



HAL
open science

**L'ontogenèse 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**

Laurent Tarnaud

► **To cite this version:**

Laurent Tarnaud. L'ontogenèse 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. *Ecologie, Environnement*. Université René Descartes - Paris V, 2002. Français. NNT: . tel-00002804

HAL Id: tel-00002804

<https://theses.hal.science/tel-00002804>

Submitted on 5 May 2003

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

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

UNIVERSITE PARIS 5 - RENE DESCARTES

UFR : SOCIOLOGIE

N° attribué par la bibliothèque

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PARIS 5

Discipline : Sociologie

présentée et soutenue publiquement

par

Laurent TARNAUD

L'ONTOGENESE DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DU PRIMATE *EULEMUR FULVUS* EN FORET SECHE (MAYOTTE, ARCHI- PEL DES COMORES) EN RELATION AVEC LE LIEN MERE-JEUNE ET LA DISPONIBILITE DES RESSOURCES ALIMENTAIRES



Décembre 2002

Membres du Jury

Directeurs

Goldberg J. : Laboratoire de Biosociologie Animale et Humaine, Univ. Paris 5

Hladik M., F.R.E 2323. C.N.R.S., Lab. Ecologie Générale, Muséum National Histoire Naturelle Paris

Rapporteurs & Examineur

Pasquet P. : U.P.R. 2147, C.N.R.S., Paris

Rauski F. : Lab. de psychologie de la famille et de la filiation, Univ. Louis Pasteur, Strasbourg

Simmen B. : F.R.E 2323. C.N.R.S., Lab. Ecologie Générale, Muséum National Histoire Naturelle, Paris

N° D'ordre

UNIVERSITE PARIS 5 - RENE DESCARTES

UFR : SOCIOLOGIE

N° attribué par la bibliothèque

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PARIS 5

Discipline : Sociologie

présentée et soutenue publiquement

par

Laurent TARNAUD

**L'ONTOGENESE DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DU PRIMATE
EULEMUR FULVUS EN FORET SECHE (MAYOTTE, ARCHIPEL DES
COMORES) EN RELATION AVEC LE LIEN MERE-JEUNE ET LA
DISPONIBILITE DES RESSOURCES ALIMENTAIRES**

Décembre 2002

Directeurs de thèse

GOLDBERG J.

Professeur, Université Paris 5

HLADIK M.

Directeur de recherches, C.N.R.S.

Rapporteurs

PASQUET P.

Directeur de Recherche, C.N.R.S.

RAUSKI F.

Directeur de Recherche, Université Louis Pasteur, Strasbourg

Examineur

SIMMEN B.

Chargé de Recherche, C.N.R.S.

“Il y a des millions d’années que les fleurs fabriquent des épines. Il y a des millions d’années que les moutons mangent quand même les fleurs. Et ce n’est pas très sérieux de chercher à comprendre pourquoi elles se donnent tant de mal pour se fabriquer des épines qui ne servent à rien ?”

“Le Petit Prince”
Antoine de Saint-Exupéry

Remerciements

Nous y voilà.

Le chemin ne s'arrête pas mais je profite d'une trouée dans la sylve pour jeter un regard en arrière. Que de traverses entre les sentes des forêts mahoraises et les arcanes intellectuelles d'une recherche scientifique.

Ce merveilleux voyage dans le règne épicé du vivant n'aurait jamais été possible sans la désinvolte alchimie de mes parents qui m'ont toujours soutenus sans faillir.

Toute ma reconnaissance va "pêle-mêle" à MM. les Professeurs Jacques Goldberg et Marcel Hladik, ainsi qu'à Bruno Simmen et Annette Hladik pour l'humanité, la chaleur et l'amitié qu'ils m'ont témoignés, en plus d'avoir eu la dure tâche de me diriger, de me conseiller et de me relire.

J'adresse mes plus vifs remerciements à messieurs Pasquet et Rauski d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ce travail.

Un grand merci aux responsables et gens du Service Environnement et Forêt de la Direction de l'agriculture et de la Forêt de Coconi (Mayotte) qui m'ont accueillis et, en fonction de leurs maigres moyens, assistés sur le terrain. Parmi eux, une pensée spéciale à Fafa (Fabien Barthelat, responsable Bureau d'étude, S.E.F./D.A.F. Mayotte) dont l'énergie n'a d'égale que sa gentillesse et son amitié, à Bako et Mao (Ali Bakar Sifari et Maoulida Mchangama, Assistant Botaniste S.E.F./D.A.F., Mayotte) qui m'ont donnés certaines clés de la flore mahoraise et beaucoup de leur temps.

Merci également à Jean Noël Labat (Laboratoire de Phanérogamie, M.N.H.N. Paris) pour s'être penché avec Annette Hladik sur mes échantillons dont les feuilles faisaient souvent office de fleurs, à Alain Pibot pour avoir identifié le fruit de mes premières récoltes florales (S.E.F./D.A.F.) et à Giselle Jarsinski (S.E.F./D.A.F.) qui a donné forme dans les sous bois de la forêt sèche de la Pointe Saziley à mes lubies de maître cartographe.

Merci encore à Bernard Gérard (Directeur du C.L.E.R.L.) de m'avoir autorisé à réaliser cette étude à l'intérieur d'un espace propriété du Conservatoire du Littoral et des Rivages Lacustres et au responsable de la Station météorologique de Pamandzi (Météo-France) pour m'avoir adresser ses données climatiques.

Merci, aussi, à tous ceux que j'ai croisé sur le terrain et avec qui j'ai passé des moments, aujourd'hui, inoubliables.

Sommaire

1. INTRODUCTION	15
1.1. Les concepts	16
1.1.1. Prise alimentaire, énergie et survie	16
1.1.2. Le sevrage	17
1.1.3. L'Ontogenèse	18
1.1.4. Les types d'apprentissage	18
1.2. Présentation de l'espèce <i>Eulemur fulvus</i>	20
1.2.1. Taxonomie et situation des populations	20
1.2.2. Ecologie	21
1.2.3. Organisation sociale	21
1.2.4. Reproduction	22
1.3. Présentation du milieu	22
1.3.1. Brève géographie de la Pointe saziley	22
1.3.2. La végétation de la Pointe Saziley	23
1.3.3. La faune de la Pointe Saziley	25
2. METHODES ET MATERIELS	27
2.1. L'approche éthologique	27
2.1.1. La reconnaissance des individus	27
2.1.2. L'organisation du travail de terrain	28
2.1.2.1. L'habituation des animaux à la présence de l'observateur	28
2.1.2.2. L'organisation des phases d'observation	28
2.1.3. Les méthodes de recueil des activités et des comportements	29
2.1.3. Les méthodes de recueil des activités et des comportements	30
2.1.3.1. La méthode d'observation diurne	30
2.1.3.2. La méthode d'observation nocturne	31
2.1.4. Les régimes alimentaires diurnes et nocturnes	31
2.1.4.1. Le régime alimentaire solide diurne	31
2.1.4.2. Le régime alimentaire solide nocturne	32
2.1.4.3. Les parties consommées	33
2.1.4.4. Le chronométrage de la durée des tétées	33
2.1.4.5. La grille d'enregistrement des données	33
2.1.5. Les activités et les comportements de la mère et du jeune	33
2.1.5.1. Les activités	33
2.1.5.2. Les comportements liés à l'allaitement	35
2.1.5.3. Les comportements d'exploration	35
2.1.5.4. Les distances séparant la mère et le jeune	35
2.1.5.5. Les hauteurs de déroulement des activités	36
2.1.6. L'éthogramme des postures alimentaires	36
2.2. L'approche écologique	38
2.2.1. Le recensement et l'identification des espèces végétales	38
2.2.1.1. Recensement des espèces végétales et surface terrière	38
2.2.1.2. L'identification des espèces végétales	38

2.2.2. La phénologie	39
2.2.3. L'analyse des composés secondaires	39
2.2.4. La valeur nutritionnelle des régimes alimentaires solides	39
2.2.5. La cartographie des domaines vitaux	40
2.2.6. Les distances parcourues par les groupes	41
2.3. L'analyse statistique	42
2.3.1. L'homogénéité des données recueillies par individu	42
2.3.2. Les tests paramétriques et non paramétriques	42
2.3.3. Les indices	43
2.4. Les matériels utilisés	44
3. RESULTATS	45
3.1. Groupes, domaines vitaux et milieux	45
3.1.1. Les groupes de lémuriers de la Pointe Saziley	45
3.1.2. Constitution du groupe «Manga's Band»	47
3.1.3. Constitution du groupe «Tamarindus Band»	47
3.1.4. Cartographie des domaines vitaux	48
3.1.5. La flore des domaines vitaux	49
3.1.6. La phénologie	51
3.1.7. La distribution des phénols et des alcaloïdes	52
3.1.8. Le climat des années 1999, 2000 et 2001	54
3.1.9. Résumé	54
3.2. L'allaitement	55
3.2.1. La répartition des tétées	55
3.2.2. La durée des tétées	56
3.2.3. Les succès et les échecs des tentatives d'allaitement des jeunes	56
3.2.4. Les acteurs de début et de fin de tétée	57
3.2.5. Les événements à l'origine de la fin des allaitements	58
3.2.6. Les activités de la mère pendant les allaitements	59
3.2.7. Allaitement et ingestion de nourriture solide	59
3.2.8. Résumé	60
3.3. Le régime alimentaire solide de la mère et de son jeune	62
3.3.1. Les parties consommées par catégorie et par mois	62
3.3.2. Les parties consommées par espèce et par phase	64
3.3.3. La diversité des régimes alimentaires solides	67
3.3.4. Le recouvrement des régimes alimentaires solides	70
3.3.5. Les autres catégories de parties consommées	71
3.3.6. Résumé	72
3.4. Le rôle de la mère et des autres membres du groupe	73
3.4.1. Les temps consacrés à l'activité «Alimentation»	73
3.4.2. Les rythmes journaliers de l'activité «Alimentation»	74
3.4.2.1. Phases 1 et 2	74
3.4.2.2. Phase 3	75
3.4.2.3. Phase 4	76
3.4.3. Distances et associations entre la mère et son jeune	77
3.4.3.1. Les distances de séparation mère-jeune	77
3.4.3.2. La variation des indices d'association mère-jeune	78

3.4.4. Initiation et simultan��t�� des comportements alimentaires	79
3.4.4.1. Les individus initiateurs	79
3.4.4.2. La simultan��t�� des comportements alimentaires	80
3.4.5. Les gestuelles et les postures alimentaires	81
3.4.5.1. Les gestuelles de consommation	82
3.4.5.2. Les postures et la consommation des fruits	83
3.4.5.3. Les postures et l'ingestion des feuilles et des fleurs	84
3.4.5.4. La consommation du fruit de <i>Mangifera indica</i>	84
3.4.6. Le comportement exploratoire du jeune	86
3.4.7. Les activit��s «Exploration» et «Jeu»	87
3.4.8. R��sum��	89
3.5. Influences du milieu et strat��gie alimentaire	91
3.5.1. Les disponibilit��s alimentaires des domaines vitaux	91
3.5.2. Le r��le des compos��s secondaires	92
3.5.2.1. Les ph��nols	92
3.5.2.2. Les alcalo��ides	94
3.5.3. Les quantit��s ing��r��e de mati��res fra��che solide	95
3.5.4. Les activit��s diurnes et nocturnes	96
3.5.4.1. L'activit�� «Alimentation»	97
3.5.4.2. Les rythmes nocturnes de l'alimentation et des d��placements	97
3.5.5. Les distances diurnes et nocturnes parcourues	99
3.5.6. Les hauteurs de d��roulement des activit��s diurnes	100
3.5.7. Composition et valeur ��nerg��tique des r��gimes alimentaires solides	101
3.5.7.1. La composition	101
3.5.7.2. La valeur ��nerg��tique	102
3.5.8. R��sum��	103
4. DISCUSSION	105
4.1. Les m��canismes sous-jacents favorisant la transition d'un r��gime lact�� �� un r��gime alimentaire solide	107
4.2. Les apprentissages favorisant l'acquisition du r��gime alimentaire solide et les habitudes alimentaires de la m��re par le jeune	108
4.3. L'��volution g��n��rale de la relation m��re-jeune	111
4.4. Le choix des aliments en fonction de leur disponibilit�� et de leur composition	114
4.5. Les r��gimes alimentaires solides et les phases de la reproduction et du sevrage	116
5. CONCLUSION	119
R��f��rences bibliographiques	121
Annexes : I �� XXII	

Tables des illustrations

Figures

Figure n°1 : Graphique ombrothermique des années 1999, 2000 et 2001 de la station Météo-France de Pamandzi	23
Figure n°2 : Indice des surfaces terrières des 10 premières espèces végétales ligneuses du domaine vital du groupe " Manga's Band ".	50
Figure n°3 : Indice des surfaces terrières des 10 premières espèces végétales ligneuses du domaine vital du groupe " Tamarindus Band ".	50
Figure n°4 : Variations mensuelles de la disponibilité des catégories des parties consommées des espèces végétales nourricières des deux domaines vitaux	52
Figure n°5 : Comparaison des proportions des indicateurs de Présence/ Absence des phénols dans les feuilles matures des espèces végétales recensées des domaines vitaux	53
Figure n°6 : Comparaison des proportions des indicateurs de Présence/ Absence des alcaloïdes dans les feuilles matures des espèces végétales recensées des domaines vitaux	53
Figure n°7 : Variations mensuelles des proportions des tétées par unité de temps au cours de la phase 1 et 2	55
Figure n°8 : Variations mensuelles de la durée moyenne d'une tétée pendant les phases 1 et 2	56
Figure n°9 : Proportion mensuelle des réussites et des échecs des tentatives d'allaitement	57
Figure n°10 : Variations des proportions des terminaisons des tétées par la mère et le jeune	57
Figure n°11 : Variations mensuelles des distributions des événements provoquant la fin des allaitements pendant les phases 1 et 2	58
Figure n°12 : Variations des proportions mensuelles des activités de la mère pendant les tétées de son jeune au cours des phases 1 et 2	59
Figure n°13 : Variations mensuelles des temps consacrés par les jeunes à s'allaiter et à ingérer des parties de végétaux pendant les phases 1 et 2	60
Figure n°14 : Régimes alimentaires solides et mensuels des membres de la dyade maternelle.	63
Figure n°15 : Fréquence cumulée croissante du nombre de parties consommées par les mères pendant les phases 1, 2, 3 et 4	67
Figure n°16 : Fréquence cumulée croissante du nombre de parties consommées par les mères pendant la saison des pluies et la saison sèche	68
Figure n°17 : Fréquence cumulée croissante du nombre de parties consommées par les jeunes pendant les phases 1, 2, 3 et 4	69
Figure n°18 : Fréquence cumulée croissante du nombre de parties consommées par les jeunes pendant la saison des pluies et la saison sèche	69
Figure n°19 : Variations mensuelles de l'indice de recouvrement moyen des régimes alimentaires solides des membres de la dyade maternelle	70
Figure n°20 : Proportions des temps moyens consacrés à l'activité «Alimentation» par les membres de la dyade maternelle	73
Figure n°21 : Rythmes journaliers moyens de l'activité «Alimentation» des membres de la dyade maternelle pendant les phases 1 et 2	74
Figure n°22 : Rythmes journaliers moyens de l'activité «Alimentation» des membres de la dyade " Mama/Houbou " pendant la phase 3	75
Figure n°23 : Rythmes journaliers moyens de l'activité «Alimentation» des membres de la dyade " Bwény/Mitru " pendant la phase 3	76
Figure n°24 : Rythmes journaliers moyens de l'activité «Alimentation» des membres de la dyade maternelle pendant la phases 4	76

Figure n°25 : Variations mensuelles des distances moyennes séparant la mère et son jeune pendant l'activité «Alimentation» par rapport à celles des autres activités	77
Figure n°26 : Variations mensuelles des indices de liaison mère-jeune pendant les activités «Alimentation», «Repos», «Déplacement», «Vigilance» et «Auto-toiletage»	78
Figure n°27 : Comparaison des proportions des initiations des séquences alimentaires entre le jeune et sa mère lorsque les deux se nourrissent simultanément	79
Figure n°28 : Comparaison des proportions des initiations des séquences alimentaires entre le jeune et les classes d'individus " Mâle " et «Subadulte " de son groupe lorsque tous se nourrissent simultanément	80
Figure n°29 : Variations du temps passé à s'alimenter par le jeune pendant que sa mère et les classes d'individus " Mâle " et " Subadulte " de son groupe d'appartenance s'alimentent	80
Figure n°30 : Partage mensuel des activités du jeune lorsque sa mère est entrain de s'alimenter.	81
Figure n°31 : Distribution des proportions des gestuelles de saisie des parties consommées des membres de la dyade maternelle	82
Figure n°32 : Variations des postures d'acceptation et d'exclusion du jeune par la mère lors de la consommation du fruit de <i>Mangifera indica</i>	85
Figure n°33 : Proportions mensuelles des «objets non alimentaires» et des «objets alimentaires» explorés par le jeune pendant les phases 1 et 2	86
Figure n°34 : Le remplacement de l'activité " Exploration " par l'activité "Jeu "	88
Figure n°35 : Le remplacement des jeux solitaires par les jeux sociaux	88
Figure n°36 : Comparaison par phase des proportions de Présence/Absence des phénols dans les feuilles jeunes et matures consommées par la mère	93
Figure n°37 : Comparaison par phase des proportions de Présence/Absence des phénols dans les feuilles jeunes et matures consommées par le jeune	93
Figure n°38 : Comparaison par phase des proportions de Présence/Absence des alcaloïdes dans les feuilles jeunes et matures consommées par la mère	94
Figure n°39 : Comparaison par phase des proportions de Présence/Absence des alcaloïdes dans les feuilles jeunes et matures consommées par la mère	95
Figure n°40 : Quantités moyennes ingérées de matière fraîche solide par jour et par mois par les membres de la dyade maternelle.	96
Figure n°41 : Variations mensuelles des proportions de temps consacrés à l'activité alimentaire entre le jour par les mères et la nuit par les adultes et subadultes	97
Figure n°42 : Variations saisonnières des rythmes alimentaires nocturnes des animaux	98
Figure n°43 : Variations saisonnières des rythmes des déplacements nocturnes des animaux	98
Figure n°44 : Distances moyennes mensuelles parcourues en 24h. par le groupe " Manga's Band "	99
Figure n°45 : Distances moyennes mensuelles parcourues en 24h. par le groupe " Tamarindus Band "	100
Figure n°46 : Variations mensuelles des hauteurs moyennes des activités des mères	100
Figure n°47 : Variations mensuelles des hauteurs moyennes des activités des jeunes	101

Tableaux

Tableau n°1 : Descriptifs des phases d'observation et du total des heures d'observation par mois	29
Tableau n°2 : Données recueillies à l'aide de la méthode " Focal-animal sampling "	30
Tableau n°3 : Les intervalles de distance séparant les animaux d'un groupe	36
Tableau n°4 : Définition des fourchettes de hauteur de la végétation où se déroulent les activités de la dyade mère-jeune	36
Tableau n°5 : Méthodes d'analyses de la cellulose, des nutriments et des minéraux	40
Tableau n°6 : Composition du groupe " Manga's Band "	47
Tableau n°7 : Composition du groupe " Tamarindus Band "	47
Tableau n°8 : Régimes alimentaires solides des mères et des jeunes pendant la phase 1	64
Tableau n°9 : Régimes alimentaires solides des mères et des jeunes pendant la phase 2	64
Tableau n°10 : Régimes alimentaires solides des mères et des jeunes pendant la phase 3	65
Tableau n°11 : Régimes alimentaires solides des mères et des jeunes pendant la phase 4	65
Tableau n°12 : Régimes alimentaires solides de la dyade maternelle Mama/Houbou pendant la phase 3	66
Tableau n°13 : Régimes alimentaires solides de la dyade maternelle Bwény/Mitru pendant la phase 3	66
Tableau n°14 : Les indices de diversité des régimes alimentaires solides des parties consommées par espèce végétale des mères et des jeunes selon les saisons et les phases	69
Tableau n°15 : Nombre de parties consommées par les membres de la dyade maternelle ou exclusivement par le jeune et la mère	70
Tableau n°16 : Les «objets» alimentaires explorés par le jeune au cours de la phase 1	87
Tableau n°17 : Corrélations entre les disponibilités alimentaires des catégories des parties consommées et leur consommation par les membres de la dyade maternelle	91
Tableau n°18 : Corrélations entre les proportions des parties consommées par les mères et leur indice de disponibilité dans le milieu	91
Tableau n°19 : Corrélations entre les proportions des parties consommées par les jeunes et leur indice de disponibilité dans le milieu	92
Tableau n°20 : Teneur en nutriment des régimes alimentaires solides moyens des mères en saison des pluies et en saison sèche et des jeunes pendant la phase 3 (en % du poids sec)	102
Tableau n°21 : Valeur calorique des régimes alimentaires solides des mères et des jeunes	102
Tableau n°22 : Les quatre phases de l'ontogenèse du comportement alimentaire du jeune lémurien de l'espèce <i>Eulemur fulvus</i> en forêt sèche	105
Tableau n°23 : Comparaison du développement des jeunes de l'espèce <i>Eulemur fulvus</i> observé en forêt sèche (Mayotte) avec celui rapporté dans la littérature	113

Cartes

Carte n°1 : L'île de Mayotte, sa situation géographique, sa végétation et les reliquats de végétation naturelle et les étapes historiques du recul des exploitations agricoles en fonctions des sites de la Pointe Saziley	24
Carte n°2 : Localisation des groupes de lémuriens du secteur Pointe Saziley	46
Carte n°3 : Cartographie des domaines vitaux des groupes de lémuriens étudiés	48
Carte n°4 : Topographie des transects de recensement des espèces végétales	49

Dessins

Dessin n°1 : Masque facial vierge de <i>Eulemur fulvus</i> (par L. Tarnaud)	27
Dessin n°2 : Les différentes postures alimentaires de la mère et du jeune	37
Dessin n°3 : Postures de sélection et de consommation des fruits de <i>Tamarindus indica</i>	83
Dessin n°4 : Postures d'acceptation et de refus du partage de la mangue de la mère avec son jeune	84

1. INTRODUCTION

De nombreuses études comportementales s'appuient sur l'alimentation pour comprendre comment les différents types d'apprentissage répertoriés opèrent. " Se nourrir " est propre à toutes les espèces et ce comportement offre une base "universelle " aux thématiques de recherche sur l'apprentissage (pour une revue, Krebs, 1973 ; Milton, 1993 , Avery, 1994 ; Visalberghi, Fragaszy, 1995 ; Lefebvre et al., 1997 ; Galef et Giraldeau, 2001). A l'inverse, les travaux s'intéressant à l'ontogenèse du comportement alimentaire des primates en milieu naturel sont très rares (Cambefort, 1981 ; Watts, 1985 ; Whitehead, 1986). Les résultats de ces études proposent plusieurs hypothèses de travail pour expliquer la dynamique des mécanismes observés. Cependant, les comparaisons entre observations de terrain et résultats des expériences menées en captivité restent très souvent du domaine de l'hypothèse.

L'alimentation des espèces de primates lémuriformes (prosimiens) a fait l'objet de nombreuses études (Petter, 1962 ; Jolly, 1966 ; Sussman, 1974 ; Tattersall et Sussman, 1975 ; Harrington, 1975, 1978 ; Tattersall, 1979 ; Ganzhorn, 1986 ; Overdorff, 1988, 1992, 1993 ; Rasamimanana et Rafidinarivo, 1993 ; Overdorff et Rasmussen, 1995 ; Vasey, 2000). Mais aucune d'entre elles n'a décrit le développement comportemental du jeune lémurien dans son cadre naturel. Et, si certains travaux ont été réalisés chez l'espèce *Eulemur fulvus* (en captivité), ils n'ont pas porté sur l'ensemble de sa première année de vie (Klopfer and Klopfer, 1970 ; Klopfer, 1974 ; Vick and Conley, 1976 ; Klopfer and Boskoff, 1979).

Dans ce contexte, l'étude de terrain présente se propose d'être longitudinale pour analyser une étape complète du développement du jeune primate, étape correspondant à sa première année d'existence au cours de laquelle de nombreux mécanismes psychophysiologiques se construisent. Elle est aussi transversale afin de déterminer la part des influences du milieu social et du milieu physico-chimique et biologique sur l'ontogenèse des comportements alimentaires.

Ainsi, l'alimentation du jeune primate et de sa mère et son contexte doivent être déterminés avec précision : Que mangent les membres de la dyade maternelle et en quelle quantité ? Quand le mangent-ils ? Combien de temps y consacrent-ils ? En compagnie de quel membre du groupe s'alimentent-ils ?

L'ensemble de leurs activités est aussi enregistré afin de préciser leurs variations (mensuelles et saisonnières) ainsi que de nombreux paramètres éthologiques rendant compte de la qualité de la relation mère-jeune au cours des séquences alimentaires des deux individus. De même, les comportements des autres individus du groupe seront notés lorsque ceux ci seront les individus les plus proches du jeune. L'étude des comportements d'exploration et de jeux viendra les compléter.

De plus, la composition des formations végétales des habitats des groupes sera étudiée et leur phénologie, comme la composition chimique des parties consommées et des espèces végétales recensées, analysées afin de tester leurs effets sur les choix des animaux.

