HAL
open science

La perception gustative et la consommation des tannins chez le maki (Lemur catta)

Sylvie Peronny

To cite this version:

Sylvie Peronny. La perception gustative et la consommation des tannins chez le maki (Lemur catta). Ecologie, Environnement. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2005. Français. NNT : . tel-00125461

HAL Id: tel-00125461

https://theses.hal.science/tel-00125461v1

Submitted on 19 Jan 2007

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.

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

N° attribué par la bibliothèque

Année 2005 |_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Discipline : Éco-Ethologie

Présentée et soutenue publiquement

par

Sylvie PERONNY

Le **1er décembre 2005**

LA PERCEPTION GUSTATIVE ET LA CONSOMMATION DES TANNINS CHEZ LE MAKI (*LEMUR CATTA*)

Directeurs de thèse :

Claude Marcel HLADIK et Bruno SIMMEN

JURY

M. Bertrand DEPUTTE, Professeur, ENV d'Alfort,	**Rapporteur et Président du jury**
M. Hervé HOSTE, Professeur, INRA - ENV de Toulouse,	**Rapporteur**
Mme Sabrina KRIEF, Maître de Conférences, MNHN,	**Examinatrice**
M. Brice LEFAUX, Docteur vétérinaire, Zoo de Doué-La-Fontaine,	**Examinateur**
M. Claude Marcel HLADIK, Directeur de Recherche émérite, MNHN,	**Directeur de thèse**
M. Bruno SIMMEN, Chargé de Recherche, MNHN	**Co-directeur de thèse**

REMERCIEMENTS

Ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'aide de différentes personnes. Je leur exprime ici ma plus profonde gratitude :

***Bruno Simmen**, tout d'abord, qui m'a donné ma chance en acceptant de me proposer un sujet de thèse, et en effectuant avec moi les démarches de demande de bourse. Sans cette bourse, cette thèse n'aurait pas vu le jour. Je le remercie pour le temps qu'il m'a consacré.*

***François Laurent**, directeur de l'ENSAIA, qui a contribué à l'obtention de cette bourse en donnant son avis favorable.*

***Marcel Hladik**, qui a rendu ce travail réalisable au Muséum en devenant mon directeur de thèse « officiel ». Je le remercie pour sa disponibilité et ses encouragements lors de la rédaction.*

Ces personnes, ainsi que le comité d'attribution des bourses de doctorat pour ingénieur du CNRS, m'ont permis de me lancer dans cette aventure. Je leur en suis extrêmement reconnaissante.

Mener cette thèse à son terme a été une épreuve longue et semée d'embûches, nombreux sont ceux et celles qui m'ont aidée à les surmonter :

***Aline Souply**, vétérinaire du Zoo de Thoiry. C'est elle qui a rendu ce travail possible en acceptant tout d'abord que je vienne à Thoiry faire mes études sur les lémuriens. Elle m'a permis de revenir plusieurs fois pour effectuer toutes ces recherches, et m'a consacré beaucoup de son temps pour effectuer les coproscopies. Sa disponibilité, ses encouragements et son amitié m'ont énormément aidée à aller au bout de ce travail et à vaincre le découragement. Je n'aurai certainement pas pu mener à bien cette thèse sans son aide, je lui adresse mes remerciements les plus sincères.*

***Les soigneurs et le personnel de Thoiry**. J'ai passé près de 10 mois en leur compagnie, toujours agréable, et ils m'ont apporté leur aide à de nombreuses reprises. Leur sourire fut salvateur dans les grands moments de stress. Je tiens particulièrement à remercier Vanessa (« suivez-là ! ») pour sa bonne humeur et son humour, ils m'ont aidée à surmonter les moments les plus difficiles.*

***Jean-François Ponge**. Mes questions sur les statistiques ont été nombreuses et fréquentes, il a toujours pris de son temps pour me répondre avec le sourire, notamment lors des derniers jours. Merci pour cette grande disponibilité et ces encouragements qui m'ont très largement aidée.*

***Bertrand Deputte**. En plus d'accepter d'être rapporteur de ce travail et avant cela membre de mon comité de thèse, il m'a beaucoup aidée pour le choix des techniques d'observations, en me faisant bénéficier de son expérience et de sa précision. Cette aide a été précieuse et ses encouragements m'ont permis de surmonter les moments les plus difficiles. Je lui adresse ici ma gratitude pour sa disponibilité et ses nombreux conseils.*

Hervé Hoste. *Sa motivation et son intérêt pour mon travail, ainsi que ses conseils m'ont été d'une très grande aide. Son enthousiasme devant ce projet et ses résultats m'a donné le courage de poursuivre cette thèse lorsque je n'y croyais plus. Je lui adresse mes plus sincères remerciements pour avoir accepté de faire partie de mon comité de thèse, et pour avoir accepté d'être rapporteur de ce travail.*

Sabrina Krief. *Elle a bien voulu faire partie de mon comité de thèse et de ce jury. Je la remercie pour m'avoir fait bénéficier de ses conseils et de son avis éclairé.*

Brice Lefaux, *vétérinaire du Zoo de Doué-la-Fontaine. Merci d'avoir accepté de faire partie de ce jury.*

André Marez, *de l'IUT de Créteil, pour m'avoir permis d'y effectuer mes analyses chimiques, et pour sa disponibilité et la patience avec laquelle il m'a aidée.*

Jean-Marc Lernould, Pierre Moisson et Sara de Michelis *du Zoo de Mulhouse. Ils avaient accepté au début de ma thèse que je vienne faire mes tests de goût sur les lémuriens du Zoo de Mulhouse. Cela ne s'est finalement pas concrétisé, je les remercie néanmoins pour leur accueil.*

Odile Bain et Tariq *du laboratoire de Parasitologie du Muséum. Merci pour le temps consacré à m'initier aux joies de la parasitologie.*

Georges Koppert. *Merci pour les nombreux sauvetages informatiques !*

L'équipe de Brunoy. *Merci pour leur sympathie et les services rendus, en particulier Céryl Técher qui a construit la fameuse boite à biberons.*

Florence Moyen. *Partager nos galères et nos difficultés de thésardes les a rendues moins lourdes, et finalement, surmontables ! Son aide, ses encouragements et sa sympathie m'ont permis de venir à bout du découragement et des coups de blues. Merci pour tous les bons moments passés ensemble.*

Laurent. *Les moments de doute furent nombreux pendant ces années, merci d'avoir toujours cru en mes capacités et pour les nombreuses aides (le sponsor !) que tu m'as apportées.*

Je remercie enfin tous les proches qui, chacun à leur manière, de près ou de loin, m'ont apporté leur aide au cours de ces trois années qui furent difficiles et éprouvantes. Sans le soutien inconditionnel de Nathalie et Claire Peronny (merci beaucoup pour les relectures de dernière minute !), et de mes amis (dont quelques anciens thésards aux précieux conseils), cette thèse n'aurait sans doute pas pu aboutir. Leurs encouragements et leurs coups de mains dans des domaines divers et variés ont été salvateurs. Ce travail leur doit beaucoup.

A toutes ces personnes qui m'ont aidée à réaliser cette thèse, MERCI !

Un dernier merci aux makis catta de Thoiry : Isala, Kasingy, Mère Sup, Imérina, Tanala, Sifaka, La Glue, Petite, les « héros » de ces pages, qui se sont prêtés avec beaucoup d'enthousiasme aux tests de goût et m'ont chaque jour émerveillée par leur comportement.
Ils ont fini par me témoigner la plus grande des reconnaissance : leur totale indifférence…

SOMMAIRE

INTRODUCTION ***8***

ETAT DES CONNAISSANCES ***11***

I. L'alimentation des primates ***12***

1. Le comportement alimentaire des primates: tenants et aboutissants 12
2. Disponibilité et saisonnalité des ressources 13
   a. Biomasse de primates en fonction des ressources 13
   b. Variations de composition du régime 13
   c. Adaptations comportementales et métaboliques 14
3. Facteurs de variations interindividuelles 14
   a. Entre populations 14
   b. Différences liées au sexe 14
   c. Différences liées à l'âge 15
4. Influence sociale sur le comportement alimentaire 16
   a. Priorité alimentaire : accès aux ressources en quantité et qualité 16
   b. Apprentissage et facilitation sociale 16
   c. Traditions alimentaires 16
5. Le goût : lien entre les primates et leurs aliments 17
   a. La perception gustative : de la chimie et de l'électricité 17
   b. La perception gustative des nutriments chez les primates 17
   c. Les facteurs de variation dans la perception du goût 19
6. La consommation de composés secondaires 20
   a. Les différents composés secondaires consommés 20
   b. L'automédication 21

II. Les tannins ***22***

1. Chimie 22
   a. Définition 22
   b. Structure chimique et classification 23
   c. Biosynthèse 25
2. Signification biologique des tannins et répartition dans la plante 26
   a. Signification biologique 26
   b. Variation de la quantité de tannins selon la partie de la plante, l'environnement… 27
   c. Exemples de plantes riches en tannins 29
3. Métabolisme et toxicité 30
   a. Propriétés chimiques 30
   b. Inhibiteurs de la digestion 31
   c. Effets sur l'organisme 31
4. Moyens de protection des mammifères contre les tannins 32
   a. Comportement alimentaire 32
   b. Mécanismes physiologiques 33
5. Effets positifs des tannins 35
   a. Anti-oxydants 35
   b. Antiparasitaires 35
   c. Antibactériens 36
   d. Chez les ruminants 36
   e. Limitent l'absorption de fer 36
6. Le goût des tannins : l'astringence 37
   a. L'astringence des tannins 37
   b. L'aversion pour les tannins 37

III. Le maki catta *39*
1. Habitat et phylogénie des lémuriens de Madagascar 39
a. Madagascar 39
b. Classification des lémurs actuels 39
c. Cas du maki catta 39
2. Physiologie digestive du maki catta 40
a. Estomac et intestins 40
b. Bouche 40
c. Parasitisme intestinal 40
3. La saisonnalité du maki catta 41
a. Saisonnalité de l'environnement 41
b. Saisonnalité de la reproduction 41
4. Structure sociale : hiérarchie de dominance 42
a. Distribution des groupes de makis 42
b. La dominance des femelles 42
5. L'alimentation du maki catta dans son milieu 43
a. Description du régime 43
b. Consommation de plantes à tannins 45

ANIMAUX, MATERIEL ET MÉTHODES *47*

I. Les animaux *48*
1. Les enclos 48
2. L'alimentation 48
3. Le groupe 48

II. Les observations *49*
1. Périodes d'observation 49
2. Conditions d'observation 50
3. Méthodes d'observation 50
4. Les comportements relevés 51
a. L'activité du groupe 51
b. L'espace occupé par le groupe 51
c. Le comportement alimentaire 52
d. La détermination de la hiérarchie de dominance 53
e. Les comportements liés à la hiérarchie 53
f. Les repas de fruits 54

III. Les plantes *55*
1. Détermination et collecte 55
2. Analyses chimiques 55
3. Description du régime spontané 56

IV. Protocole des tests de gustation : le « two-bottle test » *57*
1. Principe et différentes étapes 57
2. Adaptation du test aux conditions de l'étude 57
3. Déroulement d'un test 58

V. Analyse des parasites intestinaux *59*
1. Prélèvements en 2004 59
2. Prélèvements en 2005 59
3. Protocole de coproscopie 59

VI. Analyses statistiques ***59***
1. Comparaison d'un échantillon à une valeur particulière 60
2. Comparaison de plusieurs échantillons 60
3. Comparaison de deux échantillons 60
4. Corrélations entre deux ou plusieurs variables 60

RESULTATS ***61***

I. Les liens sociaux du groupe de maki catta de Thoiry ***62***
1. Hiérarchie de dominance 62
2. Agressivité au sein du groupe 63
3. Proximité spatiale 64
   a. Espace occupé par l'ensemble du groupe 64
   b. Proximité des individus entre eux 64
4. Proximité spatiale au moment des repas de fruits 66

II. Le régime alimentaire des makis catta de Thoiry ***67***
1. Description des phases d'alimentation 67
   a. Fréquence et horaires d'alimentation 67
   b. Budget d'activité 68
2. Description des régimes spontanés aux différentes saisons 68
3. Différences entre les régimes des différentes saisons 71
   a. Richesse et quantité du régime 71
   b. Catégories d'aliments 71
4. Différences interindividuelles dans les caractéristiques du régime spontané 73
   a. Richesse et quantité du régime spontané 73
   b. Catégories d'aliments 74

III. La consommation de tannins ***78***
1. Plantes à tannins des enclos 78
2. Quantités ingérées 80
   a. Variations saisonnières 80
   b. Différences interindividuelles 82
3. Lien entre consommation de tannins et quantité du régime 83
4. Concentration en tannins du régime 84
   a. Variation saisonnières 84
   b. Différences interindividuelles 86

IV. La perception gustative de l'acide tannique ***87***
1. Seuil de perception du fructose 87
2. Seuil de perception de l'acide tannique 87
3. Différences entre individus et seuils individuels de perception 88
4. Variations saisonnières de perception 89
5. La perception de tannins explique-t-elle leur consommation ? 90
6. Les tannins consommés sont-ils perçus ? 91

V. La consommation de plantes aux propriétés antiparasitaires ***91***
1. Consommation de tannins de chêne et de ronce 91
2. Parasitisme intestinal 92

VI. La consommation de terre ***93***
1. Fréquence et horaires des épisodes de géophagie 93
2. Différences entre individus 94
3. Aliments consommés simultanément à la géophagie 95
4. Aliments déclenchant la géophagie 97

VII. Analyse globale des résultats *98*
1. Relations entre parasitisme, chimie des aliments et caractéristiques du comportement alimentaire 99
2. Influence des différences individuelles et saisonnières sur le comportement alimentaire 101
   a. Variations saisonnières 101
   b. Différences interindividuelles 102
3. Influence du statut social et de l'état sanitaire des individus sur leur comportement alimentaire 103

DISCUSSION *105*

I. Le régime spontané : pourquoi les makis de Thoiry recherchent dans leur enclos des aliments en plus de ceux qui leur sont fournis *106*

II. La consommation spontanée de tannins *107*
1. Pourquoi manger des tannins ? 107
2. Pourquoi manger des glands si on n'aime pas le goût des tannins ? 108
3. Comment peut-on ajuster sa consommation de tannins ? 109

III. Quand consommer de la terre permet de se protéger des tannins *111*

IV. Dis-moi comment tu perçois les tannins et je dirai comment tu manges *112*

V. Quand consommer des tannins peut réduire le parasitisme *114*

VI. Comment s'adapter aux variations saisonnières des ressources ? *114*
1. Variation des parties de plantes ou des espèces consommées 114
2. Variation de la consommation de tannins 115

VII. Pourquoi mange-t-on différemment de son congénère ? *116*
1. Parce qu'on n'a pas la même sensibilité gustative 116
2. Parce qu'on n'est pas dans le même état sanitaire ou physiologique 117
3. Parce qu'on est loin de lui 117
4. Parce qu'on n'a pas la même expérience de vie 118

VIII. De l'intérêt de la semi-liberté *119*

CONCLUSION *121*

BIBLIOGRAPHIE *124*

ANNEXES *143*
Annexe 1. Plan de l'ancien enclos 144
Annexe 2. Plan du nouvel enclos 145
Annexe 3. Plantes de l'ancien enclos consommées par les makis 146
Annexe 4. Plantes du nouvel enclos consommées par les makis 147
Annexe 5. Protocoles d'analyse des tannins 148
Annexe 6. Protocole de coproscopie 150
Annexe 7. Grille de conversion items-bouchées 151

INTRODUCTION

Les primates ne se nourrissent pas au hasard. Ils choisissent les aliments en fonction de leur composition chimique : digestibilité, nutriments et composés secondaires plus ou moins toxiques, sont les facteurs qui influencent la sélection d'un aliment par un animal (Waterman, 1984).

C'est la perception gustative qui leur permet d'effectuer cette sélection, en constituant l'interface entre la chimie des aliments et le comportement alimentaire des primates. Des tests de goût ont permis de déterminer les concentrations dites « seuil » à partir desquelles un produit particulier (fructose, acide citrique, acide tannique…) était perçu par différentes espèces. Ces études, entreprises par Glaser depuis 1968 sur différentes espèces de primates, des prosimiens aux anthropoïdes, permettent de retracer l'histoire de l'évolution du goût (Hladik et Pasquet, 1999 ; Hladik *et al.*, 2002 ; Glaser, 1968). Des analyses chimiques menées en parallèle sur les plantes consommées permettent de mieux comprendre les choix alimentaires et d'analyser les différences de régimes entre les espèces.

L'alimentation, qui dépend des ressources disponibles, varie au fil des saisons. Une analyse du comportement alimentaire doit donc porter sur la perception gustative, mais se doit aussi de tenir compte des variations saisonnières et donc s'inscrire dans la durée.

Elle doit également tenir compte des différences entre les individus. L'âge, sexe, statut social, état de santé peuvent influencer le comportement d'un animal, tout comme des facteurs intrinsèques liés à son patrimoine génétique.

Ces différences entre les individus ont été bien moins étudiées et discutées que les différences entre les espèces. C'est pourquoi ce travail met en avant les caractéristiques de chaque animal étudié et cherche à évaluer, pour tous les facteurs pris en compte, la variation au fil des saisons et au sein du groupe.

Parmi les composés des plantes que mangent les primates, les métabolites secondaires, du fait de leur abondance, pourraient jouer un rôle majeur dans la sélection des aliments (Freeland et Janzen, 1974).

Chez les végétaux, les processus qui permettent de synthétiser les composés organiques sont traditionnellement regroupés en métabolisme primaire et secondaire : on parle de métabolisme primaire pour les molécules qui ont des rôles spécifiques et indispensables, et que l'on retrouve de la même façon dans la quasi-totalité des cellules vivantes. Les métabolites secondaires ne semblent pas avoir de fonction spécifique dans la cellule, et leur distribution est inégale dans la plante (Salunkhe, 1990).

Parmi ces derniers, les tannins sont pour les végétaux d'efficaces moyens de défense contre les herbivores : ils réduisent à la fois la biodisponibilité des protéines des plantes et l'activité des enzymes digestives. Comme pour d'autres composés secondaires, la perception d'un goût désagréable (amer, astringent…) permettrait aux animaux d'éviter les plantes les plus toxiques et ainsi de limiter leur consommation (Freeland et Janzen, 1974 ; Feeny, 1970).

Cependant, certains animaux ingèrent régulièrement des plantes contenant des tannins. Les primates ne font pas exception. De nombreuses études ont analysé les plantes de leur régime et ont trouvé des teneurs en tannins parfois importantes. Ces animaux les perçoivent-ils ? Ont-ils des « stratégies » de défense contre les tannins?

L'intérêt de la consommation de tannins est régulièrement évoqué, comme dans le cas du fameux « French paradox » et des tannins du vin qui protègeraient les artères des consommateurs. D'autres bénéfices des tannins sont peut être moins connus, comme leurs effets antiparasitaires.

L'hypothèse d'une « automédication » animale est apparue au début des années 80, lorsque Wrangham et Nishida ont décrit la consommation par des chimpanzés de plantes aux propriétés médicinales (Wrangham et Nishida, 1983), la structure physique des plantes ainsi que leur composition chimique pouvant intervenir. Il semblerait que les primates puisent dans leur environnement des plantes dont les composés secondaires auraient sur leur organisme des effets bénéfiques. Peut-être en est-il de même pour les tannins ?

Les lémuriens sont des primates particulièrement intéressants pour qui cherche à comprendre la consommation de tannins et ses enjeux. En effet, si dans leur milieu naturel les lémuriens tendent à éviter les tannins (Ganzhorn, 1988 ; Simmen, Hladik *et al.*, 1999), ils peuvent néanmoins en retirer des effets bénéfiques. Les tannins ont la capacité de limiter l'absorption du fer dans l'organisme, or l'excès de fer (hémosidérose) est responsable de nombreux décès chez les lémuriens captifs ; ces décès pourraient être évités en donnant aux animaux des aliments riches en tannins (Spelman *et al.*, 1989). Leurs effets antiparasitaires ont également été démontrés, *in vivo* comme *in vitro* (Athanasiadou *et al.*, 2001a ; Butter *et al.*, 2000 ; Niezen, Robertson *et al.*, 1998 ; Paolini, Bergeaud *et al.*, 2003 ; Paolini *et al.*, 2004).

Le maki de Madagascar *(Lemur catta)* est une des espèces de prosimiens les mieux connues, depuis les années 60 et les études d'Alison Jolly. L'étude de ce groupe fortement hiérarchisé, dont les femelles sont dominantes sur les mâles et ont la priorité d'accès aux ressources alimentaires (dans un environnement hautement saisonnier), est fortement révélatrice des liens existant entre comportement social et alimentaire.

Nous nous sommes donc intéressés ici à la consommation de tannins et à leur perception gustative par des *Lemur catta* élevés en semi-liberté en région parisienne. Cette étude a été menée à différentes saisons car l'alimentation des makis inclut une part très importante prélevée sur la végétation de leur enclos. Nous avons cherché à comprendre l'intérêt pour ces animaux de consommer des tannins, en étudiant leurs éventuels effets bénéfiques concernant le parasitisme intestinal, ainsi que les moyens de défense utilisés par l'animal pour se protéger de ces composés. Les variations interindividuelles ont fait l'objet d'une attention particulière, afin d'être interprétées en fonction de facteurs sociaux ou physiologiques.

Ainsi, après avoir fait le point des connaissances actuelles liées à ces problématiques — l'alimentation des primates, les tannins, l'éco-éthologie du maki catta —, nous décrirons les méthodes utilisées dans cette étude puis les différents résultats obtenus. Dans une dernière partie, les réponses pouvant être apportées par ces résultats aux questions posées seront commentées et discutées dans le cadre de la semi-liberté.

ETAT DES CONNAISSANCES

I. L'ALIMENTATION DES PRIMATES

1. Le comportement alimentaire des primates : tenants et aboutissants

De nombreux facteurs sont impliqués dans le comportement alimentaire, qu'ils soient psychophysiologiques, physiologiques ou environnementaux (figure 1). La disponibilité et le choix fait par l'animal sont les deux éléments qui vont en premier lieu déterminer la prise d'un aliment. Dès la prise alimentaire, l'animal reçoit des informations sur cet aliment : la perception des qualités organoleptiques de l'aliment, qui dépendent de sa chimie, de la sensibilité gustative de l'animal et de facteurs cognitifs. Ces effets à long terme résultent d'expériences et du conditionnement opérant associés à la digestion : par exemple un aliment au goût répulsif ou ayant causé des désordres digestifs sera moins consommé par la suite (Addessi *et al.*, 2004 ; Visalberghi *et al.*, 2003 ; Rozin *et al.*, 1993).

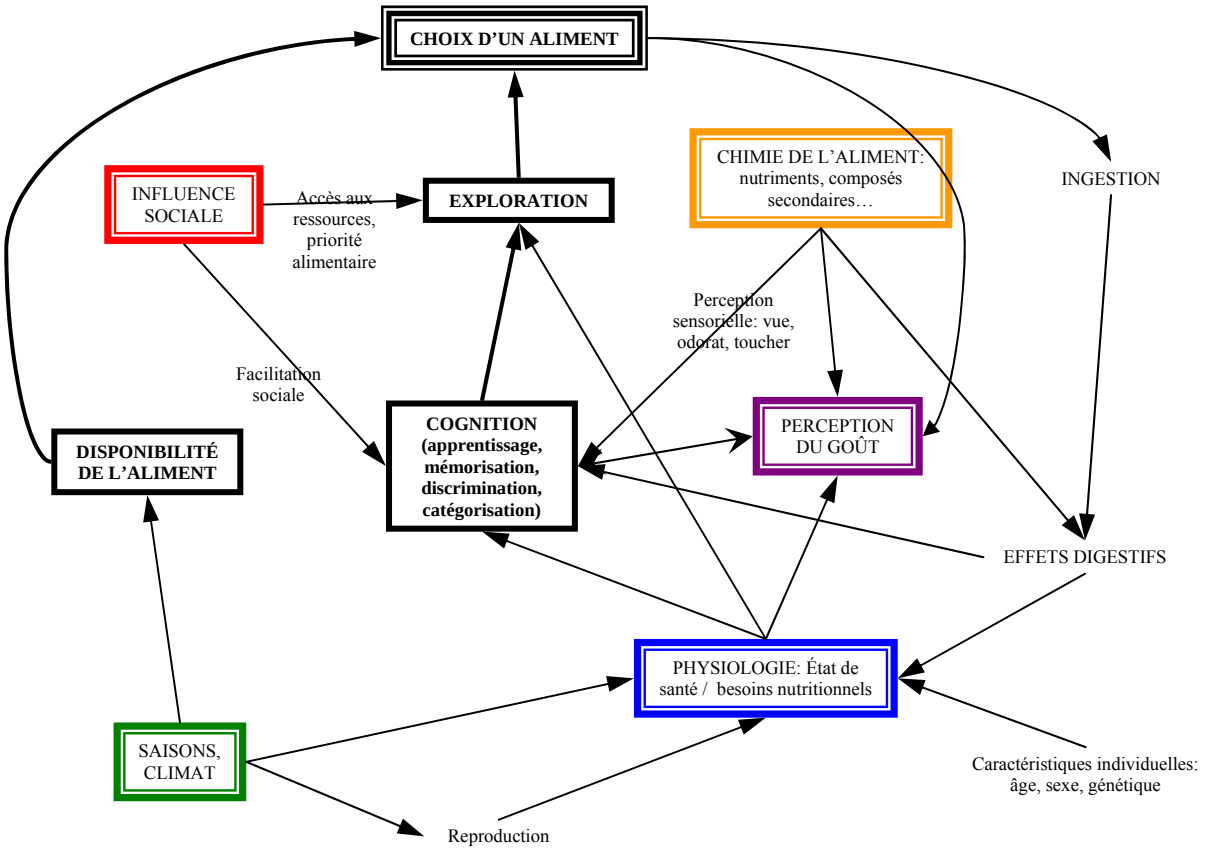


Figure 1: Le comportement alimentaire des primates : facteurs internes et externes influençant la prise d'un aliment

Des facteurs internes (physiologie), externes (climat, chimie de l'aliment) et sociaux agissent sur la prise alimentaire, au travers de la disponibilité des ressources (pour le climat) et de son attractivité apparente pour l'animal (facteurs cognitifs). En effet, une femelle gestante, un individu jeune ou souffrant n'auront pas les mêmes besoins et ne consommeront

pas les mêmes aliments. Les composés présents dans l'aliment lui confèrent une couleur, odeur et texture particulières, plus ou moins attirantes pour l'animal. Ces caractéristiques seront apprises et permettront à l'animal de faire des choix d'aliments en fonction des catégories mémorisées.

Les liens sociaux influencent par ailleurs le déclenchement de la prise alimentaire en modifiant par exemple l'accès aux ressources (priorité alimentaire d'un individu plus dominant). La facilitation sociale, phénomène initialement décrit chez les oiseaux et plus récemment étudié chez les primates (Addessi et Visalberghi, 2001 ; Visalberghi et Addessi, 2000) peut favoriser et accroître la consommation de certains aliments.

L'étude du comportement alimentaire d'une espèce doit donc tenir compte de ces différents facteurs de variation : saisons, différences entre individus, influence sociale, perception gustative de différents composés, chimie des aliments.

2. Disponibilité et saisonnalité des ressources

La saisonnalité de la distribution des ressources implique une variation du régime des primates tout au long de l'année, et leur adaptation à l'évolution de leur milieu.

a. Biomasse de primates en fonction des ressources

La biomasse des primates folivores est très liée à la productivité des plantes et à la qualité des feuilles. De nombreuses études, citées par Ganzhorn et ses collaborateurs en 2003 ont montré que les espèces et les individus se concentrent dans les zones où la nourriture est la plus abondante, que la taille des populations de primates folivores est reliée à la disponibilité des feuilles pendant les saisons sèches, et que pendant des périodes de réduction des ressources, les populations ont tendance à décliner. Cependant, la production annuelle d'une forêt et la diminution saisonnière des ressources ne régulent pas les populations de primates de manière uniforme, et la rareté des aliments dans les habitats saisonniers n'est pas nécessairement la contrainte la plus importante. La qualité des feuilles diminue avec leur âge, ce qui implique que les forêts sèches à feuilles caduques sont de meilleure qualité que les forêts humides à feuilles persistantes. Les populations de primates sont d'ailleurs plus importantes dans les milieux saisonniers, où ils ne trouvent de la nourriture de très bonne qualité qu'une partie de l'année (Ganzhorn *et al.*, 2003).

b. Variations de composition du régime

les variations saisonnières de régime ont été décrites dans de nombreuses études chez différentes espèces (Hladik, 1988 ; Ganzhorn *et al.*, 2003 ; Clutton-Brock, 1977), des espèces les plus « primitives » : *Lepimelur ruficaudatus* (Ganzhorn, 2002), *Lemur catta* (Pereira, 1993b), *Eulemur rubriventer* et *E. fulvus* (Overdorff, 1993), *Propithecus* (Meyers et Wright, 1993), aux singes plus « évolués » : Cercopithèque (Gauthier-Hion, 1980 ; Cords, 1986 ; Wrangham *et al.*, 1998), et chimpanzé (Wrangham *et al.*, 1998) par exemple.

La composition du régime varie en fonction de la disponibilité des aliments, comme les fruits ou les jeunes feuilles, dont la consommation est souvent corrélée avec leur disponibilité (Wrangham *et al.*, 1998 ; Meyers et Wright, 1993). Chez les prosimiens, les quantités ingérées et la composition du régime varient en fonction des disponibilités alimentaires, par exemple dans la forêt décidue de la côte occidentale de Madagascar, octobre

et novembre sont caractérisés par un pic dans la production de fleurs, ce qui correspond à une abondance de glucides disponibles, puis une augmentation progressive des protéines végétales (jeunes feuilles) et animales (invertébrés), accompagnée d'une large production de fruits qui durera jusqu'en juin, début de la saison sèche (Hladik, 1988).

c. Adaptations comportementales et métaboliques

Des adaptations comportementales ont été décrites concernant la répartition géographique des individus : changement de la taille du groupe, utilisation de territoires d'alimentation de tailles différentes, allongement des distances parcourues pour rechercher la nourriture ; la prise alimentaire et le régime : consommation d'aliments de moindre qualité, adaptation des phases d'alimentation comme de la durée totale d'alimentation journalière, modification de la composition du régime ; ou le métabolisme : réduction de l'activité permettant d'économiser l'énergie tant que la saison riche n'est pas revenue (Overdorff, 1993 ; Ganzhorn *et al.*, 2003).

La saisonnalité des ressources constitue une pression de sélection qui explique en partie les variations du métabolisme des prosimiens (par exemple chez le microcèbe *Microcebus murinus* (Peter-Rousseaux, 1980) et la saisonnalité de leur reproduction : les femelles propithèques, par exemple, mettent bas et allaitent au moment où les feuilles jeunes (très riches en protéines) sont les plus abondantes (Meyers et Wright, 1993 ; Jolly, 1984 ; Lee, 1987).

3. Facteurs de variations interindividuelles

a. Entre populations

Certaines différences de régimes alimentaires ne peuvent pas être expliquées par des variations de disponibilité alimentaire. Ces différences entre populations et entre groupes d'animaux voisins ont été plusieurs fois observées (Clutton-Brock, 1977).

L'évaluation de la différence intraspécifique entre les régimes alimentaires de différents groupes permet d'interpréter l'influence des pressions de sélection sur la variabilité du comportement alimentaire, et il importe d'en tenir compte dans la méthodologie.

b. Différences liée au sexe

Les différences d'alimentation entre mâles et femelles peuvent être dues à des différences de besoins énergétiques, de budgets d'activité, de priorité d'accès (Clutton-Brock, 1977).

Chez les mammifères, les coûts métaboliques élevés pendant la gestation et la lactation augmentent les besoins des femelles en protéines et minéraux (Hemingway, 1999 ; Rose, 1994). L'alimentation des femelles gestantes et allaitantes (tactiques comportementales, composition du régime) s'avèrent différentes des autres femelles chez les mammifères (Emery, 1988 ; Nakagawa, 2000 ; Henry, 1997 ; Bernard et Hohn, 1989 ; Gittleman et Thompson, 1988) et en particulier chez les primates : les prosimiens (Sauther, 1994 ; Tilden et Oftedal, 1995), les capucins (Rose, 1994), les babouins (Silk, 1987 ; Muruthi *et al.*, 1991), les galagos (Sauther et Nash, 1987), les cercopithèques et les langurs (Harrison, 1983 ; Rose, 1994 ; Srivastava, 1992).

Concernant la consommation de composés secondaires, il semblerait que les femelles sifaka gestantes et allaitantes aient tendance à consommer plus de tannins que les mâles et les femelles non reproductrices (Carrai *et al.*, 2003), mais cette hypothèse resterait à confirmer.

Des différences d'alimentation entre mâles et femelles indépendamment de la période de reproduction ont aussi été décrites chez plusieurs espèces (Clutton-Brock, 1977 ; Cords, 1986 ; Gauthier-Hion, 1980). Les différences de choix alimentaires peuvent être dues aux différences de poids : lorsque les femelles sont plus petites que les mâles, elles ont alors accès aux aliments situés sur les branches les plus fines. Les mâles, plus gros, peuvent aussi être moins sujets à la prédation et passer plus de temps à se nourrir à des niveaux plus bas (Clutton-Brock, 1977). Les différences de consommation d'items particuliers peuvent aussi être dues à la dentition des animaux, les animaux ayant une denture plus importante pouvant plus facilement inciser les écorces pour récupérer les insectes en dessous (Clutton-Brock, 1977).

Le dimorphisme sexuel est parfois la meilleure explication à la différence d'alimentation entre mâles et femelles (Rose, 1994), cependant la différence de taille n'explique pas tout. Les femelles *Hapalemur griseus* (espèce monomorphique) ont un régime deux fois plus diversifié en nombre d'espèces consommées, elles complètent le régime habituel des mâles avec plus de fruits et de nouveaux aliments (Grassi, 2002). La rapidité des prises alimentaires et le temps consacré à se reposer et à se nourrir peuvent aussi différer entre mâles et femelles (Clutton-Brock, 1977 ; Nakagawa, 2000)

Plusieurs études ont permis de comparer les régimes mâles-femelles, et semblent converger vers la conclusion suivante : les femelles consomment plus volontiers des aliments riches en protéines, tandis que les mâles préfèrent les fruits, et consomment plus de fleurs qu'elles (Cords, 1986 ; Gauthier-Hion, 1980 ; Harrison, 1983 ; Nakagawa, 2000).

c. Différences liées à l'âge

Lorsque les aliments sont difficiles à trouver ou qu'ils nécessitent une manipulation particulière, les juvéniles sont souvent plus lents et moins efficaces que les adultes (Rhine et Westlund, 1978 ; Hanya, 2003). Concernant la qualité du régime, il existe une différence entre les classes d'âge : Cords en 1986 a trouvé chez les cercopithèques une corrélation négative entre la taille corporelle des jeunes et leur consommation de fruits, et une corrélation positive entre leur taille et la proportion d'insectes et de feuilles dans le régime.

Les différences de comportement alimentaire peuvent être dues au poids des individus : dans de nombreuses espèces arboricoles comme terrestres, les individus jeunes, plus légers, passent plus de temps à se nourrir aux extrémités des rameaux, ou dans des positions suspendues, que les adultes (Clutton-Brock, 1977).

Les différences d'alimentation entre individus d'âges différents ont souvent été étudiées lors des observations de régimes d'animaux dans leur milieu, mais plus souvent pour mettre en évidence des différences entre juvéniles et adultes. Les éventuelles différences de comportement alimentaire des individus très âgés par rapport à des adultes n'ont pas fait l'objet d'études.

Les différences d'alimentation que l'on peut observer entre plusieurs individus peut provenir de différences physiologiques (contraintes physiologiques différentes, taille différente etc.) mais également de différences comportementales, comme des

techniques d'alimentation différentes ou des contraintes sociales particulières (Cords, 1986 ; Pyke, 1984).

4. Influence sociale sur le comportement alimentaire

a. Priorité alimentaire : accès aux ressources en quantité et qualité

L'intérêt de la priorité alimentaire des dominants est évidente pour ceux-ci : ils ont accès aux meilleures ressources sans perdre d'énergie dans des conflits pouvant causer des blessures. Mais elle comporte également un intérêt pour les individus subordonnés, en leur évitant des confrontations coûteuses avec les dominants, et qu'ils auraient peu de chances de remporter. Ils peuvent ainsi se nourrir d'aliments, certes moins convoités et souvent de moindre qualité, mais sans perdre d'énergie dans des conflits.

Cependant l'influence du statut social des individus sur leur comportement alimentaire est à moduler : la dominance agonistique n'est pas toujours corrélée avec la priorité alimentaire (Roeder et Fornasieri, 1995), et l'accès à la nourriture peut ne dépendre du rang que lorsque la source d'aliments est regroupée en un endroit précis (Stahl et Kaumanns, 2003).

Chez certaines espèces, les femelles sont dominantes sur les mâles, ce qui est rare chez les mammifères, et n'existe dans l'ordre des primates que parmi les lémuriens de Madagascar. Cela peut être lié au coût énergétique de la reproduction, ainsi elles ont tout intérêt à avoir une priorité d'accès aux aliments lorsqu'ils sont limités (Richard et Nicoll, 1987). Les femelles ont dans ce cas la priorité d'accès aux ressources, elles peuvent chasser les mâles des sites d'alimentation. Ce statut pourrait jouer un rôle important dans les différences d'alimentation (Hemingway, 1999), notamment chez le *Lemur catta* (Rasamimanana, 2004).

b. Apprentissage et facilitation sociale

Le contexte social peut influer largement sur les choix alimentaires : un animal naïf au contact d'un animal conditionné à éviter un aliment va entraîner ce dernier à consommer l'aliment donné, en dépit de son aversion conditionnée (Queyras *et al.*, 2000).

La facilitation sociale de l'alimentation a été étudiée chez le rat (Galef, 1993), puis de nombreuses études ont été menées sur les singes capucins (*Cebus apella*) par Visalberghi et ses collègues. Ces chercheurs ont montré que la présence de congénères en train de manger à proximité d'un animal l'entraîne à consommer un aliment, même si les congénères ne sont pas vus mais seulement entendus ; cela permettrait de synchroniser les activités d'alimentation mais aussi de vaincre la néophobie, constituant ainsi « une manière saine d'apprendre un régime sain » (Addessi et Visalberghi, 2001 ; Ferrari *et al.*, 2005 ; Galloway *et al.*, 2005 ; Visalberghi et Addessi, 2000 ; Visalberghi et Fragaszy, 1995 ; Visalberghi et Addessi, 2001).

La présence d'un individu dominant peut également favoriser la consommation d'aliments peu attractifs ou inconnus, mais dans le cas d'aliments connus et intéressants, sa présence ne changera rien à l'alimentation de ses congénères (Gosset et Roeder, 2001).

c. Traditions alimentaires

En 1965, Kawai décrit un comportement particulier chez une troupe de macaques du Japon (*Macaca fuscata*) : le « lavage » de patates douces par une femelle, comportement qui s'est par la suite transmis à d'autres membres de la troupe. Il serait plus prudent de parler de

trempage dans l'eau de mer des tubercules, la notion de « lavage » entraînant des considérations sans doute étrangères à ce comportement. Toujours est-il que ce comportement, que l'on n'a rencontré que dans cette troupe d'individus, a été décrit comme une forme de protoculture alimentaire. Il laisse envisager la notion de « tradition » alimentaire, c'est-à-dire l'occurrence d'un comportement alimentaire particulier, qu'il s'agisse de la manipulation des aliments avant l'ingestion comme le décrit Kawai, ou du choix de plantes particulières, éventuellement ayant des propriétés médicinales (Hladik, 1998), comportement qui se transmet au sein d'un groupe d'animaux et uniquement au sein de celui-ci.

Les différences d'alimentation entre individus montrent à quel point il est important, lorsqu'on étudie le régime d'un groupe, de pouvoir faire des relevés individuels, et de connaître l'âge, le sexe et le statut social des animaux étudiés.

5. Le goût : lien entre les primates et leurs aliments

L'étude de la consommation de plantes par les animaux nécessite de s'intéresser à la perception qu'ils ont du goût de leurs aliments, particulièrement lorsqu'on s'intéresse à des composés toxiques, souvent reconnaissables à leur goût.

a. La perception gustative : de la chimie et de l'électricité

Le système gustatif comporte des cellules réceptrices gustatives regroupées en bourgeons du goût, situés dans les papilles de la langue. La partie supérieure du bourgeon, qui comprend un pore, affleure à la surface de la muqueuse de la langue, c'est le contact entre cette partie et les molécules des aliments qui constitue un signal chimique, qui sera transmis vers la base du bourgeon. A ce niveau, les cellules réceptrices du goût sont liées aux neurones sensitifs, qui ont leurs axones dans le système nerveux central : la corde du tympan est un faisceau de fibres qui innervent les deux tiers de la langue, le tiers postérieur étant innervé par le nerf glosso-pharyngien (Faurion, 1982 ; Chapman et Blaney, 1979).

Les cellules sensorielles situées sur la langue ont une affinité particulière pour certaines substances, et on a pu identifier également les fibres nerveuses correspondantes (Hellekant *et al.*, 1997 ; Frank, 2000).

Le système gustatif périphérique des primates se projette sur l'aire primaire de la gustation puis des interconnections sont formées dans le cortex orbitofrontal avec les autres systèmes sensoriels. Il en résulte une perception globale impliquant plus particulièrement une combinaison du goût et de l'odorat (Sewards et Sewards, 2001 ; Rolls, 2004)

La description de quatre goûts « de base » est remise en question depuis plusieurs années : elle serait un concept utile pour décrire les goûts mais n'aurait pas de fondement physiologique (Hladik et Simmen, 1996 ; Faurion, 1988)

b. La perception gustative des nutriments chez les primates

Les signaux enregistrés sur les fibres du nerf gustatif des différentes espèces de primates non humains sont corrélés selon un arbre additif, qui présente une double ramification : d'une part, les signaux correspondant aux substances bénéfiques (sucres), d'autre part les signaux provoqués par des substances susceptibles d'être défavorables, du fait

de leur effet toxique ou anti-nutritif (tannins et alcaloïdes), ces deux ensembles se distinguent nettement de tous les autres stimuli gustatifs (Hladik *et al.*, 2003).

▪ *La perception des sucres*

Les seuils de perception de différents sucres ont été étudiés chez plusieurs espèces de primates, au moyen du « two-bottle test ». Les différences de perception entre les familles et les espèces permettent de discuter de l'évolution du goût, par exemple la perception des édulcorants, ces substances non glucidiques que l'homme perçoit comme sucrées, varie entre les différentes familles de primates (Glaser *et al.*, 1995, 1996 ; Schilling *et al.*, 2004).

Les différents seuils de perception pour le fructose sont répertoriés dans le tableau 1.

	Espèce	Seuil (mM)	Référence
Lémuriens	*Microcebus murinus*	47,5 ± 3,5	(Simmen, Josseaume *et al.*, 1999)
	Hapalemur griseus griseus	16,5 ± 9,5	(Bonnaire et Simmen, 1994)
	H. simus	18,5 ± 7,5	
	Eulemur macaco macaco	14 ± 7	
	E. mongoz	109,5 ± 9,5	
	E. fulvus albifrons	22,5 ± 8,5	
	E. coronatus	21 ± 10	
Singes du nouveau Monde	*Saguinus o. oedipus*	16 ± 6	(Simmen, 1992)
	Leonpithecus rosalia	19,5 ± 7,5	
	L. chrysomelas	21,5 ± 9,5	
	Callimico goeldii	31 ± 4	
	Cebuella pygmaea	37 ± 7	
	Callithrix a. argentata	19 5 ± 7,5	
	C. jacchus	29,5 ± 2,5	
	C. geoffroyi	41 ± 10	
Anthropoïdes	*Pongo pygmaeus*	15 ± 5	(Simmen et Charlot, 2003)
	Pan troglodytes	45 ± 5	
	Gorilla gorilla	75 ± 5	
		50	(Remis et Kerr, 2002)

Tableau 1: Seuil de perception du fructose de plusieurs espèces de primates

▪ *La perception des composés secondaires*

La perception de substances dites répulsives a également été longuement étudiée chez de nombreuses espèces de primates, pour comprendre comment ces primates interagissent avec leur environnement, c'est-à-dire comment ils perçoivent les composés secondaires des plantes qu'ils consomment. Ces observations comparatives permettent aussi de discuter de l'évolution du goût.

Ainsi la connaissance des seuils de perception des composés secondaires permet de discuter des choix alimentaires des primates, en particulier lorsqu'ils vivent dans un milieu riche en composés secondaires.

Quelques données concernant la perception des substances acides et amères sont indiquées dans le tableau 2 (pour la perception gustative des tannins, voir tableau 4 page 38).

	Espèce	Composé	Seuil de perception (mM)	Réf.
Singes du Nouveau Monde	*Saguinus o. oedipus*	Quinine hydrochloride	0,065 ± 0,005	*a*
	Leonpithecus rosalia		0,205 ± 0,045	
	L. chrysomelas		0,055 ± 0,005	
	Callimico goeldii		0,08	
	Cebuella pygmaea		0,725 ± 0,025	
	Callithrix a. argentata		0,0007 ± 0,0001	
	C. jacchus		0,525 ± 0,025	
	C. geoffroyi		0,365 ± 0,035	
	Ateles geoffroyi	Acide citrique	5	*b*
	Aotus trivirgatus		4	*c*
	Cebuella pygmaea		6	
	Saguinus midas niger		4	
	Saimiri sciureus		8	
Singes de l'Ancien Monde	*Macaca nemestrina*		20	*d*
	Macaca fascicularis		10	*b*

Tableau 2: Seuils de perception de la quinine hydrochloride et de l'acide citrique chez différentes espèces de primates, *a* : (Simmen, 1994), *b* :(Laska *et al.*, 2000), *c* : (Glaser et Hobi, 1985), *d* : (Laska, 2000)

Les réactions des primates face à des composés répulsifs peuvent également être évaluées par des observations comportementales : le « réflexe gusto-facial » est une réponse aux stimuli gustatifs que l'on peut observer chez les nouveaux nés humains comme chez les primates non humains. Cette réaction est différente et reconnaissable selon la nature du produit : sucré ou amer, et les mimiques observées se retrouvent chez toutes les espèces étudiées (Steiner et Glaser, 1984 ; Steiner *et al.*, 2001).

c. Les facteurs de variation dans la perception du goût

▪ *Facteurs internes : physiologiques et génétiques*

Des facteurs physiologiques peuvent entraîner une modification des préférences gustatives : une différence entre mâles et femelles a été observée chez le rat, ainsi qu'une variation chez les femelles au cours du cycle, ce qui laisse supposer que les hormones sexuelles joueraient un rôle dans la régulation du goût (Flanagan-Cato *et al.*, 2001 ; Clarke et Ossenkopp, 1998a,b).

Les changements de perception gustative liés à l'âge ont été étudiés par plusieurs chercheurs, sur des animaux comme sur des humains, et cette question a soulevé de nombreuses controverses, certaines études mettant en évidence une diminution de la perception avec l'âge et d'autres non. De plus, certains facteurs (état de santé, des dents, médicaments prescrits, fonctions salivaires, olfaction) pourraient expliquer la diminution de la perception trouvée chez certaines sujets (Thaw, 1996). Chez l'homme, on a pu montrer une augmentation régulière du seuil de perception (soit une perte de sensibilité gustative), d'environ 3 % par an (Kalmus et Trotter, 1962 ; Thaw, 1996). Une étude menée sur des rats en 1996 a montré une diminution dans la sensibilité gustative chez les rats les plus âgés (au-delà de l'espérance de vie), pour le saccharose et le chlorure de sodium (Thaw, 1996).

Chez les primates, il existe des différences entre les individus pour la perception gustative. La variation génétique dans ce domaine a été étudiée lorsqu'on a découvert l'existence d'individus particulièrement sensibles à un stimulus amer (la phénylthiocarbamide) (Harris et Kalmus, 1949 ; Duffy et Bartoshuk, 2000). Les études psychophysiques sont utiles dans ce domaine pour mettre en évidence des différences entre individus (Prutkin *et al.*, 2000).

Cependant les études comportementales de type « two-bottle test » ne tiennent pas compte en général des différences entre individus et peu d'études sur les différences interindividuelles ont été entreprises à ce jour sur les primates non-humains (Schilling *et al.*, 2004).

- *Facteurs externes : variation saisonnière*

La variation saisonnière de la perception gustative a été étudiée chez des microcèbes, animaux vivant en milieux hautement saisonniers. Les seuils de perception des sucres chez cette espèce (mesurés à l'aide du « two-bottle test ») semblent varier selon la durée de la photopériode (Simmen et Hladik, 1988): les seuils de perception du saccharose sont plus bas en période de jours longs (45 ± 5 mM dans un groupe, 28 ± 22 mM dans l'autre) qu'en jours courts (resp. 105 ± 22 mM et 77 ± 26 mM).

Cependant des analyses d'électrophysiologie ont montré que la capacité à discriminer les sucres ne variait pas avec les saisons (Hellekant *et al.*, 1993a). Les différences de seuil observées correspondraient alors à la seule variation du niveau de préférence des composés.

6. La consommation de composés secondaires

a. Les différents composés secondaires consommés

C'est dans les années 1970 que l'on commence à s'intéresser à la présence des composés secondaires dans les aliments consommés par les primates. On découvre alors que les composés secondaires des plantes influencent certainement les choix alimentaires mais ne sont pas les seuls facteurs entrant en jeu, la composition des nutriments et la digestibilité interagissent avec les composés secondaires pour augmenter ou diminuer la qualité d'un aliment (Glander, 1982). Consommer des composés secondaires peut s'avérer dangereux et coûteux en énergie (il faut les détoxiquer). Les herbivores ont alors tendance à sélectionner des plantes non toxiques, du moins contenant de faibles quantités de composés secondaires, afin de minimiser le danger et les coûts énergétiques liés à cette consommation (Freeland et Janzen, 1974).

Beaucoup d'herbivores sont capables de détoxiquer les composés secondaires qu'ils consomment ; l'une des stratégies consiste d'ailleurs à se spécialiser dans la consommation d'un composé particulier et dans la détoxification de ce composé (Glander, 1982). Cependant ces mécanismes ont leurs limites. Pour les herbivores généralistes il s'agit soit de sélectionner uniquement les plantes les plus intéressantes, soit de consommer une large variété de plantes en même temps, de ne manger que de petites quantités d'un nouvel aliment, ou de goûter les aliments continuellement afin de pouvoir les sélectionner (et les rejeter rapidement éventuellement) grâce à un apprentissage des effets physiologiques suivant l'ingestion (Freeland et Janzen, 1974 ; Glander, 1982).

De nombreuses études ont porté sur la teneur en composés secondaires du régime des primates, et on a constaté qu'ils étaient consommés en plus ou moins grande quantité : les langurs (*Semnopithecus entellus* et *S. senex*) consomment des fruits riches en strychnine

(Glander, 1982 ; Hladik, 1979), les colobes guéréza sélectionnent les plantes les moins riches en tannins mais sont moins sélectifs vis-à-vis des alcaloïdes (Oates *et al.*, 1977). Les singes hurleurs consomment des plantes contenant différentes concentrations en tannins (Milton, 1979), les colobes noirs consomment des inhibiteurs de digestion dans leur régime (McKey *et al.*, 1981), les semnopithèques consomment les tannins en différentes quantités, parfois plus, parfois moins que les plantes environnantes (Davies *et al.*, 1988), l'espèce *Hapalemur aureus* consomme du bambou très riche en glucosides cyanogénétiques (Glander *et al.*, 1989). Les makis (*Lemur catta*) et les macaques à queue de lion (*Macaca silenus*) consomment habituellement des tannins (Mowry *et al.*, 1997 ; Simmen *et al.*, 2005) comme les cercopithèques et chimpanzés (Wrangham *et al.*, 1998), et les colobinés (Oates *et al.*, 1999). L'arbre préféré des colobes rouges (*Procolobus badius*) est celui de leur environnement qui contient le plus de glycosides cyanogéniques, et une des plantes les plus consommées est la plus riche en saponosides du milieu (Chapman et Chapman, 2002).

Il faut cependant préciser que les composés secondaires n'affectent pas tous les primates de la même manière : certaines espèces éviteront un composé, alors que d'autres ne seront pas dérangées, parfois certaines pourront même être attirées (Glander, 1982).

b. L'automédication

La consommation de plantes à activité pharmacologique a été rapportée pour la première fois en 1983 par Wrangham et Nishida. On a pu observer notamment l'ingestion de tiges de *Vernonia amygdalina* par une femelle chimpanzé qui souffrait de problèmes intestinaux, et qui a recouvré la santé quelques jours après avoir ingéré le jus amer de cette plante qui n'est pas consommée habituellement (Huffman et Seifu, 1989 ; Huffman, 1997).

La consommation de plantes à activité antiparasitaire a également été rapportée par Huffman en 1996. L'ingestion de feuilles entières permettrait à des chimpanzés et bonobos d'expulser leurs parasites intestinaux (Wrangham et Nishida, 1983 ; Wrangham et Goodall, 1989 ; Wrangham, 1995 ; Huffman *et al.*, 1996 ; Huffman et Caton, 2001 ; Dupain *et al.*, 2002).

Plusieurs observations ont été faites par Krief sur des chimpanzés malades, qui en consommant des plantes aux propriétés médicinales, ont vu s'améliorer leur état de santé. L'analyse des plantes consommées et des selles des animaux montre qu'un effet antiparasitaire des plantes a pu être recherché par les chimpanzés, de même que des effets sur divers symptômes, ce qui laisse penser à un comportement d'automédication (Krief *et al.*, 2003 ; Krief *et al.*, 2004 ; Krief, 2003).

Le terme « zoopharmacognosie » a été utilisé pour la première fois en 1993 pour décrire ce comportement de consommation de plantes aux propriétés médicinales (Rodriguez et Wrangham, 1993).

Différentes stratégies de défense « passive » peuvent être mises au point par les plantes pour se protéger de leurs prédateurs : produire de manière irrégulière les éléments susceptibles d'être mangés, adopter une protection mécanique (coque épaisse autour d'une graine par exemple). Une des réponses majeures à la prédation a été le développement d'une large gamme d'éléments chimiques, les composés secondaires (Waterman, 1984).

On recense plus de 10 000 métabolites secondaires de faible poids moléculaire connus dans les plantes supérieures et les champignons, mais ce nombre ne représente sans doute pas tous les éléments existants (Swain, 1977). Ils sont classés selon leur nature chimique (tableau 3).

Classe	Nombre d'éléments connus	Exemple
Alcaloïdes	4500	Lupamine
Acides Aminés	250	Canavanine
Caroténoïdes	300	β-carotène
Coumarines	150	Scopoletine
Glucosides cyanogéniques	50	Linamarine
Flavonoïdes	1200	Tannins
Acides phénoliques	100	Acide vanillique
Quinones	200	Juglone
Terpènes	110	Glaucolide-A

Tableau 3: Quelques classes de composés secondaires des plantes, avec le nombre d'éléments connus et un exemple (Swain, 1977)

Le taux de composés secondaires dans une plante serait en fait lié à la qualité de l'environnement : sur un sol pauvre en nutriments, la meilleure stratégie serait d'engager une grande partie de l'énergie et des nutriments dans un système de défense chimique, ce qui suppose une croissance lente. Sur un sol riche par contre, une croissance rapide et peu d'investissement dans une défense chimique, supposant l'acceptation d'une perte des productions photosynthétiques, serait le plus approprié (Waterman, 1984 ; Lebreton, 1982).

Les deux « stratégies de défense chimique » possibles des plantes consistent donc, soit à métaboliser des tannins ou autres inhibiteurs de digestion en grande quantité, ce qui suppose un grand investissement en énergie, soit à synthétiser des toxines plus complexes comme les alcaloïdes et performantes à petite dose.

II. LES TANNINS

1. Chimie

a. Définition

Le procédé du tannage est utilisé pour la production de cuir depuis la préhistoire, alors que la nature des extraits végétaux et les réactions chimiques qui se produisent avec la peau ne sont connues que depuis un peu plus d'un siècle.

Le terme *tannin* fut introduit à la fin du dix-huitième siècle pour définir les substances organiques présentes dans les extraits aqueux des feuilles, écorce, bois, fruit, galles de certaines fougères, gymnospermes et angiospermes (Swain, 1979). Ces substances ont la capacité de transformer des peaux d'animaux en cuir bien plus résistant face aux bactéries, à la chaleur et à l'abrasion que le matériau originel.

En 1962, Bate-Smith et Swain en donnent la définition suivante: « composés phénoliques solubles dans l'eau, de poids moléculaire compris entre 500 et 3 000 Daltons, et ayant, outre les propriétés habituelles des phénols, la capacité à précipiter les alcaloïdes, la gélatine et autres protéines. » (Bate-Smith et Swain, 1962 cités par Zucker, 1983).

En 1976, Seguin (cité par Salunkhe, 1990) utilise le mot « tannins » pour décrire les extraits végétaux qui permettent la transformation de peaux animales en cuir stable. En fait, beaucoup de substances extraites des plantes, autres que les polyphénols, ont les propriétés des tannins, et tous les polyphénols n'ont pas ces capacités : les composés phénoliques de poids moléculaire inférieur à 500 Da ne forment pas de complexe stable avec les protéines, et ceux de poids moléculaire trop important ne pénètrent pas les fibres de collagène. En 1980, Gupta et Haslam (cités par Salunkhe, 1990) ajoutent à la définition de 1962 que les tannins végétaux sont des produits métaboliques normaux et ne sont pas des produits issus de transformations *in vitro*, chimiques ou autres.

b. Structure chimique et classification

Les composés phénoliques regroupent un vaste ensemble de substances chimiques comprenant au moins un noyau aromatique, et un ou plusieurs groupes hydroxyle, en plus d'autres constituants (Salunkhe, 1990). Ils constituent l'un des groupes chimiques les plus nombreux et les plus répandus parmi le règne végétal, avec plus de 8 000 structures connues actuellement. Les polyphénols naturels vont de molécules simples, comme les acides phénoliques, à des composés hautement polymérisés comme les tannins. Les tannins condensés les plus généralement décrits ont un poids moléculaire d'environ 5 000 Da, cependant des polymères de plus de 30 000 Da ont déjà été décrits (Bravo, 1998).

