs 2							
S-1G			S-2G				
Year	Population		Group A		Group B		Population
	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	7.3	10	32.1	6	6.8	8	1.6
10	15.7	12	41.4	7	17	10	10
20	22.3	29	48	17	23	23	16.5
30	23.4	65	49.3	37	23.8	54	17.6
40	23.7	147	49.6	83	24.1	122	18
50	23.8	329	49.8	187	24.1	271	18
Combination of release costs 3							
S-1G			S-2G				
Year	Population		Group A		Group B		Population
	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	3.5	12	22.8	6	7	9	1.1
10	7.7	15	31.2	8	14.1	11	7.2

20	10	35	36.4	19	18.4	26	11.2
30	10.9	81	38.3	43	19.5	57	12.1
40	11.1	180	38.6	95	19.8	130	12.1
50	11.3	402	38.7	211	20	290	12.2

Combination of release costs 4

		S-1G		S-2G				
		Population		Group A		Group B		Population
Year	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext	
5	0.9	14	10.5	8	0.6	12	0.1	
10	3.2	16	19.2	9	2.1	15	0.7	
20	5.3	36	26.9	18	4.8	31	3.4	
30	6	80	28.6	41	5.4	68	3.9	
40	6.1	179	28.8	91	5.6	152	3.9	
50	6.1	402	29	203	5.6	340	4	

Combination of release costs 5

		S-1G		S-2G				
		Population		Group A		Group B		Population
Year	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext	
5	0.3	17	6.6	9	0.2	14	0	
10	0.9	21	11.4	11	0.7	17	0.2	
20	1.8	46	15.4	22	1.6	35	0.8	
30	2	101	16.8	50	1.8	78	1	
40	2.1	231	17.4	112	1.9	175	1.2	
50	2.2	520	17.4	251	2	388	1.3	

Combination of release costs 6

		S-1G		S-2G				
		Population		Group A		Group B		Population
Year	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext	
5	0	20	3.5	10	0.2	15	0	
10	0.2	25	6.8	12	0.4	19	0.2	
20	0.6	58	8.8	27	1.1	43	0.6	
30	0.7	128	10	60	1.3	94	0.6	

40	0.7	285	10.3	134	1.3	209	0.7
50	0.7	637	10.3	299	1.3	466	0.7
Combination of release costs 7							
S-1G			S-2G				
Population			Group A		Group B		Population
Year	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	0	21	0.4	12	0	18	0
10	0	26	2.7	14	0	23	0
20	0.1	56	5	24	0.1	47	0
30	0.2	121	6.2	55	0.1	104	0
40	0.2	270	6.3	121	0.1	230	0
50	0.2	606	6.3	273	0.1	519	0
Combination of release costs 8							
S-1G			S-2G				
Population			Group A		Group B		Population
Year	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	0	25	0.3	13	0	20	0
10	0	32	1.2	16	0	26	0
20	0	71	2.6	30	0.2	54	0.1
30	0	156	2.9	66	0.2	120	0.1
40	0	352	3	146	0.2	266	0.1
50	0	780	3.4	327	0.2	590	0.1
Combination of release costs 9							
S-1G			S-2G				
Population			Group A		Group B		Population
Year	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	0	29	0	15	0	21	0
10	0	38	0.1	18	0	29	0
20	0	87	0.4	36	0	62	0
30	0	191	1	79	0	136	0
40	0	428	1	175	0	303	0
50	0	959	1	391	0	677	0

Table S2. Results of simulations for each combination of release costs (see Table 3 in main text for details) and each scenario with initial wild group compositions. The percentages of extinct trajectories (% ext) and the average group size of non-extinct trajectories (N) are given 5, 10, 20, 30, 40 and 50 years after release.

Combination of release costs 1							
S-1G			S-2G				
Year	Population		Group A		Group B		Population
	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	25.7	7	32.2	5	16.2	6	5
10	38.2	10	44.7	7	30.3	8	16.9
20	44.8	22	52.2	18	39.4	20	28.8
30	46.4	51	53.7	41	41.7	47	30.5
40	46.8	117	53.8	94	42.2	107	31.1
50	46.8	266	53.9	208	42.2	243	31.1
Combination of release costs 2							
S-1G			S-2G				
Year	Population		Group A		Group B		Population
	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	11.2	10	20.9	7	14.1	7	3
10	18.1	13	30.5	9	25	9	11.4
20	22	30	36.1	23	29.8	22	17.6
30	22.8	68	37	51	31.4	48	18.3
40	22.9	151	37.4	114	32	109	18.9
50	22.9	337	37.4	254	32	245	18.9
Combination of release costs 3							
S-1G			S-2G				
Year	Population		Group A		Group B		Population
	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	6.3	12	15.1	8	12.1	7	1.4
10	9	16	21.1	11	19.7	10	6.4
20	11.3	38	24.5	27	23.2	25	10.5
30	11.9	84	25.8	62	23.9	57	11

40	12.3	190	26.1	138	24.1	127	11.2
50	12.3	425	26.1	308	24.1	286	11.2
Combination of release costs 4							
S-1G			S-2G				
Population			Group A		Group B		Population
Year	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	3.6	13	4	9	0.4	10	0.1
10	6.4	16	6.7	12	2.2	14	0.2
20	8.3	36	9.6	28	3.6	30	1.3
30	8.4	81	10.2	62	4.3	67	1.5
40	8.6	184	10.3	139	4.7	153	1.5
50	8.6	419	10.4	313	4.7	343	1.5
Combination of release costs 5							
S-1G			S-2G				
Population			Group A		Group B		Population
Year	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	1	16	1.9	11	0.4	11	0
10	1.9	21	3	15	1.4	15	0.1
20	2.8	48	4	35	2.2	34	0.2
30	3	106	4.7	78	2.9	76	0.2
40	3.1	235	4.9	174	3	171	0.2
50	3.1	525	4.9	383	3.2	382	0.2
Combination of release costs 6							
S-1G			S-2G				
Population			Group A		Group B		Population
Year	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	0.2	20	0.8	13	0.5	12	0
10	0.5	26	1.7	18	1.1	17	0
20	0.9	58	2	42	1.5	39	0.1
30	1.1	129	2.4	92	1.7	87	0.2
40	1.1	290	2.5	204	1.8	194	0.2
50	1.1	655	2.5	459	1.8	435	0.2

Combination of release costs 7							
S-1G			S-2G				
Year	Population		Group A		Group B		Population
	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	0.2	20	0.1	14	0	15	0
10	0.2	26	0.3	20	0	21	0
20	0.2	57	0.4	43	0.1	44	0
30	0.2	126	0.5	96	0.2	101	0
40	0.2	279	0.5	216	0.2	225	0
50	0.2	619	0.5	486	0.2	504	0

Combination of release costs 8							
S-1G			S-2G				
Year	Population		Group A		Group B		Population
	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	0.1	24	0.2	16	0	16	0
10	0.1	33	0.2	24	0	23	0
20	0.1	72	0.3	53	0.1	52	0
30	0.1	160	0.4	117	0.2	115	0
40	0.1	351	0.4	261	0.2	257	0
50	0.1	777	0.4	577	0.2	570	0

Combination of release costs 9							
S-1G			S-2G				
Year	Population		Group A		Group B		Population
	% ext	N	% ext	N	% ext	N	% ext
5	0	28	0	18	0	17	0
10	0	39	0	28	0	26	0
20	0	89	0	65	0.2	59	0
30	0	198	0	145	0.2	131	0
40	0	441	0	321	0.3	292	0
50	0	982	0	712	0.3	648	0

Table S3. Under S-1G (one group released) with release group composition, number of extinct trajectories (N extinct) for each combination of release costs (see Table 3 in main text for details) and percentage of extinct trajectories due to cause 1 (no female left in the group), cause 2 (no male left in the group), or cause 3 (no adult left in the group).

	Costs 1	Costs 2	Costs 3	Costs 4	Costs 5	Costs 6	Costs 7	Costs 8	Costs 9
N extinct	439	238	113	61	22	7	2	0	0
% Cause 1	12	14	5.5	1.5	9	14.5	0	NA	NA
% Cause 2	60	54	52	64	68	71	100	NA	NA
% Cause 3	16	18.5	35.5	29.5	14	14.5	0	NA	NA
% Cause 1+3	6	7	3.5	1.5	4.5	0	0	NA	NA
% Cause 2+3	6	6.5	3.5	3.5	4.5	0	0	NA	NA

Table S4. Under S-1G (one group released) with wild group composition, number of extinct trajectories (N extinct) for each combination of release costs (see Table 3 in main text for details) and percentage of extinct trajectories due to cause 1 (no female left in the group), cause 2 (no male left in the group), or cause 3 (no adult left in the group).

	Costs 1	Costs 2	Costs 3	Costs 4	Costs 5	Costs 6	Costs 7	Costs 8	Costs 9
N extinct	468	229	123	86	31	11	2	1	0
% Cause 1	10	6	7	2.5	7	0	0	0	NA
% Cause 2	69	60	42	81.5	76	82	100	100	NA
% Cause 3	15	28	47	14	10	9	0	0	NA
% Cause 1+3	4.5	5	4	1	7	9	0	0	NA
% Cause 2+3	1.5	1	0	1	0	0	0	0	NA

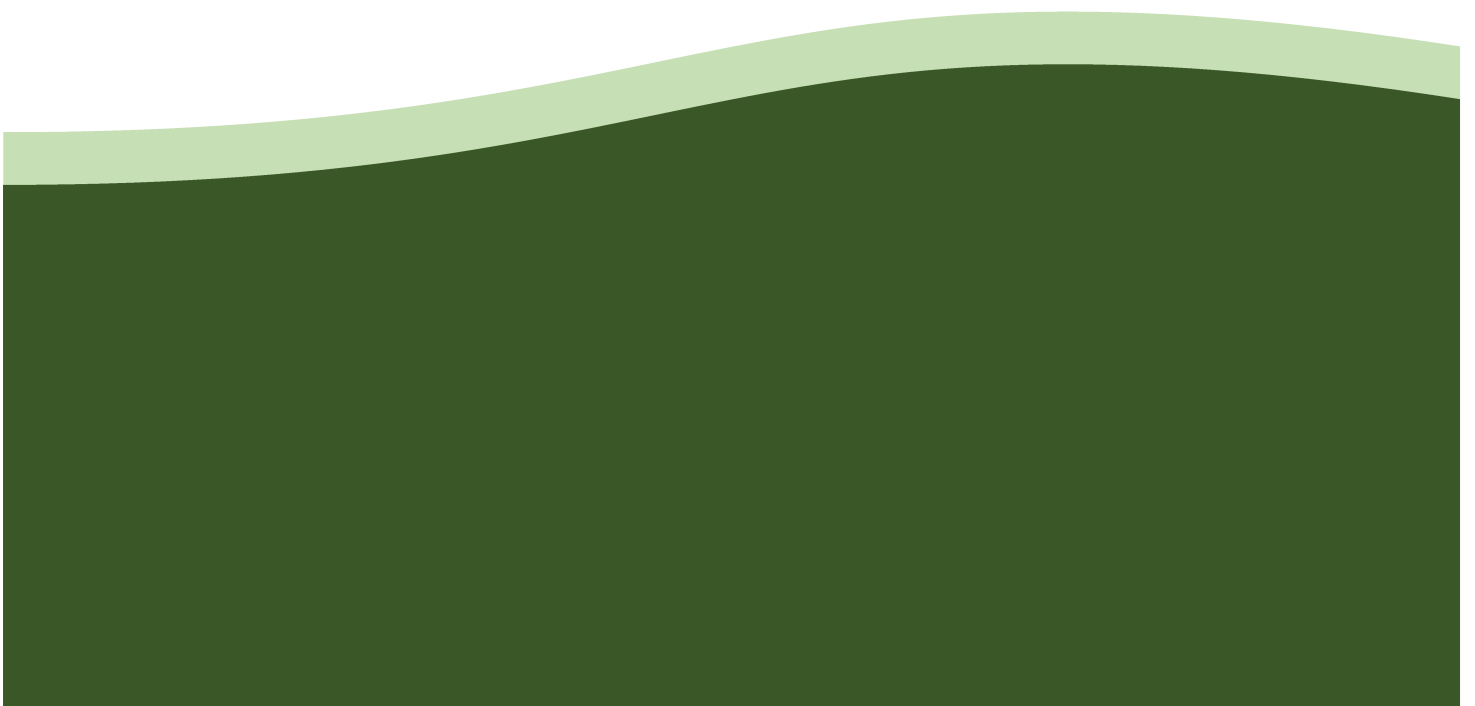
Table S5. Under S-2G (two groups released) with release group compositions, number of extinct trajectories (N extinct) for each combination of release costs (see Table 3 in main text for details) and percentage of extinct trajectories due to cause 1 (no female left in the group), cause 2 (no male left in the group), or cause 3 (no adult left in the group) in groups R-A and R-B.

	Costs 1		Costs 2		Costs 3		Costs 4		Costs 5		Costs 6		Costs 7		Costs 8		Costs 9	
	R-A	R-B	R-A	R-B	R-A	R-B	R-A	R-B	R-A	R-B	R-A	R-B	R-A	R-B	R-A	R-B	R-A	R-B
N extinct	636	330	498	241	387	200	290	56	174	20	103	13	63	1	34	2	10	0
% Cause 1	67	23	63.5	26	53	29.5	74.5	38	70	40	78.5	46	78	100	59	0	90	0
% Cause 2	22.5	47	24	43	27	36	15.5	51	23	50	13.5	46	17.5	0	21	50	10	0
% Cause 3	5	23	5	20	8.5	29.5	7	5.5	2	10	5	0	3	0	9	50	0	0
% Cause 1+3	3.5	3.5	4.5	5	6.5	1.5	1.5	0	2	0	2	8	1.5	0	5.5	0	0	0
% Cause 2+3	2	3.5	3	6	5	3.5	1.5	5.5	3	0	1	0	0	0	5.5	0	0	0

Table S6. Under S-2G (two groups released) with wild group composition, number of extinct trajectories (N extinct) for each combination of release costs (see Table 3 in main text for details) and percentage of extinct trajectories due to cause 1 (no female left in the group), cause 2 (no male left in the group), or cause 3 (no adult left in the group) in groups W-A and W-B.

	Costs 1		Costs 2		Costs 3		Costs 4		Costs 5		Costs 6		Costs 7		Costs 8		Costs 9	
	W-A	W-B	W-A	W-B	W-A	W-B	W-A	W-B	W-A	W-B	W-A	W-B	W-A	W-B	W-A	W-B	W-A	W-B
N extinct	539	422	374	320	261	241	104	47	49	32	25	18	5	2	4	2	0	3
% Cause 1	29	24	27	24	23	24.5	40	55.5	39	56	36	67	80	100	25	50	NA	67
% Cause 2	55.5	48	43	43	40	37.5	51	36	55	41	36	22	20	0	75	0	NA	33
% Cause 3	7	17	18	23	23	30	5	4.5	6	3	28	5.5	0	0	0	50	NA	0
% Cause 1+3	5	8	8	6	7	6	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	NA	0
% Cause 2+3	3.5	3	4	5	7	2	0	2	0	0	0	5.5	0	0	0	0	NA	0

Discussion générale



Discussion générale

Ajustements comportementaux de magots dans un paysage agricole et protection des cultures : connaissances acquises et perspectives

Dans les deux premiers chapitres constituant la première partie de ma thèse, j'avais posé comme hypothèse que la consommation par les magots d'aliments cultivés devrait entraîner des bénéfices énergétiques visibles à travers des ajustements comportementaux. Je prédisais une diminution du temps qu'ils consacrent à la recherche de nourriture et à l'alimentation, leur permettant ainsi de consacrer davantage de temps au repos et aux interactions sociales. De plus, étant donné le caractère prévisible, abondant et concentré des ressources agricoles, je m'attendais à ce que les magots réduisent leurs déplacements journaliers et la taille de leurs domaines vitaux. Cependant, j'avais aussi fait l'hypothèse que l'utilisation de ressources cultivées dans un habitat fortement anthropisé engendrerait des coûts pour les magots, causés par les conflits avec les humains. Je prédisais que les magots mitigeraient ces coûts via des stratégies d'évitement des interactions hostiles. Mes résultats apportent de nouveaux éléments de compréhension sur les adaptations comportementales des magots en lien avec les coûts et les bénéfices apportés par la consommation d'aliments cultivés. Toutefois, ils démontrent également la complexité de cette problématique et soulèvent de nouveaux questionnements.

Dans le premier chapitre, mes résultats ont montré que les magots semblent effectivement tirer des bénéfices énergétiques des aliments cultivés. Ceci est particulièrement visible à travers la réduction de leurs déplacements journaliers et de leurs domaines vitaux comparativement à des groupes vivant dans des zones sans accès à des ressources d'origine anthropique. Toutefois, dans les périodes où l'accès aux cultures est limité, les budgets d'activités traduisent des coûts énergétiques dus à une recherche alimentaire accrue et à la consommation d'aliments de secours habituellement peu appétents et évités par les magots dans des forêts préservées. Il s'agit par exemple de la consommation de plus de 30% de feuilles de chênes, aliments très riches en tanins (Hanya et al., 2011), tandis que leur consommation n'atteint pas 4% dans des forêts préservées (Ménard, 1985 ; Ménard & Vallet, 1986). Cela suggère une carence en aliments naturels en raison de la dégradation de la forêt, celle-ci étant compensée par une

nourriture plus riche en nutriments seulement en périodes d'accès aux aliments cultivés. Toutefois, il convient de mentionner que ces conclusions, bien qu'elles soient solides, ont leurs limites. L'analyse des budgets d'activités, bien qu'étant un indicateur utile des variations de dépenses énergétiques entre sites ou entre périodes, ne permet pas d'estimer la balance énergétique. Une estimation précise de cette balance nécessiterait une analyse quantitative fine du régime alimentaire couplée à des analyses de composition nutritionnelle des aliments pour estimer l'énergie ingérée (Felton et al., 2009). En complément, l'énergie dépensée devrait être estimée via des mesures physiologiques ou physiques (rythme cardiaque ou accélération corporelle) nécessitant l'équipement d'appareils sur les animaux (Gleiss et al., 2011 ; Green, 2011). De plus, bien que la balance énergétique soit centrale dans l'évaluation des coûts et bénéfices associés à l'usage de certaines ressources, elle n'est pas l'unique facteur à considérer. La balance nutritionnelle est également un élément à ne pas négliger. Les aliments cultivés, même s'ils offrent des avantages énergétiques certains (Riley et al., 2013), peuvent ne pas répondre aux besoins nutritionnels des animaux sauvages. Le degré de frugivorie des magots est naturellement faible dans les forêts tempérées colonisées par l'espèce (moins de 5% de leur régime annuel ; Ménard, 1985 ; Ménard & Vallet, 1986) où les baies sont généralement peu abondantes par rapport à ce que j'ai observé sur le site agricole, où les fruits cultivés représentent près de 50% du régime certains mois. La forte teneur des cerises en glucides (Serradilla et al., 2017) et des noix en lipides (Fatima et al., 2018) pourrait, au regard de l'équilibre nutritionnel des magots, être un facteur limitant leur plus grande consommation en zones agricoles. Ceci pourrait expliquer pourquoi, pendant certains mois, les magots dédient une portion conséquente de leur temps à manger des plantes herbacées à l'intérieur des cultures, malgré la présence abondante de fruits.

Il convient de noter qu'étudier les adaptations comportementales des animaux face à des changements donnés des conditions locales est particulièrement difficile en milieu naturel, et peut mener à des hypothèses qui sont difficiles à tester sans exploration complémentaire. En effet, pour identifier les modifications comportementales liées à des changements spécifiques de l'environnement, il faudrait idéalement pouvoir observer et comparer les comportements avant et après que l'environnement ne change, ce qui nécessite généralement des observations de long terme (Ménard et al., 2022, *en annexe*). De telles observations étant rares, les chercheurs ont classiquement recours à des

comparaisons spatiales entre individus de la même espèce vivant dans des habitats différents. Les différences comportementales observées entre ces milieux sont ainsi attribuées à des ajustements en réponse à des variations de l'environnement (Ménard et al., 2022, *en annexe*). Ce type de comparaison spatiale, que j'ai employé pour analyser les adaptations comportementales des magots en réponse à la présence de cultures dans leur environnement, est très utile mais présente des limites. Ce type d'étude implique de définir une référence pour les comparaisons, généralement choisie pour ses caractéristiques écologiques "naturelles", c'est-à-dire peu affectées par les activités humaines. Cependant, considérer cette référence comme une "norme" est discutable. En effet, des variations comportementales peuvent survenir entre des populations vivant dans des conditions écologiques très similaires, en raison de différences culturelles par exemple, comme l'utilisation de certains outils chez les chimpanzés (Luncz et al., 2012). Si les comparaisons spatiales permettent bien de mettre en évidence de la flexibilité comportementale, elles ne permettent pas forcément d'identifier tous les facteurs à l'origine des variations.

Dans le deuxième chapitre, j'ai démontré que les magots sont fréquemment la cible d'agression de la part d'humains et de chiens. Cependant, mes prédictions relatives aux stratégies d'évitement n'ont été corroborées que partiellement. La présence récurrente et prolongée de toutes les classes d'âge et de sexe dans les zones cultivées pour diverses activités, y compris le repos, ne traduit pas un fort comportement d'évitement envers les humains, ni une perception des zones agricoles comme étant excessivement risquées. J'ai émis plusieurs hypothèses pour expliquer pourquoi ces comportements observés chez les magots divergent de ceux couramment observés chez d'autres espèces, incluant l'effet du type de culture (verger vs. champ) et l'équilibre coût/bénéfice en relation à la disponibilité des ressources et aux comportements humains. Pour élaborer des solutions de dissuasion efficaces, il est crucial de comprendre les motivations poussant les animaux à se nourrir dans les cultures. Il est essentiel d'analyser les conflits liés à l'alimentation dans les cultures du point de vue de la théorie de la stratégie optimale de recherche de nourriture (« *optimal foraging theory* »), soit comme pesant dans une balance entre coûts et bénéfices (Hill, 2017). Pour être efficaces, les stratégies de dissuasion devraient accroître les avantages liés à la consommation de nourriture naturelle par rapport à la nourriture anthropique, et/ou accroître les coûts associés à la consommation de

nourriture anthropique par rapport à la nourriture naturelle (Strum, 2010). Y parvenir nécessite une analyse des bénéfices et des coûts liés à l'alimentation anthropique, qui varient selon l'écologie de l'espèce et les conditions locales. Ces bénéfices, ces coûts, ainsi que leurs interactions, forment un système complexe influencé par de multiples facteurs qui sont dynamiques et variables dans le temps et l'espace. Parmi ceux-ci, on compte la disponibilité et la richesse des ressources naturelles et anthropiques, les besoins énergétiques des animaux, les comportements humains, les risques réels qui y sont associés, ainsi que la perception qu'ont les animaux de ces risques.

