

## RICHESSSE EN MÉTABOLITES SECONDAIRES DES FORÊTS DE MAYOTTE ET DE MADAGASCAR ET INCIDENCE SUR LA CONSOMMATION DE FEUILLAGE CHEZ DEUX ESPÈCES DE LÉMURS (*EULEMUR* SPP.)

Bruno SIMMEN<sup>1\*</sup>, Laurent TARNAUD<sup>1</sup>, Françoise BAYART<sup>2</sup>, Annette HLADIK<sup>1</sup>, Anne-Laure THIBERGE<sup>1</sup>, Stéphanie JASPART<sup>1</sup>, Marc JEANSON<sup>1</sup> & André MAREZ<sup>3</sup>

**SUMMARY.** — *Secondary metabolite contents in the forests of Mayotte and Madagascar, and their incidence on two leaf-eating lemur species (Eulemur spp.).* — We measured concentrations of total phenolics (TP), condensed tannins (CT), and total alkaloids, as well as bovine serum albumin precipitation (BSAp), in leaves of lianas, trees, and palms from six tropical forests (four rainforests plus one dry forest in Mayotte Island, and one anthropogenic rainforest in Madagascar). We established chemical profiles for each site, weighting metabolite concentrations found in mature tree leaves by relative tree species abundance (as measured by dbh along transects). Alkaloids were generally rare, except in the anthropogenic forest, in which introduced mango trees and cashew trees are abundant. In contrast, the six forest sites differed considerably with regard to TP, CT, and BSAp, due to variation in the local abundance of a few antinutrient-rich plant species. Such variation does not conform in any simple way to current theories on the evolution of plant chemical defences. Current theories predict that environments with similar plant diversity, as in all 6 forests studied here (mostly including insular forests), should exhibit the same category of anti-herbivore chemical defence (tannin versus alkaloid strategy sensu Lebeton or Feeny). It is possible that distribution patterns of secondary compounds in Mayotte forests actually result from peculiar dynamics of plant-herbivore interactions, as may be expected in insular ecosystems with low biodiversity, high rates of endemism, and eventually lack of equilibrium between populations of herbivores and plants. The relative lack of phenolics and alkaloids in the humid forests growing on Mayotte's fertile volcanic soils may also be interpreted according to the resource availability theory of Coley *et al.* (1985). In environments where nutrients are widely available, costs of replacing leaves ingested by herbivores may be lower than costs of investing in chemical defences. Frugivorous/folivorous lemurs (*Eulemur fulvus* and *Eulemur macaco*) occurring in the study forests differed markedly with regard to their ability to tolerate phenolic compounds. Leaf choice of *E. macaco* (but not *E. fulvus*) was negatively correlated to TP and BSAp. The differential deterrent effect of secondary metabolites has ramifications for lemur diet width, population densities, and ecological plasticity. The positive correlation between TP and BSAp (and lack of correlation between CT and BSAp) suggests that total phenolics should be used instead of condensed tannins in models predicting densities of leaf-eating primates based on the nutritional quality of the environment.

**RÉSUMÉ.** — Nous avons comparé la richesse en composés phénoliques et en alcaloïdes de six massifs forestiers tropicaux (quatre forêts denses humides plus une forêt sèche dans l'île de Mayotte, et une forêt humide anthropisée à Madagascar). Les dosages ont porté sur les phénols totaux, les tannins condensés, les alcaloïdes totaux présents dans les feuilles des lianes, des arbres et des palmiers, et ont été complétés par un test de précipitation de l'albumine de sérum bovin (BSA). Les profils chimiques ont

<sup>1</sup> CNRS/Muséum National d'Histoire Naturelle (UMR 5145), Département HNS, 4 avenue du Petit Château, 91800, Brunoy, France

<sup>2</sup> CNRS/Muséum National d'Histoire Naturelle (UMR 5176), Département EGB, 4 avenue du Petit Château, 91800, Brunoy, France

<sup>3</sup> IUT de Créteil, Université Paris XII

\* Adresse de correspondance ([simmen@ccr.jussieu.fr](mailto:simmen@ccr.jussieu.fr))

été établis pour chaque site en pondérant les concentrations de métabolites dans les feuilles matures des arbres par l'abondance relative de ceux-ci (d'après les recensements sur transects et les mesures de diamètres). Les alcaloïdes sont généralement peu fréquents, à l'exception du site anthropisé où les manguiers et les anacardiés ont été introduits. Au contraire, la richesse en phénols totaux, en tannins condensés, ou en métabolites précipitant la BSA diffère considérablement entre les forêts en fonction de la prédominance locale de certaines espèces à fortes concentrations en composés phénoliques. Cette variabilité s'accorde difficilement avec la prévision théorique d'une même « tactique » de défense chimique des plantes contre les herbivores (tannins *versus* alcaloïdes, *sensu* Lebreton ou Feeny) dans les milieux à faible diversité spécifique. La nature insulaire de la plupart des forêts étudiées, avec des peuplements relativement récents, peut cependant déterminer les particularismes locaux des processus coévolutifs liant les populations d'herbivores et de végétaux. La relative pauvreté en phénols et en alcaloïdes des forêts humides de Mayotte pourrait aussi s'expliquer par des conditions édaphiques (sol fertile sur un socle volcanique) favorables au renouvellement à coût limité des tissus végétaux endommagés, selon la théorie de Coley *et al.* (1985). Les espèces de primates frugivores-folivores (*Eulemur fulvus* et *Eulemur macaco*) habitant les forêts étudiées se différencient nettement quant à leur tolérance vis-à-vis des composés phénoliques. Contrairement à *E. fulvus*, les choix alimentaires de feuilles par *E. macaco* sont négativement corrélés à la teneur en phénols totaux et à la capacité de précipiter la BSA. Les différences interspécifiques de tolérance sont discutées en relation avec la possibilité d'élargir le répertoire alimentaire, les densités de population et l'ubiquité d'une espèce de lémurien par rapport à l'autre. La relation positive entre phénols totaux et efficacité de précipitation de la BSA (alors qu'elle est faible ou nulle entre tannins condensés et BSA), suggère que la mesure des phénols totaux, de préférence aux tannins condensés, soit intégrée à l'analyse prédictive des densités de primates consommateurs de feuillage en fonction de la qualité nutritionnelle de l'environnement.

---

Depuis les premières interprétations adaptatives de la présence des métabolites secondaires dans les végétaux (Ehrlich & Raven, 1964 ; Whittaker & Feeny, 1971), des distinctions ont été opérées pour classer ces composés selon la spécificité de leur activité biologique sur les herbivores (Feeny, 1970, 1976 ; Rhoades & Cates, 1976). Lebreton (1982) a explicité la notion de « tactiques » de défenses chimiques des plantes basées sur des substances efficaces à faible dose (toxines de type alcaloïdes) ou bien sur des substances actives en fortes concentrations (par exemple les tannins, inhibiteurs de la digestion des protéines). Dans une conception étendue à l'écosystème, l'orientation privilégiée de l'une des deux tactiques phytochimiques sur l'autre varierait en fonction de la diversité locale des végétaux et du degré d'exposition des plantes aux herbivores, en particulier aux insectes qui constituent une pression sélective majeure du fait de leurs très fortes biomasses. Lebreton (1982), comme d'autres auteurs (Hladik *et al.*, 2000), prévoient la prédominance de défenses chimiques davantage spécifiques comme les alcaloïdes dans les habitats peu diversifiés, alors qu'inversement, selon la théorie de la « plant apparency » (Feeny, 1976), les végétaux les plus abondants se prémuniraient efficacement du risque d'attaques massives des espèces spécialisées à l'aide de défenses quantitatives comme les tannins, réputés difficiles à détoxifier.

Dans une théorie alternative à ces hypothèses co-évolutives, Coley *et al.* (1985) proposent que le type de défenses chimiques adoptées contre les herbivores soit essentiellement lié à la disponibilité en nutriments et à la physiologie de la croissance de l'espèce végétale. La combinaison des deux facteurs détermine alors la capacité de remplacer les tissus endommagés, et le degré d'exposition d'une plante à des herbivores spécialisés ou généralistes n'a pas d'effets, en termes de pressions de sélection, sur la synthèse d'un type de métabolite secondaire particulier.

De nombreuses études ont alimenté ces différentes conceptions en comparant la chimie d'espèces végétales présentant des vitesses de croissance contrastées, avec la prise en compte des caractéristiques édaphiques, ou en se focalisant sur les interactions spécifiques de plantes et d'herbivores (*cf.* Howe & Westley, 1988). À l'inverse, l'approche globale des variations de la richesse des milieux en toxines ou en substances anti-nutritionnelles n'a fait l'objet que de rares travaux, menés notamment dans les forêts tropicales afin d'évaluer l'impact de ces composés sur les stratégies alimentaires des primates (Hladik & Hladik, 1977 ; McKey *et al.*, 1978 ; Gartlan *et al.*, 1980 ; Coley, 1983 ; Simmen *et al.*, 1999). Les résultats obtenus selon cette dernière approche ne permettent cependant pas d'associer clairement des « tactiques » phytochimiques de protection contre les herbivores aux variations de diversité végétale. Ainsi, on constate que, dans les forêts humides très diversifiées, les

alcaloïdes sont présents dans une faible proportion des espèces végétales testées (Réserve de la Biosphère de Makokou au Gabon, Hladik & Hladik, 1977 ; forêt d'Andasibé à l'est de Madagascar, Simmen *et al.*, 1999), ou sont, au contraire, plus fréquents (Kibale en Ouganda) que dans des forêts constituées d'un éventail relativement restreint d'espèces (Douala-Edea au Cameroun ; Gartlan *et al.*, 1980). Inversement, alors que l'on constate une abondance particulière des composés phénoliques et des tannins condensés dans la forêt peu diversifiée sur sable de Douala-Edea par rapport à Kibale, les forêts relativement pauvres en espèces végétales du sud de Madagascar (forêt galerie et forêt épineuse de la Réserve de Berenty par rapport à la forêt sempervirente d'Andasibé ; Simmen *et al.*, 1999) présentent les plus faibles fréquences de ces métabolites. Les résultats divergents de ces travaux nécessiteraient toutefois d'être rediscutés en tenant compte de l'activité biologique des métabolites analysés dans les dosages et dans les tests de criblage des végétaux (« screening » à l'aide de réactifs).

Dans la présente étude, nous avons, dans un premier temps, confronté les profils phytochimiques établis pour une forêt humide du Sambirano, au nord-ouest de Madagascar, ainsi que pour différentes forêts humides et sèches de Mayotte à l'aide de méthodes standardisées. Les composés phénoliques (phénols totaux et tannins condensés) et les alcaloïdes présents dans les feuilles ont été dosés. Nous avons complété ces analyses par un test d'activité anti-nutritionnelle *in vitro* (précipitation de l'albumine de sérum bovin) afin de disposer d'une évaluation de l'efficacité des composés phénoliques dans les différentes forêts étudiées. Nous avons repris l'approche de Gartlan *et al.* (1980) qui intègre l'abondance relative des espèces végétales dans la comparaison de la chimie des plantes de deux sites forestiers africains. Dans la mesure où notre étude comparative porte à la fois sur des forêts naturelles et des forêts anthropisées, l'effet de la présence d'espèces végétales introduites et spontanées sur l'abondance des métabolites secondaires est discuté. Dans un second temps, nous avons évalué l'incidence potentielle de ces substances sur l'utilisation des feuilles comme ressources alimentaires par deux lémuriens frugivores-folivores (*Eulemur macaco* et *Eulemur fulvus* ; Lemuridae). Pour des primates en quête de feuillages comestibles, les métabolites secondaires sont très fréquemment rencontrés en raison de l'ubiquité de certaines de ces substances dans l'environnement (voir Swain, 1979 ; Freeland, 1991). D'un point de vue théorique, les espèces peu sensibles aux métabolites secondaires ont un éventail potentiellement accru de ressources comestibles, ce qui peut favoriser de grandes densités de population. Mais alors que certains auteurs (Hladik, 1978 ; Ganzhorn, 1988 ; Wrangham *et al.*, 1998) considèrent les stratégies alimentaires des primates comme étant en partie subordonnées à l'abondance locale des tannins et des alcaloïdes — les goûts perçus comme astringents ou amers par l'homme sont généralement répulsifs pour toutes les espèces de primates (Simmen, 2004) —, d'autres auteurs doutent de l'efficacité réelle de ces composés pour inhiber la consommation alimentaire chez les primates (*e.g.* Maisel *et al.*, 1994 ; Waterman & Kool, 1994).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### SITES FORESTIERS, COMPOSITION ET DOMINANCE SPÉCIFIQUES

Les forêts de Madagascar et de l'île de Mayotte (374 km<sup>2</sup>) que nous étudions sont situées entre le 12<sup>e</sup> et le 14<sup>e</sup> parallèle Sud (Tab. I).

Dans la zone humide de Mayotte, les quatre forêts dont nous avons analysé le profil chimique sont les suivantes : Convalescence, Bénara, Sohoa et Hachirongou. La composition et la dominance spécifiques de ces sites, analysées par Pascal (1997) d'après les transects qu'il a effectués, sont présentées dans le tableau II (arbres de diamètre à hauteur de poitrine ou dbh  $\geq 10$  cm). Certaines espèces végétales introduites sont devenues spontanées (*Mangifera indica*, *Adenanthera pavonina* ou *Litsea glutinosa*), mais on peut considérer ces milieux — avec les autres forêts denses sempervirentes naturelles disposant d'un statut de réserve forestière à Mayotte (moins de 1 000 ha chacune) —, comme relativement peu modifiés par l'action anthropique. La forêt de Sohoa, bien que de type mésophile, est incluse dans ce groupe car les transects effectués par O. Pascal sont situés dans sa partie humide, sur le plateau sommital. Les massifs de Convalescence, Bénara et Hachirongou ont des points culminants variant entre 496 m et 660 m (Pascal, 2002). Si les quatre sites mentionnés abritent des populations denses de lémurs (*Eulemur fulvus* ; Tarnaud & Simmen, 2002), c'est dans une forêt anthropisée de basse altitude (Mavingoni), au centre de l'île, que Tattersall (1977) a étudié en détail et décrit l'alimentation des groupes de lémurs (*Eulemur fulvus*) pour la zone humide. Nous avons donc complété nos récoltes d'espèces végétales par un échantillonnage des plantes dont cet auteur a noté à la fois l'abondance et la fréquence de consommation par les lémuriens à Mavingoni (Tattersall, 1977, comm. pers.).