Mon étude porte sur l'observation de dyades maternelles de lémuriens vivant en forêt sèche à Mayotte (Archipel des Comores, Océan indien). D'une durée de 10 mois, elle couvre l'ensemble des saisons afin d'intégrer les variations des disponibilités alimentaires.

1.1. Les concepts

1.1.1. Prise alimentaire, énergie et survie

La théorie de l'évolution suppose que les caractères qui définissent un individu vivant, dont ceux d'ordre alimentaire (adaptation à un régime alimentaire particulier), résultent des pressions de la sélection naturelle. La théorie des histoires de vie pose le fait que tout individu ayant accès à des ressources limitées, les gains nutritionnels alloués à une fonction physiologique se font au dépend d'une autre (Bell, 1980 ; Stearns, 1992). Dans ce cadre, la femelle primate –individu reproducteur- doit trouver un compromis entre : assurer la survie de son jeune, assurer sa survie et assurer celle du jeune à venir pour maximiser le transfert de son patrimoine génétique. Il faut donc que les coûts associés à la reproduction n'altèrent pas sa capacité reproductive à moyen terme (Schaffer, 1974).

L'essentiel de l'énergie que dépense la mère pour assurer la survie de sa progéniture provient de la lactation (Ofstedal, 1984 ; Gittleman et Thompson, 1988 ; Weiner, 1989) car la plus grande partie de la croissance des jeunes mammifères intervient peu après la naissance (Pond, 1977). La dispense de soins parentaux (ici, le terme est employé dans un sens large incluant la notion de coût alors que la définition de 1991 de Clutton-Brock, " Parental care ", est uniquement descriptive), autre que l'alimentation, augmente d'autant ses dépenses énergétiques (" Parental expenditure ", Trivers, 1972). Les primates étant des " Income breeders " (Stearns, 1992), la mère compense les coûts de lactation et de transport en accroissant le volume de sa prise de nourriture (Clutton-Brock et al., 1982 ; Duncan, 1985 ; Gittleman, 1988), accroissement dont son jeune bénéficie directement. A ce stade de la reproduction, la disponibilité et la qualité nutritive de l'alimentation sont capitales. En effet, un déficit de la valeur énergétique de la prise alimentaire entraîne, dans un premier temps une perte de poids chez la mère (Maestriepieri, 1991 ; Allaye-Chan-McLeod et al., 1994 ; Rogowitz, 1996). Rapidement, la croissance du jeune est affectée et, à moyen terme, la survie des membres de la dyade maternelle peut être remise en cause (Clutton-Brock, 1991). De même, la santé du jeune étant affectée, son développement psychophysiologique est altéré. L'ontogenèse des comportements alimentaires en sera ralentie sinon imparfaite. Autrement dit, la disponibilité et la qualité des ressources affectent les capacités de reproduction, de fécondité et de développement des individus.

1.1.2. Le sevrage

Le volume et la qualité des transferts de nutriments seraient à l'origine du sevrage. En effet, le jeune animal en pleine croissance est demandeur d'un volume toujours plus grand de nourriture auprès de sa génitrice qui ne peut remettre en cause sa survie et son potentiel reproducteur. Le jeune est alors amené à ingérer une nourriture solide pour combler le manque nutritionnel ressenti (Gittleman et Oftedal, 1987 ; Lee et al., 1991). Trivers (1974) estime que ce phénomène et ses conséquences, en terme de valeur adaptative globale ("Inclusive fitness", Hamilton, 1964), engendrent un conflit parent-progéniture ("Weaning conflict", Trivers, 1974). La baisse de la qualité de la situation énergétique du jeune se traduit par une augmentation de ses sollicitations auprès de l'adulte qui, soit augmente son approvisionnement, soit lui refuse. Dans le dernier cas, la sollicitation est assimilée à un "caprice" (deux termes en anglais le désignent : "Tantrum", Trivers, 1974 et "Squabble", Bateson, 1994). Le terme de "caprice" est impropre en français. Il décrit la situation suivante : le jeune en sollicitant sa mère développe le comportement le plus facile car le moins coûteux immédiatement alors qu'il pourrait chercher sa propre nourriture). La période de sevrage est donc un moment très important de l'ontogenèse et en particulier de celle des comportements alimentaires.

Cependant, le concept de sevrage est difficile à mettre en évidence. Selon les espèces, il est marqué dans le temps (Reiter et al., 1978 ; Bowen et al., 1985) ou il est progressif (Martin, 1984 ; Pontier et al., 1989 ; Green et al., 1993). De même, alors que les animaux sont sevrés, des tétées sporadiques peuvent être observées (L'heureux et al., 1995). Les conditions environnementales influencent aussi sa durée. Chez de nombreuses espèces, les parents ont tendance à réduire leur investissement parental ("Parental investment", Trivers, 1972) lorsqu'elles se dégradent (Carlisle, 1982 ; Lycett et al., 1998) et le conflit parent-jeune est exacerbé. Cependant, Hauser et Fairbanks (1988) montrent que, chez le vervet, dans un milieu appauvri, la reproduction est bisannuelle et l'intensité du conflit reste faible. Chez les rats, les mères peuvent contrôler, en partie, le tractus digestif des jeunes et ralentir leur développement en transférant via le lait des hormones spécifiques (Gomendio et al., 1995).

Clutton-Brock (1991) utilise trois critères pour définir le "conflit parent-progéniture" : (1) il doit être manifeste, (2) les dépenses énergétiques des parents doivent s'accroître et faire varier le niveau d'investissement parental au-delà de l'équilibre interne et donc dégrader l'état de santé ("Fitness"), (3) le niveau de sollicitation doit être coûteux pour le jeune. Clutton-Brock et Parker (1995) ont aussi modélisé l'orientation des relations sociales parent-progéniture à partir de la notion de punition, la punition engendrant un coût supplémentaire à celui de la sollicitation.

Devant la difficulté à définir le concept de sevrage et rendre compte de sa dynamique, la définition descriptive de Martin (1984) est retenue. Martin (1984) définit le sevrage comme la période au cours de laquelle les dépenses parentales diminuent fortement c'est-à-dire, l'ensemble des comportements qui amène le jeune à se détacher de la mère et à rediriger son attachement vers d'autres objets de son environnement. Il faut préciser cette définition en indiquant que la période de sevrage correspond à la période au cours de laquelle le jeune change de mode d'alimentation et de nourriture. Il se tourne vers une nourriture solide (mammifère) et les contacts mère-jeune se réduisent significativement quelle que soit l'activité considérée (Hinde et Spencer-Booth, 1967). Deux autres critères semblent aussi caractéristiques de cette période, l'augmentation significative

des distances de séparation et des phases de jeux, notamment de jeux sociaux. Mère et jeune y ont un rôle actif (Maestripieri, 2002) et, chez de nombreuses espèces, les rejets de la mère correspondent à une recherche du contact du jeune (Trivers, 1974 ; Rijt-Plooij et Plooij, 1987 ; Gomendio, 1991).

1.1.3. L'Ontogenèse

L'ontogenèse est, en général, définie comme la construction psycho-physiologique d'un individu au fur et à mesure de son développement. Elle se traduit par la mise en place plus ou moins rapide et plus ou moins prononcée de comportements en liaison avec la synaptogenèse qui, chez les mammifères, perdure après la naissance. C'est-à-dire qu'elle s'appuie sur la plasticité cognitive des individus en bas-âge. Cette élaboration est fonction de périodes dites sensibles (Bateson, 1987). La construction de l'individu se fait donc à la fois progressivement et par étape. Elle dépend, en partie, des stimuli que génère l'environnement (Campan, 1980 ; Bekoff et Byers, 1985). Ce " va et vient " incessant entre les perceptions du jeune animal et les caractéristiques de l'environnement se traduit en tant qu'expérience individuelle et canalise le développement du jeune. On parle alors de trajectoire ontogénétique, trajectoire pendant laquelle le jeune acquière des préférences (Hinde et Stevenson-Hinde, 1976).

Plusieurs comportements peuvent s'élaborer simultanément (Bekoff et Byers, 1985). L'entraînement les renforce comme lors de l'établissement du statut social mais de nouvelles expériences peuvent les orienter de manière différente. Les développements sont réversibles et certains comportements peuvent changer de forme ou de sens au cours du développement du jeune (Gould, 1989 ; Richard-Hansen, 1992).

L'ontogenèse est donc l'histoire et la dynamique de la construction de l'individu au travers de la relation qui s'instaure entre ses processus de développement psycho-physiologique et ses expériences (Maturana & Varela, 1994 ; Campan, 1997). L'ontogenèse des comportements alimentaires chez les primates décrit la relation qui existe entre les déterminismes génétiques (capacités de l'appareil digestif, la traduction des goûts et des dégoûts par le réflexe gusto-facial...) et les préférences et aversions comme les rythmes alimentaires acquis individuellement dans un environnement social et physique (biologique et chimique) déterminé.

La mise en place d'un tel processus n'est pas antinomique avec la théorie de l'évolution. Qui plus est, Lott (1984) estime que celle d'un processus incluant des facteurs épigénétiques a pu être favorisé et maintenu par la sélection naturelle. Mais ce " va et vient " entre facteurs génétiques et épigénétiques induit aussi une variabilité individuelle qui structure l'ensemble des phénotypes observables (Deputte, 1986).

1.1.4. Les types d'apprentissage

Les apprentissages qui interviennent au cours de l'ontogenèse (y compris des comportements alimentaires) et participent à la construction de l'individu sont de différents types et les sources qui les stimulent sont variables. Ils peuvent se classer en deux grandes catégories : les apprentissages individuels et les apprentissages sociaux.

Galef (1995) définit les apprentissages individuels comme l'acquisition ou la

modification d'un comportement basé sur les conséquences positives ou négatives perçues par un animal engagé dans différentes actions. Ce type d'apprentissage prend différentes formes : habitude, sensibilisation, inhibition latente, apprentissage perceptif, conditionnement pavlovien... (Heyes, 1994). Son contexte et la richesse de l'environnement où des stimuli mis en cause dans son processus jouent un rôle important (Heyes, 1994 ; Galef, 1995). Certains de ces apprentissages, notamment alimentaires, commencent in utero (Schaal, 1988).

Heyes (1994) définit les apprentissages sociaux comme les apprentissages de comportements qui sont influencés par les comportements (ou les productions des comportements) d'un congénère, que celui-ci soit seulement observé ou entraîné à interagir avec l'animal en apprentissage.

En fait, les deux catégories d'apprentissage ne sont pas indépendantes mais se complètent (Galef, 1996). L'observation de l'action d'un congénère est souvent ensuite testée individuellement (Robert, 1970 ; Visalberghi et Fragaszy, 1990 ; Laland et al., 1993). L'exposition renouvelée à une situation d'apprentissage (individuelle ou sociale) et à ses stimuli le renforce aussi (" Stimulus enhancement ", Byrne et Russon, 1998) en favorisant la rapidité d'acquisition des informations et en augmentant les réussites (Feldman et Klopffer, 1972). Les apprentissages sociaux sont alors analogues à une " facilitation sociale " des comportements (Clayton, 1978 ; Heyes, 1992 ; Galef, 1995 ; Byrne et Russon, 1998).

Ils sont aussi l'un des facteurs qui renforce le développement, l'orientation, voire la transformation de certains comportements (Clayton, 1978). Toutefois, Laland et al. (1993) estiment que si la transmission sociale d'un corpus d'informations utilisé par l'individu sous la forme d'un apprentissage et sa répétition favorise, entre autre, un engrammage adapté de l'information apprise débouchant sur une préférence pour la caractéristique acquise, elle ne favorise pas la qualité de cet engrammage et la santé du démonstrateur, ni une construction sans conflit (l'apprentissage peut entrer en concurrence avec des comportements déjà établis), ou la rapidité d'acquisition de l'information car des informations peuvent être perdues entre les différentes phases de transmission.

Les modes de transmission de l'information sont au nombre de trois : verticaux, entre les parents et leur progéniture ; obliques, d'une génération à l'autre et horizontaux, entre les individus d'une même classe d'âge (Cavalli-Sforza et Feldman, 1981 ; Chalmeau et Gallo, 1993). Pallaud (1990) insiste sur le rôle des liens affiliatifs qui les facilite.

Ainsi, pour Galef (1996) les apprentissages individuels et sociaux seraient des processus qui conduisent au maintien de répertoires comportementaux adaptés chez l'individu et, par leur diffusion, au sein des populations animales. Toutefois, Laland et Poltkin (1990) et Chou et Richerson (1992) soulignent que si différents types d'apprentissage ont pu être démontrés en captivité et en laboratoire, la plupart des preuves de leur existence en milieu naturel sont indirectes.

Selon ces définitions, le comportement exploratoire –défini par Sarogueira-Saraiva (1993)- s'apparente à un apprentissage pour deux raisons : le développement de l'activité motrice et cérébrale pousse le jeune à s'intéresser à son environnement en le mettant dans une situation d'exposition et ensuite en l'entraînant à manipuler, et dans le cas de l'alimentation, à goûter les objets qui l'entourent. Leur pouvoir attractif semble se cristalliser autour de leur nouveauté (Vick et Conley, 1976 ; Sarogueira-Saraiva, 1993) malgré les néophobies possibles qui transparaissent dans les hésitations du jeune à

instrumentaliser immédiatement les objets nouveaux. D'autres comportements, comme le rejet du goût amer génétiquement déterminé (Steiner et Glaser, 1984), participent à l'évitement du danger qui y est potentiellement contenu.

Exposition et instrumentalisation provoquent un apprentissage dont la force et la durée est, en partie, fonction des sensations éprouvées. L'exploration devient alors, un comportement adapté, favorisé par le fait que les comportements gérant certains types d'apprentissage ne sont pas encore " fixés " car pas ou peu stimulés. L'exploration est reconnue chez les mammifères comme un processus d'engrammage d'informations (Russel, 1983).

Les données concernant les apprentissages des comportements alimentaires proviennent uniquement d'études réalisées en captivité (Galef, 1977, 1988 ; Galef et Clark, 1972, Galef et Sherry, 1973 ; Galef et White, 1997).

1.2. Présentation de l'espèce *Eulemur fulvus*

1.2.1. Taxonomie et situation des populations

Le primate observé dans cette étude est un lémuriforme de la famille des lemuridae. Du genre *Eulemur*, il appartient à l'espèce des *fulvus*. La détermination de la sous-espèce reste, incertaine. Mittermeier et al. (1994) l'identifient comme un *Eulemur fulvus fulvus* mais, il était, auparavant, classé sous la dénomination *E. f. mayottensis* (Schlegel, 1866). Tattersall (1979) pense que la forme est un hybride des sous espèces *fulvus* et *rufus* du nord de Madagascar.

Très certainement introduit à Mayotte au cours des migrations malgaches dont les dates sont imprécises (Harpet, soumis, Cahiers de l'Océan Indien), les traces les plus anciennes de sa présence sur l'île –un morceau de mâchoire sub-fossile- remontent entre le IX^{ème} et le XIII^{ème} siècle (Allibert et al., 1989).

Classée dans la liste rouge de l'I.U.C.N. comme étant faiblement menacée sur Madagascar (Hilton-Taylor, 2000), les derniers recensements globaux que nous avons effectués à Mayotte indiquent que les populations se maintiennent à un niveau acceptable ne remettant pas immédiatement en cause leur survie. Cependant, l'intensification très rapide du développement économique de l'île est préoccupante (Tarnaud et Simmen, 2002).

L'espèce ne présente pas un dimorphisme sexuel prononcé comme on l'observe chez les sous espèces *fulvus* et *rufus* (Winner et al., 1999). A Mayotte, Tattersall (1977) indique une diversité de coloration entre les individus.

1.2.2. Ecologie

À Mayotte comme à Madagascar, *Eulemur fulvus* a colonisé l'ensemble des milieux forestiers –naturels et plus ou moins dégradés- quel qu'en soit le type (forêt humide ou forêt sèche) (Sussman, 1977 ; Tattersall, 1977 ; Vasey, 2000 ; Tarnaud et Simmen, 2002 ; Simmen et al., soumis).

Les domaines vitaux exploités à Mayotte sont, en moyenne, d'un hectare en forêt humide (Tattersall, 1977). À Madagascar, leurs surfaces sont plus petites (Sussman, 1974). La question de la territorialité (selon la définition de Burt, 1942) de cette espèce n'est toujours pas résolue. Sussman (1974) observe d'importants recouvrements des surfaces exploitées et les rencontres entre groupes sont peu intenses (Tattersall, 1977). Les animaux semblent se signaler par vocalisation lors des rencontres plutôt que de s'affronter directement (Petter, 1962 ; Pollock, 1979). Ils marquent aussi fréquemment leur environnement (Harrington, 1977). Il est possible qu'il existe donc une défense territoriale indirecte mais, elle reste à démontrer. Il est aussi possible que la territorialité ne s'exerce que sur certaines ressources comme l'a défini Kaufman (1983) plutôt que sur la totalité d'une surface.

L'espèce est frugivore-folivore (Tattersall, 1982) avec des variations plus ou moins prononcées dans les proportions des parties de végétaux exploitées selon les milieux et les saisons (Cf. le chapitre Discussion pour le détail). Elle est aussi cathémérale (Harrington, 1975 ; Overdorff et Rasmussen, 1995 ; Donati et al., 1999, 2001) d'après la définition de la cathéméralité de Tattersall (1987).

1.2.3. Organisation sociale

Eulemur fulvus est social et grégaire. Tattersall (1977) constate à Mayotte une forte labilité dans la constitution des groupes tandis qu'à Madagascar, Gould et Overdorff (2002) observent la situation inverse. La composition des groupes est stable d'un mois sur l'autre.

Son organisation sociale est unique chez les primates car les groupes sont formés d'association mâle femelle et il n'y a pas de dominance intersexuelle claire (Overdorff, 1998 ; Koenig, 2002). Les animaux vivent par paires réunies au sein d'un groupe (Kappeler, 1997) d'en moyenne 9 individus (Sussman, 1974 ; Tattersall, 1977 ; Tarnaud et Simmen, 2002) où le sexe ratio est proche de 1 :1 (Sussman, 1974 ; Harrington, 1975 ; Tattersall, 1977). Les causes de cette organisation sociale singulière restent inconnues et sont certainement multiples (Kappeler, 2002).

Les comportements agonistiques intra et intersexuels sont rares (Harrington, 1975 ; Tattersall, 1979) et les relations de dominances incertaines (Sussman, 1974 ; Harrington, 1975 ; Vick et Conley, 1976). En situation de compétition alimentaire –étude réalisée en captivité-, les auteurs préfèrent parler de tolérance mutuelle ou de préséance (des femelles) plutôt que de rang de dominance (Fornasieri et al., 1990 ; Fornasieri et Roeder, 1993 ; Roeder et Fornasieri, 1995 ; Pereira et Kappeler, 1997).

Alors que certaines études ne trouvent pas de relation entre marquage des mâles

et compétition pendant la saison des accouplements (Fornasieri et Roeder, 1992 ; Harrington, 1977), Gould et Overdorff (2002) en observent une. Colqhoun (1987) signale même l'établissement d'une relation de dominance entre les mâles. Par ailleurs, les animaux se marquent régulièrement entre eux (Harrington, 1977) et se reconnaissent à partir des odeurs (Fornasieri et Roeder, 1992). La faible compétition entre les individus et la possible " préséance " des femelles lors de l'alimentation, alors que la dominance des femelles est une caractéristique de l'organisation sociale de beaucoup de lémuriens (Pereira et al., 1999), s'expliqueraient par l'importante diversité du régime alimentaire des animaux de cette espèce (Pereira et Kappeler, 1997). Un large spectre d'aliments rendrait caduc la nécessité de l'instauration d'une priorité à la ressource notamment pour les femelles allaitantes (Sauther, 1994, 1993 ; Rasamimanana, 1999).

1.2.4. Reproduction

La reproduction de l'espèce *Eulemur fulvus* se déroule en trois temps forts. En mai et juin, les animaux s'accouplent puis, de fin septembre à fin novembre, les jeunes naissent (Tattersall, 1982). D'après des données obtenues en captivité, leur gestation dure en moyenne 120 jours (Tattersall, 1982). Ils sont sevrés aux alentours de 5 mois (Klopfer et Klopfer 1970 ; Harvey et al., 1987).

1.3. Présentation du milieu

1.3.1. Brève géographie de la Pointe Saziley

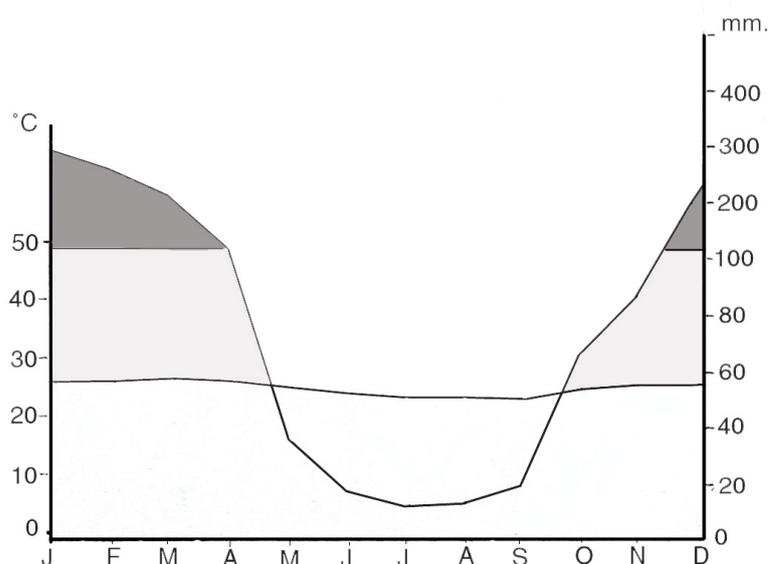
Les groupes suivis pendant cette étude vivent à la Pointe Saziley (581,6 ha) dont 440 hectares sont, depuis 1991, protégés sous la forme d'un Parc Préfectoral. Une grande partie de la pointe est aussi propriété du Conservatoire du Littoral et des Rivages Lacustres (C.E.L.R.L.) depuis 1998. La pointe Saziley est donc à la fois domaine public et domaine privé. Les différents titres de propriété se partagent entre l'état (les 50 pas géométriques côtiers), le C.E.L.R.L., des personnes privées et la communauté humaine locale au travers de titres de propriétés coutumières titrables.

La Pointe Saziley est accessible par la mer ou via la route CCT 4 qui constitue son unique frontière terrestre. Elle s'avance dans le lagon à l'extrême sud-est de l'île. Son orientation est sud-est et ses coordonnées géographiques moyennes sont : 12°58'24" de latitude sud et 45°10'52" de longitude est.

Elle est formée par une crête centrale d'origine volcanique qui culmine à une altitude de 233m et dont les pentes sont assez fortes. Les sols sont essentiellement constitués de basaltes (Malleville & Quercia, 1992). Son réseau hydrographique est très dense. Les écoulements y sont temporaires et coïncident avec les pluies. L'eau s'évacue très rapidement mais des flaques persistent quelques jours dans le lit des cours principaux. Ils sont couverts par une végétation forestière qui croît sur leurs rives et forment un faciès forestier de type " forêt galerie " qui contraste avec le faciès arbustif prédominant. C'est en partie dans ce type de formation que les lémuriens vivent.

Le climat de la Pointe Saziley est plus sec que celui du reste de l'île. Du fait de son avancée dans la mer, elle subit un faible régime de pluies. Elle reçoit une pluviométrie annuelle moyenne de 1258 mm (SEM $\pm 78,1$) alors que le climat de l'île de Mayotte est de type " tropical humide insulaire " (Données de la Station Météo-France de Pamandzi pour 1951 à 2001). Il y a succession de deux grandes saisons : la saison des pluies de novembre à avril et la saison sèche de mai à octobre (Figure n°1).

Figure n°1 : Graphique ombrothermique des années 1999, 2000 et 2001 de la station Météo-France de Pamandzi



Les saisons y sont très marquées. En saison sèche, il tombe en moyenne 166 mm d'eau alors que la température moyenne est de 25,1°C. contre 1092 mm en saison des pluies pour une température moyenne de 27,3°C. L'amplitude des températures entre les saisons (2,1°C.) et en 24 heures (Saison sèche : 6,8°C., Saison des pluies : 6,1°C) est peu importante.