En 1920, Freudenberg établit la classification des tannins la plus largement acceptée. Il les divise en deux groupes basés sur des différences structurales : les tannins hydrolysables et les tannins non hydrolysables, ou tannins condensés (Salunkhe, 1990). En 1977, Swain établit une classification en quatre groupes, comprenant les deux groupes cités ci-dessus, et deux autres – oxytannins et βtannins – qui ne sont pas véritablement reconnus comme des vrais tannins (Bernays *et al.*, 1989).

▪ *Tannins hydrolysables*

Ce sont des esters de glucose, c'est-à-dire un noyau central de glucose sur lequel se fixent, au moyen d'une liaison ester, des acides : l'acide gallique pour le groupe des gallotannins, l'acide hexahydroxydiphénique (ou ellagique) pour le groupe des ellagitannins (figure 2). Leur hydrolyse, par des acides, des bases ou certaines enzymes, libère le glucose ainsi que les acides gallique ou phénolique liés (Swain, 1979 ; Brown, 1964 ; Salunkhe, 1990). Ils n'existent que chez les dicotylédones (Bernays *et al.*, 1989).

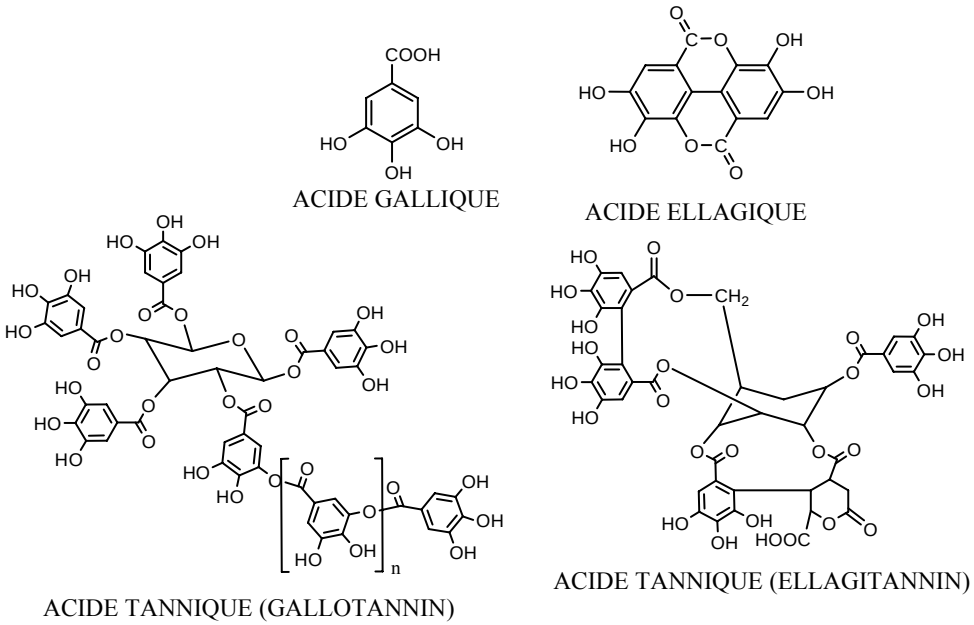


Figure 2: Structures des tannins hydrolysables et des acides associés

- *Tannins condensés*

De structure plus complexe (figure 3), ils sont de loin les tannins les plus largement rencontrés dans les plantes vasculaires, des dicotylédones aux plantes plus primitives, fougères et gymnospermes.

On les appelle également proanthocyanidines, car les tannins condensés produisent des anthocyanidines quand on les chauffe dans l'acide (Waghorn et McNabb, 2003).

Ce sont des polymères de flavan-3-ols (appelés aussi catéchines) et de flavan-3,4-diols (appelés leucoanthocyanidines), ou un mélange des deux (Swain, 1979 ; Salunkhe, 1990). Les tannins condensés sont des polymères de fort poids moléculaire, les plus couramment décrits faisant 5 000 Da, mais on en a découverts de plus de 30 000 Da (Würsch *et al*., 1984 cités par Bravo, 1998).

Les chaînes de polymères comptent de deux à 20 unités environ, et il existe de nombreuses hydroxylations possibles en différents endroits de chaque monomère. Cette diversité structurale explique les variations d'activité biologique (Waghorn et McNabb, 2003)

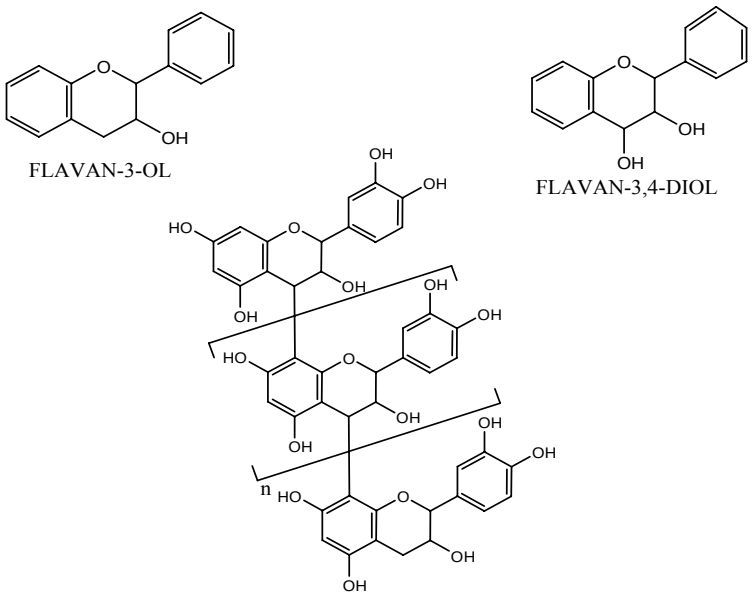


Figure 3: Structures de tannins condensés

c. Biosynthèse

Les tannins sont synthétisés à partir de la phénylalanine (figure 4) par la voie dite de l'acide shikimique (Swain, 1979 ; Haslam, 1966).

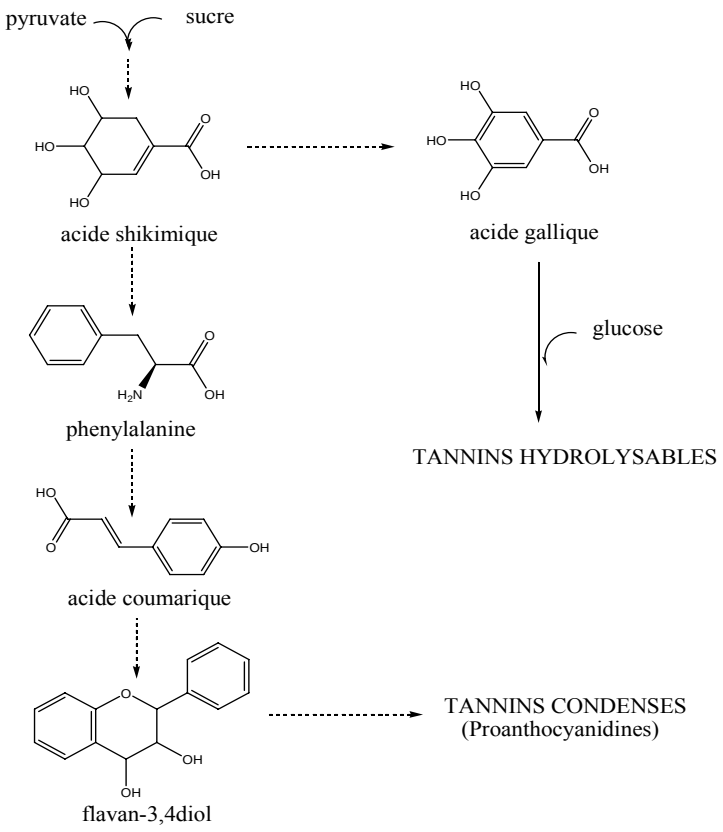


Figure 4: Voie de synthèse des tannins

La synthèse des tannins hydrolysables à partir d'acide gallique passe tout d'abord par l'ajout de groupements galloyle au noyau d'acide gallique, ce qui mène au pentagalloylglucose. Puis les gallotannins seront formés par addition de nouveaux groupements galloyle sur ce noyau pentagalloylglucose (figure 5), alors que les ellagitannins verront des processus d'oxydation créer des liaisons carbone entre différents pentagalloylglucoses, ce qui mènera à des dimères et oligomères dérivés (Grundhöfer *et al.*, 2001)

Les parois cellulaires du mésophylle des feuilles, les chloroplastes et les espaces intercellulaires sont le site privilégié de la synthèse des tannins hydrolysables (Grundhöfer *et al.*, 2001 ; Grundhöfer et Gross, 2001).

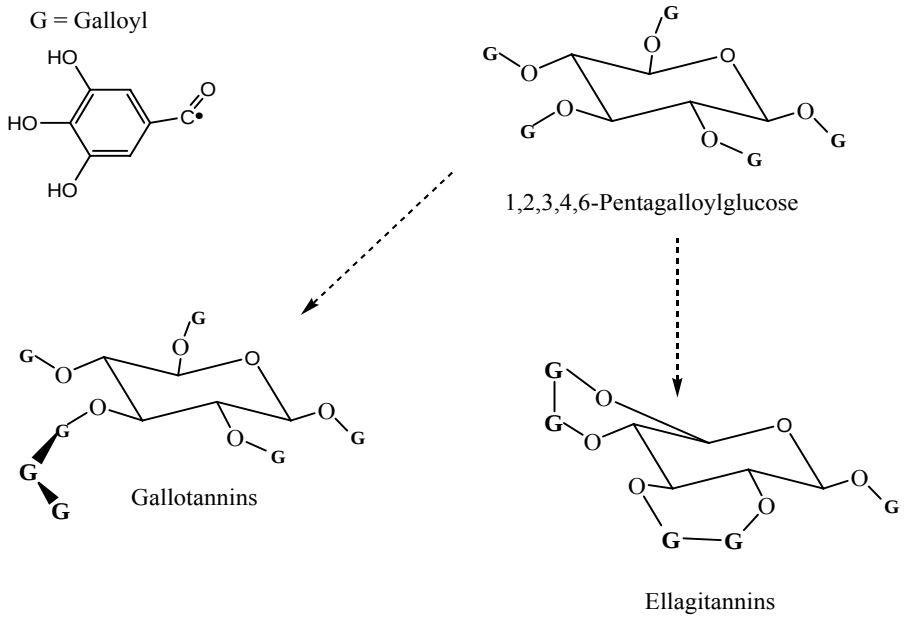


Figure 5: Synthèse des gallotannins et ellagitannins à partir du pentagalloylglucose (adapté de (Grundhöfer *et al.*, 2001)

La polymérisation des flavan-3-ols (tannins condensés) se fait au moyen de liaisons entre les atomes de carbone positionnés en C4 et en C8.

2. Signification biologique des tannins et répartition dans la plante

a. Signification biologique

La signification biologique des tannins a longtemps été controversée. Dans la première moitié du siècle dernier, les botanistes les considéraient généralement comme des produits d'excrétion des plantes, mais leur présence importante dans des écorces a parfois laissé penser qu'ils pouvaient servir de protection contre les microorganismes.

Haberlandt en 1914 et Nierenstein en 1934 sont les premiers à parler d'effet protecteur contre les herbivores, tandis que des études montrent leur toxicité pour des animaux domestiques (pour revue voir Bernays *et al.*, 1989, p. 264). Dans les années 1960 on publia de nombreux articles suggérant la toxicité apparente des tannins sur les mammifères et les oiseaux, tandis que d'autres démontraient leurs effets bénéfiques dans certains cas (pour revue voir Bernays *et al.*, 1989, p. 265).

On ne commença à s'intéresser réellement à la question de la signification biologique générale des tannins que dans les années 1960, notamment lorsque Feeny suggéra en 1968 et 1970 que les tannins de chêne protégeaient les feuilles contre les chenilles. Plusieurs théories suivirent, selon lesquelles les tannins étaient des moyens importants de défense des plantes, et en 2004 Forkner montra la corrélation négative entre la teneur en tannins de feuilles de chêne et les populations d'insectes phyllophages, confirmant la théorie de Feeny selon laquelle les tannins sont des moyens de défense des plantes contre leurs prédateurs (Forkner *et al.*, 2004).

On a également supposé que la présence importante de tannins chez des plantes présentant beaucoup de feuillage, comme les arbres, reflétait un moyen de défense général pour un être vulnérable, car visible et disponible de par sa taille et sa durée de vie. Cependant peu de corrélations ont pu être établies et cette théorie a laissé la place à celle des interactions tannins-herbivores (Swain, 1979).

Les tannins sont d'efficaces moyens de défense contre les herbivores, mais on suppose que leur rôle majeur dans l'évolution a été de protéger les plantes des attaques fongiques et bactériennes (Swain, 1979). Cela est soutenu par le fait que la plus forte concentration de tannin dans les angiospermes et gymnospermes actuels se trouve dans l'écorce des arbres. Les feuilles de ces arbres contiennent de moindres quantités de tannins, bien que leur concentration augmente avec le temps. Les tannins hydrolysables sont moins stables, car certains champignons produisent des enzymes (tannases) capables de les dégrader.

Les tannins, tout comme les lignines, ont toujours été d'une grande importance pour le succès évolutif des plantes, plus particulièrement pour le développement des formes arborescentes (Swain, 1979). Les lignines contribuent à la rigidité des parois cellulaires et des structures internes des plantes dressées, alors que les tannins aident à limiter les attaques fongiques et bactériennes des tissus lignifiés. Ces deux systèmes de défense contre les herbivores sont équivalents. Les tannins réduisent à la fois la biodisponibilité des protéines et polysaccharides des plantes et l'activité des enzymes digestives et microorganismes de l'estomac de l'herbivore (Swain, 1979).

b. Variation de la quantité de tannins selon la partie de la plante, l'environnement…

Les métabolites secondaires en général ne sont pas répartis de façon homogène dans la plante, que ce soit quantitativement ou qualitativement, dans l'espace et dans le temps, et les tannins ne font pas l'exception : ils montrent une grande diversité structurale et leur nature, teneur et localisation dans les tissus varient à la fois entre les espèces et au sein d'un individu (Swain, 1977).

▪ *Entre les espèces*

On rencontre assez peu de polyphénols parmi les champignons, algues et la plupart des monocotylédones. La plupart des tannins se trouvent dans quelques familles de dicotylédones comme les légumineuses. On en trouve chez la plupart des gymnospermes et ils sont très répandus chez les angiospermes ligneuses, moins chez les herbacées (Aerts *et al.*, 1999). Certaines espèces, notamment le chêne et l'érable, contiennent les deux sortes de tannins, hydrolysables et condensés (Salunkhe, 1990). Les feuilles des espèces herbacées, dans l'ensemble, contiennent peu ou pas de tannins dans leurs cellules, bien qu'il existe des exceptions (*Lathyrus pratensis*, 16 % de procyanidine soluble).

La production de tannins semble très nettement liée à certaines familles de plantes plutôt qu'à d'autres, comme les herbacées qui ont largement tendance à en être dénuées. Ces

différences interfamiliales ont été longuement étudiées par Harborne en 1976, en s'intéressant particulièrement aux flavonoïdes et aux tannins condensés (Bernays *et al.*, 1989).

Selon Bate-Smith et Swain dans les années 1970, les tannins condensés ont évolué parallèlement aux plantes vertes, probablement au Carbonifère lorsqu'elles devinrent largement répandues, et les Angiospermes au fil de leur évolution ont d'abord produit des tannins hydrolysables, puis des familles sont apparues qui n'en synthétisaient aucun des deux (Bernays *et al.*, 1989).

Chez certaines espèces les différences seront importantes entre les individus, tandis que pour d'autres c'est au sein même d'un individu que les plus grandes variations seront observées (Baldwin *et al.*, 1987 ; Schultz *et al.*, 1982 ; Fleck et Layne, 1990).

- *Au sein de la plante*

Les composés phénoliques peuvent s'accumuler dans tous les organes de la plante (feuilles, tiges, racines, fleurs et fruits), dans des tissus spécifiques selon l'espèce, la plupart se trouvant dans les couches épidermiques ou subépidermiques. On rencontre cependant des exceptions, comme les organes de stockage (fruits, racines) : on trouve par exemple des flavonoïdes dans le péricarpe de certains fruits (mûres, fraises). Au sein d'une cellule, les composés phénoliques s'accumulent principalement à deux niveaux : la paroi cellulaire et la vacuole (Hrazdina et Wagner, 1985). Plus récemment, on a pu montrer, notamment chez une espèce de chêne (*Quercus robur*) que les tannins sont synthétisés et stockés dans les parois cellulaires, les chloroplastes ainsi que dans l'espace intercellulaire (Grundhöfer et Gross, 2001).

Les tannins condensés sont principalement stockés dans les tissus lignifiés et l'écorce (Haslam, 1966). Dans les graines de sorgho, plus de 80 % des tannins se situent dans l'enveloppe (Salunkhe, 1990).

- *Avec le temps*

La teneur en composés phénoliques diminue avec le vieillissement des feuilles de sorgho (Woodhead, 1981), alors que chez les arbres certains auteurs trouvent une faible variation au cours de la saison, une fois passé le pic de la fin mai (Schultz *et al.*, 1982). D'autres constatent une diminution dans les deux semaines suivant l'ouverture des bourgeons, suivie d'une augmentation constante du pourcentage de tannins dans les feuilles au cours de la saison, ce qui correspond en fait à une augmentation constante de la teneur en tannins : la dilution des tannins lors de la croissance de la feuille explique la diminution du pourcentage (Horner, 1988). La teneur en tannin des feuilles de chêne augmente pendant l'été (Feeny, 1970 ; Forkner *et al.*, 2004). En effet, les feuilles plus âgées sont moins sujettes aux maladies et moins attractives pour les prédateurs (Swain, 1977).

Dans les fruits, le degré de polymérisation des tannins augmente avec la maturation, diminuant ainsi leur capacité à précipiter les protéines (Goldstein et Swain, 1963).

- *Facteurs physiologiques*

Il existe également des facteurs physiologiques qui régulent la production de tannins : les nutriments disponibles dans le sol ont une grande influence sur la production de phénols et notamment de tannins dans de nombreuses espèces (Waterman et Mole, 1989, cités par Bernays *et al.*, 1989). On a montré par exemple, qu'une fertilisation azotée permet de diviser par cinq la teneur en tannins trouvée chez des peupliers *Populus tremuloides* (Bryant *et al.*,

1987 cités par Bernays *et al*., 1989), et qu'une réduction des nutriments du sol entraînait une production accrue de composés secondaires (Coley *et al.*, 1985 cités par Bernays *et al*., 1989).

La disponibilité des glucides est également un élément déterminant pour la construction de composés phénoliques de défense des plantes, et peut déterminer des différences de teneur en tannins (Larsson *et al.*, 1986).

- *Facteurs abiotiques*

Il existe une corrélation positive entre l'intensité lumineuse et la teneur en tannins des feuilles exposées (Woodhead, 1981 ; Waterman *et al.*, 1984 ; Mole et Waterman, 1988 ; Mole *et al.*, 1988), les feuilles de la canopée étant plus concentrées en tannins que les feuilles inférieures (Forkner *et al.*, 2004). La synthèse de phénols induite par la lumière dans les feuilles les plus exposées conduit à une plus grande capacité à précipiter les protéines, et même parmi les feuilles ombragées, il y a suffisamment de tannins pour précipiter la totalité des protéines présentes dans la feuille (Mole et Waterman, 1988). Cette augmentation de la teneur en tannins dans des conditions d'ensoleillement intenses serait un mécanisme de défense contre les dégâts causés aux feuilles par la lumière (Close et McArthur, 2002). Les feuilles les plus exposées semblent ainsi moins digestes et semblent moins intéressantes pour les herbivores que les feuilles matures ombragées (Waterman *et al.*, 1984).

L'eau est également un facteur déterminant de la production de tannins, à tel point que la teneur en eau d'une feuille permet de prédire, mieux que son âge, sa teneur en tannins (Horner, 1988, 1990). La concentration en composés phénoliques au sein d'une feuille varie de façon non linéaire avec l'eau : elle augmente puis diminue selon une équation quadratique avec le déficit en eau (Horner, 1990).

Feeny a remarqué en 1970 que le nombre de lépidoptères ainsi que les dégâts causés par eux étaient plus importants sur des chênes britanniques au moment même où leur production de tannins était au plus bas. Les dégâts causés par des herbivores ou la consommation de plantes par ceux-ci ont aussi pu être corrélés avec les teneurs en tannins (Bernays *et al.*, 1989). Les attaques d'insectes et de champignons pathogènes augmentent notamment la teneur en composés phénoliques des plantes (Woodhead, 1981).

Les feuilles endommagées par des déchirures voient également leur taux de composés phénoliques augmenter en quelques heures suite au dommage (Baldwin et Schultz, 1983).

La topographie et l'environnement peuvent également expliquer des différences dans les taux de tannins de différentes populations, cependant les populations elles-mêmes peuvent contribuer à cette variation (Reed et McCarthy, 1996).

c. Exemples de plantes riches en tannins

Les tannins condensés sont fréquents dans les plantes de pâturage (plus de 300g/kg de matière sèche parfois, Rittner et Reed, 1992 cités par Waghorn et McNabb, 2003), dans les enveloppes des graines, et on les trouve à de plus faibles concentrations dans certaines légumineuses (≤ 100 g/kg MS), par contre ils sont quasiment inexistants dans les herbes (Waghorn et McNabb, 2003). Les graines de sorgho contiennent plus de 20 % de tannin en équivalent acide tannique (Salunkhe, 1990).

On trouve des tannins dans de nombreuses plantes utilisées dans l'alimentation, notamment céréales et légumineuses (sorgho, millet, orge, haricots secs, petits pois, caroube), et ils ont été bien décrits (Salunkhe, 1990). Les noix de cajou par exemple contiennent 34 % de polyphénols, les oignons et le persil respectivement jusqu'à 2 % et 0,2 % (Bravo, 1998).

Certains fruits en contiennent également en quantité appréciable (pomme, banane, mûre, canneberge, datte, raisin, aubépine, pêche, poire, kaki, prune, framboise et fraise ; pour revue, voir numéros 3-14 dans Chung *et al*., 1998). Ils se situent principalement dans la peau, mais aussi dans la chair des fruits (Salunkhe, 1990). Les teneurs en polyphénols de divers aliments sont reprises par Bravo : parmi les fruits les plus riches en tannins se trouvent le cassis, la myrtille, le raisin, la canneberge, la mûre, la fraise, ayant des teneurs maximales observées entre 1,2 % et 0,2 % du poids frais (Bravo, 1998).

Les feuilles de chêne, connues pour leur richesse en tannins (Haslam, 1966), peuvent contenir jusqu'à 20 % de tannins du poids sec, en équivalent tannin condensé de chêne purifié (Forkner *et al.*, 2004). Selon les espèces de chêne, ces valeurs varient de 10 à 15 % du poids sec de tannins hydrolysables, en équivalent acide tannique, et de 1 à près de 14 % du poids sec de tannins condensés, en équivalent quebracho (Martin et Martin, 1982)

3. Métabolisme et toxicité

a. Propriétés chimiques

Les tannins contiennent de nombreux groupements hydroxyle (sur les noyaux phénoliques), ce qui leur permet de former des complexes insolubles avec des hydrates de carbone, des protéines et des ions métalliques (Bravo, 1998 ; Haslam, 1996). Ils se lient à la quasi-totalité des protéines solubles, donnant naissance à des polymères insolubles à pH et force ionique normaux. Cette complexation, dépendant du pH, est donc réversible (Haslam, 1996). Cette réaction avec les protéines est à l'origine de nombreux effets biologiques des tannins. Les enzymes complexées de cette façon montrent une réduction marquée de leur activité.

La taille des tannins influe sur leur interaction avec les protéines : une taille minimum de 350 Da est nécessaire pour que la molécule de tannin précipite une protéine. Pour les tannins condensés, cela correspond à des dimères de flavan-3-ols, et pour les tannins hydrolysables un minimum de deux acides galliques, ou un acide ellagique. Jusqu'à un certain seuil, les tannins les plus réactifs sont généralement les plus grands, les polyphénols de faible poids moléculaire étant moins réactifs (Schanderl, 1970 ; Rossi et Singleton, 1966 cités par Chung *et al.*, 1998). Une molécule de tannin peut se lier à deux ou plusieurs groupes peptidiques, probablement grâce à la formation de liaisons entre les chaînes protéiques (Zitko et Rosik, 1962 cités par Chung *et al.*, 1998).

Les liaisons que forment les tannins avec les protéines peuvent être de plusieurs types : liaisons hydrogène réversibles (Gustavson, 1954 cité par Butler *et al.*, 1986), interaction hydrophobique (Oh *et al.*, 1980 cités par Butler *et al.*, 1986), oxydation suivie par une condensation covalente, qui est une réaction réversible (Loomis et Battaile, 1966 cités par Chung *et al.*, 1998).

Les tannins peuvent également former des complexes avec d'autres polymères naturels comme les acides nucléiques et les polysaccharides (Swain, 1979).

Les tannins ont d'autres utilisations commerciales que le tannage des peaux : ils forment des complexes noirs avec les sels ferreux, propriété utilisée pour la production d'encre, ils sont utilisés comme antidotes des alcaloïdes, des glycosides et des ions de métaux lourds grâce à leur affinité chimique. Ils apportent également une part importante du goût de nombreux aliments et boissons (Bernays *et al.*, 1989).

b. Inhibiteurs de la digestion

Foley a passé en revue les expériences menées sur l'effet des tannins sur l'alimentation, il montre que les tannins ont des effets toxiques et/ou réduisent (souvent, mais pas toujours) la digestion en réduisant la digestibilité de la matière sèche, de l'azote et des fibres (Foley *et al.*, 1999).

Les tannins hydrolysables peuvent être hydrolysés *in vivo* puis absorbés, l'acide gallique produit est excrété dans les urines. Dans ce cas, ils n'affectent pas la digestibilité des protéines (Hagerman *et al.*, 1992).

Les tannins condensés, par contre, diminuent la digestibilité des protéines chez le mouton et le cerf, ils sont excrétés (respectivement 100 % et 60 %) dans les urines sous forme de complexes avec des protéines (Robbins *et al.*, 1991). Les tannins condensés ne peuvent pas être dégradés dans les conditions anaérobies de l'intestin des mammifères, leur dégradation nécessiterait des microorganismes spécifiques (Foley *et al.*, 1999).

La diminution de la digestibilité des protéines est proportionnelle aux capacités de précipitation des protéines des tannins (Robbins *et al.*, 1987). Cependant, Robbins souligne que ce ne sont pas les propriétés d'inhibiteurs de digestion des tannins qui en font un moyen de défense contre les ruminants, mais plutôt leur toxicité (Robbins *et al.*, 1987).

c. Effets sur l'organisme

Les composés secondaires peuvent agir de deux manières, comme inhibiteurs de la digestion ou comme toxines. Les toxines agissent de manière spécifique après avoir traversé les membranes, ce qui permet une toxicité importante pour des quantités ingérées très faible. Les inhibiteurs de digestion agissent directement dans l'intestin et perturbent les processus digestifs de différentes manières (Waterman, 1984).

Pourtant dans la majorité des cas, les tannins entrent dans la catégorie des inhibiteurs de digestion. Ils sont peu toxiques mais abondants : efficaces à forte dose, ils se lient aux protéines et en diminuent la digestibilité en formant des complexes insolubles.

La très grande variété des tannins ne permet pas une description exhaustive et synthétique de leurs modes d'action et de leurs effets sur l'organisme. L'impact est modulé entre autres par le type de tannins (condensé, hydrolysable..), sa concentration, l'espèce animale, l'état physiologique de l'animal, son sexe, son état sanitaire, son statut nutritionnel (particulièrement s'il est adapté ou non à la consommation de tannins) et les conditions environnementales (Dawson *et al.*, 1999 ; Waghorn et McNabb, 2003). La structure des tannins condensés, notamment, est un important déterminant de leur activité biologique (Clausen *et al.*, 1990).

L'activité des tannins inclue entre autres la réduction de la palatabilité, l'interférence avec les processus digestifs, la toxicité envers les champignons et les bactéries, l'inhibition d'enzymes digestives et l'inhibition spécifique de la cellulase (Waterman, 1984).

Chez les animaux d'élevage, on a montré que de faibles concentrations de tannins condensés (10 g/kg MS) causent des dommages sur l'intestin de poulets et une diminution de l'absorption des acides aminés et des performances chez les cochons (Waghorn, 1996). Du tannin de quebracho (tannin condensé) donné à hauteur de 50g/kg MS dans le régime de moutons a entraîné une diminution de l'utilisation de nutriments et une diminution des performances (Dawson *et al.*, 1999). Une consommation excessive de fourrages contenant des tannins hydrolysables a entraîné des lésions du foie et des reins, puis la mort de vaches et de moutons, en général cinq à dix jours après la consommation initiale excessive. Cependant le composé toxique n'est pas connu avec certitude (Waghorn et McNabb, 2003). Chez les rongeurs, la consommation de tannins entraîne une croissance plus faible, voire une

diminution du poids, une diminution de la prise alimentaire, de la prise de poids journalière et de la rétention d'azote (Asguith *et al.*, 1985 ; Mehansho *et al.*, 1985 ; Dawson *et al.*, 1999 ; Downs *et al.*, 2003).

4. Moyens de protection des mammifères contre les tannins

On peut attendre des animaux qui consomment régulièrement des plantes contenant des tannins qu'ils aient développé des mécanismes de défense contre ces molécules, les effets néfastes des tannins seraient alors dus à l'incapacité du système de défense de l'animal à contrecarrer les effets de la totalité des tannins ingérés. Le système de défense repose sur une adaptation du comportement de l'animal et sur ses capacités physiologiques (McArthur *et al.*, 1991).

a. Comportement alimentaire

Les animaux qui occupent des niches écologiques similaires auront des stratégies d'évitement des tannins similaires (McArthur *et al.*, 1991). La capacité à s'accommoder de composés secondaires s'accroît avec leur consommation, qui suit un gradient lorsqu'on passe de comportements alimentaires de type « broutage » (« grazer ») à « alimentation mixte intermédiaire », puis « cueilleur généraliste » et enfin « cueilleur » (« browser ») (McArthur *et al.*, 1991). D'un côté on trouve les animaux consommant des plantes contenant de faibles teneurs en tannins comme l'herbe, c'est le cas des vaches (« brouteur ») et des moutons (« consommateur mixte intermédiaire ») qui consomment peu de tannins. A l'autre extrême, des animaux très spécialisés consomment des plantes riches en composés secondaires. Ces « cueilleurs spécialisés », comme les koalas, sont exposés à une grande quantité de composés secondaires très peu variés (McArthur *et al.*, 1991). Les systèmes physiologiques de détoxification sont différents selon le type d'alimentation, absents chez les brouteurs ils se spécialisent lorsque l'alimentation va vers le type cueilleur. Les tannins influencent donc plus le choix des plantes consommées chez les brouteurs, qui n'ont pas de moyen physiologique de défense, que chez les cueilleurs (McArthur *et al.*, 1991).

- *Adaptation du régime*

Les herbivores peuvent éviter les plantes contenant des tannins, ou bien diversifier les plantes consommées afin d'ingérer des composés secondaires, certes variés mais en quantités limitées, ou encore sélectionner des plantes ayant des composés particuliers (Freeland et Janzen, 1976). Une étude menée sur des opossums a validé en 1999 cette hypothèse de Freeland et Janzen selon laquelle le régime varié des herbivores serait une adaptation à leur incapacité à détoxiquer de larges quantités de toxines (Dearing et Cork, 1999).

On a montré chez le lièvre un évitement, parmi deux sortes de tannins condensés, de ceux qui sont le plus facilement dépolymérisés dans le système digestif, c'est-à-dire ceux dont l'ingestion engendrerai une absorption plus rapide et plus complète des phénols toxiques. Ainsi les différences de structure entre tannins mènent à des produits et des taux de dépolymérisation différents, qui affectent tous les deux les préférences des herbivores (Clausen *et al.*, 1990).

Provenza a montré la même année que des chèvres pouvaient apprendre à éviter les tannins des plantes de leur enclos en associant le goût des aliments contenant ces tannins condensés avec les conséquences post-ingestives aversives. Ces conséquences aversives expérimentées par les chèvres ne sont apparemment pas liées à une inhibition de la digestion, et semblent dépendre de la structure des tannins condensés (Provenza *et al.*, 1990)

Un comportement d'évitement des tannins a également été obtenu expérimentalement chez un rongeur, qui a consommé moins de feuilles d'Acacia riches en tannin malgré l'absence d'autres sources de nourriture, ce qui a entraîné une perte de poids. Ce comportement d'évitement est une réponse au taux élevé de tannins (10 à 20 % d'équivalent en quebracho obtenu par la méthode du butanol acide) dans la nourriture (Downs *et al.*, 2003).

Chez les primates, on a observé la sélection dans une plante riche en tannins de parties moins concentrées, ce qui montre que les primates peuvent aussi éviter les tannins (Wrangham et Waterman, 1981). Parmi les prosimiens, on a remarqué que les plus folivores étaient peu sélectifs vis-à-vis des tannins, alors que les frugivores semblaient limiter leur choix à des espèces de plantes plus faiblement concentrées en tannins (Ganzhorn, 1988).

- *Géophagie*

La géophagie est un comportement qui a été souvent observé chez les primates. Plusieurs hypothèses (largement décrites par Kreulen en 1985 et Krishnamani et Mahaney en 2000) ont été proposées pour comprendre l'ingestion de terre, que l'on a pu observer chez différentes espèces de mammifères comme chez l'homme : la supplémentation en minéraux, l'utilisation de la terre comme pansement intestinal (sa composition étant parfois proche de celle du Kaopectate®, un medicament utilisé pour réguler les troubles digestifs). La neutralisation de toxines, du fait des capacités adsorbantes des argiles, a été également souvent évoquée (Aufreiter *et al.*, 2001 ; Bolton *et al.*, 1998 ; Davies *et al.*, 1988 ; Hladik et Gueguen, 1974 ; Houston *et al.*, 2001 ; Mahaney *et al.*, 1995 ; Müller *et al.*, 1997 ; Davies et Baillie, 1988 ; Oates, 1978). La consommation de charbon de bois par des colobes a été également vue comme un moyen d'adsorber les phénols de l'alimentation et ainsi de s'en préserver (Struhsaker *et al.*, 1997). On rapporte aussi que la consommation de terre chez l'homme peut parfois être associée à la consommation de glands riches en tannins, qui sont mélangés et cuits ensemble, dans le but d'en adoucir le goût (Johns et Duquette, 1991).

Cependant la capacité d'adsorption des tannins par la terre a été évaluée par certains auteurs (Dominy *et al*., 2004) et trouvée faible (10 à 20 % pour Setz *et al*., 32 à 58 % pour Wakibara *et al*), ce qui pour eux ne permet pas de conclure que la géophagie est nécessairement liée à la consommation de tannins (Setz *et al.*, 1999 ; Wakibara *et al.*, 2001). Il existe en fait de nombreuses explications potentielles à la géophagie, et plusieurs peuvent s'avérer exactes au lieu d'une seule expliquant le comportement (Davies et Baillie, 1988).

b. Mécanismes physiologiques

L'inactivation, la dégradation et l'excrétion sont les trois mécanismes physiologiques permettant aux herbivores de se protéger des tannins (McArthur *et al.*, 1991).

- *Inactivation par les protéines salivaires*

L'inactivation des tannins par complexation avec certaines protéines salivaires, comme les PRP (protéines salivaires riches en proline) et l'histatine, est la « première ligne de défense » contre les tannins du régime (McArthur *et al.*, 1991 ; Mole *et al.*, 1990 ; Lu et Bennick, 1998 ; Bennick, 2002). Les histatines sont une famille de protéines qui précipitent les tannins, mieux que les PRP (Hagerman et Butler ont montré en 1981 que les tannins avaient beaucoup d'affinités pour les protéines riches en proline) ; on les trouve chez les humains et certaines espèces de singes (Yan et Bennick, 1995 ; Wroblewski *et al.*, 2001 ; Naurato *et al.*, 1999). Chez le rat, l'ingestion de sorgho riche en tannins pendant plusieurs jours a mené à une croissance spectaculaire des glandes parotides ainsi que de leur contenu en

protéines riches en proline, qui ont une affinité très grande pour les tannins condensés. Leur induction rapide suite à l'ingestion de tannins suggère qu'elles sont un moyen de défense contre eux (Mehansho *et al.*, 1983 ; Mehansho *et al.*, 1987).

Il existe plusieurs méthodes pour évaluer la capacité de protéines salivaires à précipiter les tannins (Horne *et al.*, 2002 ; Fickel *et al.*, 1999). Le détail des interactions tannins-protéines a été plusieurs fois décrit (Charlton *et al.*, 1996), en particulier l'influence de la stéréochimie des tannins dans leur capacité à précipiter les protéines (De Freitas et Mateus, 2001), l'affinité particulière des PRP pour les tannins hydrolysables (Bacon et Rhodes, 2000), ou le fait que les tannins de fort poids moléculaire précipitent mieux les protéines que ceux de faible poids moléculaire (De Freitas et Mateus, 2001 ; Charlton *et al.*, 1996 ; Sarni-Manchado *et al.*, 1999).

Certains animaux ont développé, parmi les adaptations spécifiques aux tannins, la synthèse de protéines salivaires précipitant les tannins, et formant ainsi des complexes tannin-protéine stables, qui neutralisent les tannins et minimisent ainsi la réduction de la digestibilité des nutriments, l'absorption des tannins et leur toxicité (Dawson *et al.*, 1999). Les complexes ainsi formés sont solubles, mais stables aux pH rencontrés lors du transit à travers tout l'appareil digestif des ruminants (Austin *et al.*, 1989). Bien que ce mécanisme entraîne la perte des protéines complexées avec les tannins, la diminution de la digestibilité des protéines est moindre par rapport aux cas où de telles protéines salivaires sont absentes (Robbins *et al.*, 1987 ; Robbins *et al.*, 1991).

De nombreuses espèces animales omnivores et consommatrices de feuilles d'arbres, arbustes et graminées, et qui ingèrent fréquemment des plantes à tannins, ont des protéines salivaires précipitant les tannins (Robbins *et al.*, 1991). La salive de nombreuses espèces de mammifères précipite les tannins (Mole *et al.*, 1990) : chez les rongeurs, comme le campagnol (Juntheikki *et al.*, 1996), le rat (Mehansho *et al.*, 1983), le hamster (Mehansho *et al.*, 1987), le pika américain (Dearing, 1997), chez les ruminants (Austin *et al.*, 1989), l'orignal (Juntheikki, 1996 ; Hagerman et Robbins, 1993), le castor, l'ours noir (Hagerman et Robbins, 1993), le cerf (Hagerman et Robbins, 1993 ; Fickel *et al.*, 1998).

Il existe par ailleurs une spécificité des protéines pour certains tannins, qui s'avèrent être ceux qui prédominent dans le régime des animaux (Hagerman *et al.*, 1992 ; Juntheikki, 1996). Ainsi, les herbivores de type « grazer » (« brouteurs ») n'ont pas de protéines salivaires alors que les « browsers » (« cueilleurs ») en ont (Austin *et al.*, 1989). Les girafes, chèvres et cerfs notamment, tolèrent plus les tannins dans les plantes que les moutons et les vaches car leur salive, dont les protéines contiennent beaucoup de proline, diminuent leurs effets dans le rumen (Waghorn et McNabb, 2003).

Les protéines riches en proline constituent par exemple 70 % des sécrétions des glandes parotides chez l'homme (Bennick, 1982 ; Butler *et al.*, 1986). Chez les primates, on n'a pas mis en évidence la présence de protéines salivaires riches en proline, cependant on a montré que les langurs ont de grandes glandes salivaires (Ayer, 1948 cité par Clauss, 2003), ainsi que les guérezas (Kay *et al.*, 1976 cités par Clauss, 2003).

- *Dégradation*

Certaines enzymes digestives ainsi que des microorganismes de la flore intestinale peuvent dégrader les tannins. La dégradation par les microbes peut produire des composés inoffensifs voire utiles, comme le phénol, l'acide cinnamique, l'acide gallique, l'acide

férulique qui peuvent être utilisés par le microorganisme ou le mammifère comme source d'énergie (McArthur *et al.*, 1991).

- *Excrétion*

L'inactivation et la dégradation permettent d'éviter les effets néfastes des tannins. En l'absence de ces processus, d'autres mécanismes peuvent permettre de neutraliser le composé absorbé : l'ajout de groupes fonctionnels sur la molécule de tannin et la conjugaison pour changer la solubilité du produit sont effectués dans le foie. L'altération des composés absorbés en composés excrétables facilite leur élimination rapide (McArthur *et al.*, 1991). Les produits conjugués avec un composé polaire, sont excrétés dans les urines, ou si leur taille est trop importante, ils retournent dans le système digestif sous forme de bile et sont excrétés dans les fèces (Scheline, 1978 cité par McArthur *et al.*, 1991).

5. Effets positifs des tannins

a. Anti-oxydants

Les tannins ont de grandes capacités anti-oxydantes dues à leurs noyaux phénol. L'efficacité anti-oxydative des polyphénols dépend de leur structure chimique : les tannins hydrolysables et condensés sont 15 à 30 fois plus efficaces que les phénols simples (Hagerman *et al.*, 1998). Des essais *in vitro* sur différents tannins extraits de thé montrent que les activités anti-oxydantes varient selon les composés, le plus efficace parmi les tannins extraits étant un tannin hydrolysable (Hashimoto *et al.*, 2003). Les activités anti-oxydantes des tannins et leur rôle dans la prévention de certains cancers ont été passés en revue dans deux articles parus en 1998 (Bravo, 1998 ; Chung *et al.*, 1998).

b. Antiparasitaires

Dans les années 90, le développement de résistances aux traitements contre les parasites intestinaux des moutons et des chèvres a conduit à la recherche de méthodes alternatives (Jackson et Coop, 2000 cités par Paolini, Bergeaud *et al.*, 2003). L'utilisation de plantes à tannins a été envisagée et les premières études menées en Nouvelle-Zélande ont montré que la consommation de plantes à tannins pouvait affecter la biologie de certaines espèces de parasites intestinaux en diminuant la production d'œufs (Niezen *et al.*, 2002a,b ; Niezen *et al.*, 1998a,b cités par Paolini, Frayssines *et al.*, 2003). Des expérimentations *in vitro* ont également été menées sur *Trichostrongylus colubriformis*, afin d'étudier l'effet des tannins sur la mobilité et le développement des larves et sur l'excrétion d'œufs (Molan *et al.*, 2002 ; Molan *et al.*, 2000 cités par Waghorn et McNabb, 2003). Utilisant des extraits de tannin de Quebracho (riche en tannins condensés), ces essais ont confirmé ces résultats, en précisant que les tannins condensés réduisaient le nombre d'œufs excrétés de *Trichostrongylus colubriformis* : ils diminuent la fécondité des larves et augmentent la mortalité des larves de stade L3 (Athanasiadou *et al.*, 2000a,b ; 2001a,b). Cet effet immédiat et direct se prolonge au-delà de l'arrêt de l'absorption de tannins car ils agissent sur l'établissement des populations de parasites comme sur ceux déjà installés (Athanasiadou *et al.*, 2000a ; Paolini, Bergeaud *et al.*, 2003).

Des études *in vivo* ont confirmé l'effet des tannins condensés sur les nématodes intestinaux des moutons et des chèvres (Kabasa *et al.*, 2000 ; Paolini, Bergeaud *et al.*, 2003 ; Paolini, Frayssines *et al.*, 2003 ; Butter *et al.*, 2000), tout en suggérant que les effets mesurés *in vitro* sous-estimaient les effets réels (Niezen *et al.*, 2002).

Ainsi le comportement alimentaire à travers la consommation de plantes à tannins peut influencer le parasitisme intestinal (Hoste *et al.*, 2001). Parmi ces plantes à tannins, le chêne et la ronce ont un effet antihelminthique direct sur les larves de *Trichostrongylus colubriformis* (Paolini *et al.*, 2004).

c. Antibactériens

De nombreuses études ont montré l'effet antimicrobien des tannins sur différents bactéries, virus et champignons, elles sont décrites en détail ainsi que les différentes espèces de microbes sensibles (Chung *et al.*, 1998). Parmi les tannins hydrolysables, qui ont tous une activité antibactérienne contre *Helicobacter pylori* (bactérie responsable de nombreux troubles intestinaux), les monomères sont particulièrement efficaces, et leur activité bactéricide est directement liée au temps et à leur concentration (Funatogawa *et al.*, 2004). Les polyphénols peuvent également limiter la croissance de certaines bactéries, grâce à leurs propriétés de chélateurs du fer (Mila *et al.*, 1996).

d. Chez les ruminants

Cependant à de faibles concentrations (10 à 30 g/kg MS) certains tannins peuvent être bénéfiques aux ruminants puisqu'ils se fixent aux protéines, empêchant ainsi leur dégradation dans le rumen et augmentant de ce fait l'apport en acides aminés au duodénum. Ces bénéfices concernent une augmentation de la prise de poids, de la production de laine et de lait, ainsi que de la teneur en protéines du lait (Harris *et al.*, 1998 ; Wang *et al.*, 1996 ; Woodward *et al.*, 1999 ; Barry et McNabb, 1999 cités par Waghorn et McNabb, 2003). On constate également une diminution du parasitisme intestinal, une diminution de la production de méthane et une prévention de la météorisation, ainsi qu'une diminution des myases, qui sont des infestations de mouches (Aerts *et al.*, 1999 ; Waghorn et McNabb, 2003). A de plus fortes concentrations cependant, il apparaît une inhibition de l'activité microbienne du rumen, ce qui engendre une diminution de la digestion des fibres dans le rumen et une réduction de la prise alimentaire (Dawson *et al.*, 1999).

e. Limitent l'absorption de fer

Les tannins inhibent également l'absorption du fer en agissant comme des « chélateurs naturels » dans le tube digestif. La consommation de tannins réduit très fortement (plus de 50 % de diminution) l'absorption du fer chez le rat (Afsana *et al.*, 2004). Le fer existe principalement dans les aliments sous sa forme oxydée (Fe^{3+}), mais seule la forme réduite (Fe^{2+}) peut être absorbée par l'organisme. La conversion du fer oxydé en fer réduit est améliorée en présence d'acide ascorbique (vitamine C), alors que les tannins se fixent au fer par leurs groupements hydroxyle et réduisent ainsi sa biodisponibilité (Haslam, 1966).

L'ingestion de tannins permet grâce à ces mécanismes de protéger les animaux sujets à l'hémosidérose (Spelman *et al.*, 1989). Cette maladie, due à un dépôt en excès de fer sur l'un ou plusieurs des tissus suivants : duodénum, foie, rate, reins et moelle osseuse, est mortelle pour les lémuriens et fréquente chez ces animaux maintenus en captivité : on a recensé 20 cas sur 29 animaux morts de 1968 à 1984 au Zoo de San Diego (Gonzales *et al.*, 1984). La fréquence de cette maladie chez les lémuriens captifs semble être due au régime administré en captivité, qui contient généralement du fer en grande quantité et manque d'ingrédients ayant la capacité à se lier au fer, comme les tannins, alors qu'ils existent dans les régimes naturels des animaux (Wood *et al.*, 2003).

Plusieurs études ont suggéré l'incorporation de tannins dans l'alimentation des lémuriens maintenus en captivité dans les zoos, afin de prévenir chez eux l'apparition de l'hémosidérose (Spelman *et al.*, 1989 ; Wood *et al.*, 2003).

6. Le goût des tannins : l'astringence

a. L'astringence des tannins

C'est la capacité qu'ont les tannins à former des complexes stables avec les protéines et les sucres qui leur confère leurs propriétés gustatives et notamment leur astringence, car ils précipitent les protéines salivaires (Bravo, 1998).

Le goût astringent, décrit parfois plus comme une sensation tactile due à la précipitation des protéines salivaires (et qui crée une sensation d'assèchement dans la bouche), a été étudié en termes de neurophysiologie pour la première fois en 1969, puis en 1993 (Hellekant *et al.*, 1993a,b ; Kawamura *et al.*, 1969). Les fibres sensitives spécifiques du goût répondent à une application d'acide tannique sur la langue, ce qui montre que ce goût des tannins n'est pas qu'une sensation tactile (Kawamura *et al.*, 1969). L'acide tannique se combine fortement avec les mucoprotéines de la surface de la langue, ce qui produit la sensation ressentie sur une longue durée lors de la consommation de tannins (Kawamura *et al.*, 1969). L'astringence est liée à la polymérisation des tannins puisque la diminution de l'astringence dans les fruits lors de leur maturation est due à une augmentation de la polymérisation des tannins (Goldstein et Swain, 1963).

Une nouvelle étude neurophysiologique a révélé en 1996 que, parmi 74 neurones répondant au goût dans le cortex orbitofrontal, certains répondaient à l'acide tannique à une concentration de 1mM, et que ces neurones formaient une sous population particulière, différente des neurones répondant aux goûts connus (acide, amer, salé, sucré). Cette étude montre que le goût astringent de l'acide tannique se situe en dehors des quatre goûts jusque là décrits, et en représente un cinquième (Critchley et Rolls, 1996).

b. L'aversion pour les tannins

Les substances astringentes comme les tannins évoquent presque toujours un goût désagréable qui déclenche une réaction de rejet, appelée « réflexe gusto-facial » observable même chez les nouveaux-nés (Simmen et Hladik, 1993 ; Steiner et Glaser, 1984).

En 1969, on découvre qu'une solution à 0,25 % d'acide tannique était perçue et que le rat lui préférait l'eau, et qu'à partir de 1 % d'acide tannique, la solution était totalement évitée, devenant répulsive (Kawamura *et al.*, 1969).

Des recherches sur les choix alimentaires de certains herbivores sauvages ont montré que des concentrations en tannins supérieures à 2 % étaient répulsives en terme d'alimentation. Il semble que la capacité à percevoir la présence de quantités indésirables de tannins dans les aliments a eu une grande importance dans la co-évolution plantes-animaux.

Plusieurs études ont été menées sur la perception du goût des tannins chez les primates et des expériences comportementales ont été effectuées au moyen du « two-bottle test » (Ia conelli et Simmen, 1999, 2002 ; Remis et Kerr, 2002 ; Simmen et Charlot, 2003 ; Simmen, Josseaume *et al.*, 1999 ; Simmen, Hladik *et al.*, 1999). Ces études ont permis de déterminer les concentrations de tannins à partir desquelles ce produit devenait aversif. Les seuils des espèces étudiées sont repris dans le tableau 4.

Les résultats de ces études peuvent cependant différer car la solution de fructose n'est pas toujours comparable d'une étude à l'autre, et cela peut avoir une influence sur la perception des tannins (Remis et Kerr, 2002 ; Simmen, Josseaume *et al.*, 1999).

Espèce	**Tannin étudié**	**Seuil de perception du tannin**
Microcèbe	Acide tannique Acide tannique (électrophysiologie) Tannin de chêne et Quebracho Tannin de châtaignier	0,53 à 0,72 g/L [a] 0,13 à 0,34 g/L [d] 2 g/L [b] 0,25 g/L [b]
Chimpanzé	Acide tannique	4,9 à 10 g/L [c]
Orang-outan	Acide tannique	4,9 à 6 g/L [c]
Gorille	Acide tannique	1 à 10 g/L [c] 6,8 à 10,2 g/L [e]
Homme	Acide tannique Tannin de chêne	0,22 à 1,15 g/L [f] 0,32 à 0,79 g/L [f]

Tableau 4: Seuils de perception connus des tannins chez les primates, [a] : (Simmen, Josseaume *et al.*, 1999), [b] : (Iaconelli et Simmen, 2002), [c] : (Simmen et Charlot, 2003), [d] : (Hellekant *et al.*, 1993b), [e] : (Remis et Kerr, 2002), [f] : (Simmen, Hladik *et al.*, 1999)

Si les tannins engendrent le plus souvent une réaction de rejet à partir d'une certaine concentration, à des concentrations plus faibles il peut apparaître une préférence, comme l'ont constaté Simmen et Charlot chez le gorille : cette espèce montre une préférence pour l'acide tannique à des teneurs comprises entre 1 et 10 g/L, et une aversion aux concentrations supérieures (15 à 25 g/L) (Simmen et Charlot, 2003).

III. LE MAKI CATTA

1. Habitat et phylogénie des lémuriens de Madagascar

a. Madagascar

Madagascar faisait autrefois partie du grand continent du sud Gondwana, qui commença à se fractionner il y a 180 millions d'années pour former l'Afrique, l'Amérique du Sud, l'Antarctique, l'Australie et l'Inde. Puis 20 millions d'années plus tard, Madagascar se détacha de l'Afrique, pour gagner en quelques dizaines de millions d'années la place qu'elle occupe actuellement, à 400-550 Km de la côte est africaine (Mittermeier *et al.*, 1994). Madagascar s'est ainsi séparé du continent africain bien longtemps avant l'origine estimée des premiers primates, qui auraient pu rejoindre l'île sur des radeaux de végétation et s'y établir (Kappeler, 2000).

Madagascar est le troisième pays au monde pour la diversité des espèces de primates, et les 32 espèces que l'on y rencontre sont à 100 % endémiques (Mittermeier *et al.*, 1994).

b. Classification des lémurs actuels

La famille des Lemuridae comporte les lémurs les plus connus et les plus répandus : les "vrais" lémurs (sous-famille des Lemurinae) et les hapalémurs (sous-famille des Hapalemurinae). Le genre *Lemur*, qui comprenait autrefois 6 espèces, a été récemment redéfini : de récentes études ont montré que *Lemur catta* était plus proche des *Hapalemur* que des autres *Lemur*. Ceux-ci ont depuis été classés dans le genre *Eulemur*, tandis que *Lemur catta* devient la seule espèce du genre *Lemur* (Mittermeier *et al.*, 1994).

Sur les 50 espèces et sous-espèces de lémurs de Madagascar, 10 sont considérées sévèrement menacées, 7 sont menacées et 19 sont vulnérables. Bien que Madagascar ne soit que l'un des 92 pays à comporter des populations sauvages de primates, cette île abrite cependant 13 % (32/246) de toutes les espèces de primates, 23 % (14/61) de tous les genres de primates et 36 % (5/14) de toutes les familles de primates. Madagascar montre également que l'extinction des primates est un phénomène réel : 8 genres et au moins 15 espèces de lémurs se sont déjà éteints sur cette île depuis l'arrivée de l'homme, il y a moins de 2000 ans, et bien d'autres pourraient disparaître dans les prochaines décennies (Mittermeier *et al.*, 1994).

c. Cas du maki catta

Le *Lemur catta* est l'un des lémuriens les plus étudiés, et c'est celui qui est le plus largement représenté dans les zoos, un millier d'individus environ est maintenu en captivité à travers le monde. Son statut est défini comme menacé depuis 1990, principalement à cause de la dégradation de son habitat (cultures sur brûlis, élevage) et de son utilisation comme animal de compagnie à Madagascar (Harcourt et Thornback, 1990). Le nombre d'individus vivant à Madagascar n'est pas connu (estimé entre 10 000 et 100 000), par contre on estime la densité entre 17 et 350 individus par km² selon les études (Harcourt et Thornback, 1990)

C'est la seule espèce de lémuriens qui vit exclusivement dans le sud du pays, dans les forêts sèches et dans la brousse (Sussman, 1986). Diurne, pouvant vivre dans différents types de forêts, *L. catta* se nourrit à tous les niveaux, du sol à la cime des arbres. Il passe plus de temps au sol pour se déplacer ou se nourrir, que n'importe quel autre lémur, et se repose dans les buissons et arbustes (Sussman, 1976).

2. Physiologie digestive du maki catta

a. Estomac et intestins

Hill est le premier à décrire en 1953 le système digestif des prosimiens, qui comprend un estomac simple, un intestin grêle modérément long (156 cm en moyenne), un grand caecum en forme de sac (28 cm en moyenne) et un colon de longueur variable (82 cm en moyenne) (Campbell *et al.*, 2000). La durée de la digestion du *Lemur catta* peut varier de 1 h 30 à 6 h 30, avec une durée moyenne de 4 h 45 (Cabre-Vert et Feistner, 1995).

Le caecum bien vascularisé du maki catta permet une dégradation microbienne de la paroi des cellules végétales, cette fermentation permet de digérer une part importante de la cellulose ingérée, c'est-à-dire 29,9 % selon Sheine en 1979 (Campbell *et al.*, 2000 ; Mowry et Campbell, 2000).

b. Bouche

La denture du maki catta, décrite par Hill en 1953, comprend deux paires d'incisives, une paire de canines, trois paires de prémolaires, et trois paires de molaires (Mowry et Campbell, 2000). La taille des dents peut varier entre les individus, mais il n'existe cependant pas (ou peu) de dimorphisme sexuel (Sauther *et al.*, 2001).

Yamashita a étudié les liens entre la dureté des aliments, la morphologie des dents et la position des aliments dans la bouche, il en conclut que les dents des makis sont bien adaptées à la consommation de fruits et de graines (dont il faut percer l'enveloppe), et le lémur catta peut être décrit comme un consommateur de fruits doux comme durs, même s'il mange le plus souvent des aliments faciles à dilacérer (Yamashita, 2003 ; Yamashita, 1996). Godfrey montre en 2001 que le type d'alimentation est lié à la dentition, et que les primates les plus frugivores voient leur dentition se développer plus lentement que les folivores.