TABLEAU I  
 Descriptif des sites forestiers étudiés et des transects effectués

Localisation	Pluviométrie annuelle (mm)	Densité d'arbres (ind./ha)	Surface terrière (m <sup>2</sup> /ha)	Nombre d'espèces (arbres)	Surface échantillonnée (ha)
Madagascar					
Ampasikely <sup>a</sup> (13°25'S, 48°28'E)	2 356 <sup>c</sup>	873	22,5	23	0,15 (3 transects) 0,98 (2 parcelles)
Mayotte (12°S, 45°E)					
Mavingoni <sup>a</sup>	env. 1 600	–	–	–	–
Convalescence, nord <sup>b</sup>	2 000-2 300	855-1 000	27-35	75	2,3 (4 transects)
Bénara, centre <sup>b</sup>	2 000-2 200	670-967	24-36	86	1,55 (5 transects)
Sohoa, centre <sup>b</sup>	1 700-1 800	680-812	22-25	54	0,8 (2 transects)
Hachirongou, nord-ouest <sup>b</sup>	1 700-1 800	822	37,5	67	0,9 (2 transects)
Saziley, sud-est	1 258 <sup>d</sup>	228	24,7	26	0,658 (2 transects)

Les résultats concernent les arbres de dbh  $\geq$  10 cm. Les nombres d'espèces indiqués correspondent aux surfaces échantillonnées.

<sup>a</sup> : forêts mixtes primaire et secondaire de basse altitude situées hors réserves. Pour Mavingoni, les espèces végétales communes sont décrites dans Tattersall (1977).

<sup>b</sup> : d'après Pascal (1997).

<sup>c</sup> : données de Colquhoun (1998) dans le massif d'Ambato distant de 7 km.

<sup>d</sup> : données de la station météorologique de Pamandzi.

La composition floristique d'une cinquième forêt au sud de Mayotte (Pointe Saziley) a été analysée sur la base de transects établis en fonction de la disposition des domaines vitaux de deux groupes de lémuriens (*Eulemur fulvus*) étudiés sur un cycle annuel (Tarnaud, 2002). Ces domaines englobent des zones de forêt sèche, exposées aux alizés en saison sèche (Pascal, 2002), et qui sont constituées de végétation naturelle parsemée d'arbres fruitiers plantés et spontanés (manguiers, pommes cannelle), ainsi que de faciès anthropisés. Nous avons réalisé les transects dans les parties de végétation naturelle (Tab. III ; arbres de dbh  $\geq$  10 cm), selon une orientation perpendiculaire à la frange côtière dominée par les baobabs. Les relevés excluent les fourrés secs, non fréquentés par les animaux. Alors que la surface terrière reflète indirectement la production de feuillage des arbres des forêts humides (Lescure *et al.*, 1983 ; McFarland Symington, 1988), dans les milieux secs, la présence de formes végétales adaptées à la sécheresse peut rendre cette approximation moins pertinente. A Saziley, où les baobabs constituent une large part de la biomasse des troncs, nous avons procédé à une évaluation complémentaire du volume de la couronne foliaire des plantes. Cette mesure a permis d'inclure les lianes de la canopée dans l'analyse selon un critère d'abondance applicable à des types de croissance biologique différents (arbres/lianes).

Dans la région du Sambirano au nord de Madagascar, la sixième forêt étudiée, incluse dans le domaine privé d'Ampasikely, abrite une population d'*Eulemur macaco* faisant l'objet d'initiatives de conservation depuis 1992 (Bayart & Simmen, sous presse). Cette forêt dense humide en bordure de littoral est composée de végétation naturelle et de forêt anthropisée, alliant une flore locale à d'anciennes plantations (principalement de manguiers, d'anacardiens, de caféiers, de papayers et de poivriers). Les recensements botaniques des arbres, des lianes et des palmiers ont été réalisés le long de 3 transects (0,15 ha) dans cette forêt mixte continue ainsi que dans 2 zones semi-ouvertes arborées (0,98 ha) du littoral dans lesquelles coexistent de nombreuses plantes introduites et quelques espèces indigènes. Une distinction est opérée entre les deux types de relevés : les résultats concernant les arbres de dbh  $\geq$  10 cm présents dans les 3 transects (Tab. IVa) sont utilisés dans l'analyse de la dominance spécifique, basée sur la surface terrière. Les lianes répertoriées dans ces transects sont traitées séparément. Dans le cadre de l'analyse des choix alimentaires d'*Eulemur macaco* en fonction de l'abondance des métabolites secondaires, les relevés correspondant à la surface totale échantillonnée (1,13 ha, en considérant le nombre d'arbres de dbh  $\geq$  5 cm ; tableau IVb) sont exploités, étant plus représentatifs des domaines vitaux des 3 groupes de lémuriens étudiés.

## RÉGIMES ALIMENTAIRES DES GROUPES DE LÉMURS

L'alimentation des lémurs a été déterminée au cours de suivis continus des groupes et, généralement, des individus « cibles » au sein de ces groupes (Tab. V). Les animaux étant généralement peu farouches et bien visibles, l'approche quantitative consistant à évaluer le poids des bouchées ingérées après pesée des échantillons correspondants

TABLEAU II

Abondance des 15 espèces arborescentes (dbh  $\geq$  10 cm) les plus communes dans quatre sites forestiers humides de Mayotte (d'après O. Pascal, 1997)

Bénara	Surface terrière %
<i>Olea capensis</i>	11,81
<i>Grisollea myrianthea</i>	10,47
<i>Scolopia coriacea</i>	8,68
<i>Nuxia pseudodentata</i>	8,39
<i>Labramia mayottensis</i>	5,70
<i>Ravensara areolata</i>	4,94
<i>Mangifera indica</i>	3,25
<i>Aphloia theiformis</i>	3,21
<i>Strychnos mitis</i>	3,17
<i>Syzygium guineense</i>	2,9
<i>Pyrostria</i> sp. 1	2,15
<i>Polyxias mayottensis</i>	1,38
<i>Vepris boiviniana</i>	1,12
<i>Trophis montana</i>	0,84
<i>Brexia madagascariensis</i>	0,70
Total :	68,71

Sohoa (Ochoungi)	Surface terrière %
<i>Filicium decipiens</i>	14,57
<i>Trophis montana</i>	8,29
<i>Syzygium guineense</i>	7,89
<i>Mimusops comorensis</i>	7,08
<i>Gambeya boiviniana</i>	6,35
<i>Strychnos mitis</i>	6,24
<i>Adenantha pavonina</i>	4,92
<i>Grisolea myrianthea</i>	4,24
<i>Suregada comorensis</i>	4,13
<i>Tannodia cordifolia</i>	3,46
<i>Ravensara areolata</i>	3,23
<i>Vepris boiviniana</i>	3,21
<i>Mystroxydon aethiopicum</i>	2,92
<i>Litsea glutinosa</i>	1,73
<i>Brexia madagascariensis</i>	1,47
Total :	79,73

Convalescence (M'tsapéré)	Surface terrière %
<i>Grisollea myrianthea</i>	17,57
<i>Scolopia coriacea</i>	8,32
<i>Syzygium guineense</i>	7,34
<i>Nuxia pseudodentata</i>	6,80
<i>Ravensara areolata</i>	6,74
<i>Strychnos mitis</i>	5,49
<i>Olea capensis</i>	4,48
<i>Aphloia theiformis</i>	4,29
<i>Dicoryphe platyphylla</i>	3,38
<i>Mangifera indica</i>	2,73
<i>Barringtonia racemosa</i>	1,69
<i>Pyrostria</i> sp. 1	1,61
<i>Brexia madagascariensis</i>	1,49
<i>Macaranga boutonoides</i>	0,92
<i>Polyxias mayottensis</i>	0,78
Total :	73,63

Hachiroungou	Surface terrière %
<i>Nuxia pseudodentata</i>	20,38
<i>Grisolea myrianthea</i>	9,50
<i>Ravensara areolata</i>	6,26
<i>Ficus antandronarum</i>	6,11
<i>Labramia mayottensis</i>	5,87
<i>Strychnos mitis</i>	5,04
<i>Polyxias mayottensis</i>	3,9
<i>Aphloia theiformis</i>	3,83
<i>Cynometra</i> sp.	3,78
<i>Olea capensis</i>	3,23
<i>Sapindaceae</i> sp. 1	2,96
<i>Tannodia cordifolia</i>	2,89
<i>Dracaena reflexa</i>	1,92
<i>Vepris boiviniana</i>	1,82
<i>Macaranga boutonoides</i>	1,47
Total :	77,49

TABLEAU III

Abondance relative des espèces ligneuses en forêt sèche de Saziley (Mayotte)  
selon leur surface terrière ou leur volume de couronne foliaire

Espèces	Nbre individus	Surface terrière (m <sup>2</sup> )	Proportion de la surface terrière totale, arbres seuls (%)	Volume couronne (m <sup>3</sup> )	Proportion du volume total de couronne, arbres seuls (%)	Proportion du volume total de couronne, arbres et lianes (%)
Arbres (dbh ≥ 10 cm)						
<i>Mimusops comorensis</i>	55	5,488	33,749	5 250	38,876	27,436
<i>Adansonia digitata</i>	2	4,171	25,650	180	1,333	0,941
<i>Tamarindus indica</i>	17	2,177	13,388	3 362	24,895	17,569
<i>Albizia lebbek</i>	3	1,028	6,322	675	4,998	3,527
<i>Ficus antandronarum</i>	1	0,769	4,729	144	1,066	0,753
<i>Broussonetia greveana</i>	7	0,582	3,579	994	7,360	5,194
<i>Jatropha curcas</i>	18	0,39	2,398	45	0,330	0,233
<i>Commiphora arafy</i>	4	0,268	1,648	337	2,495	1,761
<i>Hibiscus tiliaceus</i>	13	0,242	1,488	91	0,674	0,476
<i>Thespesia populnea</i>	4	0,208	1,279	600	4,443	3,135
<i>Ficus cf. reflexa</i>	2	0,197	1,211	261	1,933	1,364
<i>Arctocarpus heterophyllus</i>	1	0,145	0,892	350	2,592	1,829
<i>Grewia</i> sp. nov. (LT 18)	3	0,125	0,769	149	1,103	0,779
<i>Phyllartrou comorensis</i>	6	0,115	0,707	109	0,803	0,567
<i>Ehretia cymosa</i>	2	0,095	0,584	84	0,622	0,439
<i>Terminalia catappa</i>	1	0,047	0,289	140	1,037	0,732
<i>Hyphaene coriacea</i>	1	0,039	0,240	12	0,089	0,063
<i>Dalbergia arbutifolia</i>	1	0,038	0,234	12	0,089	0,063
<i>Cordia myxa</i>	2	0,031	0,191	44	0,328	0,231
<i>Cordia subcordata</i>	1	0,029	0,178	15	0,111	0,078
<i>Diospyros natalensis</i>	1	0,024	0,148	14	0,104	0,073
<i>Peponidium comorensis</i>	1	0,017	0,105	5	0,033	0,024
<i>Leucaena leucocephala</i>	1	0,01	0,061	10	0,074	0,052
<i>Bauhinia</i> sp. (LT 2)	1	0,009	0,055	22	0,163	0,115
<i>Mystroxydon aethiopicum</i>	1	0,009	0,055	1	0,007	0,005
<i>Sterculia madagascariensis</i>	1	0,008	0,049	600	4,443	3,135
Total :	150	16,261	100 %	13 505	100 %	
Lianes						
<i>Landolphia myrtifolia</i>				260		1,359
<i>Ancylobotrys petersiana</i>				700		3,658
<i>Cissus microdonta</i>				327		1,709
<i>Salacia leptoclada</i>				2 500		13,064
<i>Entada leptostachya</i>				243		1,270
<i>Passiflora tuberosa</i>				16		0,084
<i>Leptadenia madagascariensis</i>				1 585		8,283
Total :				5 631		100 %
Nombre d'espèces (lianes) 7						

Les relevés ont été effectués le long de deux transects (318 × 10 m et 340 × 10 m, totalisant 0,658 ha).

TABLEAU IVa

Abondance des espèces ligneuses dans la forêt d'Ampasikely (Madagascar) en fonction du nombre d'individus ou de la surface terrière, mesurés le long de trois transects (totalisant 0,15 ha)

ESPÈCES	Nbre ind.	Fréquence (%)	Surface terrière (ST) (cm <sup>2</sup> )	Contribution à la ST totale (%)	ESPÈCES	Nbre ind.	Fréquence (%)
Arbres (dbh ≥ 10 cm)					Lianes (toutes tiges)		
<i>Anacardium occidentale</i>	28	21,2	7 313	21,7	<i>Piper nigrum</i>	32	18,8
<i>Grangeria porosa</i>	24	18,2	5 024	14,9	<i>Smilax kraussiana</i>	24	14,1
<i>Mangifera indica</i>	2	1,5	4 325	12,8	<i>Agelaea pentagyna</i>	24	14,1
<i>Dypsis</i> sp.	10	7,6	2 519	7,5	<i>Desmostachys planchontiana</i>	18	10,6
Euphorbiaceae (BS 874)	10	7,6	2 202	6,5	<i>Dichapetalum madagascariensis</i>	13	7,7
Indéterminée (BS 1041)	1	0,8	2 037	6,0	<i>Tetracera</i> spp. (BS 936, BS 975)	10	5,9
<i>Erythroxylum lanceum</i>	8	6,1	1 729	5,1	<i>Monanthes pilosa</i>	9	5,3
<i>Macaranga boutonioides</i>	8	6,1	1 512	4,5	<i>Paullinia pinnata</i>	8	4,7
<i>Albizia adianthifolia</i>	1	0,8	1 263	3,7	Menispermaceae (BS 1050)	6	3,5
<i>Coffea</i> sp.	8	6,1	824	2,4	<i>Flagellaria indica</i>	4	2,4
Annonaceae (BS 903)	4	3,0	800	2,4	Cucurbitaceae (BS 1048)	4	2,4
<i>Albizia lebbek</i>	1	0,8	780	2,3	<i>Combretum coccineum</i>	3	1,8
<i>Sorindeia madagascariensis</i>	11	8,3	615	1,8	<i>Byttneria heterophylla</i>	3	1,8
<i>Terminalia catappa</i>	1	0,8	587	1,7	<i>Rourea orientalis</i>	2	1,2
<i>Strychnos spinosa</i>	2	1,5	580	1,7	<i>Lygodium lanceolatum</i>	1	0,6
<i>Tarennia supra axillaris</i>	3	2,3	414	1,2	<i>Bonamia semidigyna</i>	1	0,6
<i>Psorospermum androsaemifolium</i>	3	2,3	265	0,8	<i>Dichapetalum</i> cf. <i>bojeri</i>	1	0,6
<i>Craterispermum laurinum</i>	2	1,5	229	0,7	Apocynaceae (BS 1049)	1	0,6
<i>Calophyllum inophyllum</i>	1	0,8	199	0,6	cf. <i>Lonchocarpus</i> sp. (BS 1045)	1	0,6
<i>Rinorea</i> sp. nov. (BS 1073)	1	0,8	191	0,6	<i>Orfilea</i> sp. (BS 1051)	1	0,6
<i>Trema orientalis</i>	1	0,8	127	0,4	Fabaceae (BS 1052)	1	0,6
<i>Ochna madagascariensis</i>	1	0,8	123	0,4	Indéterminée	1	0,6
<i>Mascarenhasia</i> sp. (BS 1071)	1	0,8	79	0,2	Indéterminée	1	0,6
23 espèces	132	100,0	33 737	100,0	Indéterminée	1	0,6
					24 espèces	170	100,0