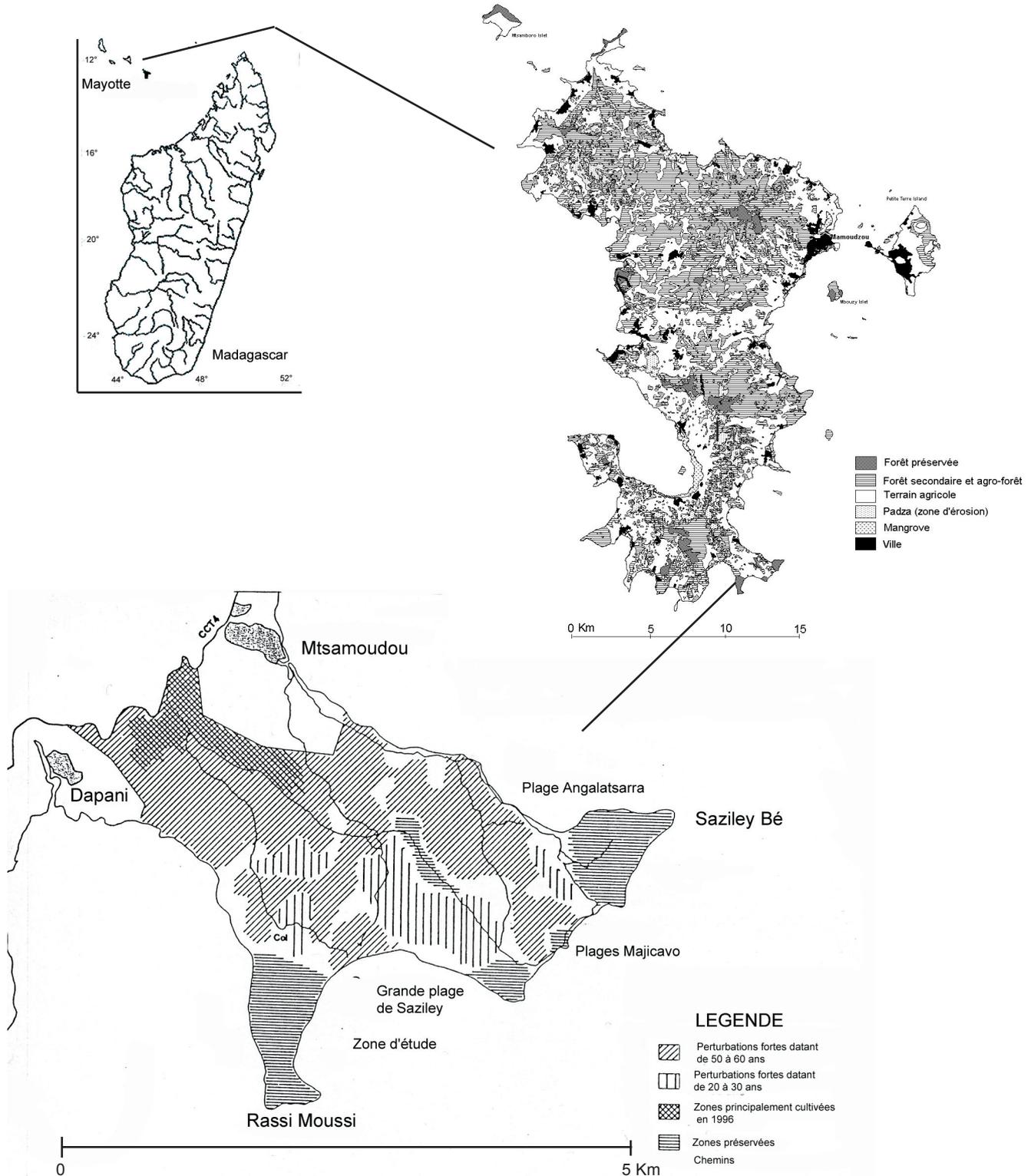
1.3.2. La végétation de la Pointe Saziley

La Pointe Saziley abrite des reliquats de végétation naturelle peu ou pas dégradés (Carte n°1) qui sont les vestiges de la végétation originelle avant que l'homme ne la fasse reculer. La Pointe Saziley serait exploitée, au moins, depuis la fin du XIX^{ème} siècle, date à laquelle un village est installé en amont de la Grande Plage de Saziley. Ce village est ensuite déserté dans la première moitié du XX^{ème} siècle suite à une série de décès (informateurs locaux).

Ce premier recul de la présence humaine et de la pression agricole (agricultures sur brûlis pour dégager des " grattes " consacrées essentiellement à la culture du riz pluvial) s'est ensuite accentué (Issoufou, Pibot, Soumille, 1998). Il continue car un flux migratoire des populations du sud vers les centres urbains d'importances est observé. Les surfaces abandonnées sont fortement dégradées (avec formation de padzas –roche mère affleurante), et peu à peu la végétation les réinvestie (Photo-interprétation des campagnes de photographies aériennes de l'Institut de Géographie National, 1950,

1960, 1989, 1997).

Carte n°1 : L'île de Mayotte, sa situation géographique, sa végétation⁽¹⁾ et les reliquats de végétation naturelle et les étapes historiques du recul des exploitations agricoles en fonctions des sites de la Pointe Saziley⁽²⁾



(1) Carte réalisée par le Muséum Royal d'Afrique Centrale de Belgique en 1999 en collaboration avec le Service Environnement et Forêt de la D.A.F (Mayotte).
 (2) Carte d'après Issoufou, Pibot et Soumille, 1998.

Aujourd'hui, la végétation de la Pointe Saziley s'apparente à une mosaïque de formations végétales. La partie proche de la route (CCT 4) et des villages est occupée par des cultures vivrières en exploitation et des zones de jachères.

Quatre sites sont, cependant, relativement préservés du fait de leur isolement géographique. Les deux plus importants correspondent aux caps Saziley Bé et Rassi Maoussi, le troisième, à la pointe rocailleuse située entre la grande plage de Saziley et la succession des plages Majicavo. Le dernier est la portion terminale de la crête centrale. Le reste de l'espace de la Pointe Saziley est plus ou moins dégradé et d'importantes portions sont colonisées par l'espèce envahissante et arbustive *Lantana camara*.

Plusieurs biotopes façonnent ces formations végétales : Les biotopes littoraux (mangrove, cordon dunaire, falaises et caps rocheux), les padzas et les formations forestières et arbustives se développant sur des sols bruns eutrophes tropicaux dont l'épaisseur dépend de la pente du relief (Issoufou, Pibot, Soumille, 1998).

La flore se divise en deux grands faciès : le faciès de fourrés et le faciès de forêt (Pascal, 2002). Issoufou, Pibot et Soumille (1998) y distinguent les formations végétales de " forêt haute " (10-20m), " forêt basse " (7-10m), " fourré haut " (4-7m) et " fourré bas " (1-4m). Ces formations se succèdent ou s'interpénètrent et tous les intermédiaires y existent et forment un écheveau auquel il faut ajouter les surfaces agricoles.

Les espèces recensées montrent peu d'endémisme. 30 % d'entre elles sont originaires de l'archipel des Comores et un peu plus de 21% de Madagascar. Les autres espèces correspondent à des espèces à plus large répartition (Afrique Orientale) et bon nombre d'espèces vivrières ont des origines géographiques encore plus lointaines. De même, plus de la moitié des espèces présentes en zone sèche sont aussi communes aux autres habitats de l'île (Pascal, 1997).

1.3.3. La faune de la Pointe Saziley

La faune (mammifères et oiseaux) de la Pointe Saziley semble largement similaire à celle du reste de l'île Grande Terre (certaines espèces sont plus ou moins fortement représentées). Chauves-souris frugivores (*Pteropus seychellensis comorensis*) et lémuriens s'y côtoient. Les plages accueillent les sites de nidification de deux espèces de tortues marines (*Chelonia midas*, *Eretmochelys imbricata*).

Entomofaune et microfaune ne sont pas ou très peu étudiées (Louette, 1999). Les prédateurs sont absents à l'exception des chiens errants et des humains.

2. METHODES ET MATERIELS

Le chapitre «Méthodes et Matériels» s'articule autour de deux approches, l'une éthologique, l'autre écologique, et de leur traitement statistique.

En éthologie, par exemple, l'acquisition par les jeunes du régime alimentaire de l'adulte est analysée au travers de leurs activités respectives ainsi que de l'ensemble de leurs comportements d'alimentation. D'autres paramètres comportementaux sont étudiés afin de replacer le comportement alimentaire du jeune dans un processus ontogénétique plus global.

L'approche écologique de l'ontogenèse du comportement alimentaire s'intéresse à la constitution floristique des domaines vitaux des groupes observés, la phénologie et la présence dans les plantes de certains composés secondaires ou, encore, à la valeur nutritive des régimes alimentaires des jeunes et de leurs mères.

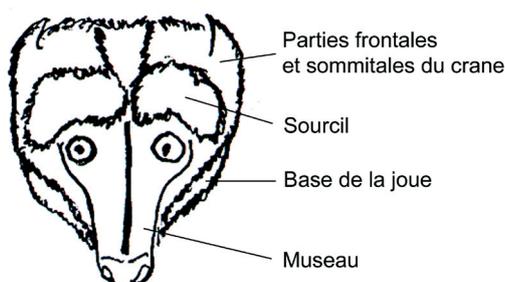
Les méthodes de collectes et d'analyses des données sont détaillées, selon qu'elles appartiennent à l'une ou l'autre approche. Elles sont complétées par l'exposition et la définition des paramètres éthologiques et écologiques utilisés. Les analyses statistiques clôturent le chapitre.

2.1. L'approche éthologique

2.1.1. La reconnaissance des individus

Avant de pouvoir recueillir les données présentées ci-dessous, chaque animal a été identifié. Ainsi, à partir du masque vierge d'un *Eulemur fulvus* (Dessin n°1), les teintes et les marques singulières, propres à la face de chaque individu, ont été relevées et reportées en fonction des différentes parties retenues pour leur contraste : le museau, la base des joues, les sourcils, les parties frontales et le départ du sommet du crâne.

Dessin n° 1 : Masque facial vierge de *Eulemur fulvus* (par L. Tarnaud)



En effet, les différences de coloration sont plus ou moins marquées entre individus. Les femelles arborent les teintes les plus homogènes, ces dernières variant du brun sombre au gris-noir, tandis que les masques faciaux des mâles sont souvent plus clairs. Les sourcils se démarquent par leur surface et leur couleur par rapport aux autres parties distinctives de la tête. Aisément visibles, ils permettent, en général, à eux seuls d'identifier les individus.

Le " faciès " descriptif de chaque individu est complété par l'appartenance aux groupes (" Tamarindus' Band " ou " Manga's Band "), son sexe (mâle ou femelle) et sa classe d'âge (adulte, sub-adulte et jeune). L'âge des animaux a été déterminé à partir de leur taille. Ainsi, les adultes sont les animaux reproducteurs dont les processus physiologiques et comportementaux sont arrivés à maturité. En opposition, le jeune est l'animal âgé de moins de un an. Le " sub-adulte " (improprement adolescent) se positionne entre ces deux étapes de vie. Ces statuts sont traditionnellement utilisés en éthologie sociale. De nombreuses études y font référence à l'instar de celle de Kummer (1968) sur les babouins et de Goodall (1971) et De Waal (1995) sur les chimpanzés.

2.1.2. L'organisation du travail de terrain

2.1.2.1 L'habituatation des animaux à la présence de l'observateur

L'habituatation des animaux à la présence de l'observateur s'est déroulée conjointement à l'identification des individus de chaque groupe. Toutes deux étaient effectives à la fin de la première semaine de suivi. Rapide, elle a sans doute été favorisée par une chasse peu marquée des lémuriens sur l'île (Harpet & Tarnaud, 2000), la déprise humaine historique sur le milieu depuis plusieurs décennies et l'ensemble des récentes mesures de protection du site de la Pointe Saziley (Cf. Chapitre 1, partie 1.3.1.).

Au cours de cette phase, aucune donnée comportementale n'a été enregistrée afin d'éviter les biais liés à la sur-représentation des activités d'observation et de déplacement stimulées par la présence nouvelle de l'observateur

Il n'a pas été nécessaire de réhabituer les animaux au début de chaque nouvelle mission (séparées entre elles par quatre et cinq mois d'absence): Même les jeunes, les plus sensibles à sa présence, l'acceptaient après une très courte phase de contact visuel (inférieure à l'heure).

Les lémuriens des deux groupes furent considérés comme habitués à l'observateur lorsque, d'une part, la fréquence de leurs déplacements entrecoupés de comportement d'observation diminua fortement (un tiers) et, d'autre part, lorsque les animaux ne réagirent plus à ses mouvements.

2.1.2.2. L'organisation des phases d'observation

Une fois les animaux habitués à la présence de l'observateur et identifiés individuellement, le recueil des données s'est effectué au cours de phases d'observation de durées égales (Tableau n°1), elles-mêmes divisées en séquences d'observation (Cf. partie 2.3. du présent chapitre).

Tableau n° 1 : Descriptif des phases d'observation et du total des heures d'observation par mois

Date des phases d'observation	Type et nombre de phases d'observation	Horaire des phases d'observation	Total des heures d'observation
Octobre 1999	Diurnes 12 phases d'observation	6 phases :5h 30mn à 12h 00mn 6 phases : 12h 00mn à 18h 30mn	156
	Nocturnes 12 phases d'observation	6 phases :18h 30mn à 00h 00mn 6 phases 00h 00mn à 5h 30mn	132
Novembre 1999	Diurnes 12 phases d'observation	6 phases :5h 30mn à 12h 00mn 6 phases : 12h 00mn à 18h30mn	156
	Nocturnes 12 phases d'observation	6 phases :18h 30mn à 00h 00mn 6 phases 00h 00mn à 5h 30mn	132
Décembre 1999	Diurnes 8 phases d'observation	4 phases :5h 30mn à 12h 00mn 4 phases : 12h 00mn à 18h30mn	104
	Nocturnes 8 phases d'observation	4 phases :18h 30mn à 00h 00mn 4 phases 00h 00mn à 5h 30mn	88
Janvier 2000	Diurnes 8 phases d'observation	4 phases :5h 30mn à 12h 00mn 4 phases : 12h 00mn à 18h30mn	104
	Nocturnes 8 phases d'observation	4 phases :18h 30mn à 00h 00mn 4 phases 00h 00mn à 5h 30mn	88
Février 2000	Diurnes 8 phases d'observation	4 phases :5h 30mn à 12h 00mn 4 phases : 12h 00mn à 18h30mn	104
	Nocturnes 8 phases d'observation	4 phases :18h 30mn à 00h 00mn 4 phases 00h 00mn à 5h 30mn	88
Juillet 2000	Diurnes 8 phases d'observation	4 phases :6h 00mn à 12h 00mn 4 phases : 12h 00mn à 18 h30mn	100
	Nocturnes 8 phases d'observation	4 phases :18h 30mn à 00h 00mn 4 phases 00h 00mn à 6h 00mn	92
Août 2000	Diurnes 8 phases d'observation	4 phases :6h 00mn à 12h 00mn 4 phases : 12h 00 mn à 18h30mn	100
	Nocturnes 8 phases d'observation	4 phases :18h 30mn à 00h 00mn 4 phases 00h 00mn à 6h 00mn	92
Septembre 2000	Diurnes 8 phases d'observation	4 phases :6h 00mn à 12h 00mn 4 phases : 12h 00mn à 18h30mn	100
	Nocturnes 8 phases d'observation	4 phases :18h 30mn à 00h 00mn 4 phases 00h 00mn à 6h 00mn	92
Mars 2001	Diurnes 4 phases d'observation	2 phases :5h 30mn à 12h 00mn 2 phases : 12h 00mn à 18h30mn	52
	Nocturnes 4 phases d'observation	2 phases :18h 30mn à 00h 00mn 2 phases 00h 00mn à 5h 30mn	44
Avril 2001	Diurnes 4 phases d'observation	2 phases :5h30mn à 12h 00 mn 2 phases : 12h 00mn à 18h30mn	52
	Nocturnes 4 phases d'observation	2 phases :18h 30mn à 00h 00mn 2 phases 00h 00mn à 5h 30mn	44
Total des observations diurnes			1028
Total des d'observations nocturnes			892
Total des observation diurnes et nocturnes			1920

Au cours des mois de juillet, août et septembre, le changement des heures du début des phases d'observation correspond à la variation saisonnière de la durée de l'ensoleillement qui diminue d'une heure sous les tropiques en saison sèche.

Les phases d'observation diurnes débutent donc une demi-heure plus tard en juillet, août et septembre. L'arrêt des observations se produit à une heure invariable car les animaux, suivis depuis plusieurs heures, sont maintenant bien identifiés.

2.1.3. Les méthodes de recueil des activités et des comportements

2.1.3.1. La méthode d'observation diurne

La méthode d'observation employée pour enregistrer les activités et les comportements diurnes et nocturnes des individus des membres de la dyade mère-jeune est celle dite de " Focal-animal sampling " décrite par Altmann (1974).

Dans la perspective de mettre en évidence les activités simultanées de chacun des membres de la dyade, leurs différents comportements d'alimentation ainsi que leurs synchronisations éventuelles, cette méthode présente plusieurs avantages. Son emploi permet à l'observateur de se focaliser, à la fois, sur l'ensemble des activités de chacun des membres de la dyade mère-jeune, tout en enregistrant leurs interactions. De plus, les séquences d'observation étant d'une durée prédéfinie, j'ai pu les équilibrer entre les animaux. Ainsi, les mères et les jeunes ont été suivis la même quantité de temps aux mêmes périodes de la journée. La contribution de chaque individu au volume total d'observation représente le même poids. Ils sont donc comparables entre eux.

Afin d'être le plus représentatif possible de la réalité comportementale des membres de la dyade maternelle, la durée et la périodicité des séquences d'observation au cours des phases journalières d'observation diurne ont été respectivement de 10 minutes répétées toutes les 15 minutes. Sur une heure d'observation non continue, 40 minutes étaient ainsi enregistrées ($\frac{2}{3}$), soit, à la fin de toutes les observations, un corpus d'observations équivalent à 685 heures.

Les 5 minutes intermédiaires ont servi à la collecte d'échantillons végétaux et à l'enregistrement complémentaire de données comme la durée des tétées ou le nombre de bouchées nécessaire à la consommation complète des sources de nourriture.

Les données recueillies au cours de ces séquences d'observation diurne sont regroupées dans le tableau suivant (Tableau n°2).

Tableau n° 2 : Données recueillies à l'aide de la méthode «Focal-animal sampling»

	Données comportementales	Mode d'enregistrement
" Focal-animal sampling "	Les activités des membres de la dyade maternelle	Chronométrage
	La durée des tétées	Chronométrage
	Les individus qui initient et terminent les tétées	Fréquence
	Les tentatives d'allaitement	Fréquence
	Les activités de la mère pendant les allaitements	Chronométrage
	Les causes de cessation des allaitements	Fréquence
	Les postures du couple mère-jeune pendant l'allaitement	Fréquence et dessin-inventaire
	Les parties consommées	Nbr. Bouchées/items et chronométrage
	Les postures de consommation des aliments	Fréquence, dessin-inventaire
	Les occurrences des comportements d'exploration	Fréquence
	Les distances séparant les membres de la dyade	Chronométrage
	La hauteur des activités des membres de la dyade	Chronométrage

2.1.3.2. La méthode d'observation nocturne

Après avoir testé plusieurs approches et employé différents matériels -dont des lunettes à intensification de lumière qui, malheureusement, sans grossissement et de mauvaise qualité, ne permettait pas une observation fine-, une lampe halogène étanche avec une portée de plus de 20 mètres, dont le faisceau était filtré par un film Rhodoïd rouge pour éviter l'éblouissement et le dérangement des animaux, a été utilisée au cours des observations nocturnes.

La méthode décrite par Altman (1974) dite de " Instantaneous and simultaneous scan sampling " a été choisie pour mettre en évidence l'activité nocturne des adultes d'un groupe. L'enregistrement simultané de l'activité du plus grand nombre d'adultes d'un groupe était destiné à éviter les biais dus à la difficulté d'une observation de nuit d'animaux cachés en partie par le feuillage. Cependant, comme le nombre d'adultes observés a rarement été exhaustif et qu'il était impossible de les identifier à l'aide du dessin de leur masque facial, l'activité la plus souvent recensée a été désignée comme activité dominante du groupe.

Cette méthode est adaptée au recueil simultané d'activités et de comportements non sociaux d'un ou plusieurs animaux, comme c'est le cas ici. Sa répétition produit, ainsi, une photographie générale ou les proportions des activités des adultes des groupes sont fidèles à la réalité.

La fréquence des séquences est de 5 minutes. Les séquences débutent à heures fixes (par exemple, 18h30) et se terminent lorsque l'observation de nouveaux individus paraît impossible au vu des conditions du moment. Leur durée est donc très courte.

Les activités et les parties végétales consommées sont alors enregistrées. Les conditions météorologiques locales (nuage, pluie, ciel dégagé et/ou étoilé...) et les lunaisons sont aussi reportées sur les fiches d'observation.

2.1.4. Les régimes alimentaires diurnes et nocturnes

2.1.4.1. Le régime alimentaire solide diurne

L'estimation des régimes alimentaires solides et diurnes des membres de la dyade maternelle est exprimée en gramme d'après la technique mise au point et testée par Hladik et Hladik (1977). Pour ce faire, le nombre de bouchées nécessaire à la consommation des parties végétales par les mères et leur jeune a été compté. Une fois ce nombre obtenu pour chacune des sources de nourriture, des échantillons de ces ressources alimentaires ont été pesés (Balance postale précise au gramme près, Annexe n°1) et un poids moyen par bouchée déterminé pour tel ou tel. L'ingestion de peau ou de noyau par les animaux a été prise en compte lors de ces pesées.

Cependant, le comptage du nombre de bouchées d'un animal nécessite de bonnes conditions d'observation. Il est, par exemple, impossible lorsque les membres de la dyade maternelle se nourrissent simultanément ou lorsqu'ils sont trop éloignés l'un de l'autre. Le comptage des bouchées réalisé au cours des séquences d'observation de 10 minutes a donc été complété par une série d'observations hors séquences (minimum 20 observations par partie consommée pour chacun des individus). Les mères et les

jeunes ont été suivis et le nombre total de bouchées nécessaires à l'ingestion complète d'une source de nourriture compté et les temps de consommation chronométrés. Ces observations s'appuient sur la méthode de «Sequence sampling» décrite par Altman (1974). Elles débutent et prennent fin avec le comportement observé.

Ainsi, en notant pendant les séquences d'observation de 10 minutes les temps de consommation des parties nourricières et la proportion qui est ingérée dans le cas des fruits (cela a été nécessaire uniquement pour les fruits de taille conséquente comme ceux de *Ancylobotris petersiana*, *Broussonetia greveana* ou *Adansonia digitata*), la conversion des temps chronométrés en nombre de bouchée puis en gramme a été rendue possible.

Ensuite, ces données concernant seulement les deux tiers de la période diurne, elles ont été extrapolées pour connaître le poids total ingéré par la mère et son jeune sur l'ensemble de cette période. L'hypothèse de départ suppose que de nouvelles sources de nourriture ne sont pas exploitées et que celles qui sont déjà consommées le restent en des proportions équivalentes.

Cette méthode, qui traduit le régime alimentaire de l'individu observé en quantité de matière fraîche ingérée, a été retenue pour estimer les régimes alimentaires solides des membres de la dyade maternelle. Hladik et Hladik (1977) ont comparé les résultats de cette méthode avec ceux produits par une étude coprologique. Ils sont relativement proches (différence de 10%). Plus précise que la méthode d'estimation en temps de consommation (méthode dite de Budget-temps), notamment parce qu'elle tient compte du rassasiement progressif des animaux pendant la consommation d'un aliment, elle est aussi plus contraignante et sa mise en œuvre est plus difficile. Mais, à la Pointe Saziley, les conditions d'observation sont de qualité. La végétation est basse et les animaux ne sont pas «peureux». De plus, en saison sèche, la visibilité est excellente car la plupart des espèces végétales ont perdu leurs feuilles.

Le nombre de bouchées par partie consommée a été réestimé lors de chaque mission pour les jeunes en phase de croissance.

2.1.4.2. Le régime alimentaire solide nocturne

L'estimation en gramme du régime alimentaire nocturne est produite à titre indicatif en annexe (Annexe n°2). La différenciation des individus et le comptage des bouchées sont impossibles la nuit et la fréquence des scans est trop faible pour estimer avec précision les quantités de matière fraîche ingérées. Ainsi, le comportement alimentaire des mères est considéré comme équivalent à celui des adultes des deux sexes et certainement -de fait- à celui des subadultes (dont la taille est parfois proche de celle des adultes) du fait du contexte des observations.

Cette estimation est donc le résultat du nombre de scans, au cours desquels l'activité alimentaire est recensée, multiplié par le nombre de minutes entre chaque scan (temps total alloué à l'alimentation nocturne). Ce résultat est ensuite converti, d'après les données diurnes, en quantité de matière fraîche ingérée.

2.1.4.3. Les parties consommées

Le régime alimentaire solide (en quantité de matière fraîche) des mères et des jeunes est exprimé soit par catégories de parties consommées (fruit mûr, fruit immature, fleur, jeune feuille et feuille mature), soit par parties consommées rapportées aux espèces végétales support (exemple : feuille mature de *Mimusops comorensis*).

Pour le régime alimentaire solide exprimé en temps, il faut ajouter les catégories suivantes : «Litière», «Bois/Ecorce», «Arachnidés», «Terre» et «Eau».

2.1.4.4. Le chronométrage de la durée des tétées

Les tétées chronométrées dans cette étude débutent toutes pendant les séquences d'observation de la méthode " Focal-animal sampling ". Elles sont cependant chronométrées jusqu'à leur cessation naturelle, cessation qui peut intervenir entre deux séquences ou pendant la séquence suivante. Toutes les tétées des membres de la dyade ne sont donc pas totalisées.

2.1.4.5. La grille d'enregistrement des données

Sur le terrain, l'enregistrement des données a été réalisé à l'aide d'une grille répertoriant : La date, le site, le groupe étudié, la semaine, son numéro et les conditions climatiques locales. Les comportements observés y ont été inscrits chronologiquement à l'intérieur des séquences d'observation.

2.1.5. Les activités et les comportements de la mère et du jeune

2.1.5.1. Les activités

Les activités étudiées des membres de la dyade maternelle sont les activités «Repos», «Déplacement», «Alimentation» (nourriture végétale et non lactée), «Vigilance», «Jeux», «Exploration», «Auto-Toilettage», «Allo-Toilettage», «Marquage» et «Comportements agonistiques».