Les bénéfices sont indéniablement liés aux avantages offerts par la nourriture d'origine humaine par rapport à la nourriture naturelle, tels que des avantages énergétiques (Riley et al., 2013), une moindre variation saisonnière (Bateman & Fleming, 2012), et une localisation prévisible (Oro et al., 2013). Ces avantages sont d'autant plus importants lorsque l'accès aux ressources naturelles est limité. Plusieurs études ont montré que la consommation de nourriture anthropique chez certaines espèces est négativement corrélée à la disponibilité de nourriture naturelle, ce qui suggère que l'alimentation anthropique permet de pallier un déficit en ressources naturelles (sapajou à barbe, *Cebus libidinosus* : de Freitas et al., 2008 ; sapajou noir, *Sapajus nigritus* : Mikich & Liebsch, 2014 ; vervet, *Chlorocebus pygerythrus* : Thatcher et al., 2020 ; renard roux, *Vulpes vulpes* : Tsukada & Nonaka, 1996). Cependant, la nourriture humaine peut aussi être intrinsèquement attrayante pour les animaux, indépendamment de la disponibilité des ressources naturelles. Chez des orang-outans, des chimpanzés, des gorilles et des ours noirs (*Ursus americanus*), par exemple, la consommation d'aliments anthropiques n'est pas un indicateur de la disponibilité des ressources naturelles (Campbell-Smith et al., 2010 ; Couturier et al., 2022 ; Merkle et al., 2013 ; Seiler & Robbins, 2016). Chez des chimpanzés, des babouins jaunes (*Papio cynocephalus*) et des cercopithèques ascagne (*Cercopithecus ascanius*), l'alimentation dans certaines cultures est inversement corrélée à la disponibilité de ressources naturelles, tandis que la consommation d'autres aliments cultivés n'y est pas corrélée, suggérant une attractivité particulière de ces aliments (Hockings et al., 2009 ; Naughton-Treves et al., 1998). Dans le cas des magots d'Aïn Leuh, mes résultats suggèrent que la consommation d'aliments cultivés apporte des bénéfices qui surpassent les coûts en raison d'un manque de ressources naturelles. Cela devra

cependant être confirmé par la quantification des ressources naturelles disponibles pour les magots, qui a été initiée à Aïn Leuh en 2023.

Les coûts, pour les animaux, associés à la consommation d'aliments anthropiques, proviennent en majeure partie des risques liés aux conflits avec les humains. La façon dont les animaux perçoivent ces risques, et y répondent, est donc un facteur déterminant dans leurs stratégies d'exploitation des espaces et des ressources anthropiques (Hahn et al., 2022). Bien que mes travaux aient apporté des premiers éléments de réponse concernant la perception des risques par les magots dans le contexte des conflits avec les agriculteurs, de nombreuses questions restent encore à explorer. La perception des risques par les animaux, en lien avec la prédation et la présence humaine notamment, ont fait l'objet de nombreuses études ces deux dernières décennies, mais reste difficilement mesurable (Gaynor et al., 2019). On sait que des variations inter-individuelles de perceptions des risques existent, en lien avec différents facteurs tels que l'âge, le sexe, le statut reproductif et la condition physique (Gaynor et al., 2019). Chez de nombreuses espèces (y compris les humains ; Wang et al., 2009), les mâles sont plus enclins à prendre des risques et/ou tendent à percevoir des situations comme moins risquées que les femelles, particulièrement celles ayant des enfants à charge (Priston, 2005 ; Saj et al., 1999 ; Smit et al., 2019 ; Walther, 1969). Les mâles sont ainsi généralement plus impliqués dans l'exploitation de ressources anthropiques que les femelles, comme dans le cas de magots en zone péri-urbaine (Maibeche et al., 2015). Cela m'a menée à conclure que si ce sont majoritairement les femelles qui exploitent les céréales à Aïn Leuh, elles doivent percevoir le champ comme relativement sûr. J'ai suggéré que cela puisse être dû à la forte proximité de la forêt où les magots peuvent se réfugier rapidement, et au faible intérêt que les céréales représentent pour les agriculteurs, qu'ils sont moins enclins à protéger que les fruits cultivés dans les vergers. D'autres facteurs que nous n'avons pas identifiés peuvent cependant entrer en compte. Par exemple, la façon dont les magots perçoivent les risques venant des humains pourrait varier entre individus en raison de variations des comportements des humains envers différentes classes d'âge ou de sexe. Au sein d'une même classe, les individus peuvent aussi avoir des perceptions ou des réactions différentes face aux risques en fonction de leur niveau de tolérance individuel (Hahn et al., 2022). Ces variations individuelles peuvent aussi influencer les comportements du groupe entier, puisque les mouvements collectifs, y compris dans les cultures, sont

souvent dirigés par un individu qui prend seul la décision de se déplacer, comme chez les macaques rhésus et de Tonkean (*Macaca tonkeana* ; Anand & Radhakrishna, 2022 ; Sueur & Petit, 2008). En complément de mes analyses qui portaient sur des tendances moyennes, des analyses fines des interactions avec les perturbateurs anthropiques, à l'échelle individuelle, permettraient de mieux identifier les facteurs déterminant les perceptions et les réponses de différents individus face aux dangers humains. Des patterns intéressants peuvent cependant aussi être décelés à l'échelle du groupe. On sait que des variations de perception des risques existent entre groupes, en lien notamment avec la taille de groupe et l'habituation à la présence humaine (Davidson et al., 2022 ; Engelhardt & Weladji, 2011 ; Mikula et al., 2018). L'habituation à la présence humaine influence la perception des risques, la faisant diminuer dans le cas où les interactions fréquentes avec les humains ne sont pas létales (Papworth et al., 2013 ; Stankowich, 2008). Etant donné le statut de protection de l'espèce et l'interdiction d'en abattre des individus, les magots ont peut-être appris que les risques physiques liés aux interactions avec les humains sont limités. Toutefois, le choix des magots de sélectionner des dortoirs à proximité des vergers, mais pas à l'intérieur, démontre une méfiance à l'égard de ces zones. De plus, nous avons observé que les groupes à Aïn Leuh étaient globalement beaucoup moins cohésifs spatialement que sur d'autres sites. Il arrivait couramment à Aïn Leuh d'observer des mâles adultes seuls très à l'écart de leur groupe. Il arrivait aussi fréquemment que, pendant des journées entières, seulement la moitié (ou moins) des mâles adultes soient présents au sein de leur groupe. Ce type de comportement est inhabituel chez les magots (N. Ménard, *comm.pers*), chez qui la périphérisation des mâles est généralement associée à des processus de fission de groupe, de migration, ou de rencontres inter-groupes (Kuester & Paul, 1997 ; Mehlman & Parkhill, 1988). Lors de rencontres inter-groupes, les mâles adultes et subadultes se déplacent en périphérie de leur groupe pour surveiller le groupe voisin, alors que les femelles restent en position centrale (Mehlman & Parkhill, 1988). Ce type de comportement, couramment observé à Aïn Leuh en l'absence d'autres groupes à proximité, pourrait être dû à une nécessité pour les mâles de faire preuve d'une vigilance accrue et prolongée à cause de la forte présence d'humains et de chiens. L'analyse de ces comportements, en lien avec la proximité des cultures, des habitations, des humains et des chiens, nous en apprendrait certainement plus sur la perception des risques par les magots dans cette zone anthropisée.

La multitude de facteurs influençant la balance coûts-bénéfices de l'alimentation anthropique souligne l'importance d'employer des stratégies combinées pour réduire efficacement la consommation d'aliments agricoles par les animaux sauvages. Cela comprend l'accroissement des avantages liés à la consommation d'aliments naturels, et la réduction des avantages ou l'augmentation des coûts de l'alimentation anthropique. L'accroissement des avantages de l'alimentation naturelle passe par la revalorisation de la productivité des habitats naturels. Cela implique de minimiser les impacts humains dans ces milieux, comme le surpâturage en forêt à Aïn Leuh, et de restaurer certaines zones dégradées. De telles restaurations sont des mesures de long terme. Elles peuvent être menées en parallèle de mesures à plus court terme, telles que l'approvisionnement de nourriture en forêt. Bien que ce type d'approvisionnement se montre parfois efficace pour détourner des animaux de sources alimentaires anthropiques, chez des capucins au Costa Rica par exemple (Baker & Schutt, 2005), il doit être précautionneusement réfléchi car il peut aussi avoir l'effet inverse. Par exemple, au Japon, une telle stratégie visait à éloigner des macaques japonais (*Macaca fuscata*) des cultures tout en les attirant vers une zone touristique, générant ainsi des revenus (Knight, 2017). L'approvisionnement et les contacts fréquents avec les touristes ont eu pour conséquences d'augmenter considérablement la taille de la population et d'habituer les macaques aux humains, facilitant finalement leurs intrusions dans des cultures se trouvant à proximité du parc touristique (Knight, 2017). La réduction des avantages de l'alimentation dans les cultures nécessite de prendre en compte les préférences des animaux lors du choix des types de cultures et de leur positionnement, en cultivant de préférence des plantes moins attirantes pour les animaux, et en positionnant les cultures les plus attractives à une plus grande distance des zones naturelles (Hill, 2017). Enfin, l'augmentation des coûts implique de maintenir chez les animaux une perception élevée des risques associés à l'alimentation humaine. A cette fin, le gardiennage s'est révélé efficace pour de nombreuses espèces (Hill & Wallace, 2012), dont les magots à Aïn Leuh. Cependant, grâce à leurs capacités d'apprentissage, les animaux, et particulièrement les primates, sont capables de s'adapter et de développer de nouvelles stratégies pour contourner les méthodes de dissuasion (Wallace & Hill, 2016). Pour limiter l'habituation des animaux aux risques liés à l'exploitation des espaces anthropiques, il semble donc important de combiner et d'alterner différentes méthodes de dissuasion.

Comprendre comment l'écologie des espèces influence leurs choix alimentaires et leurs réponses face aux perturbations humaines est fondamental pour établir des méthodes de dissuasion efficaces. Toutefois, pour parvenir à une coexistence durable, il est tout aussi crucial de tenir compte des aspects socioculturels, politiques et historiques des communautés humaines (Marchand, 2013 ; Narat et al., 2015 ; Setchell et al., 2017). Mes recherches à Aïn Leuh, portant sur la dimension écologique des conflits, sont préliminaires et s'inscrivent dans le cadre plus vaste du projet d'ANR Cohumag (Cohumag, 2022). Ce projet interdisciplinaire combine les domaines de l'écologie (comportementale, du mouvement, et du paysage), de la sociologie et de l'agroéconomie. L'un des objectifs du projet est de mieux comprendre les comportements des magots, en particulier leurs mouvements, en relation avec les activités humaines. Un autre objectif est d'identifier les différents acteurs humains impliqués dans les conflits, leurs perceptions et leurs intérêts spécifiques qui entrent en jeu dans leurs interactions socio-spatiales avec les magots. L'objectif final est d'élaborer un portefeuille de politiques acceptables pour parvenir à une cohabitation et une coexistence durable entre humains et magots.

Ajustements démographiques face aux pressions naturelles et anthropiques : rôle de la flexibilité comportementale

La deuxième partie de ma thèse porte sur des questions en lien avec la démographie des magots. Dans le chapitre 3, je me suis concentrée sur la démographie de deux groupes de magots vivant dans des zones préservées en Algérie. J'ai estimé les taux de survie et de reproduction âge-spécifiques des femelles, et j'ai analysé l'impact des variations environnementales sur ces paramètres et leur influence sur la croissance des populations. J'ai fait l'hypothèse que, similairement à d'autres espèces longévives aux histoires de vie lentes, la survie adulte devrait rester relativement constante face aux changements environnementaux, tandis que la survie juvénile et la reproduction devraient varier davantage. J'avais aussi prédit que la croissance des populations devrait être plus affectée par la survie adulte que par les autres paramètres. Dans le quatrième et dernier chapitre, j'ai utilisé ces taux de survie et de reproduction pour paramétrer un modèle de viabilité ayant pour but d'estimer les chances de succès d'une réintroduction de magots dans une région du Maroc d'où l'espèce a disparu au début du siècle.

En accord avec mes hypothèses, les magots présentent des patterns démographiques classiques d'espèces longévives. La croissance des populations est sensible à la survie adulte, qui reste stable malgré des conditions environnementales changeantes. La survie des juvéniles et la reproduction sont plus variables mais affectent moins la croissance des populations. Ces observations sont cohérentes avec l'hypothèse du « *demographic buffering* », qui suggère que la sélection naturelle doit minimiser la variabilité temporelle des paramètres démographiques ayant le plus fort impact sur la croissance (Hilde et al., 2020). Malgré certaines années aux conditions difficiles, les populations font preuve de résilience (*i.e.* sont capable d'absorber une perturbation et/ou de récupérer après cette perturbation ; Capdevila et al., 2020) et croissent pendant les 11 années d'étude. Ces deux populations évoluaient dans des habitats relativement épargnés par les activités humaines, et soumis à des variations naturelles de l'environnement. Cependant, dans le contexte actuel d'anthropisation et de dégradation rapide des habitats, la quantité, la magnitude et la durée des perturbations auxquelles l'environnement est soumis pourraient atteindre un seuil au-delà duquel les populations ne sont plus capables de résilience. L'importante flexibilité comportementale des magots contribue sans doute à leur résilience et à leur succès démographique dans des habitats aux conditions variées. Toutefois, la résilience a ses limites. Les perturbations naturelles généralement rencontrées dans des habitats préservés, tels que ceux des magots algériens de mon étude, sont de nature discrète et temporaire (Capdevila et al., 2020). Les perturbations anthropiques telles que les mutations agricoles, elles, sont de longue durée et plus difficiles à absorber (Capdevila et al., 2020). L'interaction de ces deux types de perturbations affecte d'autant plus les capacités de résilience (Strier, 2021). Cela est bien illustré par l'exemple d'une population de muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) vivant dans un fragment forestier au Brésil. La survie et le succès démographique de cette population pendant plusieurs décennies sont largement attribués à la flexibilité comportementale de l'espèce, qui lui a permis d'adapter efficacement ses comportements de cohésion spatiale et d'utilisation verticale de sa niche (Strier, 2021). Cela lui a permis de croître au-delà de la taille prédite par des processus de densité-dépendance dans un fragment de cette taille. Cependant, les limites de la résilience démographique permise par cette flexibilité comportementale face aux pressions anthropiques couplées aux perturbations naturelles semblent avoir été atteintes, comme le suggère la chute démographique importante de la population ces dernières années (Strier, 2021).

Prédire l'impact à long terme des pressions anthropiques sur la démographie des populations de magots, surtout face aux conflits avec les humains dans les zones agricoles, s'avère complexe. Il n'existe à ma connaissance aucune étude de long terme sur les effets démographiques de tels conflits sur des populations de primates. La population de magots que j'ai commencé à étudier à Aïn Leuh en 2021 n'avait jamais été suivie auparavant. Par conséquent, nos données actuelles ne permettent pas encore d'analyser de manière fiable leurs tendances démographiques par rapport aux conditions locales. Nous pouvons cependant noter que les compositions en âge et en sexe des trois groupes étudiés correspondent aux normes connues de l'espèce (Ménard, 2002). Cependant, entre 2021 et 2022, le taux de mortalité des femelles adultes dans l'un des groupes a atteint 0,37, dépassant largement celui des populations des habitats préservés en Algérie (Chapitre 3). Les causes de cette mortalité sont inconnues, nous ne savons pas si elles peuvent être attribuées à des persécutions par les humains, à une vulnérabilité particulière des femelles adultes face à certaines pressions locales, ou à des événements stochastiques. Les pressions humaines ont des impacts variables sur les différentes classes d'âge et de sexe. Par exemple, le braconnage et le tourisme affectent particulièrement la persistance de cohortes de jeunes, impactant la structure démographique des groupes et la capacité des populations à se renouveler (Ménard et al., 2014c). Si les femelles adultes étaient particulièrement affectées par les conflits avec les humains, les conséquences pourraient être dramatiques pour les populations. En effet, la croissance des populations de magots étant particulièrement sensible aux variations de survie adulte, une mortalité importante de cette classe d'âge pourrait entraîner une chute démographique drastique. Le suivi démographique de cette population dans les prochaines années est essentiel car il pourrait apporter des informations précieuses pour la conservation des magots et d'autres espèces ayant des dynamiques comparables et subissant des pressions similaires.

Les résultats du modèle de viabilité offrent des perspectives optimistes pour le succès démographique d'une population de magots réintroduite au Maroc, à condition que la survie des individus ne soit pas gravement affectée après le lâcher. Les groupes à réintroduire comptent peu d'individus, ce qui rend la population particulièrement vulnérable à la stochasticité démographique et aux effets Allee (Armstrong & Seddon, 2008 ; Lande, 1988). La survie de chaque individu peut donc être décisive pour le succès

de la réintroduction. Les défis majeurs que ces groupes pourraient rencontrer proviennent de leur mode de vie social. En effet, la réintroduction pourrait échouer si les groupes manquent de cohésion et que les individus dispersent après le lâcher (Armstrong & Seddon, 2008 ; Wimberger et al., 2010). De plus, les individus à relâcher ayant passé l'essentiel de leur vie en captivité et n'ayant connu la vie sauvage qu'à leur plus jeune âge, il peut leur manquer certaines compétences essentielles à leur survie. Pour ces raisons, les réintroductions d'individus captifs ont historiquement eu moins de succès que celles d'individus sauvages (Griffith et al., 1989). Pour réduire les risques d'échecs liés à ces facteurs, il est très important de permettre aux magots de s'acclimater correctement à leurs nouvelles conditions de vie. Les gestionnaires devront prêter une attention particulière lors de la phase d'acclimatation pour s'assurer que les groupes sont cohésifs avant le lâcher, et que les individus sont capables d'exploiter efficacement les ressources présentes dans leur nouvel habitat (Armstrong & Seddon, 2008 ; Griffith et al., 1989). Il y a des raisons d'être optimiste quant à la capacité des magots à s'adapter rapidement à leur nouvel environnement. Comme souligné dans la première partie de cette thèse, leur importante flexibilité comportementale leur permet d'exploiter une large gamme de ressources alimentaires, y compris des ressources n'existant pas naturellement dans leurs habitats. Cela est illustré par leur consommation de noix à Aïn Leuh, qui souligne leur capacité à développer de nouvelles stratégies d'extraction alimentaire. Les cerneaux de noix sont enfermés dans une coque épaisse et dure, nécessitant un certain nombre de manipulations pour leur extraction, que les magots effectuent avec leurs dents et leurs mains (notons que, même à l'aide d'outils, j'ai moi-même eu beaucoup de difficultés à extraire les cerneaux de noix à Aïn Leuh, dont j'ai trouvé la coque particulièrement robuste). Aucun des aliments naturels renseignés dans le régime des magots n'a une protection aussi robuste (Drucker, 1984 ; Mehlman, 1988 ; Ménard, 1985 ; Ménard & Vallet, 1986). L'extraction et la consommation des cerneaux de noix par les magots pourrait donc relever de comportements innovants. En outre, lors de la phase d'acclimatation à Tazekka, les magots ont commencé à consommer des graines de cistes (S. Dunas, *comm.pers.*), aliments qui ne leur ont pas été proposés par les soigneurs mais qui étaient présents dans leurs enclos. Ces aliments n'ont jamais fait partie de leur régime en captivité, et ils n'existent pas dans les habitats d'origine des individus (N. Ménard, *comm.pers.*). Le suivi comportemental de ces groupes après leur lâcher constituera une excellente opportunité d'étudier davantage la flexibilité comportementale des magots.

L'introduction de ces individus dans un milieu auparavant inconnu nous fournit des conditions quasi-expérimentales pour observer des adaptations comportementales.

Le modèle de viabilité prédit une bonne probabilité d'aboutir à une population viable à moyen terme. Toutefois, un frein potentiel à la persistance de la population réintroduite, qui n'a pas été pris en compte dans mon modèle, est la possibilité de conflits avec les humains. Bien que le parc national de Tazekka représente une vaste zone protégée riche en ressources pour les magots, des terres agricoles se trouvent en périphérie. Même si ces ressources cultivées ne devraient pas être nécessaires pour les magots, du fait de l'abondance de ressources dans le parc, on ne peut écarter la possibilité qu'ils explorent ces zones, surtout en cas d'augmentation significative de la population et de concurrence accrue pour l'espace et les ressources. Si les magots venaient à exploiter les ressources cultivées, cela pourrait avoir des répercussions directes sur la population en cas de conflits avec les humains, mais aussi des répercussions indirectes si les communautés locales venaient à percevoir négativement des programmes de conservation en lesquels ils pourraient perdre confiance (Auster et al., 2022 ; Riley et al., 2018). Il est donc primordial d'anticiper ces problèmes potentiels. Une communication et une transparence avec les populations locales sur les impacts éventuels de la réintroduction, ainsi que la mise en place de programmes de sensibilisation à l'importance de protéger cette espèce emblématique, sont essentielles. De tels programmes de sensibilisation à la conservation des primates ont déjà permis de réduire localement les menaces directement liées aux interactions avec les humains (Kling & Hopkins, 2015). De surcroît, il serait judicieux d'élaborer, en concertation avec les agriculteurs, des stratégies pour dissuader les magots d'entrer dans les zones agricoles. Mon étude sur les conflits humains-magots à Aïn Leuh a apporté des résultats utiles qui pourront être remobilisés pour limiter des incursions éventuelles dans les cultures dans ce nouveau contexte. Si le domaine des magots venait à se rapprocher des zones cultivées, ces mesures devraient être mises en place avant que les magots ne s'habituent à s'alimenter dans ces zones. S'appliquer pendant la phase d'acclimatation pré-lâcher à déshabituer les magots des contacts avec les humains est aussi crucial pour limiter les risques qu'ils s'aventurent dans des zones anthropiques après le lâcher (Guy et al., 2012 ; Guy & Curnoe, 2013).