TABLEAU IVb

Répartition des arbres (dbh > 5 cm) dans le domaine vital de 3 groupes d'Eulemur macaco à Ampasikely (Madagascar), recensés sur 1,13 ha

ESPECES	Nbre ind.	Fréquence (%)
<i>Sorindeia madagascariensis</i>	53	13,22
<i>Anacardium occidentale</i>	48	11,97
<i>Albizia lebbek</i>	33	8,23
<i>Grangeria porosa</i>	30	7,48
<i>Cocos nucifera</i>	19	4,74
<i>Terminalia catappa</i>	17	4,24
Euphorbiaceae (BS 874)	16	3,99
<i>Dypsis</i> sp.	16	3,99
<i>Coffea</i> sp.	14	3,49
<i>Mangifera indica</i>	14	3,49
<i>Macaranga boutonioides</i>	13	3,24
<i>Erythroxylum lanceum</i>	11	2,74
<i>Albizia saman</i>	9	2,24
<i>Ceiba pentandra</i>	8	2,00
<i>Delonix regia</i>	7	1,75
<i>Barringtonia asiatica</i>	6	1,50
<i>Psorospermum androsaemifolium</i>	6	1,50
<i>Pyrostria</i> sp. (BS 871)	5	1,25
<i>Calophyllum inophyllum</i>	5	1,25
<i>Craterispermum laurinum</i>	5	1,25
<i>Annona reticulata</i>	5	1,25
<i>Carica papaya</i>	5	1,25
<i>Ochna madagascariensis</i>	5	1,25
<i>Artocarpus heterophyllus</i>	4	1,00
Annonaceae (BS 903)	4	1,00
Varobe (Sterculiaceae ?) (BS 839)	4	1,00
<i>Cordia subcordata</i>	3	0,75
<i>Mascarenhasia</i> sp. (BS 1071)	3	0,75
<i>Rinorea</i> sp. nov. (BS 1073)	3	0,75
<i>Ehretia cymosa</i>	3	0,75
<i>Tarenna supra axillaris</i>	3	0,75
<i>Adansonia madagascariensis</i>	2	0,50
<i>Strychnos spinosa</i>	2	0,50
<i>Albizia adianthifolia</i>	2	0,50
<i>Grewia</i> spp.	2	0,50
<i>Hernandia nymphaefolia</i>	1	0,25
<i>Trema orientalis</i>	1	0,25
<i>Ficus assimilis</i>	1	0,25
<i>Gardenia macrostipula</i>	1	0,25
<i>Ficus</i> sp.	1	0,25
<i>Flacourtia ramontchi</i>	1	0,25
<i>Croton</i> sp. (BS 825)	1	0,25
<i>Tamarindus indica</i>	1	0,25
Indéterminée (BS 1041)	1	0,25
<i>Heritiera littoralis</i>	1	0,25
Indéterminée	1	0,25
<i>Rinorea greveana</i>	1	0,25
<i>Vitex</i> cf. <i>beraviensis</i>	1	0,25
<i>Ravenea</i> sp.	1	0,25
<i>Citrus</i> sp.	1	0,25
51 espèces	401	100,0

La surface analysée correspond aux trois transects réalisés en forêt continue et décrits dans le tableau IVa (0,15 ha), complétés par les relevés dans deux zones anthropisées ouvertes de bord de mer (0,98 ha). Les lianes sont absentes dans ces derniers secteurs.



(Hladik, 1977) a été adoptée chez *Eulemur fulvus* à Saziley et chez *Eulemur macaco* à Ampasikely (à l'exception du début de l'étude, pour cette dernière espèce, où la méthode de fréquence décrite par Struhsaker, 1975, a été choisie). Les données d'alimentation pour la population d'*E. fulvus* au centre de Mayotte (Mavingoni) sont extraites de la publication initiale de Tattersall (1977), complétées par des observations non publiées pour la saison sèche (Tattersall, comm. pers.) ; elles ont été recueillies par cet auteur à l'aide d'une méthode d'échantillonnage du temps alloué à différentes activités comportementales (« scan sampling »). Le détail des périodes de suivi des groupes est décrit dans les références citées dans le tableau V.

TABLEAU V  
Alimentation des lémuriens étudiés

	Site d'étude	Régime alimentaire (%)			Suivi	Méthode	Réf.
		Fruit	Feuille	Fleur			
<i>Eulemur macaco</i>	Ampasikely	73	12	13	début saison sèche	F	Simmen <i>et al.</i> , en prép.
	(Madagascar)	93	1	6	fin saison sèche	QI	idem
<i>Eulemur fulvus</i>	Saziley	70	22	8	saison sèche	QI	Tarnaud, 2002
	(Mayotte)	74	16	10	saison pluies	QI	idem
	Mavingoni	10	54	36	saison sèche	T	Tattersall, com. pers.
	(Mayotte)	67	27	5	saison pluies	T	Tattersall, 1977

QI : quantité de matière fraîche ingérée ; T : temps passé à s'alimenter ; F : fréquence d'ingestion. Les résultats, exprimés en pourcentages, sont arrondis par souci de clarté et n'incluent pas les catégories d'aliments mineurs. Les périodes de suivi vont de mars à juin et de septembre à octobre pour *E. macaco*, de juillet à octobre et de novembre à avril pour la population *E. fulvus* de Saziley, et de juillet à août et de février à mai pour la population de Mavingoni.

*Eulemur fulvus* a un régime alimentaire très variable selon la saison et l'habitat, étant principalement constitué de fruits ou de feuilles (feuilles matures et jeunes feuilles). En revanche, *Eulemur macaco* est essentiellement frugivore toute l'année et complète ce régime par des fleurs et des jeunes feuilles (Colquhoun, 1993 ; Birkinshaw, 1999). Bien que ne disposant pas de données quantifiées pour la saison humide à Ampasikely, les données partielles que nous avons néanmoins pu collecter indiquent que la tendance frugivore, associée à la consommation de fleurs pendant la saison sèche, persiste vraisemblablement sur une majeure partie de l'année (Simmen *et al.*, en prép.).

## ANALYSES CHIMIQUES

Tous les échantillons, incluant les végétaux consommés par les groupes de lémuriens (essentiellement collectés à partir des sources de nourriture effectivement exploitées), ont été pesés et séchés sur place en étuve (environ 60 °C). La plupart des espèces fréquentes des zones humides de Mayotte étant communes à plusieurs massifs, ces plantes ont été principalement collectées dans les forêts de Convalescence et de Sohoa. Les analyses chimiques en laboratoire ont porté sur les feuilles jeunes et matures (arbres, lianes, palmiers), et à titre comparatif sur quelques échantillons de pulpes de fruits (dans ce cas, consommés par les lémurs).

Les échantillons séchés sont additionnés de méthanol aqueux (v/v : 50/50) bouillant pour analyser les composés phénoliques et l'activité de précipitation des protéines (Martin & Martin, 1982). Les dosages des phénols totaux et des tannins condensés sont effectués, respectivement, à l'aide de la méthode du Bleu de Prusse modifiée (Price & Butler, 1977), en utilisant l'acide tannique (Fluka) comme standard, et avec la méthode au butanol acide, en utilisant le tannin de quebracho purifié comme standard (Porter *et al.*, 1986). La capacité des extraits à précipiter les protéines est analysée en utilisant l'albumine de sérum bovin comme substrat protéique (méthode dite de « blue BSA » ; Asquith & Butler, 1985). Les tannins hydrolysables n'ont pas été dosés, mais les trois protocoles appliqués ici offrent une approche complémentaire des concentrations en phénols efficaces et permettent une comparaison avec les données publiées sur l'environnement et l'alimentation d'autres primates.

Les teneurs en alcaloïdes totaux ont été estimées à partir des feuilles sèches, mises à macérer dans un mélange d'ammoniaque/éthanol/éther (v/v/v : 5/10/30), et extraites au Soxhlet avec une solution mixte de chloroforme/éther (v/v : 1/3). Les extraits sont ensuite évaporés puis repris par une solution d'acide sulfurique 0,25 M, alcalinisés avec de l'ammoniaque, lavés avec 3 volumes de chloroforme, et séchés sur du sulfate de sodium anhydre. Le résidu est alors additionné d'acide sulfurique 0,02 M. La méthode, classiquement utilisée dans l'analyse des alcaloïdes des feuilles de belladone, consiste à titrer l'excès d'acide sulfurique ajouté à l'extrait riche en alcaloïde avec une solution

de soude (en présence de phénolphtaléine 0,1 %). Les résultats sont exprimés en pourcentage du poids sec en équivalent hyoscyamine (Commission Nationale de Pharmacopée, 2004).

## PROFILS PHÉNOLIQUES DES FORÊTS

La richesse des sites en composés phénoliques a été évaluée et comparée à partir des dosages effectués sur les feuilles matures des arbres, en tenant compte de la surface terrière. Les profils ainsi définis ont été comparés entre les 6 massifs forestiers décrits dans le tableau I (à l'exception de Mavingoni). A Saziley, deux profils complémentaires ont été établis, basés sur le volume de la couronne foliaire des arbres et sur celui de l'ensemble des arbres et des lianes. Le calcul réalisé pour chaque site suit la formule et la terminologie de Gartlan *et al.* (1980) :

$$\text{AbWPP (pour « abundance weighted phenolic profile »)} = \frac{\sum (C_i \times P_i)}{\sum P_i}$$

où  $C_i$  est la concentration de substances phénoliques de l'espèce  $i$  en % du poids sec (ou la concentration de tannins condensés ou la quantité de protéine précipitée, exprimée en mg/g).  $P_i$  est l'abondance de l'espèce  $i$  en pourcentage de la surface terrière totale ou en pourcentage du volume total de couronne foliaire évalué dans le transect.

## MÉTABOLITES SECONDAIRES ET SÉLECTION DES FEUILLES CHEZ LES LÉMURS ÉTUDIÉS

Les teneurs médianes en métabolites secondaires dans les feuillages consommés par chacune des trois populations de lémurs sont déterminées, de même que les concentrations dans les régimes (composante « feuille » seulement, en pondérant les contenus chimiques des aliments par les taux d'ingestion). En ce qui concerne la population *Eulemur fulvus* de Mavingoni, l'état de maturité des feuilles consommées n'étant pas connu, les analyses sont basées sur les moyennes des concentrations de produits déterminées dans les feuilles jeunes et matures. Pour les trois populations, nous avons établi des corrélations entre le rang des espèces végétales consommées et la teneur en composés phénoliques de ces végétaux, en tenant compte si nécessaire, du facteur abondance des arbres, des palmiers et des lianes dont les feuilles sont disponibles. Dans ce cas, la disponibilité a été déterminée grâce à des observations systématiques de phénologie le long des transects.

## ANALYSES STATISTIQUES

Les tests statistiques, effectués à l'aide de Statview 5.0, sont non paramétriques (Siegel, 1956) en raison de l'écart à la loi normale de la distribution de nombreuses variables et des variances inégales des groupes de comparaison. Les différences de concentrations entre échantillons sont évaluées avec le test H de Kruskal-Wallis (variations inter-sites), le test U de Mann-Whitney (arbres/lianes), et le test apparié du signe des rangs de Wilcoxon (comparaisons des feuilles matures et jeunes à partir d'échantillons collectés sur une même plante). Les corrélations entre les teneurs en phénols totaux, en tannins condensés, et les capacités de précipitation de la BSA, de même qu'entre ces paramètres et la contribution des espèces végétales dans le régime des lémurs ont été recherchées à l'aide des coefficients de Kendall et de corrélations partielles des rangs de Kendall (lorsque le facteur abondance des plantes intervient en troisième variable).

## RÉSULTATS

Les résultats des analyses chimiques effectuées sur les feuilles sont figurés en Annexe I, dans laquelle les données sont présentées en distinguant trois écosystèmes forestiers différant par leur composition floristique : celui de la forêt sèche de Saziley, celui du groupe des forêts humides de Mayotte (Convalescence, Bénara, Hachirongou, Mavingoni, Sohoa) qui ont en commun un grand nombre d'espèces végétales (voir le tableau II), et la forêt mixte d'Ampasikely à Madagascar.

## RICHESSSE PHÉNOLIQUE DES MASSIFS FORESTIERS

Les profils chimiques obtenus permettent de séparer les sites (Fig. 1). La richesse en phénols totaux et en tannins condensés varie du simple au double selon les forêts. Le site de forêt humide d'Ampasikely (Madagascar) est le site le plus riche en phénols totaux, alors que les plus fortes abondances en tannins condensés sont observées à Soha et Saziley. On constate qu'à Mayotte, les forêts humides ont nettement moins de métabolites efficaces pour précipiter la BSA que la forêt sèche de Saziley (119 à 178 mg/g contre 345 mg/g). Sur ce dernier site, deux espèces autochtones riches en composés anti-nutritionnels prédominant (*Mimusops comorensis*, Sapotaceae, et *Adansonia digitata*, Bombacaceae). La forêt mixte d'Ampasikely se situe en position intermédiaire (196 mg/g). Dans cet environnement anthropisé, *Anacardium occidentale* et *Mangifera indica* (Anacardiaceae) sont les

espèces végétales introduites qui prédominent ; elles précipitent la BSA autant que les espèces indigènes communes (médiane : 207 mg/g, n = 7) et l'établissement d'un profil dérivé de la seule répartition des espèces indigènes ne montre pas de changement net (186 mg/g).