Activité " Repos " : Un individu est considéré au repos lorsqu'il ne fait aucune des autres activités citées et qu'il se trouve, seul ou en groupe, dans une position qui ne nécessite pas un maintien corporel actif comme lors de la posture assise. Il est en général allongé sur une branche, tout ou partie des membres pendants, ou bien, assis " en boule ", la queue en écharpe, les yeux fermés ou non.

Activité " Déplacement " : Est considéré comme déplacement, un changement de place dans un arbre ou un changement de site. Les déplacements rapides et souvent saccadés motivés par la recherche alimentaire y sont joints.

Activité “ Alimentation ” : Cette activité est définie par la consommation des items alimentaires solides. Elle prend fin lorsque l’acte consommatoire est abandonné. Le comportement de léchage des doigts après la consommation de fruits mûrs, tels ceux de *Mangifera indica* n’est pas inclus dans cette activité.

Activité “ Vigilance ” : La vigilance est une activité qui intervient en même temps que de nombreuses autres activités. Cependant, elle est ici enregistrée uniquement lorsqu’elle est manifeste. Elle est en général associée à une posture de maintien du corps comme la posture assise ou celle du “ dos à plat et de la tête avancée » (vers la source de stimuli). Le regard de l’animal est fixe et orienté vers un objet particulier de l’environnement. L’animal reflète une attitude associée à de la vigilance. Les cris d’alarme y sont associés.

Activité “ Jeux ” : Le jeu se divise en jeu solitaire et jeu social (Fagen, 1981 ; Bekoff, 1984, 1988, Bekoff & Byers, 1981, Byers 1984). Le jeu solitaire consiste en jeu locomoteur et de manipulation (jeu d’objet inanimé). Dans le jeu social, l’objet change de nature, c’est le congénère. Cette activité, lorsqu’elle est solitaire, est difficile à distinguer de l’activité “ Exploration ”. Cependant, contrairement à cette dernière, elle n’est pas empreinte « d’hésitation » (avance/recul ou saisie/abandon) et d’observations liées à la découverte d’une nouveauté chez les mammifères.

Activité “ Exploration ” : Définie par Sarogueira-Saraiva (1993), les comportements exploratoires de l’environnement sont des manipulations, des flairages, des léchages accompagnés de mordillements (ils ne sont pas assimilables à des comportement de recherche ou de sélection de source de nourriture car il dure dans le temps et ne sont pas suivis d’ingestion) et d’observations. Ils se différencient des autres activités, et notamment de celle du jeu, parce que, le jeune animal séquence l’instrumentalisation de son environnement par de brefs mouvements de recul (stress) auxquels succèdent d’aussi brefs retours (attrait) sur l’objet exploré, comme décrit ci-dessus.

Activité “ Auto-Toilettage ” : L’auto-toilettage décrit l’ensemble des soins d’hygiène que se porte l’individu, comme l’épouillage et le brossage du pelage. Cette activité est détaillée chez de nombreuses espèces de primates.

Activité “ Allo-Toilettage ” : Pour cette activité, les comportements de soins s’adressent, ici, à un congénère.

Activité “ Comportement de marquage ” : Le comportement de marquage de *Eulemur fulvus* est présenté en détail par Harrington (1976, 1977, 1978) et Vick et Conley (1976). Les animaux de l’espèce *Eulemur fulvus* marquent les branches comme les congénères par l’intermédiaire de leurs glandes péri-anales, frontales et de celles de la paume des mains. Certains cris (grincements) y ont été associés car ils pourraient s’apparenter à des marquages par vocalisation.

Activité “ Comportements agonistiques ” : Très divers, ils regroupent l’ensemble des comportements d’agression décrits par Vick et Conley (1976), comme les gifles, les morsures et les courses-poursuites.

2.1.5.2. Les comportements liés à l'allaitement.

Les tétées : est considérée comme une tétée, la durée qui sépare la saisie de la mamelle et son abandon par le jeune, si cette saisie est supérieure à 5 secondes.

Les membres de la dyade qui initient et terminent les tétées : Les individus initiateurs sont les individus qui demandent l'allaitement, soit le jeune en cherchant la mamelle de sa mère, soit sa mère en se dirigeant vers son jeune et/ou en l'attrapant et en la lui présentant. Les individus qui terminent les tétées sont ceux qui produisent les comportements inverses. Ils incluent notamment les comportements de rejet (comportements agonistiques de différente intensité) et d'évitement (déplacement) du jeune par la mère .

Les événements de fin de tétée : Les événements de fin de tétées inventoriés au fur et à mesure de leur apparition sont : les alarmes déclenchées par un membre du groupe, les dérangements occasionnés par un membre du groupe autre que la mère, le rejet/évitement du jeune par sa mère et les arrêts " volontaires " du jeune.

Les tentatives d'allaitement : Est une tentative d'allaitement, un échec du jeune à se saisir de la mamelle de sa mère qui le lui refuse, soit en l'évitant du corps, soit en interagissant avec lui sur un mode agonistique ou lorsque la saisie du mamelon ne dépasse pas 5 secondes.

Les activités de la mère pendant l'allaitement du jeune : Les activités envisagées sont celles décrites ci-dessus (Cf. Chapitre 2, partie 1.5.1).

2.1.5.3. Les comportements d'exploration

Les comportements d'exploration sont décrits lors de la présentation de l'activité " Exploration " (Cf. Chapitre 2, partie 1.5.1). Deux catégories d'objets (inertes) explorés sont distinguées : les objets n'appartenant pas au registre des parties consommées et les objets y appartenant. Ces derniers sont désignés ainsi si, à un moment de l'étude, ils ont été observés consommés par un membre de la dyade maternelle ou un congénère.

2.1.5.4. Les distances séparant la mère et le jeune

Les distances séparant le jeune de sa mère et celles le séparant d'un autre individu, lorsque ce dernier est son plus proche congénère, ont été évaluées (Tableau n°3) pour appréhender la qualité et l'évolution de la relation mère-jeune (Hewson et Verkaik, 1981). Dans les deux cas, le recueil des données s'effectue pendant les scans d'une durée de 10 minutes.

Tableau n° 3 : Les intervalles de distance séparant les animaux d'un groupe

Dénomination des intervalles de distances	Distance en mètre
Contact corporel	“ CC ”
Hors contact corporel à un mètre inclus]0 ; 1]
Plus de un mètre à deux mètres inclus]1 ; 2]
Plus de deux mètres à trois mètres inclus]2 ; 3]
Plus de trois mètres à quatre mètres inclus]3 ; 5]
Plus de quatre mètres à cinq mètres inclus]5 ; et +[

Difficile à évaluer entre deux animaux évoluant dans un milieu arboricole, nous avons pris pour « étalon », la taille moyenne (sans la queue) des animaux adultes multiplié par deux, soit environ un mètre de long.

2.1.5.5. Les hauteurs de déroulement des activités

Différentes fourchettes de hauteur ont été déterminées en fonction du type de forêt couvrant le terrain d'étude (Tableau n°4). Les deux groupes étudiés évoluent en milieu sec où la forêt est parfois constituée seulement de fourrés hauts.

Tableau n°4 : Définition des fourchettes de hauteur de la végétation où se déroulent les activités de la dyade mère-jeune

Hauteur	Correspondance
Hauteur 1	Niveau du sol
Hauteur 2	Au-dessus du niveau du sol à 2 m
Hauteur 3	De 2 à 6 m
Hauteur 4	De 6 m à 10 m (canopée)
Hauteur 5	De 10 m (arbre émergeant)

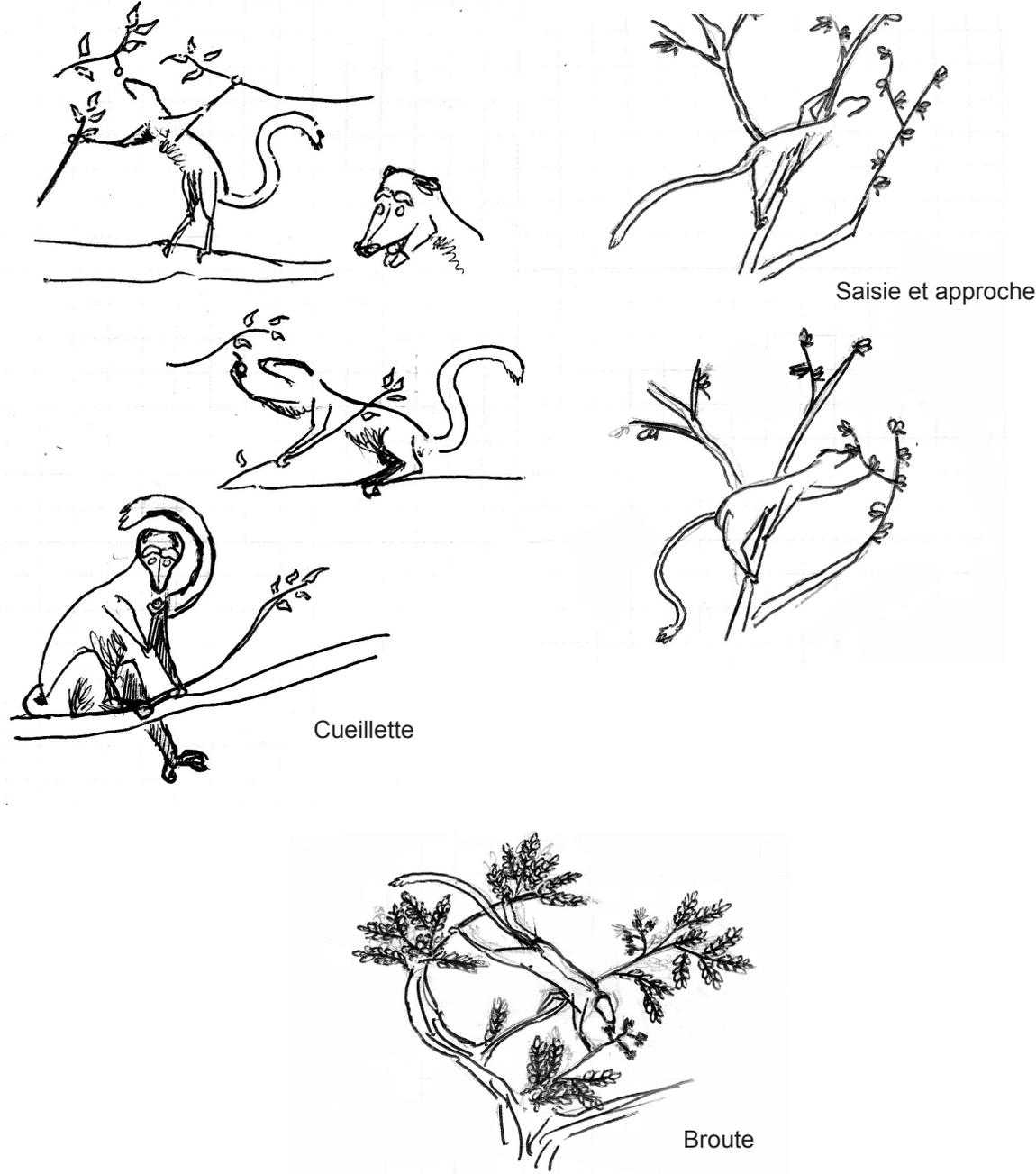
De même que pour les distances entre les individus, l'évaluation des hauteurs les plus importantes est difficile à réaliser. L'observateur a utilisé sa propre taille projetée pour les estimer. De nuit, l'évaluation tentée, est restée hasardeuse faute de repères visuels adéquats.

2.1.6. L'éthogramme des postures alimentaires

L'éthogramme des postures alimentaires des membres de la dyade mère-jeune a été décrit et illustré en fonction de la catégorie des parties consommées (dessin n°2). Trois modes de consommation ont été définis : “ Saisie avec la bouche d'une partie sans l'aide d'un membre, suivi de son ingestion ” ; “ Saisi d'une partie ou de son support, orientation et rapprochement de la partie vers la bouche ” ; “ Détachement de la partie de

son support avec l'aide d'un membre et orientation de cette partie vers la bouche”.

Dessin n°2 : Les différentes postures alimentaires de la mère et du jeune



Carnet de note. L. Tamaud

2.2. L'approche écologique

2.2.1. Le recensement et l'identification des espèces végétales

2.2.1.1. Recensement des espèces végétales et surface terrière

Les espèces végétales des domaines vitaux des deux groupes de lémuriens étudiés ont été recensées selon la méthode des transects. Une bande centrale de 5x400m pour le domaine vital du groupe «Manga's Band» et de 5x375m pour celui du groupe «Tamarindus Band» a été délimitée à l'aide d'un topofil.

Dans un second temps, un recensement exhaustif des espèces nourricières a été réalisé à l'intérieur des domaines vitaux des deux groupes.

A l'intérieur de ces espaces, les végétaux supérieurs à 1 mètre de haut ont été recensés. La circonférence des ligneux le permettant a été mesurée à 130 cm au-dessus du sol. Lorsque plusieurs tiges démarraient de la même base, leur circonférence respective a été additionnée pour donner la circonférence totale de l'individu. Si la mesure était impossible (arbuste), le volume de la couronne foliaire était estimé. Il l'était aussi pour tous les autres végétaux. Pour les lianes, dont l'épaisseur des tiges est trop faible pour être mesurable et les ramifications très importantes, une approximation moyenne de leur épaisseur à 50cm m'a paru pertinente.

A partir de ces mesures, la surface terrière des espèces végétales ligneuses (hors liane et arbuste de petite taille) a été calculée afin d'obtenir une estimation de la biomasse de chaque espèce. La diversité respective des deux domaines vitaux a été calculée avec l'indice de diversité de Simpson et la similarité de leur communauté végétale avec l'indice de Morisita.

2.2.1.2. L'identification des espèces végétales

Un échantillon de chaque individu recensé a été prélevé en vue de son identification. Une première identification a été réalisée directement sur le terrain puis reprise et complétée au Service Environnement et Forêt sur le site de Coconi par son ingénieur forestier.

Les échantillons récoltés, étiquetés et séchés et, pour certains, accompagnés de l'identification de terrain ont été envoyés au Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris pour confirmation des déterminations selon la nomenclature en vigueur. Annette Hladik (Laboratoire d'Ecologie Générale, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris) et Jean Noël Labat (Laboratoire de Phanérogamie, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris) se sont attelés à cette tâche.

Plusieurs de ces échantillons, dans le cadre du programme " ECOFOR-MNHN convention 2000.18 " et de l'activité de collection du Muséum, sont aujourd'hui intégrés dans l'herbarium national.

2.2.2. La phénologie

La phénologie des espèces végétales a été estimée une fois tous les 15 jours à partir du suivi de plusieurs individus marqués et répartis dans les différentes zones des domaines vitaux des animaux.

Le nombre d'individus marqués par espèce dépendait de sa répartition et de sa fréquence. Les individus choisis devaient être des arbres dont la circonférence à 130 cm du sol était égale ou supérieure à 5 cm (de nombreuses espèces sont arbustives) ou des arbustes en apparente bonne santé (beau port).

Les parties caractéristiques des variations saisonnières des espèces végétales évaluées sont : les fruits immatures, les fruits mûrs, les fleurs, les jeunes feuilles et les feuilles matures. Les variations bimensuelles de leur biomasse ont été estimées selon une échelle graduée variant de 1 à 5, 1 pour l'absence de la partie, 5 pour sa forte présence.

Cette estimation a été pondérée par le volume, lui-même estimé, de la couronne foliaire de chaque espèce afin d'obtenir une évaluation des variations mensuelles de leurs productions foliaires, fruitières et de leur floraison.

La phénologie de l'ensemble des espèces nourricières a été évaluée pour les dix mois d'observation tandis que celle de l'ensemble des espèces des domaines d'exploitation ne le fut que pour les mois de juillet, août et septembre 2000 et mars et avril 2001.

2.2.3. L'analyse des composés secondaires

Des tests concernant la présence dans les feuilles matures et les parties consommées de certains composés secondaires, les composés phénoliques et les alcaloïdes, ont été effectués.

Après que les échantillons aient été séchés à l'étuve et découpés en fines lamelles, la présence des phénols et des alcaloïdes a été testée selon les méthodes semi-quantitatives décrites par Raffaui et al. (1972) et Farnworth (1966) à l'aide des réactifs à base de gélatine salée et de chlorure de fer pour les phénols et des réactifs de Mayer et Dragendorff pour les alcaloïdes. Une échelle comportant 5 catégories (0 ; +/- ; + ; ++ ; +++) a été utilisée pour décrire l'intensité du précipité obtenu après l'addition des réactifs. Il y a présence de phénols et d'alcaloïdes lorsque le précipité est fort («++» et «+++»).

2.2.4. La valeur nutritionnelle des régimes alimentaires solides

La valeur nutritionnelle des régimes alimentaires solides des mères et de leur jeune a été évaluée pour trois périodes de l'année. Trois régimes ont été reconstitués à partir de matière sèche réduite en poudre dont les proportions respectent celles des parties consommées en poids frais.

Deux des régimes sont ceux des femelles adultes en saison des pluies (décembre, janvier, février) et en saison sèche (juillet, août, septembre). Le troisième correspond au régime alimentaire solide des jeunes en fin de saison des pluies (mars et avril). Ils sont représentatifs des régimes moyens des 4 femelles adultes des deux groupes et de celui des deux jeunes appartenant chacun à un groupe focal suivis en mars et avril 2001.

Les analyses des trois régimes ont été effectuées par le Laboratoire de Recherche et d'Expertise de la Société Scientifique d'Hygiène Alimentaire (I.S.H.A., Longjumeau, 91). Les paramètres soumis aux analyses et les méthodes employées sont répertoriés dans le tableau suivant (Tableau n°5).

Tableau n° 5 : Méthodes d'analyses de la cellulose, des nutriment et des minéraux

Élément d'analyse	Méthode d'analyses
Cellulose de Weende	Directives Européennes 921891 CEE
Protides	ISO 5983
Lipides	JOCE Directive 98/64
Glucides	HPLC
Calcium	NFV 18-108
Phosphore	Colorimétrie

La valeur énergétique des régimes a ensuite été calculée à partir de la conversion en calorie des quantités exprimées en gramme des nutriments qui les composent d'après les valeurs de conversions données par Oftedal (1991).

2.2.5. La cartographie des domaines vitaux

A la fin de l'étude de terrain, les domaines vitaux des deux groupes de lémuriens ont été cartographiés avec l'aide de l'ingénieur-cartographe du S.E.F. Les matériels utilisés sont le GPS Leica MX 8600 couplés au logiciel de cartographie MAPINFO (version 4.5) et la topographie réalisée par l'Institut de Géographie Nationale (I.G.N.) du secteur de Saziley où résident les groupes. La finesse des relevés nous a permis de produire une carte avec des courbes de niveaux espacées de 5 mètres (Chapitre 3, partie 1.1.).

La fréquence des relevés GPS (précision : 1m) est d'une mesure toutes les secondes à partir des données corrigées de six satellites. Cette fréquence a été choisie pour pallier l'intermittence des réceptions sous couverts forestiers denses. Cette précision au mètre a été rendue possible parce que, quelques mois auparavant, l'armée américaine, détentrice de la maîtrise de cette technologie, avait levé son brouillage (produisant une erreur aléatoire de plusieurs dizaine de mètres).

Les données ont ensuite été exploitées et mises en forme par l'intermédiaire du logiciel de cartographie à partir duquel, le périmètre et la surface de chacun des domaines vitaux sont calculables.

2.2.6. Les distances parcourues par les groupes

Les distances diurnes et nocturnes parcourues par les groupes ont été évaluées entre les séquences d'observation de la méthode " Focal-animal sampling " en fonctions des secteurs où se trouvaient les animaux. Les distances séparant les centres des différentes zones des domaines vitaux ont été mesurées par G.P.S et confirmées informatiquement (Logiciel MAPINFO).

Ces extrapolations, dont les valeurs sont minimales (les déplacements verticaux et obliques ne sont pas pris en compte), ont pour but de déceler des variations saisonnières dans l'exploitation des domaines vitaux par les groupes et de déterminer leurs stratégies alimentaires.

2.3. L'analyse statistique

Les analyses réalisées dans le cadre de ce travail sont statistiques et font appel à la statistique descriptive et à plusieurs tests statistiques paramétriques et non paramétriques, sélectionnés en fonction de la qualité des échantillonnages et des échelles des variables.

L'ensemble des analyses entreprises sont décrites et détaillées dans l'ouvrage " Biostatistical analysis " de Zar (1984) et effectuées à l'aide du logiciel STATGRAPHIC Plus (version 4.0) et de l'extension statistique d'Excel Statbox (version 2.1). Plusieurs indices et ratios sont aussi calculés.

2.3.1. L'homogénéité des données recueillies par individu

Avant de comparer statistiquement les données, leur normalité puis leur homogénéité à l'aide des tests paramétriques de variance à un facteur ou non paramétriques de Kruskal-Wallis et de Mann-Whitney ont été testées.

Lorsque le résultat des tests n'indique pas de différence statistique significative entre les données récoltées, les individus sont regroupés et analysés comme tel. Dans le cas inverse, chaque individu est pris en compte séparément et l'hétérogénéité du résultat est explorée et commentée.

2.3.2. Les tests paramétriques et non paramétriques

Les différentes analyses statistiques sont présentées ci-dessous. Les tests sont calculés, pour leur grande majorité, au seuil bilatéral de 2,5%. Si les degrés de signification sont proches du seuil théorique ou si l'échantillonnage est de petite taille, les résultats sont commentés au cas par cas.

Les Tests paramétriques :

Analyse de variance à un facteur
Test de Student et de " Welch approximate t "

Les tests non paramétriques :

Test de Kruskal-Wallis
Test de Mann-Whitney
Test de Kolmogorov-Smirnov
Test de corrélation des rangs de Spearman
Test des rangs multiples de Fisher
Test de Friedman
Test binomial

2.3.2. Les indices

La Surface Terrière

La surface terrière (St) exprime la biomasse d'un «individu végétal».

Sa formule est : $St=C^2/4\pi$.

C : Circonférence de l'individu

L'Indice de Diversité de Simpson

L'indice de diversité de Simpson (Simpson et *al.*, 1960), (D_s) est calculé pour comparer la diversité des régimes alimentaires solides entre les jeunes et leur mères et celle existant entre les différentes saisons et périodes pour chaque individu .

Sa formule est : $D_s=1-[\sum ij(n_{ij}-1)/N_j(N_j-1)]$

n_{ij} : nombre d'individus de l'espèce j

N_j : Nombre total d'individus de l'espèce j

Cet indice est préféré à l'indice de Shannon, pour lequel Zar (1984) signale une sous-estimation récurrente qui s'atténue avec l'augmentation de l'effectif. Le nombre des parties mangées mensuellement par les animaux étant faible (inférieur à 20), l'indice de Shannon n'est pas utilisable.

L'indice de similarité des communautés de Morisita

L'indice de similarité des communautés de Morisita (Brower, Zar & Von Ende, 1990) est calculé pour comparer en nombre d'individus par espèce la similarité floristique des domaines vitaux de chacun des deux groupes de lémuriens.

Sa formule est : $I_M= 2[\sum nijnik/(D_s1+D_s2)N_jN_k]$

n_{ij} : nombre d'individus de l'espèce j

n_{ik} : nombre d'individus de l'espèce k

N_j : nombre total d'individus de l'espèce j

N_k : nombre total d'individus de l'espèce k

D_s : Indice de diversité de Simpson

Cet indice varie entre 0 (aucune similarité entre les communautés) et 1 (Similarité totale entre les communautés). Il est presque totalement indépendant de la taille des échantillons et tient compte des abondances spécifiques. Il est préféré a une comparaison exprimées en pourcentage.

L'Indice de recouvrement de Pianka (1973)

L'indice de recouvrement de Pianka (R) détermine le degré d'identité de deux distributions. Tenant compte des proportions respectives des différents items, c'est un indice solide pour calculer le taux de recouvrement des régimes alimentaires solides de la mère et de son jeune.

Sa formule est : $R = \frac{\sum(p_{ij} \times p_{ik})}{\sqrt{(\sum p_{ij})^2 \times (\sum p_{ik})^2}}$

p_{ij} : proportion de l'item i dans la variable j

p_{ik} : proportion de l'item i dans la variable k

"R" varie entre 0 et 1, c'est-à-dire d'un très faible à un très fort recouvrement.

L'Indice d'association (Martin et Bateson, 1995)

L'indice d'association (L) traduit le lien qui existe entre deux individus A et B par le nombre de fois où ces deux individus sont observés ensemble (à moins d'un mètre de distance) comparée à celui où ils sont observés seuls ou en compagnie d'autres individus qui ne sont ni A, ni B. Dans cette étude, il est calculé pour rendre compte de l'évolution de la relation mère-jeune au cours des différentes activités observées.

Sa formule est : $L = \frac{n_{AB}}{[(n_A + n_B) + n_{AB}]}$

n_{AB} : nombre d'occasions où A est observé en compagnie de B

n_A : nombre d'occasions où A est observé sans B

n_B : nombre d'occasions où B est observé sans A

Le lien entre les individus A et B est très fort lorsque "L" est proche de 1, moyen aux alentours de la valeurs $\frac{1}{2}$ et très faible lorsque "L" est proche de 0.