Vers une coexistence durable entre humains et faune sauvage – Le cas particulier du magot

Le magot est une espèce emblématique à haute valeur patrimoniale au Maroc et en Algérie. Seul primate non-humain naturellement présent en Afrique du Nord, sa conservation revêt une importance particulière dans le cadre de la préservation des primates. A bien des égards, son cas n'a pourtant rien d'unique. Les menaces qui pèsent sur lui sont largement répandues et affectent de nombreuses autres espèces. L'exploitation forestière, le pastoralisme, le braconnage, l'expansion agricole et les conflits avec les humains impactent la faune sauvage à travers le monde. Dans le contexte actuel d'anthropisation et d'augmentation des espaces partagés entre humains et faune sauvage, l'avenir des magots, comme celui de bien d'autres espèces, est incertain. Cependant, l'augmentation ces dix dernières années des mesures de protection et de conservation du magot suscitent de l'optimisme. Bien que toutes les espèces menacées ne bénéficient pas d'autant de mesures de conservation, la sauvegarde des habitats d'espèces emblématiques « parapluies » telles que le magot profite également à de nombreuses espèces animales et végétales cohabitant dans ces mêmes écosystèmes.

Diverses actions de protection du magot démontrent déjà leur efficacité. Les mesures renforcées contre le commerce illégal et la sensibilisation du public ont permis une hausse notable du nombre d'individus sauvés (Wallis et al., 2020). Dans les montagnes du Rif au Maroc, où certains bergers avaient pour habitude de chasser et persécuter les magots, Waters (2014) a réussi à influencer positivement leur perception de ces macaques. L'utilisation combinée de méthodes ethnographiques prenant en compte des facteurs culturels et sociaux, la sensibilisation à la conservation de la faune locale et l'implication des chercheurs dans la communauté locale ont permis une transition des normes des bergers de la persécution des magots à leur conservation (Waters, 2014). Au Maroc et en Algérie, des plans d'action nationaux sont en place pour réduire les pressions sur les habitats des magots (Wallis et al., 2020). Le programme de réintroduction dans le parc national de Tazekka, marquant la première réintroduction progressive (« *soft release* ») de magots au Maroc, avec une phase d'acclimatation pré-lâcher et un suivi rigoureux post-lâcher, revêt une importance particulière pour la progression des efforts de conservation de cette espèce. Le projet ANR Cohomag lancé en 2022, qui devrait apporter davantage d'éléments de compréhension et de résolution des conflits humain-magot, devrait aussi

apporter une contribution significative à la conservation de l'espèce. Enfin, une étude récente dans les montagnes du Rif apporte des résultats encourageants pour la population de magots de cette région. Auparavant estimée à environ 300 individus, la taille de la population est maintenant estimée à un minimum de 1400 individus (El Harrad et al., 2022). Bien que moins impacté par les activités humaines que le Moyen-Atlas, le Rif subit de plus en plus de pressions qu'il est important de limiter pour maintenir la connectivité nécessaire à la survie de cette population (El Harrad et al., 2022).

Malgré les efforts de conservation pour réduire les pressions exercées localement sur de nombreuses espèces menacées comme le magot, les pressions humaines sur les habitats naturels augmentent à l'échelle globale. Etant donné la forte croissance démographique humaine et les développements associés de nos activités, on prévoit dans les prochaines décennies un accroissement des surfaces urbaines et agricoles, dont l'expansion conduira inévitablement à l'augmentation des zones partagées entre humains et faune sauvage (ONU, 2019 ; Schmitz et al., 2014). Le chevauchement de plus en plus important des zones anthropisées et des aires de distribution des espèces sauvages conduit à une augmentation des conflits avec la faune. Ces conflits, qui viennent s'ajouter à la dégradation de l'environnement causée par les activités humaines, représentent une menace importante pour la persistance des espèces. Pour limiter le déclin des espèces concernées, la coexistence entre humains et faune sauvage s'impose donc comme une nécessité (Woodroffe et al., 2005b). Il est indéniable que la faune peut causer des dommages sérieux aux humains et à leurs moyens de subsistance (Thirgood et al., 2005). Comment alors protéger la faune tout en garantissant notre sécurité ? Il est essentiel de combiner des solutions techniques (surveillance, approvisionnement, barrières, contrôle de la reproduction), des mesures économiques (compensation des dommages), des mesures légales de protection, et de l'engagement communautaire (Woodroffe et al., 2005b). Toutefois, pour parvenir à une coexistence durable, il semble aussi impératif d'augmenter notre tolérance envers les effets que l'accomplissement du cycle de vie des animaux peut avoir sur nos propres vies. Pour cela, une réévaluation de notre propre place au sein du vivant semble nécessaire. En effet, au cœur des conflits humain-faune se trouve l'idée d'une dichotomie entre humain et autres espèces animales (Peterson et al., 2010). Depuis des millénaires, l'être humain s'est perçu au sommet d'une hiérarchie du vivant. Par exemple, en 350 av. J.-C., Aristote soutenait dans la *Politique* que les plantes

avaient été conçues pour les animaux, et les animaux pour les hommes¹ (Salazar Sutil, 2017). Cette perception des hommes comme entité centrale du monde et de l'univers relève de l'anthropocentrisme, qui a façonné un grand nombre de nos cultures, religions et philosophies (Boslaugh, n.d.), et se trouve au cœur des conflits humain-faune (Götttert, 2023 ; Rülke et al., 2020). Pour dépasser cette vision dualiste des humains opposés au reste du vivant, un passage de l'anthropocentrisme à l'éco-centrisme semble impératif. Cela signifie reconnaître que tous les êtres vivants possèdent une valeur intrinsèque égale et méritent les mêmes considérations morales. Heureusement, les mentalités évoluent. Par exemple, en France, les animaux ont été requalifiés en 2015 comme "êtres vivants doués de sensibilité", s'éloignant de leur précédente classification en tant que "biens meubles" (Laugrand, 2015). Dans les sociétés même les plus anthropocentristes, on s'éloigne progressivement de la définition des animaux comme des êtres incomplets par rapport aux humains (Laugrand, 2015). Les perceptions humaines des animaux et de la nécessité de préserver leurs habitats évoluent ; le grand public, tant dans les pays développés que dans ceux en développement, devient progressivement plus conscient des enjeux liés à la conservation (Burivalova et al., 2018 ; Steinberg, 2005). De nombreuses initiatives de conservation prouvent leur efficacité face à des enjeux liés aux perceptions de la faune sauvage (Narat et al., 2015 ; Persson et al., 2015 ; Phillips et al., 2004). L'ensemble de ces progrès nous donne des raisons d'être optimistes quant à la possibilité d'une coexistence avec les autres espèces. N'oublions pas que nous sommes des animaux doués d'une incroyable flexibilité qui nous a permis de nous adapter à presque tous les types d'environnements, et même d'adapter les environnements à nos besoins. Nous sommes capables de mettre cette flexibilité à profit pour garantir non seulement notre survie, mais également pour préserver d'autres espèces.

¹ Il convient de noter que j'utilise ici le terme "homme" alors que j'ai privilégié "humain" tout au long de ce manuscrit. Cela est dû au fait qu'Aristote faisait référence spécifiquement à l'homme, excluant la femme, comme étant au sommet de la hiérarchie du vivant. Je souligne cela car la question du genre joue un rôle dans les perspectives relatives à la faune sauvage et à la conservation (Doubleday, 2020 ; Gore & Kahler, 2012 ; Ogra, 2008).

Références bibliographiques

Hors chapitres



- Abel-Schaad, D., Iriarte, E., López-Sáez, J. A., Pérez-Díaz, S., Sabariego Ruiz, S., Cheddadi, R., & Alba-Sánchez, F. (2018). Are *Cedrus atlantica* forests in the Rif Mountains of Morocco heading towards local extinction? *The Holocene*, *28*(6), 1023–1037. <https://doi.org/10.1177/0959683617752842>
- Amici, F., Aureli, F., & Call, J. (2008). Fission-fusion dynamics, behavioral flexibility, and inhibitory control in primates. *Current Biology*, *18*(18), 1415–1419. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.08.020>
- Anand, S., & Radhakrishna, S. (2017). Investigating trends in human-wildlife conflict: Is conflict escalation real or imagined? *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, *10*(2), 154–161. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2017.02.003>
- Anand, S., & Radhakrishna, S. (2022). Collective movement decision-making in primates in crop-raiding contexts. *Behavioural Processes*, *196*, 104604. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2022.104604>
- Anderson, A., Lindell, C. A., Moxcey, K. M., Siemer, W. F., Linz, G. M., Curtis, P. D., Carroll, J. E., Burrows, C. L., Boulanger, J. R., Steensma, K. M. M., & Shwiff, S. A. (2013). Bird damage to select fruit crops: The cost of damage and the benefits of control in five states. *Crop Protection*, *52*, 103–109. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2013.05.019>
- Arai, J. A., & Feig, L. A. (2011). Long-lasting and transgenerational effects of an environmental enrichment on memory formation. *Brain Research Bulletin*, *85*(1), 30–35. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2010.11.003>
- Arar, A., Tabet, S., Nouidjem, Y., Bounar, R., & Chenchouni, H. (2018). Projected small-scale range reductions of *Cedrus atlantica* forests due to climate change at the Belezma National Park (Algeria). In H. Chenchouni, E. Errami, F. Rocha, & L. Sabato (Eds.), *Exploring the Nexus of Geoecology, Geography, Geoarcheology and Geotourism: Advances and Applications for Sustainable Development in Environmental Sciences and Agroforestry Research*. (pp. 15–19). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-01683-8_4
- Armstrong, D. P., & Reynolds, M. H. (2012). Modelling reintroduced populations: The state of the art and future directions. In J. G. Ewen, D. P. Armstrong, K. A. Parker, & P. J. Seddon (Eds.), *Reintroduction Biology: Integrating Science and Management* (pp. 165–222). <https://doi.org/10.1002/9781444355833.ch6>
- Armstrong, D. P., & Seddon, P. J. (2008). Directions in reintroduction biology. *Trends in Ecology & Evolution*, *23*(1), 20–25. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.003>
- Ashton, B. J., Thornton, A., & Ridley, A. R. (2018). An intraspecific appraisal of the social intelligence hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *373*(1756), 20170288. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2017.0288>
- Audet, J.-N., & Lefebvre, L. (2017). What's flexible in behavioral flexibility? *Behavioral Ecology*, *28*(4), 943–947. <https://doi.org/10.1093/beheco/arx007>

- Auster, R. E., Barr, S. W., & Brazier, R. E. (2022). Renewed coexistence: Learning from steering group stakeholders on a beaver reintroduction project in England. *European Journal of Wildlife Research*, 68(1), 1. <https://doi.org/10.1007/s10344-021-01555-6>
- Avery, M., & Cummings, J. L. (2003). Chemical repellents for reducing crop damage by blackbirds. *USDA Wildlife Services - Staff Publications*. https://digitalcommons.unl.edu/icwdm_usdanwrc/199
- Baker, M., & Schutt, A. (2005). Managing monkeys and mangos. In J. D. Paterson & J. Wallis (Eds.), *Commensalism and conflict: The human-primate interface* (pp. 445–463).
- Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2012). Big city life: Carnivores in urban environments. *Journal of Zoology*, 287(1), 1–23. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00887.x>
- Beasley, J. C., & Rhodes, O. E. (2010). Influence of patch-and landscape-level attributes on the movement behavior of raccoons in agriculturally fragmented landscapes. *Canadian Journal of Zoology*, 88(2), 161–169. <https://doi.org/10.1139/Z09-137>
- Benson-Amram, S., Dantzer, B., Stricker, G., Swanson, E. M., & Holekamp, K. E. (2016). Brain size predicts problem-solving ability in mammalian carnivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(9), 2532–2537. <https://doi.org/10.1073/pnas.1505913113>
- Berger, L. R., & McGraw, W. S. (2007). Further evidence for eagle predation of, and feeding damage on, the Taung child. *South African Journal of Science*, 103(11–12), 496–498.
- Bicca-Marques, J. C., Muhle, C. B., Prates, H. M., de Oliveira, S. G., & Calegari-Marques, C. (2009). Habitat impoverishment and egg predation by *Alouatta caraya*. *International Journal of Primatology*, 30(5), 743–748. <https://doi.org/10.1007/s10764-009-9373-y>
- Bomford, M., & O'Brien, P. H. (1990). Sonic deterrents in animal damage control: A review of device tests and effectiveness. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 18(4), 411–422.
- Bond, A. B., Kamil, A. C., & Balda, R. P. (2003). Social complexity and transitive inference in corvids. *Animal Behaviour*, 65(3), 479–487. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2101>
- Bond, A. B., Kamil, A. C., & Balda, R. P. (2007). Serial reversal learning and the evolution of behavioral flexibility in three species of North American corvids (*Gymnorhinus cyanocephalus*, *Nucifraga columbiana*, *Aphelocoma californica*). *Journal of Comparative Psychology*, 121(4), 372. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.121.4.372>
- Borg, C., Majolo, B., Qarro, M., & Semple, S. (2014). A comparison of body size, coat condition and endoparasite diversity of wild Barbary macaques exposed to different levels of tourism. *Anthrozoös*, 27(1), 49–63. <https://doi.org/10.2752/175303714X13837396326378>
- Borrego, N., & Gaines, M. (2016). Social carnivores outperform asocial carnivores on an innovative problem. *Animal Behaviour*, 114, 21–26. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.01.013>

- Boslaugh, S. E. (n.d.). Anthropocentrism. In *Encyclopedia Britannica*. <https://www.britannica.com/topic/anthropocentrism>
- Breitwisch, R., & Breitwisch, M. (1991). House sparrows open an automatic door. *The Wilson Bulletin (Wilson Ornithological Society)*, *103*(4), 725–726.
- Brook, L. A., Johnson, C. N., & Ritchie, E. G. (2012). Effects of predator control on behaviour of an apex predator and indirect consequences for mesopredator suppression. *Journal of Applied Ecology*, *49*(6), 1278–1286. <https://doi.org/10.2307/23353507>
- Brotcorne, F., Giraud, G., Gunst, N., Fuentes, A., Wandia, I. N., Beudels-Jamar, R. C., Poncin, P., Huynen, M.-C., & Leca, J.-B. (2017). Intergroup variation in robbing and bartering by long-tailed macaques at Uluwatu Temple (Bali, Indonesia). *Primates*, *58*(4), 505–516. <https://doi.org/10.1007/s10329-017-0611-1>
- Buchan, J. C., Alberts, S. C., Silk, J. B., & Altmann, J. (2003). True paternal care in a multi-male primate society. *Nature*, *425*(6954), Article 6954. <https://doi.org/10.1038/nature01866>
- Burivalova, Z., Butler, R. A., & Wilcove, D. S. (2018). Analyzing Google search data to debunk myths about the public's interest in conservation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *16*(9), 509–514. <https://doi.org/10.1002/fee.1962>
- Butler, J. R. A. (2000). The economic costs of wildlife predation on livestock in Gokwe communal land, Zimbabwe. *African Journal of Ecology*, *38*(1), 23–30. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.2000.00209.x>
- Campbell-Smith, G., Campbell-Smith, M., Singleton, I., & Linkie, M. (2011). Raiders of the lost bark: Orangutan foraging strategies in a degraded landscape. *PLOS ONE*, *6*(6), e20962. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020962>
- Campbell-Smith, G., Simanjourang, H. V. P., Leader-Williams, N., & Linkie, M. (2010). Local attitudes and perceptions toward crop-raiding by orangutans (*Pongo abelii*) and other nonhuman primates in northern Sumatra, Indonesia. *American Journal of Primatology*, *72*(10), 866–876. <https://doi.org/10.1002/ajp.20822>
- Camperio Ciani, A., Martinoli, L., Capiluppi, C., Arahou, M., & Mouna, M. (2001). Effects of water availability and habitat quality on bark-stripping behavior in Barbary macaques. *Conservation Biology*, *15*(1), 259–265. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.99019.x>
- Camperio Ciani, A., Palentini, L., & Mouna, M. (2003). *The human dimension of the recent decline and possible recovery of the central Middle Atlas forest in Morocco*. Proceedings of the Workshop of Forest Landscape Restoration, Ifrane, Morocco. <https://www.research.unipd.it/handle/11577/163713>
- Camperio-Ciani, A. C., Palentini, L., Arahou, M., Martinoli, L., Capiluppi, C., & Mouna, M. (2005). Population decline of *Macaca sylvanus* in the Middle Atlas of Morocco. *Biological Conservation*, *121*(4), 635–641. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.06.009>

- Can, Ö. E., D’Cruze, N., Garshelis, D. L., Beecham, J., & Macdonald, D. W. (2014). Resolving human-bear conflict: A global survey of countries, experts, and key factors. *Conservation Letters*, 7(6), 501–513. <https://doi.org/10.1111/conl.12117>
- Capdevila, P., Stott, I., Beger, M., & Salguero-Gómez, R. (2020). Towards a comparative framework of demographic resilience. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(9), 776–786. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.05.001>
- Carne, C., Semple, S., MacLarnon, A., Majolo, B., & Maréchal, L. (2017). Implications of tourist-macaque interactions for disease transmission. *EcoHealth*, 14(4), 704–717. <https://doi.org/10.1007/s10393-017-1284-3>
- Carney, K. M., & Sydeman, W. J. (1999). A review of human disturbance effects on nesting colonial waterbirds. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 22(1), 68–79. <https://doi.org/10.2307/1521995>
- Chauhan, A., & Pirta, R. S. (2010). Agonistic interactions between humans and two species of monkeys (rhesus monkey *Macaca mulatta* and Hanuman langur *Semnopithecus entellus*) in Shimla, Himachal Pradesh. *Journal of Psychology*, 1(1), 9–14. <https://doi.org/10.1080/09764224.2010.11885439>
- Cheddadi, R., Fady, B., François, L., Hajar, L., Suc, J.-P., Huang, K., Demarteau, M., Vendramin, G. G., & Ortu, E. (2009). Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1361–1371. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02063>
- Chiyo, P. I., Moss, C. J., Archie, E. A., Hollister-Smith, J. A., & Alberts, S. C. (2011). Using molecular and observational techniques to estimate the number and raiding patterns of crop-raiding elephants. *Journal of Applied Ecology*, 48(3), 788–796. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.01967.x>
- Cline, R., Sexton, N., & Stewart, S. C. (2007). *A human-dimensions review of human-wildlife disturbance: A literature review of impacts, frameworks, and management solutions* (USGS Numbered Series 2007–1111; Open-File Report). U.S. Geological Survey. <https://doi.org/10.3133/ofr20071111>
- Cohumag. (2022). *Comprendre les normes de réaction spatiales des humains et des magots pour construire de nouvelles solutions pour une coexistence durable*. Agence nationale de la recherche. <https://anr.fr/Projet-ANR-22-CE03-0008>
- Conde, D. A., Staerk, J., Colchero, F., da Silva, R., Schöley, J., Baden, H. M., Jouvét, L., Fa, J. E., Syed, H., Jongejans, E., Meiri, S., Gaillard, J.-M., Chamberlain, S., Wilcken, J., Jones, O. R., Dahlgren, J. P., Steiner, U. K., Bland, L. M., Gomez-Mestre, I., ... Vaupel, J. W. (2019). Data gaps and opportunities for comparative and conservation biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(19), 9658–9664. <https://doi.org/10.1073/pnas.1816367116>
- Conover, M. R. (2001). *Resolving Human-Wildlife Conflicts: The Science of Wildlife Damage Management*. CRC Press.