Les profils obtenus à Saziley à partir du volume de la couronne foliaire des arbres sont en partie différents de ceux établis sur la base de la surface terrière (Fig. 1 ; histogrammes hachurés). Les valeurs sont diminuées substantiellement pour les tannins condensés et la BSA précipitée, notamment à cause de la moindre prévalence des baobabs selon cette hiérarchisation par les volumes des couronnes (voir le tableau III). La prise en compte supplémentaire des lianes modifie peu les résultats exprimés en fonction du volume de feuillage des arbres (histogrammes évidés).

Il est notable de constater que plusieurs de ces forêts diffèrent ainsi considérablement par leur richesse en composés phénoliques et autres substances à propriétés anti-nutritionnelles alors que la teneur médiane en phénols totaux ou en tannins condensés de même que le taux médian de précipitation de la BSA dans les feuilles matures ne varie pas (les sites étant regroupés en 3 écosystèmes ; tableau VI). A Ampasikely, à Saziley, et dans le groupe

TABLEAU VI

*Composés phénoliques des feuilles matures dans différents massifs forestiers de Mayotte et de Madagascar*

Sites	Phénols totaux (en % du poids sec, equ. acide tannique)	Tannins condensés (en % du poids sec, equ. quebracho)	BSA précipitée (en mg/g de poids sec)
	Médiane (min-max)	Médiane (min-max)	Médiane (min-max)
Madagascar			
Ampasikely			
Tous échantillons (n = 31)	3,5 (0,36-20,7)	9,6 (0-85,8)	161 (12-681)
Espèces non introduites (n = 20)	4,2 (0,36-20,7)	11,8 (0-85,8)	173 (16-681)
Arbres communs (n = 12)	6,8 (0,52-14,8)	5,3 (0-65,3)	193 (14-488)
Mayotte			
Saziley			
Tous échantillons (n = 25)	2,0 (0,27-14,4)	3,8 (0-84,2)	156 (14-565) <sup>a</sup>
Espèces non introduites (n = 16)	1,8 (0,27-5,11)	8,7 (0-84,2)	183 (30-565) <sup>b</sup>
Arbres communs (n = 12)	2,4 (0,36-14,4)	8,7 (0-84,2)	150 (14-565) <sup>c</sup>
Forêts humides			
Tous échantillons (n = 31)	3,4 (0,43-16,7)	0,4 (0-177)	126 (1-726) <sup>d</sup>
Espèces non introduites (n = 25)	4,1 (0,43-16,7)	0,4 (0-177)	129 (1-726) <sup>e</sup>
Arbres communs (selon sites : n = 11-15)	1,6-3,5 (0,5-16,0)	0-1,7 (0-177)	87-126 (10-726)
Statistiques			
Tous échantillons :	H : 4,66	0,86	1,00
	p : 0,09 ; ns	0,65 ; ns	0,60 ; ns
Espèces non introduites :	H : 4,33	1,47	2,26
	p : 0,11 ; ns	0,48 ; ns	0,33 ; ns

Pour les arbres, le nombre n d'espèces testées totalise, en % de la surface terrière totale mesurée dans les transects : 87 % (Ampasikely), 90 % (Saziley), 60 % (Convalescence), 80 % (Sohoa), 58 % (Benara) et 66 % (Hachiroungou). Les lianes, arbres et palmiers sont compris dans la catégorie « tous échantillons ». <sup>a</sup> : n = 22, <sup>b</sup> : n = 14, <sup>c</sup> : n = 10, <sup>d</sup> : n = 28, <sup>e</sup> : n = 23. Les résultats statistiques des comparaisons entre les sites (Test de Kruskal-Wallis ; p) sont indiqués. ns : non significatif.

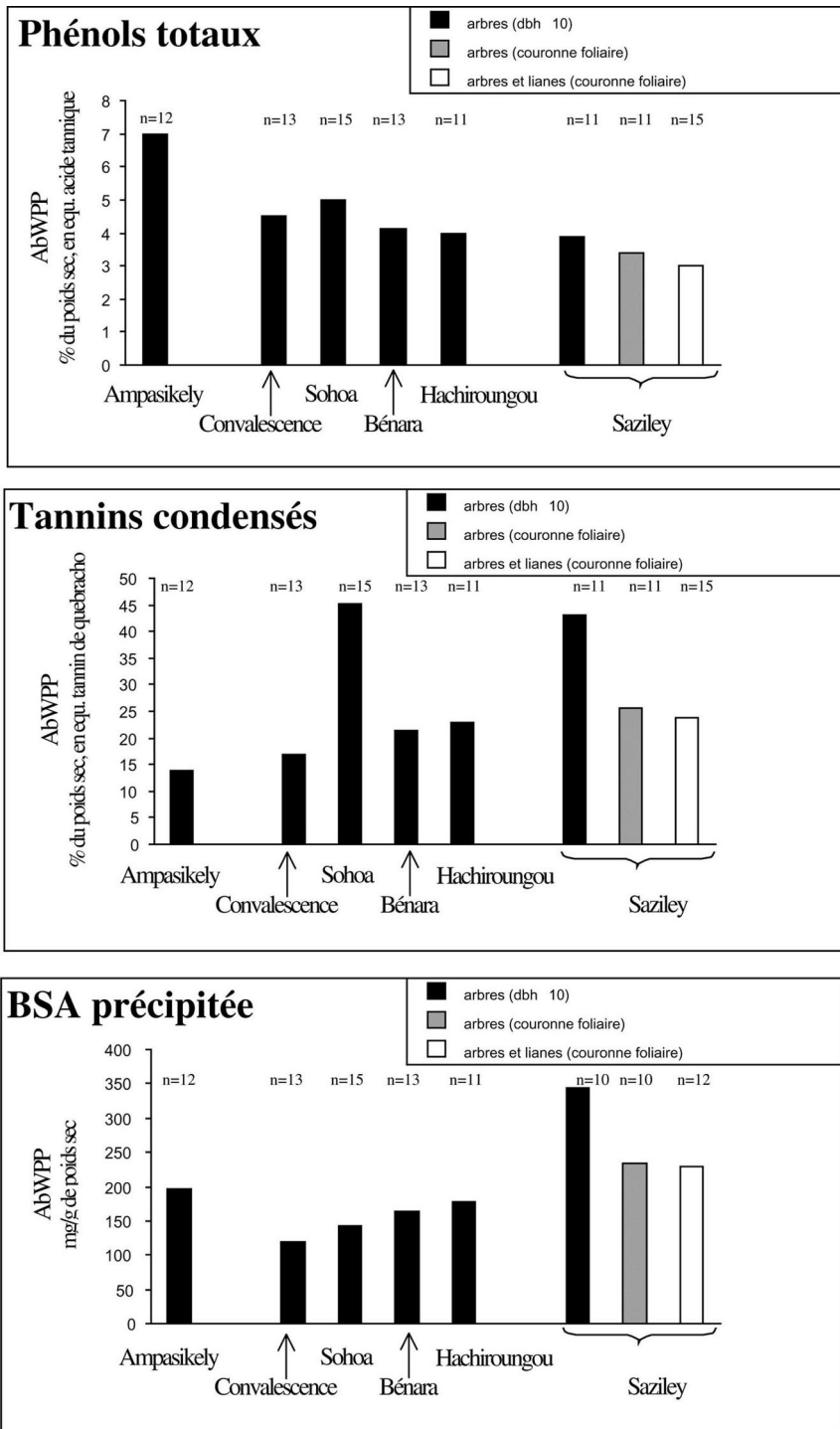


Figure 1. — Profils phénoliques comparés des forêts de Mayotte et d'Ampasikely (Madagascar). Les valeurs (AbWPP) correspondent aux résultats des analyses chimiques effectuées sur les feuilles matures, pondérés par l'abondance relative des espèces d'arbres selon leur contribution à la surface terrière totale. Pour le site de Saziley, différents profils sont figurés, soit en fonction de la surface terrière, soit en fonction du volume de la couronne foliaire. Dans ce dernier cas, on distingue les profils obtenus à partir des arbres seuls ou en combinaison avec les lianes.

des forêts humides de Mayotte, environ 2 espèces sur 3 (lianes, palmiers et arbres) ont des feuilles matures qui précipitent substantiellement la BSA (> 100 mg/g d'extrait sec) et un tiers présente une forte activité (> 200 mg/g), sans différence entre les trois sites ( $\chi^2 = 1,304$  et 2,44, avec  $p < 0,6$  et  $p < 0,3$ , respectivement). L'analyse basée sur les espèces non introduites ne montre également aucune différence entre les trois types de forêts.

La pauvreté relative en substances anti-nutritionnelles des forêts humides de Mayotte peut être appréciée en comparant les résultats de précipitation des feuilles avec ceux d'un échantillonnage de fruits mûrs, présentés dans l'Annexe II : dans les pulpes de fruits, peu susceptibles de présenter une toxicité pour un consommateur, la quantité médiane de BSA précipitée par les extraits est de 96 mg/g (intervalle : 12-310 mg/g ;  $n = 10$  espèces). Dans les feuilles matures des arbres communs des forêts humides de Mayotte, la quantité médiane de BSA varie entre 87 et 126 mg/g — elle atteint 150 mg/g à Saziley et 193 mg/g à Ampasikely (Tab. VI).

#### VARIATION DES TENEURS EN ALCALOÏDES SELON LES FORÊTS

Dans notre échantillon (Annexe I), la fréquence des espèces végétales dont les feuilles matures ont des alcaloïdes varie de 2 à 4 sur 10 selon les forêts, la proportion la plus faible étant observée dans le groupe des forêts humides de Mayotte (Tab. VII). L'exclusion des espèces introduites ou spontanées de l'analyse ne modifie pas ces proportions. Les plus fortes concentrations sont obtenues dans les feuilles matures (jusqu'à 0,31 % du poids sec contre 0,09 % dans les jeunes feuilles).

Si l'on tient compte de l'abondance des espèces végétales dans les sites pour lesquels on dispose de données suffisantes, il apparaît des différences notables de richesse en alcaloïdes, mais qui sont essentiellement liées aux espèces introduites. A Ampasikely, les espèces riches en alcaloïdes constituent 58 % de l'ensemble des arbres testés (en % de la surface terrière), mais ce sont les espèces introduites *Anacardium occidentale* et *Mangifera indica* qui expliquent la forte prévalence des alcaloïdes (0,21 % du poids sec dans les 2 cas) ; les

TABLEAU VII

*Occurrence des alcaloïdes dans les feuilles consommées par les lémurs et dans différents habitats*

	Nombre d'échantillons avec alcaloïdes <sup>a</sup>	Intervalle de concentration (% du poids sec)
Saziley (Mayotte)		
Feuille mature	5 (n = 13)	0-0,21 %
Feuille jeune	4 (n = 6)	0-0,06 %
<i>Eulemur fulvus</i>	7 (n = 12)	0-0,07 %
Sites humides Mayotte		
Feuille mature	3 (n = 14)	0-0,31 %
Feuille jeune	2 (n = 3)	0-0,08 %
<i>Eulemur fulvus</i> Mavingoni	2 (n = 6)	0-0,06 %
Ampasikely (Madagascar)		
Feuille mature	8 (n = 19)	0-0,21 %
Feuille jeune	3 (n = 5)	0-0,09 %
<i>Eulemur macaco</i>	3 (n = 5)	0-0,09 %

<sup>a</sup> :  $\geq 0,01$  % du poids sec. Le nombre n d'espèces végétales testées est indiqué dans les parenthèses. A titre comparatif, le buis (*Buxus sempervirens*), espèce tempérée riche en buxine, présente, selon la même méthode de dosage, une teneur équivalente à 0,52 % du poids sec.

espèces indigènes testées de ce site malgache n'ont généralement pas d'alcaloïdes. A Mayotte, dans les massifs du Bénara et de Convalescence, ainsi qu'à Saziley, les arbres dont les feuilles matures ont des alcaloïdes ne représentent respectivement que 21 %, 24 % et 17 % de la surface terrière des arbres testés, reflétant l'absence d'alcaloïdes détectables chez les espèces prédominantes de ces forêts.

#### PHYTOCHIMIE ET SÉLECTION ALIMENTAIRE PAR LES LÉMURIENS

Les caractéristiques chimiques des feuilles consommées par *Eulemur macaco* et par *Eulemur fulvus* sont indiquées dans l'Annexe I.

Les échantillons dont on a dosé les alcaloïdes et qui concernent la population *E. fulvus* de Saziley représentent une fraction très représentative (95 %) de la matière foliaire ingérée, ce qui permet d'évaluer la teneur globale en alcaloïdes de la composante « feuilles » du régime. Après pondération des résultats en fonction des quantités ingérées, une teneur de 0,017 % du poids sec est obtenue en saison des pluies pour une concentration de 0,022 % en saison sèche. Une approximation fiable ne peut pas être proposée dans le cas d'*Eulemur macaco*, mais chez cette espèce comme chez *Eulemur fulvus*, les feuilles ingérées contiennent des alcaloïdes (jusqu'à 7/12) en concentration toujours inférieure à 0,09 % (Tab. VII).

Dans le cas des substances phénoliques, un plus grand nombre d'échantillons a été analysé permettant une comparaison de la composante foliaire du régime des différentes populations de lémurs (Fig. 2). La ration de feuillage consommé par *Eulemur macaco* présente une efficacité pour précipiter la BSA trois à quatre fois inférieure à celle d'*Eulemur fulvus* à la Pointe Saziley. A Mayotte, on constate que la proportion des composés à effet anti-nutritionnel dans le régime de la population d'*Eulemur fulvus* de la zone sèche comme de celle de la zone humide diminue entre la saison des pluies et la saison sèche (dans le cas de la population de Mavingoni, cependant, les résultats sont seulement indicatifs en raison de l'approximation effectuée sur l'état de maturité des feuilles consommées ; voir Méthodes).