2.4. Les matériels utilisés

Les matériels utilisés pour réaliser cette étude sont un chronomètre à double déclenchement, une paire de jumelle à focale 10x42 mm, un topofil, un G.P.S. Leica MX 8600, des étiquettes d'identification et des bandes de marquage résistant aux intempéries, des presses et un séchoir.

Les logiciels informatiques d'analyses et de mises en forme des données sont, Microsoft Word (version 4.1), Microsoft Excell (version 4.1), Statbox (extension graphique de Microsoft Excell, version 4.1), Statgraphic (version 4.0), Mapinfo (version 4.5), Adobe Photoshop (version 6.0) et Adobe InDesign (version 2.0).

3. RESULTATS

Les résultats s'articulent en 5 parties distinctes. La première définit les groupes d'appartenance des dyades maternelles observées et les domaines vitaux dans lesquels ils évoluent. La seconde traite de l'allaitement et des comportements qui lui sont connexes. Ensuite, l'intérêt se porte sur l'acquisition du régime alimentaire solide du jeune et sa comparaison avec le régime alimentaire de sa mère. L'analyse des paramètres environnementaux (sociaux, biologiques et physico-chimiques) susceptibles d'influencer cette acquisition clôture le chapitre.

Suite à mon étude, il est apparu que l'ontogenèse des comportements alimentaires se déroule en quatre phases distinctes. Ces phases sont utilisées dans la présentation des résultats à partir de la seconde partie de ce chapitre (l'allaitement) afin d'en faciliter la compréhension. La phase 1 correspond aux trois premiers mois de vie du jeune et la phase 2 aux mois 4 et 5. Lors de la phase 3, le jeune est âgé de 6 à 7 mois tandis qu'en phase 4, il a entre 10 et 12 mois.

Je n'ai aucune observation concernant les huitièmes et neuvièmes mois d'existence du jeune. Mais, les données comportementales recueillies correspondant aux phases 3 et 4 décrivent une même évolution, celles de la phase 4 renforçant celles de la phase précédente. La transition de l'une à l'autre intervient donc entre les mois 7 et 10 de la vie du jeune lémurien.

Les phases 1, 2 et 3 se déroulent pendant la saison des pluies et la phase 4 pendant la saison sèche suivante.

Mais, avant de détailler les résultats concernant l'étude des comportements alimentaires des membres des dyades maternelles, leurs groupes d'appartenance et les milieux dans lesquels ils évoluent sont définis ci-dessous afin de préciser leur contexte écologique global.

3.1. Groupes, domaines vitaux et milieux

3.1.1 Les groupes de lémurien de la Pointe Saziley

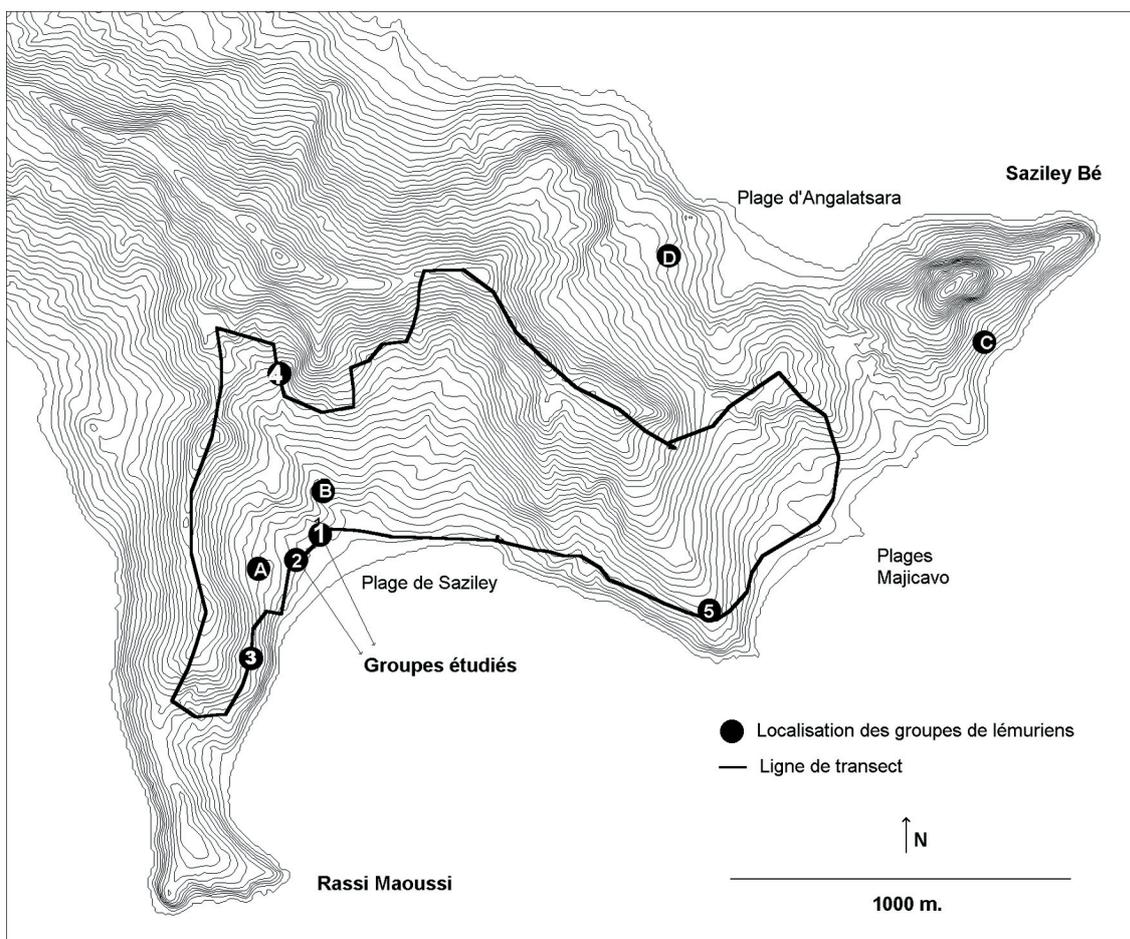
Les groupes "Tamarindus Band" (1) et "Manga's Band" (2) font partis d'un ensemble de 5 groupes répartis dans un secteur allant du cap Rassi Maoussi au cap Saziley Bé et de la Plage de Saziley à la partie sommitale de la crête basaltique centrale de la Pointe Saziley (Carte n°2). Ces groupes ont été recensés au cours d'une campagne de comptage des animaux à travers l'île Grande Terre selon la méthode des transects (Tarnaud et Simmen, 2002).

Les groupes 3, 4 et 5 sont respectivement composés de 7, 8 et 9 individus. Quatre autres groupes (A, B, C et D) ont été localisés hors transects (1999). Leur position est donnée à titre d'information car, aucune donnée ne permet d'affirmer qu'il ne s'agit pas d'un des groupes déjà recensés. Le groupe "A", à la base du Rassi Maoussi, a été vu

plusieurs fois (n=13) aux abords du domaine vital du groupe “ Tamarindus Band ” et 7 fois les groupes sont entrés en compétition et se sont affrontés. Le groupe “ Manga’s Band ” a été vu une seule fois en train d’agresser les individus du groupe “ B ” sur la frontière nord de son domaine vitale.

Enfin, au cours des 10 mois de l’étude, les deux groupes observés sont entrés une seule fois en conflit. Dans tous les autres cas (n=11), ils ont exploité des surfaces contiguës (fréquentées pour la nourriture) sans se mélanger ni s’affronter de manière directe ou indirecte perceptible. A chaque fois, les animaux se sont observés sans que cette observation les accapare et perturbe significativement leur activité alimentaire.

Carte n°2 : Localisation des groupes de lémuriens du secteur Pointe de Saziley



De plus, aucun échange entre les deux groupes n’a été remarqué. La femelle “ Grey ” (“ Manga’s Band ”) a été observée en périphérie du Groupe “ Manga’s Band ” en mars et avril 2001. Le mâle “ Old Brush ” (“ Tamarindus Band ”) a été vu en sa compagnie plusieurs fois et les animaux ont échangé de nombreux comportements de toiletteage. Peut-être, ces observations sont-elles à mettre en relation avec l’approche de la saison de reproduction.

3.1.2. Constitution du groupe “ Manga’s Band ”

La composition du groupe “ Manga’s Band ” (Tableau n°6) a changé entre octobre 1999 et novembre 1999. Le groupe comptait 13 individus, 7 femelles et 6 mâles en octobre. Courant novembre, une femelle (Mummy) l’a quitté en même temps qu’un mâle (Pupy). Ils n’ont plus jamais été repérés. La constitution du groupe est ensuite restée stable de décembre 1999 à septembre 2000. Par contre, en mars et avril 2001, il était réduit à 6 individus, 2 femelles, 3 mâles et un jeune de l’année de sexe indéterminé. Le faciès ayant servi à l’identification des individus est présenté en annexe n°3.

Tableau n° 6 : Composition du groupe «Manga’s Band»

Nom	Sexe	Classe d’individus	Oct. 1999 / Nov. 1999	Déc 1999 / Sept. 2000	Mars / Avril 2001
Bwény	Femelle	Adulte	X	x	X
Hidden	Femelle	Adulte	X	x	
Mummy	Femelle	Adulte	X	migrant	
Grey	Femelle	Subadulte	X	x	
Kosette	Femelle	Subadulte	X	x	
Old Brown	Mâle	Adulte	X	x	x
Prof	Mâle	Adulte	X	x	
Pupy	Mâle	Adulte	X	migrant	
Polo	Mâle	Subadulte	X	x	
Simplet	Mâle	Subadulte	X	x	x
Charly Brown	Mâle	Subadulte	X	x	
Wolé Wolé	Femelle	Jeune	X	x	x
Karibou	Femelle	Jeune	x	x	x
Mitru	non déterminé	Jeune			x

Les dyades observées sont les dyades maternelles «Bwény/Wolé Wolé» et «Hidden/Karibou» en 1999 et 2000. Les deux jeunes sont nés entre le 6 et le 10 octobre 1999. En mars et avril 2001, la dyade maternelle «Bwény/Mitru» a été suivie. Mitru, au vue de sa taille et de celle de Wolé Wolé et de Karibou, est très certainement né au cours du mois d’octobre 2000.

3.1.3. Constitution du groupe “ Tamarindus Band ”

La composition du groupe “ Tamarindus Band ” n’a pas changé d’octobre 1999 à février 2000 et de juillet à septembre 2000 (Tableau n°7). Pour ces deux périodes, le groupe comptait 11 individus dont 5 femelles et 6 mâles.

Tableau n° 7 : Composition du groupe «Tamarindus Band»

Nom	sexe	Classe d’individus	Oct. 1999/Sept. 2000	Mars / avril 2001
Mama	Femelle	Adulte	X	X
Ylang	Femelle	Adulte	X	X
Purple	Femelle	Adulte	X	x
Beth	Femelle	Subadulte	X	x
Old Man	Mâle	Adulte	X	X
Old Brush	Mâle	Adulte	X	x
Black Face	Mâle	Adulte	X	X
Pithèque	Mâle	SubAdulte	X	migrant
Diadema	Mâle	SubAdulte	X	migrant
Saba	Femelle	Jeune	X	X
Kapok	Mâle	Jeune	X	X
Houbou	Femelle	Jeune		X

En mars et avril 2001, le groupe ne totalisait plus que 9 individus. Les 2 subadultes de l'année précédente ont été observés dans le groupe (A) dont le domaine vital était juxtaposé avec celui de "Tamarindus Band" (Carte n°2). Ces deux groupes ont été épisodiquement en conflit.

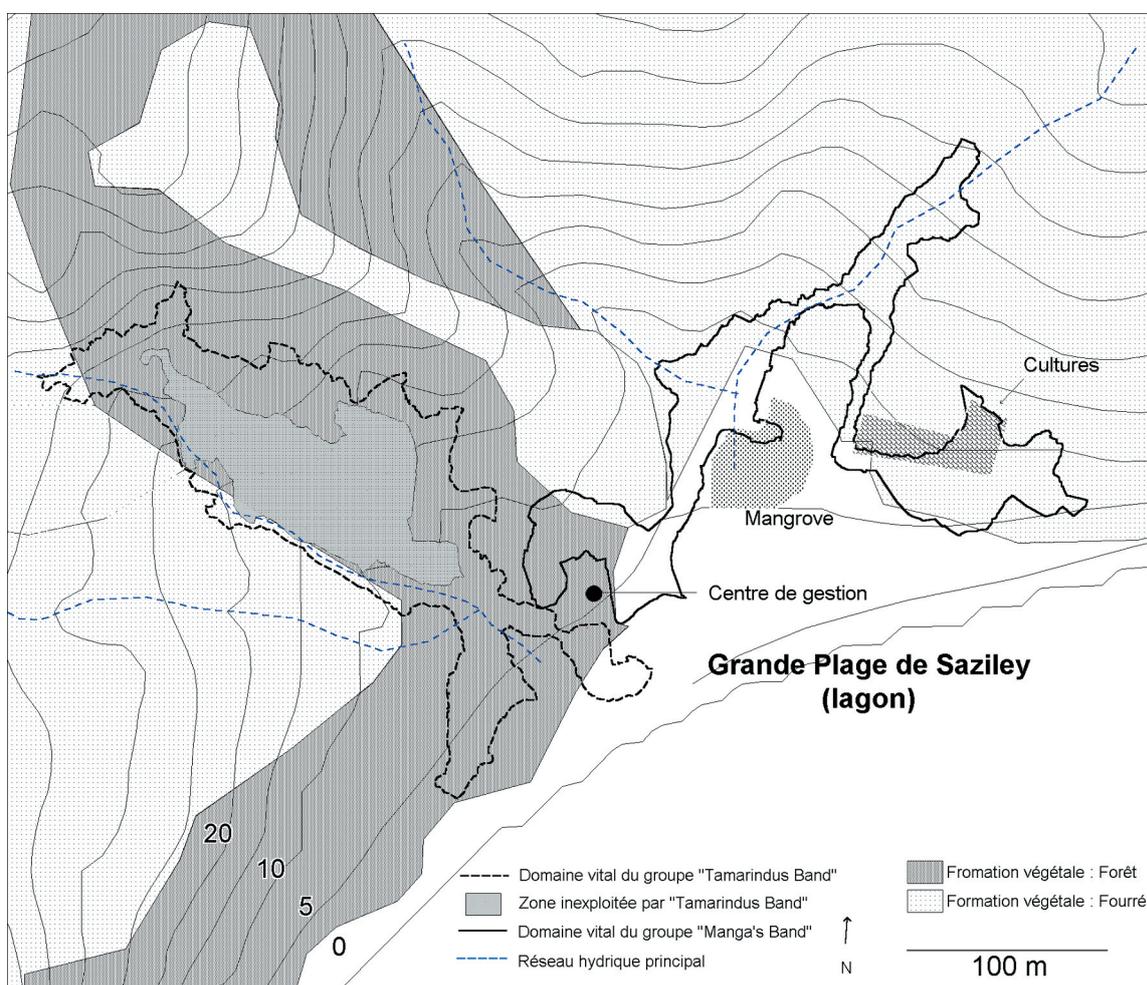
Les faciès ayant servi à l'identification des individus de ce groupe sont présentés en annexe (Annexe n°4).

Les dyades maternelles observées en 1999 et 2000 sont «Mama/Saba» et «Ylang/Kapok». Les deux jeunes sont aussi nés entre le 6 et le 10 octobre 1999. En mars et avril 2001, la dyade maternelle «Mama/Houbou» a été la dyade suivie. Houbou comme Mitru est certainement né au cours du mois d'octobre 2000.

3.1.4. La cartographie des domaines vitaux

Les domaines vitaux des groupes de lémuriens observés se situent dans les zones forestières, à la base de la crête principale en forme de fer à cheval de la Pointe Saziley, donnant sur la grande plage de Saziley (Carte n°2). Ils sont localisés dans la forêt derrière le centre de gestion des tortues marines et, certaines de leurs parties, sont contiguës au cordon dunaire (Carte n°3).

Carte n°3 : Cartographie des domaines vitaux des groupes de lémuriens étudiés



Leur configuration générale est liée, en partie, au schéma du réseau hydrique local. Les cours d'eau sont temporaires. Ils se remplissent pendant les averses puis s'assèchent rapidement. Les formations forestières qui les bordent sont les plus denses et les plus hautes.

La surface du domaine vitale du groupe "Tamarindus Band" est de 1.25 hectare tandis que celle du groupe "Manga's Band" est de 1.35 hectare. Elles sont incluses dans un parallélogramme de 470 mètres de long sur 300 mètres de large qui s'étage en fond de vallon, entre 5m et, respectivement, 40 et 30 mètres d'altitude.

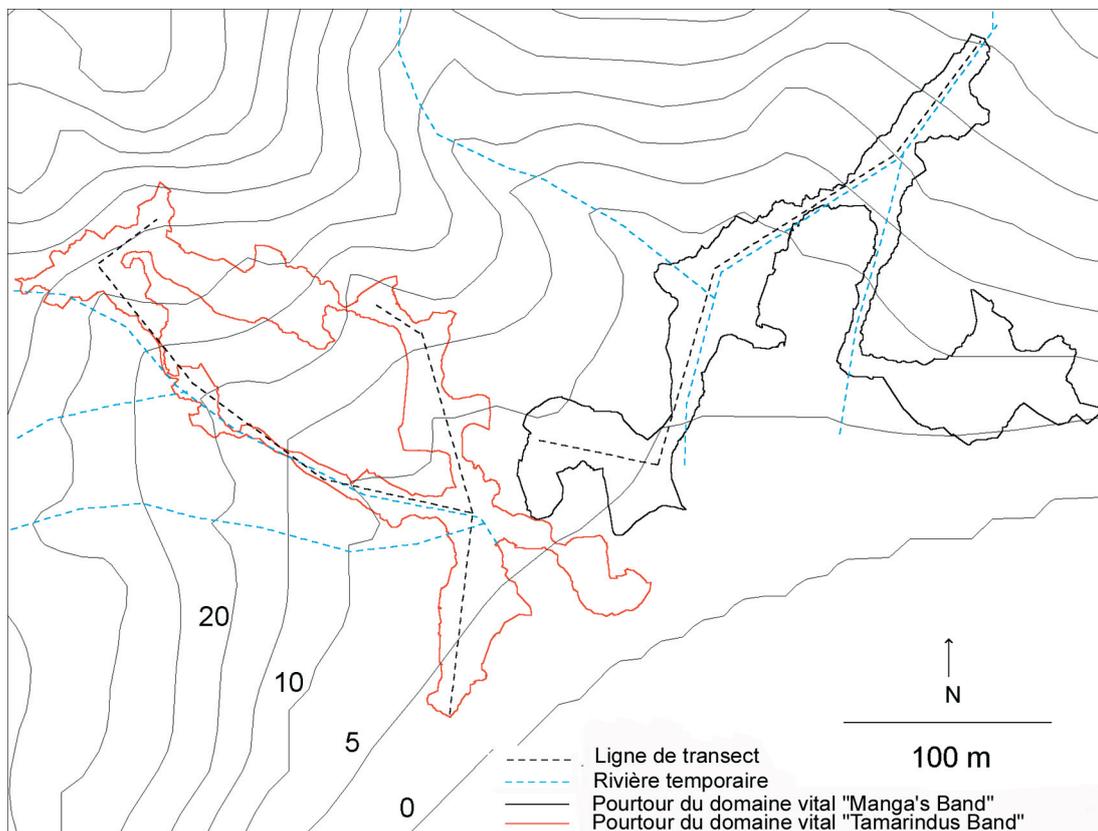
Les quatre formations végétales précédemment décrites (Cf. Chapitre 1, Partie 3.2.) s'y succèdent et s'y interpénètrent. Cependant, le domaine vital du groupe "Tamarindus Band" est plutôt recouvert par un faciès de type «forêt» et celui de "Manga's Band" par un faciès de type «fourrés» (haut) d'où émergent de grands arbres

Les frontières de ces deux domaines vitaux ne varient ni d'un mois sur l'autre, ni entre les saisons. De même, Le groupe "Tamarindus Band" n'a jamais exploité la partie centrale de son domaine vitale. C'est un espace où les arbres sont rares et où de vastes zones sont dénudées.

3.1.5. La flore des domaines vitaux

D'après le résultat des transects (Carte n°4), la flore des domaines vitaux des groupes «Manga's Band» et «Tamarindus Band» se répartit respectivement entre 49 espèces (10 espèces de lianes) et 52 espèces (9 espèces de lianes). Ce sont, au total, 67 espèces différentes appartenant à 35 familles qui y ont été identifiées (Annexe n°5).

Carte n°4 : Topographie des transects de recensement des espèces végétales



La biomasse des espèces végétales ligneuses (hors liane) des deux domaines vitaux (Figure n°2 et n°3) est dominée par deux espèces : *Mimusops comorensis* et *Adansonia digitata*. Les 8 autres espèces représentent une faible à très faible biomasse.

Figure n° 2 : indices des surfaces terrières des 10 premières espèces végétales ligneuses du domaine vital du groupe " Manga's Band ".

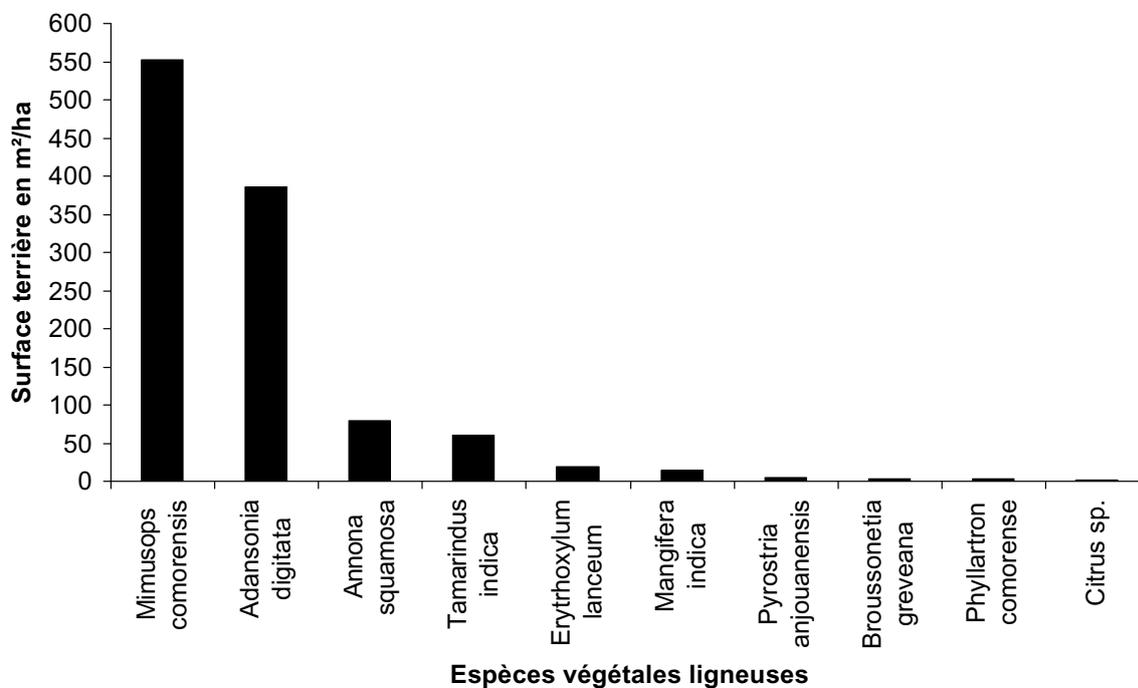
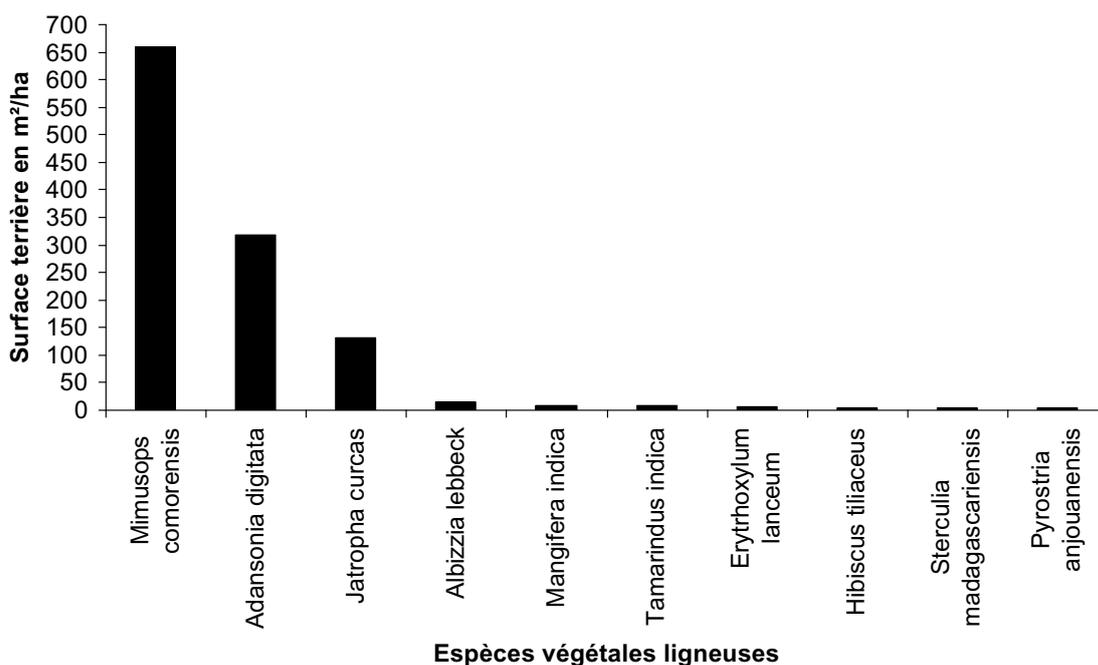


Figure n° 3 : Indices des surfaces terrières des 10 premières espèces végétales ligneuses du domaine vital du groupe " Tamarindus Band "



Mimusops comorensis est une espèce d'origine régionale inféodée au milieu sec tandis que *Adansonia digitata* se rencontre en forte concentration dans la zone contiguë à celle du cordon dunaire et de manière solitaire au-delà. Les individus de *Jatropha curcas* sont localement présents en grand nombre à l'intérieur du domaine vital de "Tamarindus Band". Ils croissent en périphérie de la zone centrale non exploitée par les lémuriens (Carte n°3). Cette zone doit correspondre à une ancienne gratte car, à Mayotte, cette espèce est utilisée comme haie vive.