Chez les lémuriens, les papilles à l'extrémité de la langue, formant de petites projections, ont été décrites chez *Eulemur fulvus* par Hofer en 1981, et chez *Lemur catta* la répartition des papilles foliées, fongiformes et filiformes (en cercle, caractéristique des primates) sur la langue a été détaillée (Hofer *et al.*, 1990 ; Takemura *et al.*, 2002). Takemura précise que les papilles filiformes des lémuriens ont une morphologie caractéristique de l'ordre des primates, mais leurs papilles fongiformes conservent des caractéristiques primitives par rapport à celles des anthropoïdes.

c. Parasitisme intestinal

Peu de choses sont connues à l'heure actuelle sur les parasites de *Lemur catta*. Malgré les travaux de Chabaud et son équipe dans les années 1960, sur différentes espèces de lémuriens sauvages comme captifs, peu d'informations précises sont disponibles du fait du faible nombre de parasites détectés lors des analyses. En effet, Chabaud en 1964 et 1965, a comptabilisé seulement 13 individus du genre *Trichuris lemuris* parmi les six lémuriens captifs qu'il a étudiés. Cette espèce est d'ailleurs la seule qu'il recense à l'époque chez *Lemur catta*. En 2002, Junge ne trouve qu'un seul animal parasité, appartenant à l'espèce *Lepilemur*, parmi six lémuriens sauvages de différentes espèces. Dutton, en 2003, a trouvé quelques œufs et larves chez des *Lemur catta* sauvages mais en faibles quantités, et aucune détermination n'a été faite.

Les conclusions de Chabaud sont néanmoins les suivantes : la faune constituée par les nématodes de lémuriens est très riche, et ne diffère pas profondément de celle des Simiens. Celle-ci est mieux connue : Euzeby en 1981 décrit la classification des nématodes gastro-

intestinaux des singes. Les parasites de l'espèce *Alouatta* ont été décrits par Stuart et ses collègues en 1998, ils soulèvent d'ailleurs les problèmes de méthodologie limitant les comparaisons entre les différentes études entreprises sur des singes sauvages.

Chabaud répertoriait, en 1965, 20 espèces de nématodes de lémuriens, dont huit sont spécifiques à d'autres groupes, et semblent infester les lémuriens en captivité. Parmi les nématodes les plus courants, identifiés chez des makis catta captifs, on trouve les genres *Strongylus*, *Strongyloides*, *Gongylonema, Physaloptera, Trichuris*, des oxyurides et des ascarides (Junge, 1998, 2003).

En 2004, une analyse des parasites intestinaux a été menée par Faulkner et ses collègues, sur 67 échantillons appartenant à sept genres de lémuriens captifs et sauvages. Les œufs de *Callistoura sp*. sont les plus courants, ils sont présents chez 12/23 des *Eulemur spp.* et 3/15 des *Varecia variegata*. Les autres espèces décrites sont :

- *Lemuricola sp*.et *Trichuris lemuris* chez des *Eulemur sp.*
- œufs de type *Strongylus* : *Lemurostrongylus sp. (62 x 38 µm), Parahabdonema sp. (75 x 40 µ)* chez *Indri indri*, *Hapalemur* et *Varecia variegata*
- œufs de type *Strongyloides (55 x 30 µm)* chez *Indri indri* et *Propithecus diadema.*

Le parasitisme intestinal est responsable de nombreuses diarrhées chez les lémuriens captifs. Les méthodes de flottation permettent d'identifier les espèces de nématodes, et une large gamme d'antihelminthiques peut être utilisée. Cependant *Physaloptera* peut poser des problèmes : les œufs, excrétés de manière intermittente, sont difficiles à déceler dans les coproscopies (Junge, 1998, 2003).

3. La saisonnalité du maki catta

a. Saisonnalité de l'environnement

L'alternance entre la saison sèche et la saison humide entraîne des variations dans la démographie des groupes de lémuriens (Jolly *et al.*, 2002). La croissance et le poids varient en fonction des saisons, et ceci indépendamment de la disponibilité alimentaire (Pereira, 1993b, Pereira *et al*., 1999).

La disponibilité de la végétation varie considérablement au cours de l'année, selon la saison (sèche ou humide), dans le sud-ouest de Madagascar. Juste avant le début de la saison des pluies, les fleurs se développent rapidement et forment un pic de production en octobre. Avec la venue des pluies, les feuilles apparaissent, il existe d'ailleurs une très forte corrélation entre les précipitations et la disponibilité des fruits et des jeunes feuilles.

b. Saisonnalité de la reproduction

La reproduction est fonction des ressources alimentaires qui sont saisonnières. La gestation coïncide avec une relativement faible disponibilité alimentaire, les femelles devant se contenter de quelques espèces de fruits. La saison des naissances correspond à une explosion passagère de fleurs, la lactation et le sevrage coïncident avec un pic dans la production de fruits et de jeunes feuilles (Sauther *et al.*, 1999 ; Sauther, 1998).

La physiologie de la reproduction des makis catta est celle des prosimiens en général. La période de reproduction est fortement réduite et dure de 6 à 24 heures, une fois par an. Les premières naissances ont lieu à l'âge de deux à quatre ans (11 % des femelles de deux ans, 50

% de trois ans et 75 à 85 % de quatre ans), de 80 à 85 % des femelles mettent bas chaque année, principalement en septembre (Sauther *et al.*, 1999 ; Koyama *et al.*, 2001). Le comportement sexuel des makis a été largement décrit, qu'il s'agisse de l'accès prioritaire des mâles les plus haut placés dans la hiérarchie (Sauther, 1991), du comportement maternel (Klopfer et Boskoff, 1979), de la réponse des mères à la mortalité infantile (Nakamichi *et al.*, 1996)

Le cycle ovarien des femelles *Lemur catta* dure en moyenne 39 jours, la femelle est réceptive une fois par an pendant quelques heures (22 en moyenne) au cours de l'oestrus qui dure de trois à sept jours (Van Horn et Eaton, 1979). En fait, il existe un synchronisme des oestrus puisque toutes les femelles ont leurs chaleurs à la même période, mais au sein d'un groupe un asynchronisme des chaleurs leur permet d'être réceptives sexuellement à tour de rôle pendant sept à 20 jours, ce qui permet de limiter les conflits. Cette réceptivité sexuelle, activée uniquement par l'œstrogène (Van Horn et Resko, 1977), est déterminée par la photopériode mais probablement aussi par des mécanismes sociaux d'entraînement (Pereira, 1991).

A Madagascar, au sein d'un groupe la période des chaleurs s'étend sur deux semaines en avril ; dans l'hémisphère nord, les chaleurs des femelles maintenues en captivité et exposées à la lumière du jour sont décalées de six mois et sont étalées de fin octobre à janvier (Van Horn, 1975 ; Van Horn et Eaton, 1979). La durée moyenne de la gestation est selon les études, de 136 à 141 jours (Van Horn et Eaton, 1979 ; Sauther, 1991).

4. Structure sociale : hiérarchie de dominance

a. Distribution des groupes de makis

Les groupes observés dans leur milieu naturel comptent en moyenne 12 animaux (Gould *et al.*, 2003) (on trouve des groupes de cinq comme de 22 individus, (Budnitz et Dainis, 1975), constitués de plusieurs mâles et plusieurs femelles organisés autour d'un noyau central de femelles adultes et de leurs petits. Les jeunes femelles restent dans leur groupe natal tandis que les jeunes mâles le quittent à l'âge de trois à cinq ans (Sauther *et al.*, 1999). Le domaine vital pour des groupes importants (18 individus dans l'étude de Sussman) varie de 6 à 8,8 hectares selon le lieu d'étude.

Le type de végétation influence la taille du territoire, les environnements riches étant propices à de petits territoires : une troupe vivant dans la canopée aura un territoire plus petit qu'une troupe vivant dans la brousse et les arbustes, dont le territoire pourra atteindre 23 ha (Budnitz et Dainis, 1975). Les déplacements journaliers de *Lemur catta* sont importants, plus de 900 m par jour (Sussman, 1976).

La disponibilité des ressources alimentaires influence largement la densité de *L. catta* dans un lieu donné. Il existe une relation étroite entre la taille du territoire et la répartition des ressources. Des groupes vivant dans un environnement pauvre utiliseront un espace trois fois plus vaste que ceux pouvant bénéficier d'un environnement riche, respectivement 23,1 ha et 8,1 ha pour une dizaine d'individus (Budnitz et Dainis, 1975).

b. La dominance des femelles

Lemur catta est l'une des quelques espèces de lémurs vivant en groupe à montrer une vraie dominance des femelles, incluant à la fois priorité à la nourriture et dominance sociale dans des contextes non alimentaires (Sauther *et al.*, 1999).

▪ *Liée à la saisonnalité et à la reproduction*

La saisonnalité de la disponibilité alimentaire et de la reproduction sont deux facteurs particulièrement importants pour comprendre la dominance des femelles makis, auxquels il faut ajouter un investissement maternel important avant et après la naissance des petits (Sauther, 1993).

Au vu du synchronisme de la reproduction, les femelles vont vivre les mêmes événements et notamment les mêmes stress liés à la reproduction, ce qui mène à une compétition interindividuelle importante pour l'accès à la nourriture. Dans de telles conditions la compétition supplémentaire de mâles serait un désavantage non seulement pour les femelles mais aussi pour leurs petits, si les femelles n'étaient pas prioritaires pour se nourrir. La compétition est particulièrement rude pendant les périodes stressantes physiologiquement de fin de lactation et de sevrage, périodes pendant lesquelles l'agressivité entre mâles et femelles est la plus forte. La vraie dominance des femelles peut consister, au moins en partie, en une stratégie reproductive pour minimiser la compétition alimentaire avec les mâles au sein d'un environnement hautement saisonnier. Le rôle de la dominance des femelles en tant que « compensation comportementale » pour minimiser les coûts de reproduction reste une approche importante (Sauther *et al.*, 1999). La dominance des femelles leur permet également de cohabiter avec plusieurs mâles dans un environnement hautement saisonnier : ils constituent des sentinelles peu coûteuses, et y trouvent leur intérêt puisque les femelles se reproduisent en priorité avec les mâles du groupe (Sauther, 1993).

Cependant, cette hypothèse qui met en avant les contraintes énergétiques liées à la reproduction et à la saisonnalité des aliments pour expliquer la dominance des femelles (Jolly, 1984) ne fait pas l'unanimité, certains auteurs trouvant que les dépenses énergétiques des femelles lémur ne sont pas plus importantes que celles d'autres espèces (Tilden et Oftedal, 1995 ; Pereira *et al.*, 1999)

▪ *La priorité alimentaire des femelles dominantes*

Selon Hrdy (1981), la saisonnalité est la clé qui explique la priorité d'accès aux ressources des femelles (Jolly, 1984).

Chez les makis catta, les femelles dominent les mâles dans tous les domaines y compris l'alimentation (Sauther, 1993 ; Budnitz et Dainis, 1975 ; Sussman, 1977). Ce sont elles qui choisissent en premier les sites d'alimentation et de boisson, et elles se nourrissent en priorité des meilleurs aliments, même si ceux-ci sont en quantités insuffisantes pour nourrir tout le groupe (Sussman, 1977). Plusieurs modèles existent, qui tentent d'expliquer les liens entre la compétition alimentaire et les différentes sortes de hiérarchie de dominance, linéaire ou non linéaire (Koenig, 2002).

Selon Kappeler, l'absence de dimorphisme sexuel est une condition importante pour l'émergence d'une dominance des femelles, cependant elle peut aussi exister chez des espèces où les mâles possèdent des armes plus imposantes que les femelles (Kappeler, 1993).

5. L'alimentation du maki catta dans son milieu

a. Description du régime

▪ *Territorialité et exploitation du milieu*

On a observé dans certains cas un chevauchement partiel ou total des territoires, de telle sorte que différentes troupes de *Lemur catta* se partagent des sites pour se nourrir, dormir ou se reposer. De plus, les territoires peuvent changer avec les saisons. Cependant il existe des

« noyaux » (« core area »), endroits que les groupes de makis catta utilisent plus intensément (Sauther *et al.*, 1999).

Sur son territoire, le *Lemur catta* est actif et se nourrit à tous les niveaux de la forêt, mais c'est au sol qu'il passe le plus de temps (Sussman, 1977, 1974), notamment lors des déplacements (65 à 71 % du temps de déplacement, observations de Sussman en 1972, cité par Budnitz et Dainis, 1975). Il se nourrit souvent au sol de fruits tombés, d'herbes ou de buissons (selon le site d'étude, les *L. catta* passent 18 à 30 % du temps à se nourrir au sol, (Sauther *et al.*, 1999), tandis que dans les arbres c'est aux extrémités des plus hautes branches qu'il ira chercher les aliments (Sussman, 1977).

- *Aliments consommés*

Lémur catta a été souvent décrit comme un consommateur généraliste, ou omnivore opportuniste. Son régime est varié, selon les études on lui prête la consommation de 24 espèces de plantes différentes (Sussman, 1977 ; Sussman, 1976), 66 espèces et 87 items (Simmen *et al.*, 2003), 38 espèces (Rasamimanana, 1999). Son alimentation se concentre généralement sur quelques espèces, qui comptent pour plus de 75 % du régime (Simmen *et al.*, 2003 ; Sussman, 1976 ; Sussman, 1974). Le tamarinier notamment (*Tamarindus indica*) est de loin la plante la plus largement consommée par le maki catta, elle représente selon les études entre 15 et 36 % des aliments consommés (Sussman, 1976 ; Yamashita, 2002).

Son régime comprend des fruits, feuilles, tiges de feuilles, fleurs, tiges de fleurs, araignées, toiles d'araignées, chenilles, cigales, cocons d'insectes, oiseaux et même des excréments, de la terre également (Sauther *et al.*, 1999). *Lemur catta* passe généralement 30 à 60 % de son temps à manger des fruits, 30 à 59 % des feuilles et herbes, 5 à 12 % des fleurs, et moins de 3 % des insectes (Sauther *et al.*, 1999 ; Sussman, 1977). La consommation d'insectes est rare selon Jolly, qui est la première à décrire le comportement des makis en 1966.

Les makis passent environ 30 % à 39 % de leur temps à se nourrir (Sussman, 1977 ; Mertl-Millhollen *et al.*, 2003). Les individus d'un groupe sont très synchrones dans leurs activités, tous les individus mangeant au même moment lorsque la nourriture est abondante. Si les ressources sont limitées, les individus attendent pour y parvenir (Sauther *et al.*, 1999).

Ils peuvent exploiter des sources d'eau comme les creux des arbres, que la majorité des mammifères ne peuvent atteindre, ou des flaques directement au sol (Sauther *et al.*, 1999 ; Sussman, 1977).

- *Adaptation des makis catta aux variations de disponibilité alimentaire*

On le rencontre dans les régions où la végétation est constituée de bosquets et de fourrés, de forêts broussailleuses très sèches et à végétation éparse, susceptible d'être rare au moins une partie de l'année, *Lemur catta* a donc du s'adapter à un environnement aride (Sussman, 1976).

En réponse à la nature saisonnière des aliments, L. catta est capable de changer de régime rapidement lorsque de nouveaux aliments deviennent disponibles, et fait souvent de longues distances en dehors du territoire pour trouver les aliments saisonniers (Sauther *et al.*, 1999). Il peut également augmenter la taille de son territoire lorsque les ressources sont rares ou indisponibles (Sauther et Sussman, 1993), mais cela n'est pas une règle absolue (Mertl-Millhollen *et al.*, 2003).

La reproduction affecte le comportement alimentaire : à Beza Mahafaly, site de forêt-galerie du sud-ouest de Madagascar, les femelles allaitantes se concentrent plus sur des éléments de faible coût, prévisibles et à forte teneur en protéines comme les jeunes feuilles, même si pendant la gestation elles préfèrent les fleurs et cherchent des fruits rares (Sauther *et al.*, 1999).

Il se nourrit de nombreuses espèces de plantes sur un territoire relativement vaste comparé aux autres lémuriens (Ganzhorn, 1986), ce qui peut être le reflet d'une adaptation à un environnement particulier: *L. catta* peut vivre dans des zones arides aux ressources alimentaires éparpillées. La nourriture est consommée dès lors qu'elle est disponible. Le processus digestif plus long de *L. catta* témoigne aussi d'une adaptation pour digérer du matériel fibreux et de faible qualité (Ganzhorn, 1986). Le comportement alimentaire de *L. catta* est celui d'un frugivore opportuniste adapté à un environnement changeant dans lequel les ressources alimentaires varient rapidement et où la localisation de nourriture n'est pas prévisible (Ganzhorn, 1986).

b. Consommation de plantes à tannins

En 2000, une étude montre que les makis catta sont confrontés aux tannins dans leur environnement : 36 % des plantes des forêts sèches du sud de Madagascar contiennent des tannins (Hladik *et al.*, 2000).

Une étude plus récente indique qu'on n'a pas trouvé de différence dans la teneur en tannins, entre les feuilles consommées et les feuilles non consommées par les makis (Simmen *et al.*, 2005). Par contre, certaines plantes consommées régulièrement sont riches en tannins condensés et en phénols, comme *Acacia rovumae* et *Tamarindus indica* (Leguminoseae), et *Sclerocarya birrea* (Anacardiaceae). Ils ne semblent donc pas être spécialement sélectifs vis-à-vis des tannins qu'ils ont l'habitude de consommer.

A Madagascar, confrontés à un environnement hautement saisonnier, les makis seraient obligés pendant la saison sèche de consommer des plantes riches en tannins, ils pourraient donc tolérer ces composés dans une certaine mesure (Bruno Simmen, communication personnelle).

Les makis de Madagascar, lors des choix alimentaires qu'ils font, doivent compter avec la présence largement répandue dans la végétation des tannins. Leur régime est hautement saisonnier, et on les a souvent vus consommer de la terre.

La consommation de tannins, si elle est toxique à hautes doses et nécessite l'utilisation pour ses consommateurs de stratégies ou de moyens de protection, peut aussi être bénéfique, en particulier pour les lémurs captifs.

La perception gustative constitue l'interface entre un animal et les tannins de la plante qu'il consomme.

Cette étude cherche, au vu de ces connaissances, à répondre aux questions suivantes :

- des makis maintenus en semi-liberté en France vont-ils consommer spontanément des plantes à tannins ?

- perçoivent-ils le goût de ces tannins ?

- la consommation de terre peut-elle constituer un moyen de défense contre les tannins ?

- l'ingestion de tannins leur est-elle bénéfique ?

Au vu du comportement hautement saisonnier des makis de Madagascar, cette étude sera menée sur plusieurs saisons. Les membres du groupe seront également étudiés individuellement, car de nombreux facteurs physiologiques comme sociaux peuvent faire naître des différences interindividuelles dans le comportement alimentaire.

ANIMAUX, MATERIEL ET METHODES

I. Les animaux

1. Les enclos

L'étude est effectuée au parc Zoologique de Thoiry dans les Yvelines, près de Paris. Ce parc élève plusieurs espèces de lémuriens en semi-liberté, dont un groupe de sept makis catta.

Les animaux ont été changés d'enclos au mois de juin 2004 ; les études menées en mars et en juin ont été effectuées dans le premier enclos, celles menées en août, novembre et avril dans le second.

D'une superficie de 0,5 ha, l'ancien enclos comprend plusieurs arbres : chênes, tilleuls, charmes, châtaignier, ainsi que de l'herbe et une végétation herbacée de petite taille poussant spontanément (graminées, etc.). Les animaux ont accès à plusieurs maisons chauffées.

Le nouvel enclos, d'une superficie de 0,25 ha, comprend une végétation plus arbustive. Outre quatre chênes et plusieurs espèces de saules, de l'herbe et une petite végétation herbacée spontanée, il comporte une butte plantée de divers buissons et arbustes d'ornement, notamment des pommiers du Japon et des lauriers. Les animaux ont également accès à une maison chauffée.

Les ronces poussent en abondance dans chacun de ces enclos. Un plan de chacun des enclos, ainsi que la liste des plantes recensées, figurent en annexe.

2. L'alimentation

Les makis catta sont nourris deux fois dans la journée : le matin, croquettes à base de bananes (référence Mazuri® New World Primate 5ma5) ou pâtée à base de céréales (référence Mazuri® New World Primate 5ma4) sont réparties sur le terrain. L'après-midi, un repas de fruits et légumes est apporté et réparti entre plusieurs gamelles. Le contenu de ce repas varie tous les jours et comprend des fruits et légumes de saison. L'eau est disponible *ad libitum*.

3. Le groupe

Le groupe étudié comprend un mâle, Sifaka, âgé de six ans au moment de l'étude (2004), cinq femelles adultes âgées de trois à 16 ans et une femelle subadulte, nommée Petite, âgée de deux ans.

Une femelle adulte (La Glue), âgée de huit ans et décédée en juin 2004 au cours de l'étude, suite à une chute, a été retirée des données (elle ne fait pas partie des cinq femelles citées précédemment). Petite est décédée en hiver 2004, suite à des blessures.

Les animaux sont identifiés au moyen d'une puce et les liens de parenté entre les individus, ainsi que leurs antécédents médicaux (opérations, blessures par morsure, etc.), sont connus (Figure 6). Toutes les femelles du groupe sont nées à Thoiry, à l'exception de Mère Sup, née au Safari Parc de Peaugres en Ardèche (où les lémuriens vivent en semi-liberté dans les mêmes conditions que ceux de Thoiry), puis arrivée à Thoiry à l'âge de deux ans.

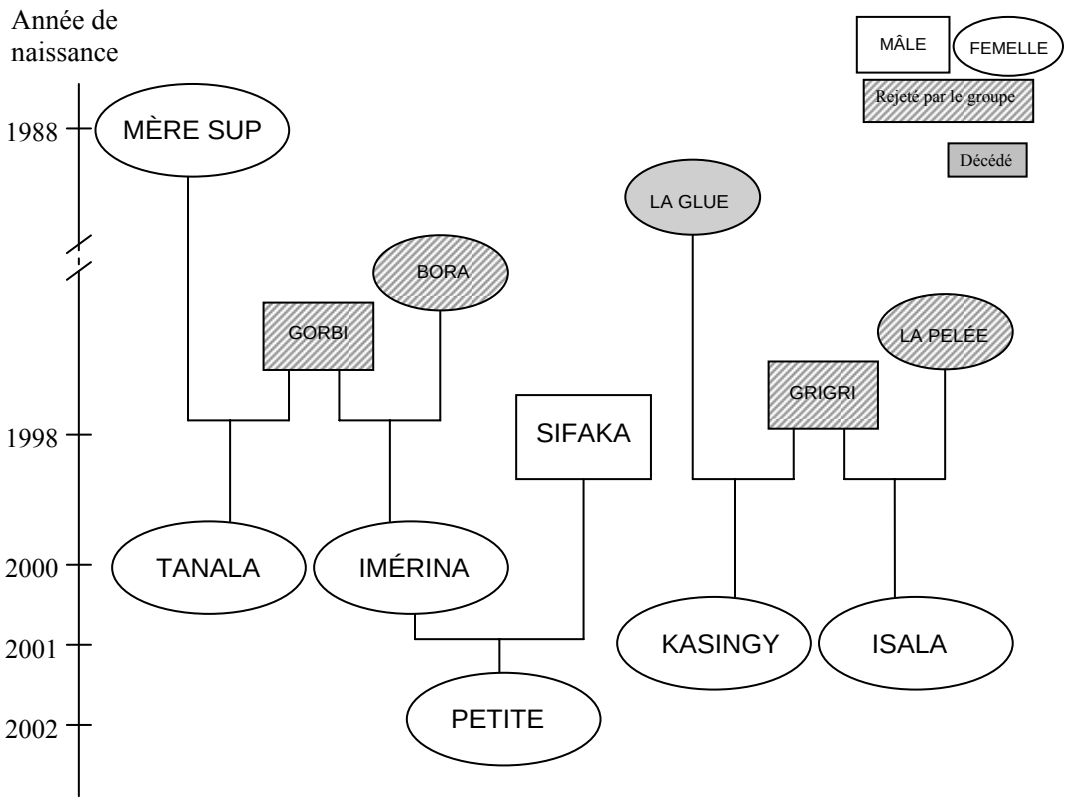


Figure 6: Composition du groupe de makis catta au moment de l'étude de 2004

Le mâle est né en 1998 au Zoo de La Barben (Bouches-du-Rhône), où il était élevé dans une volière au sol recouvert d'écorces, sans végétation disponible. Il est arrivé à Thoiry en 2001 à l'âge de trois ans.

Les individus rejetés par le groupe sont placés dans d'autres enclos et n'ont plus de contacts avec celui-ci.

II. Les observations

1. Périodes d'observation

L'étude a été effectuée à quatre reprises, les périodes d'observation se déroulant à des saisons différentes.

À chaque saison, les observations se sont déroulées sur une période de quatre à cinq semaines. Étant dépendantes des horaires d'ouverture et de fermeture du parc, les heures d'observation quotidiennes varient d'une saison à l'autre (tableau 5). Afin d'homogénéiser les données concernant le comportement alimentaire des animaux, les régimes décrits pour chaque saison sont ramenés à un nombre de jours identiques, soit 23 jours.

À la mi-journée, les animaux ont l'habitude de faire une sieste qui dure entre 1 h 30 et 2 h. L'observateur profitait de cette période pour quitter l'enclos (une fois les animaux assoupis depuis dix minutes) et se restaurer. Le début de la sieste intervenait entre 11 h 30 et 14 h et variait chaque jour ; toutes les heures de la journée ont ainsi été observées.

Saison	Dates	Jours d'observation	Horaires moyens des observations
Fin Hiver - Début Printemps	Du 3 mars au 7 avril 2004	15	9 h à 17/18 h
Fin Printemps- Début Eté	Du 25 mai au 6 juillet 2004	23	8 h 30 à 18 h
Eté	Du 9 au 27 août 2004	14	8 h 30 à 19 h
Automne	Du 11 octobre au 16 novembre 2004	15	9 h 30 à 17/18 h
Printemps	30 mars au 8 avril 2005	11	9 h à 17/18 h

Tableau 5: Dates et horaires moyens des observations aux différentes saisons

Pendant les saisons de fin d'hiver / début de printemps et d'automne, les observations débutaient lorsque les animaux se réveillaient (en général après l'arrivée de l'observateur) et se terminaient lorsque ceux-ci se préparaient à dormir, au moment du coucher du soleil. Cette période d'observation semble couvrir la totalité de la journée d'activité du groupe pour ces deux périodes. Pour les deux sessions effectuées en été, les horaires d'observations ont été limités en fonction des possibilités d'accès au parc, les animaux étaient déjà actifs au début des observations et l'étaient encore le soir à leur fin. Cependant, ces horaires recouvrent la majeure partie de l'activité journalière du groupe.

Une cinquième étude a été effectuée en avril 2005, dans le but d'étudier l'état parasitaire des animaux en relation avec les plantes consommées. Le protocole, auquel s'ajoutent cette fois des prélèvements individuels de fèces (voir le protocole des coproscopies en annexe), est toutefois le même que pour les autres études.

2. Conditions d'observation

Les observations se sont déroulées à l'intérieur des enclos. Les deux enclos offrent une très bonne visibilité, à l'exception de quelques mètres carrés de buissons dans le second. Les animaux restant relativement proches les uns des autres, les observations ont donc pu être menées sur tout le groupe simultanément. Lorsqu'un individu n'était pas visible pendant un certain laps de temps, son nom et la durée de cette période étaient notés. Les animaux se sont très vite habitués à la présence de l'observateur et n'ont plus manifesté d'intérêt ni de crainte lors de ses déplacements.

Au bout de quelques jours d'observation, les individus sont aisément identifiables grâce à certaines caractéristiques : faciès, corpulence, longueur de la queue, forme des oreilles, couleur des yeux...

3. Méthodes d'observation

Les conditions d'observation étant très bonnes, les comportements étudiés (comportement social et alimentaire, voir plus bas) ont pu être observés dans leur totalité, en utilisant la méthode « all occurances of some behaviors » décrite par Altmann en 1974.

La méthode de l' « instantaneous and scan sampling » (Altmann, 1974) a été utilisée avec un délai de cinq minutes, afin de noter la disposition spatiale des individus et leur activité (relevée uniquement lors de l'étude d'avril). Au cours de l'étude d'avril, on a également noté toutes les cinq minutes l'espace occupé par le groupe (en boule compacte, occupant un cercle de 1m de diamètre, de 2 m, de 5 m, de 10 m, de 20 m).

Cette méthode permet de bénéficier d'indications très précises sur l'horaire des différents comportements relevés puisque l'heure est notée toutes les cinq minutes.

4. Les comportements relevés

Les observations concernent le comportement social et le comportement alimentaire des makis catta. En effet, le statut social d'un individu peut déterminer sa situation spatiale au sein du groupe et avoir une influence sur son alimentation

a. L'activité du groupe

Elle a été relevée toutes les cinq minutes pour chaque individu et codée comme suit :

- FOU : fourragement, recherche d'aliments dans l'enclos, au sol ou dans les arbres
- GA : repas de fruits autour des gamelles
- CROQ : repas de croquettes
- BR : « bronzage » (exposition au soleil)
- SI : sieste, les animaux ont les yeux fermés et sont généralement serrés en boule
- REPOS : les animaux sont assis ou serrés en boule mais ont les yeux ouverts
- DEPL : déplacement, au sol ou dans les arbres
- EXPLO : exploration du milieu : les animaux se déplacent lentement tout en reniflant (le sol, les branches, les éléments des maisons)
- TL : toilettage seul, vers un congénère ou mutuel
- MARQ : marquage de l'environnement (branches, murs…)
- ASSIS : les animaux sont assis, attentifs à l'environnement, et ne font aucuns des autres comportements décrits

b. L'espace occupé par le groupe

L'espace occupé par le groupe de makis catta varie selon les activités effectuées. Celles-ci sont regroupées par rapport à un ensemble de comportements (par exemple alimentaire) et à une dépense énergétique (voir description détaillée des comportements ci-dessus) :

- « Alim » : consommation d'aliments de l'enclos et ceux donnés par les soigneurs (FOU + GA + CROQ)
- « Dépl & Explo » : Déplacements et explorations du milieu (DEPL + EXPLO)
- « Repos vigile » : Activités de très faible dépense énergétique mais en étant éveillés et attentifs à l'environnement (BR + ASSIS)
- « Repos » : repos et sieste (REPOS + SI)

Ces données ont été récoltées en avril 2005, lorsque le groupe comprenait six animaux. Les données utilisées concernent uniquement les activités effectuées par tout le groupe.

Cette sélection permet d'obtenir des données précises concernant l'activité en question, car les individus sont parfois occupés par des activités différentes ; la taille du groupe à ce moment là est alors fonction des différentes occupations.

Cependant, on a également inclus les cas où cinq animaux effectuent la même activité, le sixième se trouvant sur le lieu d'activité au milieu de ses congénères, mais ne manifestant aucun comportement particulier. Cela est courant lorsque les animaux fourragent au sol ou

dans les arbres : l'un d'entre eux peut s'arrêter quelques minutes tout en restant sur place, puis reprendre son geste. Ces données sont donc conservées, car elles reflètent l'espace occupé par le groupe pour cette activité.

L'espace moyen occupé par le groupe pour chacune des activités est obtenu en faisant la moyenne, pour chaque activité, de la taille maximale de l'espace occupé (0 m, 1 m, 2 m, 5 m, 10 m, 20 m).

c. Le comportement alimentaire

Tous les comportements alimentaires correspondant aux aliments piochés dans l'enclos (que l'on appellera par la suite « régime spontané »), par opposition aux croquettes et gamelles de fruits distribuées par les soigneurs, sont notés. On précise à chaque fois le nom de l'animal, la partie (feuille, fruit, bourgeon, fleur, tige…) mangée, l'espèce végétale, l'état éventuel (feuille morte, tige lignifiée, très jeune feuille etc.), le nombre d'items (pour les bourgeons, les feuilles) ou de bouchées (pour la terre, l'herbe, les feuilles). L'heure (à cinq minutes près) est également connue grâce aux relevés d'« instantaneous and scan sampling ».

d. La détermination de la hiérarchie de dominance

Les notes prises sur le comportement social ont pour but de déterminer la hiérarchie au sein du groupe, selon la méthodologie employée par plusieurs auteurs (Nakamichi & Koyama, 1997 ; Nakamichi et al., 1997 ; Pereira, 1993 ; Pereira & Kappeler, 1997).

À cet effet, on relève tous les comportements agonistiques en précisant le « vainqueur » et le « perdant » dans cette interaction, c'est-à-dire respectivement l'animal qui agresse / voit l'autre se soumettre, et l'animal qui est agressé / se soumet. Le type d'interaction est défini par Pereira et Kappeler : « O-S » signifie une soumission sans agression préalable (le vainqueur envoie un simple signal, comportement agonistique « neutre » défini par Pereira, 1993, « A-S » signifie une soumission précédée d'une agression (le vainqueur agit). Le tableau 6 donne des exemples des comportements correspondant aux deux types d'interactions.

Type de relation agonistique	Comportements du « vainqueur »	Comportements du « perdant »
0-S	Regarde, se dirige vers	S'éloigne, fuit, crie
A-S	Bondit vers, poursuit, agrippe, claque, mord	Fuit, crie

Tableau 6: Catégories des comportements agonistiques relevés et exemples de comportements du « vainqueur » et du « perdant » (A : agression, S : soumission, O : comportement agonistique neutre)

Le nombre de comportements agonistiques correspondant à chaque dyade est ensuite reporté dans une matrice représentant tous les individus du groupe, puis la matrice est remaniée de telle sorte que les nombres les plus petits soient sous la diagonale. Les individus sont ainsi classés par ordre hiérarchique, du plus dominant au plus dominé, et un rang de un à sept leur est affecté.

La figure 7 montre un exemple de cette méthode pour déterminer la hiérarchie d'un groupe de trois makis (la matrice A-S, est additionnée à O-S).

Perdant

Vainqueur

0 – S	Ind a	Ind b	Ind c
Ind a	-	0	0
Ind b	56	-	18
Ind c	31	4	-

Perdant

Vainqueur

A – S	Ind a	Ind b	Ind c
Ind a	-	0	0
Ind b	17	-	9
Ind c	8	1	-

Perdant

Vainqueur

X - S	Ind a	Ind b	Ind c
Ind a	-	0	0
Ind b	83	-	27
Ind c	39	5	-

Réorganisation de la matrice

Rang	**0 – S**	**Ind b**	**Ind c**	**Ind a**
1	**Ind b**	**-**	**27**	**83**
2	**Ind c**	**5**	**-**	**39**
3	**Ind a**	**0**	**0**	**-**

Figure 7: Exemple de détermination du rang des individus d'un groupe à partir des comportements agonistiques

e. Les comportements liés à la hiérarchie

L'occurrence d'un comportement de toilettage entre plusieurs individus est également notée *ad libitum*, qu'il s'agisse de toilettage d'un individu vers un autre, ou de toilettage mutuel.

Nous avons également évalué les distances interindividuelles et les animaux les plus proches spatialement, afin d'évaluer d'une part la proximité spatiale entre différents individus, et d'autre part l'éloignement du groupe. Le nom d'un animal est pris dans une liste établie préalablement au hasard ; on relève le nom de l'individu le plus proche et la distance qui le sépare de lui (au contact, à portée de bras, < 1 m, < 2 m, < 3 m, < 4 m, < 5 m, < 10 m, ≤ 20 m). Ces catégories de distance sont choisies au vu du comportement des makis dans leur enclos : les individus sont le plus souvent espacés de quelques mètres, quasiment jamais de plus de 20 m.

Ces résultats seront calculés à partir des données d'août 2004, car c'est au cours de cette étude que les journées d'observation sont les plus longues.

- *Congénère le plus proche*

Ces relevés nous permettent de déterminer quels sont les individus les plus proches spatialement de chaque maki : le nombre de « scans » pour lesquels chaque animal est le plus proche du maki étudié, est divisé par le nombre total de « scans » concernant ce maki. Le pourcentage ainsi obtenu décrit la proximité spatiale entre chacun des membres du groupe et l'individu étudié (pourcentage de temps pour lequel chacun des membres du groupe est le plus proche de lui).

La somme de ces valeurs en pourcentage est supérieure à 100 %, car il peut arriver que plusieurs animaux (et non un seul) soient les plus proches de l'animal étudié.

- *Distance du plus proche congénère*

Pour chaque animal le nombre de « scans » de chaque catégorie de distance est multiplié par une évaluation de cette distance (on prend la valeur supérieure de l'intervalle) :

- 0 pour « au contact »
- 0,30 pour « portée de bras »
- 1 pour « < 1 m »
- 2 pour « < 2 m »
- 3 pour « < 3 m »
- 4 pour « < 4 m »
- 5 pour « < 5 m »
- 15 pour « < 10 m et < 20 m ».

La valeur 0,30 pour la catégorie « portée de bras » correspond à la longueur approximative d'un bras de maki catta. On regroupe les deux dernières catégories et on leur affecte le coefficient 15 (moyenne des deux valeurs) du fait de leur faible occurrence.

Les résultats sont présentés de deux manières : une valeur moyenne d'éloignement au groupe est calculée pour chaque maki à partir du nombre de « scans » de chaque catégorie affecté du coefficient ci-dessus, divisé par le nombre total de « scans ».

D'autre part, les catégories de distance sont regroupées de manière plus vaste, pour plus de clarté dans les résultats :

- « CT+PB » = au contact ou à portée de bras
- « 1 à 2m » = de portée de bras (exclu) à 2m
- « 3 à 5m » = de 2m (exclu) à 5m
- « 10 et + » = à partir de 5m (exclu)

Ici encore, des observations préliminaires ont permis de choisir ces catégories : « contact et portée de bras » correspond à une proximité immédiate d'un congénère (contact établi ou possible sans se déplacer). La distance « 1 à 2 m » correspond à une proximité relative : le congénère peut venir rapidement (en un bond) au contact. La catégorie suivante correspond à une distance plus importante (hors de portée d'un bond), et la catégorie « 10 et+ » correspond à un éloignement manifeste du groupe, souvent hors de la vue des congénères.

Le pourcentage de « scans » correspondant à chacune des quatre catégories de distance ainsi définies sera donné, afin de connaître plus en détail la position d'un maki par rapport au groupe.

f. Les repas de fruits

Ils sont difficiles à observer, car les animaux peuvent bouger très rapidement d'une gamelle à l'autre et se trouver dos à l'observateur. C'est pourquoi les relevés de repas ont été faits uniquement au cours de l'étude d'avril, lors de sept journées d'observation, après plusieurs choix de méthode qui se sont révélés infructueux au cours des autres études.

La méthode utilisée pour noter les repas est celle de l' « instantaneous and scan sampling » (Altmann, 1974). Le délai entre deux scans, choisi le plus court possible pour que

les relevés décrivent le mieux possible la réalité, est de 30 secondes. Ce délai correspond au temps approximatif que met un maki catta à manger un morceau de fruit.

Toutes les 30 secondes sont relevés les animaux présents autour de chacune des gamelles et le fruit consommé par chacun.

Pour chaque individu, on dispose ainsi de la quantité de fruits ingérés (en considérant les morceaux équivalents) et des individus partageant sa gamelle : le nombre de « scans » de repas partagés avec chacun de ses congénères est divisé par le nombre total de « scans » de repas observé pour un individu. La somme de ces pourcentages dépasse 100 % puisque plusieurs animaux peuvent être autour d'une gamelle.

On dispose également de l'ordre d'arrivée des animaux autour des gamelles, ce qui peut refléter la priorité d'accès à la nourriture.

III. Les plantes

1. Détermination et collecte

Les espèces végétales consommées par les makis catta sont déterminées au moyen de différentes flores (Bonnier et De Layens, 1986a,b ; Fitter et Cuisin, 1988).

Des photos des plantes et/ou un échantillon ont été pris, notamment pour les déterminations délicates nécessitant une confirmation ultérieure.

Des échantillons des parties des plantes consommées par les makis sont collectés, datés et identifiés, puis séchés à 50°C le soir même afin de les conserver jusqu'aux analyses.

Les poids sec et frais sont déterminés, de même que le nombre de bouchées nécessaires à l'ingestion de l'échantillon. On dispose ainsi, pour les plantes analysées, du poids en grammes d'un item et d'une bouchée.

2. Analyses chimiques

Les plantes ont été analysées dans le but d'évaluer leur teneur en tannins. Plusieurs méthodes existent pour évaluer la teneur en différents types de tannins d'un échantillon, mais aucune ne permet de tester tous les tannins en une seule analyse. Il est conseillé pour cela d'effectuer deux analyses : une analyse des phénols totaux (analyse globale), et une des tannins condensés (analyse spécifique). Ces deux analyses sont nécessaires car si la première permet de prendre en compte tous les types de tannins (hydrolysables et condensés), elle mesure aussi les autres types de phénols, comme les pigments ; la seconde analyse s'avère alors nécessaire pour tester spécifiquement les tannins, cependant elle ne mesurera que les tannins condensés.

Les résultats de ces deux analyses seront discutés indépendamment l'un de l'autre, car ces méthodes reposent sur la mise au point d'une gamme étalon, formée à partir de tannins plus ou moins purifiés. Les valeurs obtenues sont donc spécifiques à cette gamme et ne peuvent pas être comparés aux valeurs obtenues lors d'une autre analyse.

Les échantillons de plantes, séchés à une température comprise entre 50 et 60°C, ont été préparés selon la méthode de Martin et Martin (1982), qui consiste en un ajout de méthanol aqueux bouillant et deux centrifugations (voir protocole complet en annexe).

Les deux protocoles suivants ont été utilisés pour l'analyse des tannins : la détermination des phénols totaux est faite par la méthode modifiée au bleu de Prusse (Graham, 1992 cité par Hagerman, 1998-2002) et la détermination des tannins condensés est

faite par la méthode au butanol acide (Porter *et al.,* 1986 cité par Hagerman, 1998-2002). La méthode au bleu de Prusse est fondée sur l'utilisation de l'acide tannique comme référence, celle au butanol acide utilise le tannin de québracho (tannin condensé). Les protocoles détaillés sont donnés en annexe.

Ces analyses permettent de connaître un « équivalent en mg d'acide tannique par g de matière sèche » des phénols et un « équivalent en mg de québracho par g de matière sèche » des tannins condensés contenus dans l'échantillon. Chacune de ces valeurs, ramenée au poids frais de l'échantillon (la teneur en eau des extraits est connue), est multipliée par le poids d'un item et par le nombre d'items dans une bouchée. On dispose ainsi pour chaque échantillon analysé de la concentration en phénols totaux et en tannins condensés d'une bouchée, exprimée en équivalent d'acide tannique et en équivalent de québracho, respectivement. On peut ainsi déterminer pour chaque individu la quantité totale de phénols et de tannins condensés ingérée au cours des 23 jours d'étude.

Précisons que ces valeurs ne correspondent pas à des valeurs réelles de la teneur en tannins d'une plante, mais à une estimation par rapport à une gamme étalon (une analyse faite à partir d'une autre gamme donnerait certainement des valeurs différentes). Ces valeurs nous permettront de comparer entre elles des quantités pour chacune des analyses (phénols totaux / tannins condensés), mais elles ne correspondent pas forcément à la réalité des tannins de l'échantillon.

3. Description du « régime spontané »

Le régime « spontané » (hors croquettes et repas de fruits distribués par les soigneurs) est exprimé en nombre de bouchées de chaque item, décrit par l'espèce végétale, éventuellement l'individu lorsqu'il s'agit d'arbres d'espèces différentes, la partie de la plante consommée, son état. L'utilisation des bouchées permet de décrire tous les aliments consommés, même ceux pour lesquels on ne connaît pas le poids d'un item (car on ne connaît le poids d'une bouchée ou d'un item que pour les plantes analysées).

La conversion entre le nombre d'items et de bouchées se fait en observant le nombre de bouchées nécessaires à un animal pour manger la totalité de l'item. La grille de conversion est donnée en annexe.

La richesse du régime est évaluée de deux façons : le nombre d'items consommés par chaque individu permet de les comparer entre eux. Cependant, les études ne portant pas sur le même nombre d'heures d'observation, on utilisera aussi l'indice de Shannon (Is), permettant d'évaluer la diversité du régime indépendamment des temps d'observation. Cet indice tient également compte, en plus du nombre d'items, de la consommation de chacun des items, comme le montre sa formule :

$$Is = -\sum_{1}^{n} p_i \cdot \log_{10}(100 \cdot p_i) \qquad \text{où} \quad p_i = \frac{n_i}{N} \quad \text{et} \quad N = \sum_{1}^{n} n_i \,,$$

n_i étant le nombre de bouchées de l'item i consommées.

L'indice de Shannon est compris entre 0 (les aliments sont tous consommés en même quantité) et 1 (un aliment est consommé exclusivement).

On utilisera préférentiellement le nombre d'items plutôt que l'indice de Shannon pour comparer la richesse du régime à d'autres paramètres du comportement alimentaire, car cette valeur estime la capacité des individus à exploiter leur enclos, en goûtant plusieurs plantes ou parties de plantes différentes, quelle que soit la quantité consommée. C'est cette problématique, liée à la « curiosité » des individus pour leur enclos, que l'on cherchera à

relier à d'autres paramètres, plutôt qu'une description de la réelle diversité du régime (estimée par l'indice de Shannon).

IV. Protocole des tests de gustation : le « two-bottle test »

1. Principe et différentes étapes

La méthode comportementale du « two-bottle test », mise au point par Glaser (1968) et modifiée par Simmen et Hladik (Simmen & Hladik, 1988) permet de déterminer les seuils de perception gustative des primates vis-à-vis des composés solubles des plantes. Elle a été validée par des mesures d'électrophysiologie (Hellekant *et al.,* 1993).

Cette méthode repose sur un choix spontané de l'animal entre une solution témoin (eau) et une solution contenant le produit testé (sucre, par exemple), présentées simultanément. Au cours de chaque test, la concentration du produit varie. La méthode permet de déterminer une concentration dite « seuil », à partir de laquelle la consommation de produit testé est significativement différente de celle de la solution témoin (préférence ou aversion pour le produit, définie par un test statistique approprié).

Les tests se déroulent en quatre étapes :

1. Une phase d'habituation, pendant laquelle les deux biberons contiennent une boisson attractive (jus de fruits), menée jusqu'à ce que chacun des individus du groupe soit venu boire aux deux biberons.

2. Une phase de discrimination, pendant laquelle un des biberons contient du jus de fruits dilué ou une solution attractive de fructose, l'autre de l'eau. On considère que la phase est aboutie lorsque les animaux consomment préférentiellement la boisson sucrée à l'eau au cours de quatre tests successifs. Les solutions sont préparées avec l'eau utilisée pour nourrir les animaux.

3. La phase de détermination du seuil de perception du fructose : la concentration de fructose testée est choisie aléatoirement parmi un éventail de concentrations comprises entre 10 et 300 mM (par exemple 10-20-30-50-100-200-300). Les concentrations proposées sont affinées une fois le seuil encadré grossièrement.

4. La phase de détermination du seuil de perception de l'acide tannique : afin que le test reste attractif pour les animaux, la solution témoin comprend du fructose à une concentration égale à deux fois le seuil de perception déterminé lors de la phase précédente, et la solution test comprend le tannin dans une solution de fructose à la même concentration que le témoin. Le choix d'une telle concentration de fructose permet de comparer des espèces dont l'acuité gustative vis à vis du sucre est différente. La concentration de tannin est choisie aléatoirement parmi des valeurs comprises entre 0,05 g/L et 2 g/L, cet intervalle étant fondé sur les seuils de perception d'autres espèces de primates, et adapté en fonction de la réponse des animaux .

2. Adaptation du test aux conditions de l'étude

Le seuil de détermination du fructose a été déterminé lors d'une première étude menée en 2003 à Thoiry. Lors des études menées en 2004 concernant l'acide tannique, la phase 3 a

été écourtée : on a simplement vérifié au moyen de quelques tests sur chaque individu que la concentration de fructose utilisée était toujours bien perçue.

À l'origine, cette méthode a été utilisée sur des animaux isolés, ce qui permettait de peser les biberons avant et après l'étude afin de déterminer les quantités ingérées pendant un laps de temps relativement long. Concernant des composés aversifs comme l'acide tannique, le temps du test a été limité à une minute afin de limiter les effets post-absorptifs sur la consommation. D'autre part, les animaux étant en semi-liberté, ils étaient assez fréquemment dérangés par un congénère, ou quittaient le lieu du test pour aller rejoindre le groupe qui s'était déplacé pendant ce temps. La durée courte du test permet de limiter ces désagréments.

On a également dû adapter le protocole : le pesage des biberons étant impossible entre chaque test (car ces mouvements perturbaient les animaux qui finissaient par fuir et se désintéresser totalement des biberons), on a chronométré le temps passé à lécher chacun des biberons. Le test étant fondé sur une différence de consommation entre les deux produits, les éventuelles différences de vitesse d'ingestion entre les individus ne sont pas gênantes.

3. Déroulement d'un test

Les biberons sont disposés dans une boite ne laissant dépasser que l'extrémité des embouts, à hauteur de maki catta. La boite est posée dans l'enclos, en libre accès (figure 8). La mesure commence lorsqu'un animal s'approche et commence à boire à l'un des deux biberons. On chronomètre alors, sur une durée totale d'une minute, le temps passé à boire à chacun des deux biberons.

Figure 8: Dispositif du « two-bottle test »

Dans le cas de l'acide tannique, la consommation relative de tannin (appelée par la suite C), qui sera la donnée analysée, est calculée selon la formule suivante, où t_{tannin} est le temps (sur une minute de test) passé à consommer le biberon de tannin, et t_{fructose} celui de fructose :

$$C = 100 * \frac{t_{\text{tannin}}}{t_{\text{tannin}} + t_{\text{fructose}}}$$

Si l'animal est chassé ou rejoint par un autre avant la fin de la minute de mesure, celle-ci est annulée, de même lorsqu'un animal boit l'un des biberons sans goûter l'autre pendant plus de 15 secondes. Les biberons sont alternés régulièrement pour éviter tout biais dû à la latéralisation des animaux, et quand cela est possible plusieurs mesures sont prises pour chaque animal en tenant compte de la position des biberons (tannin à droite / à gauche).

V. Analyse des parasites intestinaux

1. Prélèvements en 2004

Les prélèvements sont effectués deux fois, à environ 10 jours d'intervalle. Une crotte par individu est ramassée, l'individu est identifié, puis les échantillons sont gardés au frais pour être analysés le jour même ou le lendemain.

2. Prélèvements en 2005

Les prélèvements de fèces sont réalisés deux fois au cours de l'étude d'avril 2005 : le premier et le dernier jour. Les crottes sont ramassées (au moins trois par individu au cours de la journée), on note l'heure et le nom de l'individu, puis elles sont mises dans un flacon avec du formol à 10% à raison d'1g de fèces pour 9 g de formol.

3. Protocole de coproscopie

La flottation (ou flottaison) est la technique d'enrichissement la plus utilisée en médecine vétérinaire ; elle permet de concentrer les éléments parasitaires.

Elle a été choisie ici, car les animaux maintenus en captivité sont faiblement parasités comparativement à des animaux sauvages. Une simple méthode de dilution des fèces ne suffit donc pas. La méthode de flottation permet de récolter les œufs de l'échantillon même s'ils sont en faible nombre.

Le principe consiste à diluer les fèces dans un liquide dont la densité est supérieure à celle de la plupart des œufs, ainsi les éléments parasitaires remontent à la surface du liquide, où ils se collent à une lamelle que l'on examine ensuite au microscope. Le liquide utilisé ici est le sulfate de zinc en solution saturée dont la densité est de 1,39. Le protocole détaillé est donné en annexe.

VI. Analyses statistiques

Les analyses sont réalisées au moyen des logiciels STATBOX 5.0 et SYSTAT 9.

1. Comparaison d'un échantillon à une valeur particulière

Le « one-sample *t*-test » permet de déterminer si les valeurs de C (consommation relative du biberon de tannin) obtenues lors du « Two-Bottle Test » sont significativement différentes de la valeur de 50 %, au risque α de 5% ($p < 0,05$). Cette valeur de référence (50 %) correspond à une absence de discrimination entre les deux solutions, qui sont consommées pendant des durées équivalentes.

2. Comparaison de plusieurs échantillons

Lorsque les caractéristiques des échantillons le permettent, les variables sont comparées au moyen d'une ANOVA à deux facteurs, données disposées en randomisation totale, au risque α de 5% ($p < 0,05$).

Lorsque les conditions de l'analyse de variance ne sont pas remplies (notamment dans le cas de petits échantillons), on utilisera un test de Friedman, test non paramétrique correspondant à une analyse de variance à deux facteurs, échantillons appariés (test unilatéral, risque α de 5% ($p < 0,05$)). Le test non paramétrique de Wilcoxon permet d'effectuer les comparaisons à posteriori entre deux échantillons appariés (test bilatéral, risque α de 5% ($p < 0,025$)).

3. Comparaison de deux échantillons

Dans le cas d'échantillons appariés, le test non paramétrique de Wilcoxon est utilisé pour comparer deux séries de valeurs. L'emploi d'un test non paramétrique est justifié par le petit nombre d'individus (test bilatéral, risque α de 5% ($p < 0,025$)).

4. Corrélations entre deux ou plusieurs variables

Le test de corrélation des rangs de Spearman est utilisé pour étudier le lien entre deux variables. Il est utilisé plutôt que le test de Pearson du fait du petit nombre d'individus (risque α de 5% ($p < 0,05$)).

Une analyse en Composantes Principales est utilisée pour effectuer une analyse globale des résultats.

RESULTATS

Les résultats sont présentés en plusieurs parties qui tentent de répondre aux questions suivantes :

1. Quel est le régime alimentaire des makis catta captifs ?
2. Quelle est leur consommation de tannins ?
3. Comment perçoivent-ils le goût des tannins et cela influence-t-il leur consommation de tannins ?
4. Les tannins leurs sont-ils bénéfiques ?
5. Pourquoi consomment-ils de la terre ?

Une première partie présentera les résultats des données relatives au comportement social : description de la hiérarchie de dominance du groupe, évolution de l'agressivité au fil des saisons, proximité spatiale des individus en général et au moment des repas (qui partage sa gamelle avec qui et pendant combien de temps ?).

Une sixième partie présentera ces résultats sous forme d'une analyse globale puisque toutes ces variables peuvent être liées les unes aux autres, une vision d'ensemble des interactions permettra de mieux comprendre le comportement alimentaire des makis dans leur ensemble. Cette dernière partie s'intéressera également aux liens éventuels entre les différences interindividuelles pour les différentes variables décrites et les caractéristiques des individus, c'est-à-dire leurs âge, sexe et rang social.

I. Les liens sociaux du groupe de maki catta de Thoiry

1. Hiérarchie de dominance

Les matrices de dominance donnent le classement par ordre hiérarchique des animaux du groupe. Cette hiérarchie de dominance est stable entre les différentes études. Les rangs des individus sont donnés dans le tableau 7.

Nom (abréviation)	Sexe	Rang
Mère Sup (M)	F	1
Tanala (T)	F	2
Imérina (IM)	F	3
Kasingy (K)	F	4
Petite (P)	F	5
Isala (IS)	F	6
Sifaka (MA)	M	7

Tableau 7: Rangs sociaux des individus du groupe

Le groupe est mené par deux femelles dominantes, Mère Sup et Tanala (sa fille). Aucun comportement d'agression ni de soumission n'a été observé entre ces deux femelles qui permette de les classer l'une par rapport à l'autre. Cependant Mère Sup a été vue prenant de la nourriture de la main ou de la bouche de sa fille sans que celle-ci proteste, on lui affecte donc le rang 1 et Tanala le rang 2.

Le mâle Sifaka est subordonné à toutes les femelles du groupe, il occupe le dernier rang.

Au cours de l'étude de novembre, le mâle Sifaka s'est montré extrêmement agressif envers Petite. Cette agressivité semblait être liée à la période de reproduction (plusieurs femelles ont eu leur journée de chaleurs pendant l'étude), et a conduit à la mort de Petite au cours de l'hiver, des suites des blessures infligées par le mâle. Cependant, Petite ayant conservé son statut de dominante envers Isala pendant cette période, les rangs ont été considérés comme inchangés, Sifaka demeure à toutes les périodes étudiées, l'individu le plus dominé du groupe.

2. Agressivité au sein du groupe

En août, 86 comportements d'agression ont été relevés (somme des valeurs de la matrice « A-S ») sur 14 jours d'observation.

La figure 9 représente, pour chaque membre du groupe, le nombre d'interactions sociales « perdues » ou « gagnées » (correspondant aux termes « perdant » et « vainqueur » décrits dans la figure 7, page 49), en précisant pour celles qui sont « gagnées », le type de comportement effectué (type « A-S » : agression, type « O-S » : signal d'avertissement, pas d'agression)

Mère Sup, qui est la femelle la plus dominante du groupe, est l'individu le plus agressif, cependant Kasingy est celle qui « gagne » le plus, c'est-à-dire qui voit le plus grand nombre d'occurrences de comportements de soumission (dont une grande majorité, sans effectuer d'agression).

Isala, femelle la plus dominée du groupe, montre le plus de comportements de soumission (comportements du « perdant » définis dans le tableau 6 p. 48).

Tous les individus se soumettent devant un de leurs congénères à l'exception de Mère Sup et Tanala, et chacun voit des animaux se soumettre devant lui (concernant le mâle, ces « soumissions » sont des fuites de Petite qui semble le craindre beaucoup).

Les comportements de soumission sont la plupart du temps générés par des comportements non agressifs (de type « O-S » : « signaux d'avertissement»), à l'exception de Petite qui agresse plus fréquemment qu'elle n'avertit.