Les feuilles ingérées par *Eulemur macaco* à Ampasikely sont à un stade jeune (à l'exception du tamarinier *Tamarindus indica*), et sont significativement moins riches en phénols totaux que les jeunes feuilles non consommées (Tab. VIII). Les feuilles matures de tamarinier présentent aussi de faibles concentrations en composés phénoliques et précipitent peu la BSA (voir Annexe I). Il est remarquable de constater que les proportions des différentes espèces végétales (feuilles jeunes) dans le régime diminuent en relation inverse

TABLEAU VIII

Contenus phénoliques des feuilles consommées (conso) par *Eulemur fulvus* et *Eulemur macaco* : effets de la saison et comparaison avec les feuilles non consommées (non conso)

Variable	Phénols totaux		Tannins condensés		BSA précipitée	
	U	p	U	p	U	p
<i>E. fulvus</i> (Saziley) :						
• saison <sup>1</sup>	U <sub>9,8</sub> = 33	0,77	U <sub>9,8</sub> = 28	0,44	U <sub>9,8</sub> = 28	0,44
• conso/non conso <sup>2</sup>	U <sub>10,30</sub> = 138	0,71	U <sub>10,30</sub> = 85,0	<b>0,038</b>	U <sub>10,24</sub> = 85	0,186
<i>E. macaco</i> (Ampasikely) :						
• conso/non conso <sup>3</sup>	U <sub>10,17</sub> = 37,5	<b>0,017</b>	U <sub>10,17</sub> = 75,5	0,62	U <sub>10,17</sub> = 58	0,175

Les différences significatives (U de Mann-Whitney) sont indiquées en gras.

<sup>1</sup> : régime alimentaire en saison des pluies (décembre à février) par rapport à la saison sèche (juillet à septembre).

<sup>2</sup> : feuilles jeunes et matures.

<sup>3</sup> : feuilles jeunes uniquement.

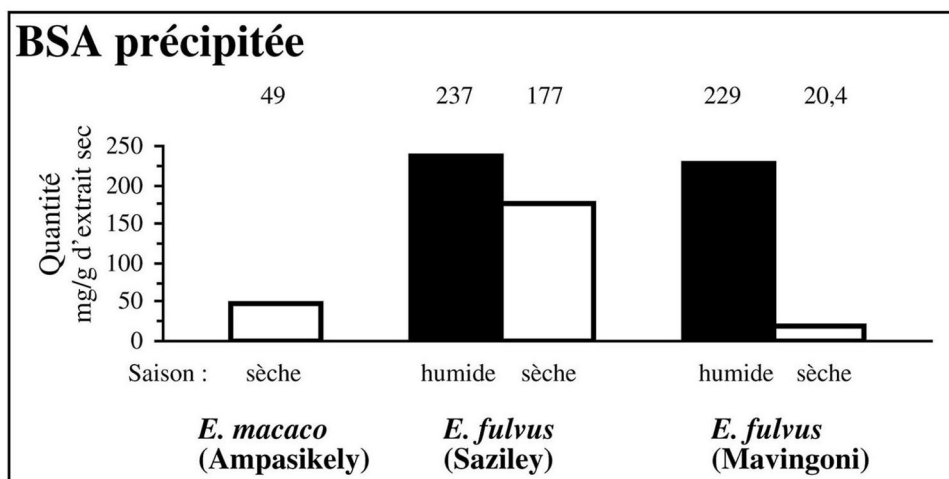
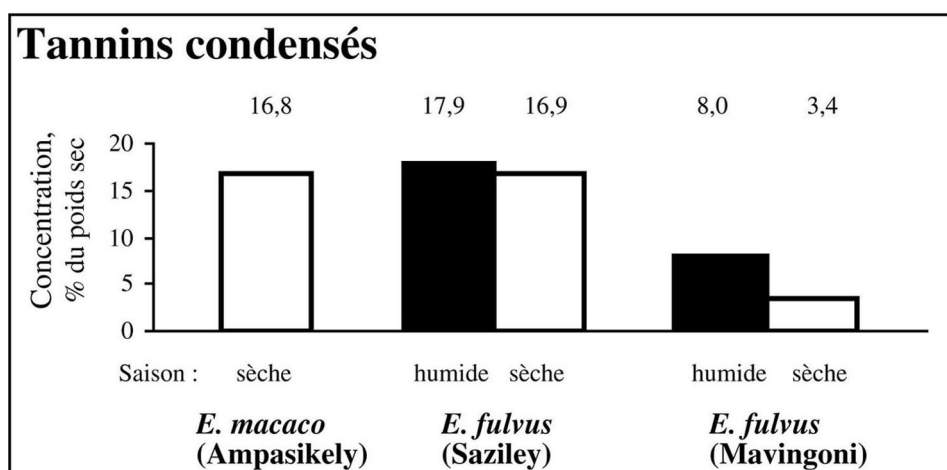
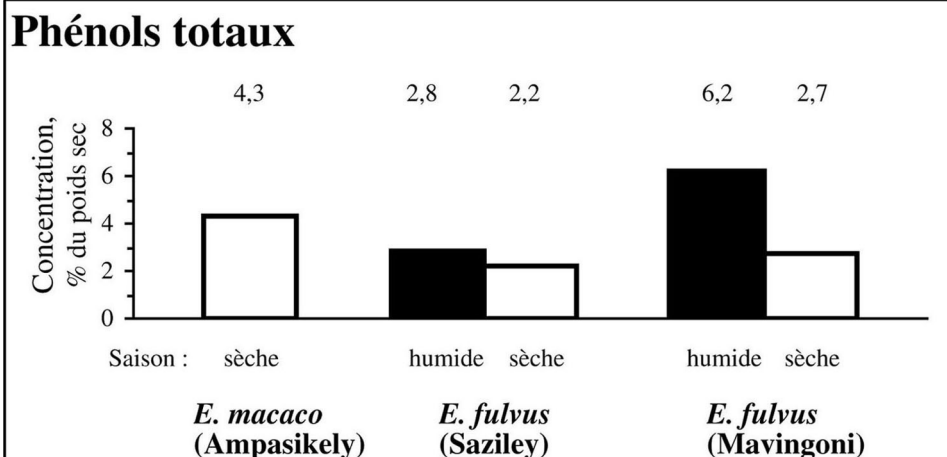


Figure 2. — Teneurs en composés phénoliques et précipitation de la protéine BSA dans le régime « feuille » d'*Eulemur macaco* et *Eulemur fulvus*. Le calcul est effectué en fonction de la proportion de chaque espèce végétale consommée.

avec la teneur en phénols et avec la capacité à précipiter la BSA ( $\tau = -0,40$ ,  $p < 0,01$  et  $\tau = -0,29$ ,  $p < 0,05$  ;  $n = 27$ ). Le calcul des corrélations partielles, intégrant « l'abondance des espèces » comme troisième variable, n'induit pas de changement notable des coefficients de corrélation (corrélations partielles des rangs de Kendall :  $\tau = -0,39$  et  $\tau = -0,30$ , respectivement). Ainsi, à cette période, *Eulemur macaco* apparaît très sélectif dans son choix de jeunes feuilles et cette sélectivité alimentaire s'opère largement en fonction des produits astringents.

Le lémurien de Mayotte (*Eulemur fulvus*), à Saziley, se nourrit de feuilles d'arbres et de lianes à tous les stades de développement. Contrairement à l'espèce précédente, ce primate consomme des feuillages qui ne diffèrent pas, du point de vue des aspects chimiques étudiés, de l'échantillon de feuilles non consommées ou qui sont même plus riches en tannins condensés (Tab. VIII). Alors qu'une variation saisonnière de la qualité du régime est observée en fonction des quantités ingérées des différents feuillages, on ne trouve aucune différence significative des concentrations médianes de phénols, de tannins condensés et de BSA précipitée dans les feuilles consommées entre la saison des pluies et la saison sèche (Tab. VIII). Pour chacune de ces deux saisons, la proportion relative des espèces végétales sélectionnées n'est corrélée ni aux concentrations en phénols totaux ( $p < 0,9$  et  $p < 0,4$ ,  $n = 41$ ) ni aux propriétés de précipitation de la protéine ( $p < 0,2$  et  $p < 0,8$ ,  $n = 34$ ). On observe cependant une corrélation positive avec la teneur en tannins condensés en saison sèche ( $\tau = 0,249$ ,  $p < 0,05$ ,  $n = 41$ ). A Mavingoni, aucune corrélation n'est mise en évidence, quelle que soit la saison ( $p < 0,5$  ou supérieur, avec  $n = 17$  et  $n = 20$ ).

Le choix préférentiel des feuilles jeunes par rapport aux feuilles matures chez *Eulemur macaco*, alors que l'on n'observe pas cette sélectivité chez *E. fulvus*, de même que l'importance des lianes dans le régime alimentaire d'*E. macaco*, sont-ils liés à des variations des teneurs en composés phénoliques selon le type de croissance biologique de la plante ou la maturité des feuilles ? A Ampasikely, les jeunes feuilles ont des concentrations en phénols totaux significativement plus élevées que les feuilles matures (Tab. IX). Mais une analyse

TABLEAU IX

Contenus phénoliques des feuilles dans différents sites forestiers : effets du type biologique des espèces (arbre/liane) et de la maturité des feuilles

Variable	Phénols totaux		Tannins condensés		BSA précipitée	
	Test	<i>p</i>	Test	<i>p</i>	Test	<i>p</i>
<i>Ampasikely</i>						
• Arbre / liane						
Feuille mature	U <sub>19,10</sub> = 92	0,89	U <sub>19,10</sub> = 67	0,19	U <sub>19,10</sub> = 77	0,41
Feuille jeune	U <sub>15,10</sub> = 46,5	0,11	U <sub>15,10</sub> = 51,5	0,18	U <sub>15,10</sub> = 51	0,18
• Feuille mature / jeune						
Tous échantillons	<i>z</i> = -3,041	<b>0,0024</b>	<i>z</i> = -0,118	0,91	<i>z</i> = -1,338	0,18
<i>Saziley</i>						
• Arbre / liane						
Feuille mature	U <sub>20,4</sub> = 36	0,76	U <sub>20,4</sub> = 30	0,43	U <sub>19,2</sub> = 15	0,63
Feuille jeune	U <sub>11,4</sub> = 20	0,79	U <sub>11,4</sub> = 22	0,99	U <sub>8,3</sub> = 8	0,31
• Feuille mature / jeune						
Tous échantillons	<i>z</i> = -1,079	0,28	<i>z</i> = -0,356	0,72	<i>z</i> = -1,224	0,22

*z* : test apparié du signe des rangs de Wilcoxon. *U* : test de Mann-Whitney. Les différences significatives sont indiquées en gras.



séparée montre que cette différence est notable dans les arbres ( $p < 0,01$ ) et non dans les lianes ( $p = 0,14$ ), ce qui explique en partie la sur-représentation de certaines espèces lianescentes dans le régime par rapport à leur abondance dans le milieu. De même, la consommation par *Eulemur fulvus* de plantes à fortes teneurs en tannins condensés à Saziley a-t-elle une signification biologique ? En fait, comme le montre l'analyse effectuée sur les trois échantillons indépendants correspondant aux trois écosystèmes forestiers, la précipitation de la BSA n'est généralement pas corrélée à la teneur en tanins condensés (Tab. X). Dans certains cas, les extraits ont une très forte activité de précipitation sur la protéine alors que les résultats des dosages ne font apparaître aucun tannin condensé (voir Annexe I). L'absence de corrélation entre ces tannins et la BSA précipitée dans les feuilles jeunes peut également expliquer pourquoi les tannins condensés n'apparaissent pas jouer de rôle dans les choix alimentaires du Lémur macaco, au contraire des phénols. A cet égard, il est frappant de constater que l'efficacité des extraits à précipiter la protéine BSA est significativement corrélée à la teneur en phénols totaux, quels que soient le stade de maturité de la feuille et l'écosystème étudié (Tab. X).

TABLEAU X

*Corrélations entre les phénols totaux, les tannins condensés et la précipitation de la BSA dans les feuilles de différents sites*

	<i>Ampasikely</i> ( $\tau$ ; $p$ , $n$ )	<i>Saziley</i> ( $\tau$ ; $p$ , $n$ )	<i>Forêts humides de Mayotte</i> ( $\tau$ ; $p$ , $n$ )
Phénols totaux $\times$ BSA précipitée			
Feuille mature	0,432 ; ***, 31	0,368 ; **, 22	0,504 ; ***, 28
Feuille jeune	0,376 ; **, 26	0,455 ; *, 12	0,733 ; *, 6
Tannins condensés $\times$ BSA précipitée			
Feuille mature	0,240 ; ( $p = 0,06$ ), 31	0,188 ; ns, 22	0,398 ; **, 28
Feuille jeune	0,146 ; ns, 26	0,230 ; ns, 12	- 0,086 ; ns, 6
Phénols totaux $\times$ Tanins condensés			
Feuille mature	0,329 ; *, 31	0,349 ; **, 25	0,409 ; **, 31
Feuille jeune	0,06 ; ns, 26	- 0,009 ; ns, 16	- 0,089 ; ns, 8

$\tau$  : tau de Kendall. \* :  $p < 0,05$  ; \*\* :  $p < 0,02$  ; \*\*\* :  $p < 0,001$  ; ns : non significatif

## DISCUSSION

Les écosystèmes forestiers de Madagascar et de Mayotte étudiés présentent des caractéristiques chimiques similaires, avec au moins un tiers des espèces végétales riches en substances anti-nutritionnelles et une fréquence importante de plantes contenant des alcaloïdes (entre 2 et 4 espèces sur 10). Certains auteurs considèrent les forêts tropicales dans lesquelles moins de 15 % des espèces ont des alcaloïdes comme des environnements globalement peu toxiques (Hladik & Hladik, 1977 ; Gartlan *et al.*, 1980 ; Colley & Aide, 1991 ; Simmen *et al.*, 1999). Cependant, si l'on intègre l'abondance relative des espèces végétales dans une approche plus globale de la toxicité potentielle des environnements, les différents sites apparaissent nettement moins riches en alcaloïdes que ne le suggèrent les fréquences mentionnées ci-dessus. En effet, nous n'avons généralement pas détecté d'alcaloïdes dans les espèces les plus abondantes — une exception concerne la forêt d'Ampasikely à Mada-

gascar, mais c'est l'introduction, dans un passé récent, de certaines plantes cultivées qui a enrichi le milieu en alcaloïdes. A l'inverse, des différences sont observées entre les forêts en ce qui concerne l'abondance des substances précipitant la BSA, avec une richesse en ces métabolites supérieure ou très supérieure dans les forêts en bord de littoral (Ampasikely, Pointe Saziley) en comparaison de celle évaluée dans les forêts humides des plateaux et des massifs montagneux de Mayotte. Dans cette étude, la prévalence des substances à pouvoir tannant par rapport aux alcaloïdes, comme dans la forêt de Saziley, apparaît, au premier abord, corroborer l'hypothèse de Feeny (1970, 1976) selon laquelle les plantes communes, caractérisant ici une forêt à faible diversité spécifique, présentent des stratégies de défenses chimiques davantage basées sur les produits anti-nutritionnels que sur les toxines. C'est à Saziley effectivement, avec environ 70 espèces d'arbres et d'arbustes répertoriées contre 165 espèces pour les forêts denses humides de l'île (estimations actuelles d'après Pascal, 2002 ; voir également les densités d'arbres dans le tableau I), que l'on trouve les plus grandes quantités de substances efficaces pour précipiter la BSA. D'un point de vue théorique, on peut cependant douter (voir Hladik & Hladik, 1977 ; Lebreton, 1982) du sens de la relation fonctionnelle proposée dans la théorie de Feeny (1976) entre le type de défenses chimiques prédominant et le degré d'exposition aux herbivores (et par extension la diversité des communautés végétales). Dans cette interprétation, en effet, les défenses qualitatives (ciblées et actives à faible dose comme les alcaloïdes) seraient peu efficaces pour prémunir les plantes communes des dommages causés par les herbivores spécialisés, car ces derniers sont capables de neutraliser les principes actifs de ces toxines. Mais on peut opposer à cette hypothèse la notion d'une dynamique permanente des interactions entre les plantes et les herbivores spécialisés, avec pour conséquence la sélection de molécules de plus en plus toxiques (Hladik *et al.*, 2000).