- Converse, S. J., Moore, C. T., & Armstrong, D. P. (2013). Demographics of reintroduced populations: Estimation, modeling, and decision analysis. *The Journal of Wildlife Management*, 77(6), 1081–1093. <https://doi.org/10.1002/jwmg.590>
- Couturier, C., Bortolamiol, S., Ortmann, S., Okimat, J.-P., Asalu, E., & Krief, S. (2022). All-you-can-eat: Influence of proximity to maize gardens on the wild diet and the forest activities of the Sebitoli chimpanzee community in Kibale National Park. *Animals*, 12(7), Article 7. <https://doi.org/10.3390/ani12070806>
- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: The role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97(2), 153–166. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970201.x>
- Dall, S. R. X. (2004). Behavioural biology: Fortune favours bold and shy personalities. *Current Biology: CB*, 14(12), R470-472. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.06.011>
- Daly, M., Rauschenberger, J., & Behrends, P. (1982). Food aversion learning in kangaroo rats: A specialist-generalist comparison. *Animal Learning & Behavior*, 10(3), 314–320. <https://doi.org/10.3758/BF03213716>
- Dammhahn, M., Mazza, V., Schirmer, A., Göttsche, C., & Eccard, J. A. (2020). Of city and village mice: Behavioural adjustments of striped field mice to urban environments. *Scientific Reports*, 10(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69998-6>
- Davidson, A., Malkinson, D., & Shanas, U. (2022). Wild boar foraging and risk perception—Variation among urban, natural, and agricultural areas. *Journal of Mammalogy*, 103(4), 945–955. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyac014>
- de Freitas, C. H. de, Setz, E. Z. F., Araújo, A. R. B., & Gobbi, N. (2008). Agricultural crops in the diet of bearded capuchin monkeys, *Cebus libidinosus* Spix (Primates: Cebidae), in forest fragments in southeast Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25, 32–39. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752008000100006>
- Deleuze, S., Brotcorne, F., Polet, R., Soma, G., Rigaux, G., Giraud, G., Cloutier, F., Poncin, P., Wandia, N., & Huynen, M.-C. (2021). Tubectomy of pregnant and non-pregnant female Balinese macaques (*Macaca fascicularis*) with post-operative monitoring. *Frontiers in Veterinary Science*, 8, 688656. <https://doi.org/10.3389/fvets.2021.688656>
- Dickman, A. J. (2010). Complexities of conflict: The importance of considering social factors for effectively resolving human-wildlife conflict. *Animal Conservation*, 13(5), 458–466. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2010.00368.x>
- Dickman, A. J. (2013). From cheetahs to chimpanzees: A comparative review of the drivers of human-carnivore conflict and human-primate conflict. *Folia Primatologica*, 83(3–6), 377–387. <https://doi.org/10.1159/000339812>
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>

- Doubleday, K. F. (2020). Tigers and “Good Indian Wives”: Feminist political ecology exposing the gender-based violence of human–wildlife conflict in Rajasthan, India. *Annals of the American Association of Geographers*, 110(5), 1521–1539. <https://doi.org/10.1080/24694452.2020.1723396>
- Drucker, G. R. (1984). The feeding ecology of the Barbary macaque and cedar forest conservation in the Moroccan Moyen Atlas. In J. E. Fa (Ed.), *The Barbary Macaque: A Case Study in Conservation* (pp. 135–164). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2785-1_6
- Duarte, M. H. L., Vecci, M. A., Hirsch, A., & Young, R. J. (2011). Noisy human neighbours affect where urban monkeys live. *Biology Letters*, 7(6), 840–842. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0529>
- Dunbar, R. I. (1991). Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, 57(3), 121–131. <https://doi.org/10.1159/000156574>
- Dunbar, R. I. (1992). Time: A hidden constraint on the behavioural ecology of baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31(1), 35–49. <https://doi.org/10.1007/BF00167814>
- Edwards, C. A. (2002). Assessing the effects of environmental pollutants on soil organisms, communities, processes and ecosystems. *European Journal of Soil Biology*, 38(3), 225–231. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(02\)01150-0](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(02)01150-0)
- El Harrad, A., Chetuan, M., Waters, S., Chetuan, A., & Radford, L. (2022). Barbary macaque presence in the Rif Mountains, North Morocco. *Primate Conservation*, 36, 125–129.
- Engelhardt, S. C., & Weladji, R. B. (2011). Effects of levels of human exposure on flight initiation distance and distance to refuge in foraging eastern gray squirrels (*Sciurus carolinensis*). *Canadian Journal of Zoology*, 89(9), 823–830. <https://doi.org/10.1139/z11-054>
- Espinosa, S., & Jacobson, S. K. (2012). Human-wildlife conflict and environmental education: Evaluating a community program to protect the Andean bear in Ecuador. *The Journal of Environmental Education*, 43(1), 55–65. <https://doi.org/10.1080/00958964.2011.579642>
- Everding, S. E., & Jones, D. N. (2006). Communal roosting in a suburban population of Torresian crows (*Corvus orru*). *Landscape and Urban Planning*, 74(1), 21–33. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.09.024>
- Fatima, T., Showkat, U., & Hussain, S. Z. (2018). Nutritional and health benefits of walnuts. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 7(2), 1269–1271.
- Felton, A. M., Felton, A., Raubenheimer, D., Simpson, S. J., Foley, W., Wood, J., Wallis, I., & Lindenmayer, D. B. (2009). Protein content of diets dictates the daily energy intake of a free-ranging primate. *Behavioral Ecology*, 20(4), 685–690. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp021>

- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., & Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, *309*(5734), 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Fontúrbel, F. E., & Simonetti, J. A. (2011). Translocations and human-carnivore conflicts: Problem solving or problem creating? *Wildlife Biology*, *17*(2), 217–224. <https://doi.org/10.2981/10-091>
- Foster, S. A., Wund, M. A., & Baker, J. A. (2015). Evolutionary influences of plastic behavioral responses upon environmental challenges in an adaptive radiation. *Integrative and Comparative Biology*, *55*(3), 406–417. <https://doi.org/10.1093/icb/icv083>
- Fuentes, A. (2006). Human culture and monkey behavior: Assessing the contexts of potential pathogen transmission between macaques and humans. *American Journal of Primatology*, *68*(9), 880–896. <https://doi.org/10.1002/ajp.20295>
- Gabriel, W., Luttbeg, B., Sih, A., & Tollrian, R. (2005). Environmental tolerance, heterogeneity, and the evolution of reversible plastic responses. *The American Naturalist*, *166*(3), 339–353. <https://doi.org/10.1086/432558>
- Galat-Luong, A., & Galat, G. (2005). Conservation and survival adaptations of Temminck's red colobus (*Procolobus badius temmincki*), in Senegal. *International Journal of Primatology*, *26*(3), 585–603. <https://doi.org/10.1007/s10764-005-4367-x>
- Gaynor, K. M., Brown, J. S., Middleton, A. D., Power, M. E., & Brashares, J. S. (2019). Landscapes of fear: Spatial patterns of risk perception and response. *Trends in Ecology & Evolution*, *34*(4), 355–368. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.004>
- Gaynor, K. M., Hojnowski, C. E., Carter, N. H., & Brashares, J. S. (2018). The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science*, *360*(6394), 1232–1235. <https://doi.org/10.1126/science.aar7121>
- Gazagne, E., Savini, T., Ngoprasert, D., Poncin, P., Huynen, M.-C., & Brotcorne, F. (2020). When northern pigtailed macaques (*Macaca leonina*) cannot select for ideal sleeping sites in a degraded habitat. *International Journal of Primatology*, *41*(4), 614–633. <https://doi.org/10.1007/s10764-020-00173-4>
- Giltsdorf, J. M., Hygnstrom, S. E., & VerCauteren, K. C. (2002). Use of frightening devices in wildlife damage management. *Integrated Pest Management Reviews*, *7*(1), 29–45. <https://doi.org/10.1023/A:1025760032566>
- Gittleman, J. L., Funk, S. M., Macdonald, D. W., & Wayne, R. K. (Eds.). (2001). *Carnivore conservation* (Cambridge University Press, Vol. 5).
- Gleiss, A. C., Wilson, R. P., & Shepard, E. L. C. (2011). Making overall dynamic body acceleration work: On the theory of acceleration as a proxy for energy expenditure.

Methods in Ecology and Evolution, 2(1), 23–33. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00057.x>

González Lagos, C. A. (2012). *Behavioural flexibility: Evolutionary past and its role in a changing world*. [Ph.D. thesis, Universitat Autònoma de Barcelona]. <https://ddd.uab.cat/record/112982>

Gordon, I. J. (2009). What is the future for wild, large herbivores in human-modified agricultural landscapes? *Wildlife Biology*, 15(1), 1–9. <https://doi.org/10.2981/06-087>

Gore, M. L., & Kahler, J. S. (2012). Gendered risk perceptions associated with human-wildlife conflict: Implications for participatory conservation. *PLOS ONE*, 7(3), e32901. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032901>

Götttert, T. (2023). Cross-landscape approaches to human wildlife conflicts—Naïve or necessary? *Diversity*, 15(5), Article 5. <https://doi.org/10.3390/d15050653>

Green, J. A. (2011). The heart rate method for estimating metabolic rate: Review and recommendations. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 158(3), 287–304. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.09.011>

Griffith, B., Scott, J. M., Carpenter, J. W., & Reed, C. (1989). Translocation as a species conservation tool: Status and strategy. *Science*, 245(4917), 477–480. <https://doi.org/10.1126/science.245.4917.477>

Guy, A. J., & Curnoe, D. (2013). Guidelines for the rehabilitation and release of vervet monkeys. *Primate Conservation*, 2013(27), 55–63. <https://doi.org/10.1896/052.027.0103>

Guy, A. J., Stone, O. M. L., & Curnoe, D. (2012). The release of a troop of rehabilitated vervet monkeys (*Chlorocebus aethiops*) in KwaZulu-Natal, South Africa: Outcomes and assessment. *Folia Primatologica*, 82(6), 308–320. <https://doi.org/10.1159/000337269>

Hahn, N. R., Wall, J., Denninger-Snyder, K., Goss, M., Sairowua, W., Mbise, N., Estes, A. B., Ndambuki, S., Mjinga, E. E., Douglas-Hamilton, I., & Wittemyer, G. (2022). Risk perception and tolerance shape variation in agricultural use for a transboundary elephant population. *Journal of Animal Ecology*, 91(1), 112–123. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13605>

Hamilton, P. B., Rolshausen, G., Uren Webster, T. M., & Tyler, C. R. (2017). Adaptive capabilities and fitness consequences associated with pollution exposure in fish. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1712), 20160042. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0042>

Hanya, G., Ménard, N., Qarro, M., Ibn Tattou, M., Fuse, M., Vallet, D., Yamada, A., Go, M., Takafumi, H., Tsujino, R., Agetsuma, N., & Wada, K. (2011). Dietary adaptations of temperate primates: Comparisons of Japanese and Barbary macaques. *Primates*, 52(2), 187–198. <https://doi.org/10.1007/s10329-011-0239-5>

- Harveson, P. M., Lopez, R. R., Collier, B. A., & Silvy, N. J. (2007). Impacts of urbanization on Florida Key deer behavior and population dynamics. *Biological Conservation*, *134*(3), 321–331. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.07.022>
- Herr, J., Schley, L., Engel, E., & Roper, T. J. (2010). Den preferences and denning behaviour in urban stone martens (*Martes foina*). *Mammalian Biology*, *75*(2), 138–145. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2008.12.002>
- Herr, J., Schley, L., & Roper, T. J. (2009). Socio-spatial organization of urban stone martens. *Journal of Zoology*, *277*(1), 54–62. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00510.x>
- Hetman, M., Kubicka, A. M., Sparks, T. H., & Tryjanowski, P. (2019). Road kills of non-human primates: A global view using a different type of data. *Mammal Review*, *49*(3), 276–283. <https://doi.org/10.1111/mam.12158>
- Hilde, C. H., Gamelon, M., Sæther, B.-E., Gaillard, J.-M., Yoccoz, N. G., & Pélabon, C. (2020). The demographic buffering hypothesis: Evidence and challenges. *Trends in Ecology & Evolution*, *35*(6), 523–538. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.02.004>
- Hill, C. (2005). People, crops and primates: A conflict of interests. In J. D. Paterson & J. Wallis (Eds.), *Commensalism and conflict: The human–primate interface* (pp. 359–384). Norman: American Society of Primatologists.
- Hill, C. M. (2017). Primate crop feeding behavior, crop protection, and conservation. *International Journal of Primatology*, *38*(2), 385–400. <https://doi.org/10.1007/s10764-017-9951-3>
- Hill, C. M., & Wallace, G. E. (2012). Crop protection and conflict mitigation: Reducing the costs of living alongside non-human primates. *Biodiversity and Conservation*, *21*(10), 2569–2587. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0318-y>
- Hoare, R. (2001). Management implications of new research on problem elephants. *Pachyderm*, *30*, 44–48.
- Hockings, K. J., Anderson, J. R., & Matsuzawa, T. (2009). Use of wild and cultivated foods by chimpanzees at Bossou, Republic of Guinea: Feeding dynamics in a human-influenced environment. *American Journal of Primatology*, *71*(8), 636–646. <https://doi.org/10.1002/ajp.20698>
- Hockings, K. J., McLennan, M. R., Carvalho, S., Ancrenaz, M., Bobe, R., Byrne, R. W., Dunbar, R. I. M., Matsuzawa, T., McGrew, W. C., Williamson, E. A., Wilson, M. L., Wood, B., Wrangham, R. W., & Hill, C. M. (2015). Apes in the Anthropocene: Flexibility and survival. *Trends in Ecology & Evolution*, *30*(4), 215–222. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.02.002>
- Hockings, K. J., Yamakoshi, G., Kabasawa, A., & Matsuzawa, T. (2010). Attacks on local persons by chimpanzees in Bossou, Republic of Guinea: Long-term perspectives. *American Journal of Primatology*, *72*(10), 887–896. <https://doi.org/10.1002/ajp.20784>

- Holekamp, K. E., Swanson, E. M., & Van Meter, P. E. (2013). Developmental constraints on behavioural flexibility. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *368*(1618), 20120350. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0350>
- Hosonuma, N., Herold, M., Sy, V. D., Fries, R. S. D., Brockhaus, M., Verchot, L., Angelsen, A., & Romijn, E. (2012). An assessment of deforestation and forest degradation drivers in developing countries. *Environmental Research Letters*, *7*(4), 044009. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/4/044009>
- Humphrey, N. K. (1976). The social function of intellect. In P. P. G. Bateson & R. A. Hinde (Eds.), *Growing points in ethology* (pp. 303–317). Cambridge University Press.
- Imam, E., & Yahya, H. S. A. (2001). Management of monkey problem in Aligarh Muslim University campus, Uttar Pradesh. *Zoos' Print Journal*, *17*(1), 685–687. <https://doi.org/10.11609/jott.zpj.17.1.685-7>
- Inskip, C., & Zimmermann, A. (2009). Human-felid conflict: A review of patterns and priorities worldwide. *Oryx*, *43*(1), 18–34. <https://doi.org/10.1017/S003060530899030X>
- IUCN/SSC. (2012). *Guidelines for reintroductions and other conservation translocations* (Resource Version 1). IUCN Species Survival Commission. <https://www.iucn.org/resources/publication/guidelines-reintroductions-and-other-conservation-translocations>
- Jerusalinsky, L., Teixeira, F. Z., Lokschin, L. X., Alonso, A., Jardim, M. M. de A., Cabral, J. N. H., Printes, R. C., & Buss, G. (2010). Primatology in southern Brazil: A transdisciplinary approach to the conservation of the brown-howler-monkey *Alouatta guariba clamitans* (Primates, Atelidae). *Iheringia. Série Zoologia*, *100*, 403–412. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212010000400015>
- Johns, A. D. (1986). Effects of selective logging on the behavioral ecology of West Malaysian primates. *Ecology*, *67*(3), 684–694. <https://doi.org/10.2307/1937692>
- Jolly, A. (1966). Lemur social behavior and primate intelligence. *Science*, *153*(3735), 501–506. <https://doi.org/10.1126/science.153.3735.5>
- Jones-Engel, L., Engel, G. A., Heidrich, J., Chalise, M., Poudel, N., Viscidi, R., Barry, P. A., Allan, J. S., Grant, R., & Kyes, R. (2006). Temple monkeys and health implications of commensalism, Kathmandu, Nepal. *Emerging Infectious Diseases*, *12*(6), 900–906. <https://doi.org/10.3201/eid1206.060030>
- Karimullah, K., Widdig, A., Sah, S. A. M., & Amici, F. (2022). Understanding potential conflicts between human and non-human-primates: A large-scale survey in Malaysia. *Biodiversity and Conservation*, *31*(4), 1249–1266. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02386-w>
- Kibaja, M. (2014). Diet of the ashy red colobus (*Piliocolobus tephrosceles*) and crop-raiding in a forest-farm mosaic, Mbuji, Rukwa Region, Tanzania. *Primate Conservation*, *2014*(28), 109–116. <https://doi.org/10.1896/052.028.0108>

- King, L. E., Douglas-Hamilton, I., & Vollrath, F. (2011). Beehive fences as effective deterrents for crop-raiding elephants: Field trials in northern Kenya. *African Journal of Ecology*, 49(4), 431–439. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2011.01275.x>
- Klegarth, A. R., Hollocher, H., Jones-Engel, L., Shaw, E., Lee, B. P.-H., Feeney, T., Holmes, D., Lagaea, D., & Fuentes, A. (2017). Urban primate ranging patterns: GPS-collar deployments for *Macaca fascicularis* and *M. sylvanus*. *American Journal of Primatology*, 79(5), e22633. <https://doi.org/10.1002/ajp.22633>
- Kling, K., & Hopkins, M. (2015). Are we making the grade? Practices and reported efficacy measures of primate conservation education programs. *American Journal of Primatology*, 77(4), 434–448. <https://doi.org/10.1002/ajp.22359>
- Knight, J. (2017). Commentary: Wildlife tourism as crop protection? Double-goal provisioning and the transvaluation of the macaque in postwar Japan. *Human–Wildlife Interactions*, 11(2), 217–230. <https://doi.org/10.26077/vef7-2v90>
- Korstjens, A. H., Lehmann, J., & Dunbar, R. I. M. (2010). Resting time as an ecological constraint on primate biogeography. *Animal Behaviour*, 79(2), 361–374. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.11.012>
- Krief, S., Cibot, M., Bortolamiol, S., Seguya, A., Krief, J.-M., & Masi, S. (2014). Wild chimpanzees on the edge: Nocturnal activities in croplands. *PLoS One*, 9(10), e109925. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109925>
- Kuester, J., & Paul, A. (1984). Female reproductive characteristics in semifree-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus* L. 1758). *Folia Primatologica*, 43(2–3), 69–83. <https://doi.org/10.1159/000156173>
- Kuester, J., & Paul, A. (1997). Group fission in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Affenberg Salem. *International Journal of Primatology*, 18(6), 941–966. <https://doi.org/10.1023/A:1026396113830>
- Kummer, H., & Goodall, J. (1985). Conditions of innovative behaviour in primates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 308(1135), 203–214. <https://doi.org/10.1098/rstb.1985.0020>
- LaFleur, M., & Gould, L. (2009). Feeding outside the forest: The importance of crop raiding and an invasive weed in the diet of gallery forest ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) following a cyclone at the Beza Mahafaly Special Reserve, Madagascar. *Folia Primatologica*, 80(3), 233–246. <https://doi.org/10.1159/000240968>
- Lande, R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241(4872), 1455–1460. <https://doi.org/10.1126/science.3420403>
- Laugrand, F. (2015). Les sciences humaines et sociales peuvent-elles sortir de l'anthropocentrisme? *Anthropologie et Sociétés*, 39(1–2), 295–311. <https://doi.org/10.7202/1030850ar>

- Le Gouar, P., Vallet, D., Ernoult, A., Petit, E. J., Rantier, Y., Dréano, S., Qarro, M., & Ménard, N. (2021). A multiscale analysis of landscape resistance reveals genetic isolates in an endangered forest-specialist species the Barbary macaque (*Macaca sylvanus*). *Biological Conservation*, 263, 109337. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109337>
- Lea, S. E. G., Chow, P. K. Y., Leaver, L. A., & McLaren, I. P. L. (2020). Behavioral flexibility: A review, a model, and some exploratory tests. *Learning & Behavior*, 48(1), 173–187. <https://doi.org/10.3758/s13420-020-00421-w>
- Ledón-Rettig, C. C., Richards, C. L., & Martin, L. B. (2013). Epigenetics for behavioral ecologists. *Behavioral Ecology*, 24(2), 311–324. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars145>
- Lee, P. C. (1991). Adaptations to environmental change: An evolutionary perspective. In H. O. Box (Ed.), *Primate responses to environmental change* (pp. 39–56). Springer.
- Lee, P., & Priston, N. (2005). Human attitudes to primates: Perceptions of pests, conflict and consequences for primate conservation. *Commensalism and Conflict: The Human-Primate Interface*, 4, 1–23. <https://doi.org/10.1002/047001539X.ch1>
- Lefebvre, L., Reader, S. M., & Sol, D. (2004). Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain, Behavior and Evolution*, 63(4), 233–246. <https://doi.org/10.1159/000076784>
- Lefebvre, L., Whittle, P., Lascaris, E., & Finkelstein, A. (1997). Feeding innovations and forebrain size in birds. *Animal Behaviour*, 53(3), 549–560. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0330>
- Lendrum, P. E., Crooks, K. R., & Wittemyer, G. (2017). Changes in circadian activity patterns of a wildlife community post high-intensity energy development. *Journal of Mammalogy*, 98(5), 1265–1271. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx097>
- Liker, A., & Bókony, V. (2009). Larger groups are more successful in innovative problem solving in house sparrows. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(19), 7893–7898. <https://doi.org/10.1073/pnas.0900042106>
- Loveridge, A., Wang, S. W., Frank, L., & Seidensticker, J. (2010). People and wild felids: Conservation of cats and management of conflicts. In D. W. Macdonald & A. J. Loveridge (Eds.), *Biology and conservation of wild felids* (pp. 161–195). New York: Oxford University Press. <http://repository.si.edu/xmlui/handle/10088/11074>
- Lowry, H., Lill, A., & Wong, B. B. M. (2013). Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological Reviews*, 88(3), 537–549. <https://doi.org/10.1111/brv.12012>
- Luncz, L. V., Mundry, R., & Boesch, C. (2012). Evidence for cultural differences between neighboring chimpanzee communities. *Current Biology: CB*, 22(10), 922–926. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.03.031>
- Luncz, L. V., Svensson, M. S., Haslam, M., Malaivijitnond, S., Proffitt, T., & Gumert, M. (2017). Technological response of wild macaques (*Macaca fascicularis*) to anthropogenic change.