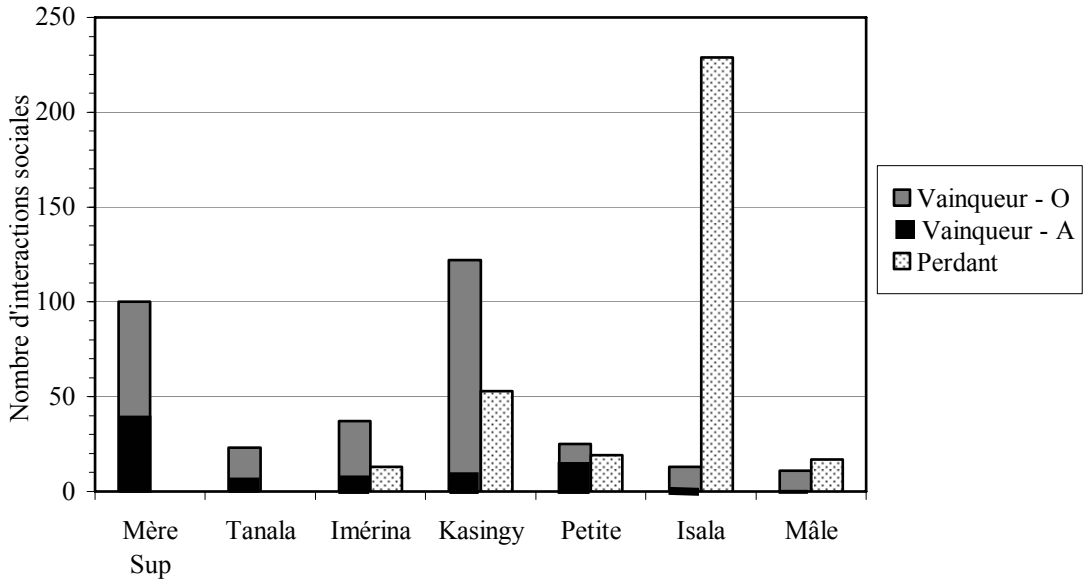


Figure 9: Nombre d'interactions sociales au cours desquelles chaque individu est « vainqueur » (« Vainqueur-A »: avec agression, « vainqueur-O » : sans agression) et « perdant »

3. Proximité spatiale

a. Espace occupé par l'ensemble du groupe

L'espace occupé par le groupe varie en fonction des différentes activités effectuées. Les activités de déplacement et d'exploration du milieu sont celles pour lesquelles le groupe est le plus largement réparti, soit dans un cercle de 15 m de diamètre environ. Lors des phases d'alimentation, l'espace occupé est d'environ 10 m. Lors du repos vigile, le groupe occupe un espace d'environ 8 m de diamètre, et les phases de repos voient le groupe se concentrer sur un espace plus restreint, de l'ordre de 3 m de diamètre en moyenne (figure 10).

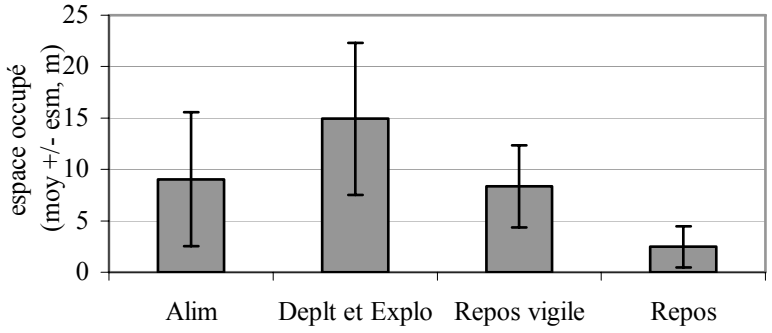


Figure 10: Espace occupé par le groupe (en m, moyenne ± erreur standard de la moyenne) lors des différentes activités pratiquées (« Alim »= alimentation, « Deplt et Explo »=déplacement et exploration du milieu, « Repos vigile » et « Repos »)

b. Proximité des individus entre eux

- *Congénère le plus proche*

Certains individus passent nettement plus de temps auprès d'un de leurs congénères en particulier. Cette proximité spatiale est évaluée au moyen du temps passé (nombre de scans) pour lesquel un individu particulier est le plus proche congénère d'un maki donné (figure 11).

Les liens familiaux peuvent en partie expliquer la proximité des individus. En effet, on retrouve dans ce cas de figure les femelles ayant des relations mère-fille (mère en pointillés, fille en hachuré de même couleur dans la figure 11) : Tanala est l'individu le plus proche de Mère Sup et réciproquement (pour 35 % des scans ce sont les plus proches l'une de l'autre), Imérina est l'individu le plus proche de Petite (35 %), et Petite le deuxième plus proche de sa mère (29 %).

Mère Sup et Tanala sont également les deux femelles dominantes du groupe, elles passent plus de temps à proximité l'une de l'autre qu'auprès des autres membres du groupe.

Les femelles qui occupent une position plus centrale socialement sont plus proches les unes des autres (Imérina, troisième du groupe, est très proche de Kasingy, quatrième) ou ont une position centrale spatialement : pour Kasingy et Isala les temps passés auprès de chacun des congénères sont relativement identiques.

Petite, jeune femelle âgée de deux ans, passe plus de temps auprès de sa mère que des autres membres du groupe (35 %).

Le mâle, qui est subordonné à chacune des femelles du groupe, passe plus de temps à proximité de deux femelles : la dominante Mère Sup (33 %) et la dernière femelle, Isala (32 %).

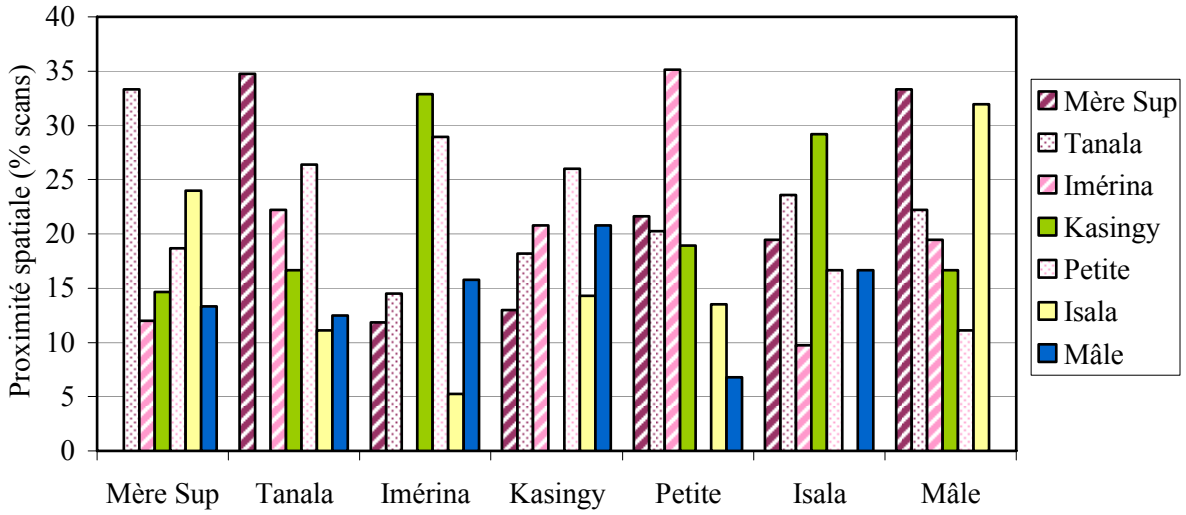


Figure 11: Proximité spatiale des individus entre eux (en pourcentage du nombre de scans pour lesquels chacun des membres du groupe est le plus proche de l'individu)

- *Eloignement du groupe*

La figure 12 représente l'éloignement au groupe de chaque individu (classés par rang social), exprimé en nombre de scans passés à certaines catégories de distance : au contact ou à portée de bras (proximité immédiate), de 3 à 5 m (hors de portée d'un bond), de 10 à 20 m (hors de vue).

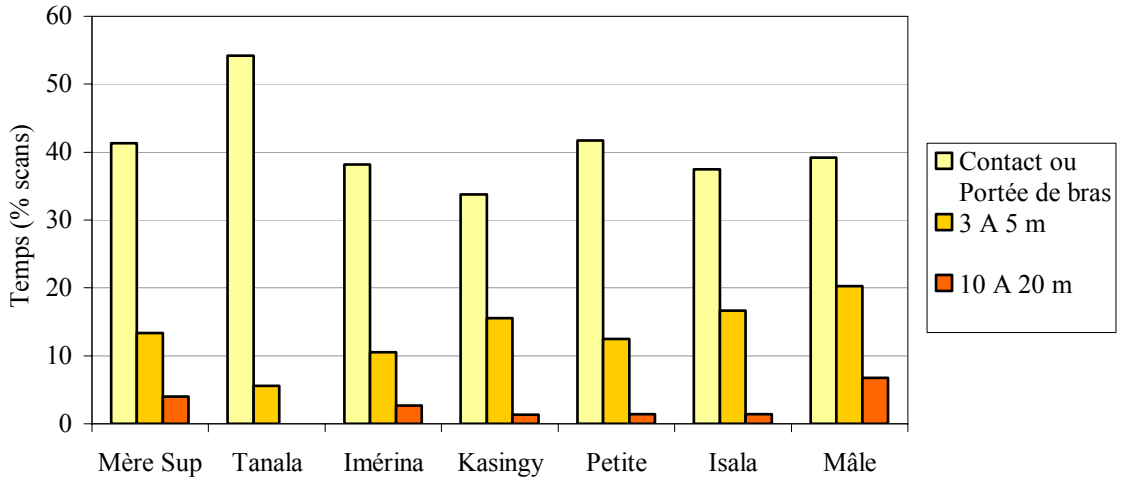


Figure 12: Distance du plus proche congénère (pourcentage du nombre de « scans » de chaque catégorie de distance) et distance moyenne (histogramme pointillé, ordonnée de droite)

Tanala (deuxième femelle du groupe) est le maki catta qui est le plus proche spatialement de ses congénères, en passant le plus de temps à proximité immédiate d'eux (39 scans, contre moins de 31 pour les autres), et le moins de temps à une distance plus importante (« 3 à 5 m » : quatre scans contre plus de huit, hors de vue : aucun scan).

Le mâle (dernier rang social) est l'individu le plus distant du groupe, il est celui qui passe le plus de temps à grande distance du groupe (15 scans hors de portée d'un bond et cinq scans hors de vue d'un maki).

Les autres animaux ne montrent pas de particularité quant à leur éloignement au groupe, cependant il convient de noter que Kasingy et Isala, individus respectivement le plus « soumetteur » et le plus soumis (voir figure 9), passent plus de temps que les autres femelles dans la catégorie de distance « 3 à 5 m », c'est-à-dire hors de portée d'un bond donc d'une agression. Kasingy est également le maki qui passe le moins de temps à proximité immédiate de ses congénères. On remarque également le nombre relativement important de scans passés par Mère Sup à grande distance de ses congénères (« 10 à 20 m »).

4. Proximité spatiale au moment des repas de fruits

Pour chaque individu, on évalue la proximité spatiale avec ses congénères au moment des repas de fruits, au moyen du temps passé (pourcentage du nombre de scans) à partager sa gamelle avec chacun d'eux (figure 13, les individus sont classés par ordre de rang social). On rappelle que deux gamelles étaient généralement disposées dans l'enclos, parfois plus. Le repas pouvait parfois être pris seul, d'où une valeur « avec lui-même » pour chacun.

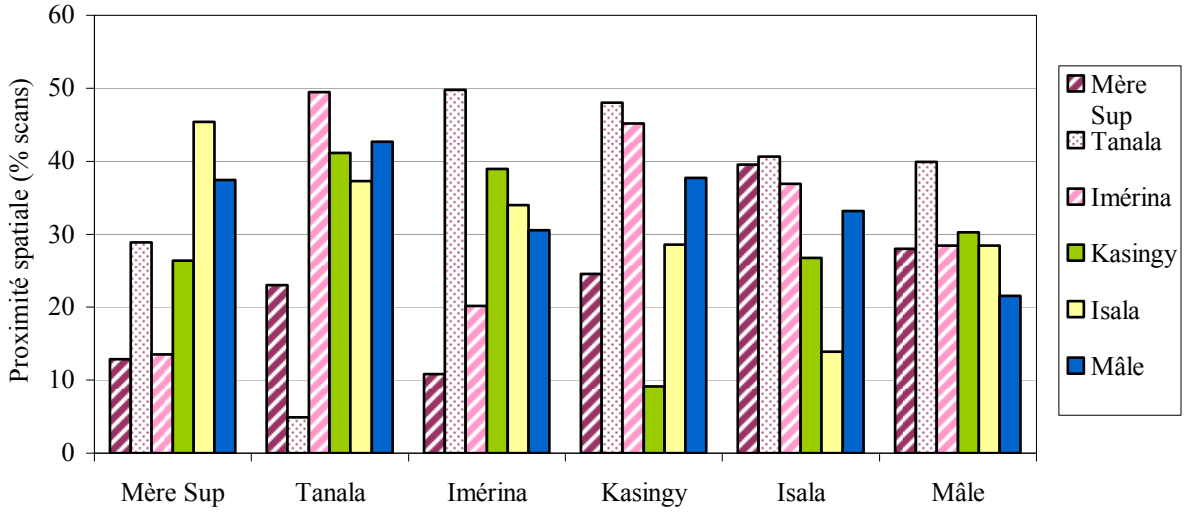


Figure 13: Proximité spatiale lors des repas de fruits, exprimé en pourcentage du nombre de scans pour lesquels chaque maki partage sa gamelle avec chacun de ses congénères.

Il semblerait que les dominantes partagent leur repas avec des individus de bas rang social, les animaux centraux avec les dominantes, et les individus les plus subordonnés avec les dominantes mais de manière moins exclusive.

En effet, Mère Sup partage en priorité ses repas avec les deux individus les plus soumis du groupe. Tanala partage sa gamelle de manière relativement équivalente avec les quatre individus soumis à elle.

Imérina et Kasingy, plus centrales dans la hiérarchie du groupe, partagent le plus leur repas avec des individus plus dominants qu'elles (Tanala pour Imérina, Tanala et Imérina pour Kasingy), mais pas avec Mère Sup.

Isala et le mâle, derniers socialement, partagent leur repas de manière relativement équivalente entre les membres du groupe même si les femelles de plus haut rang sont plus représentées.

Le repas pris seuls ne semblent pas liés au rang des individus : le mâle et Imérina prennent respectivement 22 % et 20 % de leurs repas seuls, Isala et Mère Sup 14 % et 13 %, Kasingy et Tanala 9 % et 5 %.

II. Le régime alimentaire des makis catta de Thoiry

1. Description des phases d'alimentation

Ces données ont été recueillies au cours du mois d'avril 2005. Le calcul de pourcentages est fait sur la totalité des « scans » mesurés, soit 3297 scans relevés au cours de cette étude.

a. Fréquence et horaires d'alimentation

Les makis catta se réveillent entre 9h30 et 10h30. Pour plus de clarté, les journées sont découpées par période d'une demi-heure. Les données étant individuelles, pour chaque demi-heure on dispose de six « scans » par animal soit 36 activités décrites. La figure 14 indique la répartition des activités au cours de la journée : l'axe des ordonnées représente le pourcentage de « scans » parmi ces 36, correspondant à chaque type d'activités.

Les différentes activités sont décrites précédemment, on a regroupé pour plus de lisibilité sous le terme « interactions » les activités de faible dépense énergétique, tournées vers le milieu (marquage) ou les congénères (toilettage) (« TL » + « MARQ »).

L'alimentation se répartit tout au long de la journée, on remarque particulièrement le repas de fruits à 15h et les croquettes données le matin entre 10h30 et 11h30. Les animaux fourragent particulièrement dans l'enclos en fin de matinée et en fin d'après midi avant la nuit. Deux grandes siestes entrecoupent ces périodes : une à la mi-journée, une seconde immédiatement après le repas de fruits.

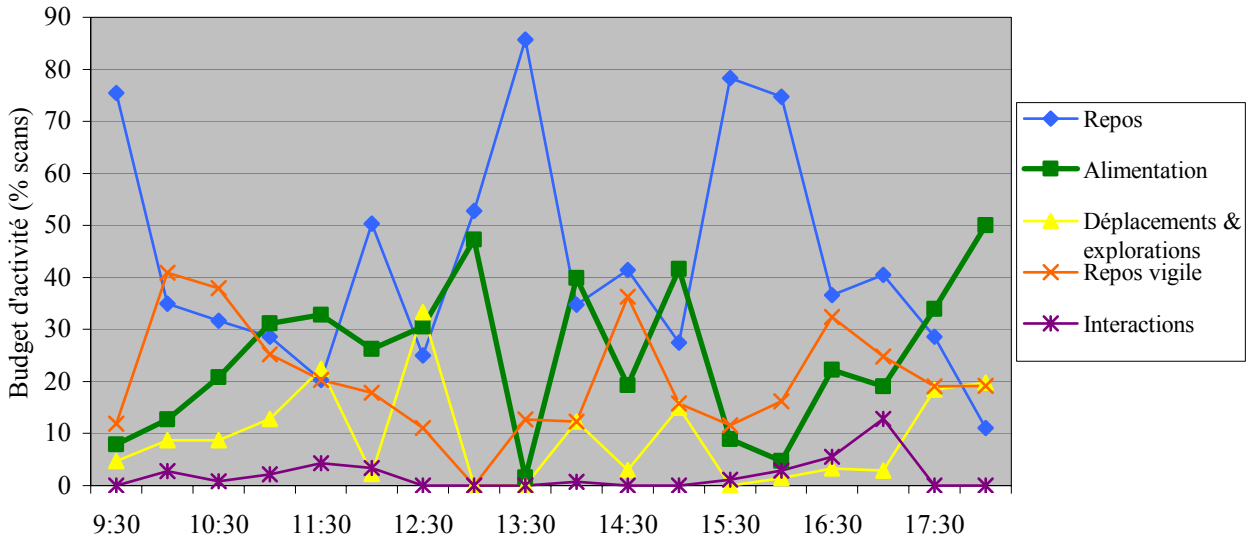


Figure 14: Répartition des activités au cours de la journée (en pourcentage du nombre de scans sur l'ensemble des individus par période d'une demi-heure)

b. Budget d'activité

Le temps consacré à chacune des activités est donné dans la figure 15, exprimé en pourcentage du nombre de scans consacré à chacune des activités. Les makis catta consacrent 23 % de leur temps à l'alimentation, qu'elle soit donnée (« Alim zoo » : 10 %) ou cherchée dans l'enclos (« Alim enclos » = régime spontané : 13,1 %). L'activité principale est le repos qui occupe 43 % de leur temps, puis le repos vigile, 23 % du temps.

On remarque que les activités inhérentes à l'élevage en semi-liberté des animaux, c'est-à-dire la recherche d'aliments dans l'enclos et les déplacements et exploration du milieu, totalisent 23 % du budget d'activité des makis de Thoiry.

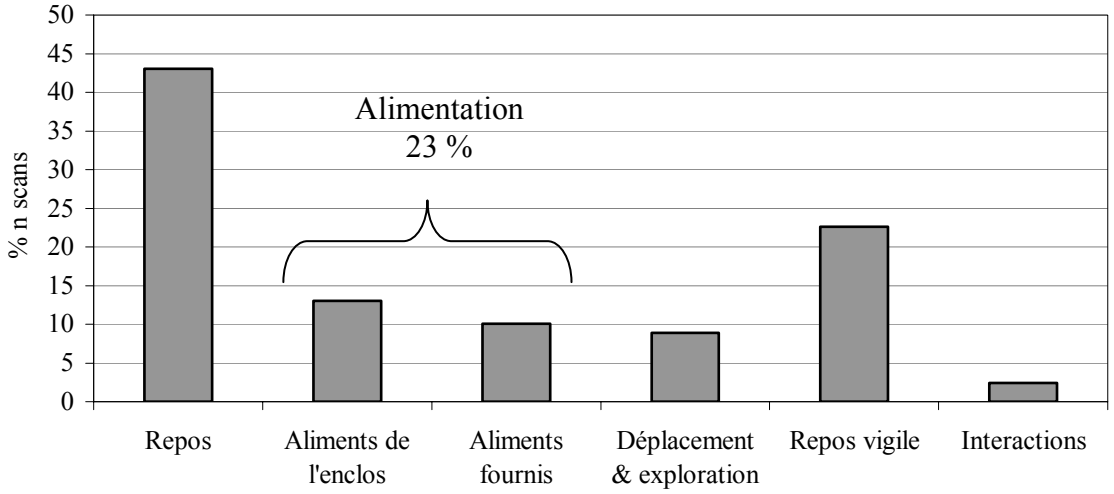


Figure 15: Temps consacré aux différentes activités (en pourcentage du nombre total de scans)

2. Description des régimes spontanés aux différentes saisons

Les régimes sont exprimés ici en pourcentage du nombre total de bouchées (somme des bouchées de chacun des individus).

Le régime spontané représente environ 70 % de l'alimentation totale (en nombre de bouchées).

Pour plus de clarté dans la figure 16 qui représente les régimes spontanés aux différentes périodes d'étude, les items dont la consommation représente moins de 1 % du nombre de bouchées sont regroupés sous l'appellation « Divers ».

En mars, dans le premier enclos, une grande quantité de glands était au sol et constituait la grande majorité (67 %) du régime spontané (figure 16). Les arbres portaient des bourgeons, quelques jeunes feuilles en fin d'étude. L'herbe et la terre sont consommées à 15 % et 8 % respectivement. Ces trois items (glands, herbe et terre) sont les trois plus consommés dans l'enclos.

Quatorze items faiblement consommés représentent 3,7 % du régime spontané.

L'indice de Shannon et de 0,77 en mars 2004.

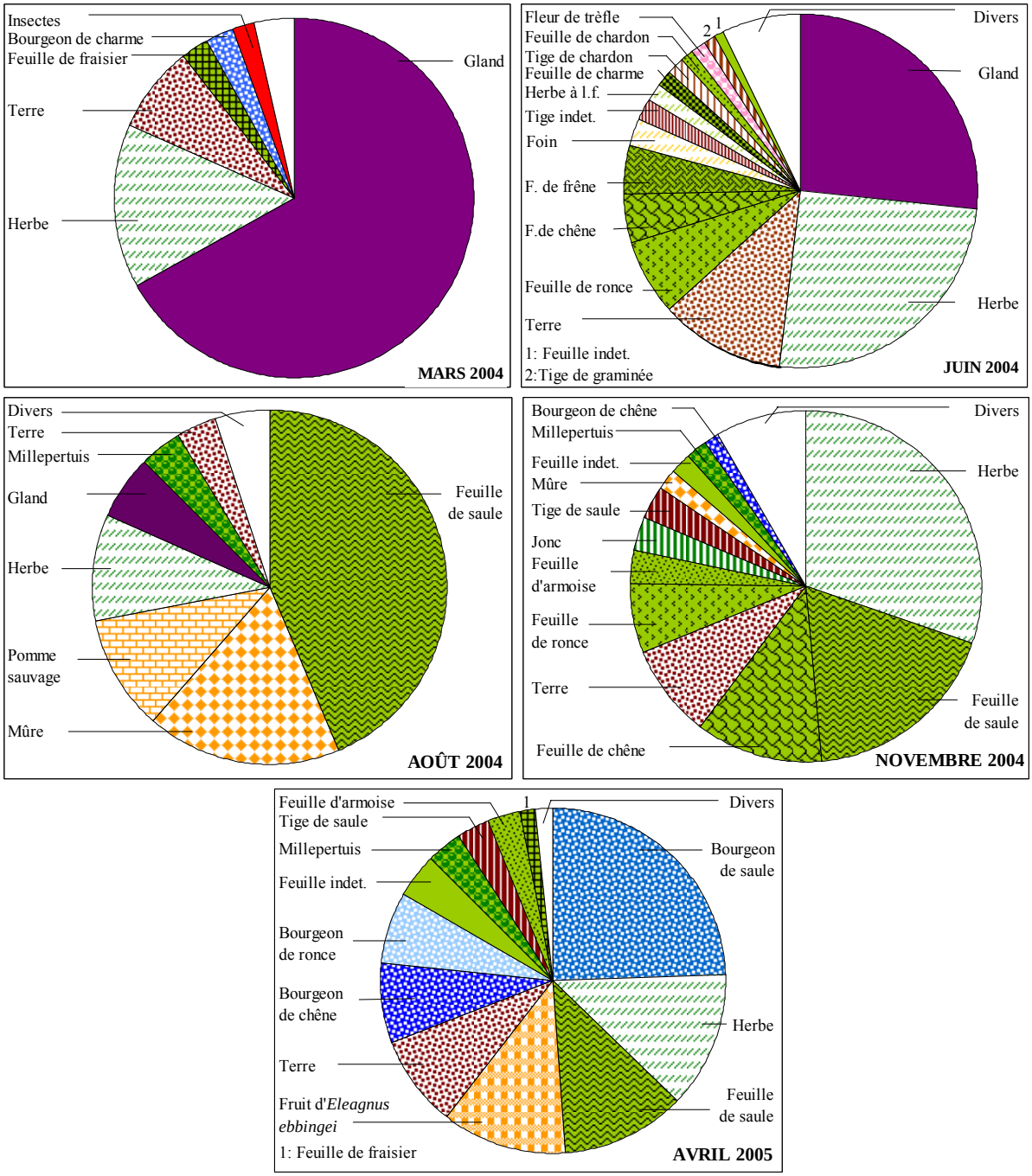


Figure 16: Régime spontané des makis de Thoiry aux différentes périodes d'étude (en pourcentage du nombre de bouchées de l'ensemble des individus)

En juin, les glands représentent encore la majorité du régime spontané (27 %), l'herbe et la terre représentent une part plus importante qu'en mars avec respectivement 25 % et 11 % des bouchées. Les glands, l'herbe et la terre sont, comme en mars, les trois items les plus importants du régime spontané. Les feuilles de ronce, chêne, frêne et charme représentent une part importante du régime (17,5 %), elles sont abondantes dans l'enclos à cette période. Les items faiblement consommés sont au nombre de 27 et représentent 7,1 % du régime spontané.

L'indice de Shannon est de 0,37 en juin 2004, plus petit qu'en mars cela signifie que l'alimentation est plus diversifiée.

Les animaux ont changé d'enclos quelques semaines avant l'étude d'août. Les saules ne faisaient pas partie de leur ancien enclos. Leurs feuilles représentent en août la majeure partie du régime (44 %), les fruits sauvages (pommes et mûres) occupent la seconde place du régime spontané avec 28 % des bouchées. L'herbe, les glands et la terre sont également consommés, en proportions moindres qu'aux autres saisons (resp. 10 %, 6 % et 4 %). Le millepertuis, qui n'était pas disponible dans leur ancien enclos, représente à cette période 4 % des aliments de l'enclos consommés. Les 32 items consommés chacun pour moins de 1 % des bouchées représentent 4,9 % du régime spontané.

L'indice de Shannon est de 0,54 en août, soit plus élevé qu'en juin : le régime est moins diversifié.

En novembre, l'herbe est l'item le plus consommé (30 % des bouchées), les feuilles de saule sont moins consommées qu'en août (19 %) les feuilles de chêne et de ronce sont de nouveau consommées pour resp. 12 % et 6 % du régime spontané. La terre est consommée à hauteur de 9 % des bouchées. De nouveaux items font leur apparition, comme les feuilles d'armoise et le jonc (3 % du régime chacun). La part d'éléments consommés en petite quantité est plus importante : 8,2 % pour 38 items différents.

Le régime en novembre est plus diversifié qu'en août (l'indice de Shannon est de 0,40).

En avril 2005, les bourgeons de saule, item le plus consommé (figure 17), représentent 25 % des aliments de l'enclos ingérés, l'herbe et la terre sont consommés à hauteur de respectivement 13 % et 9 %. Les feuilles de saule sont le troisième aliment de l'enclos le plus consommé et comptent pour 12 % des bouchées, autant que les fruits d'*Eleagnus ebbingei*. Huit items faiblement consommés représentent 1,7 % du régime spontané.

Le régime spontané est aussi diversifié en avril 2005 qu'en novembre 2004, l'indice de Shannon est de 0,39.

Figure 17: Makis mangeant des bourgeons de saule (avril 2005)

3. Différences entre les régimes des différentes saisons

a. Richesse et quantité du régime

La figure 18 représente les variations saisonnières de quantité (en nombre de bouchées par jour et par animal), de richesse (en nombre d'items, moyenne des individus et nombre d'espèces consommées par l'ensemble du groupe) et de diversité du régime (indice de Shannon) aux différentes périodes d'étude.

La quantité consommée varie entre 20 bouchées par jour et par animal en juin et 40 en novembre, avec un nombre relativement stable entre les autres périodes, comptant entre 30 et 35 bouchées par individu et par jour en moyenne. Le faible nombre de bouchées en juin pourrait être dû aux horaires d'observation qui ne recouvrent pas la totalité de la journée des animaux à cette période (notamment en fin d'après midi, période d'alimentation, voir le paragraphe 1.a.). Les makis de Thoiry consomment un peu plus d'aliments en novembre. L'alimentation fournie (croquettes et fruits) représente environ 170 bouchées par jour et par individu, donc le régime spontané représente (en pourcentage du nombre de bouchées d'aliments consommés) entre 11 et 19 % de l'alimentation totale.

Le régime des animaux au mois de mars 2004 étant principalement constitué de glands, la richesse du régime (estimée par l'indice de Shannon, inversement proportionnel à la diversité) est plus faible qu'aux autres saisons (0,77 contre des valeurs de 0,37 à 0,54 aux autres périodes). En moyenne, un individu consomme 7 espèces différentes (pour 12 espèces au total consommées par l'ensemble du groupe) et 10 items sur cette période.

Au mois de juin, 15 espèces et 38 items sont consommés en moyenne par individu, pour 20 espèces au total consommées par le groupe, le régime du groupe est plus diversifié qu'à toutes les autres saisons (Is=0,37).

Au mois d'août les animaux ont changé d'enclos, ils sont confrontés à des espèces différentes, notamment des saules. Le nombre total d'espèces différentes consommé par le groupe à cette période est de 22, soit plus qu'en juin. Cependant la diversité est moins importante à cette période (Is = 0,54). Ils consomment en moyenne 23 items sur 12 espèces différentes.

La diversité du régime spontané augmente ensuite en novembre (Is = 0,40). Ils consomment à cette période en moyenne 36 items sur 17 espèces chacun, le nombre d'espèces consommées par le groupe atteignant la valeur de 26.

En avril les animaux continuent d'exploiter autant les plantes de leurs enclos. La richesse (en nombre d'items) est légèrement moindre en avril par rapport à novembre (11 en avril pour 15 en novembre). L'indice de Shannon est identique entre novembre et avril : le régime du groupe est autant diversifié. Ils consomment en moyenne 36 items sur 11 espèces chacun, et 11 espèces sont consommées par l'ensemble du groupe.

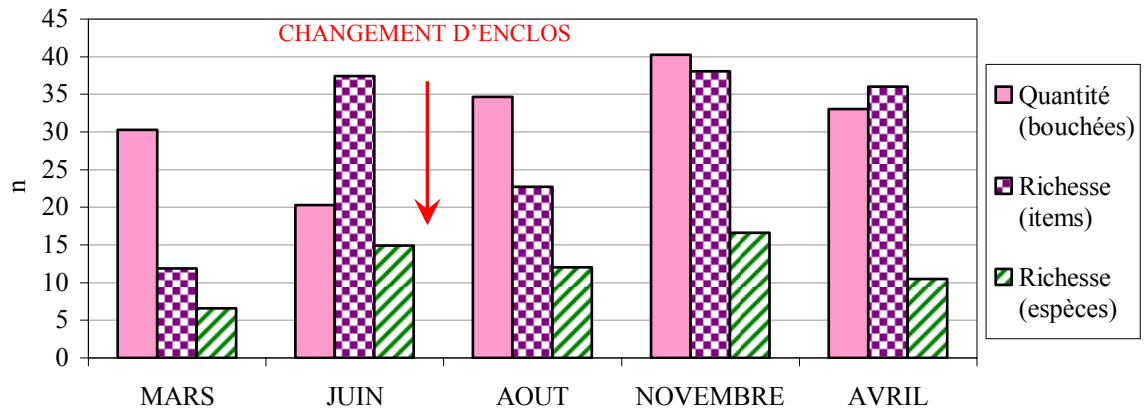


Figure 18: Quantité du régime (en nombre de bouchées par jour et par animal) et richesse du régime (pointillés : en nombre d'items, moyenne des individus ; hachuré : en nombre d'espèces, moyenne des individus) sur l'ordonnée de gauche, indice de Shannon sur l'ordonnée de droite, aux différentes périodes d'étude

b. Catégories d'aliments

Les aliments sont regroupés par catégories fondées sur la partie de la plante consommée : tige et écorce, fleurs, feuilles et herbe, fruits, insectes, terre. Une distinction a été faite en ce qui concerne les éléments riches en tannins car certaines feuilles sont très riches en tannins et d'autres moins : la catégorie « tannin » regroupe tous les éléments riches en tannins (d'après les teneurs en phénols du tableau 12, pages 79-80) : feuilles de chêne, ronce, saule et fraisier, feuilles mortes, glands de chêne, bourgeons.

On remarque que la proportion des différentes catégories d'aliments dans le régime spontané varie selon les saisons (test du Khi² : $\chi^2 = 185{,}66$, ddl = 24, $p < 0{,}001$). Le tableau 8 donne les résultats du test du χ^2 par case, ces résultats sont représentées par des signes + et – sur la figure 19 (valeur significativement plus grande / plus petite que l'effectif théorique).

Saison	TANNIN	TIGE+ECORCE	TERRE	INSECTES	FLEURS	FRUITS	F+HERBE
MARS	(+) ***	(-) **	(+) NS	(+) NS	(-) NS	(-) **	(-) ***
JUIN	(-) ***	(+) ***	(-) NS	(-) NS	(+) NS	(-) **	(+) *
AOUT	(-) **	(-) **	(-) NS	(-) NS	(+) NS	(+) ***	(+) NS
NOV	(-) *	(-) NS	(+) NS	(-) NS	(-) NS	(-) NS	(+) NS
AVRIL	(+) NS	(-) NS	(+) NS	(-) NS	(-) NS	(+) NS	(-) **

(+) : effectif observé supérieur à l'effectif théorique
(-) : effectif observé inférieur à l'effectif théorique
NS : test du khi² par case non significatif au seuil alpha=0,05
* : test du khi² par case significatif au seuil alpha=0,05
** : test du khi² par case significatif au seuil alpha=0,01
*** : test du khi² par case significatif au seuil alpha=0,001

Tableau 8: Tableau du χ^2 par case : différence entre valeur observée et théorique des proportions des catégories d'aliments dans le régime spontané (moyenne des proportions des individus) aux différentes périodes d'étude

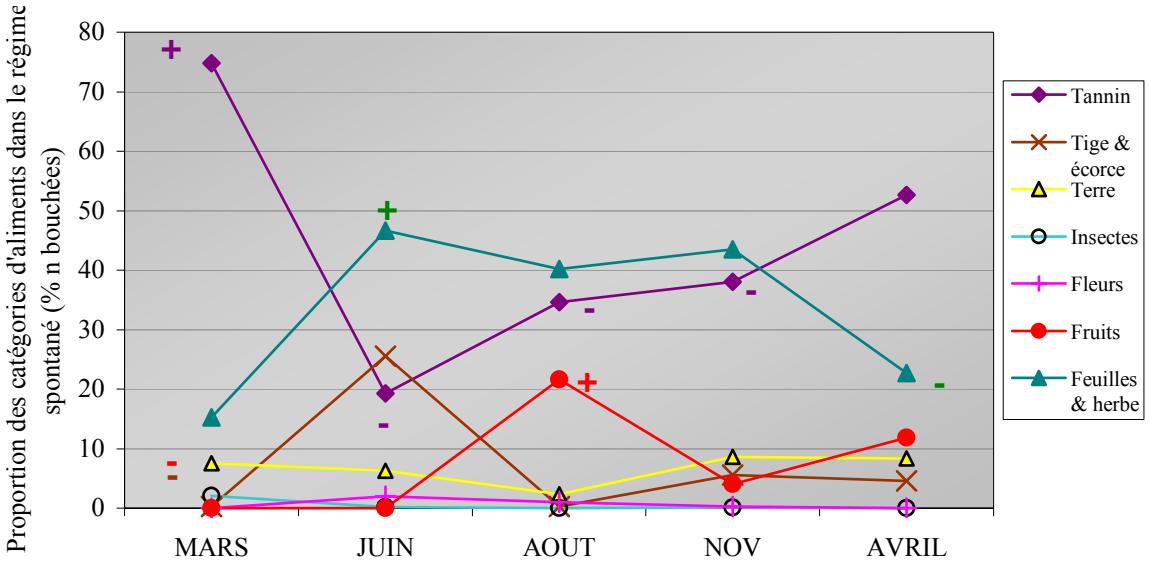


Figure 19: Proportion des catégories d'aliments dans le régime spontané pour les différentes périodes d'étude (en pourcentage du nombre de bouchées)

4. Différences interindividuelles dans les caractéristiques du régime spontané

a. Richesse et quantité du régime spontané

La figure 20 représente les caractéristiques des régimes spontanés (pris dans l'enclos) de chaque individu.

Les makis consomment de 17 à 24 items différents (moyenne : 21,2), ils passent 22 à 32 % de leur temps à se nourrir (26% en moyenne), et consomment entre 40 et 66 bouchées par jour (55 en moyenne).

Les animaux sont classés par rang social, il ne semble pas y avoir de lien avec celui-ci. Les animaux exploitant le plus les aliments de l'enclos sont des individus « centraux » : Kasingy et Isala, qui passent le plus de temps à s'alimenter (30 % environ) et qui consomment le plus en quantité (plus de 60 bouchées par jour).

On remarque également que les trois variables temps d'alimentation, richesse du régime et quantités ingérées n'évoluent pas forcément ensemble : Mère Sup consomme autant d'aliments qu'Isala sur un temps plus court (mois de 25 % du temps contre près de 30 %).

Imérina et le mâle semblent exploiter moins que les autres les ressources de leur enclos : ils ont les régimes les moins riches (17 et 20 items différents consommés, respectivement contre 21 à 24 pour les autres membres du groupe).

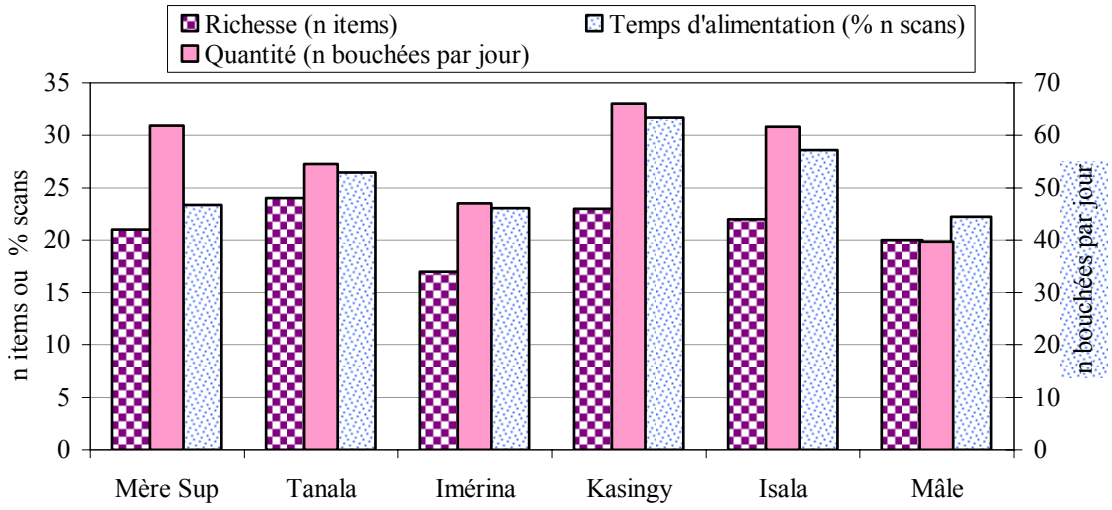


Figure 20: Richesse de l'alimentation (en nombre d'items différents consommés), quantité du régime (en nombre de bouchées par jour, ordonnée de droite) et temps d'alimentation (en % du nombre de scans) de chacun des individus

c. Catégories d'aliments

Les catégories d'aliments sont plus ou moins représentées selon les saisons (voir 3.b. plus haut), en particulier certaines catégories sont absentes du régimes à certaines périodes (par exemple les fruits en mars), par conséquent l'étude des différences interindividuelles des proportions des catégories d'aliments dans le régime spontané est menée saison par saison.

Comme précédemment les cinq périodes d'étude sont étudiées, du fait du changement d'enclos on ne peut pas regrouper les données de mars 2004 et celles d'avril 2005, pourtant recueillies à la même saison.

Les catégories d'aliments sont les mêmes que celles utilisées pour comparer les régimes aux différentes saisons.

Le test du Khi-deux (χ^2) utilisé teste l'indépendance entre les lignes et les colonnes d'un tableau représentant les individus en ligne et les catégories d'aliments en colonne. La significativité implique que les valeurs observées diffèrent des valeurs théoriques que l'on obtiendrait si il n'y avait pas « d'effet individu » ou « d'effet catégorie d'aliment ». Elle implique donc une différence les régimes des individus (on l'exprimera de cette façon dans les paragraphes suivants). Les valeurs du Khi-deux « par case » donnent l'écart par rapport à la valeur théorique de chacune des « cases » du tableau (c'est-à-dire une catégorie d'aliments pour un individu donné). Ce sont ces valeurs « par case » dont on tiendra compte plutôt que la valeur globale du test (dans le cas de valeurs globales non significatives), car plutôt qu'une hétérogénéité globale entre les régimes des animaux, on cherche à déterminer si un animal consomme plus ou moins d'une catégorie particulière d'aliments (valeur « par case »).

- *Mars 2004*

En mars 2004 la différence globale entre les régimes des membres du groupe tend à être significative (χ^2 = 33,38, ddl = 24, p = 0,08). Il existe des différences significatives pour certaines « cases », comme l'indique le tableau 9, elles sont signalées dans la figure 21 qui représente les proportions des différentes catégories d'aliments du régime spontané en mars 2004.

NOM	Feuilles, herbe & millepertuis	Tannin	Tiges	Terre	Insectes
Mère Sup	(-) *	(+) NS	(+) NS	(-) NS	(+) NS
Tanala	(+) NS	(-) **	(+) NS	(-) NS	(+) NS
Imérina	(+) NS	(+) NS	(-) NS	(-) NS	(-) NS
Kasingy	(+) NS	(-) **	(-) NS	(+) NS	(-) NS
Petite	(+) NS	(-) **	(+) NS	(+) NS	(-) NS
Isala	(-) NS	(-) ***	(+) NS	(+) ***	(-) NS
Mâle	(+) NS	(+) NS	(-) NS	(-) **	(+) NS

(+) : effectif observé supérieur à l'effectif théorique

Tableau 9: Tableau du χ^2 par case : différence entre valeur observée et théorique des proportions des catégories d'aliments dans le régime spontané des individus en mars 2004

Mère Sup consomme en proportion moins de feuilles non tanniques et d'herbes que ses congénères : 8 % contre 15 à 19 % pour les autres.

Plusieurs individus consomment moins de tannins en proportion du régime : Tanala (72 %), Kasingy (73 %), Petite (74 %) et Isala (67 %), que le reste du groupe (78 à 81 %).

Isala consomme plus de terre (16 %) et le mâle moins (1 %) en proportion que le reste du groupe (2 à 10 %).

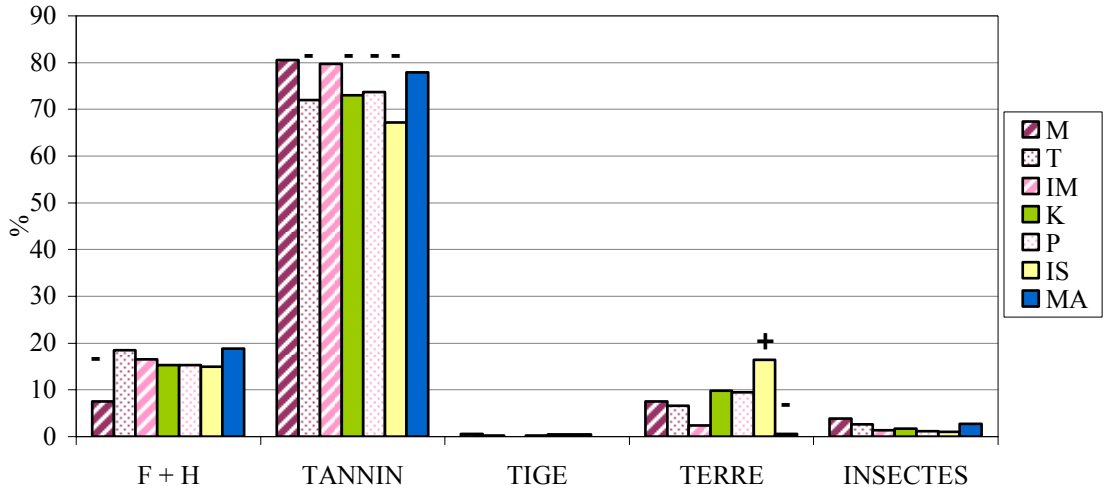


Figure 21: Proportion des différentes catégories d'aliments dans les régimes spontanés de chaque individu en mars 2004 (+/- : effectif observé significativement supérieur/inférieur à l'effectif théorique)

- *Juin 2004*

La différence globale entre les régimes des animaux n'est pas significative lors de l'étude de juin 2004 (χ^2 = 19,59 ; ddl = 30, NS), et aucune valeur particulière n'est relevée. La figure 22 montre les proportions des différentes catégories d'aliments consommées par chacun.

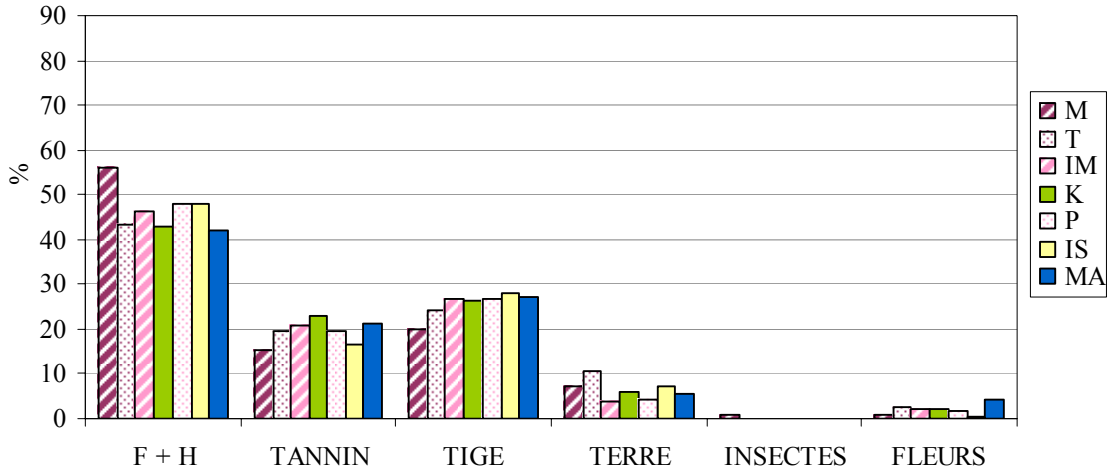


Figure 22: Proportion des différentes catégories d'aliments dans les régimes spontanés de chaque individu en juin 2004

- *Août 2004*

Lors de l'étude d'août 2004, les différences globales entre les régimes individuels sont signifivatives (χ^2 = 55,91, ddl = 30, p = 0,003).

Le tableau 10 donne la significativité du test du χ^2 par case, indiquée par des « - » et « + » dans la figure 23.

NOM	Feuilles, herbe & millepertuis	Tannin	Tiges	Terre	Fleurs	Fruits
Mère Sup	(+) NS	(+) NS	(-) NS	(-) NS	(-) NS	(-) *
Tanala	(+) NS	(-) NS	(+) NS	(-) NS	(-) NS	(+) NS
Imérina	(-) ***	(+) *	(-) NS	(-) NS	(+) NS	(+) ***
Kasingy	(+) NS	(-) NS	(+) NS	(+) NS	(+) NS	(-) NS
Petite	(+) NS	(-) NS	(+) NS	(-) NS	(+) NS	(+) NS
Isala	(+) NS	(-) NS	(+) NS	(+) NS	(+) NS	(-) NS
Mâle	(+) NS	(+) NS	(-) NS	(-) NS	(-) NS	(-) *

(+) : effectif observé supérieur à l'effectif théorique
(-) : effectif observé inférieur à l'effectif théorique
NS : test du khi² par case non significatif au seuil alpha=0,050
* : test du khi² par case significatif au seuil alpha=0,050
*** : test du khi² par case significatif au seuil alpha=0,001

Tableau 10: Tableau du χ^2 par case : différence entre valeur observée et théorique des proportions des catégories d'aliments dans le régime spontané des individus en août 2004

Imérina consomme moins de parties végétatives non tanniques (F+H), soit 12 % pour des valeurs du groupe comprises entre 42 et 49 %, et plus de tannin (47 % pour des valeurs du groupe entre 28 et 37 %) en proportion dans son régime que les autres individus.

La proportion de fruits dans le régime est hétérogène : Mère Sup et le mâle en consomment moins (resp. 13 et 14 %), Imérina plus (37 %) que les autres (17 à 27 %).

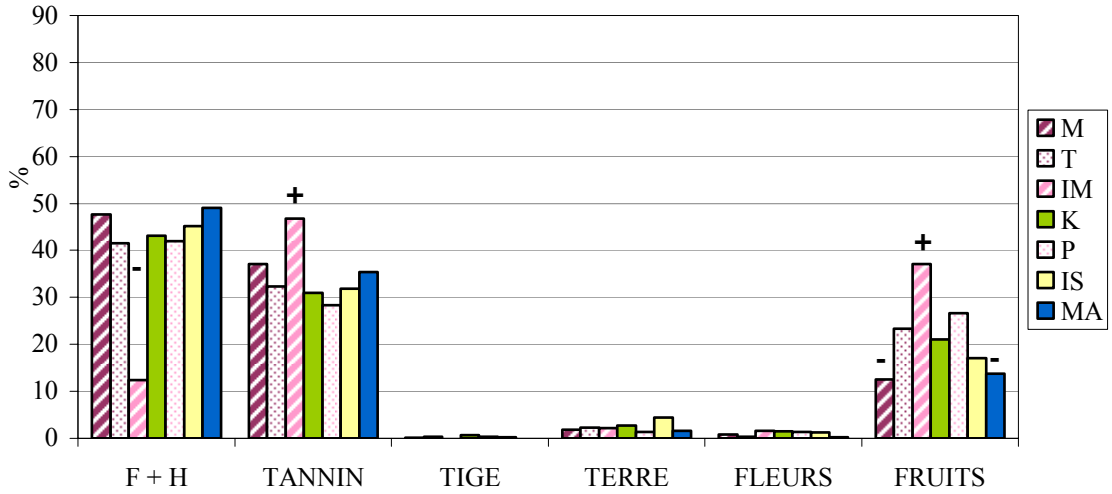


Figure 23: Proportion des différentes catégories d'aliments dans les régimes spontanés de chaque individu en août 2004 (-/+ : voir tableau 10)

- *Novembre 2004*

La différence globale entre les proportions des différentes catégories d'aliments des membres du groupe n'est pas significative (χ^2 = 23,91; ddl = 30, NS). Cependant il y a des différences pour certaines valeurs particulières, qui sont données dans le tableau 11, et reportées sur la figure 24 qui représente les proportions des différentes catégories d'aliments lors de l'étude de novembre.

NOM	Feuilles, herbe & millepertuis	Tannin	Tiges	Terre	Fleurs	Fruits
Mère Sup	(-) NS	(+) NS	(-) NS	(-) NS	(+) NS	(+) NS
Tanala	(-) NS	(+) NS	(-) NS	(+) NS	(-) NS	(+) NS
Imérina	(-) NS	(+) NS	(-) NS	(-) NS	(-) NS	(-) NS
Kasingy	(+) NS	(-) NS	(-) NS	(-) NS	(-) NS	(+) NS
Petite	(+) NS	(-) *	(+) NS	(+) NS	(+) NS	(-) NS
Isala	(-) *	(+) NS	(+) NS	(+) NS	(-) NS	(-) NS
Mâle	(+) NS	(-) NS	(+) NS	(-) NS	(-) NS	(+) NS

(-) : effectif observé inférieur à l'effectif théorique

Tableau 11: Tableau du χ^2 par case : différence entre valeur observée et théorique des proportions des catégories d'aliments dans le régime spontané des individus en novembre 2004

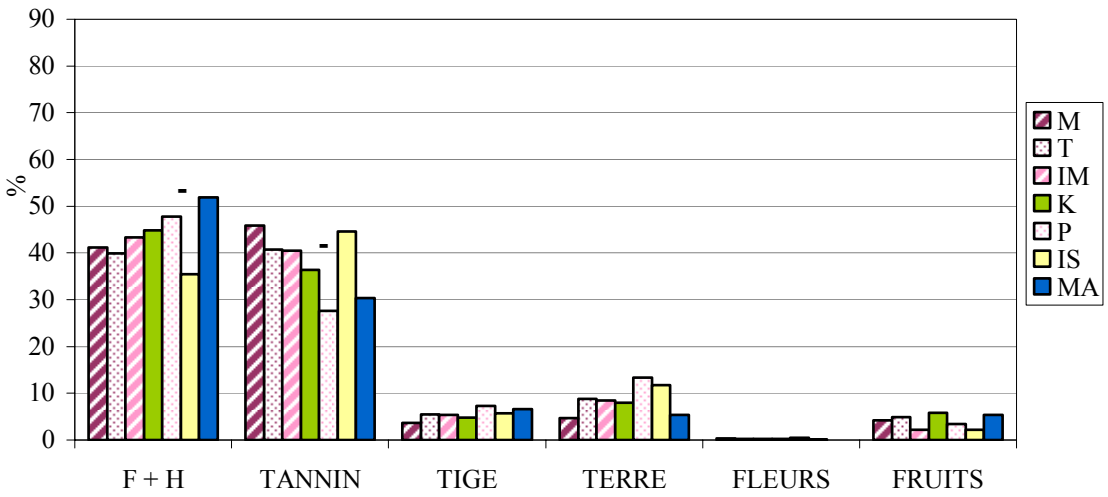


Figure 24: Proportion des différentes catégories d'aliments dans les régimes spontanés de chaque individu en novembre 2004

- *Avril 2005*

Les différences globales entre les régimes spontanés des animaux ne sont pas significatives (χ^2 = 23,79, ddl = 20, NS), aucune valeur particulière n'est à remarquer. Les différentes catégories d'aliments consommées en avril 2005 sont représentées dans la figure 25.

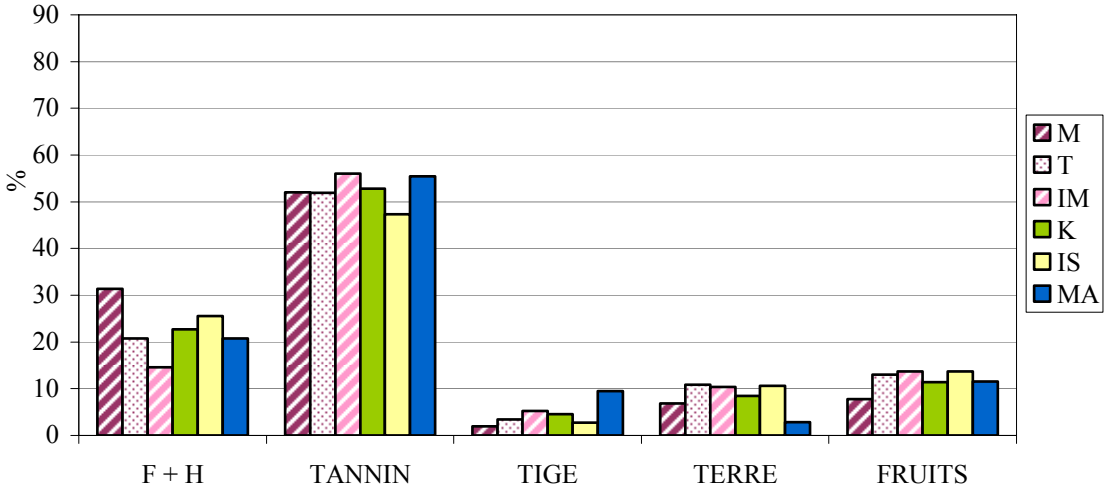


Figure 25: Proportion des différentes catégories d'aliments dans les régimes spontanés de chaque individu en avril 2005

III. La consommation de tannins

1. Plantes à tannins des enclos

Les plantes consommées par les makis à différentes saisons contiennent entre 1,08 et 218,60 mg d'acide tannique par g de matière sèche, ce qui correspond en pourcentage du poids frais à un intervalle de 0 à 8,9 % d'acide tannique (tableau 12). Pour les tannins

condensés ces valeurs sont comprises entre 0 et 846,84 mg/g de matière sèche, soit 0 à 34,2 % de tannins condensés. Les valeurs en mg/g MS sont obtenues en multipliant les valeurs en mg/L par le facteur 8/60, car lors de la préparation des échantillons, 60 mg de poudre d'extrait sont dilués dans 8 ml de méthanol (voir protocole en annexe).

Les espèces les plus riches en phénols sont le chêne, le charme, la ronce, le saule et le fraisier sauvage. Le tableau 12 ci-dessous donne les teneurs en tannins des échantillons.