En fait aucune des forêts étudiées ici ne présente une diversité végétale équivalente à celle des forêts denses humides sempervirentes continentales (voir, par exemple, Abraham *et al.*, 1996), et la variation chimique observée entre des sites globalement peu diversifiés ne semble pas pouvoir être expliquée de manière simple par le jeu des interactions coévolutives proposé entre espèces végétales et animales. Les stratégies « tannins ou alcaloïdes » paraissent davantage prévisibles dans les forêts continentales que dans les milieux insulaires, où les équilibres entre les populations d'herbivores et de végétaux sont éventuellement moins bien établis. La dynamique propre des îles avec un effet majeur de la composition spécifique des communautés végétales sur le fonctionnement et les propriétés des écosystèmes, y compris chimiques, ont été évoqués par de nombreux auteurs (par exemple Vitousek *et al.*, 1995 ; Wardle *et al.*, 1997). La faible biodiversité et les endémismes des écosystèmes insulaires peuvent en particulier s'appliquer tout autant aux espèces végétales qu'aux molécules qui les composent (Lebreton, comm. pers.). Dans une large mesure, l'histoire du peuplement végétal et animal de l'île de Mayotte est récent car la flore et la faune de l'île ont été remaniés au cours de la dernière régression marine, remplaçant les biocénoses disparues lors des éruptions volcaniques du Pléistocène (Pascal, 2002). Outre l'hypothèse de particularismes spécifiques locaux, des effets à court terme peuvent-ils aussi être avancés pour expliquer les variations chimiques entre les sites ?

Par rapport à la théorie alternative de Coley *et al.* (1985) fondée sur la disponibilité en nutriments, les profils chimiques des forêts humides de Mayotte, indicatifs d'une pauvreté relative en substances anti-nutritionnelles et en alcaloïdes, sont en accord avec la prévision d'une absence de défenses chimiques pour les espèces croissant sur les sols fertiles, les plantes pouvant facilement remplacer leurs tissus (voir aussi Lebreton, 1982) — éventuellement, les défenses quantitatives pourraient être observées dans le cas d'espèces à croissance lente, parmi les arbres, par exemple. A Mayotte, ces forêts humides se développent sur des sols ferrallitiques et des sols bruns sur un socle d'origine volcanique et, dans la plupart des sites, la fertilité des sols est qualifiée de bonne à élevée. Les caractéristiques pédologiques de ces massifs forestiers révèlent, en surface, des taux de matière organique et d'azote élevés, une bonne minéralisation de la matière organique, des proportions d'argiles importantes et des pH moyennement acides (5,7) à neutres dans les différents horizons (Latrille, 1997). La nature du sol de la forêt de Saziley n'a pas été examinée, ni celle d'Ampasikely. Néanmoins, la forêt de Saziley, potentiellement la plus riche en substances

anti-nutritionnelles dans notre étude, et celle d'Ampasikely, la plus riche en phénols totaux, se situent en bordure de littoral et s'établissent dans des conditions pédologiques vraisemblablement distinctes de celles des forêts de plateau et de moyenne altitude sur crête de Mayotte. En comparant deux forêts sempervirentes africaines, Gartlan *et al.* (1980) ont constaté que les concentrations en tannins et en composés phénoliques dans la forêt proche de l'océan sur sable blanc et sol acide (Douala-Edea, Cameroun), étaient supérieures à celles de la forêt continentale sur sol volcanique plus riche en nutriments (Kibale, Ouganda). Certaines prévisions de la théorie de Coley *et al.* ne sont toutefois pas confirmées. Par exemple l'investissement coûteux en énergie des métabolites secondaires de type tannins (Sagers & Coley, 1995) serait optimal pour les végétaux dont les feuilles ont une longue durée de vie et pour les tissus pérennes. Or on note que, sur un site comme Saziley, les plantes riches en phénols et à forte propriété anti-nutritionnelle peuvent être caducifoliées (*Adansonia*). D'autre part, les jeunes feuilles ont des teneurs en phénols supérieures à celles des feuilles matures lorsque des différences liées à la maturation sont avérées (Ampasikely ; voir aussi Coley & Aide, 1991).

Les variations phytochimiques entre les forêts ont-elles des répercussions sur les choix alimentaires des primates qui colonisent ces milieux ? Dans l'analyse des relations entre le comportement alimentaire des primates spécialisés dans la consommation de feuillage, leurs biomasses et les métabolites secondaires des végétaux, les tannins apparaissent jouer un rôle ambigu. Chez les Colobinés, les singes hurleurs (*Alouatta palliata*), les Indriidae et les lépilémurs, le choix des feuilles, de même que la biomasse locale de primates, sont corrélés positivement avec le rapport azote/fibre des plantes. La prise en compte des teneurs en tannins condensés n'apporte qu'une amélioration marginale à la valeur prédictive de cet indice (Milton, 1979 ; McKey *et al.*, 1981 ; Oates *et al.*, 1990 ; Ganzhorn, 1992 ; Waterman & Kool, 1994). Outre l'éventualité d'adaptations spécifiques chez des espèces folivores spécialisées, cet effet marginal peut être expliqué par l'absence ou la faiblesse de la corrélation entre les teneurs en tannins condensés et l'activité anti-nutritionnelle (voir tableau X). Dans nos échantillons, la faible activité biologique des tannins condensés (voir aussi Ayres *et al.*, 1997) est probable. En particulier, ils n'ont aucun effet statistiquement démontrable sur le choix des feuilles chez le lémurien *Eulemur macaco* alors que les phénols totaux, de même que la capacité de la plante à précipiter la BSA, ont une influence négative. A l'inverse, il peut sembler surprenant de constater qu'un groupe chimique diversifié comme les phénols soit, en termes de concentration, un meilleur indicateur des propriétés anti-nutritionnelles potentielles des plantes que les tannins condensés, généralement considérés comme les métabolites secondaires efficaces impliqués dans la formation de complexes insolubles avec les protéines (Feeny, 1969 ; Mole & Waterman, 1987). Une étude récente a montré qu'en dehors des tannins hydrolysables (l'autre grande catégorie de polyphénols efficaces), même les phénols de faible poids moléculaire sont capables de se lier à la BSA (Bartolomé *et al.*, 2000), ce qui leur confère probablement des propriétés dissuasives sur les choix alimentaires des consommateurs.

Dans le cas de primates plus frugivores, nous observons qu'*Eulemur macaco* et *Eulemur fulvus* intègrent dans leur régime alimentaire des plantes riches en composés secondaires. Mais les feuillages consommés par *Eulemur macaco* le sont en petite quantité et sont beaucoup moins « efficaces » pour précipiter les protéines que ceux consommés par *Eulemur fulvus*. Ces différences interspécifiques traduisent des différences notables de sélectivité alimentaire, l'espèce ayant colonisé un milieu plus riche en substances anti-nutritionnelles (*E. fulvus* à Saziley) étant aussi la moins sensible à ces produits.

En termes d'adaptation, il est probable que la tolérance vis-à-vis de métabolites anti-nutritionnels communément répandus dans l'environnement donne accès à un éventail élargi d'aliments qui ne se limitent pas aux feuillages mais qui incluent également les fruits immatures riches en tannins (Ganzhorn, 1988 ; Simmen *et al.*, 2003). A Saziley, cette tolérance permet à *Eulemur fulvus* d'exploiter des ressources très communes, telles que les feuilles de *Mimusops comorensis* et d'*Annona squamosa* consommées en saison sèche, malgré la présence de composés anti-nutritionnels actifs. Dans de nombreuses zones de forêts anthropisées, les plantes ornementales et les arbres fruitiers cultivés sont favorables

aux populations de lémuriens frugivores/folivores car elles constituent des ressources alternatives, parfois prioritaires, notamment lorsque la phénologie de fructification des espèces indigènes impose une raréfaction alimentaire (Ganzhorn, 1995 ; Simmen *et al.*, 2003). De fait, les fortes densités de lémuriens dans ces milieux peuvent être la conséquence d'une productivité végétale accrue, mieux répartie dans le temps. Mais il est également possible que l'innocuité pour *Eulemur fulvus* des composés phénoliques, dont les tannins, en facilitant l'exploitation de ressources peu comestibles pour d'autres primates, ait contribué à l'adaptation aux différents milieux forestiers qui caractérisent la très large aire de répartition de ce lémur à Madagascar. On trouve en effet les différentes formes d'*Eulemur fulvus* sur toute la bande de forêt humide orientale ainsi que dans la région du Sambirano et dans les forêts sèches caducifoliées de l'ouest (voir aussi le cas d'adaptation rapide après introduction dans une forêt galerie du sud ; Simmen *et al.*, 2003). De surcroît, l'ubiquité de cette espèce s'accompagne généralement de densités de population considérables (Sussman, 1974 ; Tarnaud & Simmen, 2002). Dans la forêt sèche anthropisée de Saziley, les deux groupes cibles de 11 et 13 individus sur lesquels s'appuie cette étude exploitent des domaines vitaux extrêmement restreints de moins de 1,5 ha (Tarnaud, 2002). Dans ces groupes, l'ingestion d'aliments riches en substances anti-nutritionnelles est observée chez les jeunes dès l'âge de 2 à 3 mois, bien avant le sevrage (Tarnaud *et al.*, 2004). Dans les zones de forêts non perturbées de Mayotte, où cette espèce a vraisemblablement été introduite au cours du dernier millénaire (Tattersall, 1977), des densités élevées de 4,6 et 7,6 ind./ha ont également été enregistrées (Tarnaud & Simmen, 2002). Par comparaison, chez l'espèce *Eulemur macaco*, localisée dans la région nord-ouest du Sambirano, les populations étudiées atteignent des densités maximales de seulement 1 individu par hectare (Ampasikely ; Bayart & Simmen, sous presse) et, dans d'autres localités, jusqu'à 2 ind./ha (Colquhoun, 1993).

En conclusion, si la recherche des nutriments est le facteur primordial qui guide les choix alimentaires (Hladik, 1978), la stratégie alimentaire et, de manière plus large, les potentialités d'adaptation à des environnements divers, sont également liées au degré de tolérance vis-à-vis des alcaloïdes et des tannins, qui varie considérablement entre des primates phylogénétiquement proches. Dans l'analyse des relations entre la qualité de l'environnement et les densités de primates, les phénols et/ou les capacités de précipitation des protéines sont des paramètres pertinents dont on doit tenir compte. Les théories qui fondent la dichotomie des stratégies de défense chimique (telle que tannins/alcaloïdes) sur le degré d'exposition des plantes aux herbivores (« plant apparency ») et sur les facultés de détoxification des consommateurs, assimilent les tannins à des substances efficaces sur un large spectre de consommateurs. Or, certaines découvertes récentes obligent à reconsidérer cette notion : les propriétés physico-chimiques des fluides digestifs des insectes (Martin *et al.*, 1987 ; Ayres *et al.*, 1997), la présence de microorganismes symbiotiques dans le tractus digestif d'espèces spécialisées (koala ; Osawa *et al.*, 1993), la géophagie ou la consommation de bois calciné (Johns & Duquette, 1991 ; Cooney & Struhsaker, 1997), et la composition salivaire des mammifères, sont susceptibles, ou permettent effectivement, de réduire la nocivité des tannins (Hagerman & Robbins, 1993). Pour certains primates folivores, les goûts astringents des polyphénols, tels que perçus par l'homme, sont attractifs et ne sont répulsifs qu'à des concentrations extrêmement élevées (Simmen & Charlot, 2003). L'absence d'effets négatifs bien nets des tannins condensés sur les choix alimentaires des primates folivores comme sur ceux d'autres formes moins spécialisées, et leur faible relation avec la précipitation de certaines protéines peuvent de surcroît correspondre à une faible toxicité. Dans l'approche écologique de la richesse en produits secondaires des milieux, on ne doit donc pas négliger la possibilité d'une innocuité de certains métabolites parmi les plus courants, pour des herbivores généralistes comme pour des spécialistes. Dans la mesure où cette approche globale vise à déterminer les effets relatifs des contraintes abiotiques et biotiques sur l'orientation des tactiques de défense chimique des végétaux, la poursuite des recherches devrait aussi permettre d'identifier les milieux naturels les plus appropriés à la découverte de molécules d'intérêt pharmacologique, tels que les alcaloïdes parmi d'autres métabolites à fort potentiel toxique/curatif.