Pris un à un, les transects présentent une diversité floristique intrinsèque réduite ($Ds_{\text{Manga's Band}}=0.92$; $Ds_{\text{Tamarindus Band}}=0.94$). Leur constitution en terme d'espèce n'est pas non plus comparable. Seulement 6 espèces sur 10 leur sont communes et l'indice de similarité des communautés de Morisita ($I=18.88$; $N_{\text{Manga's Band}}=752$; $N_{\text{Tamarindus Band}}=686$) est faible.

Notons que parmi ces 10 espèces, 9 dans le domaine du vital du groupe «Manga's Band» et 8 dans celui du groupe «Tamarindus Band» sont des espèces dont les lémuriens mangent certaines parties.

3.1.6. La phénologie

Les variations de la disponibilité des classes des parties consommées de 61 des 67 espèces végétales recensées et des 27 espèces nourricières sont statistiquement comparables d'un domaine vital à l'autre (Fruit mûr : $F_{1,18}=0,03$; $p<0,8676$; Fruit immature : $F_{1,18}=0,029$; $p<0,8672$; Fleur : $F_{1,18}=0,018$; $p<0,4491$; Jeune feuille : $F_{1,18}=0,009$; $p<0,8959$; Feuille mature : $F_{1,18}=0,009$; $p<0,9256$). De même, les distributions mensuelles des indices de disponibilités des classes d'items des 61 espèces sont statistiquement corrélées à celles des 27 espèces nourricières (Fruit mûr : $\rho_{10}=0,745$; $t_{9,9}=3,163$; $p<0.0067$; Fruit immature : $\rho_{10}=-1$; Fleur : $\rho_{10}=0,758$; $t_{9,9}=3,282$; $p<0.0056$; Jeune feuille : $\rho_{10}=0,891$; $t_{9,9}=5,548$; $p<0.0003$; $\rho_{10}=0,603$; $t_{9,9}=2,138$; $p<0.0325$). Ces dernières sont utilisées comme «étalon» de l'évaluation des disponibilités alimentaires des domaines vitaux.

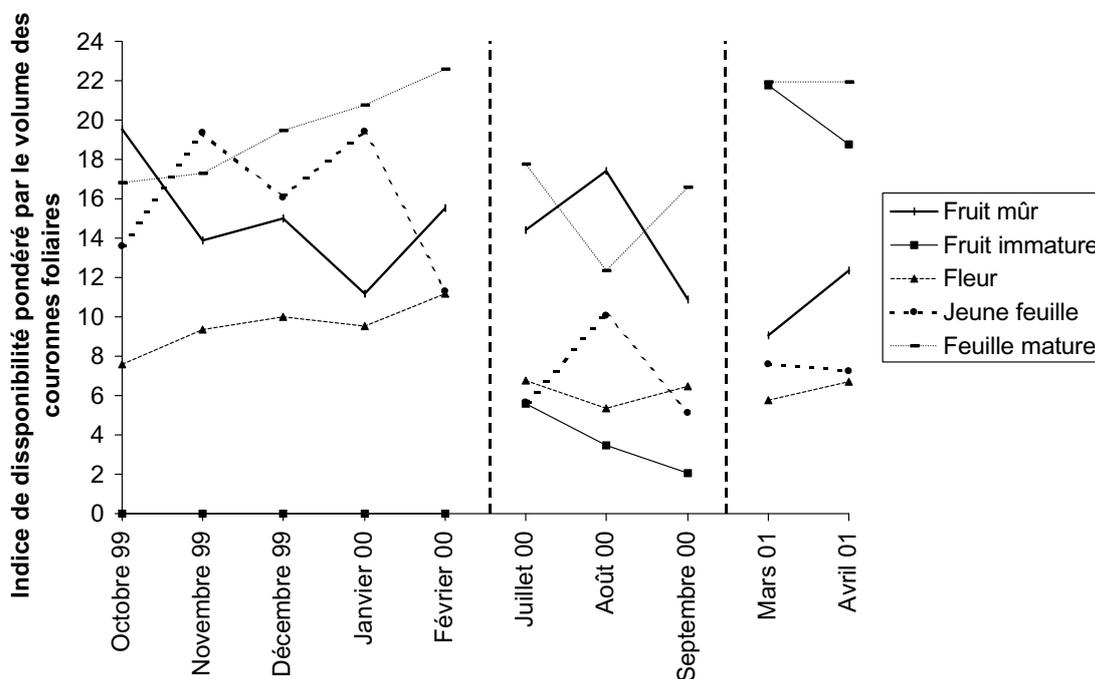
La disponibilité des fruits mûrs est relativement constante entre les saisons comme d'un mois sur l'autre (Figure n°4). Cependant, si aucune différence statistique significative entre la saison des pluies et la saison sèche n'est constatée ($t_{5,3}=-1.582$; $p<0.0762$), il en existe une faible, entre les mois de la fin de la saison des pluies (mars et avril) où les fruits mûrs sont plus rares et ceux des autres périodes ($t_{7,1}=1.938$; $p<0.0443$). Ainsi, la disponibilité des fruits mûrs reste élevée pendant les 10 mois de l'étude et notamment en saison sèche. Trois espèces largement représentées (en terme de surface terrière) y fructifient (*Adansonia digitata*, *Tamarindus indica* et *Mimusops comorensis*).

Les fruits immatures sont disponibles à la fin de la saison des pluies. Il y en a quelques-uns en saison sèche mais la comparaison de cette saison avec les deux derniers mois de la saison des pluies montre une différence statistique significative ($t_{2,1}=12,332$; $p<0.0006$).

Les fleurs sont disponibles en saison des pluies et se raréfient ensuite. Cette saisonnalité est statistiquement marquée ($t_{5,3}=2,185$; $p<0.0302$). Elle l'est plus encore

lorsque les périodes octobre à février et mars à septembre sont comparées ($t_{4,4}=5,81$; $p<0.0002$).

Figure n° 4 : Variations mensuelles de la disponibilité des classes des parties consommées des espèces végétales nourricières des deux domaines vitaux



Les jeunes feuilles sont disponibles d'octobre à février. Ces mois comparés aux suivants présentent une différence statistique significative ($t_{4,4}=5.43$; $p<0.0003$). Par contre, il n'y a pas de différence entre les saisons ($t_{5,3}=1,673$; $p<0,0664$).

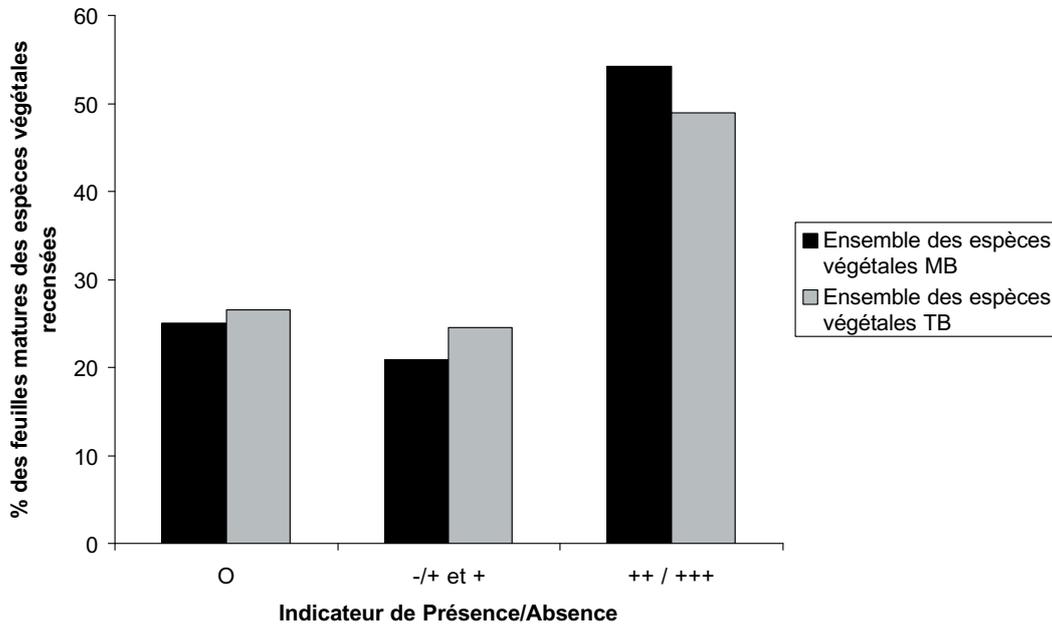
La phénologie des feuilles matures est, elle, saisonnière ($t_{5,3}=3,848$; $p<0,0024$). Elles sont abondantes en saison des pluies.

3.1.7. La distribution des phénols et des alcaloïdes

Selon les tests réalisés, les phénols sont présents dans 54,2% (n=48) des feuilles matures des espèces végétales recensées du domaine vitale du groupe «Manga's Band» et dans 49% (n=49) de celles du groupe «Tamarindus Band» (Figure n°5).

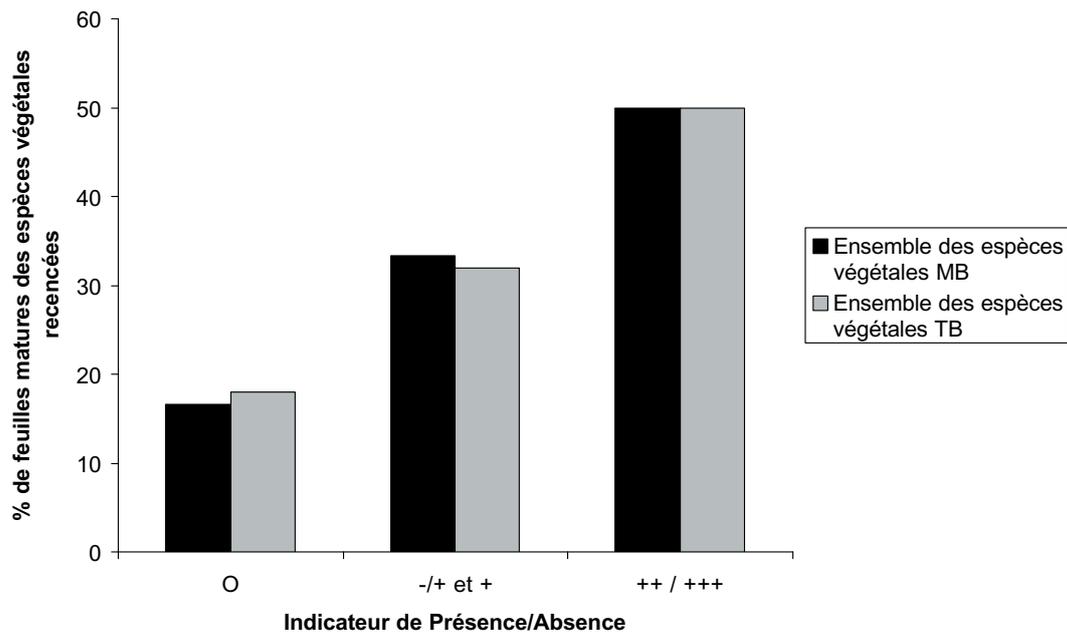
Respectivement 44,4% des feuilles matures des 9 premières espèces végétales (échantillon absent pour une espèce) du domaine vitale du groupe «Manga's Band» et 40% de celles du groupe «Tamarindus Band» en contiennent. Les phénols sont répartis équitablement dans les feuilles matures des deux domaines vitaux.

Figure n° 5 : Comparaison des proportions des indicateurs de Présence/Absence des phénols dans les feuilles matures des espèces végétales recensées des domaines vitaux respectifs



De même, La présence des alcaloïdes est avérée dans 50% (n=49) des feuilles matures des espèces végétales (Figure n°6) des deux domaines vitaux (Manga's Band, n=49 ; Tamarindus Band, n=50). Pour les 10 principales espèces, 40% des feuilles matures en contient dans les deux cas.

Figure n° 6 : Comparaison des proportions des indicateurs de Présence/Absence des alcaloïdes dans les feuilles matures des espèces végétales recensées des domaines vitaux respectifs



Les résultats des analyses chimiques pour les deux types de composés secondaires sont détaillés en annexe (Annexe n°6).

3.1.8. Le climat des années 1999, 2000 et 2001

La pluviométrie et les températures moyennes mensuelles des années 1999, 2000 et 2001 sont représentatives de la pluviométrie et des températures moyennes mensuelles des années 1951 à 1998 (Pluviométrie moyenne : $F_{3,44}=0,251$; $p<0,8604$; Température moyenne : $F_{3,44}=0,666$; $p<0,5774$). La météorologie des années pendant lesquelles s'est déroulée l'étude n'a pas été singulière au regard de celle de la seconde moitié de ce siècle.

3.1.9. Résumé

Les deux groupes suivis appartiennent à une population constituée très certainement d'une petite dizaine de groupes. Ils sont composés d'une dizaine d'individus et de 2 à 3 dyades maternelles. Les échanges d'individus entre les groupes semblent rares mais la composition des groupes varie d'une période de l'année à l'autre. Les deux groupes semblent territoriaux car la périphérie de leurs domaines vitaux est occasionnellement défendue et elle est marquée.

Le domaine vital du groupe " Tamarindus Band " est essentiellement constitué par un faciès de forêt sèche tandis que celui du groupe " Manga's band " se structure autour d'un faciès de fourré sec ponctué d'arbres émergents. Tous deux épousent en partie le lit des principaux éléments du réseau hydrique.

Les formations végétales qui les composent sont différentes et peu diversifiées. Seulement un peu plus de la moitié des 10 premières espèces végétales ligneuses leurs sont communes. L'espèce la plus commune, *Mimusops comorensis*, a une origine géographique régionale.

Environ 40% des feuilles matures des espèces végétales ligneuses recensées dans les transects des deux domaines vitaux contiennent des phénols. Une proportion identique est trouvée pour les alcaloïdes. La proportion de ces deux composés secondaires dans le milieu est légèrement supérieure lorsque les 10 principales espèces qui le composent sont considérées. Les feuilles matures d'une espèce sur deux en ont. Les phénols et les alcaloïdes sont donc également présents dans les deux domaines vitaux.

Par ailleurs, les fruits mûrs sont disponibles en saison des pluies comme en saison sèche. Leur disponibilité est assurée, pendant cette dernière, par la fructification de 3 espèces dominantes (*Mimusops comorensis*, *Adansonia digitata* et *Tamarindus indica*). Par contre, en fin de saison des pluies, leur disponibilité se réduit. Mais à cette époque, les fruits immatures sont présents en grande quantité et les remplacent dans le milieu.

Les fleurs et les feuilles matures sont, elles aussi, disponibles en saison des pluies. Elles se raréfient ensuite. La disponibilité maximale des jeunes feuilles est légèrement décalée et commence dès la fin de la saison sèche et se termine deux mois avant la fin de la saison des pluies.

Les données climatiques des années durant lesquelles se déroule cette étude sont comparables à la moyenne de celles qui ont été relevées depuis 1951 .

3.2. L'allaitement

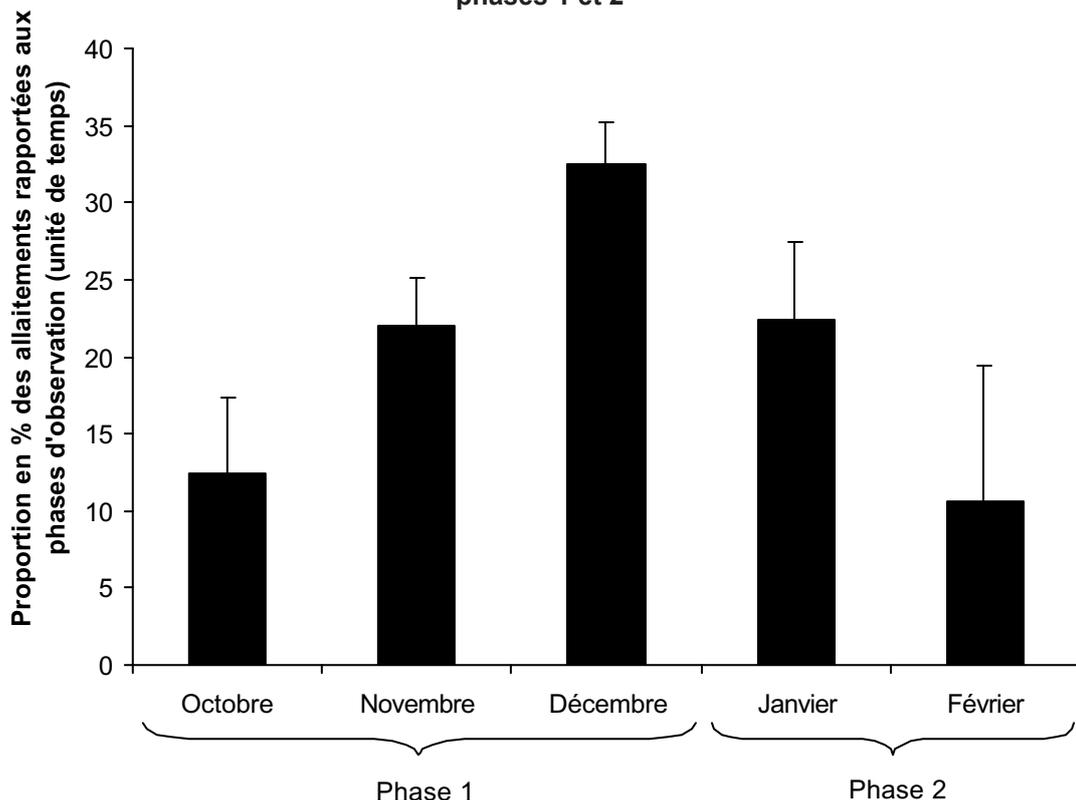
A partir de ce chapitre, les résultats sont présentés en tenant compte des différentes phases de l'ontogenèse des comportements alimentaires, comme annoncé précédemment. Pour rappel, la phase 1 correspond aux trois premiers mois de vie du jeune, la phase 2 aux deux suivants et les phases 3 et 4, respectivement aux mois d'existence 6 et 7 et 10 et 12 du jeune lémurien. Chacune correspond à une étape singulière de son développement dont les caractéristiques sont définies dans les parties suivantes.

Les jeunes lémuriens observés s'allaitent pendant les 5 premiers mois de leur vie (Phase 1 et 2). Une seule tétée a été enregistrée au cours de la phase 3 (avril). Les observations qui s'y rapportent sont produites séparément de celles des deux autres phases.

3.2.1. La répartition des tétées

188 tétées ont été enregistrées au cours des 5 premiers mois de vie du jeune, auxquelles il faut ajouter l'unique tétée du septième mois. La quasi-absence d'observation d'allaitement après la phase 2 suppose que leur nombre doit être restreint. La validité de cette hypothèse est renforcée par la chute rapide de la proportion des tétées au cours de la phase 2 (Figure n°7). Par ailleurs, le développement des deux jeunes suivis en mars et avril 2001 (Phase 3) ne semble pas anachronique par rapport à celui de ceux observés précédemment.

Figure n° 7 : Variations mensuelles des proportions des tétées par unité de temps au cours des phases 1 et 2

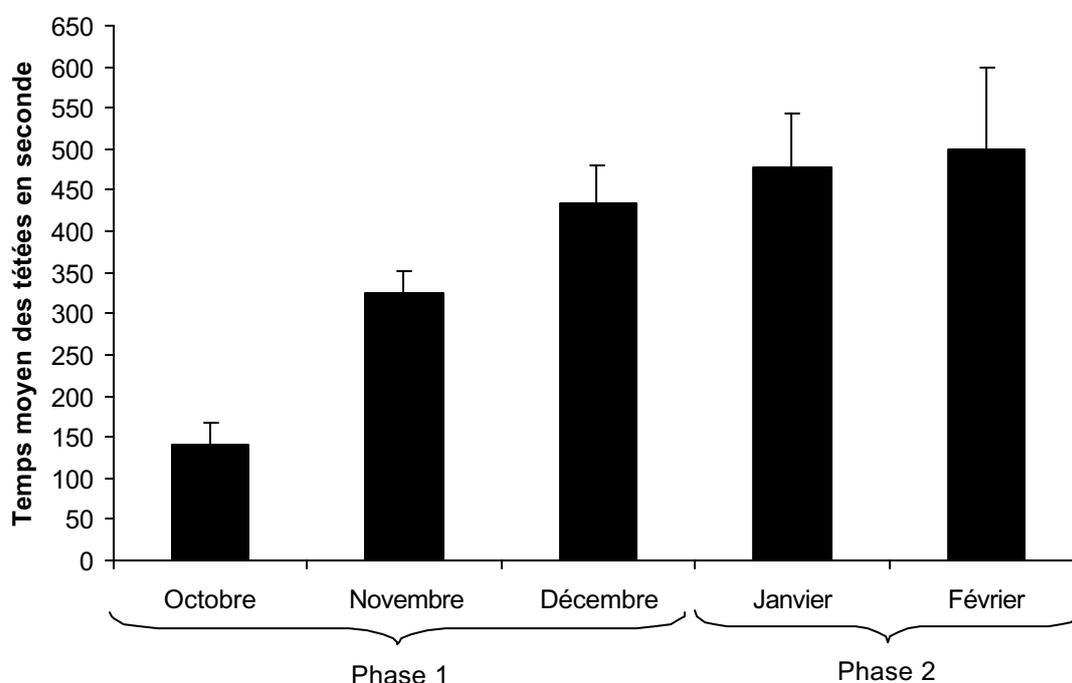


La faible proportion de tétées observées en octobre est certainement liée à la difficulté de leurs observations. Le jeune, accroché sous le ventre de sa mère et de faible taille, se confond avec elle et ses mouvements sont difficiles à percevoir. C'est certainement pour cela qu'aucune différence statistique n'est constatée entre les mois de la phase 1 et ceux de la phase suivante ($t_{2,1}=0,847$; $p<0.23$).

3.2.2. La durée des tétées

La durée moyenne d'une tétée d'un jeune âgé de 1 à 5 mois est de 370,2 secondes (± 23.2 ; $n=188$). Elle augmente du premier mois de vie au cinquième (Figure n°8). L'unique tétée de la phase 3 est la plus longue de toutes celles chronométrées (1980 sec.).

Figure n° 8 : Variation mensuelle de la durée moyenne d'une tétée pendant les phases 1 et 2



La variation mensuelle des durées moyennes des tétées est « asymptotique ». La durée des allaitements augmente rapidement entre les 2 premiers mois puis, entre le deuxième et le troisième mois de la phase 1 –différences significatives (Oct./Nov. : $t_{29,52}=-14,437$; $p<0.0001$; Nov./Déc. : $t_{51,52}=-11,443$; $p<0.0001$)- et plus lentement ensuite –différence significative plus faible entre le troisième et le quatrième mois (Déc./Janv., $t_{34,51}=-2,383$; $p<0,0103$). Elle se stabilise pendant la phase 2 (Janv./Fév. : $t_{16,34}=-0,371$; $p<0,3499$).