ETUDE	PARTIE	ESPECE	PT (mg AT/ g MS)	**PT (% PF)**	TC (mg Q/ g MS)	TC (% PF)
Nov.	feuille	Armoise (*Artemisia vulgaris*)	1,08	**0,0**	0,00	0,0
Juin	feuille	Chardon (*Carduus sp.*)	3,57	**0,1**	0,00	0,0
Juin	f. morte	Chardon (*Carduus sp.*)	3,09	**0,3**	0,00	0,0
Juin	tige morte	Chardon (*Carduus sp.*)	2,17	**0,2**	0,00	0,0
Mars	bourgeon	Charme faux-bouleau (*Carpinus betulus*)	122,67	**6,4**	205,28	10,7
Juin	feuille	Charme faux-bouleau (*Carpinus betulus*)	71,71	**2,9**	2,52	0,1
Juin	f. morte	Charme faux-bouleau (*Carpinus betulus*)	8,29	**0,7**	45,32	3,7
Mars	tjf	Charme faux-bouleau (*Carpinus betulus*)	256,00	**2,8**	18,44	0,2
Juin	f. morte	Chêne sessile (*Quercus petraea*)	107,60	**8,9**	174,40	14,5
Mars	gland	Chêne sessile (*Quercus petraea*) 10	77,55	**3,3**	0,00	0,0
Avril	bg	Chêne sessile (*Quercus petraea*) n2	60,18	**0,9**	846,84	12,4
Nov.	bg	Chêne sessile (*Quercus petraea*) n2	77,97	**4,3**	403,80	22,1
Juin	feuille	Chêne sessile (*Quercus petraea*) 2	119,62	**6,3**	646,80	34,2
Mars	gland	Chêne sessile (*Quercus petraea*) 2	90,17	**4,0**	0,00	0,0
Avril	bg	Chêne sessile (*Quercus petraea*) n3	95,46	**2,8**	258,56	7,5
Nov.	feuille	Chêne sessile (*Quercus petraea*) n3	108,66	**3,3**	4,64	0,1
Nov.	f. sèche	Chêne sessile (*Quercus petraea*) n3	53,43	**3,7**	472,48	33,1
Mars	bg	Chêne sessile (*Quercus petraea*) 4	41,91	**1,0**	507,08	11,8
Mars	gland	Chêne sessile (*Quercus petraea*) 7	123,95	**5,5**	0,84	0,0
Juin	gland	Chênes sessiles (*Quercus petraea*) 6&6'	102,71	**4,7**	33,64	1,5
Mars	gland	Chênes sessiles (*Quercus petraea*) 6&6'	182,30	**8,0**	7,80	0,3
Avril	fruit	*Eleagnus ebbingei*	15,83	**0,2**	98,64	1,5
Juin	foin	Foin	3,86	**0,3**	0,00	0,0
Mars	feuille	Fraisier sauvage (*Fragaria vesca*)	94,79	**2,6**	302,88	8,2
Juin	f.sèche	Frêne (*Fraxinus excelsior*)	28,92	**2,0**	0,00	0,0
Juin	bt fl	Geranium disséqué (*Geranium dissectum*)	99,79	**4,7**	124,44	5,9
Juin	herbe	Herbe	13,51	**0,1**	0,00	0,0
Nov.	jonc	Jonc (*Juncus sp.*)	2,53	**0,1**	0,00	0,0
Août	t f	Millepertuis (*Hypericum perforatum*)	11,38	**0,1**	124,76	1,5
Nov.	fruit	Morelle douce-amère (*Solanum dulcamara*)	8,59	**0,2**	0,00	0,0
Août	fruit	Pommier du Japon	26,72	**0,5**	584,20	11,2
Juin	feuille	Potentille ansérine (*Potentilla anserina*)	60,90	**1,9**	22,32	0,7
Juin	fleur	Potentille rampante (*Potentilla reptans*)	95,07	**2,7**	21,92	0,6
Août	fleur	Renouée persicaire (*Polygonum persicaria*)	61,15	**0,7**	342,20	4,1
Juin	Bt fl	Ronce (*Rubus fruticosus*)	218,60		1,28	
Juin	feuille	Ronce (*Rubus fruticosus*)	101,81	**3,6**	0,00	0,0
Nov.	feuille	Ronce (*Rubus fruticosus*)	89,15	**2,3**	440,28	11,2
Avril	tjf	Ronce (*Rubus fruticosus*)	96,75	**1,1**	2,08	0,0
Août	feuille	Saule marsault 1 (*Salix caprea*)	44,29	**0,9**	334,12	6,8
Août	feuille	Saule cendré 2 (*Salix cinerea*)	29,37	**0,5**	286,08	5,3
Nov.	tige	Saule cendré 2 (*Salix cinerea*)	54,45	**1,2**	545,56	12,2
Août	feuille	Saule marsault 3 (*Salix caprea*)	77,02	**1,5**	783,68	15,4

ETUDE	PARTIE	ESPECE	PT (mg AT/ g MS)	**PT (% PF)**	TC (mg Q/ g MS)	TC (% PF)
Nov.	feuille	Saule marsault 3 (*Salix caprea*)	42,59	**1,6**	547,48	20,9
Avril	tjf	Saule cendré 4(*Salix cinerea*)	83,76	**1,0**	611,40	7,3
Avril	tjf	Saule marsault 5 (*Salix caprea*)	34,08	**0,5**	267,68	3,9
Avril	tige	Saule pleureur	32,79	**1,0**	292,56	9,2
Août	feuille	Saule marsault (pousses) (*Salix caprea*)	34,60	**0,5**	232,84	3,5
Nov.	feuille	Saule marsault (pousses) (*Salix caprea*)	43,98	**0,8**	540,28	9,6
Nov.	tige	Saule marsault (pousses) (*Salix caprea*)	17,60	**0,2**	153,04	2,1
Mars	bg	Tilleul (*Tilia sylvestris*)	103,05	**1,5**	107,04	1,5
Juin	feuille	Tilleul (*Tilia sylvestris*)	14,56	**0,4**	235,44	7,2
Juin	fleur	Trèfle blanc (*Trifolium repens*)	25,44	**0,4**	119,72	1,9

Tableau 12: Quantités de phénols totaux (PT) et tannins condensés (TC) contenus dans les échantillons recueillis à chaque période d'étude, exprimées en mg d'acide tannique et de québracho resp. par g de matière sèche et en pourcentage du poids frais (PF) de l'item, classés par ordre alphabétique de l'espèce. bg = bourgeon, bt fl = bouton floral, f = feuille, t f = tige feuillue, tjf = très jeune feuille (bourgeon ouvert)

2. Quantités ingérées

Deux analyses différentes ayant été faites, les résultats seront traités pour chacune des analyses : phénols totaux et tannins condensés, puis pour la somme des deux afin d'évaluer les quantités totales de tannins consommées.

a. Variations saisonnières

▪ *Phénols totaux (acide tannique)*

Les quantités de phénols (en équivalent acide tannique) ingérées (ramenées à 23 jours pour chacune des saisons, moyenne du groupe) sont de 33 g en mars, puis elles chutent aux autres saisons (figure 26) : 3,3 g en juin, 4,5 g en août, 4,8 g en novembre et 4,7g en avril, ce qui correspond à une consommation quotidienne moyenne de 1,4 g en mars, 0,14 g en juin, 0,20 g en août, 0,21 g en novembre et 0,20 g en avril.

Le test de Friedman indique qu'il existe une hétérogénéité entre les différentes périodes d'étude ($\chi^2 = 17,37$, ddl = 4, p = 0,002).

Le test de Wilcoxon utilisé à posteriori indique qu'il existe une différence significative entre la consommations de tannin en mars et celle de chacune des autres saisons (z = 2,37, n = 7, p = 0,009). La différence de consommation de tannin entre juin et avril est proche de la significativité (z = -1,78, n = 6, p = 0,04).

Si l'on considère les deux enclos séparément, on peut constater qu'il n'existe pas d'hétérogénéité entre les études menées à différentes périodes dans le nouvel enclos ($\chi^2 = 0,29$, ddl = 2, NS), tandis que dans l'ancien enclos la différence de consommation de tannins entre mars et juin est significative (test de Wilcoxon, z = 2,37, n = 7, p = 0,01).

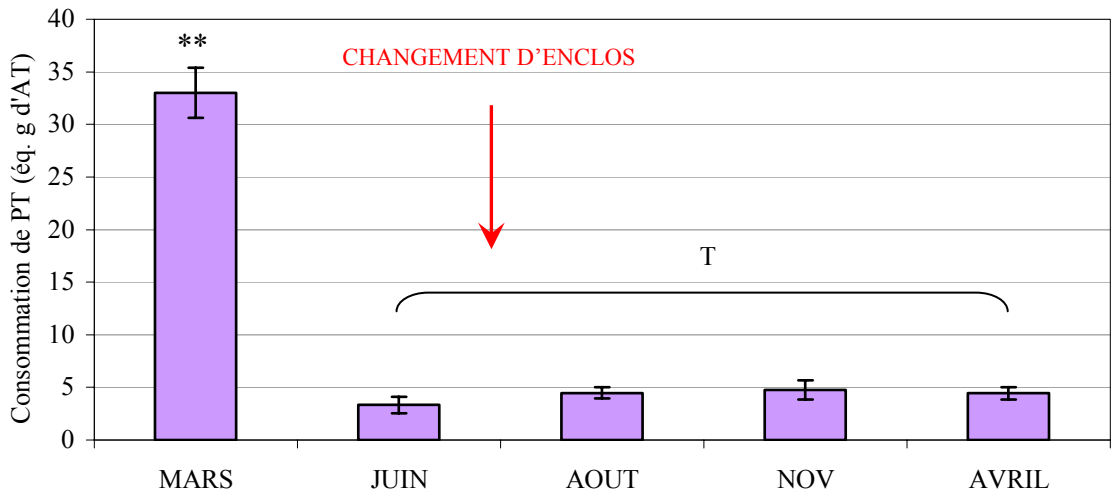


Figure 26: Phénols totaux (PT) consommés (en équivalent g d'acide tannique, AT) au cours des différentes études, moyenne du groupe ± erreur standard de la moyenne
** : différence significative avec chacune des autres périodes, $p < 0,01$ sauf T : tendance, $p < 0,10$

- *Tannins condensés (québracho)*

Les quantités de tannins condensés consommées (moyenne du groupe, données ramenées à 23 jours) sont de 0,85 g en mars, 1,82 g en juin, puis elles augmentent avec le changement d'enclos : 4,53 g en août, 14,58 g en novembre et 29,11 g en avril (figure 27), ce qui correspond à une consommation quotidienne moyenne de 0,04 g en mars, 0,08 g en juin, 1,89 g en août, 0,63 g en novembre et 1,27 g en avril.

Le test de Friedman montre qu'il existe une hétérogénéité entre les différentes périodes d'étude ($\chi^2 = 26,63$, ddl = 4, $p < 0.0001$).

Le test de Wilcoxon utilisé à posteriori indique que les consommations de tannins condensés sont différentes entre chacune des périodes d'étude :

- mars vs. juin et novembre vs. avril : $z = 2,197$, $n = 7$, $p = 0,01$
- autres comparaisons deux à deux : $z = 2,366$, $n = 7$, $p = 0,01$

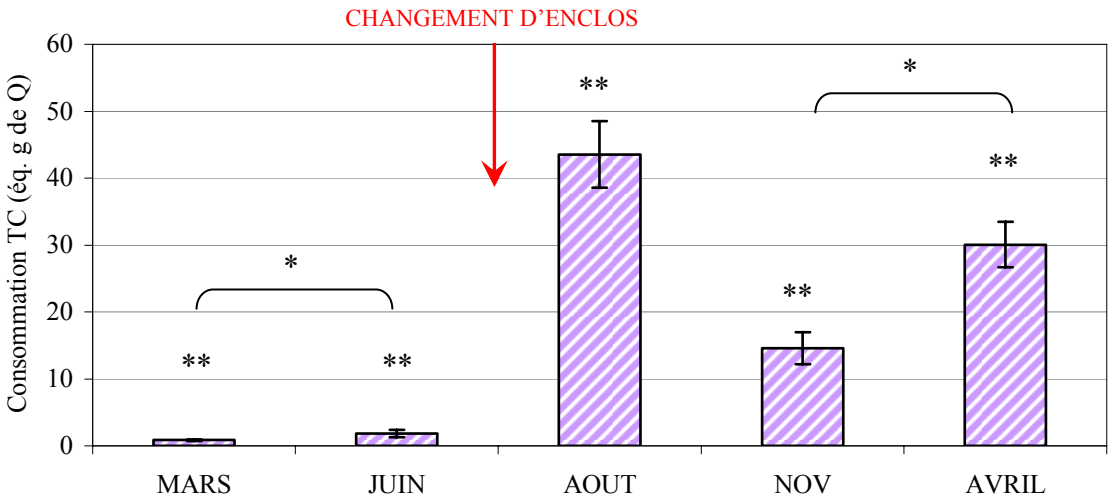


Figure 27: Tannins condensés (TC) consommés (en équivalent g de québracho, Q) au cours des différentes études, moyenne du groupe ± erreur standard de la moyenne,
** : différence significative avec chacune des autres périodes, $p<0,01$, sauf * : $p < 0,05$

Si l'on considère les deux enclos séparément, on peut constater qu'il existe une hétérogénéité entre les études menées à différentes périodes dans le nouvel enclos (χ^2 = 12,286, ddl = 2, p = 0,002), ainsi que dans l'ancien enclos (test de Wilcoxon, z = 2,197, n = 7, p = 0,01).

b. Différences interindividuelles

- *Phénols totaux*

Le test de Friedman indique qu'il existe une hétérogénéité entre les individus pour leur consommation de phénols totaux (χ^2 = 21, ddl = 6, p = 0,002). La figure 28 représente les consommations de phénols totaux (en équivalent gramme d'acide tannique), des individus du groupe.

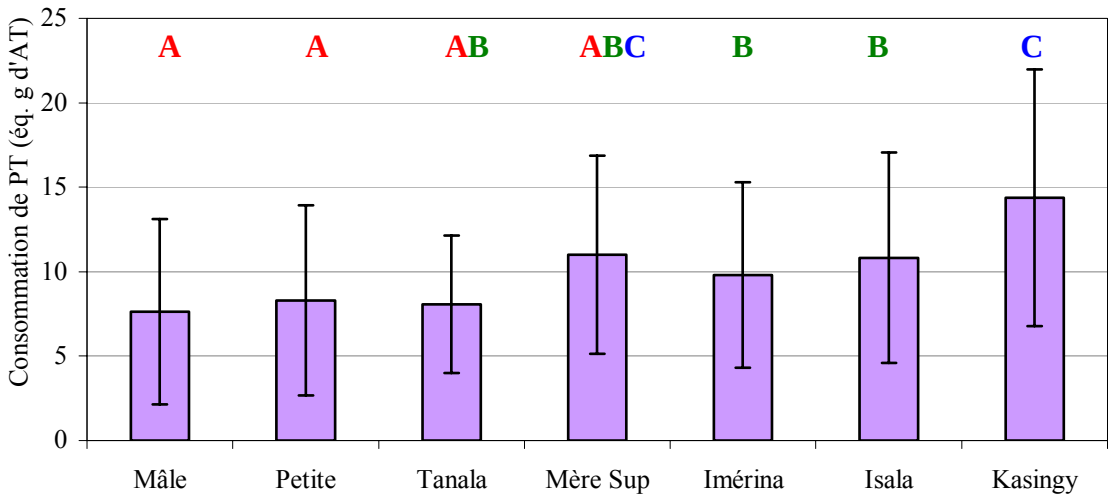


Figure 28: Phénols totaux (PT) consommés (en éq. g d'acide tannique, AT) par les individus du groupe aux différentes saisons, les groupes homogènes sont indiqués par des lettres identiques

Le test de Wilcoxon à posteriori permet de mettre en évidence des différences significatives entre individus (z = 2,023, n = 5, p = 0,02), les groupes d'individus homogènes sont représentés dans la figure 28 par des lettres identiques.

- *Tannins condensés*

Le test de Friedman indique qu'il existe une hétérogénéité entre les individus (figure 29) pour leur consommation de tannins condensés (χ^2 = 16,8, ddl = 6, p = 0,01).

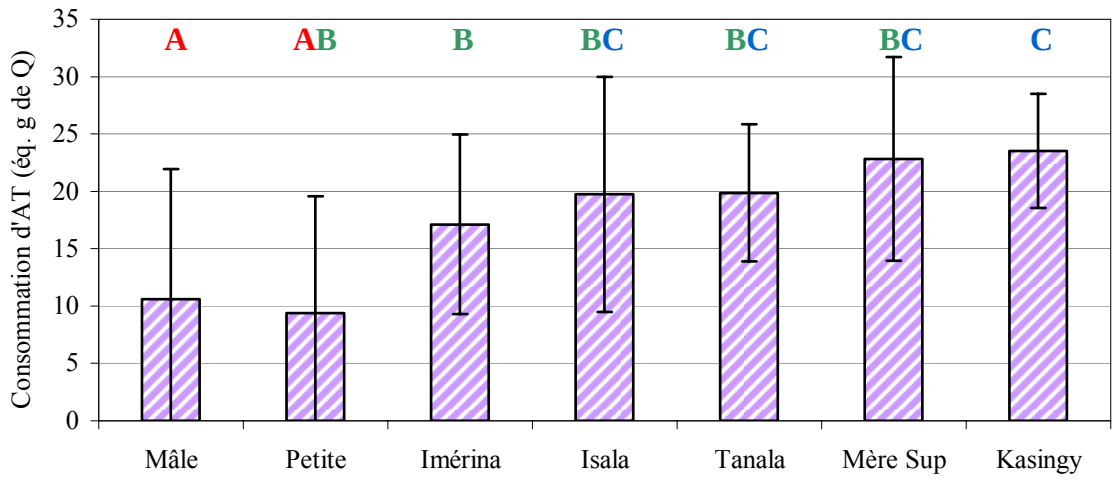


Figure 29: Tannins condensés consommés (en équivalent g de québracho, Q) par les individus du groupe aux différentes saisons, les groupes homogènes d'individus sont indiqués par des lettres identiques

Le test de Wilcoxon à posteriori permet de mettre en évidence des différences significatives entre individus ($z = 2,023$, $n = 5$, $p = 0,02$), les groupes d'individus homogènes sont représentés dans la figure 29 par des lettres identiques.

On remarque que les groupes homogènes d'animaux pour la consommation de phénols ou de tannins condensés ne sont pas les mêmes, cependant on retrouve aux deux extrémités les mêmes couples d'animaux homogènes: le mâle et Petite qui consomment de petites quantités de phénols et de tannins condensés, et Kasingy et Mère Sup qui en consomment beaucoup.

3. Lien entre consommation de tannins et quantité du régime

La corrélation entre la consommation de phénols totaux et la quantité du régime individuel (moyenne des différentes études) est significative (test de corrélation de Spearman : $R^2 = 0,89$, $p = 0,003$). La corrélation entre la consommation de tannins condensés et la quantité du régime individuels (moyenne des différentes études) est significative (test de corrélation de Spearman : $R^2 = 0,96$, $p < 0,0001$). La figure 30 représente ces corrélations entre consommation de phénols totaux et de tannins condensés avec la quantité du régime individuel en nombre de bouchées.

Les individus qui consomment le plus de tannins sont ceux qui consomment le plus d'items en général (en nombre de bouchées) : Kasingy consomme en moyenne 14,34 g de phénols et 23,5 g de tannins condensés en 1103 bouchées sur 23 jours, le mâle à l'autre extrémité consomme en moyenne 7,6 g de phénols, 10,6 g de tannins condensés en 478 bouchées sur cette période.

Cette corrélation signifie que malgré des quantités de tannins ingérés différentes entre les individus, en moyenne une bouchée des différents makis contient à peu près la même quantité de phénols totaux et de tannins condensés.

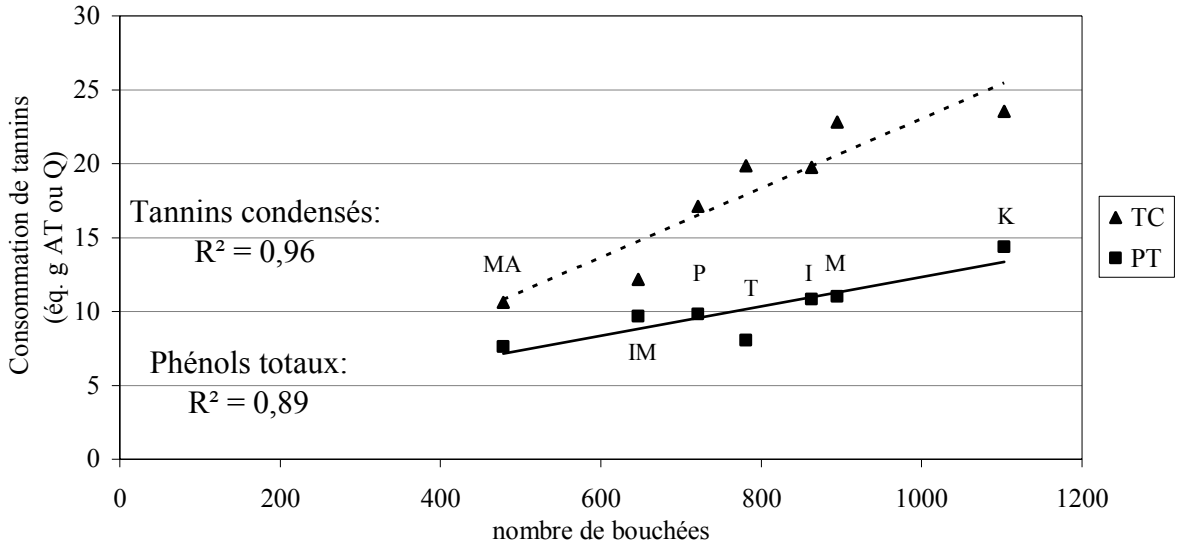


Figure 30: Corrélation entre la consommation de phénols totaux (PT, en éq. g d'acide tannique), de tannins condensés (TC, en g d'éq. Québracho) et la quantité du régime spontané (en nombre de bouchées), de chaque maki (moyenne des différentes études, valeurs sur 23 jours)

Par la suite, on utilisera la teneur en tannins d'une bouchée (calculée en divisant la consommation de tannins par le nombre de bouchées) comme indicateur de la concentration en tannins du régime, étant donné la corrélation entre ces deux variables.

4. Concentration en tannin du régime

a. Variation saisonnières

- *Phénols totaux*

Il existe une hétérogénéité entre les concentrations en acide tannique des régimes spontanés aux différentes périodes d'étude (test de Friedman : χ^2 = 24,571, ddl = 4, $p < 0,001$).

Le test de Wilcoxon utilisé à posteriori montre que les valeurs obtenues en mars sont significativement plus importantes que celles obtenues à chacune des autres périodes ($z = 2,366$, $p = 0,01$). Les valeurs de juin sont également significativement différentes de celles obtenues à chacune des autres saisons ($z = 2,366$, $p = 0,01$). Les valeurs de la concentration en acide tannique du régime spontané en août sont significativement différentes de celles obtenues en novembre ($z = 2,197$, $p = 0,01$) et avril ($z = 2,028$, $p = 0,02$). Ces différences sont indiquées sur la figure 31 qui représente les concentrations en phénols totaux à chaque période d'étude.

Si l'on considère les différences au sein de chacun des deux enclos, l'hétérogénéité est proche de la significativité pour les études effectuées dans le nouvel enclos (χ^2 = 5,429, ddl = 2, $p = 0,07$).

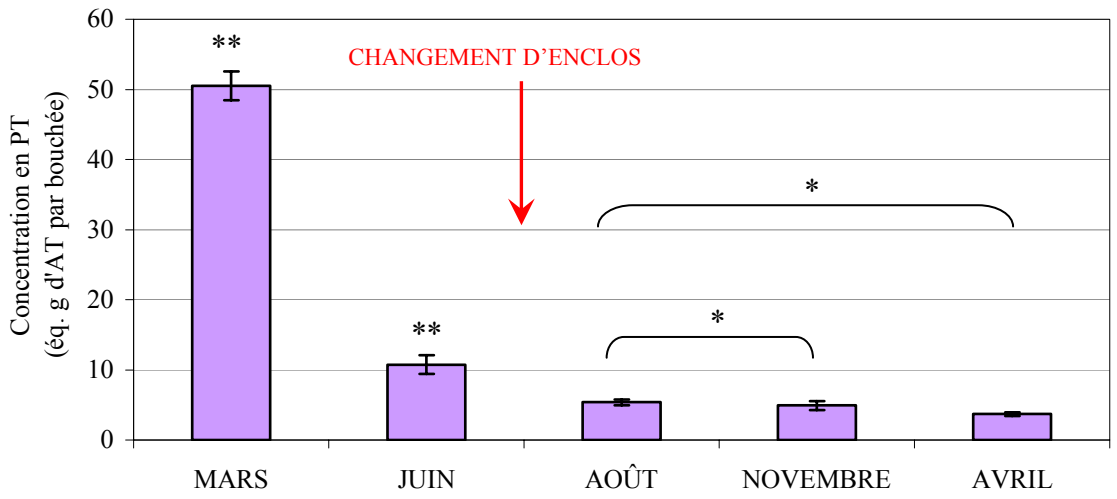


Figure 31: Concentration en phénols totaux (PT) du régime spontané de chacun des individus au cours des différentes études (en éq. g d'acide tannique, AT, par bouchées), moyenne du groupe ± erreur standard de la moyenne, ** : différence significative avec chacune des autres saisons, $p < 0,01$, * : différence significative, $p < 0,05$

- *Tannins condensés*

Il existe une hétérogénéité entre les concentrations en tannins condensés des régimes spontanés aux différentes périodes d'étude (test de Friedman : $\chi^2 = 26,857$, ddl = 4, $p < 0,0001$).

La concentration du régime en tannins condensés, très faible en mars, augmente en juin, puis explose littéralement en août avec le changement d'enclos, elle diminue en novembre puis remonte sensiblement en avril (figure 32).

Le test de Wilcoxon utilisé à posteriori indique que les concentrations en tannins condensés diffèrent significativement entre chacune des saisons ($z = 2,366$, $n = 7$, $p = 0,01$), à l'exception des périodes novembre et avril : la concentration en tannins condensé d'avril tend à être plus importante qu'en novembre ($z = 1,859$, $n = 7$, $p = 0,03$).

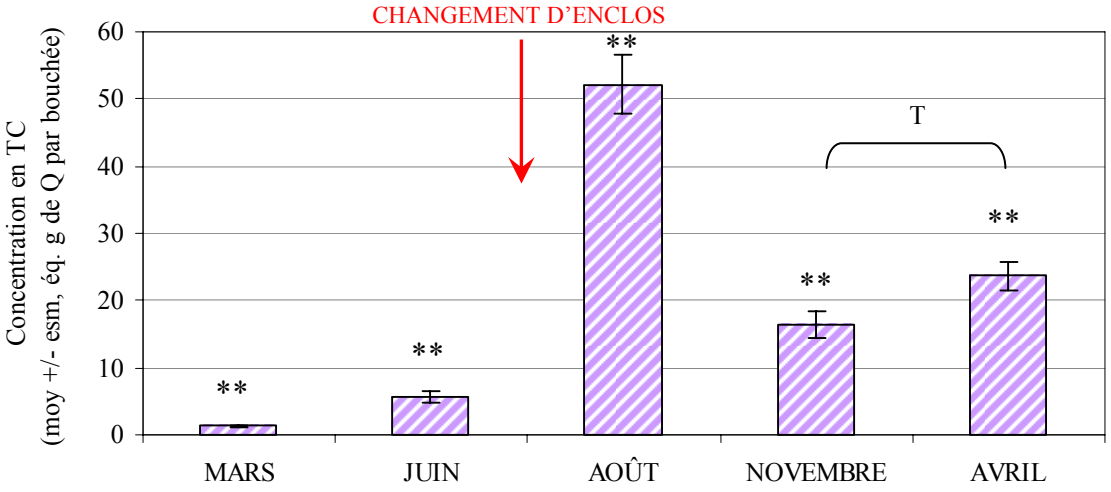


Figure 32: Concentration en tannins condensés du régime spontané de chacun des individus au cours des différentes études (en éq.g de québracho, Q, divisé par le nombre de bouchées), ** : différence significative avec chacune des autres saisons, $p < 0,01$ sauf T : $p < 0,10$

b. Différences interindividuelles

▪ *Phénols totaux*

Il n'existe pas d'hétérogénéité parmi les individus du groupe pour la concentration en acide tannique de leur régime (Figure 33, test de Friedman : $\chi^2 = 10{,}971$, ddl = 6, NS)

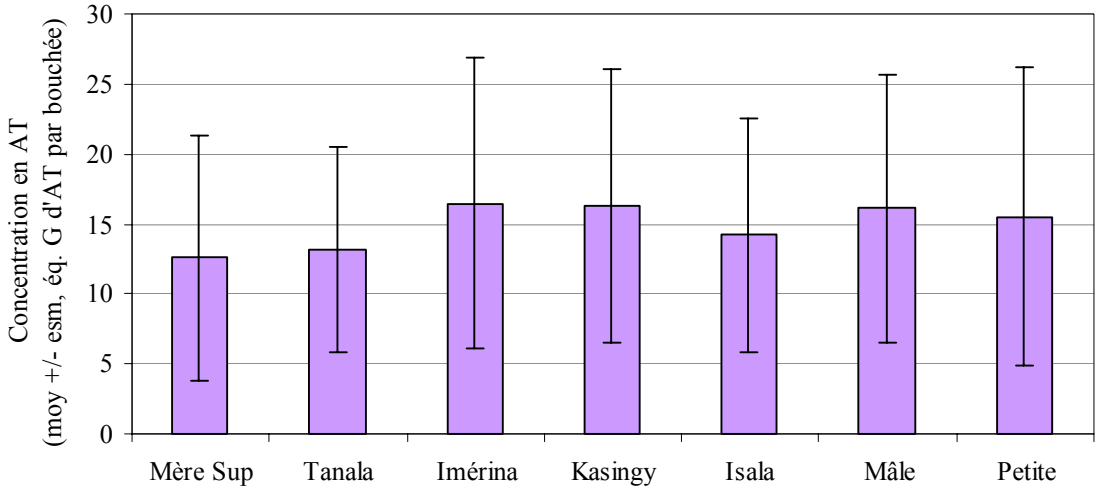


Figure 33: Concentration des régimes spontanés individuels en phénols totaux (PT) (en éq. g d'acide tannique, AT, par bouchée), moyenne des différentes études ± erreur standard de la moyenne

▪ *Tannins condensés*

Il n'existe pas d'hétérogénéité parmi les individus du groupe pour la concentration en tannins condensés de leur régime (Figure 34, test de Friedman : $\chi^2 = 6{,}086$, ddl = 6, NS).

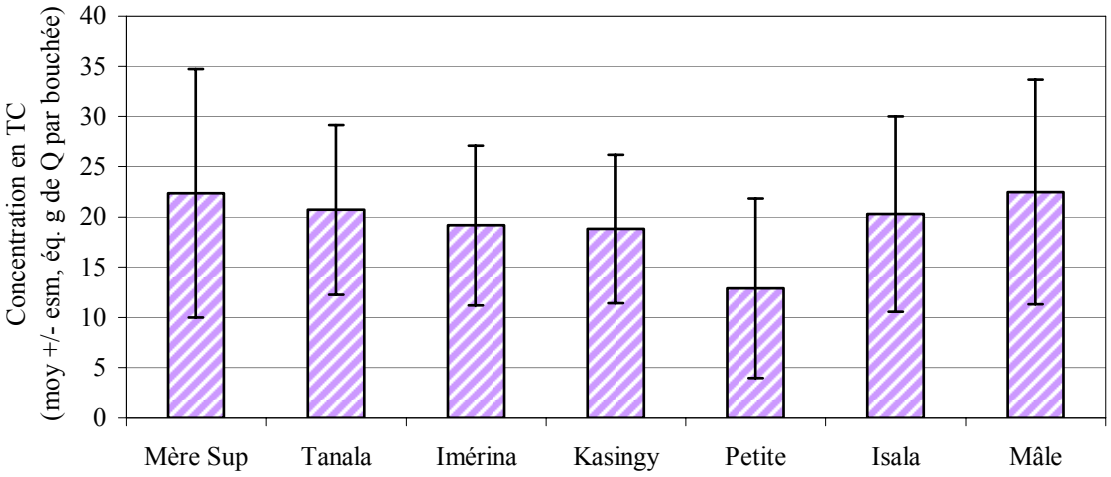


Figure 34: Concentration des régimes spontanés individuels en tannins condensés (en g de québracho, Q, par bouchée) aux différentes saisons

IV. La perception gustative de l'acide tannique

1. Seuil de perception du fructose

Le seuil de perception du fructose a été déterminé au moyen du two-bottle test lors de deux études préliminaires effectuées en mars-avril et an août 2003.

La consommation relative de fructose (temps passé à boire le biberon de fructose / temps passé à boire le biberon de fructose + temps passé à boire le biberon d'eau) pour différentes concentrations de la solution de fructose est exprimée en pourcentage pour chacune des saisons de test dans la figure 35.

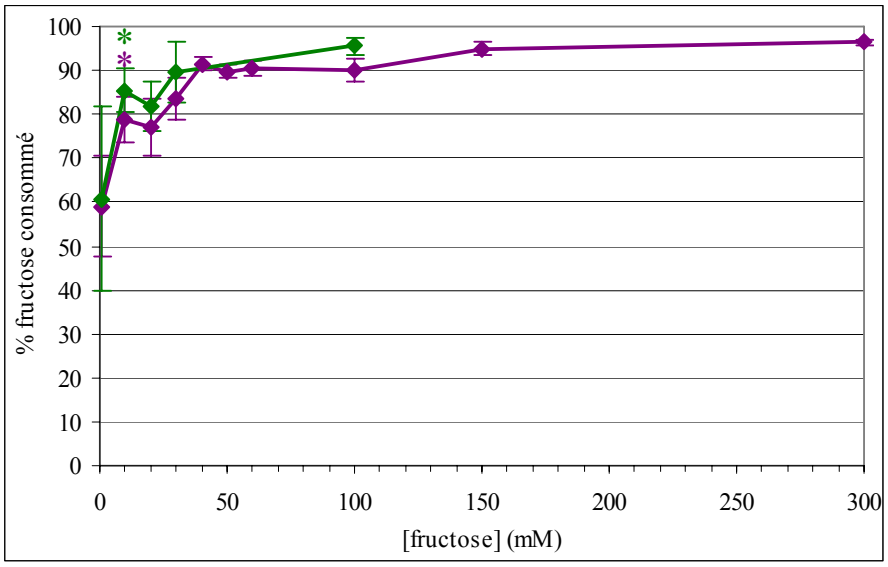


Figure 35: Consommation relative de fructose (moyenne ± erreur standard de la moyenne) en fonction de la concentration en fructose (en mM) lors des « two-bottle test » en mars-avril (en violet) et en août 2003 (en vert, jusqu'à 100 mM), * : one-sample t-test versus 50 % : $p < 0,05$

Le seuil de perception du fructose à chacune des saisons de test est 10 mM (mars-avril : $t = 4,999$, ddl = 6, $p = 0,002$, août : $t = 19,197$, ddl = 7, $p < 0,001$).

On utilisera pour les tests de perception de l'acide tannique la solution de base de fructose à la concentration de 20 mM (deux fois le seuil de perception du groupe), concentration à laquelle chacun des membres du groupe perçoit le fructose.

2. Seuil de perception de l'acide tannique

Le seuil de perception de l'acide tannique du groupe, défini comme la concentration en tannin la plus basse pour laquelle la consommation relative est différente de 50 %, est de 0,1 g/L (one-sample *t*-test : $t = 4,489$, ddl = 6, $p = 0,05$).

La valeur de C correspondant à ce seuil est de 34 %, c'est-à-dire qu'une consommation de 34 % du biberon de tannin correspond à une aversion pour ce produit à la concentration de 0,1 g/L d'acide tannique (figure 36).

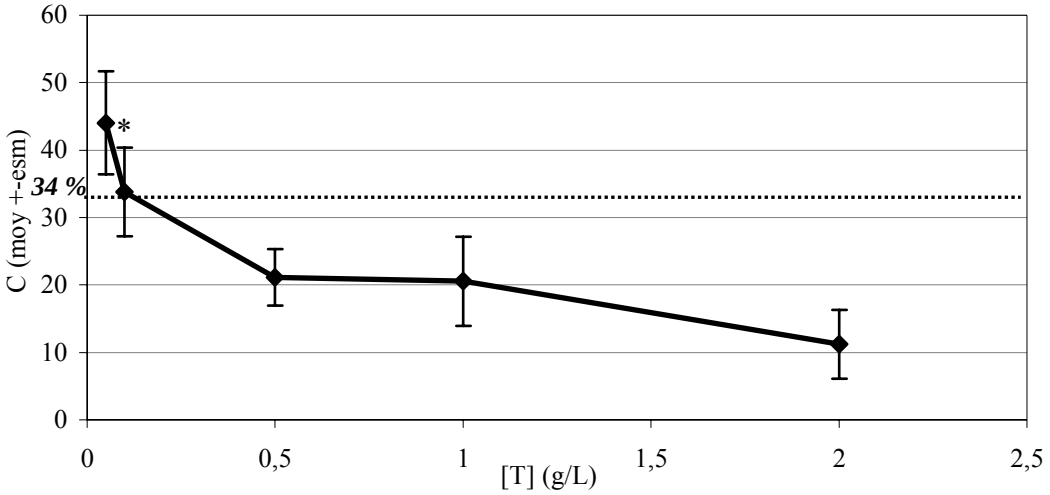


Figure 36: Consommation relative de tannin (C, moyenne ± erreur standard de la moyenne) en fonction de la concentration en acide tannique de la solution de tannin (en g/L), * : one-sample t-test versus 50 % : $p < 0,05$

Etant donné le nombre inégal de tests effectués et le faible nombre de données parfois (certains animaux ont été testés plusieurs fois pour une concentration donnée, d'autres tests sont uniques), les statistiques sont impossibles à effectuer pour les valeurs individuelles. Les seuils individuels seront alors déterminés comme étant la concentration en tannin la plus basse pour laquelle C est inférieur à 34 %, valeur correspondant à une aversion pour l'acide tannique. Par analogie, la valeur de 66 % sera définie comme le seuil de préférence pour l'acide tannique.

Cependant la comparaison entre individus et entre saisons se fera au moyen de la valeur C obtenue au seuil du groupe, c'est-à-dire à 0,1 g/L d'acide tannique, car c'est autour de cette valeur seuil que les différences dans la consommation relative de tannin sont susceptibles d'apparaître, et seule l'utilisation de cette valeur permet d'effectuer des calculs statistiques.

3. Différences entre individus et seuils individuels de perception

Les caractéristiques des données leur permettent d'être analysées par un test paramétrique. Elles ont été transformées ($\arcsin\sqrt{(C*0.01)}$) afin de les tester avec une analyse de variance à deux facteurs. L'ANOVA à deux facteurs (individu, période d'étude) indique qu'il existe une hétérogénéité parmi les individus concernant leur perception de l'acide tannique, estimée par la valeur de C à 0,1 g/L d'acide tannique (AT) ($F = 9,06$, ddl = 6, $p<0,001$). Le test de Newman-Keuls utilisé à posteriori donne les groupes homogènes, représentés par une même lettre dans la figure 37.

On remarque que le mâle lors de l'étude de mars, montre une préférence pour l'acide tannique par rapport au fructose puisque sa consommation relative de tannins est de 86 % (soit supérieure au seuil de préférence défini à 66 %).

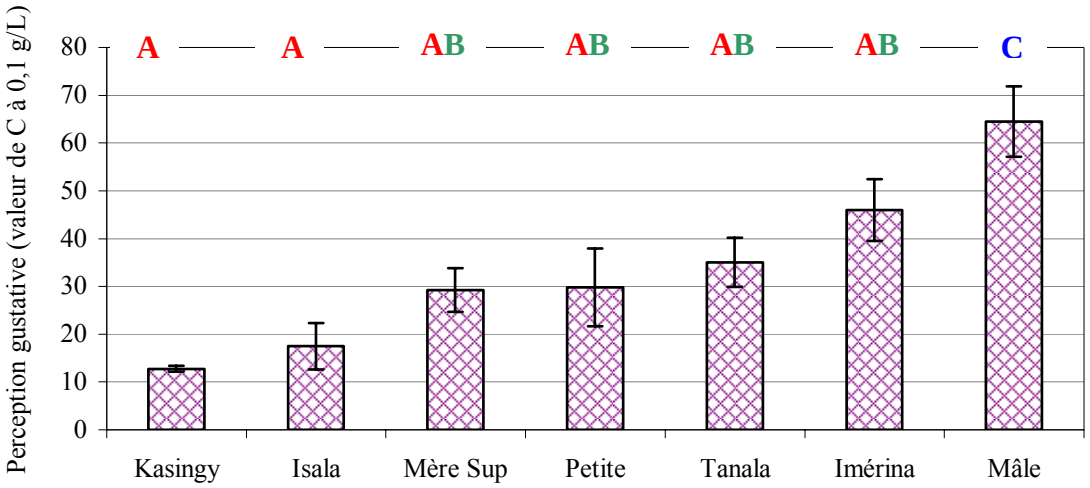


Figure 37: Perception gustative de l'acide tannique (consommation relative de tannin -C- des individus aux différentes périodes d'étude, les groupes homogènes sont indiqués par des lettres identiques

Les seuils individuels de perception des individus à chaque saison sont donnés dans la figure 38. On peut constater une différence entre les individus, et pour certains d'entre eux une variation du seuil entre plusieurs périodes. Cependant ces données ne peuvent faire l'objet d'analyses statistiques et ne sont donc fournies qu'à titre indicatif.

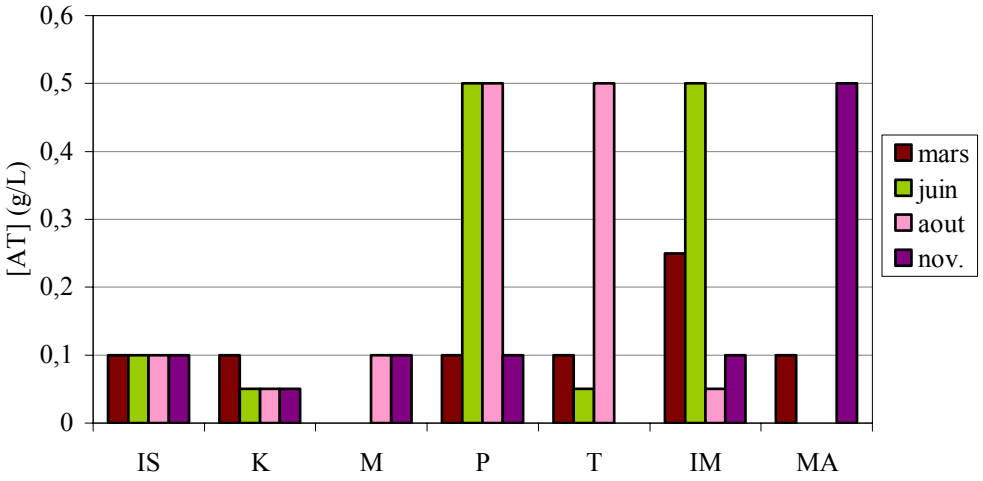


Figure 38: Seuils de perception individuels de l'acide tannique aux différentes périodes d'étude, (concentration d'acide tannique -AT- en g/L)

4. Variations saisonnières de perception

La perception gustative de l'acide tannique à chaque période d'étude est représentée dans la figure 39, elle est exprimée par la valeur de C à 0,1 g/L (consommation relative du biberon de tannin lors du « two-bottle test » lorsque la concentration de la solution en acide tannique est de 0,1 g/L).

L'ANOVA à deux facteurs (individu, période d'étude) indique qu'il n'y a pas d'hétérogénéité entre les périodes d'étude pour la perception gustative de l'acide tannique, estimée par la valeur de C à 0,1 g/L d'AT (F = 0,90, ddl = 3, NS).

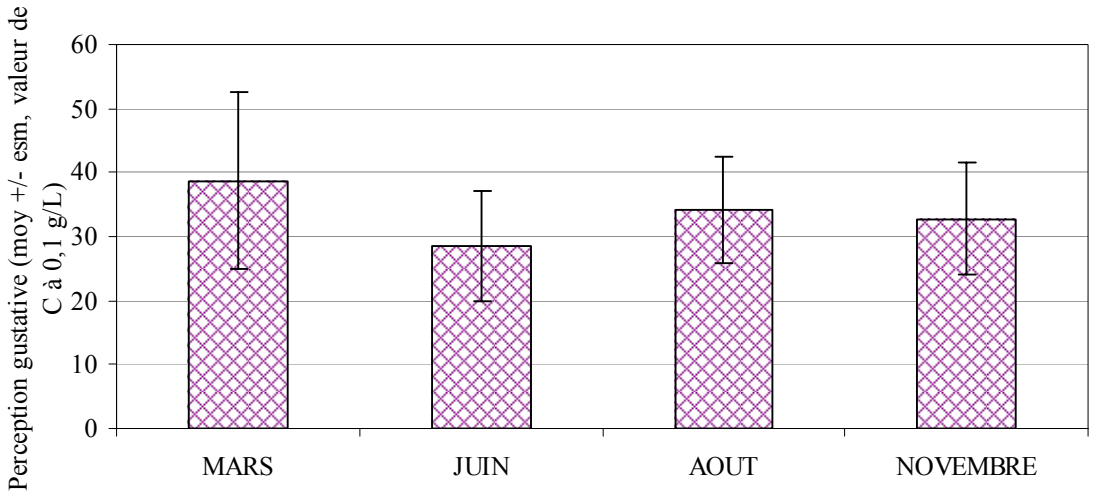


Figure 39: Perception gustative de l'acide tannique aux différentes périodes d'étude : valeur de C (consommation relative de tannin) à 0,1 g/L, moyenne du groupe ± erreur standard de la moyenne

5. La perception de tannins explique-t-elle leur consommation ?

La consommation moyenne de phénols de chaque individu peut être expliquée par sa perception gustative de l'acide tannique. En effet une régression logarithmique indique que 66 % de la variabilité de la consommation d'acide tannique peut être expliquée par la variable « C à 0,1 g/L » (Paramètres de la régression : r^2 = 0,66, statistique de Durbin-Watson Dw = 2,50, p = 0,03).

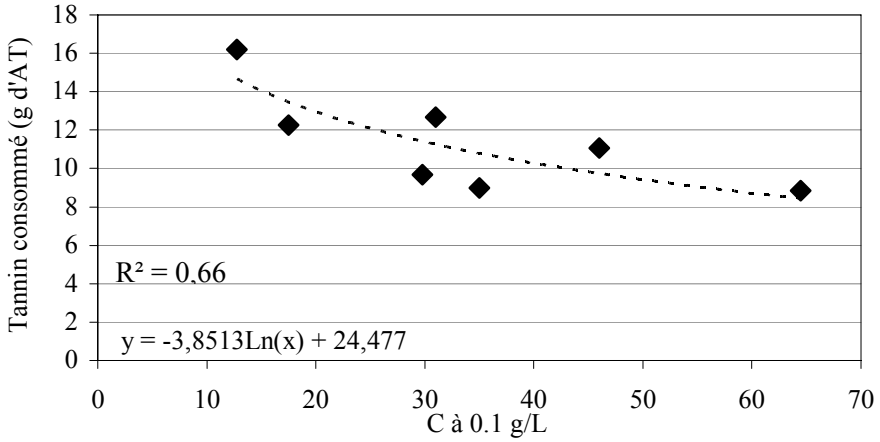


Figure 40: Consommation individuelle de tannins (g d'AT, moyenne des différentes études) en fonction de la perception individuelle de l'acide tannique (C à 0,1 g/L d'AT, moyenne des saisons), coefficient et équation de la courbe de régression (en pointillés)

Les individus consommant le plus de phénols sont ceux qui ont une valeur de C à 0,1 g/L plus petite, c'est-à-dire qu'ils perçoivent mieux l'acide tannique (figure 40).

6. Les tannins consommés sont-ils perçus ?

Les seuils individuels de perception donnent la concentration d'acide tannique à partir de laquelle il est perçu par un maki (tableau 13). Cette concentration, exprimée en g/L, est convertie en g/g de matière sèche au moyen du facteur 8/60 (voir III.1. page 79). On peut ainsi déterminer quels sont les aliments dont la teneur en acide tannique est perçue, et ce à chaque saison et pour chaque individu.

SEUIL g/L	SEUIL mg/g MS
0,05	6,7
0,1	13,3
0,25	33,3
0,5	66,7

Tableau 13: Valeurs des seuils de perception de l'acide tannique, exprimés en g/L et en mg/g de matière sèche

Pour chaque étude, on peut ainsi quantifier la quantité d'acide tannique consommé qui est réellement perçue par l'individu (tableau 14). En mars, 99,6 % des tannins sont perçus sur l'ensemble du groupe. En juin, ce sont 95,8 %, en août 80,9 % et en novembre 86,7 % des tannins sont perçus.

Individuellement, les moyennes sur toutes les saisons indiquent que Kasingy et Mère Sup perçoivent plus de 99 % des tannins qu'elles consomment (cependant pour M cela n'a pu être évalué que sur deux saisons). S et I en perçoivent plus de 98 %, puis T et P plus de 92 %, et enfin le mâle perçoit 60,1 % des tannins qu'il consomme.

La moyenne effectuée entre les différentes saisons indique que globalement, les makis catta de Thoiry perçoivent 90,8 % des tannins qu'ils consomment.

	M	**T**	**IM**	**K**	**IS**	**MA**	**P**	**Moyenne**
Mars	x	99,7	99,8	99,8	99,8	98,6	99,8	**99,6**
Juin	x	99,5	94,7	99,4	94,2	x	91,1	**95,8**
Août	99,6	79,4	99,8	99,4	99,5	x	79,0	**80,9**
Novembre	99,8	x	99,7	99,8	99,7	21,6	99,5	**86,7**
Moyenne	**99,7**	**92,9**	**98,5**	**99,6**	**98,3**	**60,1**	**92,4**	***90,8***

Tableau 14: Pourcentage des tannins consommés qui sont perçus par chaque individu aux différentes périodes d'étude, et moyennes individuelle, saisonnière et globale (à partir des saisons)

V. La consommation de plantes aux propriétés antiparasitaires

1. Consommation de tannins de chêne et de ronce

Les tannins de chêne et de ronce ont des propriétés antiparasitaires (Paolini *et al.*, 2004). Ces plantes poussent dans les enclos des makis catta de Thoiry et sont régulièrement consommées.

Le chêne et la ronce représentent (en nombre de bouchées) en moyenne 34 % du régime, avec des variations selon les saisons comme l'indique le tableau 15. Ils étaient plus consommés dans l'ancien enclos (54,1 % en moyenne) que dans le nouvel enclos (20,6 %).

PERIODE D'ETUDE	% CHENE ET RONCE (en bouchées)
MARS 2004	68,7
JUIN 2004	39,4
AOUT 2004	24,1
NOVEMBRE 2004	22,9
AVRIL 2005	14,7

Tableau 15: Consommation de chêne et de ronce lors des différentes périodes d'étude, en pourcentage du nombre de bouchées

Les tannins de ronce et de chêne représentent une grande partie des tannins consommés : en moyenne 78,9 % (en grammes d'acide tannique), avec des variations saisonnières (tableau 16).

PERIODE D'ETUDE	% DE TANNINS DE CHENE ET RONCE (en grammes d'acide tannique)
MARS 2004	99,3
JUIN 2004	93,5
NOVEMBRE 2004	75,1
AVRIL 2005	46,3

Tableau 16: Part des tannins de chêne et de ronce parmi les tannins consommés lors des différentes études, en pourcentage de grammes d'acide tannique

2. Parasitisme intestinal

Deux coproscopies ont été effectuées à 15 jours d'intervalle lors de chaque étude. Le nombre de parasites ainsi que le type (œufs, larves) est décrit dans le tableau 17. Trois types de parasites ont été rencontrés : coccidie, larve de nématode indifférenciée et œuf de strongle appartenant à l'espèce *Trychostrongylus*, probablement *Pararhabdonema longistriata* ou *Lemurostrongylus residus* (Dr. Charles T. Faulkner, communication personnelle).

Aucun parasite n'a été détecté chez Mère Sup et Petite. La deuxième coproscopie de mars et la deuxième de novembre ont vu tous les individus être négatifs. Les coproscopies effectuées en avril 2005 n'ont révélé la présence d'aucun parasite.

Mois	M	T	IM	K	IS	MA	P
Mars 2004	- / -	- / -	- / -	1 o / -	- / -	2 c / -	- / -
Juin 2004	- / -	15 o / -	- / -	3 o / 3 o	- / -	- / -	- / -
Août 2004	- / -	5 o / 7 o	- / -	9 o / 3 o	5 o / -	- / -	- / -
Novembre 2004	- / -	16 o / -	13 l / -	6 o / -	4 o / -	- / -	- / -
Avril 2005	- / -	- / -	- / -	- / -	- / -	- / -	- / -

Tableau 17: Nombre de parasites détectés lors de chacune des deux coproscopies individuelles effectuées aux différentes périodes d'étude, o = œuf de strongle, c = coccidie, l = larve de nématode.

VI. La consommation de terre

Ces données concernent l'étude de novembre 2004 car les horaires des journées d'observation correspondaient à la journée des animaux (ils se réveillaient après le début des observations, celles-ci s'arrêtaient quand ils se rassemblaient pour dormir), les données sont donc plus représentatives de la réalité qu'aux autres saisons.

Figure 41: Maki catta ingérant de la terre fraîchement retournée

La terre est consommée en deux types d'endroits : des affleurements (sur la paroi d'une butte d'herbe), ou des monticules de terre fraîchement retournée (taupes). Dans les deux cas il s'agit de terre très claire et aérée, argileuse, comme sur la figure 41.

1. Fréquence et horaires des épisodes de géophagie

La terre est consommée principalement le matin : 57 % de la terre mangée par l'ensemble du groupe (en nombre de bouchées) est consommée dans les deux heures qui suivent le réveil (figure 42).

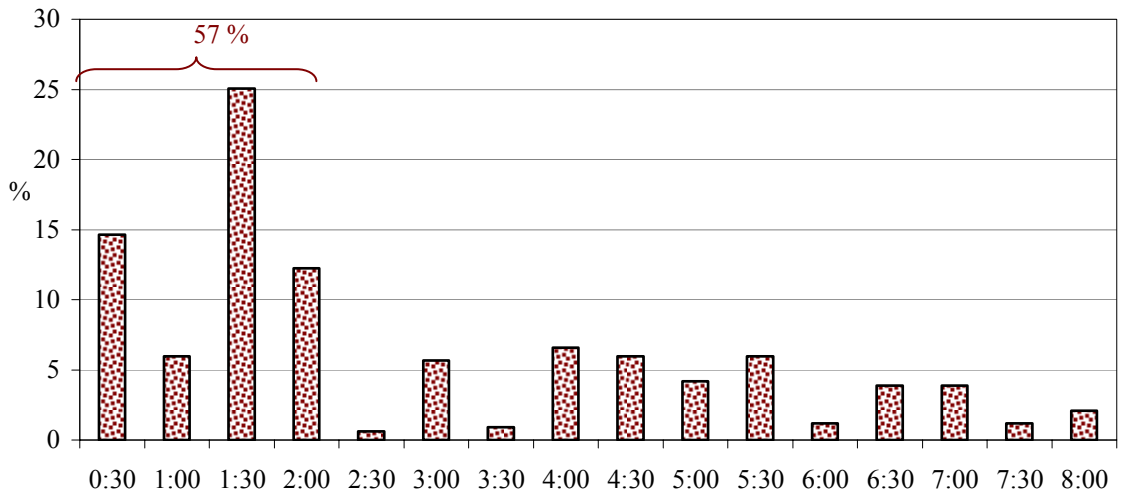


Figure 42: Pourcentage du nombre de bouchées de terre consommées par l'ensemble des individus au cours de la journée (le réveil étant l'heure zéro) par tranches horaires d'une demi-heure

La terre consommée à jeun le matin représente de 25 % à 75 % des épisodes de géophagie selon les individus, avec une moyenne du groupe de 46 % des épisodes de géophagie se produisant lorsque les animaux sont à jeun le matin (figure 43).

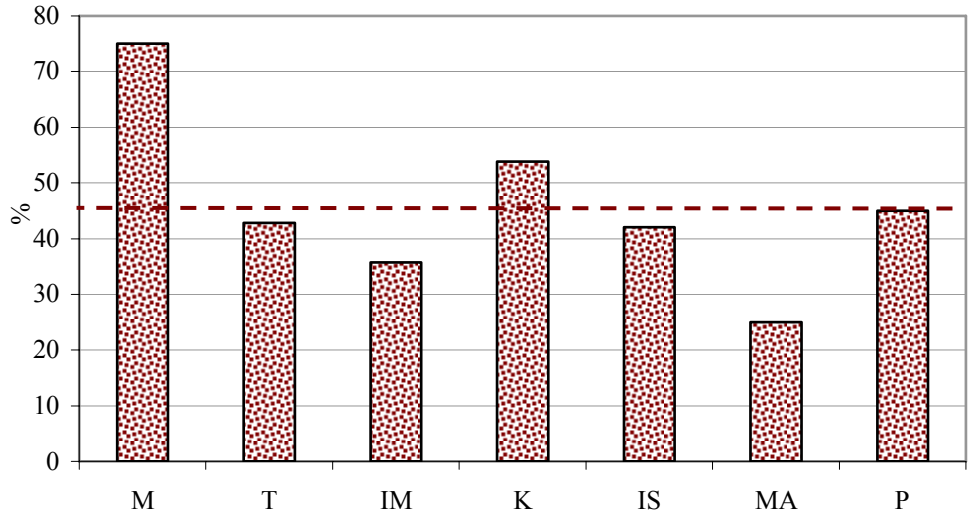


Figure 43: Pourcentage des épisodes de géophagie se produisant le matin à jeun, pour chaque individu, moyenne du groupe en pointillés

2. Différences entre individus

La fréquence de consommation de terre diffère entre les individus du groupe, et va de 0,3 épisodes de géophagie par jour pour le mâle, jusqu'à 1,3 épisodes par jour pour P. La moyenne du groupe est de 0,8 épisodes de géophagie par jour, avec un maximum observé de trois épisodes (figure 44).