## REMERCIEMENTS

Cette étude a été en partie financée par le Ministère de l'Environnement (contrat ECOFOR/MNHN 2000.18). Nous remercions sincèrement Ian Tattersall pour les informations complémentaires fournies sur l'alimentation des lémurs à Mavingoni. Nous sommes également reconnaissants à François Frappier et son équipe ainsi qu'à Ann Hagerman pour les conseils méthodologiques prodigués lors de la mise en œuvre des dosages chimiques. Nous tenons à remercier Philippe Lebreton pour ses commentaires approfondis du manuscrit qui ont permis d'améliorer les différentes versions de cet article ainsi qu'un lecteur anonyme. Enfin nous remercions toute l'équipe DAF/SEF de Mayotte (Olivier Pascal, Alain Pibot, Fabien Barthelat, Maolida Mchangama, Ali bacar Sifari) coordonnée par Jean-Noël Labat (MNHN) et les guides d'Ampasikely qui nous ont fait bénéficier de leurs savoirs botaniques.

## RÉFÉRENCES

- ABRAHAM, J.P., BENJA, R., RANDRIANASOLO, M., GANZHORN, J.U., JEANNODA, V. & LEIGH, E.G.Jr. (1996). — Tree diversity on small plots in Madagascar: a preliminary review. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 51: 93-116.
- ASQUITH, T.N. & BUTLER, L.G. (1985). — Use of a dye-labeled protein as spectrophotometric assay for protein precipitants such as tannin. *J. Chem. Ecol.*, 11: 1535-1544.
- AYRES, M.P., CLAUSEN, T.P., MACLEAN, J.S.F., REDMAN, A.M. & REICARDT, P.B. (1997). — Diversity of structure and antiherbivore activity in condensed tannins. *Ecology*, 78: 1696-1712.
- BARTOLOMÉ, B., ESTRELLA, I. & HERNANDEZ, M.T. (2000). — Interaction of low molecular weight phenolics with proteins (BSA). *J. Food Sci.*, 65: 617-621.
- BAYART, F. & SIMMEN, B. (sous presse). — Demography, range use, and behavior in black lemurs (*Eulemur macaco macaco*) at Ampasikely, northwest Madagascar. *Am. J. Primatol.*
- BIRKINSHAW, C.R. (1999). — The importance of the black lemur (*Eulemur macaco*) for seed dispersal in Lokobe forest, Nosy Be. Pp. 189-199, in: B. Rakotosamimanana, H. Rasamimanana, J.U. Ganzhorn & S.J. Goodman (eds). *New directions in lemur studies*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- COLEY, P.D. (1983). — Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.*, 53: 209-233.
- COLEY, P.D. & AIDE, T.M. (1991). — Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. Pp. 25-49, in: P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes & W.W. Benson (eds). *Plant-animal interactions. Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. A Wiley-Interscience Publication, New York, Chichester.
- COLEY, P.D., BRYANT, J.P. & CHAPIN, F.S.III. (1985). — Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science*, 230: 895-899.
- COLQUHOUN, I.C. (1993). — The socioecology of *Eulemur macaco*: a preliminary report. Pp. 11-23, in: P.M. Kappeler & J.U. Ganzhorn (Eds). *Lemur social systems and their ecological basis*. Plenum Press, New York.
- COMMISSION NATIONALE DE PHARMACOPÉE (2004). — *Pharmacopée Française*. 10<sup>ème</sup> édition. Agence Française de Sécurité Sanitaire de Produits de Santé, Saint Denis.
- COONEY, D.O. & STRUHSAKER, T.T. (1997). — Adsorptive capacity of charcoals eaten by Zanzibar red colobus monkeys: implications for reducing dietary toxins. *Int. J. Primatol.*, 18: 235-246.
- EHRlich, P. & RAVEN, P.H. (1964). — Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.
- FEENY, P. (1970). — Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51: 565-581.
- FEENY, P. (1976). — Plant apparency and chemical defense. *Rec. Adv. Phytochem.*, 10: 1-40.
- FEENY, P.P. (1969). — Inhibitory effect of oak leaf tannins on the hydrolysis of proteins by trypsin. *Phytochem.*, 8: 2119-2126.
- FREELAND, W. (1991). — Plant secondary metabolites: biochemical coevolution with herbivores. Pp. 61-81, in: R. Palo & C. Robbins (eds). *Plant defenses against mammalian herbivory*. CRC Press, London.
- GANZHORN, J.U. (1988). — Food partitioning among Malagasy Primates. *Oecologia*, 75: 436-450.
- GANZHORN, J.U. (1992). — Leaf chemistry and the biomass of folivorous primates in tropical forests. Test of a hypothesis. *Oecologia*, 91: 540-547.
- GANZHORN, J.U. (1995). — Low-level forest disturbance effects on primary production, leaf chemistry, and lemur populations. *Ecology*, 76: 2084-2096.
- GARTLAN, J.S., MCKEY, D.B., WATERMAN, P.G., MBI, C.N. & STRUHSAKER, T.T. (1980). — A comparative study of the phytochemistry of two African rain forests. *Biochem. Syst. Ecol.*, 8: 401-422.
- HAGERMAN, A.E. & ROBBINS, C.T. (1993). — Specificity of tannin-binding salivary proteins relative to diet selection by mammals. *Can. J. Zool.*, 71: 628-633.
- HLADIK, A. & HLADIK, C.M. (1977). — Signification écologique des teneurs en alcaloïdes des végétaux de la forêt dense: résultats des tests préliminaires effectués au Gabon. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 31: 515-555.
- HLADIK, C.M. (1977). — A comparative study of the feeding strategies of two sympatric species of leaf monkeys: *Presbytis senex* and *Presbytis entellus*. Pp. 323-353, in: T.H. Clutton-Brock (ed.). *Primate ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes*. Academic Press, London, New York.

- HLADIK, C.M. (1978). — Adaptive strategies of Primates in relation to leaf-eating. Pp. 373-395, in: G.G. Montgomery (ed.). *The ecology of arboreal folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- HLADIK, C.M., SIMMEN, B., RAMASARISSA, P. & HLADIK, A. (2000). — Rôle des produits secondaires (tannins et alcaloïdes) des espèces forestières de l'est de Madagascar face aux populations animales. Pp. 105-114, in: W. Lourenço & S. Goodman (eds). *Diversité et endémisme à Madagascar*. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris.
- HOWE, H.F. & WESTLEY, L.C. (1988). — *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York, Oxford.
- JOHNS, T. & DUQUETTE, M. (1991). — Detoxification and mineral supplementation as functions of geophagy. *Am. J. Clin. Nutr.*, 53: 448-456.
- LATRILLE, E. (1997). — *Etude pédologique en appui à l'inventaire des formations ligneuses effectuées par la DAF/SEF*. Rapport de mission CIRAD-CA.
- LEBRETON, P. (1982). — Tannins ou alcaloïdes : deux tactiques phytochimiques de dissuasion des herbivores. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36: 539-572.
- LESCURE, J.P., PUIG, H., RIERA, B., LECLERC, D., BEEKMAN, A. & BENETEAU, A. (1983). — La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. *Acta Oecol.*, 4: 237-251.
- MAISELS, F., GAUTIER-HION, A. & GAUTIER, J.P. (1994). — Diets of two sympatric colobines in Zaire: more evidence on seed-eating in forests on poor soils. *Int. J. Primatol.*, 15: 681-701.
- MARTIN, J.S. & 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: 205-211.
- MARTIN, J.S., MARTIN, M.M. & BERNAYS, E.A. (1987). — Failure of tannic acid to inhibit digestion or reduce digestibility of plant protein in gut fluids of insect herbivores: implications for theories of plant defense. *J. Chem. Ecol.*, 13: 605-621.
- McFARLAND SYMINGTON, M. (1988). — Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*). *Behaviour*, 105: 117-134.
- McKEY, D.B., GARTLAN, J.S., WATERMAN, P.G. & CHOO, G.M. (1981). — Food selection by black colobus monkeys (*Colobus satanas*) in relation to plant chemistry. *Biol. J. Linn. Soc.*, 16: 115-146.
- MILTON, K. (1979). — Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypothesis of food selection by generalist herbivores. *Am. Nat.*, 114: 362-378.
- MOLE, S. & WATERMAN, P.G. (1987). — A critical analysis of techniques for measuring tannins in ecological studies. I. Techniques for chemically defining tannins. *Oecologia*, 72: 137-147.
- OATES, J.F., WHITESIDES, G.H., DAVIES, A.G., WATERMAN, P.G., GREEN, S.M., DASILVA, G.L. & MOLE, S. (1990). — Determinants of variation in tropical forest primate biomass: new evidence from West Africa. *Ecology*, 71: 328-343.
- OSAWA, R., BIRD, P.S., HARBROW, D.J., OGIMOTO, K. & SEYMOUR, G.J. (1993). — Microbiological studies of the intestinal microflora of the koala, *Phascolarctos cinereus*. 1. Colonisation of the caecal wall by tannin-protein-complex-degrading enterobacteria. *Aust. J. Zool.*, 41: 599-609.
- PASCAL, O. (1997). — *La végétation naturelle à Mayotte, études quantitatives et qualitatives*. Rapport interne CTM/DAF/SEF.
- PASCAL, O. (2002). — *Plantes et forêts de Mayotte*. Patrimoines Naturels, 53. MNHN, Paris.
- PORTER, L.J., HRSTICH, L.N. & CHAN, B.C. (1986). — The conversion of procyanidins and prodelphinidins to cyanidin and delphinidin. *Phytochemistry*, 25: 223-230.
- PRICE, M.P. & BUTLER, L.G. (1977). — Rapid visual estimation and spectrophotometric determination of tannin content of Sorghum grain. *J. Agric. Food Chem.*, 25: 1268-1273.
- RHOADES, D.F. & CATES, R.G. (1976). — Toward a general theory of plant anti-herbivore chemistry. *Rec. Adv. Phytochem.*, 19: 168-213.
- SAGERS, C.L. & COLEY, P.D. (1995). — Benefits and costs of defense in a Neotropical shrub. *Ecology*, 76: 1835-1843.
- SIEGEL, S. (1956). — *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, New York.
- SIMMEN, B. (2004). — Perception gustative des substances de défense chimique des végétaux : adaptation et plasticité des réponses des primates. *Primatologie*, 6: 149-170.
- SIMMEN, B. & CHARLOT, S. (2003). — Une étude comparative des seuils gustatifs de substances sucrée et astringente chez les singes anthropoïdes. *C. R. Biol.*, 326: 449-455.
- SIMMEN, B., HLADIK, A. & RAMASARISSA, P.L. (2003). — Food intake and dietary overlap in native *Lemur catta* and *Propithecus verreauxi* and introduced *Eulemur fulvus* at Berenty, Southern Madagascar. *Int. J. Primatol.*, 5: 949-968.
- SIMMEN, B., HLADIK, A., RAMASARISSA, P.L., IACONELLI, S. & HLADIK, C.M. (1999). — Taste discrimination in lemurs and other primates, and the relationships to distribution of plant allelochemicals in different habitats of Madagascar. Pp. 201-219, in: B. Rakotosamimanana, H. Rasamimanana, J.U. Ganzhorn & S.J. Goodman (eds). *New directions in lemur studies*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- STRUHSAKER, T.T. (1975). — *The Red Colobus Monkey*. University of Chicago Press, Chicago.
- SUSSMAN, R. (1974). — Ecological distinctions in sympatric species of *Lemur*. Pp. 75-108, in: R.D. Martin, G.A. Doyle & A.C. Walker (eds). *Prosimian biology*. Duckworth, London.

- SWAIN, T. (1979). — Tannins and lignins. Pp. 657-682, in: G.A. Rosenthal & D.H. Janzen (eds). *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York.
- 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.
- TARNAUD, L. & SIMMEN, B. (2002). — A major increase in the population of brown lemurs on Mayotte since the decline reported in 1987. *Oryx*, 36: 297-300.
- TARNAUD, L., SIMMEN, B., MAREZ, A., THIBERGE, A.-L., JEANSON, M. & HLADIK, A. (2004). — Perception et choix des aliments par le jeune *Eulemur fulvus* en fonction des métabolites secondaires présents dans l'environnement et du comportement alimentaire de la mère. *Primatologie*, 6: 129-148.
- TATTERSALL, I. (1977). — Ecology and behavior of *Lemur fulvus mayottensis* (Primates, Lemuriformes). *Anthrop. Papers, Amer. Mus. Nat. Hist.*, 54: 421-482.
- VITOUSECK, P.M., LOOPE, L.L. & ADERSEN, H. (eds.) (1995). — *Islands. Biological diversity and ecosystem function*. Springer, Berlin.
- WARDLE, D.A., ZACKRISSON, O., HÖRNBERG, G. & GALLET, C. (1997). — The influence of island area on ecosystem properties. *Science*, 277: 1296-1299.
- WATERMAN, P.G. & KOOL, K.M. (1994). — Colobine food selection and plant chemistry. Pp. 251-284, in: A.G. Davies & J.F. Oates (eds). *Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- WHITTAKER, R.H. & FEENEY, P.P. (1971). — Allelochemicals: chemical interactions between species. *Science*, 171: 757-770.
- WRANGHAM, R.W., CONKLIN-BRITAIN, N.L. & HUNT, K.D. (1998). — Dietary response of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance. I. Antifeedants. *Int. J. Primatol.*, 19: 949-970.