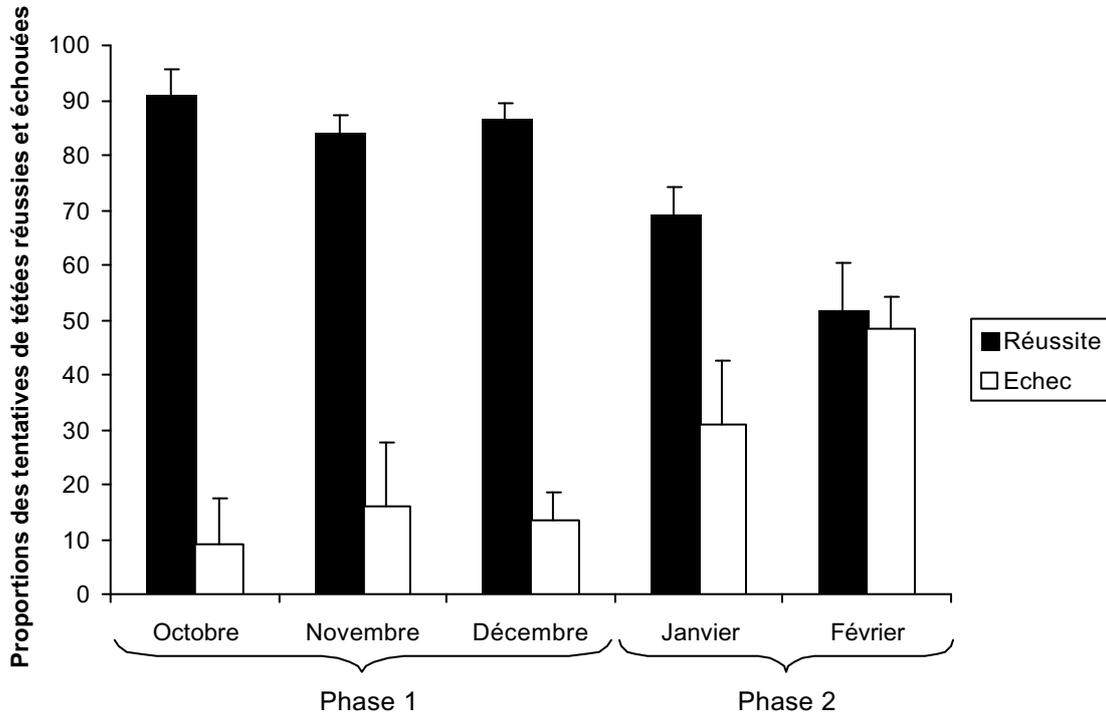
3.2.3. Les succès et les échecs des tentatives d'allaitement des jeunes

La proportion des échecs ($n=54$) et des réussites ($n=188$) des tentatives d'allaitement évolue inversement entre la phase 1 et la phase 2 (figure n°9). La proportion des échecs croît significativement à partir de la phase 2. Elle double par rapport à celle de la phase

précédente ($t_{2,1} = -5,292$; $p < 0.0169$).

La mère refuse de plus en plus fréquemment d'allaiter son jeune lorsqu'il est âgé de trois mois révolus. En phase 3, sur deux tentatives de tétées, une est un échec.

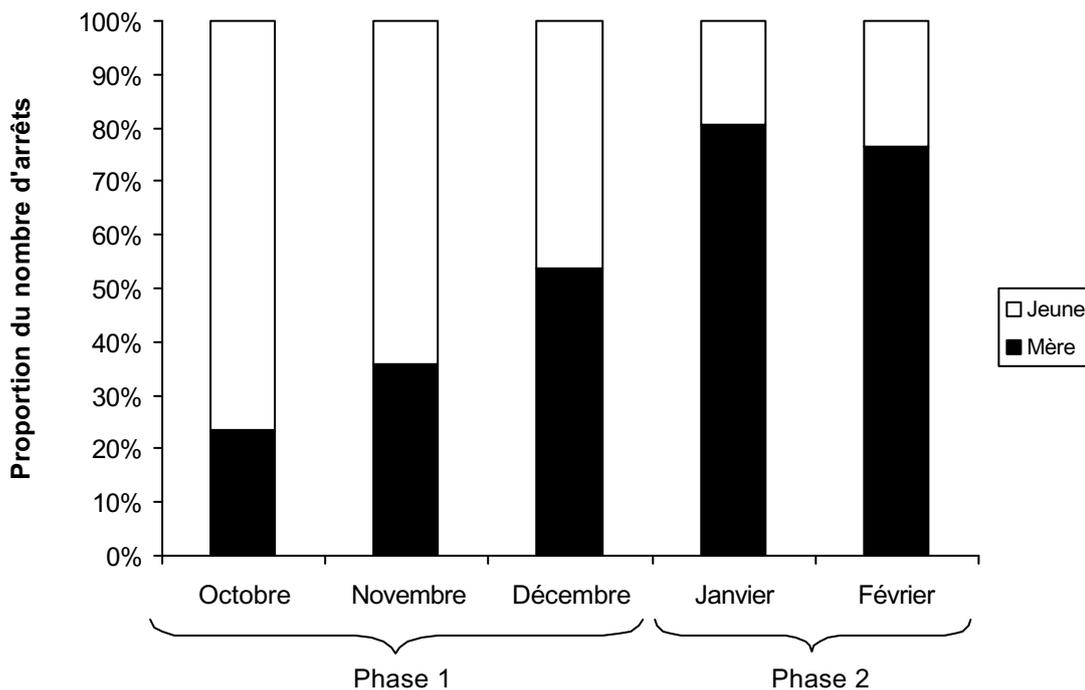
Figure n° 9 : proportion mensuelle des réussites et des échecs des tentatives d'allaitement



3.2.4. Les acteurs de début et de fin de tétée

Le jeune prend l'initiative de tous les allaitements. Par contre, s'il en termine la plupart pendant la phase 1, c'est la mère ensuite (phase 2) qui les arrête (figure n°10).

Figure n° 10 : Variation des proportions des terminaisons des tétées par la mère et le jeune

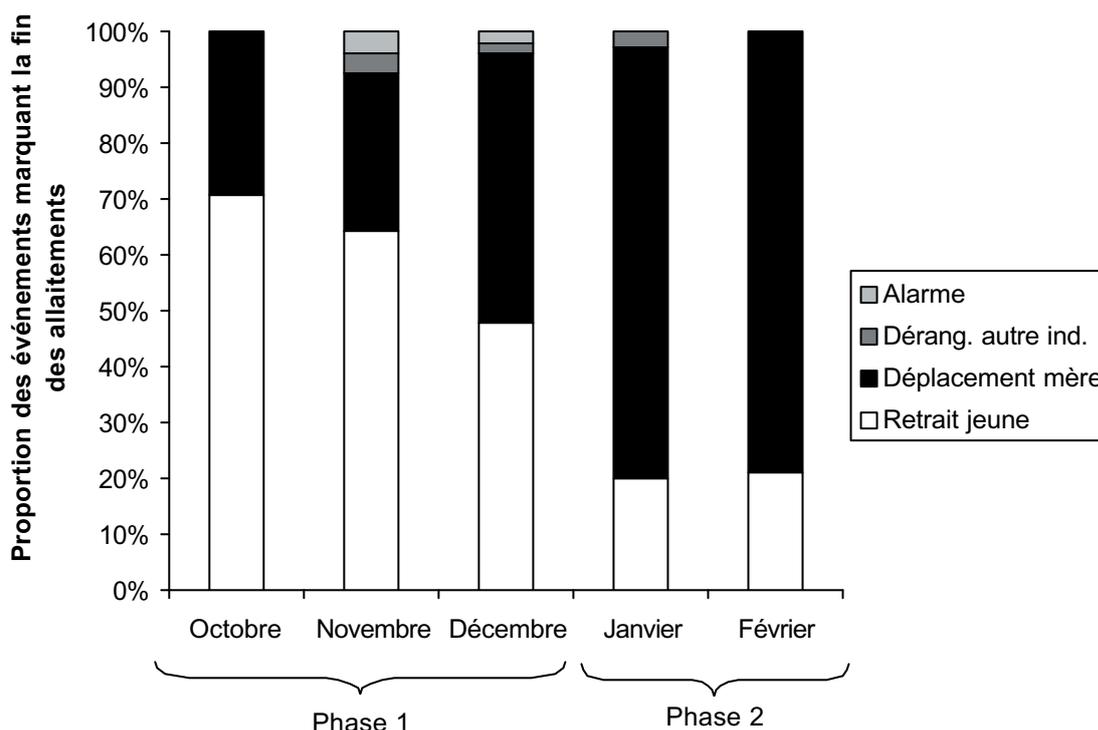


À la fin de la phase 1, les arrêts provoqués par la mère et le jeune sont presque égaux. D'une part, les distributions mensuelles du nombre d'arrêts de tétées du jeune et de sa mère au cours des 5 premiers mois ne sont pas corrélées ($\rho_5=0,1$; $t_{3,3}=0,17$; $p<0.4364$). D'autre part, pour chacun des membres de la dyade maternelle, la distribution mensuelle de leur nombre pendant la phase 1 comparée à celle de la phase 2 est statistiquement significative (Mère : $t_{2,1}=-3,182$; $p<0.0113$; Jeune : $t_{2,1}=-3,182$; $p<0.0113$). La tétée du mois d'avril est initiée par le jeune et terminée par sa mère.

3.2.5. Les événements à l'origine de la fin des allaitements

Les événements à l'origine de la fin des allaitements sont : les alarmes, les déplacements de la mère -généralement, par enjambement du jeune-, le retrait du jeune qui libère la mamelle " de lui-même ", et les dérangements occasionnés par la venue d'un congénère. Les deux événements majeurs sont l'abandon ($n=86$) de la mamelle par le jeune et le déplacement de la mère ($n=89$). Les alarmes ($n=3$) et les tétées interrompues par les congénères ($n=4$) sont rares (Figure n°11).

Figure n°11 : Variations mensuelles des distributions des événements provoquant la fin d'allaitements pendant les phases 1 et 2

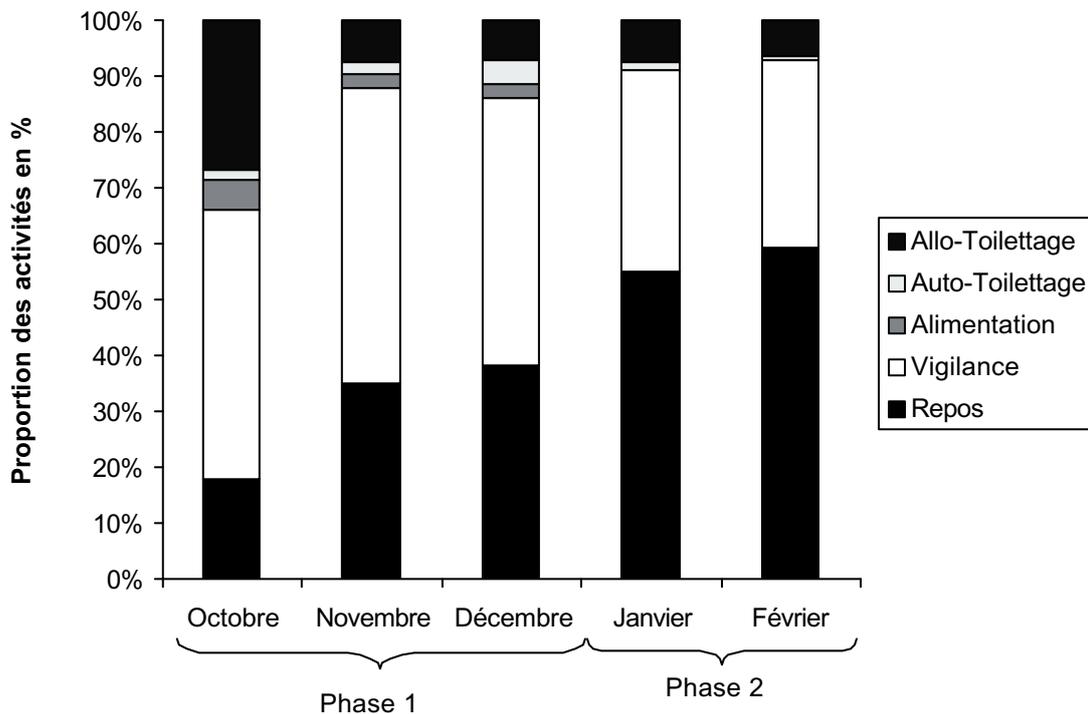


Le nombre de retraits " volontaires " du jeune diminue significativement au cours de ses 5 premiers mois de vie ($t_{2,1}=3,71$; $p<0.017$) tandis que celui des arrêts par déplacements de sa mère augmente de même ($t_{2,1}=-6,31$; $p<0.004$). L'accroissement du nombre de déplacements de la mère, qui devient la principale cause des arrêts des tétées pendant la phase 2, confirme son refus grandissant d'allaiter. L'événement de la fin de la tétée du mois d'avril est un déplacement de la mère.

3.2.6. Les activités de la mère pendant les allaitements

Les activités des mères pendant les allaitements sont : les activités «Alimentation», «Allo-Toiletage», « Auto-Toiletage », « Vigilance » et « Repos ». Les parts respectives de ces activités varient au cours des 5 premiers de vie du jeune. Les mères consacrent 26,9% de leur temps à toiletter leur jeune le premier mois et 48% à observer son environnement immédiat. Les 4 mois suivants, une activité minimale d'allo-toiletage est maintenue (moyenne : 7,1%, SEM : $\pm 0,21$) mais ce sont les activités « Vigilance » et « Repos » qui dominent, la seconde succédant à la première pendant la phase 2 (Figure n°12).

Figure n°12 : Variations des proportions mensuelles des activités de la mère pendant les tétées de son jeune au cours des phases 1 et 2



La permutation de ces deux activités -le remplacement de l'activité « Vigilance » par l'activité « Repos »- par la mère pendant les allaitements est statistiquement significative lorsque la phase 1 est comparée à la phase 2 (« Vigilance » : $t_{2,1}=8,09$; $p<0.0019$ / «Repos» : $t_{2,1}=-3,96$; $p<0.0143$).

L'activité dominante de la mère au cours de la tétée d'avril est l'activité « Repos »

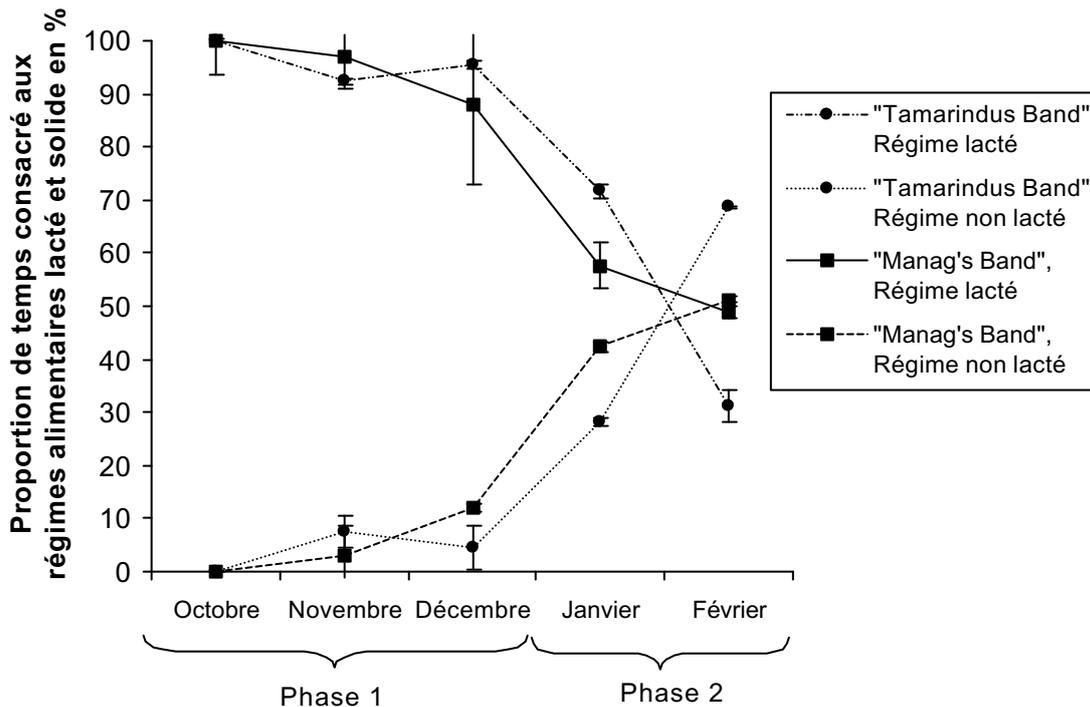
3.2.7. Allaitement et ingestion de nourriture solide

Les temps consacrés au régime alimentaire lacté et au régime alimentaire solide par les jeunes lémuriers varient entre la phase 1 et la phase 2 (figure n°12). Les temps dédiés à l'ingestion de nourriture solide remplacent partiellement ceux alloués à l'absorption du lait lorsque les jeunes du groupe " Tamarindus Band " sont âgés de 4 à 5 mois et ceux du groupe « Mangas' Band » de 5 mois .

Le changement de régime alimentaire tardif observé pour le groupe « Manga's

Band ” est dû au fait que, pour un de ses jeunes (Karibou), le temps consacré au régime alimentaire lacté était toujours supérieur à celui consacré à l’ingestion d’aliments solides à la fin de la phase 2 (Temps consacré par Karibou aux deux régimes alimentaires en février, lacté : 61,3% / solide : 38,7%). La «bascule» des proportions a dû intervenir pendant la phase 3. Malgré cette différence, les données concernant les deux grands types de régimes alimentaires des jeunes lémurien sont statistiquement homogènes.

Figure n° 13 : Variations mensuelles des temps consacrés par les jeunes à s’allaiter et à ingérer des parties de végétaux pendant les phases 1 et 2



Ainsi, les jeunes lémurien des deux groupes, selon les temps qu’ils y consacrent, ont un régime alimentaire essentiellement lacté pendant la phase 1 (valeur minimale, Wolé Wolé : 83.7%). Ce régime est partiellement mais significativement remplacé au cours de la phase 2, pour trois d’entre eux, par un régime non lacté constitué d’aliments solides (Comparaison des proportions des temps accordés au régime lacté : $t_{2,1}=6,189$; $p<0,0042$; Comparaison des proportions des temps accordés au régime non lacté : $t_{2,1}=-7,541$; $p<0.0024$).

3.2.8. Résumé

Le changement de régime alimentaire observé chez les jeunes pendant la phase 2 coïncide avec le refus grandissant de la mère de les allaiter. Le nombre de tétées observées entre la phase 1 et la phase 2 diminue sans que cette diminution soit significative tandis que le nombre de refus d’allaitement de la mère augmente, lui, significativement. Pendant la phase 2, elle provoque l’arrêt de plus des ¾ des tétées en se désengageant physiquement.

Le refus d'allaiter s'accompagne d'un recul du maternage. L'intensité de l'activité d'allo-toilettage diminue dès la fin du premier mois et, au début de la phase 2, l'activité de surveillance pendant les allaitements fait place à celle de « Repos ».

Ce changement d'alimentation, qui concorde avec l'évolution de l'ensemble des comportements de refus d'allaitement de la mère et du recul de son maternage, atteste de la construction d'une autonomie alimentaire plus grande du jeune. La phase 2 correspond à une période de sevrage alimentaire et social. Ces changements sont graduels à l'intérieur de chaque phase et rapides entre elles.

Par ailleurs, la durée des tétées augmente de manière asymptotique entre les deux premières phases.

3.3 Le régime alimentaire solide de la mère et de son jeune

Le jeune «Karibou» est le premier à être observé en train d'ingérer une nourriture solide. Il est alors âgé de 6 semaines. Les trois autres jeunes consomment leurs premiers aliments solides entre les huitièmes et dixièmes semaines. Les bouchées sont peu nombreuses et les quantités ingérées sont très faibles pour tous. “ Saba ”, “ kapok ” et “ Wolé Wolé ” consomment des feuilles matures de *Salacia leptoclada*, et des jeunes feuilles de *Tamarindus indica*. “ Karibou ” ingère des fleurs de *Annona squamosa*, des pétioles de *Mimusops comorensis*, et des jeunes feuilles de *Leptadenia madagascariensis*, *Tamarindus indica* et *Broussonetia greveana*.

3.3.1. Les parties consommées par catégorie et par mois

Le régime alimentaire solide des mères et de leur jeune, exprimé en quantité de matière fraîche ingérée, est fruitier sur l'ensemble des mois de suivis. Il est complété par des feuilles et pour certains mois par des fleurs.

Rapportés aux mois, les quantités de matière fraîche ingérées de fruits (fruits mûrs et fruits immatures) représentent au moins 60% des quantités totales de matières fraîches ingérées par les jeunes et 55% de celles ingérées par leur mère (Figure n°14). En fait, les proportions de fruits mûrs mangées par les deux membres de la dyade maternelle ne varient pas entre la saison des pluies et la saison sèche (Mère : $t_{5,3}=0,145$; $p<0,4443$; Jeune : $t_{4,2}=0,194$; $p<0,4263$). Par contre, leur consommation diminue en début et en fin de saison des pluies et en fin de saison sèche.

L'ingestion des autres catégories de parties consommées est d'avantage marquée saisonnièrement. Les fruits immatures sont principalement consommés par les membres de la dyade maternelle en fin de saison des pluies (Phase 3) mais une faible proportion est ingérée en saison sèche (Phase 4). La comparaison de ces deux périodes est statistiquement significative (Mère : $t_{1,1}=4,677$; $p<0,0214$; Jeune : $t_{1,1}=10,097$; $p<0,0048$).

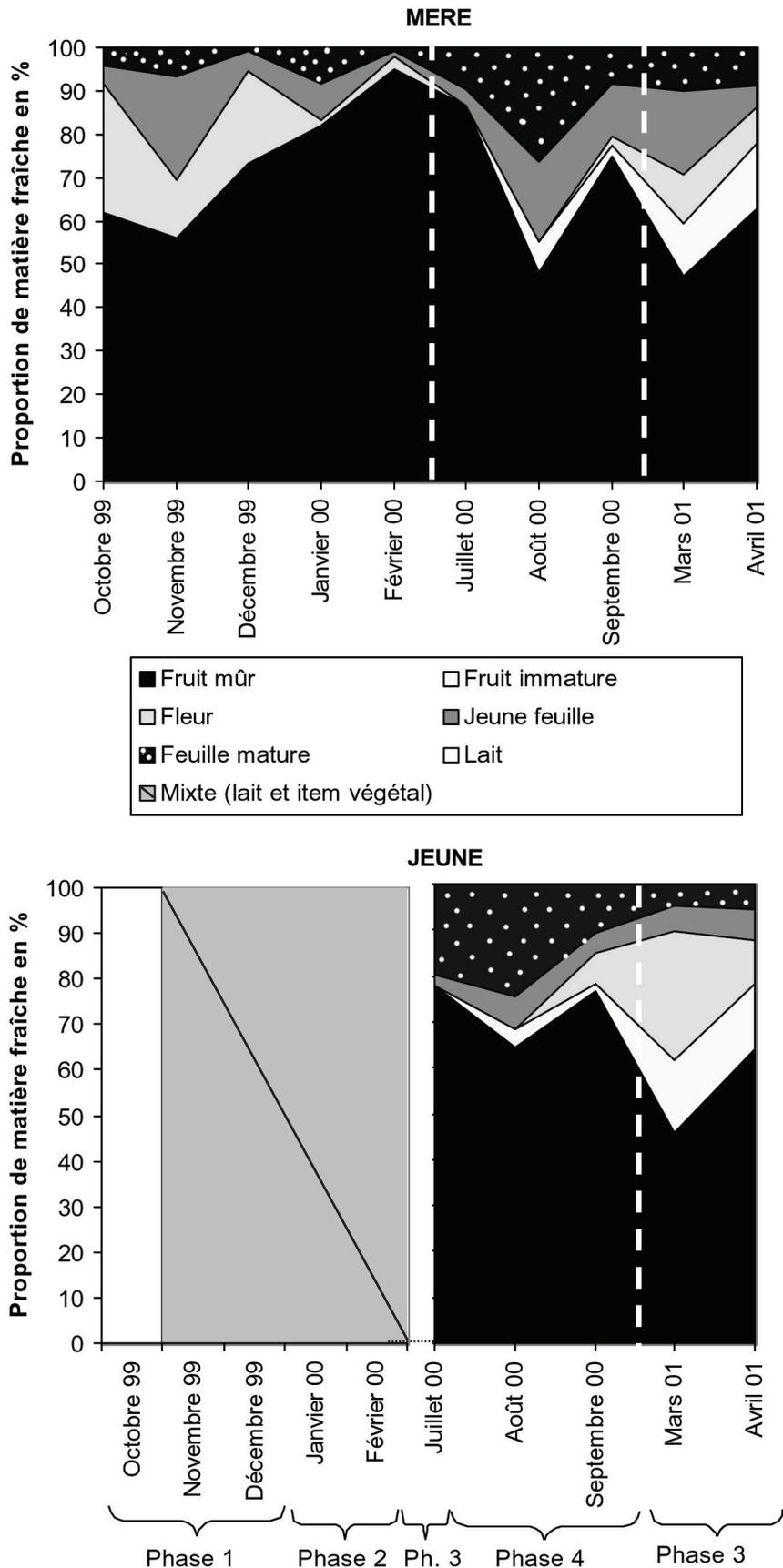
Les fleurs sont surtout exploitées par les mères en fin de saison sèche et en début de saison des pluies (moyenne octobre-novembre-décembre : 21,4%). Elles restent consommées en plus faible proportion jusqu'à la fin de cette dernière. La différence des proportions ingérées de fleurs entre la fin de la saison sèche et le début de la saison des pluies et la fin de la saison des pluies est statistiquement significative ($t_{2,3}=3,809$; $p<0,0063$) malgré une hausse de leur consommation en mars et avril (moyenne : 10%). Chez les jeunes, deux pics distincts de consommation sont observés pour les fleurs, le premier pendant le mois intermédiaire de la phase 1 (décembre : 8,3%) et le second pendant la phase 3 (mars : 28,1%, avril : 9,6%). La différence entre les proportions des deux phases n'est pas statistiquement significative ($t_{1,1}=-2,053$; $p<0,0882$). Des fleurs sont aussi mangées en septembre par les jeunes (6,9%) et les mères (1,8%). Les quantités florales moyennes ingérées sur 10 mois représentent respectivement 6,6% et 9% des quantités de matière fraîche consommées.