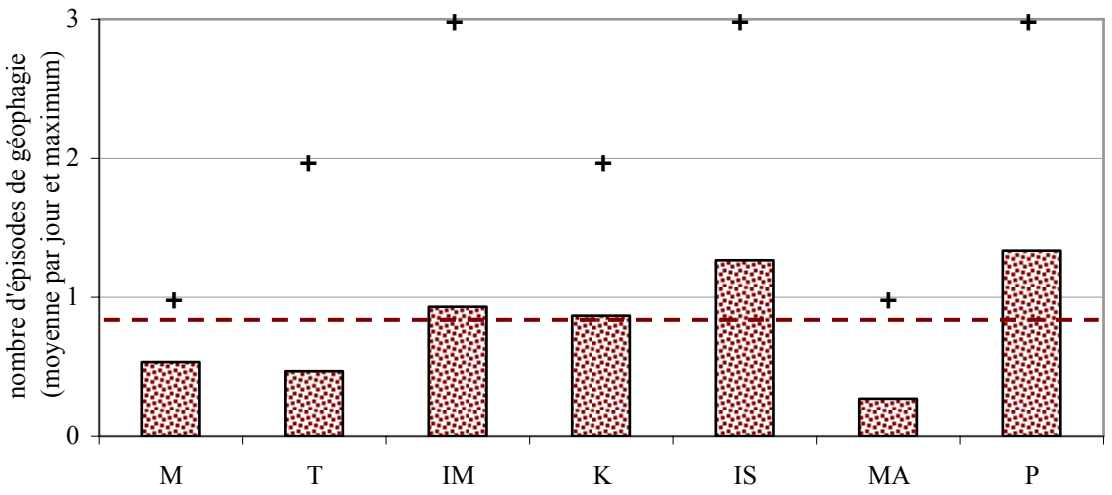


Figure 44: Nombre moyen d'épisodes de géophagie par jour, par individu, et maximum (croix), la moyenne est indiquée en pointillés

Les animaux diffèrent aussi par les quantités de terre ingérées, en moyenne de 0,9 à 5,3 bouchées par jour, avec une moyenne du groupe à 3,5 bouchées de terre consommées par jour (figure 45).

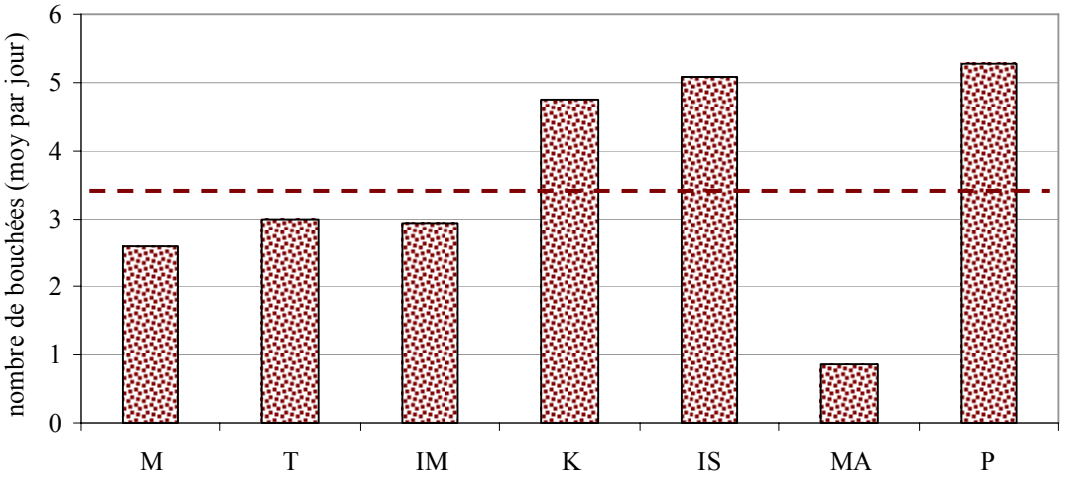


Figure 45: Quantité moyenne de terre ingérée par jour et par chaque individu, en nombre de bouchées, moyenne en pointillés

3. Aliments consommés simultanément à la géophagie

Une analyse en composantes principales (ACP) des quantités d'aliments ingérées par l'ensemble du groupe jour après jour permet de voir si au fil des jours, la consommation de terre peut être corrélée à la consommation d'aliments particuliers.

Les aliments ont été regroupés par type (terre, insectes), et pour les végétaux par catégories représentant des parties de végétal (fleurs, tiges, fruits, herbe). Les feuilles ont été

divisées en « feuilles diverses » d'une part, et feuilles riches en phénols (espèces dont la teneur moyenne en phénols totaux ou en tannins condensés est supérieure à 5 % du poids frais) d'autre part, qui forment une catégorie « tannin » avec les bourgeons et glands. Le millepertuis a été conservé en tant que tel car cette espèce représente une part importante du régime, et elle possède de nombreux composés secondaires ce qui pourrait impliquer un lien entre sa consommation et celle de terre.

L'ACP indique qu'il existe des corrélations entre certains items. La matrice des corrélations (tableau 18) montre que la terre est corrélée avec les catégories « tannin », « tiges » et « millepertuis ».

	Fleurs	F diverses	Tannin	Fruits	Tiges	Herbe	Insectes	Millepertuis
F diverses	0,073							
Tannin	-0,110	-0,007						
Fruits	**0,342**	**0,269**	0,060					
Tiges	-0,071	**0,388**	**0,230**	-0,026				
Herbe	0,042	**0,331**	0,188	0,089	0,141			
Insectes	-0,082	-0,085	-0,086	-0,099	-0,097	-0,068		
Millepertuis	0,145	**0,304**	0,171	**0,651**	0,088	**0,335**	-0,073	
Terre	-0,062	0,150	**0,392**	0,016	**0,251**	0,087	-0,017	**0,300**

Tableau 18: Matrice des corrélations de l'ACP des relations entre les catégories d'aliments ingérées par le groupe (en gras, valeurs significatives (hors diagonale) au seuil alpha=0,050 (test bilatéral))

Les deux axes représentés sur la figure 46 expliquent 44 % de la variance (tableau 19).

	F1	**F2**
Valeur propre	2,363	1,589
% variance	26,261	17,657
% cumulé	26,261	43,918

Tableau 19: Valeur propres et pourcentage de la variance représentés par les deux premiers axes de l'ACP des relations entre les catégories d'aliments

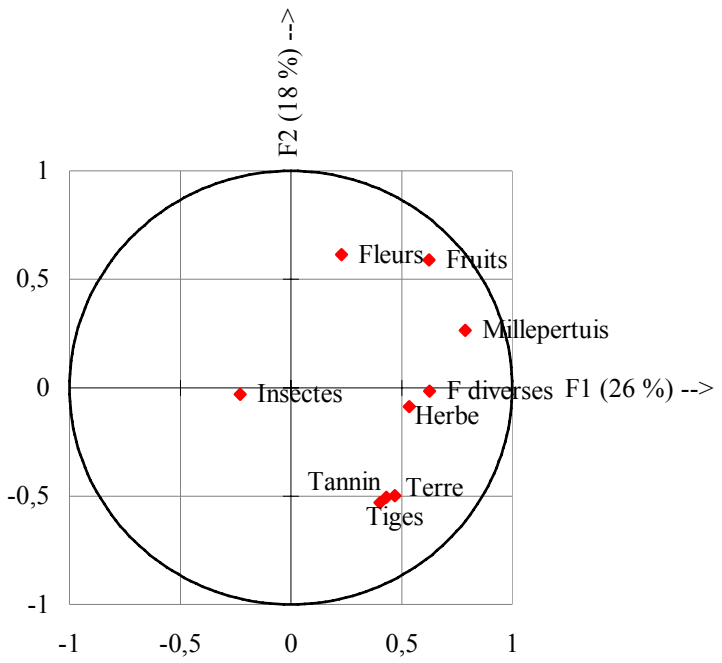


Figure 46: Représentation des variables sur les deux premiers axes (expliquant 44 % de la variance) de l'ACP des relations entre les catégories d'aliments

La consommation de terre est corrélée à la consommation de tannins, de tiges et de millepertuis, c'est-à-dire que les jours où les makis consomment plus de terre ils consomment aussi plus de tannins, de tiges et de millepertuis.

La figure 46 nous montre que les catégories d'aliments se regroupent sur deux axes principaux : l'axe F1 qui correspond aux parties végétatives des plantes (feuilles diverses, herbe, millepertuis), l'axe F2 qui correspond à une opposition entre parties sexuées (fleurs et fruits) et parties riches en phénols (tannins et tiges, les tiges étant riches en lignine) auxquelles est corrélée la terre.

D'un point de vue nutritionnel ces deux axes peuvent représenter d'une part la consommation de protéines (parties végétatives), d'autre part la consommation de sucres (fleurs et fruits) s'opposant à celle de composés phénoliques (tannins et tiges) associée à la terre.

4. Aliments déclenchant la géophagie

Pour faciliter l'analyse des données, les heures de la journée ont été regroupées par périodes d'une demi-heure. On a étudié le régime spontané des individus dans l'intervalle comprenant la demi-heure de consommation de terre et les deux demi-heures avant et après cet évènement. Les proportions des différents items du régime spontané sont comparées au régime de cette période encadrant chaque épisode de géophagie.

Les feuilles de saule et les bourgeons de chêne représentent une part plus importante des aliments consommés au moment des géophagies : respectivement 35 % et 12 % des aliments consommés pendant ces périodes, et seulement 23 % et 9 % du régime spontané général (figure 47). D'autres aliments semblent être moins consommés au moment des géophagies que dans le régime général, c'est le cas des feuilles de chêne et de ronce et des fruits (resp. 3,5 %, 1,7 % et 12,1 % du régime associé aux géophagies et 7,0 %, 8,2 % et 21,6 % du régime général).

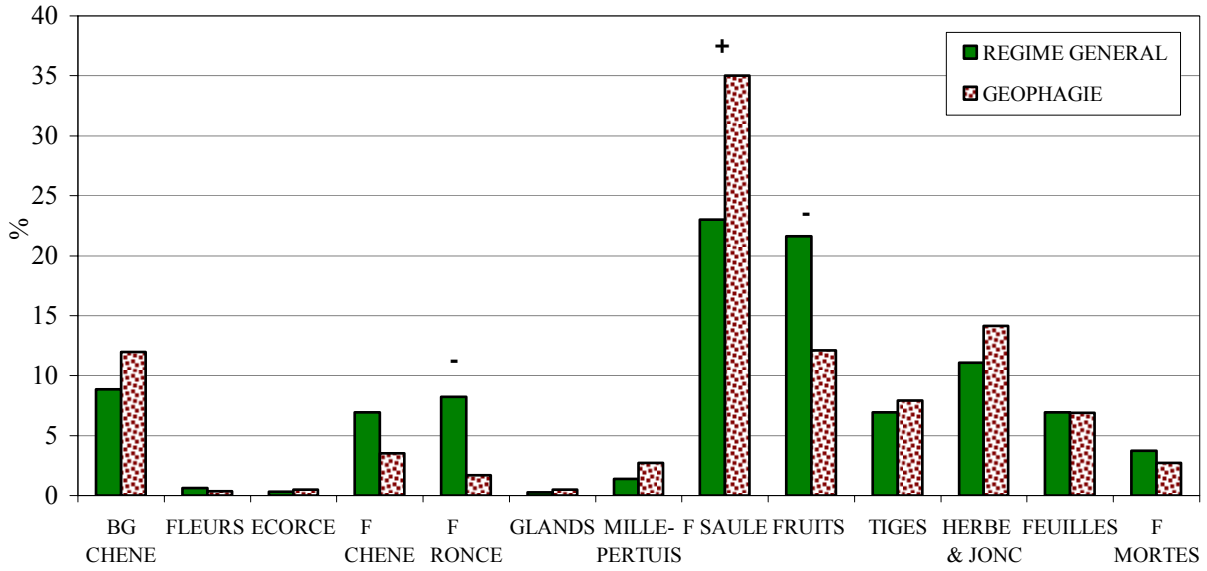


Figure 47: Proportion des différents aliments (en % du nombre de bouchées) dans le régime spontané général et dans le régime spontané encadrant les épisodes de géophagie, « + » / « - » : valeur dans le régime « géophagie » significativement plus / moins grande par rapport au régime général

Le test de Khi-deux indique que la proportion des items dans le régime « géophagie » (valeur observée) est significativement différente de celle dans le régime général (valeur théorique) (ddl = 12, p = 0,04). Les valeurs du Khi-deux « par case » montrent que la proportion des feuilles de saule est significativement plus importante dans le régime « géophagie » par rapport au régime général ($p < 0,01$), et la proportion de feuilles de ronce et de fruits est significativement moins importante dans le régime « géophagie » par rapport au régime général ($p < 0,05$).

VII. Analyse globale des résultats

Les observations portant sur chacun des sept makis au cours des cinq saisons (n = 34 car Petite est décédée avant la dernière étude) pour les variables suivantes ont été traitées par une analyse en composante principale:

- consommation de phénols (en équivalent grammes d'acide tannique) sur 23 jours,
- concentration du régime en phénols (en équivalent grammes d'AT par bouchée),
- parasitisme intestinal (somme du nombre de parasites trouvés lors des deux coproscopies saisonnières),
- perception gustative (consommation relative (C) de tannin lors du two-bottle test à 0,1 g/L),
- diversité du régime spontané (nombre d'items différents consommés lors de chaque étude),
- géophagie (nombre de bouchées de terre ingérées sur 23 jours)
- quantité du régime spontané (nombre total de bouchées ingérées sur 23 jours).

Les lignes de l'ACP correspondent à l'individu i à la saison j, les colonnes sont les variables décrites ci-dessus.

Cependant le test de perception gustative « two-bottle test » n'ayant pas été fait en avril, deux ACP s'imposent : une ACP « globale » prenant en compte toutes ces variables, mais ne tenant pas compte des données d'avril 2005, qui permettra d'établir les liens entre ces variables, et une deuxième ACP qui testera les variables précédemment citées à l'exception de la perception gustative, ce qui permettra de voir l'influence des saisons et des paramètres individuels sur ces variables.

1. Relations entre parasitisme, chimie des aliments et caractéristiques du comportement alimentaire

Les trois axes principaux permettent d'expliquer 81 % de la variance (tableau 20).

Valeurs propres :

	F1	**F2**	**F3**
Valeur propre	3,020	1,676	0,952
% variance	43,145	23,943	13,606
% cumulé	43,145	67,088	80,694

Tableau 20: Valeurs propres et pourcentages de la variance représentés par les trois premiers axes de l'ACP des relations entre parasitisme, chimie des aliments et caractéristiques du comportement alimentaire

L'axe F1 correspond à une opposition entre la consommation et la concentration en phénols du régime d'une part, avec la diversité du régime spontané (nombre d'items) d'autre part. L'axe F2 représente une opposition entre la perception gustative de l'acide tannique (C à 0,1 g/L) d'une part, avec la géophagie et la quantité du régime spontané (nombre de bouchées) d'autre part. L'axe F3 correspond au parasitisme intestinal (nombre d'œufs) associé à la perception gustative des tannins (figure 48).

On constate sur la figure 48a que la composante de l'axe 1 (sens négatif) et de l'axe 2 (sens positif) peut être décrite comme l'exploitation de l'enclos, c'est-à-dire la quantité et la diversité du régime spontané. La consommation de composés secondaires peut être considérée comme la résultante de l'axe 1 (sens positif) et de l'axe 2 (sens négatif), correspondant à un régime comprenant plus de tannins en quantité et concentration, et plus de terre qui, consommée simultanément, sert de protection contre les tannins (voir paragraphe VI.3).

On remarque que la perception gustative se situe dans le sens négatif de l'axe appelé « exploitation de l'enclos ». Rappelons que la valeur utilisée pour décrire la perception gustative, « C à 0,1 g/L » (pourcentage du temps passé à boire le biberon de tannin dans le two-bottle test) diminue avec la sensibilité de l'animal, donc la sensibilité gustative va dans le sens de l'exploitation de l'enclos. On remarque également que le parasitisme va dans le sens de l'exploitation de l'enclos.

Autrement dit, le comportement alimentaire des makis peut être décrit par deux axes : l'exploitation de l'enclos peut être définie par la diversité et la quantité du régime spontané, associés au parasitisme intestinal et à la sensibilité gustative des individus. La consommation de composés secondaires est définie par la consommation et la concentration en phénols du régime, associées à la géophagie.

Ces deux nouveaux axes sont représentés sur la figure 48a.

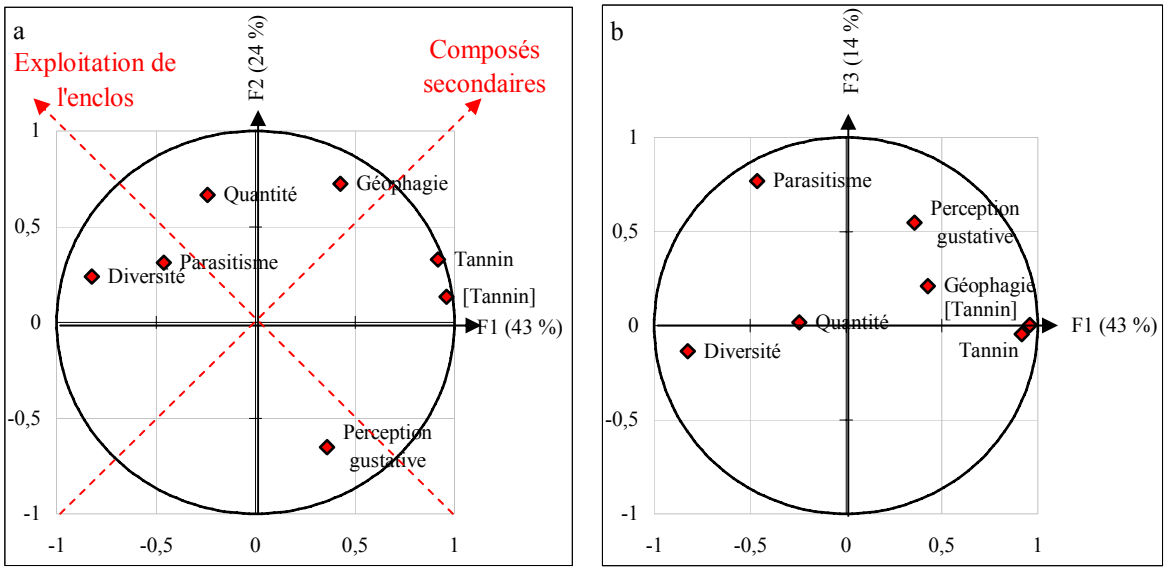


Figure 48: Représentation des variables sur les axes F1 et F2 (a) et F1 et F3 (b) de l'ACP des relations entre parasitisme, chimie des aliments et caractéristiques du comportement alimentaire

La consommation et la concentration du régime en phénols sont corrélées positivement entre elles et à la géophagie, et elles sont négativement corrélées avec la diversité du régime spontané (nombre d'items) (tableau 21).

La perception gustative de l'acide tannique est corrélée négativement avec la diversité du régime spontané (tableau 21).

Matrice des corrélations :

	Tannin consommé	[T]	Parasitisme	Perception gustative	Diversité	Géophagie
Concentration en Tannin ([T])	**0,956**					
Parasitisme	0,316	-0,354				
Perception gustative	0,073	0,232	-0,060			
Diversité (n items)	**0,648**	**-0,683**	0,339	**-0,483**		
Géophagie	**0,539**	**0,471**	0,122	-0,178	-0,100	
Quantité (bouchées)	0,009	-0,209	0,230	-0,349	0,176	0,182

Tableau 21: Matrice des corrélations entre parasitisme, chimie des aliments et caractéristiques du comportement alimentaire (en gras, valeurs significatives (hors diagonale) au seuil alpha=0,050 (test bilatéral))

2. Influence des différences individuelles et saisonnières sur le comportement alimentaire

Les deux premiers axes permettent d'expliquer 71 % de la variance (tableau 22).

Valeurs propres :

	F1	F2
Valeur propre	2,714	1,547
% variance	45,232	25,790
% cumulé	45,232	71,022

Tableau 22: Valeurs propres et pourcentages de la variance représentés par les deux premiers axes de l'ACP de l'influence des différences individuelles et saisonnières sur le comportement alimentaire

On retrouve le même positionnement des variables sur ces deux axes, que dans le paragraphe précédent (figure 53) : l'axe F1 correspond à une opposition entre la consommation de phénols (quantité et concentration) et la diversité du régime spontané (en nombre d'items); l'axe F2 représente la géophagie associée à la quantité du régime (en nombre de bouchées).

Nous nous limiterons aux deux premiers axes, le but de cette analyse étant de voir le positionnement par rapport à ces variables des saisons et des individus.

Les deux axes définis précédemment à partir de ceux-ci, soit « exploitation de l'enclos » et « composés secondaires » sont rajoutés sur le graphique afin de discuter de la position des saisons et des individus par rapport à ces axes.

c. Variations saisonnières

La figure 49 montre la disposition des points (chaque point représentant un individu à une saison) selon les axes de l'ACP des paramètres du régime, les points correspondant aux mêmes périodes d'étude étant de même couleur. La figure 49 représente ces mêmes points mais cette fois ce sont les points correspondant au même animal qui sont de couleur identique.

On constate en comparant ces graphiques que les points semblent plutôt rassemblés par période d'étude que par individu, laissant à penser que les différences sont plus marquées entre les saisons qu'entre les individus du groupe.

L'étude de mars se distingue par sa forte consommation de phénols, exprimée en quantité consommée (en équivalent grammes d'acide tannique, appelée « Tannin » pour plus de lisibilité) et en concentration (en équivalent grammes d'acide tannique par bouchée) et la faible diversité du régime à cette période. Les autres périodes d'étude semblent relativement équivalentes sur cet axe 1 « tannins – diversité », elles se différencient surtout sur l'axe F2 qui correspond à la quantité du régime associée à la géophagie. La quantité d'aliments en général et de terre en particulier semble augmenter avec le temps au fil des saisons : de juin à août, novembre puis avril (figure 49).

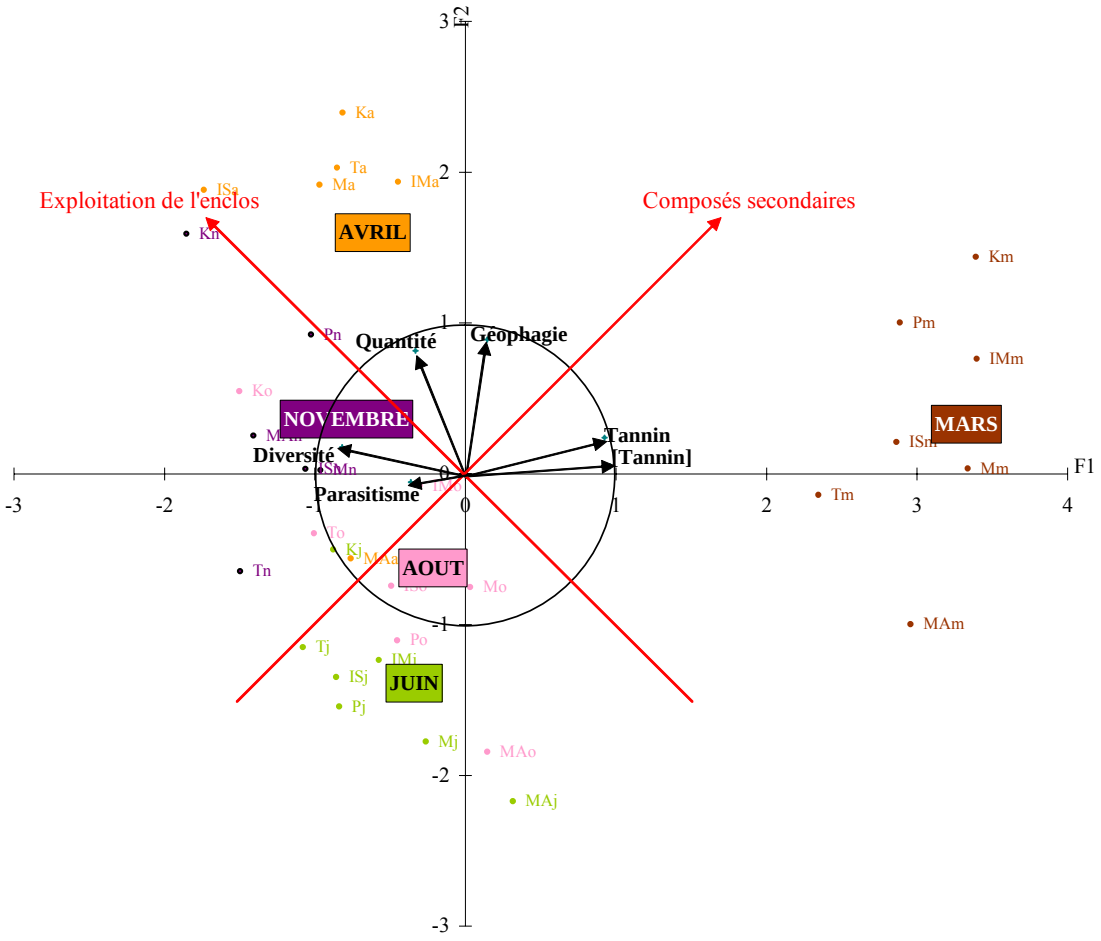


Figure 49: Représentation des variables et des individus sur les axes F1 et F2 de l'ACP de l'influence des différences individuelles et saisonnières sur le comportement alimentaire, le barycentre de chaque saison étant indiqué

d. Différences interindividuelles

La figure 50 indique la position des individus sur les axes, au moyen de leur barycentre. On constate que les individus se distinguent particulièrement sur l'axe 2 « quantité d'aliments et de terre » que sur l'axe 1 « tannins – diversité ».

Les individus se classent comme suit par ordre décroissant sur l'axe 2 « quantité d'aliments et de terre », Kasingy puis Imérina ; Isala, Tanala et Mère Sup proches de l'origine, Petite, puis le mâle très loin. Sur l'axe 1 croissant cet ordre est : Tanala, Kasingy, Isala dans le sens négatif, puis Petite très proche de l'origine, Imérina et Mère Sup, puis le mâle à une distance plus importante.

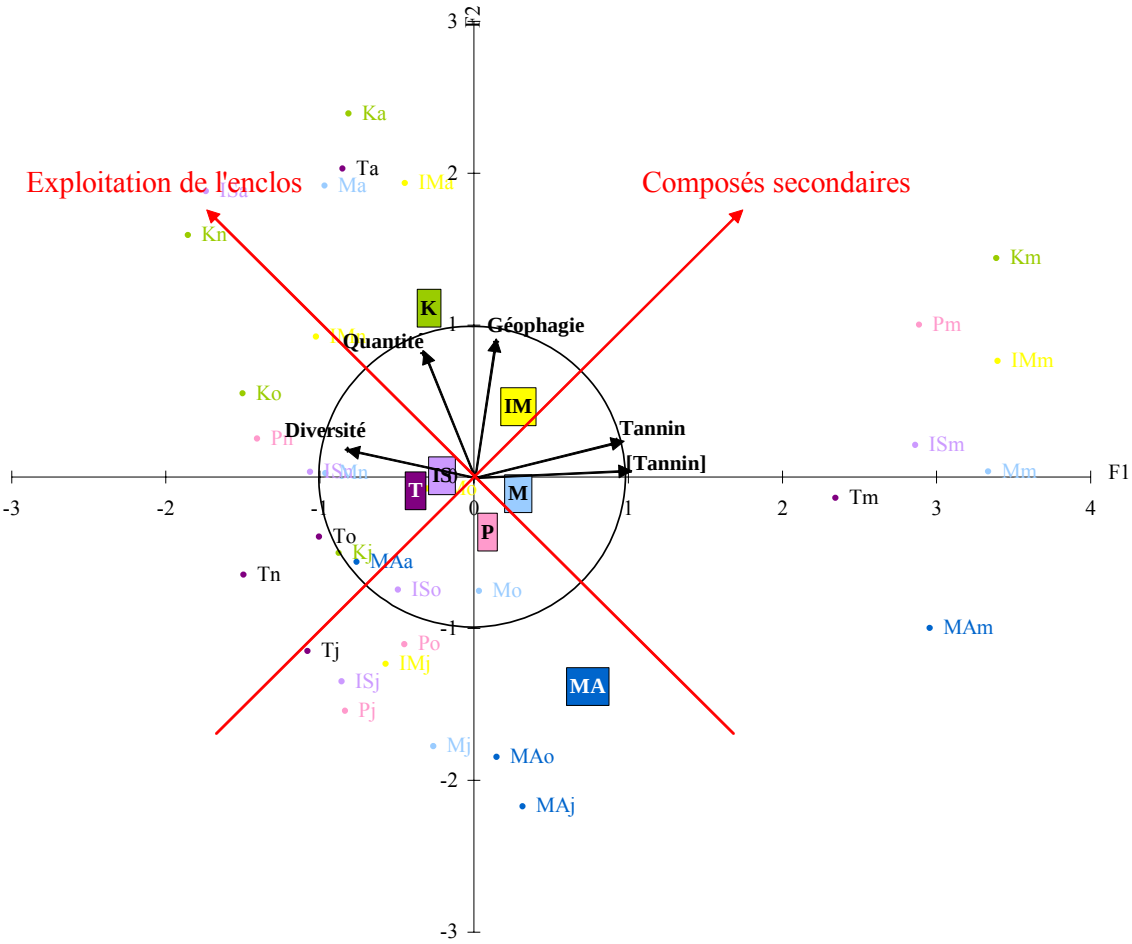


Figure 50: Représentation des variables et des individus sur les axes F1 et F2 de l'ACP de l'influence des différences individuelles et saisonnières sur le comportement alimentaire, le barycentre de chaque individu étant indiqué

Le positionnement des individus sur les deux « nouveaux axes » permet de classer les animaux : Kasingy exploite beaucoup l'enclos et s'oppose au mâle qui l'exploite peu, les autres membres du groupe sont relativement groupés et proches de l'origine.

En ce qui concerne la consommation de composés secondaires, Kasingy est là encore l'individu le plus avancé sur cet axe, proche d'Imérina. Le mâle est l'individu consommant le moins de composés secondaires, les autres membres du groupe sont relativement groupés proches de l'origine.

3. Influence des statuts social et sanitaire des individus sur leur comportement alimentaire

La figure 51 représente le positionnement sur les axes de l'ACP déterminés plus haut du barycentre des individus (voir figure 50), représentés par leur rang social et leur âge. Le petit nombre d'individus du groupe ne permet pas de tirer de conclusion précise, cependant il semblerait que le rang social ne permette pas d'expliquer l'exploitation de l'enclos ni la consommation de composés secondaires. Le régime spontané des makis semble donc indépendant de leur statut social.

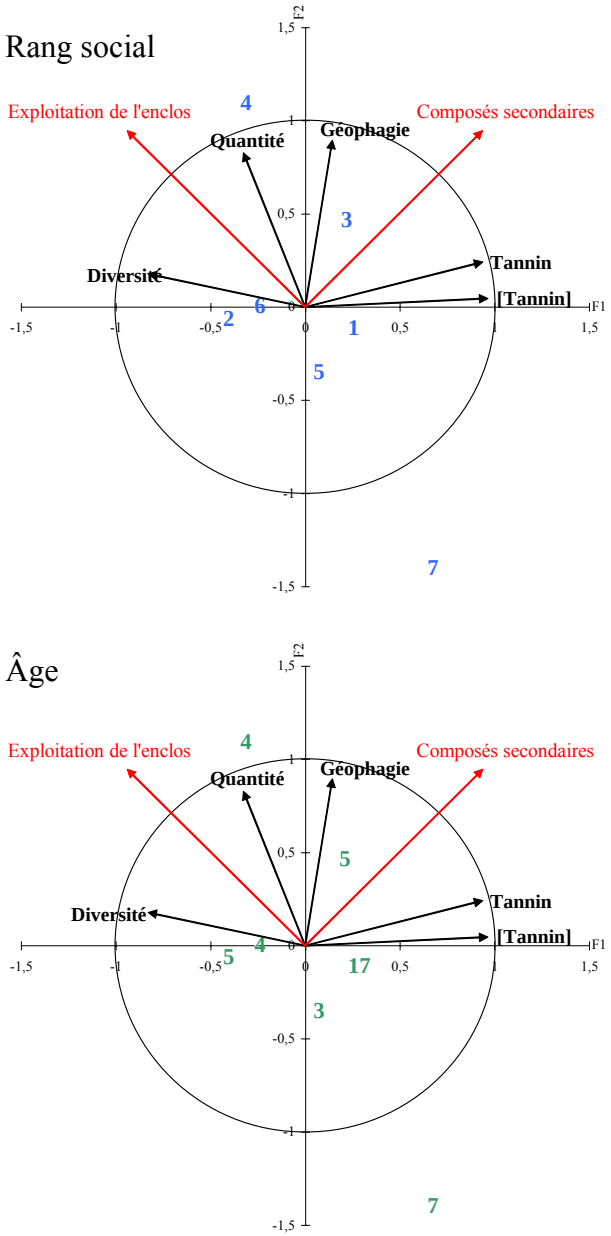


Figure 51: Représentation des variables et du barycentre des individus sur les axes F1 et F2 de l'ACP de l'influence des différences individuelles et saisonnières sur le comportement alimentaire, les individus étant représentés par le rang social, puis l'âge des individus

L'âge des membres du groupe est représenté sur la figure 51, il ne permet pas d'expliquer leur position sur l'axe « composés secondaires ». Là encore, le petit nombre d'individus ne permet pas de conclure précisément, cependant l'âge et le rang social ne semblent pas expliquer directement le comportement alimentaire.

DISCUSSION

Parmi les facteurs qui influencent le comportement alimentaire, certains ont pu être abordés dans cette étude et nous permettent d'apporter des réponses aux questions posées au début de ce travail, concernant la consommation de tannins par un groupe de makis élevés en semi-liberté en région parisienne : la comparaison de leur comportement alimentaire et de leur perception gustative des tannins avec ceux de leurs congénères sauvages, les variations saisonnières de ces paramètres, l'utilisation de la géophagie comme moyen de protection contre les tannins, les différences interindividuelles et leur explication. Tous ces éléments seront discutés ici dans le contexte particulier de la captivité, et plus particulièrement des systèmes d'élevage en semi-liberté.

I. Le régime spontané : pourquoi les makis de Thoiry recherchent dans leur enclos des aliments en plus de ceux qui leur sont fournis

De nombreuses caractéristiques du comportement alimentaire des makis de Thoiry sont comparables au régime de leurs congénères sauvages, qu'il s'agisse des budgets d'activité ou du régime spontané.

Les makis se nourrissent plusieurs fois au cours de la journée ; pics d'alimentation et périodes de repos se complètent. Le midi, une sieste d'une à deux heures le midi coupe la journée, qui se termine par une dernière phase d'alimentation. Cette répartition des activités au cours de la journée est très comparable aux observations de Sussman sur des makis sauvages à Berenty et Antserananomby (Sussman, 1977). Le temps passé à s'alimenter est également comparable entre les makis catta en semi-liberté à Thoiry (23 %) et ceux observés par Sussman (25 et 31 %, selon la réserve).

Des études portant sur des makis maintenus en semi-liberté ont été entreprises ces dernières années aux États-Unis, au Duke University Primate Center, sur des groupes de makis élevés dans des conditions comparables à celles de cette étude (surface de 0,5 ha). Ces données, ainsi que celles d'une autre étude menée sur des makis élevés aux États-Unis sur St. Catherines Island, nous permettent de comparer des résultats obtenus dans des conditions de semi-liberté. Dans ces deux cas, une alimentation à base de croquettes et/ou de fruits était fournie aux animaux, qui cherchaient en plus d'autres aliments dans leur enclos. Les résultats de ces études sont comparables aux nôtres concernant le temps passé à l'alimentation (environ 20 %), et le partage égal de ce temps d'alimentation entre la nourriture fournie et la nourriture recherchée dans l'enclosc ce que nous avons appelé ici « régime spontané » (Dierenfeld et McCann, 1999; Ganzhorn, 1986).

Nous retrouvons également le même nombre d'espèces consommées : sur un total de 30 espèces, Dierenfeld et McCann constatent une utilisation de 13 à 22 espèces selon les saisons, la plus grande diversité étant observée en août 1999. Ganzhorn compte 30 espèces différentes consommées sur l'année. Sussman avait compté chez les makis de Madagascar l'utilisation de 24 espèces de plantes différentes pendant la saison des pluies (équivalent à la période mai-juin en France). Ceci semble montrer que le comportement alimentaire du *Lemur catta* est le même quel que soit la végétation à laquelle il est confronté : sur les différents lieux d'étude, il s'adapte, et exploite son environnement de la même manière, du moins en ce qui concerne le nombre d'espèces consommées. Les makis de Thoiry ont donc un comportement proche de celui de leurs congénères sauvages de Madagascar et semi-captifs d'Amérique puisqu'ils ont consommé pendant les différentes observations 35 espèces

différentes au total, avec des variations saisonnières de 11 à 26 espèces, ce qui est très comparable aux résultats de Dierenfeld et McCann (1999), Ganzhorn (1986) et Sussman (1977). La majorité du régime est constituée d'un petit nombre d'espèces : Sussman (1977) décrit huit espèces comptant pour 70 % du régime.

Les makis de Thoiry, de la même manière que ceux des études de Ganzhorn et de Dierenfeld et McCann, sont nourris de sorte à ce que leurs besoins nutritionnels soient couverts. On peut se demander alors pourquoi ces animaux élevés en semi-liberté recherchent quand même de la nourriture dans leur enclos. Les aliments fournis comportent des croquettes ou de la pâtée, adaptées aux besoins des makis, et des fruits variés. Le régime des makis sauvages se compose de fruits mais également d'une part plus ou moins importante de feuillages (24 à 44 % du temps passé à s'alimenter concerne des feuilles, Sussman, 1977). Puisque les aliments qu'ils utilisent dans leur enclos sont en majorité des feuilles, on peut penser que c'est principalement ces items qu'ils recherchent afin de compléter leur apport en fibres. La quantité d'aliments prélevés dans l'enclos à Thoiry (régime spontané), évalué en nombre de bouchées (soit relativement comparable aux données de Sussman qui a mesuré le temps passé à s'alimenter), compte pour environ 70 % de l'alimentation générale. La recherche des feuilles peut ainsi être envisagée comme l'explication au fourragement des makis. Cette hypothèse peut être appuyée par le fait que les varis (*Varecia variegata variegata*) de Thoiry (élevés en semi-liberté sur une île voisine), qui sont parmi les plus frugivores des lémuriens, exploitent, à l'inverse des makis, très peu leur enclos.

II. La consommation spontanée de tannins

1. Pourquoi manger des tannins ?

La consommation de glands par des primates a déjà été observée : chez des magots sauvages d'Algérie par Ménard, et chez des *Lemurs catta* en semi-liberté par Dierenfeld (Dierenfeld et McCann, 1999; Ménard, 1985; Ménard et Vallet, 1988; Ménard et Vallet, 1986). Les observations de Ménard indiquent que les glands sont consommés à tous les stades de maturité (immatures, mûrs, tombés au sol), ce qui rejoint nos observations (les glands consommés en mars 2004 étaient tous au sol, en août ils étaient dans les arbres).

Le maki catta est un animal opportuniste qui se nourrit préférentiellement des aliments les plus disponibles. On a pu voir des makis, en semi-liberté dans l'enceinte d'un parc zoologique, se déplacer sur de grandes distances dans le zoo afin de suivre les cerisiers en fruits (Bertrand Deputte, communication personnelle). L'année 2003 a été particulièrement fructueuse pour les chênes de l'enclos des makis ; en mars 2004, les glands tombés au sol recouvraient de larges zones de l'enclos, et les animaux en consommaient chacun une dizaine, voire une vingtaine par jour. Ce comportement particulier peut être associé au caractère opportuniste du *Lemur catta* sauvage : Ganzhorn en 1984 indique que les makis semblent choisir leurs aliments en fonction de leur disponibilité plutôt que de leur teneur en composés secondaires. Ce comportement correspond à une adaptation à des environnement arides : les aliments doivent être consommés lorsqu'ils sont disponibles, même s'ils sont de faible qualité nutritionnelle.

Parmi les plantes poussant dans chacun des deux enclos, plusieurs sont riches en phénols et / ou en tannins condensés) : les chênes, les saules pour ce qui est des arbres, les ronces, très abondantes, les fraisiers sauvages pour ce qui est des rampantes. Les tannins de chêne, à cause de leur utilisation dans les procédés de vieillissement du vin, ont été

longuement décrits ; en revanche, on connaît moins les tannins contenus dans les feuilles et les glands. Cependant, les résultats de nos analyses rejoignent ceux de plusieurs études car on y retrouve ces points communs :

– la prépondérance des tannins hydrolysables (formés sur l'acide gallique) et la quasi-absence des tannins condensés chez différentes espèces de chêne (Mämmelä *et al.*, 2000; Scalbert *et al.*, 1988; Seikel *et al.*, 1971; Cantos *et al.*, 2003),

– la différence entre individus : il existe un « effet arbre » dans la teneur en tannin des écorces, donc certainement des feuilles et glands (Snakkers *et al.*, 2000), ce que l'on observe entre les différents chênes des enclos identifiés par des numéros (même chose pour les saules),

– la teneur en phénols totaux des glands est du même ordre de grandeur (Basden trouve en 1987 de 1 à 4,5 % de tannins chez trois espèces autres que *Quercus petraea*)

– les feuilles âgées contiennent plus de phénols, notamment de tannins (Alibert *et al.*, 1969)

– la teneur en phénols totaux des feuilles de chêne est comparable à celle que nous observons (Bianco et Savolainen, 1997)

Les teneurs en tannins des plantes consommées par les makis de Thoiry sont du même ordre de grandeur que celles que l'on a pu analyser à Madagascar (Bruno Simmen, communication personnelle). Il semble donc que les makis se soient adaptés à leur captivité en exploitant leur enclos et en y consommant des plantes de même nature chimique que celles de Madagascar.

Les choix alimentaires seraient ainsi indépendants du milieu (climat, captivité ou non) ; on retrouverait chez les individus de l'espèce une recherche d'aliments en fonction des mêmes critères chimiques.

2. Pourquoi manger des glands si on n'aime pas le goût des tannins ?

L'étude de la perception du goût de l'acide tannique associée à l'analyse des plantes de leur enclos suggère que les makis de Thoiry perçoivent la quasi-totalité des tannins qu'ils consomment. Or, ces tannins sont non seulement perçus, mais pour certains items la concentration va bien au-delà du seuil de perception des animaux. On pourrait s'attendre à un schéma inverse de celui observé : le goût répulsif des tannins dérangerait les animaux dès qu'ils consomment l'aliment pour la première fois, ce qui limiterait leur consommation future. C'est en tous cas le schéma décrit pour expliquer la présence des composés secondaires dans les plantes : la co-évolution flore / faune a favorisé la formation de ces composés perçus comme désagréables par les animaux, et pouvant entraîner des troubles digestifs, ce qui limite par la suite leur consommation de la plante, ainsi protégée de ses prédateurs.

Ici, nous observons une relation tout autre : la sensibilité gustative pour les tannins est corrélée avec leur consommation, les individus percevant le mieux les tannins étant ceux qui en consomment le plus. Plusieurs explications sont possibles :

– Les tannins au sein de la plante interagissent avec d'autres composés, ce qui peut modifier leur structure chimique. Le goût de la plante ne correspond alors pas exactement à celui d'une solution pure de tannins à la même concentration. De plus, d'autres produits du végétal peuvent avoir un goût (sucré par exemple) et modifier alors considérablement le goût

global de l'aliment (le sucre que l'on rajoute dans le jus acide d'un citron ou astringent d'un thé froid permet d'adoucir et d'apprécier leur goût, purs ils sont imbuvables).

– L'intérêt des tannins, d'un point de vue évolutif pour une plante, est de la protéger des herbivores, en lui conférant un goût désagréable, mais aussi en diminuant la digestibilité de ses protéines. Une partie de plante riche en tannins serait, selon cette hypothèse, riche en protéines. Plus généralement, le fait de consommer une plante contenant des tannins ne résulte pas d'un choix binaire « absence / présence de tannins implique consommation / non consommation». Comme précisé plus haut, il existe beaucoup de composés dans une plante. Les choix alimentaires des animaux, s'ils varient en fonction de la chimie des aliments, ne sont pas réductibles à la concentration en un seul composé, même si celui-ci peut être un facteur prépondérant sur les autres. De même qu'on ne peut pas réduire le choix d'aliments à leur teneur en glucides, on ne peut pas le réduire totalement à leur teneur en tannins, même si l'aspect très répulsif du goût pourrait laisser penser le contraire. Dans le cas des glands, par exemple, leur forte teneur en phénols peut être associée à une forte teneur en protéines, ce deuxième élément prenant le pas sur le premier lors de la consommation par un maki. Les makis passeraient outre le goût désagréable car ils auraient intégré que cet aliment contient des composés intéressants d'un point de vue nutritionnel.

– Ce raisonnement peut être poussé plus loin : si les animaux consomment des tannins malgré leur goût désagréable, ce peut être à cause de l'intérêt nutritionnel de l'aliment, ou alors à cause d'un intérêt des tannins eux-mêmes. Nous avons vu dans la première partie les nombreux effets bénéfiques des tannins sur la santé humaine ou animale. Nous avons également vu qu'un aliment absorbé effectuait un rétrocontrôle sur la motivation de l'animal au travers de sa physiologie : une sensation de mal-être consécutive à la prise d'un aliment pousse à ne plus le consommer. L'inverse est également vrai : c'est ce mécanisme qui est en cause dans les phénomènes d'automédication décrits chez les chimpanzés malades par Huffman et Krief (Huffman, 2003; Huffman, 1997; Huffman, 2001; Huffman et Caton, 2001; Huffman *et al.*, 1996; Huffman et Seifu, 1989; Krief, 2003; Krief *et al.*, 2003; Krief *et al.*, 2004). C'est également ce mécanisme que l'on décrit chez des animaux parasités qui font le choix de consommer plus de tannins (Hoste *et al.*, 2001). Ce pourrait être le cas des makis de Thoiry : les différentes coproscopies effectuées ont montré que la plupart des membres du groupe ont des parasites intestinaux. Les effets antiparasitaires des tannins consommés (prouvés in vitro pour le chêne et la ronce, (Paolini *et al.*, 2004) et l'éventuelle diminution des désagréments liés au parasitisme seraient alors en cause. Les makis consommeraient alors les tannins en fonction de leurs effets bénéfiques sur leur parasitisme intestinal.

Ainsi, le comportement alimentaire — et en particulier le choix de certaines plantes parmi d'autres — est vraisemblablement plurifactoriel. Les explications que nous venons de voir ne peuvent à elles seules permettre de prédire l'ensemble des choix alimentaires des makis. Le goût de l'aliment en fonction de tous les composés, la présence de nutriments intéressants, les bénéfices sur la santé interagissent certainement (d'autres facteurs non testés dans cette étude peuvent aussi intervenir), et c'est l'intégration de ces différentes variables à plusieurs niveaux qui déterminent la motivation d'un maki à consommer un aliment riche en tannins.

3. Comment peut-on ajuster sa consommation de tannins ?

Les makis catta étudiés semblent ajuster leur consommation de tannins : la concentration du régime spontané en tannins (qu'il s'agisse des phénols totaux ou des tannins condensés) ne varie pas entre les individus, ce qui laisse à penser qu'un mécanisme d'ajustement leur permet de réguler leur prise de tannins. Pourtant, ils ne mangent tous ni la même chose, ni en même quantité : certains exploitent beaucoup l'enclos, d'autres peu ; certains perçoivent très bien les tannins, d'autres moins bien ; certains sont parasités et d'autres non ; et surtout, les catégories d'aliments ne sont pas toutes consommées autant. Pourtant, à chaque saison, on retrouve chez tous les individus une même concentration en tannins du régime spontané. En mars, août et novembre par exemple, on trouve des différences dans la proportion de plantes riches en tannins consommées mais pas dans la concentration en tannins (phénols ou tannins condensés) du régime spontané. En août particulièrement, on constate que le régime spontané de la femelle Imérina comporte en proportion plus d'éléments riches en tannins que ses congénères. Or, la concentration en tannins de son régime spontané à cette période n'est pas plus importante que celle des autres membres du groupe, elle se situe même parmi les plus basses. Cela prouve bien que la concentration du régime en tannins ne découle pas directement de la proportion d'éléments riches en tannins consommés. Il existe donc bien une forme d'ajustement qui implique que des individus ne consommant pas autant de plantes à tannins dans leur régime auront des concentrations en tannins similaires.

Cette similitude de la concentration du régime spontané en tannins d'un individu à l'autre semble montrer la multiplicité des facteurs jouant sur la motivation des makis : comment deux animaux qui ne sont pas aussi sensibles l'un que l'autre au goût des tanins, peuvent-ils avoir la même concentration ? On peut se poser la même question quant à la diversité du régime, à l'état parasitaire, et à d'autres éléments encore. En fait, tous ces éléments semblent interagir pour réguler la prise de tannins.

La question est de savoir quels mécanismes entrent en jeu. Les effets post-absorptifs sont certainement en cause. En effet, les animaux du groupe se nourrissent à des moments et en des lieux relativement identiques. On a pu observer au cours d'une journée la succession de plusieurs phases d'alimentation correspondant à des aliments différents : la phase « herbe » correspond à un déplacement au sol — l'ensemble du groupe marche lentement en arrachant des touffes d'herbe. Une autre phase d'alimentation correspond aux feuilles de saule, une autre aux bourgeons de chêne, etc. Le phénomène de facilitation, c'est-à-dire d'entraînement, évoqué dans le premier chapitre, est en cause. Les animaux sont motivés par la vue d'un congénère en train de se nourrir d'un aliment. Ils ont alors tendance à l'imiter. Dans chacun des deux enclos, les différentes sortes d'aliments disponibles correspondent à des lieux nettement différents (au sol, dans un arbre précis, sur les pierres bordant l'enclos). De plus, le groupe étant de taille peu importante, ces lieux sont suffisamment vastes pour que tous s'y alimentent en même temps. On peut penser qu'à la suite d'une phase d'alimentation dans un chêne, au cours de laquelle l'ensemble des animaux va consommer des bourgeons riches en tannins (en quantités différentes selon leur perception gustative, leur état parasitaire, leur efficacité de fourragement etc.), les effets post-absorptifs de ces tannins, lorsqu'ils sont ressentis, renforcent la motivation des animaux pour des aliments plus pauvres en tannins, par exemple de l'herbe. On peut logiquement s'attendre à ce que des effets plus forts soient ressentis par les animaux ayant consommé davantage de bourgeons, renforçant d'autant la motivation pour manger de l'herbe. Ils consommeront alors plus d'herbe. Selon cette

hypothèse, la concentration en tannins de leur régime sera finalement la même que celle des autres membres du groupe, quelles que soient les quantités consommées.

III. Quand consommer de la terre permet de se protéger des tannins

La géophagie est un comportement souvent observé chez les primates. Chez les *Lemur catta*, peu de descriptions de cas de géophagie ont été faites. Ganzhorn, en 1987, l'a observée chez des animaux élevés en semi-liberté et a suggéré que la teneur en minéraux de la terre pouvait expliquer sa consommation.

Ici, ce comportement a été observé quasi-quotidiennement. La fréquence des épisodes de géophagie se produisant lorsque l'individu est à jeun au réveil laisse à penser que sa consommation pourrait être liée aux propriétés physiques des argiles. On pourrait par exemple émettre l'hypothèse que des troubles digestifs ressentis au réveil soient apaisés par la consommation de terre argileuse. Cette hypothèse peut être étayée par le fait que la consommation d'éléments riches en tannins, comme les feuilles de chêne ou de saule, se produit surtout en fin de journée (en novembre notamment, une phase d'alimentation de feuilles de chêne se produit systématiquement juste avant la tombée de la nuit et correspond à la dernière activité effectuée par le groupe avant de se réunir pour dormir). Aucun lien n'a pu cependant être établi entre des quantités de tannins ingérées le soir et de terre ingérées le lendemain matin.

Les résultats de cette étude nous font penser que « l'hypothèse des tannins » serait l'explication à ce comportement de géophagie. Les argiles ont la propriété de se lier aux tannins et de limiter ainsi leur réactivité chimique, diminuant leurs effets dans l'organisme. En effet, les jours de forte consommation de terre sont également les jours de forte consommation de tannins (corrélation significative). De plus, lorsque des aliments sont consommés peu de temps avant ou après la terre (1 h), la proportion des feuilles de saule y est plus importante que dans le régime général. Les feuilles de saule ont montré leur importante teneur en tannins condensés. Cette observation d'une consommation de terre argileuse simultanément à une consommation de tannins condensés semble indiquer que ce sont les propriétés adsorbantes des argiles pour les tannins qui expliqueraient ce comportement : la terre ingérée fixe les tannins qui sont consommés peu de temps avant ou après (moins d'une heure), permettant de limiter leur activité. Le fait que les feuilles de chêne (riches en tannins hydrolysables mais pauvres en tannins condensés) ne sont pas surreprésentées dans le régime associé à la géophagie indique que ce serait la consommation de tannins condensés plutôt que de tannins hydrolysables qui motiverait la consommation de terre (les tannins de chêne sont principalement des ellagitannins, tannins hydrolysables).

Le cas du millepertuis amène une autre question : les jours de forte consommation de terre sont également des jours de forte consommation de millepertuis. Cette petite plante est connue pour ses nombreuses propriétés médicinales liées aux composés secondaires qu'elle renferme dans les vésicules translucides de ses feuilles (d'où son nom d'*Hypericum perforatum*, « l'herbe à mille trous »). L'étude menée ici ne permet pas d'affirmer que les makis de Thoiry se nourrissent de millepertuis en fonction de ses propriétés médicinales. Cependant, de récentes études ont montré que les argiles avaient la capacité d'augmenter les effets de certains composés secondaires, et des chimpanzés ont été observés ingérant de la terre simultanément à des plantes riches en limonoïdes aux propriétés antipaludéennes, suggérant l'hypothèse d'une automédication « améliorée » (Sabrina Krief,

communication personnelle). Cette explication pourrait peut-être correspondre au cas de l'ingestion de terre corrélée avec celle de millepertuis.

Concernant cette notion d'automédication, il faut préciser que parmi les plantes du régime spontané, le millepertuis est consommé régulièrement et semble activement recherché : cette plante se trouve dans le second enclos dans une zone d'herbe peu fournie, comptant quelques autres petites herbacées. Les animaux, lorsqu'ils fourragent dans cette zone, semblent rechercher préférentiellement le millepertuis car c'est quasiment la seule espèce de plante qu'ils consomment au cours de cette phase d'alimentation.

La consommation de fruits de morelle douce-amère (*Solanum dulcamara*) est également remarquable. Dierenfeld et McCann ont rapporté en 1999 la consommation de fruits de morelle noire par des makis élevés en semi-liberté. Cette plante est décrite comme très toxique (on la surnomme « tue-chien ») à cause des alcaloïdes présents dans ses fruits, particulièrement lorsqu'ils sont immatures. Ces deux espèces de morelle contiennent des alcaloïdes et des saponosides très toxiques. L'observation de la consommation de fruits de morelle douce-amère a été rapportée principalement pour une femelle du groupe, Kasingy. Celle-ci a été vue en train de consommer plusieurs fruits mûrs sans manifester de réaction particulière lors de leur ingestion. Une autre femelle, Imérina, qui se trouvait à côté de Kasingy pendant que celle-ci mangeait les fruits de morelle douce-amère, en a croqué un, et l'a immédiatement recraché en montrant toutes les caractéristiques d'un réflexe gusto-facial très prononcé. Kasingy a aussi consommé des fruits immatures (verts, hautement toxiques) de morelle douce-amère. Bien que d'autres animaux du groupe aient également consommé ces fruits rouges, elle est la seule à en avoir mangé des immatures. On a montré récemment que les seuils de perception d'un alcaloïde (la quinine, au goût amer pour l'homme) étaient particulièrement élevés chez le *Lemur catta*, ce qui lui permet d'ingérer des doses relativement élevées sans montrer de réaction (Simmen *et al.*, 2005)

Ces observations nous rappellent que les tannins ne sont pas les seuls composés secondaires que peuvent rencontrer des makis. Les tiges de saule, notamment, contiennent de l'acide salicylique. Si la géophagie semble liée à la consommation de tannins condensés, peut-être intervient-elle aussi dans la protection vis-à-vis d'autres composés secondaires. Cependant, ces plantes potentiellement toxiques par leurs composés secondaires (millepertuis, morelle...) ne sont pas autant consommées que les plantes riches en tannins ; on peut donc penser que si la géophagie constitue une protection contre les composés secondaires, elle permet surtout de limiter les effets négatifs des tannins.

IV. Dis-moi comment tu perçois les tannins et je dirai comment tu manges

Les études menées par Simmen et Hladik (1998) ont montré que la perception gustative des sucres, qui varie entre les espèces de primates, pouvait être reliée au poids des animaux et au comportement alimentaire : les primates les plus gros, qui ont de plus gros besoins énergétiques, ont des seuils de perception plus bas, ce qui leur permet d'avoir accès à plus de sources de sucres. En ce qui concerne les composés secondaires comme les tannins, il n'existe pas de lien entre poids et perception gustative, et les données ne nous permettent pas pour le moment de prédire les seuils de perception à partir des types de régime alimentaire.