## ANNEXE I

Résultats des dosages chimiques et des tests biologiques effectués sur les feuilles des plantes de trois milieux forestiers de Mayotte et de Madagascar

	Type biologique	Phénols totaux		Tannins condensés		BSA précipitée		Alcaloïdes totaux	
		% poids sec (equ. ac. tannique)		% poids sec (equ. quebracho)		(mg/g)		% poids sec (equ. hyoscyamine)	
		Feuilles		Feuilles		Feuilles		Feuilles	
		matures	jeunes	matures	jeunes	matures	jeunes	matures	jeunes
<b>① Forêt sèche de Salizey (Mayotte)</b>									
Anacardiaceae									
<i>Mangifera indica</i> *	arbre	2,9	<u>16,5</u>	0,0	<u>0,0</u>	391	<u>352</u>		<u>0</u>
Annonaceae									
<i>Annona squamosa</i> *	arbre	<u>1,4</u>	<u>0,4</u>	<u>56,9</u>	<u>3,1</u>	<u>16</u>	<u>75</u>	<u>0,02</u>	<u>0,03</u>
Apocynaceae									
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	liane	2,3	<u>5,1</u>	3,7	<u>18,2</u>		<u>338</u>	0	<u>0</u>
Arecaceae									
<i>Cocos nucifera</i>	palmier	6,0	2,4	63,0	28,6	110	86		
Asclepiadaceae									
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	liane		1,3		0,0				
Bombacaceae									
<i>Adansonia digitata</i>	arbre	4,7		84,2		565		0	
Caesalpiniaceae									
<i>Tamarindus indica</i>	arbre	<u>1,1</u>	<u>1,0</u>	<u>8,3</u>	<u>6,1</u>	<u>115</u>	<u>45</u>	<u>0,01</u>	<u>0,01</u>
Celastraceae									
<i>Mystroxydon aethiopicum</i>	arbre	0,6		0,0		30			
<i>Salacia leptoclada</i>	liane	<u>2,7</u>	<u>2,2</u>	<u>32,2</u>	<u>23,3</u>	<u>202</u>	<u>192</u>	<u>0,07</u>	<u>0,06</u>

## ANNEXE I (suite)

	Type biologique	Phénols totaux		Tannins condensés		BSA précipitée		Alcaloïdes totaux	
		% poids sec (equ. ac. tannique)		% poids sec (equ. quebracho)		(mg/g)		% poids sec (equ. hyoscyamine)	
		Feuilles		Feuilles		Feuilles		Feuilles	
		matures	jeunes	matures	jeunes	matures	jeunes	matures	jeunes
Combretaceae									
<i>Terminalia catappa</i>	arbre	14,4	27,3	0,0	0,0	164	203	0	
Erythroxylaceae									
<i>Erythroxylum lanceum</i>	arbre	1,0	1,3	2,8	12,2	230			
Euphorbiaceae									
<i>Jatropha curcas*</i>	arbre	0,4		0,0		123			
Fabaceae									
<i>Abrus precatorius</i>	liane	1,5	4,2	0,0	0,0	163	78		
<i>Dalbergia arbutifolia</i>	arbre	2,0		11,6		231		0,05	
Icacinaeae									
<i>Apodytes dimidiata</i>	arbre	0,3		3,8		60			
Lauraceae									
<i>Litsea glutinosa*</i>	arbre	0,9	2,9	1,7	0,0	16	4	0	
Malvaceae									
<i>Hibiscus tiliaceus</i>	arbre	1,6	2,5	14,5	26,3	150			
Mimosaceae									
<i>Albizia lebbek*</i>	arbre	1,1	1,7	0,0	0,0				
<i>Leucaena leucocephala*</i>	arbre	5,7	8,5	8,1	29,8	97			
Moraceae									
<i>Artocarpus heterophyllus*</i>	arbre							0,06	
<i>Ficus antandronarum</i>	arbre	5,1		28,0		431			
Rubiaceae									
<i>Polysphaeria multiflora</i>	arbre	4,5	1,5	49,5	12,0	165	83		
Sapindaceae									
<i>Allophylus bicurris</i>	arbre	1,2		3,6		200			
Sapotaceae									
<i>Mimusops comorensis</i>	arbre	<u>5,1</u>		<u>40,6</u>		<u>345</u>		<u>0</u> <u>0 (pétiole)</u>	
Sterculiaceae									
<i>Sterculia madagascariensis</i>	arbre	2,7		9,2		81		0	
Verbenaceae									
<i>Lantana camara*</i>	arbre	3,3	2,5	1,4	9,5	115			
Vitaceae									
<i>Cissus microdonta</i>	liane	0,9		0,0					
<b>② Forêts humides (Mayotte)</b>									
Apocynaceae									
<i>Carissa comorensis</i>	arbuste	4,2		68,8		591			
<i>Saba comorensis</i>	liane	9,2		25,3					



## ANNEXE I (suite)

	Type biologique	Phénols totaux		Tannins condensés		BSA précipitée		Alcaloïdes totaux	
		% poids sec (equ. ac. tannique)		% poids sec (equ. quebracho)		(mg/g)		% poids sec (equ. hyoscyamine)	
		Feuilles		Feuilles		Feuilles		Feuilles	
		matures	jeunes	matures	jeunes	matures	jeunes	matures	jeunes
Araliaceae									
<i>Polyscias mayottensis</i>	arbre		3,7		0,0		112		0,08
Bombacaceae									
<i>Ceiba pentandra</i>	arbre		5,5		58,2		192		
Brexiaaceae									
<i>Brexia madagascariensis</i>	arbre		2,9		36,2		135		
Caricaceae									
<i>Carica papaya*</i>	arbre		0,9		0,0		12		0
Cucurbitaceae									
<i>Kedrostys cf. elongata</i> (AH 6448)	liane		0,7		0,0		1		
Dioscoreaceae									
<i>Dioscorea esculenta*</i>	liane		3,4	3,4	37,6	47,0	114	137	
Fabaceae									
<i>Pterocarpus indicus*</i>	arbre		3,4	9,6	8,4	57,8	61	127	
Flacourtiaceae									
<i>Aphloia theiformis</i>	arbre		4,4		53,1		185		
Euphorbiaceae									
<i>Macaranga boutonoides</i>	arbre		3,2	23,0	0,0	0,0	726	214	
<i>Petalodiscus ravanalonae</i>	arbre		4,5		78,1		153		0
<i>Suregada comorensis</i>	arbre		0,5		0,0		37		
<i>Tannodia cordifolia</i>	arbre		0,7		4,6		30		
Hamamelidaceae									
<i>Dicoryphe platyphylla</i>	arbre		16,7		0,0		185		
Hernandiaceae									
<i>Hernandia nymphaefolia</i>	arbre		1,2	2,5	0,0	0,0	87	47	
Icacinaceae									
<i>Grisollea myrianthea</i>	arbre		0,9		0,0		48		0
Lauraceae									
<i>Ravensara areolata</i>	arbre		6,4		91,6		124		0,31
Lecythidaceae									
<i>Barringtonia racemosa</i>	arbre		8,7	20,0	0,0	0,0	203	201	0
Loganiaceae									
<i>Nuxia pseudodontata</i>	arbre		4,1		0,0		69		0
<i>Strychnos mitis</i>	arbre		1,6		0,0		87		0
Mimosaceae									
<i>Adenanthera pavonina*</i>	arbre		0,6		0,0		163		
<i>Entada rheedii</i>	liane			2,0		0,0			
Monimiaceae									
<i>Tambourissa leptophylla</i>	arbre		5,5		0,4		142		

## ANNEXE I (suite)

	Type biologique	Phénols totaux		Tannins condensés		BSA précipitée		Alcaloïdes totaux	
		% poids sec (equ. ac. tannique)		% poids sec (equ. quebracho)		(mg/g)		% poids sec (equ. hyoscyamine)	
		<i>Feuilles</i>		<i>Feuilles</i>		<i>Feuilles</i>		<i>Feuilles</i>	
		<i>matures</i>	<i>jeunes</i>	<i>matures</i>	<i>jeunes</i>	<i>matures</i>	<i>jeunes</i>	<i>matures</i>	<i>jeunes</i>
Moraceae									
<i>Trophis montana</i>	arbre	0,6		0,0		16			
Myrtaceae									
<i>Syzygium guineense</i>	arbre	16,0		17,3		129			
Oleaceae									
<i>Olea capensis</i>	arbre	1,5		0,0		99		0	
Rubiaceae									
<i>Polysphaeria multiflora</i>	arbuste	0,4	0,8	0,8	2,0				
Rutaceae									
<i>Vepris boiviniana</i>	arbre	3,0		0,0		10		0	
Sapindaceae									
<i>Filicium decipiens</i>	arbre	7,6		177,0		188			
Sapotaceae									
<i>Gambeya boiviniana</i>	arbre	9,4		35,1		381			
<i>Labramia mayottensis</i>	arbre	9,8		95,0		668			
Solanaceae									
<i>Solanum nigrum*</i>	herbacée	1,9		0,0					
<b>③ Forêt humide d'Ampasikely (Madagascar)</b>									
Anacardiaceae									
<i>Anacardium occidentale*</i>	arbre	7,8	11,4	8,4	11,9	255	197	0,21	
<i>Mangifera indica*</i>	arbre	11,0	18,4	1,2	0,3	178	235	0,21	
<i>Sorindeia madagascariensis</i>	arbre	12,7	33,7	8,2	0,0	341	62	0	
Annonaceae									
<i>Monanthes boivinii</i>	liane	5,7	<u>16,0</u>	55,3	<u>135,0</u>	206	<u>137</u>	0,09	<u>0,09</u>
Apocynaceae									
<i>Mascarenhasia</i> sp.	arbre		12,4		66,8		216		
<i>Tabernaemontana</i> sp. (BS 801)	arbre	2,0		2,5		16			
Arecaceae									
<i>Dypsis</i> sp.	palmier	5,7		65,3		207		0	
Caesalpinaceae									
<i>Tamarindus indica</i>	arbre	<u>2,6</u>		<u>17,6</u>		<u>78</u>			
Chrysobalanaceae									
<i>Grangeria porosa</i>	arbre	2,3	<u>6,5</u>	26,4	<u>15,4</u>	42	<u>285</u>	0	<u>0</u>
Combretaceae									
<i>Combretum coccineum</i>	liane	20,7	7,5	20,5	0,0	158	177		
Connaraceae									
<i>Agelaea pentagyna</i>	liane	6,5	9,3	85,8	32,7	525	66	0	
Dichapetalaceae									
<i>Dichapetalum madagascariensis</i>	liane	6,8	5,6	70,0	79,3	157	237		

## ANNEXE I (suite)

	Type biologique	Phénols totaux		Tannins condensés		BSA précipitée		Alcaloïdes totaux	
		% poids sec (equ. ac. tannique)		% poids sec (equ. quebracho)		(mg/g)		% poids sec (equ. hyoscyamine)	
		Feuilles		Feuilles		Feuilles		Feuilles	
		matures	jeunes	matures	jeunes	matures	jeunes	matures	jeunes
Erythroxylaceae									
<i>Erythroxylum lanceum</i>	arbre	1,3	6,4	2,4	113,8	77	62		
Euphorbiaceae									
Hazindombœ (BS 837)	arbre	14,8	16,1	11,1	1,2	488	201		
<i>Macaranga boutonioides</i>	arbre	11,8	21,8	1,9	0,0	219	292	0,21	
Fabaceae									
<i>Abrus precatorius</i>	liane	1,5	<u>4,2</u>	0,0	<u>0,0</u>	211	<u>119</u>	0	
Icacinaceae									
<i>Desmochys planchoniana</i>	liane	0,9	1,5	0,0	0,0	95	14	0	
Matifioditiky (BS 1041)	arbre	1,6		0,0		207			
Mimosaceae									
<i>Albizia lebeck*</i>	arbre	0,5	<u>0,9</u>	0,0	<u>0,0</u>	14	<u>28</u>	0	
<i>Albizia saman*</i>	arbre	2,3		17,4		178			
Moraceae									
<i>Ficus cf. rubra</i>	arbre	1,0	<u>1,5</u>	0,0	<u>0,0</u>	84	<u>22</u>		
Piperaceae									
<i>Piper nigrum*</i>	liane	3,2	9,7	0,0	7,3	80	53	0,03	
Rhamnaceae									
<i>Colubrina cf. decipiens</i>	arbre	7,4		72,6		185			
Rubiaceae									
<i>Coffea sp.*</i>	arbre	3,5	10,1	11,5	12,2	150	190		
Rutaceae									
<i>Citrus sp.*</i> (citron doux, BS827)	arbre	1,6	<u>3,5</u>	0,0	<u>0,0</u>	13	<u>11</u>		
Sapindaceae									
<i>Macphersonia gracilis</i>	arbre		15,5		13,8		635		
<i>Paullinia pinnata</i>	liane	2,6	5,3	12,4	61,9	681	221		
Smilacaceae									
<i>Smilax kraussiana</i>	liane	0,4	<u>0,6</u>	9,6	<u>1,9</u>	20	<u>17</u>	0,04	<u>0,05</u>
Sterculiaceae									
<i>Byttneria heterophylla</i>	liane	6,6	<u>12,1</u>	60,4	<u>120,3</u>	161	<u>179</u>	0	
Violaceae									
<i>Rinorea sp.</i> (BS 1073)	arbre		<u>5,9</u>		0,0		308		

Les valeurs soulignées correspondent aux items consommés par le lémur de Mayotte (*Eulemur fulvus*) en forêt sèche de Saziley ou par le lémur macaco (*Eulemur macaco*) en forêt d'Ampasikely, à Madagascar. Les plantes soulignées sont celles dont les feuilles sont consommées par *Eulemur fulvus* en forêt humide de Mayotte (Mavingoni), sans indication de maturité (d'après Tattersall, 1977). Les plantes introduites sont signalées par un astérisque. Les tannins condensés présents dans les extraits peuvent être beaucoup plus réactifs que le tannin de quebracho, utilisé comme standard, ce qui explique certaines valeurs très élevées.

## ANNEXE II

Résultats des dosages chimiques et des tests biologiques effectués sur les pulpes de fruits mûrs consommées par *Eulemur fulvus* à Mayotte

	Type biologique	Phenols totaux % poids sec (equ. ac. tannique)	Tannins condensés % poids sec (equ. quebracho)	BSA précipitée (mg/g)	
Anacardiaceae					
	<i>Mangifera indica</i>	arbre	2,3	0,0	48
Apocynaceae					
	<i>Ancylbotrys petersiana</i>	liane	0,8	3,2	113
	<i>Saba comorensis</i>	liane	1,3	0,0	173
Caesalpiniaceae					
	<i>Tamarindus indica</i>	arbre	1,1	22,5	171
Combretaceae					
	<i>Terminalia catappa</i>	arbre	2,1	0,0	12
Lauraceae					
	<i>Litsea glutinosa</i>	arbre	1,5	0,0	310
Moraceae					
	<i>Broussonetia greveana</i>	arbre	0,4	0,0	38
Rubiaceae					
	<i>Pyrostria anjouanensis</i>	arbre	0,2	0,0	23
Sapotaceae					
	<i>Mimusops comorensis</i>	arbre	0,5	0,0	79
Tiliaceae					
	<i>Grewia</i> sp. nov. (LT 18)	arbre	1,2	12,6	171