- International Journal of Primatology*, 38(5), 872–880. <https://doi.org/10.1007/s10764-017-9985-6>
- Madden, F. (2004). Creating coexistence between humans and wildlife: Global perspectives on local efforts to address human–wildlife conflict. *Human Dimensions of Wildlife*, 9(4), 247–257. <https://doi.org/10.1080/10871200490505675>
- Maibeche, Y., Moali, A., Yahi, N., & Menard, N. (2015). Is diet flexibility an adaptive life trait for relic and peri-urban populations of the endangered primate *Macaca sylvanus*? *PloS One*, 10(2), e0118596. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118596>
- Majolo, B., van Lavieren, E., Maréchal, L., MacLarnon, A., Marvin, G., Qarro, M., & Semple, S. (2013). Out of Asia: The singular case of the Barbary macaque. In S. Radhakrishna, M. A. Huffman, & A. Sinha (Eds.), *The macaque connection* (pp. 167–183). Springer, New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-3967-7_11
- Marchand, G. (2013). Les conflits hommes/animaux sauvages sous le regard de la géographie. *Carnets de géographes*, 5, Article 5. <https://doi.org/10.4000/cdg.1070>
- Marchand, G. (2016). Analyse de la dimension spatiale des conflits homme/faune sauvage dans la réserve de développement durable de la rivière Uatumã (Amazonas, Brésil). *Cybergeo: European Journal of Geography*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.27807>
- Maréchal, L., MacLarnon, A., Majolo, B., & Semple, S. (2016a). Primates' behavioural responses to tourists: Evidence for a trade-off between potential risks and benefits. *Scientific Reports*, 6(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/srep32465>
- Maréchal, L., Semple, S., Majolo, B., & MacLarnon, A. (2016b). Assessing the effects of tourist provisioning on the health of wild Barbary macaques in Morocco. *PLOS ONE*, 11(5), e0155920. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155920>
- Maréchal, L., Semple, S., Majolo, B., Qarro, M., Heistermann, M., & MacLarnon, A. (2011). Impacts of tourism on anxiety and physiological stress levels in wild male Barbary macaques. *Biological Conservation*, 144(9), 2188–2193. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.05.010>
- Marker, L. L., Dickman, A. J., & Macdonald, D. W. (2005). Perceived effectiveness of livestock-guarding dogs placed on Namibian farms. *Rangeland Ecology & Management*, 58(4), 329–336. [https://doi.org/10.2111/1551-5028\(2005\)058\[0329:PEOLDP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2111/1551-5028(2005)058[0329:PEOLDP]2.0.CO;2)
- Mazué, F., Guerbois, C., Fritz, H., Rebout, N., & Petit, O. (2023). Less bins, less baboons: Reducing access to anthropogenic food effectively decreases the urban foraging behavior of a troop of chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*) in a peri-urban area. *Primates*, 64(1), 91–103. <https://doi.org/10.1007/s10329-022-01032-x>
- McKinney, T. (2011). The effects of provisioning and crop-raiding on the diet and foraging activities of human-commensal white-faced Capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology*, 73(5), 439–448. <https://doi.org/10.1002/ajp.20919>

- McLennan, M. R. (2008). Beleaguered chimpanzees in the agricultural district of Hoima, Western Uganda. *Primate Conservation*, 23(1), 45–54. <https://doi.org/10.1896/052.023.0105>
- Md-Zain, B., Tarmizi, M., & Mohd-Zaki, M. (2011). Campus monkeys of Universiti Kebangsaan Malaysia: Nuisance problems and students' perceptions. In M. Gumert, L. Jones-Engel, & A. Fuentes (Eds.), *Monkeys on the edge: Ecology and management of long-tailed macaques and their interface with humans* (pp. 101–117). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511974434.006>
- Mehlman, P. T. (1988). Food resources of the wild Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) in high-altitude fir forest, Ghomaran Rif, Morocco. *Journal of Zoology*, 214(3), 469–490.
- Mehlman, P. T. (1989). Comparative density, demography, and ranging behavior of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) in marginal and prime conifer habitats. *International Journal of Primatology*, 10(4), 269–292. <https://doi.org/10.1007/BF02737418>
- Mehlman, P. T., & Parkhill, R. S. (1988). Intergroup interactions in wild Barbary macaques (*Macaca sylvanus*), Ghomaran Rif mountains, Morocco. *American Journal of Primatology*, 15(1), 31–44. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350150105>
- Meijaard, E., Buchori, D., Hadiprakarsa, Y., Utami-Atmoko, S. S., Nurcahyo, A., Tjiu, A., Prasetyo, D., Nardiyono, Christie, L., Ancrenaz, M., Abadi, F., Antoni, I. N. G., Armayadi, D., Dinato, A., Ella, Gumelar, P., Indrawan, T. P., Kussaritano, Munajat, C., ... Mengersen, K. (2011). Quantifying killing of orangutans and human-orangutan conflict in Kalimantan, Indonesia. *PLOS ONE*, 6(11), e27491. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027491>
- Ménard, N. (1985). Le régime alimentaire de *Macaca sylvanus* dans différents habitats d'Algérie. 1.-Régime en chênaie décidue. *Revue d'Ecologie*, 40, 451–466.
- Ménard, N. (2002). Ecological plasticity of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 11(S1), 95–100. <https://doi.org/10.1002/evan.10067>
- Ménard, N., Foulquier, A., Vallet, D., Qarro, M., Le Gouar, P., & Pierre, J.-S. (2014c). How tourism and pastoralism influence population demographic changes in a threatened large mammal species. *Animal Conservation*, 17(2), 115–124. <https://doi.org/10.1111/acv.12063>
- Ménard, N., Hecham, R., Vallet, D., Chikhi, H., & Gautier-Hion, A. (1990). Grouping patterns of a mountain population of *Macaca sylvanus* in Algeria – A fission-fusion system? *Folia Primatologica*, 55(3–4), 166–175. <https://doi.org/10.1159/000156512>
- Ménard, N., Motsch, P., Delahaye, A., Saintvanne, A., Le Flohic, G., Dupé, S., Vallet, D., Qarro, M., & Pierre, J.-S. (2013). Effect of habitat quality on the ecological behaviour of a temperate-living primate: Time-budget adjustments. *Primates*, 54(3), 217–228. <https://doi.org/10.1007/s10329-013-0350-x>

- Ménard, N., Motsch, P., Delahaye, A., Saintvanne, A., Le Flohic, G., Dupé, S., Vallet, D., Qarro, M., Tattou, M. I., & Pierre, J.-S. (2014b). Effect of habitat quality on diet flexibility in Barbary macaques. *American Journal of Primatology*, 76(7), 679–693. <https://doi.org/10.1002/ajp.22262>
- Ménard, N., Neves, E., & Le Gouar, P. (2022). La flexibilité comportementale face aux perturbations de l'Anthropocène. Ce que le spatial nous apprend du temporel. In E. Baratay (Ed.), *Les animaux historicisés—Pourquoi situer leurs comportements dans le temps et l'espace?* (pp. 195–208). Editions de la Sorbonne. <https://univ-rennes.hal.science/hal-04193057>
- Menard, N., Quarro, M., Latuilliere, M., Crouau-Roy, B., & Le Grelle, E. (1999). Biodiversity in the cedar-oak forests: The Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) as a biological indicator. *Proceedings of the First International Conference on Biodiversity and Natural Resources Preservation, Ifrane*, 111–116.
- Ménard, N., Rantier, Y., Foulquier, A., Qarro, M., Chillasse, L., Vallet, D., Pierre, J.-S., & Butet, A. (2014a). Impact of human pressure and forest fragmentation on the Endangered Barbary macaque *Macaca sylvanus* in the Middle Atlas of Morocco. *Oryx*, 48(2), 276–284. <https://doi.org/10.1017/S0030605312000312>
- Ménard, N., & Vallet, D. (1986). Le régime alimentaire de *Macaca sylvanus* dans différents habitats d'Algérie: II: Régime en forêt sempervirente et sur les sommets rocheux. *Revue d'Ecologie*, 41, 173–192.
- Ménard, N., & Vallet, D. (1993). Population dynamics of *Macaca sylvanus* in Algeria: An 8-year study. *American Journal of Primatology*, 30(2), 101–118. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350300203>
- Ménard, N., & Vallet, D. (1996). Demography and ecology of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) in two different habitats. In J.E. Fa, D.G. Lindburg (Eds.), *Evolutionary ecology and behaviour of macaques* (pp. 106–131). Cambridge University Press, Cambridge.
- Ménard, N., & Vallet, D. (1997). Behavioral responses of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) to variations in environmental conditions in Algeria. *American Journal of Primatology*, 43(4), 285–304. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1997\)43:4<285::AID-AJP1>3.0.CO;2-T](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1997)43:4<285::AID-AJP1>3.0.CO;2-T)
- Ménard, N., von Segesser, F., Scheffrahn, W., Pastorini, J., Vallet, D., Gaci, B., Martin, R. D., & Gautier-Hion, A. (2001). Is male–infant caretaking related to paternity and/or mating activities in wild Barbary macaques (*Macaca sylvanus*)? *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences-Series III-Sciences de La Vie*, 324(7), 601–610. [https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(01\)01339-7](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(01)01339-7)
- Merkle, J. A., Robinson, H. S., Krausman, P. R., & Alaback, P. (2013). Food availability and foraging near human developments by black bears. *Journal of Mammalogy*, 94(2), 378–385. <https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-002.1>

- Mikich, S. B., & Liebsch, D. (2014). Damage to forest plantations by tufted capuchins (*Sapajus nigritus*): Too many monkeys or not enough fruits? *Forest Ecology and Management*, *314*, 9–16. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.11.026>
- Mikula, P., Šaffa, G., Nelson, E., & Tryjanowski, P. (2018). Risk perception of vervet monkeys *Chlorocebus pygerythrus* to humans in urban and rural environments. *Behavioural Processes*, *147*, 21–27. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.12.011>
- Milich, K. M., Stumpf, R. M., Chambers, J. M., & Chapman, C. A. (2014). Female red colobus monkeys maintain their densities through flexible feeding strategies in logged forests in Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Physical Anthropology*, *154*(1), 52–60. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22471>
- Murray, D. A. H., Clarke, M. B., & Ronning, D. A. (2013). *The current and potential costs of invertebrate pests in grain crops*. Grains Research and Development Corporation. <https://grdc.com.au/resources-and-publications/all-publications/publications/2013/02/the-current-and-potential-costs-of-invertebrate-pests-in-grain-crops>
- Narat, V., Pennec, F., Krief, S., Ngawolo, J. C. B., & Dumez, R. (2015). Conservation communautaire et changement de statuts du bonobo dans le Territoire de Bolobo. *Revue d'ethnoécologie*, *7*, Article 7. <https://doi.org/10.4000/ethnoecologie.2206>
- Naughton-Treves, L., Treves, A., Chapman, C., & Wrangham, R. (1998). Temporal patterns of crop-raiding by primates: Linking food availability in croplands and adjacent forest. *Journal of Applied Ecology*, *35*(4), 596–606. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.3540596.x>
- Naughton-Treves, R., & Treves, A. (2005). Socio-ecological factors shaping local support for wildlife: Crop-raiding by elephants and other wildlife in Africa. In R. Woodroffe, S. Thirgood, & A. Rabinowitz (Eds.), *People and wildlife, conflict or co-existence?* (pp. 252–277). Cambridge University Press.
- Naugle, D. E. (Ed.). (2011). *Energy Development and Wildlife Conservation in Western North America*. Island Press.
- Nijman, V., & Nekaris, K. A.-I. (2010). Testing a model for predicting primate crop-raiding using crop- and farm-specific risk values. *Applied Animal Behaviour Science*, *127*(3), 125–129. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2010.08.009>
- Nithianantharajah, J., & Hannan, A. J. (2006). Enriched environments, experience-dependent plasticity and disorders of the nervous system. *Nature Reviews Neuroscience*, *7*(9), Article 9. <https://doi.org/10.1038/nrn1970>
- Nyhus, P. J. (2016). Human–wildlife conflict and coexistence. *Annual Review of Environment and Resources*, *41*(1), 143–171. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085634>

- Ogra, M. V. (2008). Human–wildlife conflict and gender in protected area borderlands: A case study of costs, perceptions, and vulnerabilities from Uttarakhand (Uttaranchal), India. *Geoforum*, 39(3), 1408–1422. <https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2007.12.004>
- ONU. (2019). *World Urbanization Prospects—The 2018 Revision*. United Nations. <https://population.un.org/wup/publications/Files/WUP2018-Report.pdf>
- Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M. S., & Martínez-Abraín, A. (2013). Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology Letters*, 16(12), 1501–1514. <https://doi.org/10.1111/ele.12187>
- Osborn, F. V., & Hill, C. M. (2005). Techniques to reduce crop loss: Human and technical dimensions in Africa. In R. Woodroffe, S. Thirgood, & A. Rabinowitz (Eds.), *People and wildlife, conflict or co-existence?* (pp. 72–85). Cambridge University Press.
- Overington, S. E., Griffin, A. S., Sol, D., & Lefebvre, L. (2011). Are innovative species ecological generalists? A test in North American birds. *Behavioral Ecology*, 22(6), 1286–1293. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr130>
- Palombit, R. A. (1999). Infanticide and the evolution of pair bonds in nonhuman primates. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 7(4), 117–129. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(1999\)7:4<117::AID-EVAN2>3.0.CO;2-O](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1999)7:4<117::AID-EVAN2>3.0.CO;2-O)
- Palumbi, S. R. (2001). Humans as the world's greatest evolutionary force. *Science*, 293(5536), 1786–1790. <https://doi.org/10.1126/science.293.5536.1786>
- Papworth, S., Milner-Gulland, E. J., & Slocombe, K. (2013). Hunted woolly monkeys (*Lagothrix poeppigii*) show threat-sensitive responses to human presence. *PLOS ONE*, 8(4), e62000. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062000>
- Parris, K. M., & Hazell, D. L. (2005). Biotic effects of climate change in urban environments: The case of the grey-headed flying-fox (*Pteropus poliocephalus*) in Melbourne, Australia. *Biological Conservation*, 124(2), 267–276. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.035>
- Persson, J., Rauset, G. R., & Chapron, G. (2015). Paying for an endangered predator leads to population recovery. *Conservation Letters*, 8(5), 345–350. <https://doi.org/10.1111/conl.12171>
- Peterson, M. N., Birckhead, J. L., Leong, K., Peterson, M. J., & Peterson, T. R. (2010). Rearticulating the myth of human–wildlife conflict. *Conservation Letters*, 3(2), 74–82. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2010.00099.x>
- Phillips, M. K., Bangs, E. E., Mech, L. D., Kelly, B. T., & Fazio, B. B. (2004). Grey wolves—Yellowstone: Extermination and recovery of red wolf and grey wolf in the contiguous United States. In D. W. Macdonald & C. Sillero-Zubiri (Eds.), *The Biology and Conservation of Wild Canids* (p. 0). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198515562.003.0019>

- Poirier, F. E. (1969). Behavioral flexibility and intertroop variation among Nilgiri langurs (*Presbytis johnii*) of South India. *Folia Primatologica*, 11(1–2), 119–133. <https://doi.org/10.1159/000155260>
- Pollard, K. A., & Blumstein, D. T. (2008). Time allocation and the evolution of group size. *Animal Behaviour*, 76(5), 1683–1699. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.08.006>
- Pragatheesh, A. (2011). Effect of human feeding on the road mortality of rhesus nacaques on National Highway—7 routed along Pench Tiger Reserve, Madhya Pradesh, India. *Journal of Threatened Taxa*, 1656–1662. <https://doi.org/10.11609/JoTT.o2669.1656-62>
- Prange, S., Gehrt, S. D., & Wiggers, E. P. (2004). Influences of anthropogenic resources on raccoon (*Procyon lotor*) movements and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 85(3), 483–490. <https://doi.org/10.1644/1383946>
- Priston, N. E. C. (2005). *Crop-raiding by Macaca ochreata brunnescens in Sulawesi: Reality, perceptions and outcomes for conservation* [Ph.D. thesis, University of Cambridge]. <https://ethos.bl.uk/OrderDetails.do?uin=uk.bl.ethos.440609>
- Priston, N. E. C., & McLennan, M. R. (2012). Managing humans, managing macaques: Human-macaque conflict in Asia and Africa. In S. Radhakrishna, M. A. Huffman, & A. Sinha (Eds.), *The Macaque Connection: Cooperation and Conflict between Humans and Macaques* (pp. 225–250). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-3967-7_14
- Ratcliffe, J. M., Fenton, M. B., & Shettleworth, S. J. (2006). Behavioral flexibility positively correlated with relative brain volume in predatory bats. *Brain Behavior and Evolution*, 67(3), 165–176. <https://doi.org/10.1159/000090980>
- Reader, S. M., & Laland, K. N. (2002). Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(7), 4436–4441. <https://doi.org/10.1073/pnas.06204129>
- Reader, S. M., Nover, D., & Lefebvre, L. (2002). Locale-specific sugar packet opening by Lesser Antillean Bullfinches in Barbados. *Journal of Field Ornithology*, 73(1), 82–85. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-73.1.82>
- Reading, R. P., McCain, L., Clark, T. W., & Miller, B. J. (2005). Understanding and resolving the black-tailed prairie dog conservation challenge. In R. Woodroffe, S. Thirgood, & A. Rabinowitz (Eds.), *People and Wildlife, Conflict or Co-existence?* (pp. 209–223). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511614774.014>
- Redfern, J. V., Mckenna, M. F., Moore, T. J., Calambokidis, J., Deangelis, M. L., Becker, E. A., Barlow, J., Forney, K. A., Fiedler, P. C., & Chivers, S. J. (2013). Assessing the risk of ships striking large whales in marine spatial planning. *Conservation Biology*, 27(2), 292–302. <https://doi.org/10.1111/cobi.12029>
- Riddington, R., Hassall, M., Lane, S. J., Turner, P. A., & Walters, R. (1996). The impact of disturbance on the behaviour and energy budgets of Brent geese *Branta b. bernicla*. *Bird Study*, 43(3), 269–279. <https://doi.org/10.1080/00063659609461019>

- Riley, E. P. (2007). Flexibility in diet and activity patterns of *Macaca tonkeana* in response to anthropogenic habitat alteration. *International Journal of Primatology*, 28(1), 107–133. <https://doi.org/10.1007/s10764-006-9104-6>
- Riley, E. P. (2008). Ranging patterns and habitat use of Sulawesi Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) in a human-modified habitat. *American Journal of Primatology*, 70(7), 670–679. <https://doi.org/10.1002/ajp.20543>
- Riley, E. P., Tolbert, B., & Farida, W. R. (2013). Nutritional content explains the attractiveness of cacao to crop raiding Tonkean macaques. *Current Zoology*, 59(2), 160–169. <https://doi.org/10.1093/czoolo/59.2.160>
- Riley, S. J., Ford, J. K., Triezenberg, H. A., & Lederle, P. E. (2018). Stakeholder trust in a state wildlife agency. *The Journal of Wildlife Management*, 82(7), 1528–1535. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21501>
- Rosatte, R. C. (2000). Management of raccoons (*Procyon lotor*) in Ontario, Canada: Do human intervention and disease have significant impact on raccoon populations? *Mammalia*, 64(4), 369–390. <https://doi.org/10.1515/mamm.2000.64.4.369>
- Rülke, J., Rieckmann, M., Nzau, J. M., & Teucher, M. (2020). How ecocentrism and anthropocentrism influence human–environment relationships in a Kenyan biodiversity hotspot. *Sustainability*, 12(19), Article 19. <https://doi.org/10.3390/su12198213>
- Rymer, T. L., Pillay, N., & Schradin, C. (2013). Extinction or survival? Behavioral flexibility in response to environmental change in the African striped mouse *Rhabdomys*. *Sustainability*, 5(1), 163–186. <https://doi.org/10.3390/su5010163>
- Saj, T. L., Sicotte, P., & Paterson, J. D. (2001). The conflict between vervet monkeys and farmers at the forest edge in Entebbe, Uganda. *African Journal of Ecology*, 39(2), 195–199. <https://doi.org/10.1046/j.0141-6707.2000.00299.x>
- Saj, T., Sicotte, P., & Paterson, J. D. (1999). Influence of human food consumption on the time budget of vervets. *International Journal of Primatology*, 20(6), 977–994. <https://doi.org/10.1023/A:1020886820759>
- Salazar Sutil, N. (2017). Jism for Schism. *Performance Research*, 22(2), 1–7. <https://doi.org/10.1080/13528165.2017.1314695>
- Saunders, R. L., & Sprague, J. B. (1967). Effects of copper-zinc mining pollution on a spawning migration of atlantic salmon. *Water Research*, 1(6), 419–432. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(67\)90051-6](https://doi.org/10.1016/0043-1354(67)90051-6)
- Schmitz, C., van Meijl, H., Kyle, P., Nelson, G. C., Fujimori, S., Gurgel, A., Havlik, P., Heyhoe, E., d’Croz, D. M., Popp, A., Sands, R., Tabeau, A., van der Mensbrugghe, D., von Lampe, M., Wise, M., Blanc, E., Hasegawa, T., Kavallari, A., & Valin, H. (2014). Land-use change trajectories up to 2050: Insights from a global agro-economic model comparison. *Agricultural Economics*, 45(1), 69–84. <https://doi.org/10.1111/agec.12090>

- Schweitzer, C., Gaillard, T., Guerbois, C., Fritz, H., & Petit, O. (2017). Participant profiling and pattern of crop-foraging in chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*) in Zimbabwe: Why does investigating age–sex classes matter? *International Journal of Primatology*, *38*(2), 207–223. <https://doi.org/10.1007/s10764-017-9958-9>
- Schwitzer, C., Glatt, L., Nekaris, K. A.-I., & Ganzhorn, J. U. (2011). Responses of animals to habitat alteration: An overview focussing on primates. *Endangered Species Research*, *14*(1), 31–38. <https://doi.org/10.3354/esr00334>
- Seebacher, F., & Krause, J. (2019). Epigenetics of social behaviour. *Trends in Ecology & Evolution*, *34*(9), 818–830. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.04.017>
- Seiler, N., & Robbins, M. M. (2016). Factors influencing ranging on community land and crop raiding by mountain gorillas. *Animal Conservation*, *19*(2), 176–188. <https://doi.org/10.1111/acv.12232>
- Serradilla, M. J., Akšić, M. F., Manganaris, G. A., Ercisli, S., González-Gómez, D., & Valero, D. (2017). Fruit chemistry, nutritional benefits and social aspects of cherries. *Cherries: Botany, Production and Uses*, 420–441. <https://doi.org/10.1079/9781780648378.0420>
- Setchell, J. M., Fairet, E., Shutt, K., Waters, S., & Bell, S. (2017). Biosocial conservation: Integrating biological and ethnographic methods to study human–primate interactions. *International Journal of Primatology*, *38*(2), 401–426. <https://doi.org/10.1007/s10764-016-9938-5>
- Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, *65*(4), 671–698. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(77\)90015-7](https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90015-7)
- Sha, J. C. M., Gumert, M. D., Lee, B. P. Y.-H., Jones-Engel, L., Chan, S., & Fuentes, A. (2009). Macaque–human interactions and the societal perceptions of macaques in Singapore. *American Journal of Primatology*, *71*(10), 825–839. <https://doi.org/10.1002/ajp.20710>
- Shaffer, L. J., Khadka, K. K., Van Den Hoek, J., & Naithani, K. J. (2019). Human–elephant conflict: A review of current management strategies and future directions. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *6*, 235.
- Sih, A., Bolnick, D. I., Luttbeg, B., Orrock, J. L., Peacor, S. D., Pintor, L. M., Preisser, E., Rehage, J. S., & Vonesh, J. R. (2010). Predator–prey naïveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos*, *119*(4), 610–621. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18039.x>
- Sih, A., Ferrari, M. C. O., & Harris, D. J. (2011). Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*, *4*(2), 367–387. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00166.x>
- Silk, J. B., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2003). Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science*, *302*(5648), 1231–1234. <https://doi.org/10.1126/science.1088580>