On peut tout de même comparer les données recueillies ici sur le *Lemur catta* pour les comparer aux autres espèces de primates. Le seuil de perception de l'acide tannique des

Lemurs catta est inférieur aux seuils des autres espèces connus pour le moment. Il est du même ordre de grandeur que les seuils déterminés chez le microcèbe et chez l'homme, en étant légèrement inférieur (Hellekant *et al.*, 1993; Simmen *et al.*, 1999; Simmen *et al.*, 1999). Ces résultats peuvent être discutés par rapport au régime alimentaire des makis sauvages, et particulièrement de leurs choix alimentaires vis-à-vis des tannins : les *Lemur catta* sont peu sélectifs au regard des tannins, ils ne les recherchent ni ne les évitent particulièrement. Cependant, leur environnement est riche en tannins ; une perception accrue du goût des tannins pourrait donc leur permettre non pas d'éviter radicalement ces composés, mais plutôt d' « ajuster » leur consommation, en leur permettant d'obtenir des informations sur les quantités qu'ils ingèrent. Les lémuriens ont un grand intérêt à percevoir les tannins dès les concentrations les plus basses auxquelles ils sont confrontés dans leur milieu. Ils peuvent alors adapter leur régime en consommant des plantes moins riches en tannins afin de « diluer » ceux-ci, lorsqu'ils doivent les consommer. Ils peuvent, comme nous l'avons vu, ingérer par moments de grandes quantités de tannins, notamment quand les ressources sont limitées et que seules des plantes riches en tannins sont disponibles. Cette situation se produit à Madagascar pendant la saison sèche. On a retrouvé le même cas de figure lors de l'étude de mars 2004 : peu de ressources étaient disponibles en cette fin d'hiver, et cette année particulière leur a fourni d'importantes quantités de glands, ressource certes riche en tannins, mais très disponible (pour un moindre coût énergétique, les glands étant tous au sol).

Si l'on s'intéresse à la perception des tannins non plus au niveau de l'espèce mais cette fois au niveau des individus, on constate qu'il existe d'importantes différences interindividuelles. Ces différences, et leur impact sur le régime spontané, seront traitées plus bas. Aucune variation saisonnière du seuil de perception n'a été constatée lors de cette étude. En fait, de petites variations de perception d'une saison à l'autre ont été observées (valeur de C lors du « two-bottle test » à 0,1 g/L), mais aucune variation globale (du type « la perception est meilleure en août ») n'est apparue. Ces variations saisonnières individuelles peuvent refléter des variations dans la motivation pour les tannins (en fonction de paramètres internes comme le parasitisme). Elles peuvent également être liées à la quantité de tannins consommés. En effet une variation des réponses au « two-bottle test » peut parfois se produire : le contact répété avec une substance peut faire varier les préférences (valeur hédonique) (Faurion, 1982). Cependant on n'a pas constaté de diminution des seuils de perception avec le temps, donc cet effet ne permet pas d'expliquer les petites variations saisonnières constatées.

L'histoire individuelle pourrait éventuellement expliquer pourquoi les individus les plus sensibles aux tannins en sont les plus gros consommateurs. En effet, deux explications sont possibles : les individus les plus sensibles aux tannins en consomment plus car ils les recherchent (en fonction de leurs propriétés antiparasitaires éventuellement), ou alors les animaux qui consomment le plus de tannins deviennent plus familiers de ce goût et réagissent lors du « two-bottle test » à des concentrations plus basses. Ces deux phénomènes peuvent coexister et modifier ensemble la perception comme la consommation de tannins entre les individus et au fil des saisons.

L'hypothèse selon laquelle les makis rechercheraient les tannins peut être étayée par leurs effets sur le parasitisme intestinal : les makis rechercheraient les tannins en fonction de leurs effets antiparasitaires, et la sensibilité gustative de chacun déterminerait directement sa consommation de tannins. On peut penser que pour des concentrations supraliminaires (la teneur en tannins des glands par exemple, est largement supérieure aux seuils individuels), la motivation des animaux les plus sensibles pour ces aliments sera d'autant plus importante, d'où une plus grande consommation. Les animaux les plus sensibles percevront également les faibles teneurs en tannins de certaines plantes, qui seront alors plus recherchées, d'où une

quantité totale ingérée plus grande. Nos résultats montrent une corrélation positive entre la sensibilité gustative aux tannins et la diversité du régime, ce qui va dans le sens de cette deuxième explication : un individu à la sensibilité aux tannins accrue, si l'on admet le fait qu'il les recherche, va consommer non seulement les plantes très riches en tannins (les glands, feuilles de chêne, de saule, etc.), mais aussi toute une végétation moins riche en tannins, augmentant ainsi la diversité de son régime.

On peut se demander pourquoi, si les makis recherchent les tannins, leur goût est perçu comme répulsif lors du « two-bottle test ». En fait, le goût de l'acide tannique n'est pas systématiquement perçu comme répulsif : le mâle montre en mars une préférence pour l'acide tannique à la concentration de 0,1 g/L. Une telle préférence pour l'acide tannique à de faibles concentrations a été remarquée par Simmen et Charlot (2003) lors de tests sur les gorilles : aux concentrations les plus faibles, la consommation relative de tannins dépasse les 66 % (critère de préférence utilisé par certains auteurs et calculé ici). Ces résultats montrent que la réponse d'un animal à un goût n'est pas toujours aussi tranchée et prédictible : certains goûts communément définis comme répulsifs peuvent s'avérer attractifs à de faibles concentrations, et un goût répulsif n'entraîne pas systématiquement un rejet de la plante.

V. Quand consommer des tannins peut réduire le parasitisme

Le niveau de parasitisme semble lié à l'exploitation de l'enclos : une plus grande exploitation de l'enclos (en quantité et diversité) est associée à un niveau de parasitisme plus important, ce qui peut être aisément expliqué par le fait que les animaux se contaminent au contact de leur environnement. Par contre, ces résultats ne nous permettent pas de valider l'hypothèse que nous avons formulée au début de ce travail, selon laquelle la consommation de tannins aurait des effets sur le parasitisme intestinal des makis. Tout du moins n'avons-nous pas trouvé de lien direct entre la quantité de tannins ingérée et le niveau de parasitisme. Le petit nombre d'échantillons collectés pour les coproscopies de 2004 est peut-être en cause : le nombre de parasites contenus dans une fèces peut varier au cours de la journée, d'où l'absence de certitudes lorsqu'un seul échantillon est prélevé (Sabrina Krief, communication personnelle).

Les prélèvements d'avril 2005 (47 fèces prélevées sur six animaux) se sont tous révélés négatifs, ce qui nous permet d'affirmer que le niveau de parasitisme du groupe a diminué entre 2004 et 2005. Or, en juillet 2004, les animaux ont été changés d'enclos et ont été confrontés à une végétation plus riche en tannins condensés que celle de leur dernier enclos (au vu des quantités ingérées et de la végétation recensée, notamment la présence des saules riches en tannins condensés). À la suite des nombreuses études montrant l'effet antiparasitaire des tannins condensés (études *in vivo* et *in vitro* entre autres sur des *Trichostrongylus*), on peut penser que la consommation de tannins condensés de feuilles de saules a conduit à une diminution progressive au cours de l'hiver 2004-2005 du niveau de parasitisme des makis.

La consommation de tannins condensés, plutôt que celle de tannins hydrolysables, permettrait ainsi aux makis de diminuer leur parasitisme intestinal.

VI. Comment s'adapter aux variations saisonnières des ressources ?

1. Variation des parties de plantes ou des espèces consommées

Le régime spontané varie avec les saisons. Les proportions des différentes catégories d'aliments évoluent en fonction évidemment des disponibilités des ressources, d'où des consommations parfois nulles. Les makis consomment les fruits, feuilles et fleurs aux saisons où ils sont disponibles.

Le changement d'enclos a été l'occasion d'observer leur adaptation à des nouvelles plantes : les feuilles de saule deviennent l'élément le plus consommé, la diversité de leur alimentation diminue en août car ce nouvel item inconnu jusque-là les accapare. Quelques mois plus tard, en novembre, ils semblent s'être un peu plus intéressés aux autres ressources de leur nouvel enclos et le nombre d'espèces consommées augmente. Cela peut traduire le caractère opportuniste du comportement alimentaire des makis de Madagascar : ils consomment largement un aliment qui est très disponible. L'étude ayant débuté quelques semaines après le transfert d'enclos, le premier contact des makis avec ces arbres et ces nouvelles plantes n'a pas pu être observé, en particulier l'éventuelle néophobie (au sens de Rozin *et al.*, 1993) qu'ils auraient pu manifester. On peut cependant conclure que quelques semaines ont été suffisantes pour qu'ils découvrent et apprécient ce nouvel aliment.

2. Variation de la consommation de tannins

Les variations de consommation de tannins peuvent être expliquées en premier lieu par une variation saisonnière dans la teneur en tannins des plantes. Nos données montrent qu'il existe une différence de teneur en tannins entre des plantes analysées à différentes saisons : les bourgeons de chêne sont moins concentrés à la fin de l'hiver ; les glands perdent des tannins en se desséchant au sol ; les feuilles de ronce concentrent les tannins condensés et diminuent leur teneur en phénols totaux entre juin et novembre ; les feuilles de saule ont plus de tanins condensés en novembre qu'en août. De telles variations pour des items qui constituent une part importante du régime spontané des animaux peuvent être la cause des variations saisonnières de tannins consommés.

Les variations saisonnières dans la consommation de tannins peuvent s'expliquer par le comportement alimentaire opportuniste des makis, qui consomment des aliments selon leur disponibilité. En mars 2004, ils ont consommé beaucoup de glands, d'où les quantités importantes de tannins hydrolysables ingérées à cette période, largement supérieures aux autres périodes d'étude. La même observation est faite pour les tannins condensés : contenus en grande quantité dans les saules et très faible dans le chêne, la quantité de tannins condensés ingérée augmente très fortement (facteur 10 environ) en août avec le changement d'enclos. L'évolution de la consommation de tannins condensés est certainement liée à l'évolution de la consommation de saule (elle diminue ensuite légèrement en novembre). On remarque que les makis sont capables de supporter d'importantes quantités de tannins, qu'il s'agisse de tannins hydrolysables en mars 2004 (aucun décès n'est intervenu à cette période, ni aucun malaise apparent) ou de tannins condensés en août. Il en est de même des makis sauvages, qui sont capables d'utiliser les ressources disponibles, même si elles contiennent beaucoup de tannins (Simmen *et al.*, 2005).

La variation de la concentration en tannins (tannins condensés et phénols) du régime spontané est sans doute à relier aussi à la variation de la teneur en tannins des plantes consommées. L'ajustement du régime évoqué précédemment, est le même pour tous les individus, mais il évolue d'une saison à l'autre en fonction des ressources.

Si les quantités consommées et concentrations en tannins du régime spontané varient au fil des saisons, il est intéressant de remarquer que les données des études de mars et d'avril se détachent particulièrement sur l'axe « composés secondaires » de l'ACP, ce qui correspond à un « effet saison » de début d'hiver – fin de printemps. En effet, à cette période, les éléments riches en tannins (bourgeons, tiges) sont très disponibles, tandis que les feuilles ne sont pas encore sorties. À cette période, les makis reproduisant la situation des makis de Madagascar. Ils s'adaptent à ces ressources riches en tannins mais très disponibles.

L'analyse des données montre également que l'axe « exploitation de l'enclos » sépare assez nettement les saisons, celles-ci se succédant par ordre chronologique dans le sens d'une plus grande exploitation de l'enclos. Cela indique tout d'abord que les makis exploitent leur nouvel enclos mieux que le précédent, le changement d'environnement n'a pas entraîné un arrêt ou une diminution de ce comportement de fourragement. Le nouvel enclos est certes plus petit, mais la végétation (comportant notamment de nombreux buissons) semble convenir encore mieux aux makis. L'augmentation de l'exploitation de l'enclos avec le temps peut aussi être le témoin de l'entraînement au sein du groupe : avec le temps, les makis bénéficient des découvertes et de l'expérience de chacun de leurs congénères, augmentant la diversité et la quantité de leur régime spontané.

La disposition des individus et des saisons sur les axes « exploitation de l'enclos » et « composés secondaires » nous montre que les différences entre les saisons sont plus fortes que les différences entre les individus. Les animaux sont contraints de la même manière par les conditions climatiques ; c'est l' « effet saison » qui prédomine sur l' « effet individu ».

VII. Pourquoi mange-t-on différemment de son congénère ?

1. Parce qu'on n'a pas la même sensibilité gustative

Il existe des différences importantes de sensibilité gustative pour l'acide tannique entre les membres du groupe. En effet, si l'on pouvait s'attendre à des différences de perception des tannins parmi les membres du groupe (dès 1972, Arnold et Hill ont montré qu'il pouvait exister de grandes différences entre les réponses des moutons à des tests de goût), le facteur 10 qui existe entre le seuil de Kasingy et celui d'autres individus à certaines saisons est surprenant. L'hypersensibilité de Kasingy et la faible sensibilité du mâle pour l'acide tannique sont particulièrement remarquables. Ces différences (notamment à cause du petit nombre d'individus) ne peuvent pas être reliées à des variables individuelles évidentes comme l'âge, le sexe ou le rang social. Des facteurs génétiques pourraient être en cause (il existe chez l'homme des individus extrêmement sensibles à des substances amères de type PROP ou PTC, Pasquet *et al.*, 2002), mais il se peut également que l'histoire des individus joue un rôle : le cas du mâle sera discuté plus bas.

Ces différences montrent que les individus n'ont pas tous la même acuité gustative pour les tannins. On peut aisément imaginer qu'il en est de même pour d'autres composés. Or,

nos résultats montrent que la perception gustative est corrélée à l'exploitation de l'enclos : une sensibilité accrue s'accompagne d'une bonne exploitation de l'enclos (en quantité et en diversité).

Les différences interindividuelles de sensibilité gustative sont donc le premier facteur permettant d'expliquer les différences d'alimentation entre les individus.

Cependant, cette étude a mis en évidence des variations saisonnières d'alimentation entre les animaux (tannins consommés, catégories d'aliments, quantité, diversité) mais pas de variation saisonnière de la perception du goût des tannins. Le goût n'est donc pas le seul facteur de variation entre individus.

2. Parce qu'on n'est pas dans le même état sanitaire ou physiologique

Des études récentes ont montré que l'état sanitaire d'un animal pouvait influencer ses choix alimentaires ; plus précisément, le niveau d'infestation parasitaire déterminait le choix d'aliments pour leur concentration en tannins, des animaux plus parasités sélectionnant des aliments plus riches en tannins. On peut penser que ce rétrocontrôle influence la prise de certains aliments par rapport à leur teneur en tannins chez les makis étudiés ici. Des niveaux d'infestation différents, tels que nous les avons constatés, pourraient contribuer à expliquer les choix alimentaires des makis, particulièrement pour les plantes à tannins. Parmi les membres du groupe, deux animaux (Mère Sup et Petite) n'ont jamais été décrits comme infestés, alors que chacun des autres animaux a vu au moins une des coproscopies se révéler positive. Au vu du grand nombre de coproscopies effectuées (dix sur un an environ), on peut penser Mère Sup et Petite ont un niveau d'infestation sinon nul, du moins plus faible que celui des autres makis. Cependant, aucun lien n'a pu être décrit ici entre le parasitisme des makis et le régime alimentaire. Le petit nombre d'individus et de prélèvements effectués pour les coproscopies (excepté celle d'avril) peuvent être en cause.

L'âge des animaux ne semble pas corrélé à l'un des paramètres du comportement alimentaire que nous avons décrits, c'est-à-dire l'exploitation de l'enclos et la consommation de composés secondaires. Cependant, la taille du groupe peut ici encore être mise en cause : il n'est pas possible de conclure avec certitude que l'âge n'influe pas sur le comportement alimentaire. On serait même tenté de penser qu'il l'influence, mais peut être d'une manière trop subtile pour être détectable en étudiant sept individus (d'âges très rapprochés qui plus est).

La première partie de cette étude évoquait les différences de comportement alimentaire observables lors des différentes périodes de reproduction, et les besoins énergétiques accrus des femelles gestantes et allaitantes ce qui les entraînait à consommer des aliments différents des mâles ou des autres femelles. Malheureusement, aucune naissance de makis n'a eu lieu en 2004 ou en 2005, ne nous permettant pas d'étudier les changements de comportement alimentaire des femelles pendant ces périodes. Plusieurs accouplements ont tout de même été observés pour trois femelles (Mère Sup, Kasingy et Imérina) au cours du mois de novembre. Aucune naissance n'a eu lieu cinq mois plus tard, cet échec pouvant être du à la présence d'un seul mâle (les femelles makis s'accouplent souvent avec plusieurs mâles pendant leur journée de chaleurs). Cette période a vu de nombreux et intenses conflits se produire entre les femelles, et entre le mâle et Petite (c'est suite aux blessures infligées par le mâle lors de bagarres qu'elle est morte quelques semaines plus tard).

3. Parce qu'on est loin de lui

Les effets de facilitation interviennent lorsqu'un groupe d'animaux mange à un instant donné. Les animaux proches les uns des autres peuvent s'entraîner mutuellement à consommer des aliments. Lors d'une étude sur les *Lemurs catta* sauvages, Rasamimanana a montré que les makis mangent plus lorsqu'ils sont en groupe : en fait, c'est la durée des phases d'alimentation qui augmente. L'efficacité du fourragement diminue (probablement à cause de la concurrence) mais, globalement, les quantités ingérées sont plus importantes (Rasamimanana, 1999).

Dans cette étude, l'alimentation se consacre presque exclusivement à un aliment précis lors d'une phase en un lieu donné. Les animaux les plus proches du groupe bénéficieront de l'effet d'entraînement provoqué par la vue de leurs congénères en train de manger. L'étude de la disposition spatiale des makis montre que le mâle et Mère Sup sont les individus les plus éloignés de leurs congénères. L'exploitation de l'enclos, relativement mauvaise pour Mère Sup et très mauvaise pour le mâle, peut être liée à un éloignement du groupe qui ne leur permet pas de bénéficier autant que les autres de la facilitation sociale.

Les effets d'entraînement, liés à l'éloignement des animaux les uns des autres, peuvent être reliés au statut social des individus : nos résultats, même si la taille du groupe est relativement petite, montrent que lors des repas de fruits (la ressource est assez groupée), les individus les plus dominants partagent leur gamelle avec les plus subordonnés. À Thoiry, les animaux s'organisent autour des deux gamelles de façon à ce que Mère Sup et Tanala, les deux dominantes, mangent chacune à une gamelle, qu'elles partagent avec des individus plus bas dans la hiérarchie. Ce type de disposition permet peut être d'éviter les conflits entre les deux dominantes (aucune agression ou soumission n'a été relevée entre ces deux femelles), du moins permet-il à Tanala de choisir ses aliments sans risquer de se les faire prendre par sa mère. Il favorise en outre encore plus l'entraînement, puisque celui-ci est encore plus important lorsque c'est un individu plus dominant qui se nourrit à proximité du sujet. Cependant, cette explication a ses limites puisque les individus les plus hauts socialement ne ont pas ceux qui exploitent le mieux leur enclos, ce sont plutôt des individus « centraux » (dans la hiérarchie comme spatialement).

4. Parce qu'on n'a pas la même expérience de vie

La connaissance d'un aliment, le fait d'avoir déjà été en contact avec lui joue beaucoup sur la motivation pour le consommer : que ce soit pour ne plus le consommer car on ne l'a pas apprécié (mauvais goût, effets désagréables), ou au contraire pour renforcer son choix lorsqu'il a été apprécié. Les animaux sont sujets à la néophobie : ils se méfient naturellement des aliments qui leur sont inconnus, et les consomment par petites quantités au début, ce qui limite les risques d'intoxication. L'expérience de vie d'un animal est donc un autre facteur à considérer quand on s'intéresse à des différences de régime.

Le cas du mâle est très intéressant : élevé jusqu'à l'âge de deux ans dans un zoo où ses conditions de vie n'étaient pas aussi bonnes qu'à Thoiry, il n'avait pas de végétation à sa disposition. Il n'a donc pas pu, au cours de son enfance, goûter les plantes et se familiariser avec les différents goûts (notamment les composés secondaires) que l'on retrouve dans le feuillage et les tiges, mais peu dans les fruits. Ce manque de diversité alimentaire pendant son développement a pu impliquer deux choses :

– un seuil de perception de l'acide tannique déterminé avec le « two-bottle test » supérieur à celui des autres membres du groupe, nés dans un enclos comprenant de nombreux arbres et où la découverte des aliments s'est faite grâce à l'alimentation de la mère (Tarnaud, 2002). En effet, le fait d'être confronté à différents goûts permet de se familiariser avec eux et éventuellement d'affiner les réponses au « two-bottle test », comme nous l'avons décrit un peu plus haut

– une moins bonne exploitation de l'enclos : comme le suggèrent Addessi et ses collègues (2004) : « le succès d'une espèce omnivore dépend de sa propension à explorer et à tester des aliments nouveaux afin de les inclure dans son régime ». Le mâle a été nourri pendant les premières années de sa vie à base de croquettes et de fruits, contrairement aux autres membres du groupe. Sa mauvaise exploitation de l'enclos vient vraisemblablement de son expérience de vie, moins riche sur le plan alimentaire que pour les femelles de Thoiry.

L'alimentation actuelle du mâle témoigne de l'efficacité de la facilitation sociale et locale à l'alimentation : c'est au contact des femelles du groupe, et particulièrement de Mère Sup (femelle alpha qui est son plus proche congénère) qu'il a appris à exploiter l'enclos.

Les caractéristiques du régime spontané du mâle montrent l'importance pour un animal maintenu en captivité d'avoir accès à une alimentation variée et à de la végétation. D'autres bénéfices de la semi-liberté sont apparus dans cette étude.

VIII. De l'intérêt de la semi-liberté

On a pu observer au cours de cette étude des comportements qui n'auraient pas été vus si les makis étaient élevés dans un espace plus petit (de type cage ou volière), et certains de ces comportements sont très comparables à ceux des sauvages.

On retrouve chez les makis de Thoiry des budgets d'activité comparables à ceux des populations sauvages (Rasamimanana, 2004) : le repos occupe la majeure partie du temps, l'alimentation environ un quart. Les déplacements et l'exploration du milieu occupent 10 % du temps, ce qui est un peu moins que pour les animaux sauvages, mais ce comportement ne serait pas accessible à des animaux élevés en cage. La recherche d'aliments dans l'enclos (soit la moitié du temps d'alimentation) est également autorisée uniquement parce que les animaux sont dans un enclos « naturel », c'est-à-dire disposant de végétation. Le fait que l'espace occupé par le groupe de Thoiry varie selon les activités, montre que la taille de l'enclos est suffisamment grande pour que les activités ne soient pas toutes concentrées au même endroit. De plus, l'enclos dispose d'une butte couverte de buissons, ce qui fait un obstacle visuel qui oblige les makis à se déplacer pour voir l'ensemble de leur enclos.

L'accès à de la végétation apparaît comme primordial pour des makis vivant en semi-liberté : nous avons vu ici que les animaux sélectionnent dans leur enclos les ressources dont ils ont besoin, moins d'un point de vue nutritionnel que d'un point de vue plus « médicinal ». Ils adaptent leur régime en fonction des saisons, en fonction de leurs besoins individuels, en fonction des aliments consommés : la géophagie semble être un comportement inhérent à la consommation de tannins. On peut également penser que les individus les plus soumis du groupe, s'ils n'avaient pas accès à l'alimentation apportée dans les gamelles à cause d'individus plus dominants, pourraient trouver dans l'enclos les ressources nécessaires. L'accès à de la végétation permet aux makis, et aux primates en général, de diversifier leur alimentation en plus de diversifier leurs activités. Cela leur permet éventuellement d'utiliser

des ressources particulières bénéfiques pour leur santé. Ce dernier point peut être très profitable car les animaux élevés en zoo ne montrent pas toujours de symptômes de maladie évidents, ils apparaissent parfois lorsqu'il est trop tard.

Les similitudes relevées entre les makis de Thoiry et des makis sauvages permettent de montrer l'intérêt que l'on peut trouver à étudier le comportement des animaux en parc zoologique, sous réserve qu'ils soient élevés dans des enclos suffisamment vastes et pourvus en végétation. Alors que les études éthologiques dans le milieu naturel des primates ne sont pas toujours facilement réalisables, en zoo les conditions d'observation peuvent être excellentes et permettre d'observer des comportements plus subtils. La comparaison de primates élevés en semi-liberté avec leurs congénères sauvages permet d'étudier l'adaptation à la captivité de différentes espèces. Elle permet par la suite de mieux adapter les conditions d'élevage aux besoins de chacune (surface, végétation, éléments verticaux…), et de contribuer ainsi au bien-être des animaux élevés en parc zoologique.

CONCLUSION

Les makis élevés en semi-liberté à Thoiry consomment spontanément, en plus des aliments fournis (fruits variés et croquettes) qui leur garantissent les nutriments dont ils ont besoin, des plantes riches en tannins poussant dans leur enclos. Parmi ces aliments figurent les feuilles, bourgeons, glands de chêne (*Quercus petraea*) et les feuilles de ronce (*Rubus fruticosus*), qui représentent une part importante du régime spontané (34 %), ainsi que les feuilles de saule (*Salix caprea et S. cinerea*). Les glands, particulièrement riches en tannins hydrolysables (jusqu'à 8 % du poids sec), sont à plusieurs saisons l'item le plus consommé (parfois à près de 70 %). Les quantités de tannins ingérées peuvent ainsi être périodiquement importantes, notamment lorsque les glands sont très abondants. Comme leurs congénères sauvages, les makis catta de Thoiry ont un comportement alimentaire opportuniste, en profitant des ressources les plus abondantes lorsqu'elles sont disponibles. Ils utilisent au total 35 espèces différentes, ce qui est très comparable au nombre d'espèces consommées par des makis sauvages ou élevés en semi-liberté sur d'autres continents.

Les makis perçoivent le goût de l'acide tannique à 0,1 g/L en moyenne (seuil déterminé par la méthode comportementale du « two-bottle test »), ce qui laisse à penser qu'ils perçoivent les tannins contenus dans la plupart des aliments qu'ils consomment dans leur enclos. Le goût astringent des glands de chêne, notamment, est certainement perçu. Cependant ces aliments n'ont peut être pas exactement le goût correspondant à une solution pure de tannins à la même concentration (les autres composés présents peuvent interagir avec les tannins et modifier le goût global de l'aliment), mais il semble tout de même que les *Lemurs catta* de Thoiry recherchent les tannins, puisque ce sont les individus les plus sensibles du groupe qui en consomment le plus. L'intérêt nutritionnel ou pharmaceutique des tannins ingérés a peut-être mené à une forme de conditionnement poussant les animaux à rechercher ces composés malgré leur goût à priori répulsif.

La consommation des tannins est également ajustée, car on constate que la concentration en tannins du régime ne varie pas entre les différents membres du groupe, alors que les quantités ingérées et la proportion d'éléments riches en tannins, elles, varient. Les effets post-absorptifs ressentis par les animaux quelque temps après la consommation de plantes riches en tannins sont peut-être en cause. Ils leurs permettraient de réguler leur ingestion de tannins, en les incitant à consommer des éléments plus pauvres en polyphénols, ce qui équilibre finalement la concentration du régime.

Les makis, qui consomment régulièrement des tannins, ont un comportement leur permettant de s'en protéger : l'ingestion de terre, pratiquée quasi-quotidiennement, est directement liée à court terme (une heure) à la consommation de feuilles de saule (riches en tannins condensés), et à moyen terme (une journée) aux tannins en général, ainsi qu'aux tiges et aux plantules de millepertuis. La terre, consommée systématiquement fraîchement retournée, permet probablement d'adsorber les tannins (propriété connue des argiles), et de limiter ainsi leurs effets antinutritionnels. La salive des makis leur permet certainement, même si sa composition n'a pu être testée ici, de précipiter une partie des tannins ingérés et de former ainsi une première forme de protection, la terre intervenant ensuite pour diminuer encore l'action des tannins.

Parmi les plantes consommées par les makis de Thoiry dans leur enclos, nombreuses sont celles qui sont connues pour leurs propriétés médicinales : le saule, le millepertuis font partie des espèces les plus représentées dans le régime.

Les makis de Thoiry semblent assez peu parasités ; les dernières coproscopies montrent une forte diminution du nombre de parasites (*Trichostrongylus*), probablement liée au changement d'enclos, qui les a conduis à consommer beaucoup plus de tannins condensés (contenus dans les feuilles de saule) qu'avant (les chênes, aliment de base de l'ancien enclos, en sont quasiment dépourvus).

Le groupe de makis comporte sept individus, dont un mâle. De très grandes différences de sensibilité gustative pour les tannins ont pu être mises en évidence. Elles peuvent expliquer en partie les différences observées dans la consommation de tannins, et dans l'exploitation de l'enclos. Les différences de parasitisme entre les individus et la facilitation sociale dont peuvent bénéficier particulièrement les makis les plus proches spatialement du groupe ont également pu contribuer à ces dissimilitudes. Ces différences entre individus n'ont pas pu être reliées ici à des paramètres sociaux ou à l'âge — une étude sur plusieurs groupes permettrait de préciser cela. Par contre, l'expérience de vie de chaque animal peut largement déterminer son alimentation. Le cas du mâle du groupe de makis de Thoiry en apporte la preuve : élevé seul dans un autre parc dans des conditions de captivité plus strictes, ne disposant pas de végétation, il a rejoint le groupe de femelles au moment de sa maturité. Il est aujourd'hui l'individu qui exploite le moins bien les ressources de l'enclos (en quantité comme en diversité), et il a une perception gustative des tannins beaucoup moins fine que les autres membres du groupe ayant bénéficié dès leur naissance de la végétation de l'enclos et de l'expérience de leurs semblables. Ce cas montre à quel point la présence de congénères, la végétation et la diversité de l'alimentation influent sur les choix alimentaires des makis et sont indispensables à leur bien-être en zoo.

L'étude de chacun des individus sur plusieurs saisons pendant un an montre que les différences d'alimentation (exploitation de l'enclos) et de consommation de tannins sont plus importantes entre les saisons qu'entre les individus. Les études de mars 2004 et avril 2005 ont été les témoins d'une plus intense consommation de tannins, ce qui supposerait un effet de la saison (début du printemps). Les animaux exploitent de plus en plus leur enclos, démontrant à quel point la présence d'une végétation évoluant au fil des saisons est profitable à des animaux maintenus en semi-liberté, qui ne se lassent pas des comportements d'exploration et de fourragement que leur autorise ce mode de captivité particulier.

BIBLIOGRAPHIE

Addessi, E. et Visalberghi, E. 2001. Social facilitation of eating novel food in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*) : input provided by group members and responses affected in the observer. *Animal Cognition*, **4,** 297-303.

Addessi, E., Galloway, A. T., Birch, L. L. et Visalberghi, E. 2004. Taste perception and food choices in capuchin monkeys and human children. *Primatologie*, **6,** 101-128.

Aerts, R. J., Barry, T. N. et McNabb, W. C. 1999. Polyphenols and agriculture : beneficial effects of proanthocyanidins in forages. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **75,** 1-12.

Afsana, K., Shiga, K., Ishizuka, S. et Hara, H. 2004. Reducing effect of ingesting tannic acid on the absorption of iron, but not zinc, copper and manganese by rats. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, **68** (3)**,** 584-592.

Alibert, G., Marigo, G. et Boudet, A. 1969. Recherches sur la biosynthèse des composés aromatiques chez les végétaux supérieurs. Identification des acides phénoliques de *Quercus pedunculata* Ehrh. *Physiologie Végétale*, **7** (1)**,** 57-68.

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior : sampling methods. *Behaviour*, **49** (3-4)**,** 227-267.

Arnold, G. W. et Hill, J. L. 1972. *Chemical factors affecting selection of food plants by ruminants*. London and New York : Academic Press.

Asguith, T., Mehansho, H., Rogler, J. C., Butler, L. G. et Carlson, D. M. 1985. Induction of proline-rich protein biosynthesis in salivary glands by tannins. *Federation Proceedings*, **44,** 1097.

Athanasiadou, S., Kyriazakis, I., Jackson, F. et Coop, R. L. 2000.a. Consequences of long-term feeding with condensed tannins on sheep parasitised with *Trichostrongylus colubriformis*. *International Journal of Parasitology*, **30,** 1025-1033.

Athanasiadou, S., Kyriazakis, I., Jackson, F. et Coop, R. L. 2000.b. Effects of short-term exposure to condensed tannins on adult *Trichostrongylus colubriformis*. *Veterinary Record*, **146,** 728-732.

Athanasiadou, S., Kyriazakis, I., Jackson, F. et Coop, R. L. 2001.a. Direct anthelmintic effects of condensed tannins towards different gastrointestinal nematodes of sheep : *in vitro* and *in vivo* studies. *Veterinary Parasitology*, **99,** 205-219.

Athanasiadou, S., Kyriazakis, I., Jackson, F. et Coop, R. L. 2001.b. The effects of condensed tannins supplementation of foods with different protein content on parasitism, food intake and performance of sheep infected with *Trichostrongylus colubriformis*. *British Journal of Nutrition*, **86,** 697-706.

Aufreiter, S., Mahaney, W. C., Milner, M. W., Huffman, M. A., Hancock, R. G. V., Wink, M. et Reich, M. 2001. Mineralogical and chemical interactions of soils eaten by chimpanzees of the Mahale Mountains and Gombe Stream National Parks, Tanzania. *Journal of Chemical Ecology*, **27** (2)**,** 285-311.

Austin, P. J., Suchar, L. A., Robbins, C. T. et Hagerman, A. E. 1989. Tannin-binding proteins in saliva of deer and their absence in saliva of sheep and cattle. *Journal of Chemical Ecology*, **15** (4)**,** 1335-1347.

Ayer, A. A. 1948. *The anatomy of Semnopithecus entellus*. Madras : The Indira Publishing House.

Bacon, J. R. et Rhodes, M. J. C. 2000. Binding affinity of hydrolyzable tannins to parotid saliva and to proline-rich proteins derived from it. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **48** (3)**,** 838-843.

Baldwin, I. T. et Schultz, J. C. 1983. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage : evidence for communication between plants. *Science*, **83,** 277-279.

Baldwin, I. T., Schultz, J. C. et Ward, D. 1987. Patterns and sources of leaf tannin variation in yellow birch (*Betula allegheniensis*) and sugar maple (*Acer saccharum*). *Journal of Chemical Ecology*, **13** (5)**,** 1069-1078.

Barry, T. N. et McNabb, W. C. 1999. The implications of condensed tannins on the nutritive value of temperate forages fed to ruminants. *British Journal of Nutrition*, **81,** 263-272.

Basden, K. W. et Dalvi, R. R. 1987. Determination of total phenolics in acorns from different species of oak trees in conjunction with acorn poisonning in cattle. *Veterinary and Human Parasitology*, **29** (4)**,** 305-306.

Bate-Smith, E. C. 1972. *Attractants and repellents in higher animals*. London and New York : Academic Press.

Bate-Smith, E. C. 1975. Phytochemistry of proanthocyanidins. *Phytochemistry*, **14,** 1107-1113.

Bennick, A. 1982. Salivary proline-rich proteins. *Molecular and Cellular Biochemistry*, **45,** 83-99.

Bennick, A. 2002. Interaction of plant polyphenols with salivary proteins. *Critical Reviews in Oral Biology et Medicine*, **13** (2)**,** 184-196.

Bernard, H. J. et Hohn, A. A. 1989. Differences in feeding habits between pregnant and lactating spotted dolphins (*Stenella attenuata*). *Journal of Mammalogy*, **70** (1)**,** 211-215.

Bernays, E. A., Cooper-Driver, G. et Bilgener, M. 1989. Herbivores and plant tannins. *Advances in Ecological Research*, **19,** 263-302.

Bianco, M. A. et Savolainen, H. 1997. Phenolic acids as indicators of wood tannins. *The Science of the Total Environment*, **203,** 79-82.

Bolton, K. A., Campbell, V. M. et Burton, F. D. 1998. Chemical analysis of soils of Kowloon (Hong Kong) eaten by hybrid macaques. *Journal of Chemical Ecology*, **24** (2)**,** 195-205.

Bonnaire, L. et Simmen, B. 1994. Taste perception of fructose solutions and diet in Lemuridae. *Folia Primatologica*, **63,** 171-176.

Bonnier, G. et De Layens, G. 1986.a. *Flore Complète Portative de la France de la Suisse et de la Belgique*. Paris : Éditions Belin.

Bonnier, G. et De Layens, G. 1986.b. *Nouvelle Flore pour la Détermination Facile des Plantes de la Région Parisienne*. Paris : Éditions Belin.

Bravo, L. 1998. Polyphenols : chemistry, dietary sources, metabolism, and nutritional significance. *Nutrition Reviews*, **56** (11)**,** 317-333.

Brown, S. A. 1964. Lignin and tannin biosynthesis. *Biochemistry of phenolic compounds* (Éd. par Harborne, J. B.), pp. 361-398. London and New York : Academic Press.

Budnitz, N. et Dainis, K. 1975. *Lemur catta* : ecology and behavior. *Lemur biology* (Éd. par Tattersall, I. et Sussman, R. W.), pp. 219-235. New York : Plenum Press.

Butler, L. G., Rogler, J. C., Mehansho, H. et Carlson, D. M. 1986. Dietary effects of tannins. *Plant flavonoids in biology and medicine : biochemical, pharmacological and structure-activity relationships* (Éd. par Cody, V., Harborne, J. B. et Middleton, E.), pp. 141-157. New York : Alan R Liss.

Butter, N. L., Dawson, J. M., Wakelin, D. et Buttery, P. J. 2000. Effect of dietary tannin and protein concentration on nematode infection (*Trichostrongylus colubriformis*) in lambs. *Journal of Animal Science*, **134,** 89-99.

Cabre-Vert, N. et Feistner, A. T. C. 1995. Comparative gut passage time in captive lemurs. *Dodo*, **31,** 76-81.

Campbell, J. L., Eisemann, J. H., Williams, C. V. et Glenn, K. M. 2000. Description of the gastrointestinal tract of five Lemur species : *Propithecus tattersalli*, *Propothecus*

verreauxi coquereli, *Varecia variegata*, *Hapalemur griseus*, and *Lemur catta*. *American Journal of Primatology*, **52** (3)**,** 133-142.

Cantos, E., Espin, J. C., Lopez-Bote, C., de la Hoz, L., Ordoñez, J. A. et Tomas-Barberan, F. A. 2003. Phenolic compounds and fatty acids from acorns (*Quercus spp.*), the main dietary constituent of free-ranged iberian pigs. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **51** (21)**,** 6248-6255.

Carrai, V., Borgognini Tarli, S. M., Huffman, M. A. et Bardi, M. 2003. Increase in tannin consumption by sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) females during the birth sseason : a case for self-medication in prosimians? *Primates*, **44** (1)**,** 61-66.

Chabaud, A. G., Brygoo, E. R. et Petter, A. J. 1964. Les nématodes parasites de lémuriens malgaches V. Nématodes de *Daubentonia madagascariensis*. *Vie et Milieu*, **Suppl. 17, volume jubilaire dédié à G. Petit,** 205-212.

Chabaud, A. G., Brygoo, E. R. et Petter, A. J. 1965. Les nématodes parasites de lémuriens malgaches VI. Description de six espèces nouvelles et conclusions générales. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, **40** (2)**,** 181-214.

Chapman, C. A. et Chapman, L. J. 2002. Foraging challenges of red colobus monkeys : influence of nutrients and secondary compounds. *Comparative Biochemisrty and Physiology Part A*, **133,** 861-875.

Chapman, R. F. et Blaney, W. M. 1979. How animals perceive secondary compounds. *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites* (Éd. par Rosenthal, G. A. et Janzen, D. H.), pp. 161-168. London New York : Academic Press.

Charlton, A. J., Baxter, N. J., Lilley, T. H., Haslam, E., McDonald, C. J. et Williamson, M. P. 1996. Tannin interactions with a full-length human salivary proline-rich protein display a stronger affinity than with single proline-rich repeats. *FEBS Letters*, **382,** 289-292.

Chung, K.-T., Wong, T. Y., Wei, C.-I., Huang, Y.-W. et Lin, Y. 1998. Tannins and human health : a review. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, **38** (6)**,** 421-464.

Clarke, S. et Ossenkopp, K.-P. 1998.a Taste reactivity responses in rats : influence of sex and the oestrous cycle. *American Journal of Physiology (Regulatory Integrative Comparative Physiology)*, **274** (3)**,** 718-724.

Clarke, S. et Ossenkopp, K.-P. 1998.b. Hormone replacement modifies cholecystokinin-induced changes in sucrose palatability in ovariectomized rats. *Peptides*, **19** (6)**,** 977-985.

Clausen, T. P., Provenza, F. D., Burritt, E. A., Reichardt, P. B. et Bryant, J. P. 1990. Ecological implications of condensed tannin structure : a case study. *Journal of Chemical Ecology*, **16** (8)**,** 2381-2392.

Clauss, M. 2003. *Tannins in the nutrition of wild animals : a review*. Filander Verlag Fürth.

Close, D. C. et McArthur, C. 2002. Rethinking the role of many plant phenolics - protection from photodamage not herbivores? *Oikos*, **99** (1)**,** 166-172.

Clutton-Brock, T. H. 1977. Some aspects of intraspecific variation in feeding and ranging behaviour in primates. *Primate Ecology : Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes* (Éd. par Clutton-Brock, T. H.), pp. 539-556. London : Academic Press.

Cords, M. 1986. Interspecific and intraspecific variation in diet of two forest guenons, *Cercopithecus ascanius* and *C. mitis*. *Jounal of Animal Ecology*, **55** (3)**,** 811-827.

Critchley, H. D. et Rolls, E. T. 1996. Responses of primate taste cortex neurons to the astringent tastant tannic acid. *Chemical senses*, **21,** 135-145.

Davies, A. G. et Baillie, I. C. 1988. Soil-eating by red leaf monkeys (*Presbytis rubicunda*) in Sabah, Northern Borneo. *Biotropica*, **20** (3)**,** 252-258.

Davies, A. G., Bennett, E. L. et Waterman, P. G. 1988. Food selection by two South-East Asian colobine monkeys (*Presbytis rubicunda* and *Presbytis melalophos*) in relation to plant chemistry. *Biological Journal of the Linnean Society*, **34,** 33-56.

Dawson, J. M., Buttery, P. J., Jenkins, D., Wood, C. D. et Gill, M. 1999. Effects of dietary Quebracho tannin on nutrient utilisation and tisue metabolism in sheep and rats. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **79,** 1423-1430.

De Freitas, V. et Mateus, N. 2001. Structural features of procyanidin interactions with salivary proteins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **49** (2)**,** 940-945.

Dearing, M. D. 1997. Effects of Acomastylis rossii tannins on a mammalian herbivore, the North American pika, *Ochtona princeps*. *Oecologia*, **109,** 122-131.

Dearing, M. D. et Cork, S. 1999. Role of detoxification of plant secondary compounds on diet breadth in a mammalian herbivore, *Trichosurus vulpecula*. *Journal of Chemical Ecology*, **25** (6)**,** 1205-1219.

Dierenfeld, E. S. et McCann, C. M. 1999. Nutrient composition of selected plant species consumed by semi free-ranging lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) and ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) on St. Catherines Island, Georgia, U.S.A. *Zoo Biology*, **18** (6)**,** 481-494.

Dominy, N. J., Davoust, E. et Minekus, M. 2004. Adaptive function of soil consumption : an *in vitro* study modeling the human stomach and small intestine. *The Journal of Experimental Biology*, **207**, 319-324.

Downs, C. T., McDonald, P. M., Brown, K. et Ward, D. 2003. Effects of *Acacia* condensed tannins on urinary parameters, body mass, and diet choice of an *Acacia* specialist rodent, *Thallomys nigricauda*. *Journal of Chemical Ecology*, **29** (4)**,** 845-858.

Duffy, V. B. et Bartoshuk, L. M. 2000. Food acceptance and genetic variation in taste. *Journal of the American Dietetic Association*, **100** (6)**,** 647-655.

Dupain, J., Van Elsacker, L., Nell, C., Garcia, P., Ponce, F. et Huffman, M. A. 2002. New evidence for leaf swallowing and *Oesophagostomum* infection in Bonobos (*Pan paniscus*). *International Journal of Primatology*, **23** (5)**,** 1053-1062.

Dutton, C. J., Junge, R. E. et Louis, E. E. 2003. Biomedical evaluation of free-ranging ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) in Tsimanampetsotsa strict nature reserve, Madagascar. *Journal of Zoology and Wildlife Medicine*, **34** (1)**,** 16-24.

Emery, R. S. 1988. Feed intake and change in body composition of lactating mammals. *ISI Atlas of Science - Animal and Plant Science*, **1** (1)**,** 51-54.

Euzeby, J. 1981. La coprologie chez les primates. *Diagnostic expérimental des helminthoses animales (Animaux domestiques - Animaux de laboratoire - Primates)* (Éd. par Euzeby, J.), pp. 235-245. Paris : Informations Techniques des Services Vétérinaires.

Euzeby, J. 1981. Helminthes gastro-intestinaux des singes. *Diagnostic expérimental des helminthoses animales (Animaux domestiques - Animaux de laboratoire - Primates)* (Éd. par Euzeby, J.), pp. 145-157. Paris : Informations Techniques des Services Vétérinaires.

Faulkner, C. T., Crawford, G. C., Britt, A. et Welch, C. Year. Endoparasitic infections of Malagasy Lemurids. *Book Endoparasitic infections of Malagasy Lemurids* (Éd. par, pp. 84-85. City. http://www.aavp.org/Section5.pdf.

Faurion, A. 1982. *Etude des mécanismes de la chimioréception du goût sucré*. Thèse de doctorat : Université Paris VI.

Faurion, A. 1988. Naissance et obsolescence du concept de quatre qualités en gustation. *Journal d'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée*, **35,** 21-40.

Feeny, P. P. 1968. Seasonal changes in the tannin content of oak leaves. *Phytochemistry*, **7,** 871-880.

Feeny, P. P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, **51** (4)**,** 565-581.

Ferrari, S. F., Maiolini, C., Addessi, E., Fogassi, L. et Visalberghi, E. 2005. The observation and hearing of eating actions activates motor programs related to eating in macaque monkeys. *Behavioural Brain Research*, **161,** 95-101.

Fickel, J., Göritz, F., Joest, B. A., Hildebrandt, T., Hofmann, R. R. et Breves, G. 1998. Analysis of parotid and mixed saliva in Roe deer (*Capreolus capreolus L.*). *Journal of Comparative Physiology B*, **168,** 257-264.

Fickel, J., Pitra, C., Joest, B. A. et Hofmann, R. R. 1999. A novel method to evaluate the relative tannin-binding capacities of salivary proteins. *Comparative Biochemisrty and Physiology Part C*, **122,** 225-229.

Fitter, A. et Cuisin, M. 1988. *Les Fleurs Sauvages*. Neuchatel - Paris : Delachaux et Niestlé.

Flanagan-Cato, L. M., Grigson, P. S. et King, J. L. 2001. Estrogen-induced suppression of intake is not mediated by taste aversion in female rats. *Physiology et Behavior*, **72,** 549-558.

Fleck, D. C. et Layne, J. N. 1990. Variation in tannin activity of acorns of seven species of Central Florida oaks. *Journal of Chemical Ecology*, **16** (10)**,** 2925-2934.

Foley, W. J., Iason, G. R. et McArthur, C. 1999. Role of plant secondary metabolites in the nutritional ecology of mammalian herbivores : how far have we come in 25 years? *Nutritional Ecology of Herbivores* (Éd. par Jung, H. J. G. et Fahey, G. S.), pp. 130-209. Savoy, Illinois, USA : American Society of Animal Science.

Forkner, R. E., Marquis, R. J. et Lill, J. T. 2004. Feeny revisited : condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology*, **29,** 174-187.

Frank, M. E. 2000. Neuron types, receptors, behavior, and taste quality. *Physiology et Behavior*, **69,** 53-62.

Freeland, W. J. et Janzen, D. H. 1974. Strategies in herbivory by mammals : The role of plant secondary compounds. *American Naturalist (the)*, **108** (961)**,** 269-289.

Funatogawa, K., Hayashi, S., Shimomura, H., Yoshida, T., Hatano, T., Ito, H. et Hirai, Y. 2004. Antibacterial activity of hydrolyzable tannins derived from medicinal plants against *Helicobacter pylori*. *Microbiol. Immunol.*, **48** (4)**,** 251-261.

Galef, B. G., Jr. 1993. Functions of social learnging about foods by Norway rats : a causal analysis of effects of diet novelty on preference transmission. *Animal Behaviour*, **46,** 257-265.

Galloway, A. T., Addessi, E., Fragaszy, D. et Visalberghi, E. 2005. Social facilitation of eating familiar food in tufted capuchin monkeys (Cebus apella) : Does it involve behavioral coordination? *International Journal of Primatology*, **26,** 175-183.

Ganzhorn, J. U. 1984. Food selection of *Lemur catta* and *Lemur fulvus*. *International Journal of Primatology*, **5** (4)**,** 340.

Ganzhorn, J. U. 1986. Feeding behavior of *Lemur catta* and *Lemur fulvus*. *International Journal of Primatology*, **7** (1)**,** 17-30.

Ganzhorn, J. U. 1987. Soil consumption in two groups of semi-free ranging lemurs (*Lemur catta* and *Lemur fulvus*). *Ethology*, **74,** 146-154.

Ganzhorn, J. U. 1988. Food partitioning among Malagasy primates. *Oecologia (Berlin)*, **75,** 436-450.

Ganzhorn, J. U. 2002. Distribution of a folivorous lemur in relation to seasonally varying food resources : integrating quantitative and qualitative aspects of food characteristics. *Oecologia*, **131,** 427-435.

Ganzhorn, J. U., Klaus, S., Ortmann, S. et Schmid, J. 2003. *Adaptations to seasonality : some primate and nonprimate examples*. Chicago : University of Chicago Press.

Gauthier-Hion, A. 1980. Seasonal variation of diet related to species and sex in a community of *Cercopithecus* monkeys. *Jounal of Animal Ecology*, **49** (1)**,** 237-269.

Gittleman, J. L. et Thompson, S. D. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoologist*, **28,** 863-875.

Glander, K. E. 1982. The impact of plant secondary compounds on primate feeding behavior. *Yearbook of Physical Anthropology*, **25,** 1-18.

Glander, K. E., Wright, P. C., Seigler, D. S., Randrianasolo, V. et Randrianasolo, B. 1989. Consumption of cyanogenic bamboo by a newly discovered species of bamboo lemur. *American Journal of Primatology*, **19,** 119-124.

Glaser, D. 1968. Taste threshold values in Callithricidae (Platyrrhina). *Folia Primatologica*, **9** (3)**,** 246-257.

Glaser, D. et Hobi, G. 1985. Taste responses in primates to citric and acetic acid. *International Journal of Primatology*, **6** (4)**,** 395-398.

Glaser, D., Tinti, J. M. et Nofre, C. 1995. Evolution of the sweetness receptor in primates. I. Why does alitame taste sweet in all Prosimians and Simians, and aspartame only in Old World Simians. *Chemical Senses*, **20** (5)**,** 573-584.

Glaser, D., Tinti, J. M. et Nofre, C. 1996. Gustatory responses of non-human primates to dipeptide derivatives or analogues, sweet in man. *Food Chemistry*, **56** (3)**,** 313-321.

Godfrey, L. R., Samonds, K. E., Jungers, W. L. et Sutherland, M. R. 2001. Teeth, brain and primate life histories. *American Journal of Physical Anthropology*, **114** (3)**,** 192-214.

Goldstein, J. L. et Swain, T. 1963. Changes in tannins in ripening fruits. *Phytochemistry*, **2,** 371-383.

Gonzales, J., Benirschke, K., Saltman, P., Roberts, J. et Robinson, P. T. 1984. Hemosiderosis in Lemurs. *Zoo Biology*, **3,** 255-265.

Gosset, D. et Roeder, J. J. 2001. Factors affecting feeding decisions in a group of black lemurs confronted with novel food. *Primates*, **42** (3)**,** 175-182.

Gould, L., Sussman, R. W. et Sauther, M. L. 2003. Demographic and life-history patterns in a population of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) at Beza Mahafaly Reserve, Madagascar : a 15-year perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, **120** (2)**,** 182-194.

Graham, H. D. 1992. Stabilization of the Prussian blue color in the determination of polyphenols. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **40** (5), 801-805.

Grassi, C. 2002. Sex differencies in feeding, height, and space use in *Hapalemur griseus*. *International Journal of Primatology*, **23** (3)**,** 677-693.

Grundhöfer, P. et Gross, G. G. 2001. Immunocytochemical studies on the origin and deposition sites of hydrolyzable tannins. *Plant Science*, **160,** 987-995.

Grundhöfer, P., Niemetz, R., Schilling, G. et Gross, G. G. 2001. Biosynthesis and subcellular distribution of hydrolyzable tannins. *Phytochemistry*, **57,** 915-927.

Gustavson, K. H. 1954. Interaction of vegetable tannins with polyamides as proof of the dominant function of the peptide bond of collagen for its binding of tannins. *Journal of Polymer Science*, **12,** 317-324.

Hagerman, A. E. et Butler, L. G. 1981. The specificity of proanthocyanidin-protein interactions. *Journal of Biological Chemistry*, **256** (9)**,** 4494-4497.

Hagerman, A. E., Robbins, C. T., Weerasuriya, Y., Wilson, T. C. et McArthur, C. 1992. Tannin chemistry in relation to digestion. *Journal of Range Management*, **45** (1)**,** 57-62.

Hagerman, A. E. et Robbins, C. T. 1993. Specificity of tannin-binding salivary proteins relative to diet selection by mammals. *Canadian Journal of Zoology*, **71** (3)**,** 628-633.

Hagerman, A. E., Riedl, K. M., Jones, G. A., Sovik, K. N., Ritchard, N. T., Hartzfeld, P. W. et Riechel, T. L. 1998. High molecular weight plant phenolics (tannins) as biological antioxidants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **46,** 1887-1892.

Hagerman, A. E. 1998-2002. Tannin Handbook. http://www.users.muohio.edu/hagermae/tannin.pdf.

Hanya, G. 2003. Age differences in food intake and dietary delection of wild male Japanese macaques. *Primates*, **44** (4)**,** 333-339.

Harcourt, C. et Thornback, J. 1990. Lemurs of Madagascar ant the Comoros, The IUCN Red Data Book. Gland, Switzerland et Cambridge, UK : IUCN - The World Conservation Union.

Harris, H. et Kalmus, H. 1949. Chemical specificity in genetical differences of taste sensitivity. *Annals of Eugenics*, **15,** 32-45.

Harris, S. L., Clark, D. A. et Labuyrie, P. J. 1998. Birdsfoot trefoil - an alternative legume for New Zealand dairy pastures. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*, **60,** 99-103.

Harrison, M. J. S. 1983. Age and sex differences in the diet and feeding strategies of the green monkey, *Cercopithecus sabaeus*. *Animal Behaviour*, **31,** 969-977.

Hashimoto, F., Ono, M., Masuoka, c., Ito, Y., Sakata, Y., Chimizu, K., Nonaka, G., Nishioka, I. et Nohara, T. 2003. Evaluation of the anti-oxydative effect (*in vitro*) of tea polyphenols. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, **67** (2)**,** 396-401.

Haslam, E. 1966. *Chemistry of Vegetable Tannins.* London and New York : Academic Press.

Haslam, E. 1996. Natural polyphenols (vegetable tannins) as drugs : possible modes of action. *Journal of Natural Products*, **59,** 205-215.

Hellekant, G., Hladik, C. M., Dennys, V., Simmen, B., Roberts, T. W. et Glaser, D. 1993.a. On the relationship between sweet taste and seasonal body weight changes in a primate (*Microcebus murinus*). *Chemical Senses*, **18** (1)**,** 27-33.

Hellekant, G., Hladik, C. M., Dennys, V., Simmen, B., Roberts, T. W., Glaser, D., DuBois, G. et Walters, D. E. 1993.b. On the sense of taste in two Malagasy primates (*Microcebus murinus* and *Eulemur mongoz*). *Chemical Senses*, **18** (3).

Hellekant, G., Nimomiya, Y. et Danilova, V. 1997. Taste in Chimpanzees II : single chorda tympani fibers. *Physiology et Behavior*, **61** (6)**,** 829-841.

Hemingway, C. A. 1999. Time budgets and foraging in a Malagasy primate : do sex differences reflect reproductive condition and female dominance? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **45,** 311-322.

Henry, O. 1997. The influence of sex and reproductive state on diet preference in four terrestrial mammals of the French Guianan rain forest. *Canadian Journal of Zoology*, **75** (6)**,** 929-935.

Hill, W.C.O. 1953. *Primates : Comparative Anatomy and Taxonomy I. Strepsirhini.* Edinburgh : The University Press.

Hladik, C. M. et Gueguen, L. 1974. Géophagie et nutrition minérale chez les primates sauvages. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **279,** 1393-1396.

Hladik, C. M. 1979. Diet and ecology of Prosimians. *The study of Prosimian behaviour* (Éd. par Doyle, G. A. et Martin, R. D.), pp. 307-357. New York : Academic Press.

Hladik, C. M. 1988. Seasonal variations in food supply for wild primates. *Coping with uncertainty in food supply* (Éd. par de Garine, I. et Harrison, G. A.), pp. 1-25. Oxford : Clarendon Press.

Hladik, C. M. et Simmen, B. 1996. Taste perception and feeding behavior in nonhuman primates and human populations. *Evolutionary Anthropology*, **5** (2)**,** 58-71.

Hladik, C. M. 1998. Aliments et medicaments : des "traditions" chez les chimpanzés et de leurs interprétations. *La culture est-elle naturelle? Histoire, épidémiologie et applications récentes du concept de culture.* (Éd. par Ducros, A., Ducros, J. et Joulian, F.), pp. 151-161. Paris : Errance.

Hladik, C. M. et Pasquet, P. 1999. Evolution des comportements alimentaires : adaptations morphologiques et sensorielles. *Bulletin et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, **11** (3-4)**,** 307-332.

Hladik, C. M., Simmen, B., Ramasiarisoa, P. et Hladik, A. 2000. Rôle des produits secondaires (tannins et alcaloides) des espèces forestières de l'est de Madagascar face aux populations animales. *Mémoires de la Société de Biogéographie. Diversité et Endémisme à Madagascar* (Éd. par Lourenço, W. R. et Goodman, S. M.), pp. 105-114. Paris.

Hladik, C. M., Pasquet, P. et Simmen, B. 2002. New perspectives on taste and primate evolution : the dichotomy in gustatory coding for perception of beneficent versus noxious substances as supported by correlations among human thresholds. *American Journal of Physical Anthropology*, **117,** 342-348.

Hladik, C. M., Pasquet, P., Danilova, V. et Hellekant, G. 2003. The evolution of taste perception : psychophysics and taste nerves tell the same story in human and non-human primates. *Comptes Rendus Palevol*, **2,** 281-287.

Hofer, H. O. 1981. Microscopic anatomy of the apical part of the tongue of *Lemur fulvus* (primates, Lemuriformes). *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch*, **127** (3)**,** 343-363.

Hofer, H. O., Meinel, W. et Sauer, E. 1990. Comparative anatomy of the tongue of *Pan troglodytes* (Bumenbach, 1799) and other primates. II. Findings on other primates. *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch*, **136** (5)**,** 525-545.

Horne, J., Hayes, J. et Lawless, H. T. 2002. Turbidity as a measure of salivary protein reactions with astringent substances. *Chemical senses*, **27** (7)**,** 653-659.

Horner, J. D. 1988. Astringency of Douglas-fir foliage in relation to phenology and xylem pressure potential. *Journal of Chemical Ecology*, **14** (4)**,** 1227-1237.

Horner, J. D. 1990. Nonlinear effects of water deficits on foliar tannin concentration. *Biochemical Systematics and Ecology*, **18** (4)**,** 211-213.

Hoste, H., Leveque, H. et Dorchies, P. 2001. Comparison of nematode infections of the gastrointestinal tract in Angora and dairy goats in a rangeland environment : relations with the feeding behaviour. *Veterinary Parasitology*, **101,** 127-135.

Houston, D. C., Gilardi, J. D. et Hall, A. J. 2001. Soil consumption by elephants might help to minimize the toxic effects of plant secondary compounds in forest browse. *Mammal Review*, **31** (3)**,** 249-254.

Hrazdina, G. and G. J. Wagner. 1985. Compartimentation of plant phenolic compounds ; sites of synthesis and accumulation. *The Biochemistry of Plant Phenolics*. (Éd. par C. F. Van Sumere et P. J. Le). Oxford : Clarendon Press. **25 :** 119-133.

Hrdy, S. 1981. *The woman that never evolved.* Cambridge : Harvard University Press.

Huffman, M. A. et Seifu, M. 1989. Observation on the illness and consumption of a possibly medicinal plant *Vernonia amygdalina* (Del.), by a wild chimpanzee in the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, **30** (1)**,** 51-53.

Huffman, M. A., Page, J. E., Sukhdeo, M. V. K., Gotoh, S., Kalunde, M. S., Chandrasiri, T. et Towers, G. H. N. 1996. Leaf-swallowing by chimpanzees : a behavioral adaptation for the control of strongyle nematode infections. *International Journal of Primatology*, **17** (4)**,** 475-503.

Huffman, M. A. 1997. Current evidence for self-medication in primates : a multidisciplinary perspective. *Yearbook of Physical Anthropology*, **40,** 171-200.

Huffman, M. A. 2001. Self-medicative behavior in the African great apes : an evolutionary perspective into the origins of human traditional medicine. *Bioscience*, **51** (8)**,** 651-661.

Huffman, M. A. et Caton, J. M. 2001. Self-induced increase of gut mobility and the control of parasitic infections in wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, **22** (3)**,** 329-346.

Huffman, M. A. 2003. Animal self-medication and ethnomedicine : exploration and exploitation of the medicinal properties of plants. *Proceedings of the Nutrition Society*.

Iaconelli, S. et Simmen, B. 1999. Palatabilité de l'acide tannique dans une solution sucrée chez *Microcebus murinus* : variation saisonnière et implication dans le comportement alimentaire. *Primatologie*, **2,** 421-434.

Iaconelli, S. et Simmen, B. 2002. Taste thresholds and suprathreshold responses to tannin-rich plant extracts and quinine in a primate species (*Microcebus murinus*). *Journal of Chemical Ecology*, **28** (11)**,** 2295-2306.

Jackson, F. et Coop, R. L. 2000. The development of anthelmintic ressistance in sheep nematodes. *Parasitology*, **120,** 95-107.

Johns, T. et Duquette, M. 1991. Detoxification and mineral supplementation as functions of geophagy. *American Journal of Clinical Nutrition*, **53,** 448-456.

Jolly, A. 1966. *Lemur Behavior*. Chicago : Chicago University Press.

Jolly, A. 1984. The puzzle of female feeding priority. *Female Primates : Studies by Women Primatologists* (Éd. par Small, M. F.), pp. 197-215. New York : Alan R. Liss, Inc.

Jolly, A., Dobson, A., Rasamimanana, H. M., Walker, J., O'Connor, S., Solberg, M. et Perel, V. 2002. Demography of *Lemur catta* at Berenty reserve, Madagascar : effects of troop size, habitat and rainfall. *International Journal of Primatology*, **23** (2)**,** 327-353.

Junge, R. E. 1999. Diseases of prosimians. *Zoo and Wildlife Animal Medicine, Current Therapy 4* (Éd. par Fowler, M. E. et Miller, R. E.), pp. 365-368. Philadelphia : W.B. Saunders Company.

Junge, R. E. et Louis, E. E. 2002. Medical evaluation of free-ranging primates in Betampona reserve, Madagascar. *Lemur News*, **7,** 23-25.

Junge, R. E. 2003. Prosimians. *Zoo and Wildlife Animal Medicine, 5th Edition* (Éd. par Fowler, M. E. et Miller, R. E.), pp. 339-344. Saint Louis : W.B. Saunders Company.

Juntheikki, M.-R. 1996. Comparison of tannin-binding proteins in saliva of Scandinavian and North American moose (Alces alces). *Biochemical Systematics and Ecology*, **24** (7/8)**,** 595-601.

Juntheikki, M.-R., Julkunen-Tiitto, R. et Hagerman, A. E. 1996. Salivary tannin-binding proteins in root vole (*Microtus oeconomus Pallas*). *Biochemical Systematics and Ecology*, **24** (1)**,** 23-35.

Kabasa, J. D., Opuda-Asibo, J. et ter Meulen, U. 2000. The effect of oral administration of polyethylene glycol on faecal helminth egg counts in pregnant goats grazed on

browse containing condensed tannins. *Tropical Animal Health and Production*, **32,** 73-86.

Kalmus, H. et Trotter, W. R. 1962. Direct assessment of the effect of age on PTC sensitivity. *Annals of Human Genetics*, **26,** 145-149.

Kappeler, P. M. 1993. Sexual selection and lemur social systems. *Lemur Social Systems and Their Ecological Basis* (Éd. par Kappeler, P. M. et Ganzhorn, J. U.), pp. 223-239. New York : Plenum Press.

Kappeler, P. M. 2000. Lemur origins : rafting by groups or hibernators. *Folia Primatologica*, **71,** 422-425.

Kawai, M. 1965. Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima islet. *Primates*, **6** (1)**,** 297-304.

Kawamura, Y., Funakoshi, M., Kasahara, Y. et Yamamoto, T. 1969. A neurophysiological study on astringent taste. *The Japanese Journal of Physiology*, **19,** 851-865.

Kay, R. N., Hoppe, P. P. et Maloiy, G. M. O. 1976. Fermentative digestion of food in the colobus monkey. *Experientia*, **32,** 485-486.

Klopfer, P. H. et Boskoff, K. J. 1979. Maternal behavior in prosimians. *The Study of Prosimian Behavior* (Éd. par Doyle, G. A. et Martin, R. D.), pp. 123-156. New York : Academic Press.

Koenig, A. 2002. Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology*, **23** (4)**,** 759-783.

Koyama, N., Nakamichi, M., Oda, R., Miyamoto, N., Ichino, I. et Takahata, Y. 2001. A ten-year summary of reproductive parameters for ring-tailed Lemurs at Berenty, Madagascar. *Primates*, **42** (1)**,** 1-14.

Kreulen, D. A. 1985. Lick use by large herbivores : a review of benefits and banes of soil consumption. *Mammal Review*, **15** (3), 107-123.

Krief, S. 2003. *Métabolites secondaires des plantes et comportement animal : surveillance sanitaire et observations de l'alimentation de chimpanzés (Pan troglodytes schweinfurthii) en Ouganda, activités biologiques et étude chimique des plantes consommées*. Thèse de doctorat: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Krief, S., Bories, C. et Hladik, C. M. 2003. Résultats des examens parasitologiques de selles pratiqués sur une population de chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes schweinfurthii*) d'Ouganda. *Bulletin de la société de Pathologie Exotique*, **96** (2)**,** 80-82.

Krief, S., Martin, M. T., Grellier, P., Kasenene, J. et Sévenet, T. 2004. Novel antimalarial compounds isolated in a survey of self-medicative behavior of wild chimpanzees in Uganda. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*, **48** (8)**,** 3196-3199.

Krishnamani, R. et Mahaney, W. C. 2000. Geophagy among primates : adaptive significance and ecological consequences. *Animal Behaviour*, **59,** 899-915.

Larsson, S., Wirén, A., Lundgren, L. et Ericsson, T. 1986. Effects of light and nutrient stress on leaf phenolic chemistry in *Salix dasyclados* and susceptibility to *Galerucella lineola* (Coleoptera). *Oikos*, **47** (2)**,** 205-210.

Laska, M. 2000. Gustatory responsiveness to food-associated sugars and acids in piogtail macaques, *Macaca nemestrina*. *Physiology et Behavior*, **70** (5)**,** 495-504.

Laska, M., Hernandez Salazar, L. T., Rodriguez Luna, E. et Hudson, R. 2000. Gustatory responsiveness to food-associated acids in the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *Primates*, **41** (2)**,** 213-221.

Lebreton, P. 1982. Tannins ou alcaloïdes : deux tactiques phytochimiques de dissuasion des herbivores. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, **36,** 539-572.

Lee, P. C. 1987. Nutrition, fertility, and maternal investment in primates. *Journal of Zoology (London)*, **213,** 409-422.

Loomis, W. D. et Battaile, J. 1966. Plant phenolic compounds and the isolation of plant enzymes. *Phytochemistry*, **5** (3)**,** 423-438.

Lu, Y. et Bennick, A. 1998. Interaction of tannin with human salivary proline-rich proteins. *Archives of Oral Biology*, **43,** 717-728.

Mahaney, W. C., Aufreiter, S. et Hancock, R. G. V. 1995. Mountain gorilla geophagy : a possible seasonal behavior for dealing with the effects of dietary changes. *International Journal of Primatology*, **16** (3)**,** 475-487.

Mämmelä, P., Savolainen, H., Lindroos, L., Kangas, J. et Vartiainen, T. 2000. Analysis of oak tannins by liquid chromatography-electrospray ionisation mass spectrometry. *Journal of Chromatography A*, **891,** 75-83.

Martin, J. S. et Martin, M. M. 1982. Tannin assays in ecological studies : lack of correlation between phenolics, proanthocyanidins and protein-precipitating constituents in mature foliage of six oak species. *Oecologia*, **54** (2)**,** 205-211.

McArthur, C., Hagerman, A. E. et Robbins, C. T. 1991. Physiological strategies of mammalian herbivores against plant defenses. *Plant defenses against mammalian herbivory* (Éd. par Palo, R. T. et Robbins, C. T.), pp. 103-114. London : CRC Press.

McKey, D. B., Gartlan, J. S., Waterman, P. G. et Choo, G. M. 1981. Food selection by black colobus monkeys (*Colobus satanas*) in relation to plant chemistry. *Biological Journal of the Linnean Society*, **16,** 115-146.

Mehansho, H., Hagerman, A., Clements, S., Butler, L., Rogler, J. et Carlson, D. M. 1983. Modulation of proline-rich protein biosyntheis in rat parotid glands by sorghums with high tannin levels. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.*, **80** (13)**,** 3948-3952.

Mehansho, H., Rogler, J. C., Butler, L. G. et Carlson, D. M. 1985. An anusual growth inhibitory effect of tannins on hamsters. *Federation Proceedings*, **44,** 1960.

Mehansho, H., Ann, D. K., Butler, L. G., Rogler, J. et Carlson, D. M. 1987. Induction of proline-rich proteins in hamster salivary glands by isoproterenol treatment and an unusual growth inhibition by tannins. *Journal of Biological Chemistry*, **262** (25)**,** 12344-12350.

Ménard, N. 1985. Le régime alimentaire de *Macaca sylvanus* dans différents habitats d'Algérie : I. régime en chênaie décidue. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, **40,** 451-466.

Ménard, N. et 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 (Terre et Vie)*, **41,** 173-192.

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

Mertl-Millhollen, A. S., Moret, E. S., Felantsoa, D., Rasamimanana, H., Blumenfeld-Jones, K. C. et Jolly, A. 2003. Ring-tailed lemur home ranges correlate with food abundance and nutritional content at a time of environmental stress. *International Journal of Primatology*, **24** (5)**,** 969-985.

Meyers, D. M. et Wright, P. C. 1993. Resource tracking : food availability and *Propithecus* seasonal reproduction. (Éd. par Kappeler, P. M. et Ganzhorn, J. U.), pp. 179-192. New York : Plenum Press.

Mila, I., Scalbert, A. et Expert, D. 1996. Iron withholding by plant polyphenols and resistance to pathogens and rots. *Phytochemistry*, **42** (6)**,** 1551-1555.

Milton, K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys : a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *American Naturalist (the)*, **114** (3)**,** 362-378.

Mittermeier, R. A., Tattersall, I., Konstant, W. R., Meyers, D. M. et Mast, R. B. 1994. *Lemurs of Madagascar*. Washington, DC : Conservation International.

Molan, A. L., Waghorn, G. C., Min, B. R. et McNabb, W. C. 2000. The effect of condensed tannins from several herbages on *Trichostrongylus colubriformis* larval migration *in vitro*. *Folia Parasitologica*, **47,** 39-44.

Molan, A. L., Waghorn, G. C. et McNabb, W. C. 2002. Effect of condensed tannins on egg hatching and larval development of *Trichostrongylus colubriformis in vitro*. *Veterinary Record*, **150,** 65-69.

Mole, S., Ross, J. A. M. et Waterman, P. G. 1988. Light-induced variation in phenolic levels in foliage of rain-forest plants. I. Chemical changes. *Journal of Chemical Ecology*, **14** (1)**,** 1-21.

Mole, S. et Waterman, P. G. 1988. Light-induced variation in phenolic levels in foliage of rain-forest plants. II.Potential significance to herbivores. *Journal of Chemical Ecology*, **14** (1)**,** 23-34.

Mole, S., Butler, L. G. et Iason, G. 1990. Defense against dietary tannin in herbivores : a survey for proline-rich salivary proteins in mammals. *Biochemical Systematics and Ecology*, **18** (4)**,** 287-293.

Mowry, C. B., McCann, C. M., Lessnau, R. et Dierenfeld, E. S. 1997. Secondary compounds in foods selected by free-ranging primates on St. Catherines Island, GA. http://www.nagonline.net.

Mowry, C. B. et Campbell, J. L. 2000. Nutrition. *Ring-tailed Lemur (Lemur catta) Husbandry Manual*. American Association of Zoos and Aquariums.

Müller, K.-H., Ahl, C. et Hartmann, G. 1997. Geophagy in masked Titi monkeys (*Callicebus personatus melanochir*) in Brazil. *Primates*, **38** (1)**,** 69-77.

Muruthi, P., Altmann, J. et Altmann, S. 1991. Resource base, parity, and reproductive condition affects females' feeding time and nutrient intake within and between groups of a baboon population. *Oecologia*, **87,** 467-472.

Nakagawa, N. 2000. Seasonal, sex and interspecific differences in activity time budgets and diets of patas monkeys (*Erythrocebus patas*) and Tantalus monkeys (*Cercopithecus aethiops tantalus*), living sympatrically in northern Cameroon. *Primates*, **41** (2)**,** 161-174.

Nakamichi, M., Koyama, N. et Jolly, A. 1996. Maternal responses to dead and dying infants. *International Journal of Primatology*, **17** (4)**,** 505-523.

Nakamichi, M. et Koyama, N. 1997. Social relationships among ring-tailed Lemurs (*Lemur catta*) in two free-ranging troops at Berenty reserve, Madagascar. *International Journal of Primatology*, **18** (1)**,** 73-93.

Nakamichi, M., Rakototiana, M. L. O. et Koyama, N. 1997. Effects of spatial proximity and allianecs on dominance relations among female ring-tailed Lemurs (*Lemur catta*) at Berenty reserve, Madagascar. *Primates*, **38** (3)**,** 331-340.

Naurato, N., Wong, P., Lu, Y., Wroblewski, K. et Bennick, A. 1999. Interaction of tannin with human salivary histatins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **47** (6)**,** 2229-2234.

Niezen, J. H., Robertson, H. A., Waghorn, G. C. et Charleston, W. A. G. 1998. Production, faecal egg counts and worm burdens of ewe lambs which grazed six contrasting forages. *Veterinary Parasitology*, **80,** 15-27.

Niezen, J. H., Waghorn, G. C. et Charleston, W. A. G. 1998. Establishment and fecundity of *Ostertagia circumcincta* and *Trichostrongylus colubriformis* in lambs fed Lotus

(*L. pedunculatus*) or perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *Veterinary Parasitology*, **78,** 13-21.

Niezen, J. H., Charleston, W. A. G., Robertson, H. A., Shelton, D., Waghorn, G. C. et Green, R. 2002. The effect of feeding sulla (Hedysarum coronarium) or lucerne (Medicago sativa) on lamb parasite burdens and development of immunity to gastrointestinal nematodes. *Veterinary Parasitology*, **105,** 229-245.

Niezen, J. H., Waghorn, G. C., Graham, T., Carter, J. L. et Leathwick, D. M. 2002. The effect of diet fed to lambs on subsequent development of *Trichostrongylus colubriformis* larvae *in vitro* and on pasture. *Veterinary Parasitology*, **105,** 269-283.

Oates, J. F., Swain, T. et Zantovska, J. 1977. Secondary compounds and food selection by colobus monkeys. *Biochemical Systematics and Ecology*, **5,** 317-321.

Oates, J. F. 1978. Water-plant and soil consumption by Guereza monkeys (*Colobus guereza*) : a relationship with minerals and toxins in the diet? *Biotropica*, **10** (4)**,** 241-253.

Oates, J. F., Whitesides, G. H., Davies, A. G., Waterman, P. G., Green, S. M., DaSilva, G. L. et Mole, S. 1999. Déterminants des variations de la biomasse des primates en forêt tropicale : nouveaux résultats en Afrique de l'Ouest. http://www.carpe.umd.edu/products/PDF_files/Reports-Oates1.pdf

Oh, H. I., Hoff, J. E., Armstrong, G. S. et Haff, L. A. 1980. Hydrophobic interaction in tannin-protein complexes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **28,** 394-398.

Overdorff, D. O. 1993. Similarities, differencies, and seasonal patterns in the diets of *Eulemur rubriventer* and *Eulemur fulvus rufus* in the Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology*, **14** (5)**,** 721-753.

Paolini, V., Bergeaud, J. P., Grisez, C., Prevot, F., Dorchies, P. et Hoste, H. 2003. Effects of condensed tannins on goats experimentally infected with *Haemonchus contortus*. *Veterinary Parasitology*, **113,** 253-261.

Paolini, V., Frayssines, A., De La Farge, F., Dorchies, P. et Hoste, H. 2003. Effects of condensed tannins on established populations and on incoming larvae of *Trichostrongylus colubriformis* and *Teladorsagia circumcincta* in goats. *Veterinary Research*, **34,** 331-339.

Paolini, V., Fouraste, I. et Hoste, H. 2004. *In vitro* effects of three woody plant and sainfoin extracts on 3rd-stage larvae and adult worms of three gastrointestinal nematodes. *Parasitology*, **129,** 69-77.

Pasquet, P., Oberti, B., El Ati, J. et Hladik, C. M. 2002. Relationships between threshold-based PROP sensitivity and food preferences of Tunisians. *Appetite*, **39,** 167-173.

Pereira, M. E. 1991. Asynchrony with estrous synchrony among ringtailed lemurs (Primates : Lemuridae). *Physiology et Behaviour*, **49** (1)**,** 47-52.

Pereira, M. E. 1993.a. Seasonal adjustment of growth rate and adult body weight in ringtailed lemurs. *Lemur Social Systems and Their Ecological Basis* (Éd. par Kappeler, P. M. et Ganzhorn, J. U.), pp. 205-221. New York : Plenum Press.

Pereira, M. E. 1993.b. Agonistic interaction, dominance relation, and ontogenetic trajectories in ringtailed lemurs. *Juvenile primates. Life history, development, and behavior* (Éd. par Pereira, M. E. et Fairbanks, L. A.), pp. 285-305. New York and Oxford : Oxford University Press.

Pereira, M. E. et Kappeler, P. M. 1997. Divergent systems of agonistic behaviour in lemurid primates. *Behaviour*, **134,** 225-274.

Pereira, M. E., Strohecker, R. A., Cavigelli, S. A., Hughes, C. L. et Pearson, D. D. 1999. Metabolic strategy and social behavior in Lemuridae. *New Directions in Lemur*

Studies (Éd. par Rakotosamimanana, B., Rasamimanana, H., Ganzhorn, J. U. et Goodman, S. J.), pp. 93-117. New York : Kluwer Academic/Plenum.

Peter-Rousseaux, R. 1980. Seasonal activiy rhythms, reproduction and body weight variation in five sympatric nocturnal prosimians, in simulated light and climatic condition. *Nocturnal Malagasy Primates* (Éd. par Charles-Dominique, P., Cooper, H. M., Hladik, A., Hladik, C. M., Pages, E., Pariente, G. F., Peter-Rousseaux, R., Petter, J. J. et Schilling, A.), pp. 137-152. New York : Academic Press.

Porter, L. J., Hrstich, L. N. et Chan, B. G. 1985. The conversion of procyanidins and prodelphinidins to cyanidin and delphinidin. *Phytochemistry*, **25** (1), 223-230.

Provenza, F. D., Burritt, E. A., Clausen, T. P., Bryant, J. P., Reichardt, P. B. et Distel, R. A. 1990. Conditioned flavor aversion : a mechanism for goats to avoid condensed tannins in blackbrush. *American Naturalist (the)*, **136** (6)**,** 810-828.

Prutkin, J., Duffy, V. B., Etter, L., Fast, K., Gardner, E., Lucchina, L. A., Snyder, D. J., Tie, K., Weiffenbach, J. et Bartoshuk, L. M. 2000. Genetic variation and interferences about prceived taste intensity in mice and men. *Physiology et Behavior*, **69,** 161-173.

Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory : a critical review. *Annual review of Ecology and Systematics*, **15,** 523-575.

Queyras, A., Scolavino, M., Puopolo, M. et Vitale, A. 2000. Social influence on induced food preference in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, **71,** 367-374.

Rasamimanana, H. 1999. Influence of social organisation patterns on food intake of *Lemur catta* in the berenty reserve. *New Directions in Lemur Studies* (Éd. par Rakotosamimanana, B., Rasamimanana, H., Ganzhorn, J. U. et Goodman, S. J.). New York : Kluwer Academic/Plenum.

Rasamimanana, H. 2004. *La dominance des femelles makis (Lemur catta) : quelles stratégies énergétiques et quelle qualité de ressources dans la réserve de Berenty, au sud de Madagascar*. Thèse de doctorat : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Reed, J. L. et McCarthy, B. C. 1996. Patterns of leaf tannin variation in chestnut oak (*Quercus prinus*) and black oak (*Quercus velutina*) with respect to topography in a southeastern Ohio oak-hickory forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **123** (2)**,** 243-248.

Remis, M. J. et Kerr, M. E. 2002. Taste reponses to fructose and tannic acid among Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla). International Journal of Primatology*, **23** (2)**,** 251-261.

Rhine, R. J. et Westlund, B. J. 1978. The nature of primary feeding habit in different age-sex classes of yellow baboons (*Papio cynocephalus*). *Folia primatologica*, **30,** 64-79.

Richard, A. F. et Nicoll, M. E. 1987. Female social dominance and basal metabolism in a Malagasy primate, *Propithecus verreauxi*. *American Journal of Primatology*, **12,** 309-314.

Rittner, U. et Reed, J. D. 1992. ¨Phenolics and *in vitro* degradability of protein and fibre in west African browse. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **73,** 1516-1528.

Robbins, C. T., Hanley, T. A., Hagerman, A. E., Hjeljord, O., Baker, D. L., Schwartz, C. C. et Mautz, W. W. 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants : reduction in protein availability. *Ecology*, **68** (1)**,** 98-107.

Robbins, C. T., Hagerman, A. E., Austin, P. J., McArthur, C. et Hanley, T. A. 1991. Variation in mammals physiological responses to a condensed tannin and its ecological implications. *Journal of Mammalogy*, **72** (3)**,** 480-486.

Rodriguez, E. et Wrangham, R. W. 1993. Zoopharmacognosy: the use of medicinal plants by animals. *Phytochemical Potential of Tropical Plants* (Éd. par Downum, K.R.), pp. 89-105. New York : Plenum Press.

Roeder, J.-J. et Fornasieri, I. 1995. Does agonistic dominance imply feeding priority in Lemurs? A study in *Eulemur fulvus mayottensis*. *International Journal of Primatology*, **16** (4)**,** 629-642.

Rolls, E. T. 2004. Taste, olfactory, texture and temperature multimodal representations in the brain, and their relevance to the control of appetite. *Primatologie*, **6,** 5-32.

Rose, L. 1994. Sex differences in diet and foraging behavior in white-faced capuchins (*Cebus capuchinus*). *International Journal of Primatology*, **15** (1)**,** 95-114.

Rossi, J. A., Jr. et Singleton, V. L. 1966. Flavor effects and adsorptive properties of purified fractions of grape-seed phenols. *American Journal of Enology and Viticulture*, **17,** 240.

Rozin, P., Haidt, J. et McCauley, C. R. 1993. Disgust. *Handbook of Emotions* (Éd. par Lewis, M. et Haviland, J. M.), pp. 575-594. New York and London : The Guilford Press.

Salunkhe, D. K. 1990. *Dietary tannins : consequences and remedies*. Boca Raton, Florida : CRC Press.

Sarni-Manchado, P., Cheynier, V. et Moutounet, M. 1999. Interactions of grape seed tannins with salivary proteins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **47** (1)**,** 42-47.

Sauther, M. L. et Nash, L. T. 1987. The effect of reproductive state and body size on food composition in captive *Galago senegalensis braccatus*. *American Journal of Physical Anthropology*, **73,** 81-88.

Sauther, M. L. 1991. Reproductive behavior of free-ranging *Lemur catta* at Beza Mahafaly special reserve, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*, **84,** 463-477.

Sauther, M. L. 1993. Resource competition in wild populations of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) : implications for female dominance. *Lemur Social Systems and Their Ecological Basis* (Éd. par Kappeler, P. M. et Ganzhorn, J. U.), pp. 135-153. New York : Plenum Press.

Sauther, M. L. et Sussman, R. W. 1993. A new interpretation of the social organization and mating system of the ring-tailed lemur (*Lemur catta*). *Lemur Social Systems and Their Ecological Basis* (Éd. par Kappeler, P. M. et Ganzhorn, J. U.), pp. 111-122. New York : Plenum Press.

Sauther, M. L. 1994. Wild plant use by pregnant and lactating ringatiled lemurs, with implications for early hominid foraging. *Eating on the wild side* (Éd. par Etkin, L. N.), pp. 240-256. Tucson : University of Arizona Press.

Sauther, M. L. 1998. Interplay of phenology and reproduction in ring-tailed lemurs : implications for ring-tailed lemur conservation. *Folia Primatologica*, **69** (suppl. 1)**,** 309-320.

Sauther, M. L., Sussman, R. W. et Gould, L. 1999. The socioecology of the ringtailed lemur : thirty-five years of research. *Evolutionary Anthropology*, **8** (4)**,** 120-132.

Sauther, M. L., Cuozzo, F. P. et Sussman, R. W. 2001. Analysis of dentition of a living wild population of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) from Beza Mahafaly, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*, **114** (3)**,** 215-223.

Scalbert, A., Monties, B. et Favre, J.-M. 1988. Polyphenols of *Quercus robur* : adult tree and *in vitro* grown calli and shoots. *Phytochemistry*, **27** (11)**,** 3483-3488.

Schanderl, S. H. 1970. *Methods in Food Analysis*. London : Academic Press.

Scheline, R. R. 1978. *Mammalian Metabolism of Plant Xenobiotics*. New York : Academic Press.

Schilling, A., Danilova, V. et Hellekant, G. 2004. Le prosimien, *Microcebus murinus*, perçoit-il les substances sucrées différemment des autres primates? *Primatologie*, **6,** 87-99.

Schultz, J. C., Nothnagle, P. J. et Baldwin, I. T. 1982. Seasonal and individual variation in leaf quality of two northern hardwoods tree species. *American Journal of Botany*, **69** (5)**,** 753-759.

Seikel, M. K., Hostettler, F. D. et Niemann, G. J. 1971. Phenolics of *Quercus rubra* wood. *Phytochemistry*, **10,** 2249-2251.

Setz, E. Z. F., Enzweiler, J., Solferini, V. N., Amêndola, M. P. et Berton, R. S. 1999. Geophagy in the golden-faced saki monkey (*Pithecia pithecia chrysocephala*) in the Central Amazon. *Journal of Zoology (London)*, **247,** 91-103.

Sewards, T. V. et Sewards, M. A. 2001. Cortical association areas in the gustatory system. *Neuroscience and behavioural reviews*, **25** (5)**,** 395-407.

Silk, J. B. 1987. Activities and feeding behavior of free-ranging pregnant baboons. *International Journal of Primatology*, **8** (6)**,** 593-613.

Simmen, B. et Hladik, C. M. 1988. Seasonal variation of taste threshold for sucrose in a prosimian species, *Microcebue murinus*. *Folia Primatologica*, **51,** 152-157.

Simmen, B. 1992. Seuil de discrimination et réponses supraliminaires à des solutions de fructose en fonction du régime alimentaire des primates Callitrichidae. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **315** (III)**,** 151-157.

Simmen, B. et Hladik, C. M. 1993. Perception gustative et adaptation à l'environnement nutritionnel des primates non-humains et des populations humaines. *Bulletin et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, **5** (3-4)**,** 343-354.

Simmen, B. 1994. Taste discrimination and diet differentiation among New World primates. *The Digestive System in Mammals : Food, Form and Function* (Éd. par Chivers, D. J. et Langer, P.), pp. 150-165 : Cambridge University Press.

Simmen, B., Hladik, A., Ramasiarisoa, P. L., Iaconell, S. et Hladik, C. M. 1999. Taste discrimination in lemurs and other primates, and the relationships to distribution of plant allelochemicals in different habitats of Madagascar. *New Directions in Lemur Studies* (Éd. par Rakotosamimanana, B., Rasamimanana, H., Ganzhorn, J. U. et Goodman, S. J.), pp. 201-219. New York : Kluwer Academic/Plenum.

Simmen, B., Josseaume, B. et Atramentowicz, M. 1999. Frugivory and taste responses to fructose and tannid acid in a prosimian primate and a didelphid marsupial. *Journal of Chemical Ecology*, **25** (2)**,** 331-346.

Simmen, B. et Charlot, S. 2003. A comparison of taste thresholds for sweet and astringent-tasting compounds in great apes. *C. R. Biologies*, **326,** 449-455.

Simmen, B., Hladik, A. et Ramasiarisoa, P. 2003. Food intake and diet overlap in natuve *Lemur catta* and *Propithecus verreauxi* and introduced *Eulemur fulvus* at Berenty, southern Madagascar. *International Journal of Primatology*, **5,** 949-968.

Simmen, B., Peronny, S., Jeanson, M., Hladik, A. et Marez, A. 2005. Diet quality and taste perception of plant secondary metabolites by *Lemur catta*. *Ringtailed lemur biology* (Éd. par Jolly, A., Koyama, N., Rasamimanana, H. et Sussman, R. W.) : Springer.

Snakkers, G., Nepveu, G., Guilley, E. et Cantagrel, R. 2000. Variabilités géographique, sylvicole et individuelle de la teneur en extractibles de chênes sessiles français (*Quercus petraea* Liebl.) : polyphénols, octalactones et phénols volatils. *Annals of Forest Science*, **57** (3)**,** 251-260.

Spelman, L. H., Osborn, K. G. et Anderson, M. P. 1989. Pathogenesis of hemosiderosis in Lemurs : role of dietary iron, tannin, and ascorbic acid. *Zoo Biology*, **8** (3)**,** 239-251.

Srivastava, A. 1992. Use of resources by free-ranging female langurs (*Presbytis entellus*) during different reproductive phases. *Folia primatologica*, **59** (3)**,** 157-162.

Stahl, D. et Kaumanns, W. 2003. Food competition in captive female sooty mangabeys (Cercocebus torquatus atys). *Primates*, **44** (3)**,** 203-216.

Steiner, J. E. et Glaser, D. 1984. Differential behavioural responses to taste stimuli in nonhuman primates. *Journal of Human Evolution*, **13,** 709-723.

Steiner, J. E., Glaser, D., Hawilo, M. E. et Berridge, K. C. 2001. Comparative expression of hedonic impact : affective reactions to taste by human infants and other primates. *Neuroscience and behavioural reviews*, **25** (1)**,** 53-74.

Struhsaker, T. T., Cooney, D. O. et Siex, K. S. 1997. Charcoal consumption ny zanzibar red colobus monkeys : its function and its ecological and demographic consequences. *International Journal of Primatology*, **18** (1)**,** 61-72.

Stuart, M., Pendergast, V., Rumfelt, S., Pierberg, S., Greenspan, L., Glander, K. et Clarke, M. 1998. Parasites of wild howlers (*Alouatta spp.*). *International Journal of Primatology*, **19** (3)**,** 493-512.

Sussman, R. W. 1974. Ecological distinctions in sympatric species of Lemur. *Prosimian Biology* (Éd. par Martin, R. D., Doyle, G. A. et Walker, A. C.), pp. 75-108. London : Duckworth.

Sussman, R. W. 1976. Ecologie de deux espèces coexistantes de Lemur : *Lemur catta* et *Lemur fuvlus rufus*. *Bulletin de l'Académie Malgache*, **52** (1-2)**,** 175-191.

Sussman, R. W. 1977. Feeding behaviour of *Lemur catta* and *Lemur fulvus*. *Primate Ecology : Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes* (Éd. par Clutton-Brock, T. H.). London : Academic Press.

Sussman, R. W. 1986. Lemur conservation in Madagascar : the status of lemurs in the south. *Primate Conservation - the newsletter and journal of the IUCN/SSC primate species group*, **7,** 86-92.

Swain, T. 1977. Secondary compounds as protective agents. *Annual review of plant Physiology*, **28,** 479-501.

Swain, T. 1979. Tannins and lignins. *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites* (Éd. par Rosenthal, G. A. et Janzen, D. H.), pp. 637-682. New york : Academic Press.

Takemura, A., Ike, H., Toda, I., Tamada, Y., Mouri, T., Shigehara, N. et Suwa, F. 2002. SEM studies of the lingual papillae of the ring-tailed Lemur (*Lemur catta*). The filiform and the fungiform papillae. *Primate Research*, **18,** 35-42.

Tarnaud, L. 2002. *L'ontogénèse du comportement alimentaire du primate Eulemur fulvus en forêt sèche (Mayotte, Archipel des Comores) en relation avec le lien mère-jeune et la disponibilité des ressources alimentaires*. Thèse de doctorat: Université Paris V.

Thaw, A. K. 1996. Changes in taste threshold over the life span of the Sprague-Dawley rat. *Chemical Senses*, **21,** 189-193.

Tilden, C. D. et Oftedal, O. T. 1995. The bioenergetics of reproduction in prosimian primates : is it related to female dominance? *Creatures of the Dark : The Nocturnal Prosimians* (Éd. par Alterman, L. E. A.), pp. 119-131. New York : Plenum Press.

Van Horn, R. N. 1975. Primate breeding season : photoperiodic regulation in captive *Lemur catta*. *Folia primatologica*, **24** (2-3)**,** 203-220.

Van Horn, R. N. et Resko, J. A. 1977. The reproductive cycle of the ring-tailed Lemur (*Lemur catta*) : sex steroid levels and sexual receptivity under controlled photoperiods. *Endocrinology*, **101** (5)**,** 1579-1586.

Van Horn, R. N. et Eaton, G. G. 1979. Reproductive physiology and behavior in prosimians. *The study of prosimian behavior* (Éd. par Doyle, G. A. et Martin, R. D.), pp. 79-122. New York : Academic Press.

Visalberghi, E. et Fragaszy, D. 1995. The behaviour of capuchin monkeys, *Cebus apella*, with novel food : the role of social context. *Animal Behaviour*, **49,** 1089-1095.

Visalberghi, E. et Addessi, E. 2000. Seeing group members eating a familiar food enhances the acceptance of novel foods in capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, **60,** 69-76.

Visalberghi, E. et Addessi, E. 2001. Acceptance of novel foods in capuchin monkeys : do specific social facilitation and visual stimulus enhancement play a role? *Animal Behaviour*, **62,** 567-576.

Visalberghi, E., Sabbatini, G., Stammati, M. et Addessi, E. 2003. Preferences towards novel foods in Cebus apella : the role of nutrients and social influenecs. *Physiology et Behavior*, **80,** 341-349.

Vivas, N., Laguerre, M., Glories, Y., Bourgeois, G. et Vitry, C. 1995. Structure simulation of two ellagitannins from *Quercus robur* L. *Phytochemistry*, **39** (5)**,** 1193-1199.

Waghorn, G. C. 1996. Condensed tannins and nutrition absorption from the small intestine. *Book Condensed tannins and nutrition absorption from the small intestine* (Éd. par Rode, L. M.), pp. 175-194. Lethbridge Research Centre.

Waghorn, G. C. et McNabb, W. C. 2003. Consequences of plant phenolic compounds for productivity and health of ruminants. *Proceedings of the Nutrition Society*, **62,** 383-392.

Wakibara, J. V., Huffman, M. A., Wink, M., Reich, S., Aufreiter, S., Hancock, R. G. V., Sodhi, R., Mahaney, W. C. et Russel, S. 2001. The adaptive significance of geophagy for japanese macaques (*Macaca fuscata*) at Arashiyama, Japan. *International Journal of Primatology*, **22** (3)**,** 495-520.

Wang, Y., Douglas, G. B., Waghorn, G. C., Barry, T. N. et Foote, A. G. 1996. The effect of condensed tannins in Lotus corniculatus upon the lactation performance in ewes. *Journal of Agricultural Science*, **126,** 353-362.

Waterman, P. G. 1984. Food acquisition and processing as a function of plant chemistry. *Food acquisition and processing in Primates* (Éd. par Chivers, D. J., Woods, B. A. et Bils, A.), pp. 177-211. New York and London : Plenum Press.

Waterman, P. G., Ross, J. A. M. et McKey, D. B. 1984. Factors affecting levels of some phenolic compounds, digestibility, and nitrogen contene of the mature leaves of *Barteria fistulosa* (Passifloraceae). *Journal of Chemical Ecology*, **10** (3)**,** 387-401.

Wood, C., Fang, S. G., Hunt, A., Streich, W. J. et Clauss, M. 2003. Increased iron absorption in Lemurs : quantitative screening and assessment of dietary prevention. *American Journal of Primatology*, **61** (3)**,** 101-110.

Woodhead, S. 1981. Environmental and biotic factors affecting the phenolic content of different cultivars of *Sorghum bicolor*. *Journal of Chemical Ecology*, **7** (6)**,** 1035-1047.

Woodward, S. L., Auldist, M. J., Laboyrie, P. J. et Jansen, E. B. L. 1999. Effect of Lotus corniculatus and condensed tannins on milk yield and milk composition of dairy cows. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, **54,** 152-155.

Wrangham, R. W. 1995. Leaf-Swallowing by Chimpanzees and Its Relationship to Tapeworm Infection. *American Journal of Primatology,* **37,** 297–304

Wrangham, R. W. et Waterman, P. G. 1981. Feeding behaviour of vervet monkeys on *Acacia tortilis* and *Acacia xanthophloea* : with special reference to reproductive strategies and tannin production. *Jounal of Animal Ecology,* **50,** 715-731.

Wrangham, R.W. et Nishida, T. 1983. *Aspilia spp.* leaves : a puzzle in the feeding behavior of wild chimpanzees. *Primates,* **24** (2), 276-282.

Wrangham, R.W. et Goodall, J. 1989. Chimpanzee use of medicinal leaves. *Understanding Chimpanzees* (Éd. par Heltne, P. G. et Marquardt, L. A., pp. 22-37. Cambridge : Harvard University Press.

Wrangham, R. W., Conklin-Brittain, N. L. et Hunt, K. D. 1998. Dietary response of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance. I. Antifeedants. *International Journal of Primatology,* **19** (6)**,** 949-970.

Wroblewski, K., Muhandiram, R., Chakrabartty, A. et Bennick, A. 2001. The molecular interaction of human salivary histatins with polyphenolic compounds. *European Journal of Biochemistry,* **268** (16)**,** 4384-4397.

Yamashita, N. 1996. Seasonality and site specificity of mechanical dietary patterns in two Malagasy Lemur families (Lemuridae and Indriidae). *International Journal of Primatology,* **17** (3)**,** 355-387.

Yamashita, N. 2002. Diets of two Lemur species in different microhabitats in Beza Mahafaly special reserve, Madagascar. *International Journal of Primatology,* **23** (5)**,** 1025-1051.

Yamashita, N. 2003. Food procurement and tooth use in two sympatric lemur species. *American Journal of Physical Anthropology,* **121,** 125-133.

Yan, Q. et Bennick, A. 1995. Identification of histatins as tannin-binding proteins in human saliva. *The Biochemical Journal,* **311** (1)**,** 341-347.

Zitko, V. et Rosik, J. 1962. Tannin-gelatin reaction in Lichte der Theorie de Reaktionen kleiner Molekule mit Makromolekulern. *Collection of Czechoslovak Chemical Communications,* **27,** 2058.

Zucker, W. V. 1983. Tannins : does structure determine function? An ecological perspective. *American Naturalist (the),* **121** (3)**,** 335-365.

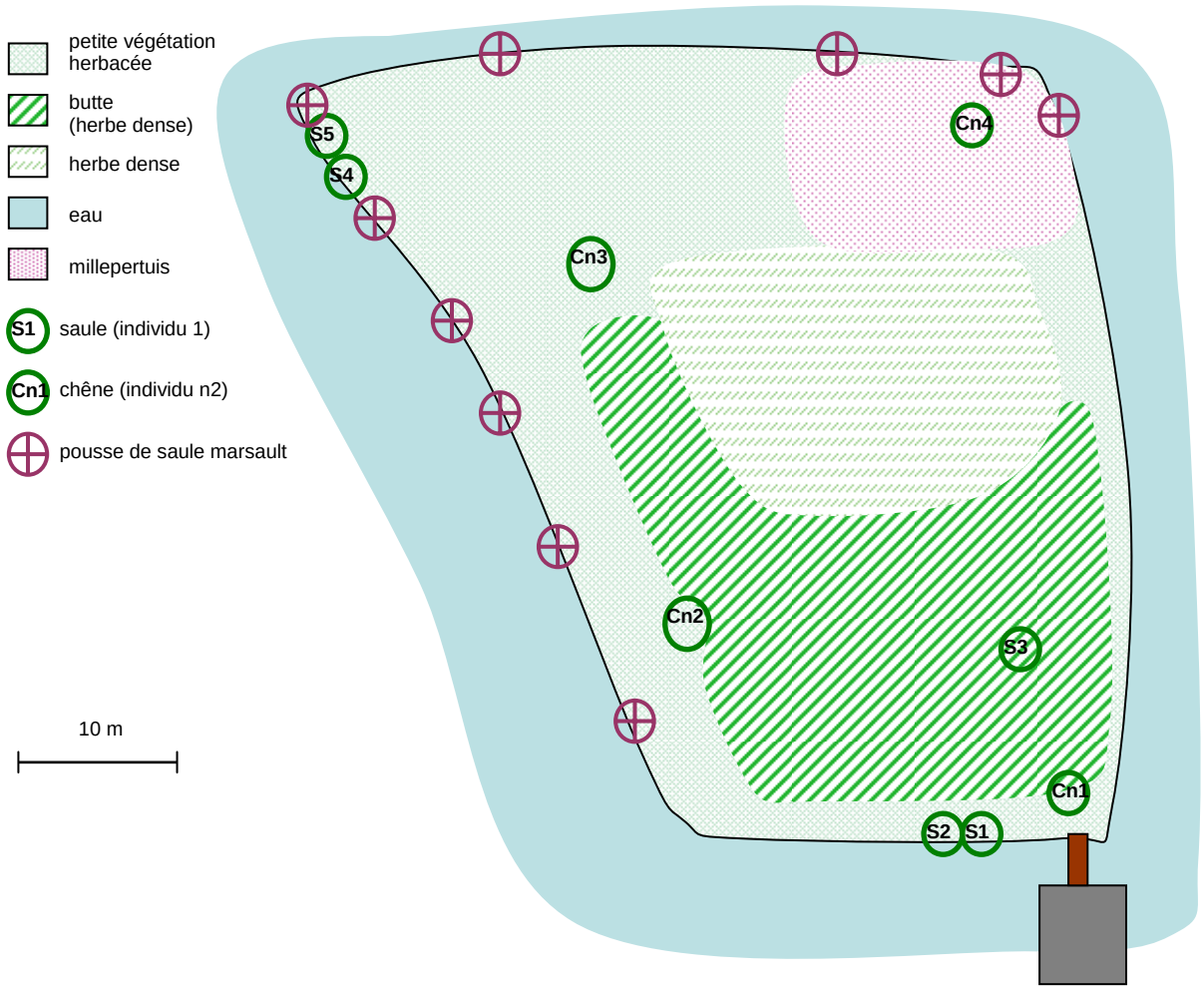
ANNEXES

Annexe 1

Plan de l'ancien enclos

Annexe 2

Plan du nouvel enclos



Annexe 3

Plantes de l'ancien enclos consommées par les makis

Brachypode des bois (*Brachypodium sylvaticum*)
Brome stérile (*Bromus sterilis*)
Carex maigre (*Carex sylvatica*)
Chardon (*Carduus sp*.)
Charme (*Carpinus betulus*)
Chêne sessile (*Quercus petraea*)
Chiendent des prés (*Agropyron caninum*)
Dactyle (*Dactylis glomerata*)
Fétuque élevée (*Festuca elatior*)
Flouve odorante (*Anthoxanthum odoratum*)
Fraisier sauvage (*Fragaria vesca*)
Frêne (*Fraxinus excelsior*)
Geranium disséqué (*Geranium dissectum*)
Houlque laineuse (*Holcus lanatus*)
Ivraie vivace (*Lolium perenne*)
Ortie dioïque (*Urtica dioica*)
Pétasite (*Petasites hybridus*)
Potentille ansérine (*Potentilla anserina*)
Potentille rampante (*Potentilla reptans*)
Renoncule âcre (*Ranunculus acris*)
Ronce (*Rubus fruticosus*)
Scrofulaire noueuse (*Scrofularia nodosa*)
Tilleul (*Tilia sylvestris*)
Trèfle blanc (*Trifolium repens*)

Autres plantes de l'ancien enclos

Circée (*Circaea lutetiana*)
Grande consoude (*Symphytum* x *uplandicum*)

Annexe 3

Plantes du nouvel enclos consommées par les makis

Armoise (*Artemisia vulgaris*)
Brunelle (*Brunella vulgaris*)
Chardon (*Carduus* sp.)
Chêne sessile (*Quercus petraea*)
Cognassier (*Cydonia oblonga*)
Cotoneaster (*Cotoneaster vulgaris*)
Eleagnus ebbingei
Epilobe velu (*Epilobium hirsutum*)
Erigeron du Canada (*Conyza canadensis*)
Fraisier sauvage (*Fragaria vesca*)
Ivraie vivace (*Lolium perenne*)
Jonc (*Juncus* sp.)
Laurier-cerise (*Prunus lauracerasus*)
Millepertuis (*Hypericum perforatum*)
Morelle noire (*Solanum nigrum*)
Morelle douce-amère (*Solanum dulcamara*)
Mouron (*Anagallis arvensis*)
Picris fausse-épervière (*Picris hieracioides*)
Pommier du Japon (*Malus floribunda*)
Renouée persicaire (*Polygonum persicaria*)
Ronce (*Rubus fruticosus*)
Rumex (*Rumex* sp.)
Saule marsault (*Salix caprea*)
Saule cendré (*Salix cinerea*)
Scrofulaire noueuse (*Scrofularia nodosa*)

Annexe 5

Protocoles d'analyse des tannins

1. PREPARATION DES EXTRAITS: METHODE MARTIN & MARTIN (1982)

- Echantillons séchés à l'étuve (50 à 60°C)
- **60 mg** de poudre + **4ml** méthanol aqueux bouillant 50% (v/v) dans un tube à centrifuger bouché; vortexer; placer dans une étuve à 95°C pendant **8'**
- Centrifuger à 12 000g, **15',** à 5°C
- Conserver le surnageant; sur le culot, mettre 4 ml éthanol et recommencer
- Combiner les deux surnageants et ajuster à 10 ml avec le même méthanol

Diluer à moitié et au quart

2. DETERMINATION DES PHENOLS TOTAUX: METHODE MODIFIEE AU BLEU DE PRUSSE, GRAHAM 1992 DANS HAGERMAN 1995

a. Réactifs:

- SOLUTION DE $FeCL_3$ 0,02 M DANS HCL 0,1 M (légèrement colorée en jaune)
  1. **8,3 ml** HCl concentré dans 1 l d'eau distillée = HCl 0,1 M
  2. **3,24 g** de $FeCl_3$ anhydre dans 1 l d'HCl 0,1 M

- SOLUTION DE FERRICYANURE DE POTASSIUM (jaune)
  5.26 g de $K_3Fe(CN)_6$ dans 1 l d'eau distillée

- SOLUTION STABILISATRICE (stable pendant une semaine au réfrigérateur, 5 ml par échantillon)
  1. **1g** gomme arabique + 80 ml eau distillée, bouillir pendant 25'
  2. Filtrer cette solution sous vide avec papier Whatman n°1, compléter à 100 ml avec eau distillée (= gomme arabique 1%)
  3. **10 ml** H_3PO_4 (85%) + **10 ml** gomme arabique 1% + 30 ml eau distillée, réfrigérer.

b. Méthode:

1. Mettre **0,1 ml** de l'extrait dans un tube à essai de 10 ml, ajouter 3 ml eau distillée (déionisée), vortexer.
2. A chaque échantillon, ajouter
   - **1 ml** $K_3Fe(CN)_6$
   - **1 ml** $FeCl_3$ (moins d'1' entre les 2 ajouts)
   - vortexer, attendre **15'**
3. Ajouter 5 ml de solution stabilisatrice, vortexer
4. Vortexer et lire la DO à 700 nm, lui soustraire la valeur du « blanc »

c. « Blanc » :

- 0.1 ml méthanol
- + 3 ml eau distillée, vortexer
- + 1 ml $K_3Fe(CN)_6$
- + 1 ml $FeCl_3$ (moins d'1'), vortexer
- Après 15', ajouter solution stabilisatrice, vortexer puis lire DO

d. Gamme étalon :

3 gammes étalon : Acide tannique, acide gallique, quebracho aux concentrations : 10^{-3}M, 5.10^{-4}M, 10^{-4}M, 5.10^{-5}M.
Acide gallique : 0,018813 g dans 100 ml méthanol = solution mère à 10^{-3} M
Acide tannique : 0,170120 g dans 100 mL

3. DETERMINATION DES TANNINS CONDENSES (METHODE AU BUTANOL ACIDE, PORTER ET AL, 1986, DANS HAGERMAN 1985)

a. Réactifs :

BUTANOL ACIDE

950 ml butanol + **50 ml** HCl concentré

REACTIF FER = solution à 2% d'ammonium sulfate ferrique dans HCl 2N

1. HCl 2N : **16,6 ml** HCl concentré dans 100 ml eau distillée
2. Dissoudre **0,5 g** de $FeNH_4(SO_4)_2$ 12 H_2O dans **25 ml** d'HCl 2N. Conserver dans flacon brun.

b. Méthode :

1. Dans un tube de culture avec bouchon vissé : **6 ml** Butanol acide avec **1 ml** d'échantillon (ou volume plus petit complété à 1 ml avec du méthanol).
2. Ajouter **0,2 ml** de réactif fer, vortexer
3. Fermer le tube (pas à fond) et mettre dans un bain marie bouillant pendant **50'.**
4. Refroidir le tube et lire l'absorbance à 550nm (soustraire la valeur du blanc)

Blanc : méthanol, butanol, réactif fer.
Gamme étalon avec du quebracho.

c. Modification pour les pigments :

Si les pigments sont colorés avant chauffage, lire l'absorbance avant chauffage et soustraire cette valeur de l'absorbance après chauffage.

Annexe 6

Protocole de coproscopie

Mettre une partie du prélèvement dans un flacon gradué, dans lequel on ajoute le sulfate de zinc jusqu'à formation d'un ménisque convergent.

Placer une lamelle sur le ménisque et laisser reposer 15 minutes.

Récupérer la lamelle qui entraîne sur sa face inférieure une goutte de liquide dans laquelle se sont accumulés les œufs et la poser sur une lame.

Examiner au microscope.

Annexe 7

Grille de conversion items – bouchées

ITEM	NOMBRE D'ITEMS DANS UNE BOUCHEE
Bourgeon ouvert de ronce (feuilles sortant)	1
Bourgeon ouvert de saule (feuilles sortant)	2
Bourgeons	5
Feuilles de chêne (taille moyenne)	1,5
Feuilles de saule (taille moyenne)	1
Fleur d'érigeron	5
Fleur de brunelle	3
Fleur de millepertuis	5
Fleur de morelle	5
Fleur de mouron	5
Fleur de picris	3
Fleur de potentille rampante	5
Fleur de renoncule	5
Fleur de renouée	3
Fleur de ronce	3
Fleur de scrofulaire	5
Fleur de tilleul	5
Fleur de trèfle blanc	3
Fruit *d'eleagnus ebbingei*	4
Fruit de « tout petit buisson »	10
Fruit de cotoneaster	5
Fruit de laurier	5
Fruit de morelle	4
Gland de chêne	0,5
Jeunes feuilles de saule pleureur	3
Jonc	10 cm de long
Mûre sauvage	1
Tige	5 cm de long

Taste perception and consumption of tannins by *Lemur catta*

The feeding behavior of primates is conditioned both by the available resources (depending on the seasons) and by the animal's own choice, involving individual criteria. The consumed foods are picked according to their chemical components (nutriments, toxic elements…): the gustative system acts as an intermediary between the primate and the chosen food. Tannins are strongly toxic secondary components in most common plants. The *Lemur catta*, an emblematic primate of Madagascar, is regularly exposed to tannins in its natural environment.

In temperate climate, and exposed to a highly tannic vegetation (oaks, willows, bramble), captive *Lemur catta* spontaneously use to eat plants which taste is perceived as repulsive (from 0,1 g/L for tannic acid, a threshold determined by the "two-bottle test"). Both the quantities of consumed tannins and the concentration of tannins in the diet of the animals vary, according to the seasons, whereas the perception of the taste of tannic acid doesn't change. On the other hand, individual differences in tannin consumption can be explained by differences in taste perception: the most sensitive animals are the heaviest tannin consumers.

The animals' consumption of soil observed almost daily (usually in the morning, with an empty stomach) is clearly linked to the consumption of tannin plants; geophagy could therefore be a protection, since clay has the capacity to adsorb tannins. The consumed condensed tannins could play a role in the progressive diminution of the animal's parasitism. Semi-freedom, completed with an access to varied types of plants, allows captive lemurs to diversify their food and to share some activities as wild lemurs.

RÉSUMÉ

Le comportement alimentaire des primates varie en fonction de la disponibilité des ressources donc des saisons, et du choix de l'animal, facteur lié à des paramètres individuels. Les aliments consommés sont choisis en fonction de leur chimie (présence de nutriments, de composés toxiques…), et c'est le système gustatif qui permet de faire le lien entre un primate et les aliments qu'il consomme. Les tannins, toxiques à forte dose, sont les composés secondaires des plantes les plus répandus. Le *Lemur catta*, primate emblématique de Madagascar y est confronté dans son milieu naturel.

L'étude de lémurs catta captifs, confrontés à des plantes de climat tempéré riches en tannins (chênes, saules, ronces) montre qu'ils consomment spontanément des tannins dont le goût est perçu comme répulsif (dès 0,1 g/L pour l'acide tannique, seuil déterminé par le « two-bottle test »). Les quantités de tannins consommés et la concentration en tannins du régime varient en fonction des saisons alors que la perception du goût de l'acide tannique ne varie pas. Par contre, les différences individuelles de consommation de tannins sont expliquées par les différences de perception gustative : les animaux les plus sensibles aux tannins en sont les plus gros consommateurs.

La consommation de terre observée quasi-quotidiennement (principalement le matin, souvent à jeun) est corrélée avec celle de plantes à tannins, la géophagie serait alors un moyen de protection utilisé par les lémurs catta, les argiles ayant la capacité d'adsorber les tannins. Les tannins condensés consommés pourraient jouer un rôle dans la diminution avec le temps du parasitisme des individus. La semi-liberté associée à un accès à des plantes variées apporte de nombreux avantages aux lémuriens captifs car elle leur permet de diversifier leur alimentation et d'avoir accès à certaines activités pratiquées par les lémuriens sauvages.

DISCIPLINE

Éco-ethologie

MOTS CLES

Lemur catta, tannins, comportement alimentaire, perception gustative, différences interindividuelles, géophagie, parasitisme

ADRESSE DU LABORATOIRE

UMR 5145 CNRS-MNHN-Paris 7
Éco-anthropologie et Ethnobiologie
Laboratoire d'Ecologie Générale
4, avenue du petit château
91800 Brunoy