- Silk, J. B., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2004). Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya. *Animal Behaviour*, 67(3), 573–582. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.07.001>
- Smit, J., Pozo, R. A., Cusack, J. J., Nowak, K., & Jones, T. (2019). Using camera traps to study the age–sex structure and behaviour of crop-using elephants *Loxodonta africana* in Udzungwa Mountains National Park, Tanzania. *Oryx*, 53(2), 368–376. <https://doi.org/10.1017/S0030605317000345>
- Sol, D., Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Cassey, P., & Lefebvre, L. (2005). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(15), 5460–5465. <https://doi.org/10.1073/pnas.0408145102>
- Soulsbury, C. D., & White, P. C. L. (2015). Human–wildlife interactions in urban areas: A review of conflicts, benefits and opportunities. *Wildlife Research*, 42(7), 541–553. <https://doi.org/10.1071/WR14229>
- Southwick, C. H., & Siddiqi, M. F. (2011). India's rhesus populations: Protectionism versus conservation management. In M. D. Gumert, L. Jones-Engel, & A. Fuentes (Eds.), *Monkeys on the edge: Ecology and management of long-tailed macaques and their interface with humans* (pp. 101–117). Cambridge University Press.
- Southwick, C. H., Siddiqi, M. F., & Oppenheimer, J. R. (1983). Twenty-year changes in rhesus monkey populations in agricultural areas of Northern India. *Ecology*, 64(3), 434–439. <https://doi.org/10.2307/1939961>
- Stamps, J. A. (2007). Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecology Letters*, 10(5), 355–363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01034.x>
- Stankowich, T. (2008). Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 141(9), 2159–2173. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.026>
- Steinberg, P. F. (2005). From public concern to policy effectiveness: Civic conservation in developing countries. *Journal of International Wildlife Law and Policy*, 8(4), 341–366. <https://doi.org/10.1080/13880290500343640>
- Strier, K. B. (2021). The limits of resilience. *Primates*, 62(6), 861–868. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00953-3>
- Strum, S. C. (2010). The development of primate raiding: Implications for management and conservation. *International Journal of Primatology*, 31(1), 133–156. <https://doi.org/10.1007/s10764-009-9387-5>
- Sueur, C., & Petit, O. (2008). Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behavioural Processes*, 78(1), 84–92. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.01.004>

- Taub, D. M. (1977). Geographic distribution and habitat diversity of the Barbary macaque *Macaca sylvanus* L. *Folia Primatologica*, 27(2), 108–133. <https://doi.org/10.1159/000155781>
- Thatcher, H. R., Downs, C. T., & Koyama, N. F. (2019). Anthropogenic influences on the time budgets of urban vervet monkeys. *Landscape and Urban Planning*, 181, 38–44. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.09.014>
- Thatcher, H. R., Downs, C. T., & Koyama, N. F. (2020). Understanding foraging flexibility in urban vervet monkeys, *Chlorocebus pygerythrus*, for the benefit of human-wildlife coexistence. *Urban Ecosystems*, 23(6), 1349–1357. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-01014-1>
- Thirgood, S., Woodroffe, R., & Rabinowitz, A. (2005). The impact of human-wildlife conflict on human lives and livelihoods. In R. Woodroffe, S. Thirgood, & A. Rabinowitz (Eds.), *People and wildlife, conflict or co-existence?* (pp. 13–26). Cambridge University Press.
- Tiller, L. N., Oniba, E., Opira, G., Brennan, E. J., King, L. E., Ndombi, V., Wanjala, D., & Robertson, M. R. (2022). “Smelly” elephant repellent: Assessing the efficacy of a novel olfactory approach to mitigating elephant crop raiding in Uganda and Kenya. *Diversity*, 14(7), Article 7. <https://doi.org/10.3390/d14070509>
- Treves, A., & Karanth, K. U. (2003). Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conservation Biology*, 17(6), 1491–1499. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2003.00059.x>
- Tsukada, H., & Nonaka, N. (1996). Foraging behavior of red foxes *Vulpes vulpes schrencki* utilizing human food in the Shiretoko National Park, Hokkaido. *Mammal Study*, 21(2), 137–151. <https://doi.org/10.3106/mammalstudy.21.137>
- Tuomainen, U., & Candolin, U. (2011). Behavioural responses to human-induced environmental change. *Biological Reviews*, 86(3), 640–657. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00164.x>
- van Doorn, A. C., & O’Riain, M. J. (2020). Nonlethal management of baboons on the urban edge of a large metropole. *American Journal of Primatology*, 82(8), e23164. <https://doi.org/10.1002/ajp.23164>
- van Lavieren, E. (2008). The illegal trade in Barbary macaques from Morocco and its impact on the wild population. *Traffic Bulletin*, 21(3), 123.
- van Lavieren, E., & Wich, S. A. (2010). Decline of the Endangered Barbary macaque *Macaca sylvanus* in the cedar forest of the Middle Atlas Mountains, Morocco. *Oryx*, 44(1), 133–138. <https://doi.org/10.1017/S0030605309990172>
- van Uhm, D. P. (2014). *Illegal trade in Barbary macaques*. Utrecht University. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2593.2402>

- Vanak, A. T., Dickman, C. R., Silva-Rodriguez, E. A., Butler, J. R. A., & Ritchie, E. G. (2015). Top-dogs and under-dogs: Competition between dogs and sympatric carnivores. In M. Gompper (Ed.), *Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199663217.003.0003>
- Von Segesser, F., Menard, N., Gaci, B., & Martin, R. D. (1999). Genetic differentiation within and between isolated Algerian subpopulations of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): Evidence from microsatellites. *Molecular Ecology*, 8(3), 433–442. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00582.x>
- Wallace, G. E., & Hill, C. M. (2016). *Deterring crop-foraging wildlife: Lessons from farms in north-western Uganda*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3837.0321>
- Wallis, J., Benrabah, M. E., Pilot, M., Majolo, B., & Waters, S. (2020). *Macaca sylvanus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2020: E. T12561A50043570*. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T12561A50043570.en>
- Walther, F. R. (1969). Flight behaviour and avoidance of predators in Thomson's gazelle (*Gazella thomsoni* Guenther 1884). *Behaviour*, 34(3), 184–221. <https://doi.org/10.1163/156853969X00053>
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), Article 6879. <https://doi.org/10.1038/416389a>
- Wang, X. T., Kruger, D. J., & Wilke, A. (2009). Life history variables and risk-taking propensity. *Evolution and Human Behavior*, 30(2), 77–84. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2008.09.006>
- Waters, C. N., Zalasiewicz, J., Summerhayes, C., Barnosky, A. D., Poirier, C., Gałuszka, A., Cearreta, A., Edgeworth, M., Ellis, E. C., Ellis, M., Jeandel, C., Leinfelder, R., McNeill, J. R., Richter, D. deB., Steffen, W., Syvitski, J., Vidas, D., Waple, M., Williams, M., ... Wolfe, A. P. (2016). The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. *Science*, 351(6269), aad2622. <https://doi.org/10.1126/science.aad2622>
- Waters, S. (2014). *Including People in Primate Conservation: A Case Study of Shepherds and Barbary Macaques in Bouhachem forest, Northern Morocco* [Ph.D. thesis, Durham University]. <http://etheses.dur.ac.uk/11112/>
- Waters, S., El Harrad, A., Bell, S., & Setchell, J. M. (2019). Interpreting people's behavior toward primates using qualitative data: A case study from North Morocco. *International Journal of Primatology*, 40(3), 316–330. <https://doi.org/10.1007/s10764-019-00087-w>
- Waters, S., & Ulloa, O. (2007). Preliminary survey on the current distribution of primates in Belize. *Neotropical Primates*, 14(2), 80–82. <https://doi.org/10.1896/044.014.0207>
- Western, D., & Waithaka, J. (2005). Policies for reducing human–wildlife conflict: A Kenya case study. In R. Woodroffe, S. Thirgood, & A. Rabinowitz (Eds.), *People and wildlife, conflict or co-existence?* (pp. 357–372). Cambridge University Press.

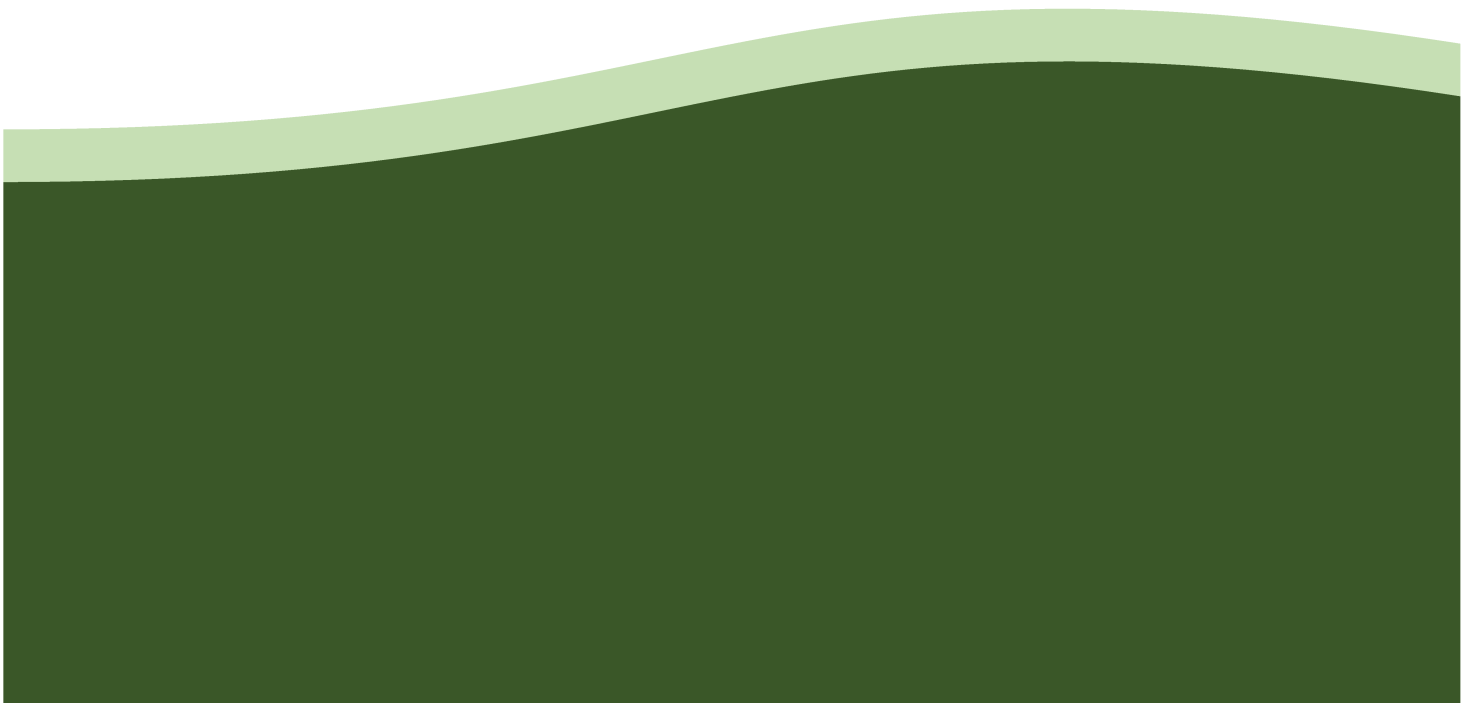
- Wilson, M. W., Ridlon, A. D., Gaynor, K. M., Gaines, S. D., Stier, A. C., & Halpern, B. S. (2020). Ecological impacts of human-induced animal behaviour change. *Ecology Letters*, *23*(10), 1522–1536. <https://doi.org/10.1111/ele.13571>
- Wimberger, K., Downs, C. T., & Perrin, M. R. (2010). Postrelease success of two rehabilitated vervet monkey (*Chlorocebus aethiops*) troops in KwaZulu-Natal, South Africa. *Folia Primatologica*, *81*(2), 96–108. <https://doi.org/10.1159/000314636>
- Woodroffe, R., Hedges, S., & Durant, S. M. (2014). To fence or not to fence. *Science*, *344*(6179), 46–48. <https://doi.org/10.1126/science.1246251>
- Woodroffe, R., Thirgood, S., & Rabinowitz, A. (2005a). *People and Wildlife, Conflict or Co-existence?* Cambridge University Press.
- Woodroffe, R., Thirgood, S., & Rabinowitz, A. (2005b). The future of coexistence: Resolving human-wildlife conflicts in a changing world. In R. Woodroffe, S. Thirgood, & A. Rabinowitz (Eds.), *People and wildlife, conflict or co-existence?* (pp. 388–405). Cambridge University Press.
- Woodroffe, R., Thirgood, S., & Rabinowitz, A. (2005c). The impact of human-wildlife conflict on natural systems. In R. Woodroffe, S. Thirgood, & A. Rabinowitz (Eds.), *People and wildlife, conflict or co-existence?* (Vol. 9, pp. 1–12). Cambridge University Press.

Annexe

Ménard, Neves & Le Gouar (2022).

La flexibilité comportementale face aux perturbations de l'Anthropocène. Ce que le spatial nous apprend du temporel.

In E. Baratay (Ed.), *Les animaux historicisés – Pourquoi situer leurs comportements dans le temps et l'espace ?* (pp. 195-208). Editions de la Sorbonne.



— La flexibilité comportementale
face aux perturbations de l'Anthropocène.
Ce que le spatial nous apprend
du temporel —

Nelly Ménard, Éliisa Neves et Pascaline Le Gouar

Les changements des habitats des animaux sauvages s'accélérent à l'époque de l'Anthropocène, en relation avec le développement des activités humaines. L'Anthropocène, ou « ère de l'humain », peut-être considéré comme une nouvelle époque géologique, actuelle, marquée par une incidence significative et accélérée des activités humaines sur les écosystèmes, telle qu'elle constitue une « force géologique ». Ces changements rapides consistent souvent en des nuisances qui contraignent les animaux à des adaptations. Les populations animales répondront-elles assez vite à ces changements pour éviter l'extinction ? En effet, classiquement, les organismes s'adaptent aux contraintes du milieu sur un temps évolutif, long, qui peut couvrir plusieurs générations. Néanmoins, les animaux ont déjà fait preuve d'adaptations rapides, en particulier en modifiant leurs comportements. Notre propos est, d'une part, de cerner les contraintes qui peuvent limiter la flexibilité comportementale, qu'elles soient d'ordre évolutif, morphologique ou génétique, et, d'autre part, de préciser les facteurs susceptibles de favoriser des changements de comportement chez les animaux. De tels changements sont souvent difficiles à détecter en milieu naturel à l'échelle temporelle des individus ou des populations. Les comparaisons spatiales des comportements d'animaux vivant dans des habitats différents apportent alors des informations précieuses. Nous explorerons donc successivement l'apport de ces deux approches sur des animaux en milieu naturel, puis nous discuterons de l'intérêt de l'approche spatiale pour inférer de la flexibilité temporelle des comportements.

Les éthologistes ont initialement considéré que les comportements des animaux étaient fixés et caractérisés par des patrons spécifiques à chaque espèce¹. Cependant, en 1969, Franck E. Poirier mettait en évidence une certaine flexibilité comportementale chez des primates (*Nilgiri langurs*) en milieu naturel². Ces singes intégraient de nouveaux aliments en réponse à des modifications de leur environnement, ce qui suggérait des mécanismes liés aux capacités d'apprentissage de l'acceptabilité des aliments. La variabilité des comportements

-
1. Nicolas Tinbergen, Albert C. Perdeck, « On the Stimulus Situation Releasing the Begging Response in the Newly Hatched Herring Gull Chick (*Larus Argentatus Argentatus* Pont.) », *Behaviour*, 3/1, 1950, p. 1-39.
 2. Franck E. Poirier, « Behavioral Flexibility and Intertroop Variation among Nilgiri Langurs (*Presbytis Johnii*) of South India », *Folia Primatologica*, 11/1-2, 1969, p. 119-133.

a depuis été largement étudiée chez un grand nombre de taxons, particulièrement chez les primates³. Néanmoins, malgré un large usage, la définition de la flexibilité comportementale chez les animaux reste encore peu consensuelle⁴. Certains auteurs considèrent que ce terme, utilisé pour une trop grande variété de traits dont les mécanismes cognitifs sont difficilement identifiables, induit de la confusion et qu'il faudrait en restreindre l'usage aux cas où il y a apprentissage et résolution de problèmes par des individus⁵. Notre propos n'étant pas ici de redéfinir un concept mais de brosser un tableau englobant des multiples ajustements de comportements animaux soumis à l'influence de divers facteurs, nous adoptons une acception large de la flexibilité comportementale, qu'elle soit qualitative (incluant par exemple des innovations) ou quantitative (incluant par exemple des variations d'allocation de temps à différentes activités). Cette flexibilité comportementale conduit des individus, des groupes, des populations à trouver des solutions différentes face à de nouvelles contraintes ou pour résoudre un problème. La flexibilité comportementale repose sur un répertoire comportemental déjà existant, composé de comportements s'exprimant actuellement et d'autres non exprimés, pouvant être ancestraux. La flexibilité comportementale peut également entraîner l'apparition de nouveaux comportements par l'innovation⁶. Quelle que soit l'origine de la flexibilité (répertoire existant ou innovation), celle-ci reste contrainte par la biologie de l'espèce.

Les contraintes de la flexibilité comportementale

Le degré de flexibilité peut varier entre espèces en fonction de contraintes, telle la taille du cerveau. Chez de nombreuses espèces de primates⁷ et de carnivores⁸, la capacité d'innovation ou de résolution de problèmes chez les individus est liée à la taille de leur néocortex relativement à leur taille corporelle. On trouve les mêmes relations chez les oiseaux, chez lesquels les espèces avec de gros cerveaux relativement au poids corporel ont un meilleur succès lors de la colonisation de nouveaux environnements que des espèces à petits

-
3. Clara B. Jones, *Behavioral Flexibility in Primates. Causes and Consequences*, Chicago, Springer (Developments in Primatology: Progress and Prospects), 2005.
 4. Stephen E. G. Lea *et al.*, « Behavioral Flexibility: A Review, a Model, and Some Exploratory Tests », *Learning & Behavior*, 48/1, 2020, p. 173-187.
 5. Jean-Nicolas Audet, Louis Lefebvre, « What's Flexible in Behavioral Flexibility? », *Behavioral Ecology*, 28/4, 2017, p. 943-947.
 6. Le terme « innovation » est compris ici, relativement à notre capacité à la détecter, en tant que comportement inconnu pour l'espèce par ailleurs, sans qu'il soit toujours possible de distinguer entre une innovation vraie, un comportement ancestral non exprimé, ou tout simplement un défaut d'observation.
 7. Simon M. Reader, Kevin. N. Laland, « Social Intelligence, Innovation, and Enhanced Brain Size in Primates », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99/7, 2002, p. 4436-4441; Ana F. Navarrete *et al.*, « The Coevolution of Innovation and Technical Intelligence in Primates », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371, 2016, 20150186/1690.
 8. Sarah Benson-Amram *et al.*, « Brain Size Predicts Problem-Solving Ability in Mammalian Carnivores », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113/9, 2016, p. 2532-2537.

cerveaux⁹. Par ailleurs, les espèces sédentaires dans des environnements très saisonniers avec stress hivernal ont de meilleures capacités d'innovation que les espèces migrant dans des environnements finalement plus stables précisément afin d'éviter ce stress¹⁰. Tandis que la complexité sociale (c'est-à-dire le cerveau social, le fait de vivre solitaire ou en plus ou moins grands groupes sociaux) et la diversité du répertoire comportemental n'augmentent pas la résolution des problèmes chez les carnivores, l'apprentissage social ou la taille du groupe favorisent l'innovation technique chez les primates, l'intelligence sociale étant un moteur important de l'évolution du cerveau¹¹. Kay E. Holekamp et ses collaborateurs suggèrent aussi que les carnivores seraient moins flexibles que les primates du fait de leur histoire évolutive qui impose des contraintes dues à des adaptations passées de la morphologie de leurs pattes et de leur squelette¹². Il s'agit là du « poids de la phylogénie ». Les espèces engagées dans une hyperspécialisation pourraient ainsi être moins flexibles. Chez les mammifères, ces contraintes expliquent que des animaux qui subissent des pressions similaires, sociales ou provenant de leur milieu naturel, ne déclenchent pas nécessairement une convergence de comportements¹³. Elles conduisent à des comportements spécifiques à l'espèce qui peuvent changer et devenir pérennes dans la mesure où ces changements deviennent avantageux pour les individus. On note également une influence épigénétique sur les variations comportementales, y compris pour les comportements sociaux. Il s'agit là de variations phénotypiques qui sont transmises à court terme entre générations par des mécanismes qui ne découlent pas de variants de séquences d'ADN, mais incluent des processus moléculaires qui affectent l'expression des gènes. Chez les hyènes, par exemple, les comportements agressifs des enfants dépendent des sécrétions hormonales androgènes chez les mères et cet effet persiste à l'âge adulte¹⁴. Cependant, les études chez les animaux montrent que les effets épigénétiques perdurent chez les enfants, éventuellement les petits-enfants, mais pas au-delà, suggérant que la transmission à long terme de l'expérience d'une génération serait évolutivement désavantageuse¹⁵. On suppose que les variations épigénétiques pourraient jouer un rôle de régulateur de la flexibilité comportementale et de moteur d'évolution, mais les mécanismes d'héritabilité (donc les effets transgénérationnels) restent encore mal connus et les effets épigénétiques à

-
9. Daniel Sol *et al.*, « Big Brains, Enhanced Cognition, and Response of Birds to Novel Environments », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102/15, 2005, p. 5460-5465.
 10. Daniel Sol *et al.*, « Brain Size, Innovative Propensity and Migratory Behaviour in Temperate Palaearctic Birds », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272/1571, 2005, p. 1433-1441.
 11. Ana F. Navarrete *et al.*, « The Coevolution of Innovation and Technical Intelligence », art. cité.
 12. Kay E. Holekamp *et al.*, « Developmental Constraints on Behavioural Flexibility », *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 368/1618, 2013, 20120350.
 13. Peter M. Kappeler *et al.*, « Constraints and Flexibility in Mammalian Social Behaviour: Introduction and Synthesis », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368, 2013, 20120337.
 14. Kay E. Holekamp *et al.*, « Developmental Constraints on Behavioural Flexibility », art. cité.
 15. Tabitha M. Powell, « Behavioral Epigenetics: How Nurture Shapes Nature », *Bioscience*, 61/8, 2011, p. 588-592.

long terme, notamment sur le comportement social et la biologie des groupes et des populations, restent à préciser¹⁶.

Les facteurs de changement des comportements

Nous nous focalisons ici sur l'influence des changements de conditions de vie, plus ou moins rapides en raison des activités anthropiques¹⁷. Parmi ceux-ci, les changements climatiques sont d'actualité et préoccupent les écologistes comportementaux quant à la capacité des espèces à y faire face. L'expansion des activités humaines entraîne des dégradations et la disparition d'habitats de la faune, le développement de milieux urbains et des pollutions sonores ou lumineuses. Il existe également une pression humaine plus directe par la chasse et par le tourisme. Enfin, certaines espèces, transportées volontairement ou non lors d'échanges commerciaux ou de mouvements de populations humaines, deviennent invasives dans leur nouvel environnement. Les espèces natives sont alors amenées à ajuster leurs comportements pour contrebalancer l'influence de ces nouvelles espèces et ces dernières modifient leurs comportements pour s'adapter à leur nouvel environnement et établir des populations viables. On considère généralement que les individus seront d'autant plus flexibles que leur espèce a évolué dans des environnements imprédictibles ou très saisonniers, qui permettent de sélectionner de larges normes de réaction (c'est-à-dire la gamme des comportements produits par un même génotype dans des conditions environnementales variables)¹⁸. Cependant, au regard du grand nombre d'espèces actuellement affectées par des changements rapides de leurs conditions de vie, nos connaissances sur leur capacité à ajuster leurs comportements restent limitées. En outre, certains groupes taxinomiques ou certaines espèces sont plus étudiés que d'autres. À titre d'exemple, une revue récente sur les changements de comportements des primates face aux pressions anthropiques souligne que ces connaissances ne concernent en réalité que 17 % des espèces, avec une prédominance des chimpanzés et des macaques¹⁹.

16. Frank Seebacher, Jens Krause, « Epigenetics of Social Behaviour », *Trends in Ecology & Evolution*, 34/9, 2019, p. 818-830.

17. L'influence de facteurs intrinsèques de modification comportementale, tels que l'âge de l'individu ou sa personnalité, ainsi que les processus d'acquisition de nouveaux comportements par facilitation sociale, imitation ou transmission culturelle sont abordés par Fabienne Delfour et Raphaël Chalmeau dans ce volume et ne sont donc pas évoqués ici.

18. Andrew Sih, « Understanding Variation in Behavioural Responses to Human-Induced Rapid Environmental Change: A Conceptual Overview », *Animal Behaviour*, 85/5, 2013, p. 1077-1088.

19. Matthew R. McLennan *et al.*, « The Implications of Primate Behavioral Flexibility for Sustainable Human-Primate Coexistence in Anthropogenic Habitats », *International Journal of Primatology*, 38/2, 2017, p. 105-121.

La flexibilité en milieu naturel, ou la difficulté à appréhender sa temporalité

Les changements de comportement et la capacité d'innovation des animaux ont été mis en évidence le plus souvent en milieu captif. En effet, dans un tel milieu, l'environnement est contrôlé et les expérimentateurs peuvent utiliser des dispositifs qui permettent de tester les capacités individuelles de modification de comportements (par exemple, introduire un nouvel objet, diffuser un son inconnu, modifier la disposition de la nourriture), afin d'analyser les processus cognitifs à l'œuvre comme l'apprentissage ou la mémorisation. La détection des changements temporels de comportements individuels en milieu naturel est plus délicate et relativement rare car les milieux dans lesquels évoluent les individus et les populations restent assez stables dans le temps généralement imparti aux études comportementales (hormis les variations saisonnières auxquelles les espèces sont accoutumées). En plus, historiquement, les chercheurs privilégiaient les études des animaux sauvages dans des habitats peu perturbés, motivés par le désir de connaître leurs comportements « naturels », spécifiques. Actuellement, les changements d'usage des terres par l'humain conduisent à des modifications brutales des conditions de vie des animaux sauvages, ce qui suscite un intérêt grandissant pour comprendre comment ceux-ci modifient (ou non) leurs comportements face à ces situations souvent préjudiciables. Les études appropriées, quasi expérimentales, nécessitent un suivi de long terme, avec des observations avant, pendant et après un événement perturbateur, des mêmes individus, groupes ou populations, bien identifiés et souvent marqués. Ce type d'événement étant par essence discret et imprévisible, ces recherches présentent le risque d'absence de résultats valorisables à l'aune de l'évolution des pratiques institutionnelles en matière de recherche vers des projets à court terme et des normes actuelles de la publication scientifique orientée vers des résultats généralisables. Par conséquent, ce type d'étude reste rare, car il ne répond pas (ou plus) aux critères actuels en vigueur, qui supposent des projets de courte durée, sur des questionnements et des protocoles nouveaux. Les quelques cas évoqués ci-après soulignent la diversité des ajustements temporels individuels. Pour y accéder, il est fréquent d'avoir recours à des artifices, tels que la repasse²⁰, ou la production artificielle de perturbation (pollution sonore, par exemple). Cette dernière technique a été utilisée sur la mangouste naine qui réagit par une augmentation du comportement de vigilance au détriment des autres activités, avec des variations en fonction du statut de dominance²¹.

La rapidité des changements de comportement dépend des facteurs influents et des types de comportement concernés. Les invasions biologiques sont des conditions exceptionnelles pour étudier la flexibilité comportementale des espèces invasives. La flexibilité alimentaire, fréquente chez ces espèces, est

20. La « repasse » consiste à diffuser des sons d'une espèce dans le but de provoquer une réponse comportementale ou vocale de l'animal correspondant.

21. Emma Eastcott *et al.*, « Intrapopulation Variation in the Behavioral Responses of Dwarf Mongooses to Anthropogenic Noise », *Behavioral Ecology*, 31/3, 2020, p. 680-691.

nécessairement très rapide. Par contre, les changements de comportement à l'égard d'un nouveau prédateur se déroulent sur un temps long, probablement parce qu'ils nécessitent plus d'apprentissage. Ces changements longs sont donc plus fréquents chez des espèces natives que parmi des espèces invasives, ce qui est cohérent avec l'hypothèse d'une absence d'ennemis dans le nouveau milieu de l'espèce invasive²². Les individus de certaines espèces invasives montrent une grande flexibilité comportementale face à des événements stochastiques, associée à un apprentissage extrêmement rapide. Ainsi, des corbeaux indiens tropicaux, capables d'envahir des zones désertiques de Jordanie et d'Égypte, ont relocalisé leurs nids sous la couronne des arbres au cours d'une même saison, après avoir essuyé des destructions totales de tous les nids situés en haut des arbres lors d'orages imprévisibles²³. Cette nouvelle localisation a contraint les oiseaux à construire des nids plus petits, mais ces derniers ont accueilli le même nombre de jeunes, maintenant ainsi le taux de reproduction de la population.

Côtoyer des milieux à forte empreinte humaine, qu'ils soient urbains, routiers, industriels ou autres, induit souvent de la pollution sonore. Dans une revue récente sur un large panel de vertébrés et d'invertébrés terrestres et aquatiques, Graeme Shannon et ses collaborateurs soulignent la variété de réactions comportementales face à ce type de pollution, comprenant des altérations de la communication acoustique entre individus, des perturbations de perception acoustique, des modifications des comportements de vigilance antiprédateur et des modifications des comportements d'utilisation d'habitat et de recherche alimentaire²⁴. Ces réactions comportementales ont surtout été étudiées chez les oiseaux et les mammifères marins. Trop de bruit brouille la communication vocale entre congénères et peut masquer la détection directe des prédateurs ou les cris d'alarme des congénères. Les nuisances sonores n'étant généralement pas continues dans le temps, les changements comportementaux associés sont souvent très rapides et réversibles, comme le montrent les exemples suivants. Les oiseaux ajustent différentes catégories de comportement selon le type de pollution sonore (urbain, transports, industriel, militaire) et les caractéristiques physiques des sons (notamment les décibels). Des modifications de la fréquence, de la durée, de la complexité des chants sont le plus souvent évoquées, mais il est aussi mentionné des décalages temporels des chœurs matinaux ou une augmentation de la vigilance. Dans le cas de pollution sonore d'origine militaire ou à proximité d'un aéroport, des mésanges haussent leur niveau de vigilance et réduisent le temps passé à s'alimenter lorsque le volume sonore des avions est maximal, et reprennent leurs activités normales lorsque le volume baisse²⁵.

-
22. Florian Ruland, Jonathan M. Jeschke, « How Biological Invasions Affect Animal Behaviour: A Global, Cross-Taxonomic Analysis », *Journal of Animal Ecology*, 89/11, 2020, p. 2531-2541.
 23. Reuven Yosef *et al.*, « Behavioural and Reproductive Flexibility of an Invasive Bird in an Arid Zone: A Case of the Indian House Crow (*Corvus Splendens*) », *Journal of Arid Environments*, 168, 2019, p. 56-58.
 24. Graeme Shannon *et al.*, « A Synthesis of Two Decades of Research Documenting the Effects of Noise on Wildlife », *Biological Reviews*, 91/4, 2016, p. 982-1005.
 25. José Ignacio Klett-Mingo *et al.*, « Great Tits, *Parus Major*, Increase Vigilance Time and Reduce Feeding Effort During Peaks of Aircraft Noise », *Animal Behaviour*, 115, 2016, p. 29-34.

Il se produit aussi des changements d'utilisation des habitats. Dans une étude pour laquelle les auteurs ont créé une « route fantôme » en simulant des sons de trafic routier, alternant quatre jours de bruit et quatre jours sans²⁶, l'abondance d'oiseaux déclinait de plus de 25 % pendant les périodes bruyantes, puis revenait à la normale pendant les périodes calmes. Chez les mammifères marins, on note des ajustements des comportements de vocalisation et de chant, comme l'augmentation de l'amplitude du son chez des baleines franches, corrélée à celle du niveau sonore local²⁷.

La flexibilité comportementale des individus peut varier entre espèces dans les mêmes conditions de perturbation et sur un même site. Les décisions des animaux entre différentes alternatives dépendent probablement de compromis entre leurs besoins vitaux ou des contraintes, liés notamment à la biologie de leur espèce. Ainsi, lors d'une intensification brutale du trafic routier à l'occasion de rallyes aux États-Unis (avec pollution sonore notamment), le comportement vocal des gobe-mouches (passereau commun) n'est pas modifié, tandis que les cerfs deviennent plus nocturnes pendant leur fourragement à proximité de la route dont les chauves-souris s'éloignent, et que les chiens de prairie augmentent leur vigilance et leurs déplacements au détriment de l'alimentation²⁸. Contrairement à l'effet produit sur les cerfs et les chiens de prairie, réversible dès l'arrêt de la perturbation, celui sur les chauves-souris persiste au moins trois semaines. Cette persistance du changement a également été observée chez des ours de Scandinavie, dont les activités restent plus nocturnes deux jours après un moment de proximité avec des humains²⁹. Connaître les raisons de la persistance des changements de comportement nécessiterait de développer de nouvelles recherches avec de nouveaux questionnements et de nouvelles hypothèses. Chez l'ours, par exemple, il semble que la nocturnité persiste pour limiter le risque de fuite et les coûts induits en cas de nouvelle rencontre avec des humains. Chez les chauves-souris, un changement de distribution des insectes en raison du bruit au moment de l'émergence des jeunes pourrait expliquer qu'elles tardent à occuper de nouveau leur terrain de chasse près de la route d'un rallye. Lorsque des animaux sont soumis à une forte pollution sonore, il est cependant difficile de prédire l'ajustement de leurs comportements. En effet, des espèces d'oiseaux, très proches phylogénétiquement et présentant des caractéristiques similaires de chants, modifient différemment ces derniers en fréquence et en durée lors d'une nuisance sonore³⁰.

26. Christopher J.W. McClure *et al.*, « An Experimental Investigation into the Effects of Traffic Noise on Distributions of Birds: Avoiding the Phantom Road », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280/1773, 2013, 0132290.

27. Susan E. Parks *et al.*, « Individual Right Whales Call Louder in Increased Environmental Noise », *Biology Letters*, 7/1, 2011, p. 33-35.

28. Rachel T. Buxton *et al.*, « Varying Behavioral Responses of Wildlife to Motorcycle Traffic », *Global Ecology and Conservation*, 21, 2020, e00844.

29. Andres Ordiz *et al.*, « Lasting Behavioural Responses of Brown Bears to Experimental Encounters with Humans », *Journal of Applied Ecology*, 50/2, 2013, p. 306-314.

30. Clinton D. Francis *et al.*, « Different Behavioural Responses to Anthropogenic Noise by Two Closely Related Passerine Birds », *Biology Letters*, 7/6, 2011, p. 850-852.

La mobilité spatiale est un comportement essentiel qui permet de se soustraire aux perturbations et de gagner des niches plus favorables. Plusieurs exemples illustrent cette flexibilité chez différents taxons. Les alouates réduisent leurs mouvements immédiatement après la destruction de leur forêt³¹. Par contre, sur le long terme, ils allongent leurs déplacements quotidiens pour explorer de nouveaux sites. Certains individus s'alimentent alors de façon inédite au sol sur des petites plantes, avec des effets négatifs sur les dépenses énergétiques et la survie des individus. À la suite d'un moratoire sur la chasse aux lions au Zimbabwe, leur densité a augmenté, exacerbant la compétition alimentaire. Les lions faisaient alors des trajets quotidiens plus sinueux sur des territoires plus petits. En réponse à l'augmentation de la méfiance des proies, ils utilisaient des habitats plus couverts, augmentant leur succès de capture tout en évitant des rencontres potentiellement violentes avec des congénères³². Les cerfs mâles se soustraient aux périodes de chasse intense en préférant les milieux les plus fermés, au détriment de leur accès aux aliments les plus appréciés comme les myrtilles³³. Les crotales du Canada réduisent leurs déplacements pour éviter les rencontres avec les humains en période d'activités récréatives ou écotouristiques³⁴.

L'augmentation des terres cultivées à proximité des habitats naturels modifie les comportements des animaux dont certains prennent l'habitude de se nourrir dans les cultures, pourvues de nouveaux aliments plus faciles d'accès, plus abondants et plus digestibles que les aliments naturels. Une observation étendue sur quatorze années, menée durant une période d'expansion agricole, a pu détecter de tels changements temporels parmi les mêmes babouins³⁵. Après l'installation de fermes dans son domaine vital, la troupe étudiée s'est rapidement scindée en deux groupes. L'un a commencé à se nourrir régulièrement dans les cultures de céréales et dans les ordures ménagères, d'une manière telle que les aliments d'origine anthropiques étaient passés de 30 % de son régime la première année à 50 % quatre ans plus tard. Ayant moins besoin de chercher sa nourriture, ce groupe passait plus de temps en repos et en interactions sociales que le second groupe, resté non commensal. Néanmoins, les incursions dans les cultures sont risquées et seul un noyau de jeunes très cohésifs est arrivé à surpasser la peur de l'humain pour s'aventurer, développant ainsi de nouvelles stratégies de fourragement.

Le cas d'une population limnétique d'épinoches est riche d'enseignements sur la dimension temporelle des changements de comportement. Ancestralement

-
31. Margaret R. Clarke *et al.*, « Responses to Deforestation in a Group of Mantled Howlers (*Alouatta Palliata*) in Costa Rica », *International Journal of Primatology*, 23/2, 2002, p. 365-381.
 32. Zeke Davidson *et al.*, « Socio-Spatial Behaviour of an African Lion Population Following Perturbation by Sport Hunting », *Biological Conservation*, 144/1, 2011, p. 114-121.
 33. Karen Lone *et al.*, « An Adaptive Behavioural Response to Hunting: Surviving Male Red Deer Shift Habitat at the Onset of the Hunting Season », *Animal Behaviour*, 102, 2015, p. 127-138.
 34. C. Parent, Patrick J. Weatherhead, « Behavioral and Life History Responses of Eastern Massasauga Rattlesnakes (*Sistrurus Catenatus Catenatus*) to Human Disturbance », *Oecologia*, 125/2, 2000, p. 170-178.
 35. Shirley C. Strum, « The Development of Primate Raiding: Implications for Management and Conservation », *International Journal of Primatology*, 31/1, 2010, p. 133-156.

benthique (qui se nourrit au fond des eaux), cette espèce a divergé en plusieurs écotypes, dont un limnétique (qui se nourrit dans une colonne d'eau). L'écotype benthique présente un comportement alimentaire cannibale, se nourrissant de ses embryons, alors que cette tendance a été perdue au cours de l'évolution de l'écotype limnétique, mais il a réémergé dans une population à la suite de l'augmentation de la productivité du lac qu'elle occupe³⁶. En coïncidence avec cette réémergence du cannibalisme, les mâles ont adopté un comportement ancestral paternel de diversion à l'approche de conspécifiques en recherche de nourriture. Les premiers s'éloignent rapidement du nid et fourragent vigoureusement le substrat pour simuler une recherche alimentaire, attirant les conspécifiques qui se mettent à les imiter sans prêter attention au nid contenant les embryons. La prise en compte de la phylogénie au sein d'une radiation adaptative de l'épinoche a permis de conclure que ce récent comportement antiprédateur ressemble à ceux utilisés il y a 12 000 ans³⁷. Il s'agit donc d'un comportement qui avait été longtemps inhibé et qui a été remobilisé à la suite des changements de conditions de vie³⁸. Il s'agit donc *simplement* d'une apparente nouveauté comportementale. Chaque changement de comportement peut ainsi traduire soit une réelle innovation, c'est-à-dire l'émergence d'un comportement nouveau n'ayant jamais existé auparavant dans le répertoire comportemental d'une espèce, soit la réactivation d'un élément existant qui était inhibé pour diverses causes.

L'apport de la comparaison spatiale

Pour les raisons évoquées plus haut, les études détectant des modifications temporelles de comportements chez les mêmes individus en milieu naturel et quantifiant leur durabilité sont rarement possibles. Classiquement, les chercheurs ont donc eu recours à la comparaison spatiale d'individus d'une espèce, vivant dans des milieux différents, afin d'appréhender la variabilité des comportements. Les divergences éventuelles suggèrent l'occurrence de modifications comportementales à un moment donné de l'histoire des groupes et des populations, ou tout au moins prouve la capacité des individus d'une espèce à ajuster leurs comportements aux changements environnementaux. Les détails de cette dynamique temporelle nous échappent néanmoins, à savoir à quel moment et en combien de temps les changements comportementaux ont émergé ou encore comment ces changements ont été initialement transmis entre individus et entre générations. Les exemples suivants sont donc fondés sur des comparaisons d'animaux vivant en différents sites soumis à des conditions contrastées de vie. Ils montrent que les comparaisons spatiales facilitent notre compréhension de

36. Cette augmentation de productivité résultait du développement des systèmes d'épuration qui enrichissent les eaux.

37. Correspond au début de la dernière récession glaciaire, fin Pléistocène-début Holocène.

38. Susan A. Foster *et al.*, « Evolutionary Influences of Plastic Behavioral Responses Upon Environmental Challenges in an Adaptive Radiation », *Integrative and Comparative Biology*, 55/3, 2015, p. 406-417.

la flexibilité comportementale³⁹. Substituer ces comparaisons spatiales au suivi temporel d'individus donnés présente aussi l'avantage d'accéder à des données comportementales pertinentes par des études à plus court terme.

Ainsi, des chercheurs étudient les réponses comportementales au changement climatique par la comparaison entre des sites aux climats contrastés. Par exemple, parmi les pikas d'Amérique du Nord, de petits lagomorphes qui ont disparu de quelques sites en raison du réchauffement climatique, des populations sélectionnent des habitats, inédits pour l'espèce, à microclimats plus favorables leur permettant une activité de surface en milieu de journée⁴⁰. La temporalité et le détail de tels changements nous restent encore inconnus. Une façon indirecte de les approcher serait d'étudier le moment précis de modification des conditions environnementales sur les sites concernés.

Dans le cas d'espèces invasives, celles-ci doivent s'adapter rapidement à de nouveaux milieux, tandis que les espèces natives doivent leur faire face, alors que leur parcours évolutif ne les y a pas forcément préparées. Les différences spatiales de comportement des espèces invasives entre leur milieu d'origine et leur nouveau milieu renseignent sur leur adaptation. Sur la base des réponses comportementales de 148 espèces natives et 50 espèces invasives, il a été montré que les ajustements les plus fréquents concernent les comportements alimentaires, de défense antiprédateur ou de dispersion⁴¹. Les changements de conditions abiotiques (climat, salinité ou oxygénation de l'eau, degré d'humidité des terrains) nécessitent les adaptations les plus rapides. Par exemple, la moule verte dans son milieu d'invasion ferme plus rapidement sa coquille face à la faible salinité de l'eau et au stress osmotique que dans son milieu d'origine. Dans des cas extrêmes, des inversions complètes de rythme nyctéméral se produisent, comme chez ce crapaud buffle transplanté en Australie pour des raisons de lutte biologique et qui a envahi des milieux semi-désertiques. Traditionnellement nocturne pour son hydratation et enfoui dans le sol la journée, il est devenu diurne, profitant de la fraîcheur de réservoirs artificiels d'eau dans le désert pour faire face au stress thermique intense de la journée, le sous-sol étant devenu inhospitalier⁴². Comme les invasions avaient eu lieu trois ans avant l'étude, cela suggère, bien qu'on n'en connaisse pas les modalités précises, que ces animaux ont adopté rapidement leur nouvelle stratégie comportementale.

Face à l'expansion des habitats urbains, certaines espèces réduisent leur répartition spatiale, tandis que d'autres, plus flexibles, profitent des avantages de ces nouveaux habitats, modifiant leurs comportements comparés à leurs conspécifiques ruraux. C'est le cas du goéland argenté et de corbeaux urbains qui avancent et allongent leur période de reproduction, voire s'agrègent pour

39. Un exemple, à propos des tourterelles de la Barbade, est aussi présenté par Pascal Carlier dans ce volume.

40. Erik A. Beever *et al.*, « Behavioral Flexibility as a Mechanism for Coping with Climate Change », *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15/6, 2017, p. 299-308.

41. Florian Ruland, Jonathan M. Jeschke, « How Biological Invasions Affect Animal Behaviour », art. cité.

42. Jonathan K. Webb *et al.*, « Behavioural Flexibility Allows an Invasive Vertebrate to Survive in a Semi-Arid Environment », *Biology Letters*, 10/2, 2014, 20131014.



Fig. 1. Un mâle adulte magot, d'une population vivant en milieu périurbain, qui monopolise des aliments d'origine anthropique.
Photographie Nelly Ménard, 2009.

le repos alors qu'ils ne le font pas en milieu rural⁴³. Chez de nombreuses espèces, mammifères ou oiseaux, la colonisation des habitats urbains s'accompagne de changements de régime alimentaire avec l'inclusion de nourriture d'origine anthropique⁴⁴. C'est le cas parmi des primates « urbanisés », par exemple chez les magots d'Algérie dont une population périurbaine consomme plus d'aliments d'origine humaine que les populations forestières⁴⁵. Cette nourriture, facile d'accès et riche en nutriments, pourrait favoriser la croissance et l'expansion de la population, mais avec un revers pour la santé des individus, avec des cas d'obésité ou des blessures dues à des conflits avec les humains locaux pouvant devenir agressifs lorsque des magots se nourrissent dans les jardins ou les poubelles.

Ce sont les mâles adultes qui consomment le plus ces aliments, parce qu'ils ont priorité sur les femelles et les jeunes et aussi, probablement, parce qu'ils ont moins peur des humains (fig. 1). Cela suggère que l'adaptation aux zones urbaines serait facilitée par les changements des mâles. Dans la population périurbaine étudiée, nous avons constaté que, lorsque la nourriture n'était pas en jeu, les jeunes magots se permettaient de venir toucher les visiteurs, voire

43. Helene Lowry *et al.*, « Behavioural Responses of Wildlife to Urban Environments », *Biological Reviews*, 88/3, 2013, p. 537-549.

44. Nicolas Baron détaille cela pour le renard roux dans ce volume.

45. Yasmina Maibeche *et al.*, « Is Diet Flexibility an Adaptive Life Trait for Relictual and Peri-Urban Populations of the Endangered Primate *Macaca Sylvanus*? », *Plos One*, 10/2, 2015, e0118596.

de les provoquer par de petites et brèves frappes physiques, tandis que les femelles les plus âgées (> 15 ans) se tenaient à distance et évitaient l'humain. On peut donc supposer que la moindre crainte de l'humain s'est récemment installée dans cette population et il est probable qu'elle perdurera et s'accroîtra, avec les générations suivantes, faisant rejoindre les groupes habitués aux touristes depuis longtemps, dans lesquels les vieilles femelles ne montrent aucune réticence à une forte proximité humaine.

La colonisation des milieux urbains s'accompagne souvent d'une réduction des déplacements et des temps de recherche de nourriture au profit de temps de repos, tout en minimisant l'espace exploité (tels ces capucins approvisionnés par l'humain aux alentours d'une piscine⁴⁶). Cependant, si l'apport d'aliments d'origine anthropique devient très imprédictible dans le temps et l'espace, les déplacements et le temps de recherche de nourriture peuvent augmenter, comme cela a été montré chez des macaques à longue queue⁴⁷. Ces comportements sont donc rapidement réversibles. Les singes alternent entre la consommation d'aliments anthropiques et leurs activités alimentaires naturelles en forêt en fonction de la quantité de nourriture humaine disponible. Cependant, chez certains primates, comme les macaques bonnet d'Inde, les individus qui ont colonisé le milieu urbain montrent de meilleures capacités à mettre en œuvre de nouvelles techniques d'extraction de nourriture que leurs congénères ruraux⁴⁸.

Le partage d'espaces entre les humains et la faune est souvent source de conflit, et il suscite des stratégies d'évitement de la part des animaux, avec des modifications profondes de certains comportements⁴⁹. Ainsi, pour soixante-deux espèces de mammifères et quels que soient les continents, les habitats, les taxons et les types de perturbations humaines, les animaux augmentent leur nocturnalité pour éviter l'humain. Cela améliore les possibilités de coexistence par une séparation dans le temps, sinon dans l'espace⁵⁰. Par exemple, les hérissons européens, les coyotes ou les lynx vivant en milieu urbain changent leur période d'alimentation de façon à éviter les moments de trafic intense de piétons ou de véhicules. De nombreux cas existent chez des oiseaux, comme chez les oies bernaches qui augmentent leur nocturnalité pour l'alimentation en raison des dérangements diurnes des humains qui les empêchent de s'alimenter correctement⁵¹. Cependant, tous les animaux ne sont pas capables de modifier leurs rythmes nycthémeraux à cause des contraintes écologiques ou

46. Gloria Sabbatini *et al.*, « Behavioral Flexibility of a Group of Bearded Capuchin Monkeys (*Cebus Libidinosus*) in the National Park of Brasília (Brazil): Consequences of Cohabitation with Visitors », *Brazilian Journal of Biology*, 68/4, 2008, p. 685-693.

47. John C. M. Sha, Goro Hanya., « Diet, Activity, Habitat Use, and Ranging of Two Neighboring Groups of Food-Enhanced Long-Tailed Macaques (*Macaca Fascicularis*) », *American Journal of Primatology*, 75/6, 2013, p. 581-592.

48. Madhur Mangalam, Mewa Singh, « Flexibility in Food Extraction Techniques in Urban Free-Ranging Bonnet Macaques, *Macaca Radiata* », *Plos One*, 8/12, 2013, e85497.

49. Lire aussi le texte de Rémi Luglià dans ce volume.

50. Kaitlyn M. Gaynor *et al.*, « The Influence of Human Disturbance on Wildlife Nocturnality », *Science*, 360/6394, 2018, p. 1232-1235; Lisa P. Barrett *et al.*, « The Cognition of "Nuisance" Species », *Animal Behaviour*, 147, 2019, p. 167-177.

51. Roger Riddington *et al.*, « The Impact of Disturbance on the Behaviour and Energy Budgets of Brent Geese Branta-B-Bernicla », *Bird Study*, 43, 1996, p. 269-279.

morphologiques qui limitent leur plasticité comportementale. Certains disparaissent donc des zones à forte présence humaine ; la séparation entre humains et faune sauvage est alors spatiale et non temporelle.

La flexibilité : adaptation, maladaptation ?

Globalement, l'évocation d'une sixième extinction⁵² suggère que de nombreuses espèces n'ont pas les capacités à ajuster leurs comportements de façon viable aux changements actuels de conditions de vie, souvent d'origine anthropique et surtout très rapides⁵³. Seul un petit nombre d'espèces montre des adaptations qui leur permettent de se développer dans des environnements très perturbés aux changements rapides. Certains individus font preuve d'ajustements spatio-temporels adaptés (comme consommer des aliments d'origine anthropique, riches en nutriments) et d'autres non. Ces derniers sont conduits vers ce qu'on appelle des « pièges écologiques », par exemple lorsqu'ils ignorent un nouveau prédateur ou consomment une nouvelle plante s'avérant toxique⁵⁴.

Les changements de comportement ont des conséquences sur la *fitness* (la capacité à survivre et se reproduire) et donc sur la persistance des populations⁵⁵, car les réponses mal adaptées réduisent leur viabilité⁵⁶. Là où les pikas nord-américains ne modifient pas leur sélection d'habitat, ils connaissent un déclin démographique prononcé, contrairement aux autres populations⁵⁷. Les cerfs qui optent pour un changement d'habitat en période de chasse ont une meilleure probabilité de survie⁵⁸. Les études sur les espèces invasives mentionnent souvent la relation positive entre leur degré de flexibilité et leur succès en de nouveaux environnements. Dans de nombreux cas, la flexibilité dans l'usage d'une nourriture d'origine anthropique est favorable aux individus. C'est le cas des moineaux et des étourneaux adaptés aux milieux urbains, qui deviennent des compétiteurs agressifs excluant d'autres espèces. Néanmoins, l'ingestion d'aliments anthropiques peut aussi conduire à des déficiences alimentaires dans les nichées, comme cela a été montré chez des corbeaux américains urbains comparés aux corbeaux ruraux, malgré l'avantage d'une saison de reproduction plus longue⁵⁹. L'avancement des dates de migration des oiseaux gobe-mouches, en raison du réchauffement climatique, a provoqué un déclin démographique de 90 % en Allemagne, car leur arrivée ne s'accorde plus avec les disponibilités

52. Même si le concept prête encore à débat, la sixième extinction est le nom donné à l'extinction de l'Holocène (10000 dernières années) au cours duquel est enregistrée une disparition massive des espèces, qui s'accélère.

53. Andrew Sih, « Understanding Variation in Behavioural Responses », art. cité.

54. Ulla Tuomainen, Ulrika Candolin, « Behavioural Responses to Human-Induced Environmental Change », *Biological Reviews*, 86/3, 2011, p. 640-657 ; Bob B. M. Wong, Ulrika Candolin, « Behavioral Responses to Changing Environments », *Behavioral Ecology*, 26/3, 2015, p. 665-673.

55. Kaitlyn M. Gaynor *et al.*, « The Influence of Human Disturbance on Wildlife Nocturnality », art. cité.

56. Bob B. M. Wong, Ulrika Candolin, « Behavioral Responses to Changing Environments », art. cité.

57. Erik A. Beever *et al.*, « Behavioral Flexibility as a Mechanism », art. cité

58. Karen Lone *et al.*, « An Adaptive Behavioural Response to Hunting », art. cité.

59. Helene Lowry *et al.*, « Behavioural Responses of Wildlife to Urban Environments », art. cité.

alimentaires des zones de nidification⁶⁰. Chez le porc-épic, dans des conditions très dégradées d'habitat comparées à celles des milieux non perturbés, le stress nutritionnel peut conduire les animaux à fourrager dans des endroits à fort risque de prédation⁶¹.

Bien qu'étudiées depuis assez peu de temps, les adaptations comportementales ont toujours existé en réponse aux variations naturelles de l'environnement et des conditions de vie. Nos exemples montrent qu'elles peuvent être variées et que leur intérêt croît à l'ère de l'Anthropocène. De nos jours, étant donné l'ampleur des perturbations anthropiques, aucun environnement ne peut être considéré comme totalement indemne, et les animaux doivent s'adapter de plus en plus rapidement pour faire face aux changements environnementaux. Certains n'y parviennent pas, ce qui conduit à des extinctions locales, alors que d'autres semblent suffisamment flexibles pour adapter leur comportement, au moins à court ou à moyen terme. Se pose alors la question de l'émergence d'innovations. Seraient-elles, ou non, toujours motivées par des nécessités liées aux modifications des conditions de vie? Nous n'avons pas de réponse pour l'instant. Étant donné la difficulté à détecter des modifications de comportements à la suite de variations de l'environnement chez les mêmes individus, les mêmes groupes, les mêmes populations, les études comparatives entre groupes soumis à divers niveaux de perturbation sont très utiles, mais elles doivent être interprétées avec prudence. En effet, des différences de comportement peuvent être dues à des variations, inter-individuelles ou inter-groupes, indépendantes des perturbations étudiées. Il est souvent difficile de faire la part entre les comportements qui diffèrent à cause d'une perturbation d'intérêt et ceux qui diffèrent en raison de variations naturelles entre environnements ou encore du fait de différentes histoires évolutives. Il est donc important pour les écoéthologues d'étudier la flexibilité non seulement à l'échelle spatiale mais aussi à l'échelle temporelle dans des environnements aux perturbations grandissantes. Une étude robuste sur la flexibilité temporelle en milieu naturel suppose un long temps d'observation pour collecter les réponses des individus à des événements de probabilité d'occurrence inconnue. Pour cela, il faudrait repenser les pratiques institutionnelles de recherche afin de permettre des études comportant ce type de risque. Nous soulignons aussi la nécessité de coupler des études comportementales spatio-temporelles avec une approche historique des conditions environnementales⁶².

60. Ulla Tuomainen, Ulrika Candolin, « Behavioural Responses to Human-Induced Environmental Change », art. cité.

61. Richard A. Sweitzer, « Predation or Starvation: Consequences of Foraging Decisions by Porcupines (*Erethizon Dorsatum*) », *Journal of Mammalogy*, 77/4, 1996, p. 1068-1077.

62. Nous remercions Michel Kreutzer, Arnaud Zucker et Philippe Monbrun pour leurs critiques et discussions sur ce texte.

Résumé détaillé

L'importante croissance démographique humaine à l'échelle mondiale s'accompagne d'une expansion des terres agricoles qui empiètent de plus en plus sur les habitats des animaux sauvages. La flexibilité comportementale des animaux est essentielle pour s'adapter rapidement à ces modifications de l'environnement. Pour de nombreuses espèces, cela implique notamment d'inclure des aliments cultivés dans leurs régimes. En raison des dommages que cela entraîne pour les agriculteurs, des conflits émergent entre humains et faune sauvage, entraînant parfois de graves répercussions pour les populations d'espèces menacées. Le magot (*Macaca sylvanus*) est un macaque en danger d'extinction dont les habitats sont de plus en plus affectés par des mutations agricoles et dont la persistance est menacée par les conflits avec les agriculteurs, qu'il est urgent de mitiger. Il est aussi essentiel, pour répondre aux menaces pesant sur l'espèce, de comprendre comment la démographie des populations est affectée par les variations de l'environnement, et d'avoir accès à des paramètres démographiques fiables pouvant être utilisés dans des programmes de conservation. Le premier objectif de cette thèse est donc de comprendre pourquoi et comment les magots adaptent leurs comportements en réponse à la présence de cultures dans leurs habitats, et face aux conflits avec les humains. Comprendre cela est essentiel pour développer des méthodes efficaces de mitigation des conflits. Cette thèse vise aussi à estimer des paramètres démographiques fiables de populations de magots, et à comprendre comment ils sont affectés par des variations naturelles de l'environnement. Ces paramètres sont ensuite utilisés pour construire un modèle de viabilité destiné à estimer les risques d'extinction d'une population à réintroduire dans une zone d'où l'espèce a disparu, dans le but d'en renforcer les effectifs globaux. Mes résultats, basés sur des observations d'une population vivant dans une zone agricole et de deux populations vivant dans des habitats préservés, montrent que les magots font preuve d'une remarquable flexibilité comportementale pour s'adapter à différents types de milieux. Dans la zone agricole, leur importante consommation d'aliments cultivés semble due à un manque de ressources naturelles lié à la forte dégradation de la forêt. L'emploi de gardes pour surveiller les cultures est efficace pour dissuader les magots d'y pénétrer. Dans les habitats préservés, la survie infantile, contrairement à la survie adulte, est fortement affectée par les variations environnementales, face auxquelles les populations font preuve de résilience démographique. L'analyse de viabilité offre des perspectives très encourageantes pour le succès de la réintroduction d'une population de magots. Ce type de réintroduction peut permettre de renforcer rapidement les effectifs de magots. Cependant, il est essentiel, en parallèle, de s'appliquer à protéger et restaurer les habitats actuels de l'espèce, et leurs connectivités. Pour que les méthodes de dissuasion d'exploitation des cultures soient efficaces, il est important de les combiner à une revalorisation de la productivité des habitats forestiers. Dans le contexte actuel d'expansion des zones anthropiques, la coexistence entre humains et faune sauvage s'impose comme une nécessité.

Mots-clés : *Macaca sylvanus* ; flexibilité comportementale ; conflits humain-faune ; démographie ; réintroduction.

Detailed abstract

With the rapid growth of human populations, agricultural areas are expanding and increasingly encroaching on wildlife habitats. Animals' behavioral flexibility is crucial to rapidly adapt to such environmental changes. For many species, this involves incorporating cultivated foods into their diets. Due to the damages suffered by farmers, conflicts arise between humans and wildlife, potentially leading to severe repercussions for the populations of endangered species. The Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) is an endangered monkey whose habitats are increasingly affected by agricultural developments. Their persistence is threatened by conflicts with farmers, which urgently need to be mitigated. To adequately respond to threats affecting the species, it is also crucial to understand how population demography is affected by environmental variations, and to have access to reliable demographic parameters which can be used in conservation programs. The first goal of this thesis is to understand why and how Barbary macaques adapt their behaviors in response to the presence of crops in their habitats, and in the face of conflicts with humans. Understanding this is essential to develop effective conflict mitigation methods. This thesis also aims to estimate reliable demographic parameters of Barbary macaque populations and to understand how they are affected by natural environmental variations. These parameters are then used to construct a viability model to estimate the extinction risks of a population to be reintroduced into an area where the species had disappeared, with the aim of increasing Barbary macaque global numbers. My results, based on observations made on a population living in an agricultural area and on two populations living in preserved habitats, show that Barbary macaques exhibit remarkable behavioral flexibility to adapt to different types of environments. In the agricultural zone, their extensive use of cultivated resources appears to be due to a lack of natural resources related to severe forest degradation. Employing guards to monitor crops is effective in deterring macaques from crop-foraging. In preserved habitats, infant survival, unlike adult survival, is strongly affected by environmental variations, in the face of which populations display demographic resilience. The viability analysis provides very encouraging prospects for the successful reintroduction of a Barbary macaque population. Such a reintroduction can quickly reinforce Barbary macaque numbers. However, it is essential to concurrently put efforts towards protecting and restoring current habitats of the species, and their connectivity. For crop-foraging deterrence methods to be effective, it is important to combine them with an increase in the productivity of forest habitats. In the current context of expanding anthropogenic areas, coexistence between humans and wildlife is becoming a necessity.

Keywords: *Macaca sylvanus*; behavioral flexibility; human-wildlife conflicts; demography; reintroduction.



Titre : Ajustements comportementaux et démographiques du singe magot (*Macaca sylvanus*) face à divers degrés de pressions anthropiques : implications pour sa conservation

Mots clés : *Macaca sylvanus* ; Flexibilité comportementale ; Conflits humain-faune ; Démographie ; Réintroduction

Résumé : Le magot (*Macaca sylvanus*) est un macaque en danger d'extinction dont les habitats sont de plus en plus affectés par les activités humaines et notamment par l'expansion des terres agricoles. En réponse à ces pressions, les magots s'adaptent en exploitant les ressources agricoles, ce qui entraîne des conflits avec les agriculteurs et menace la persistance de l'espèce. Cette thèse vise, dans une première partie, à comprendre pourquoi et comment les magots adaptent leurs comportements en réponse à la présence de cultures dans leurs habitats, et face aux conflits avec les humains. Comprendre cela est essentiel pour développer des méthodes efficaces de mitigation des conflits. Il est aussi essentiel, pour répondre aux menaces

pesant sur l'espèce, de comprendre comment la démographie des populations est affectée par les variations de l'environnement, et d'avoir accès à des paramètres démographiques fiables pouvant être utilisés dans des programmes de conservation. Cette thèse vise donc, dans une deuxième partie, à estimer des paramètres démographiques fiables de populations de magots, et à comprendre comment ils sont affectés par des variations naturelles de l'environnement. Ces paramètres sont ensuite utilisés pour construire un modèle de viabilité destiné à estimer les risques d'extinction d'une population à réintroduire dans une zone d'où l'espèce a disparu, dans le but d'en renforcer les effectifs globaux.

Title: Behavioral and demographic adjustments of the Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) in response to various degrees of human pressure: implications for its conservation

Keywords: *Macaca sylvanus*; Behavioral flexibility; Human-wildlife conflicts; Demography; Reintroduction

Abstract: The Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) is an endangered monkey whose habitats are increasingly affected by human activities such as the expansion of agricultural lands. In response to those pressures, Barbary macaques adapt by exploiting agricultural resources, leading to conflicts with farmers which threaten the species' persistence. This thesis' first aim is to understand why and how Barbary macaques adapt their behaviors in response to the presence of crops in their habitats, and in the face of conflicts with humans. Understanding this is essential to develop effective conflict mitigation methods.

To adequately respond to threats affecting the species, it is also crucial to understand how population demography is affected by environmental variations, and to have access to reliable demographic parameters which can be used in conservation programs. This thesis' second aim is to estimate reliable demographic parameters of Barbary macaque populations and to understand how they are affected by natural environmental variations. These parameters are then used to construct a viability model to estimate the extinction risks of a population to be reintroduced into an area where the species had disappeared, with the aim of increasing Barbary macaque global numbers.