Les jeunes feuilles sont mangées toute l'année par les membres de la dyade maternelle. Leur consommation n'est pas marquée saisonnièrement (Mère : $t_{5,3}=0,147$; $p<0,443$; Jeune : $t_{4,2}=0,214$; $p<0,419$).

Les proportions de feuilles matures ingérées par les mères, entre les périodes “avril-septembre” et “octobre-mars”, et par les jeunes, entre la saison des pluies et la saison

sèche, sont significativement différentes (Mère : $t_{5,3} = -2,325$; $p < 0,0243$; Jeune : $t_{4,2} = -4,837$; $p < 0,0014$). Mais, c'est en milieu de saison sèche que les membres de la dyade maternelle en consomment le plus.

Figure n° 14 : Régimes alimentaires solides et mensuels des membres de la dyade maternelle



3.3.2. Les parties consommées par espèce et par phase

Les parties consommées par les membres de la dyade maternelle rapportées aux espèces végétales sont détaillées par phase dans les tableaux suivants (hors allaitement). Pour la phase 1, le régime alimentaire des mères est réduit au seul mois de décembre pour être comparable à celui de son jeune. Celui des deux autres mois est détaillé en annexe (Annexe n°7).

Tableau n° 8 : Régimes alimentaires solides des mères et des jeunes pendant la phase 1

Phase 1 (Decembre)	Parties consommées	Mère	Jeune
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	48,7	25,8
<i>Erhretia cymosa</i>	Fruit mûr	22,8	48,9
<i>Albizzia lebbeck</i>	Fleur	10,7	0,0
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	10,5	8,3
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	2,7	0,8
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	1,6	0,0
<i>Lantana camara</i>	Fruit mûr	1,2	7,2
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Feuille mature	0,5	0,0
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	0,5	0,5
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	0,3	0,0
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	0,3	0,4
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0,1	0,3
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	0,1	2,3
<i>Salacia leptoclada</i>	Fruit mûr	0,1	0,0
<i>Grewia sp.</i>	Fruit mûr	0,1	0,0
<i>Annona squamosa</i>	Jeune feuille	0,0	0,5
<i>Broussonetia greveana</i>	Jeune feuille	0,0	4,3
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	0,0	0,9

Tableau n° 9 : Régimes alimentaires solides des mères et des jeunes pendant la phase 2

Phase 2	Parties consommées	Mère	Jeune
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	37,4	33,0
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	21,3	10,0
<i>Cordia myxa</i>	Fruit mûr	15,2	26,6
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	9,3	6,6
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	4,2	2,8
<i>Grewia sp.</i>	Fruit mûr	2,7	7,3
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	2,4	1,0
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	1,6	0,1
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	1,3	0,5
<i>Lantana camara</i>	Fleur	1,2	0,0
<i>Salacia leptoclada</i>	Fruit mûr	0,8	4,3
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	0,7	0,0
<i>Mimusops comorensis</i>	Pétiole	0,7	1,1
<i>Annona squamosa</i>	Fruit mûr	0,6	0,0
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0,4	0,1
<i>Lantana camara</i>	Fruit mûr	0,3	0,0
<i>Erythroxylum lanceum</i>	Fruit mûr	0,1	2,5
<i>Ficus Cf. reflexa</i>	Fruit mûr	0,0	1,6
<i>Broussonetia greveana</i>	Fruit mûr	0,0	0,8
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	0,0	1,3
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Feuille mature	0,0	0,4
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	0,0	0,1
<i>Annona squamosa</i>	Jeune feuille	0,0	0,1

Tableau n° 10 : Régimes alimentaires solides des mères et des jeunes pendant la phase 3

Phase 3	Parties consommées	Mère	Jeune
<i>Annona squamosa</i>	Fruit mûr	20,3	18,2
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	18,8	20,7
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit immature	14,3	15,0
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	8,1	3,0
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	6,8	1,5
<i>Grewia sp</i>	Fruit mûr	6,6	4,3
<i>Cordia myxa</i>	Fruit mûr	4,7	7,7
<i>Adansonia digitata</i>	Fleur	4,3	0,0
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	3,4	1,8
<i>Albizzia lebeck</i>	Fleur	2,5	14,6
<i>Lantana camara</i>	Fruit mûr	2,4	1,7
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	2,2	0,0
<i>Lantana camara</i>	Fleur	1,8	4,6
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	1,4	0,7
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	0,8	0,3
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	0,7	0,0
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	0,7	1,8
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0,2	1,4
<i>Mimusops comorensis</i>	Pétiole	0,1	0,0
<i>Broussonetia greveana</i>	Jeune feuille	0,0	1,5
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	0,0	0,7
<i>Annona squamosa</i>	Feuille mature	0,0	0,2
<i>Broussonetia greveana</i>	Fruit mûr	0,0	0,2
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Feuille mature	0,0	0,1

Tableau n° 11 : Régimes alimentaires solides des mères et des jeunes pendant la phase 4

Phase 4	Parties consommées	Mère	Jeune
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	47,3	58,5
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	22,1	14,1
<i>Annona squamosa</i>	Jeune feuille	8,9	3,0
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	6,1	9,2
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	4,2	2,3
<i>Mangifera indica</i>	Fruit immature	3,0	1,7
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	2,6	5,6
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	1,7	0,1
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	1,6	0,6
<i>Albizzia lebeck</i>	Fleur	0,8	2,3
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	0,6	0,1
<i>Annona squamosa</i>	Feuille mature	0,4	0,2
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	0,4	0,0
<i>Terminalia catappa</i>	Fruit mûr	0,4	0,2
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	0,0	0,8
<i>Ficus Cf. reflexa</i>	Feuille mature	0,0	0,4
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	0,0	0,3
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	0,0	0,3
<i>Pyrostria anjouanensis</i>	Fruit immature	0,0	0,2
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Feuille mature	0,0	0,0

La plupart des espèces végétales exploitées comme les parties qui en sont consommées se retrouvent d'une phase sur l'autre et certaines d'entre elles en proportion importante (pour les arbres et les arbustes : *Tamarindus indica*, *Mangifera indica*,

Mimusops comorensis et *Annona squamosa* ; pour les lianes *Ancylobotrys petersiana*). Quelques-unes peuvent représenter plus de la moitié des régimes alimentaires de la mère et de son jeune. Elles sont aussi structurantes des formations végétales qui abritent les deux groupes de lémuriens.

Les régimes alimentaires solides des mères et des jeunes n'étant pas statistiquement homogènes en mars et avril (Phase 3), ils sont détaillés par dyade ci-dessous (Tableau n°12 et n°13).

Tableau n°12 : Régimes alimentaires solides de la dyade maternelle Mama/Houbou pendant la phase 3

Phase 3	Parties consommées	Mama	Houbou
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit immature	24,9	14,8
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	13,7	3,1
<i>Grewia sp</i>	Fruit mûr	13,5	8,7
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	12,5	6,0
<i>Cordia myxa</i>	Fruit mûr	9,6	16,0
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	5,9	2,8
<i>Albizia lebbeck</i>	Fleur	5,0	30,3
<i>Lantana camara</i>	Fruit mûr	4,9	3,5
<i>Lantana camara</i>	Fleur	3,7	7,6
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	1,7	0,7
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	1,5	1,3
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	1,4	0,0
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	0,9	0,2
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	0,6	0,7
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0,1	0,0
<i>Mimusops comorensis</i>	Pétiole	0,1	0,0
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	0,0	1,0
<i>Broussonetia greveana</i>	Fruit mûr	0,0	0,3
<i>Broussonetia greveana</i>	Jeune feuille	0,0	3,1

Tableau n°13 : Régimes alimentaires solides de la dyade maternelle Bwény/Mitru pendant la phase 3

Phase 3	Parties consommées	Bwény	Mitru
<i>Annona squamosa</i>	Fruit mûr	39,9	35,1
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	35,5	38,7
<i>Adansonia digitata</i>	Fleur	8,5	0,0
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	4,3	0,0
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit immature	4,1	15,2
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	3,8	0,3
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	1,8	1,1
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	1,1	0,9
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	0,7	2,8
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0,3	2,8
<i>Lantana camara</i>	Fleur	0,0	1,8
<i>Annona squamosa</i>	Feuille mature	0,0	0,5
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	0,0	0,4
<i>Grewia sp</i>	Fruit mûr	0,0	0,3
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Feuille mature	0,0	0,2

Les régimes alimentaires des deux dyades sont effectivement différents. Certaines espèces consommées sont particulières à l'un ou à l'autre, le nombre de parties mangées n'est pas identique et les quantités ingérées des espèces communes varient.

3.3.3. La diversité des régimes alimentaires solides

Le nombre total par phase et par saison de parties consommées toutes espèces confondues par la mère et son jeune est relativement important. Cependant, il en suffit de 3 à 8 pour représenter 80% de leur régime alimentaire solide respectif (Figure n°15 à n°18).

En saison des pluies, le nombre de parties consommées toutes espèces confondues est au moins deux fois plus important qu'en saison sèche, quel que soit le membre de la dyade maternelle considéré.

Entre les phases, il varie. Le nombre de parties consommées par les mères et les jeunes en phase 1 est équivalent à celui de phase 4 (saison des pluies) mais le nombre de mois comparés n'est pas égal. Toutefois, la comparaison reste valable car, lorsque l'ensemble des mois de la phase 1 pour les mères sont pris en compte, seulement 4 parties suffisent à totaliser 80% de leur régime alimentaire solide. Ainsi, le nombre de parties ingérées en phase 1 et en phase 2 par les mères est identique tandis que pour les jeunes, il augmente de plus de moitié. Mais, c'est pendant la phase 3, que ce nombre est le plus important pour la mère comme pour le jeune. Cette différence observée entre la phase 3 et les deux phases précédentes s'explique par la proportion moins importante de fruits mûrs consommés et l'entrée dans les régimes alimentaires solides de nouvelles sources de nourriture (Fruits immatures et fleurs).

Les données concernant les régimes alimentaires de la phase 3 n'étant pas statistiquement homogènes, le détail concernant leur diversité est présenté dans le tableau des indices de diversité ci-dessous (Tableau n°14).

Figure n° 15 : Fréquence cumulée croissante du nombre moyen de parties consommées par les mères pendant les phases 1,2, 3 et 4

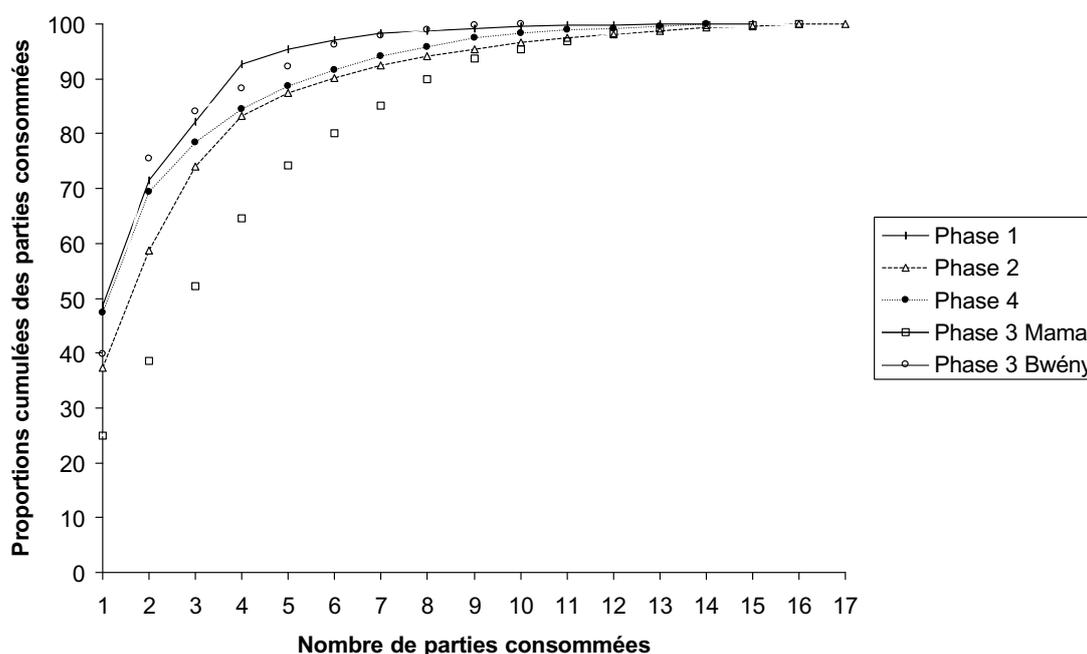


Figure n°16 : Fréquence cumulée croissante du nombre moyen de parties consommées par les mères pendant la saison des pluies et la saison sèche

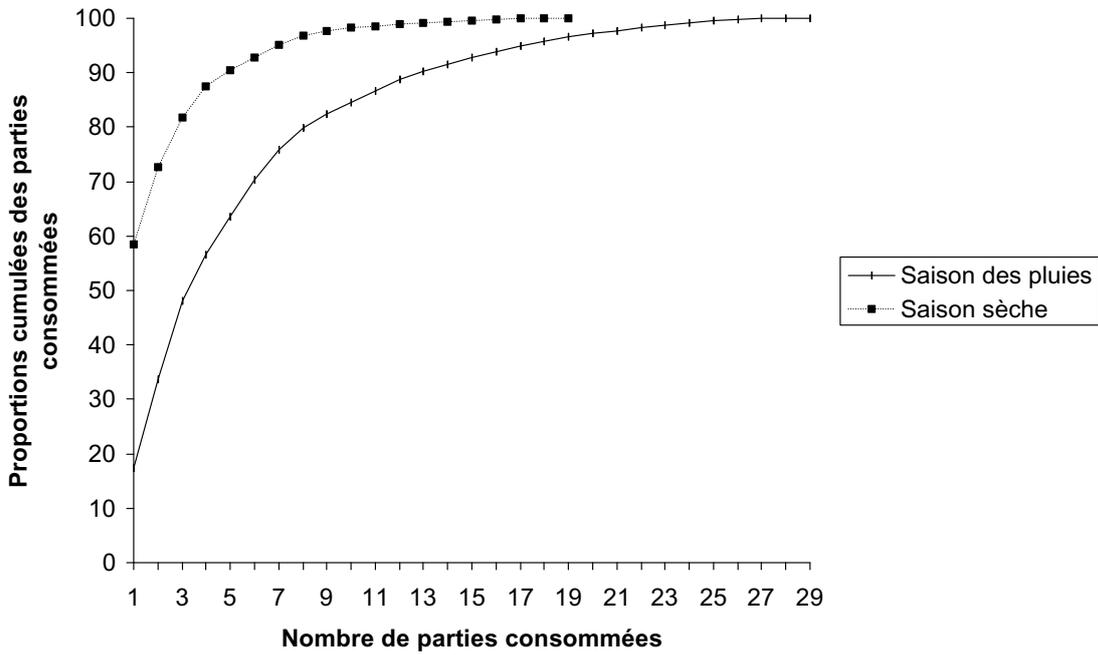


Figure n° 17 : Fréquence cumulée croissante du nombre moyen de parties consommées par les jeunes pendant les phases 1,2, 3 et la phase 4

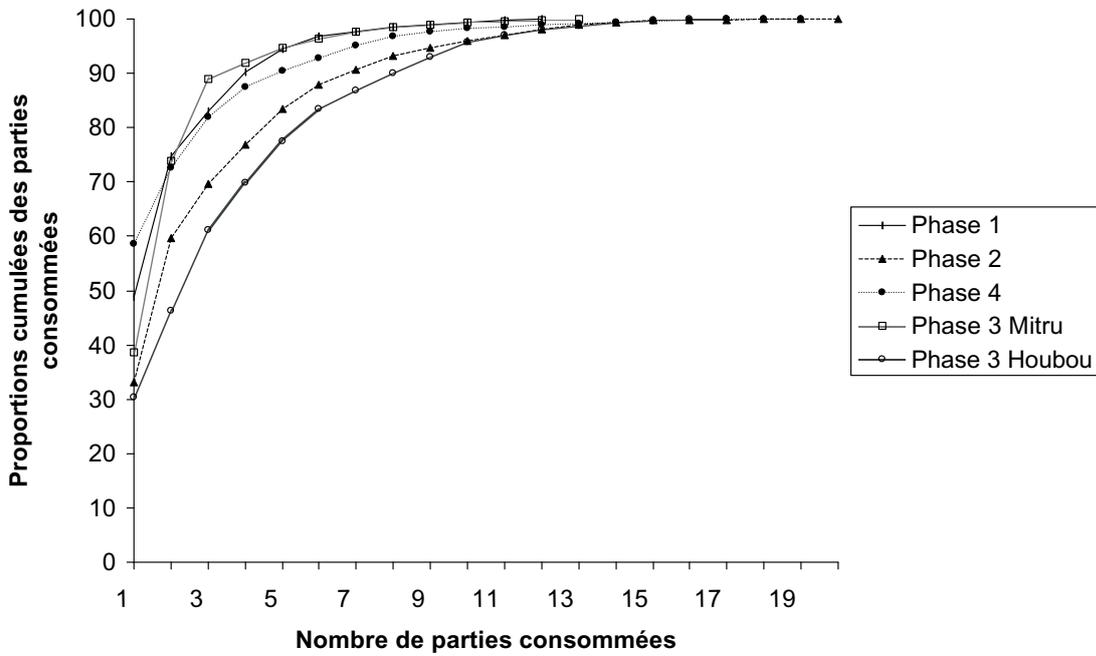
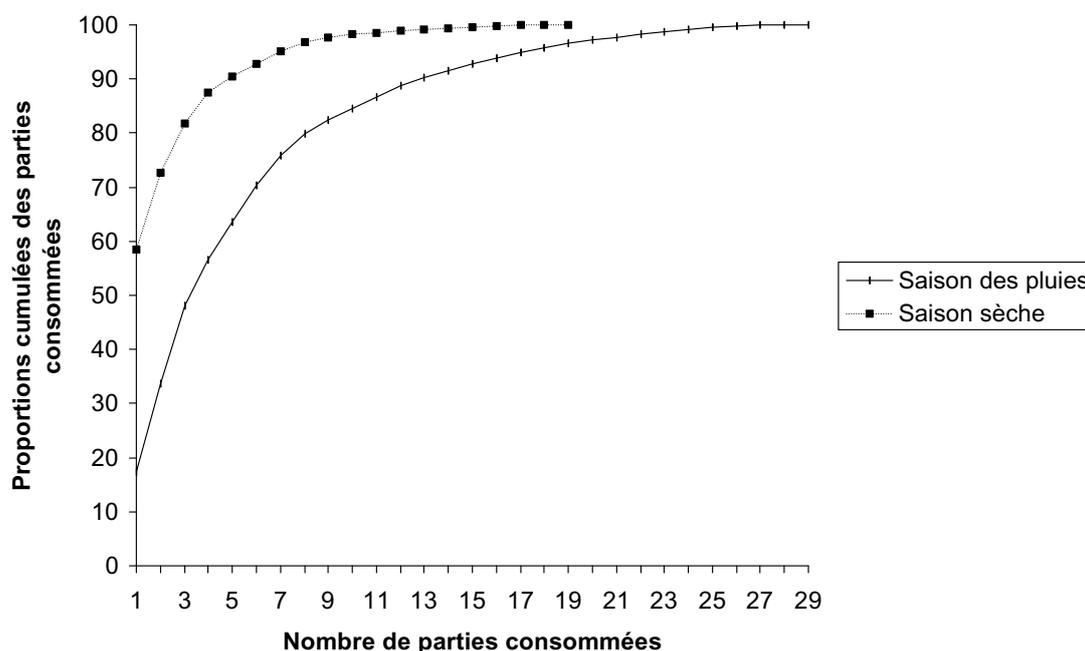


Figure n° 18 : Fréquence cumulée croissante du nombre moyen de parties consommées par les jeunes pendant la saison des pluies et la saison sèche



Le calcul des indices de diversité de Simpson confirme la faible diversité des régimes alimentaires solides des mères et des jeunes en saison sèche par rapport à la saison des pluies et celle des phases 1,2 et 4 par rapport à celle de la phase 3 (Tableau n°14).

Les données se rapportant aux dyades Mama/Houbou et Bwény/Mitru ne sont pas statistiquement homogènes en mars et avril 2001 (Phase 3). Elles sont donc détaillées dans le tableau suivant.

Tableau n° 14 : Les indices de diversité des régimes alimentaires solides des parties consommées par espèce végétale des mères et de leur jeune selon les saisons et les phases

Période	Mère	Jeune	Mama	Bwény	Houbou ⁽¹⁾	Mitru ⁽¹⁾
Saison des pluies	5,79	9,88	*	*	*	*
Saison sèche	3,46	2,65	*	*	*	*
Phase 1 (décembre)	3,2	3,12	*	*	*	*
Phase 2	4,53	4,91	*	*	*	*
Phase 3	8,33	7,56	7,44	3,35	6,22	3,35
Phase 4	3,46	2,65	*	*	*	*

*Les données recueillies sont statistiquement homogènes. Cf. colonne «Mère» et «Jeune»
 (1) Houbou et Mitru sont respectivement les jeunes des femelles Mama et Bwény

Pour la phase 3, les indices de diversité des membres respectifs de chacune des dyades maternelles sont comparables entre eux. Par contre, ils sont presque divisés par deux lorsque les mères puis les jeunes sont comparés.

Il apparaît aussi que l'indice de diversité du régime alimentaire solide des jeunes en saison des pluies est plus grand que celui des mères. Cette différence est produite par un meilleur «étalement» des proportions de consommation des différentes parties. Cette tendance s'inverse pendant la saison sèche, où les régimes sont moins variés et celui des jeunes l'est légèrement moins que celui des mères.

Par ailleurs, les jeunes ingèrent mensuellement de nombreuses parties qui ne sont pas mangées par la mère (Tableau n°15). Elles sont consommées, en général, en faible quantité (elles font peu varier les indices de diversité). Ces consommations ont lieu sur l'ensemble des mois de l'étude.

Tableau n°15 : Nombre de parties consommées par les membres de la dyade maternelle ou exclusivement par le jeune et la mère

	Déc.	Janv.	Fev.	Mars B/M ⁽¹⁾	Mars M/H ⁽²⁾	Avril B/M ⁽¹⁾	Avril M/H ⁽²⁾	Juill.	Août	Sept
Nbr. de parties mangées par la dyade	9	9	10	2	7	8	10	6	8	8
Nbr. de parties mangées par les jeunes	3	3	7	2	3	2	3	5	4	2
Nbr. de parties mangées par les mères	5	2	2	5	1	2	0	1	0	2

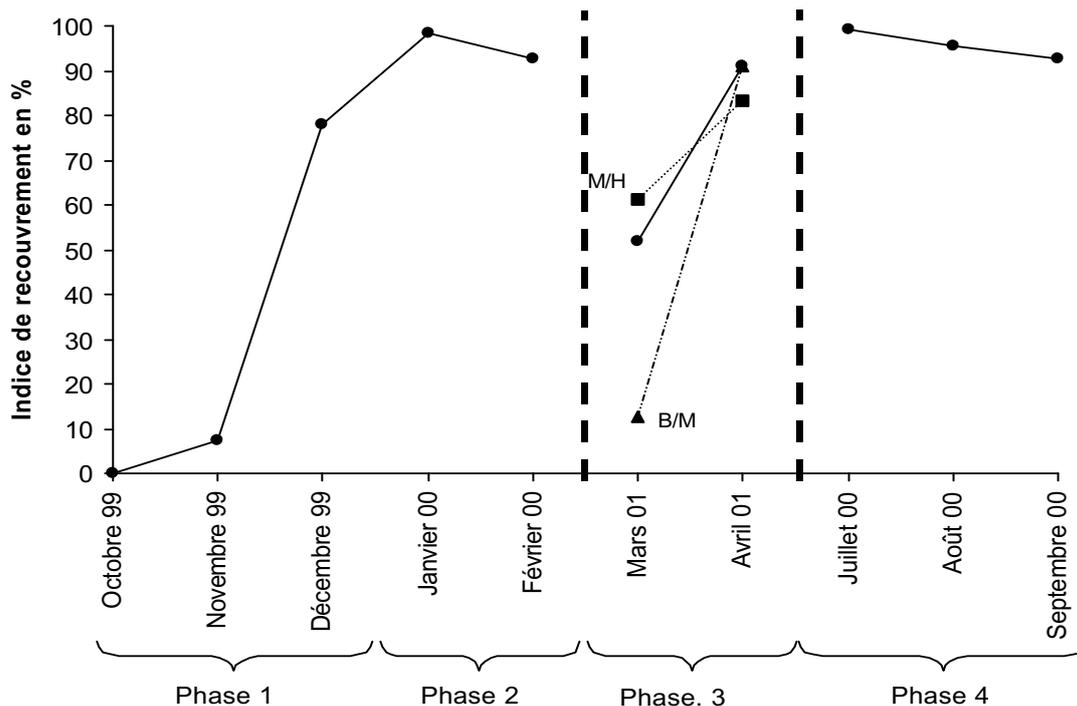
(1) dyade «Bwény / Mitru». (2) dyade «Mama / Houbou»

Mais, c'est en fin de phase 2 et au cours des deux premiers mois de la phase 4, que le jeune mange le plus grand nombre de parties qui ne sont pas au menu de sa mère. En proportion, de décembre à août, les parties consommées uniquement par le jeune représentent au moins un tiers de celles qui sont communes aux régimes alimentaires des membres de la dyade maternelle. En septembre, le dernier mois de la phase 4, elles en représentent seulement un quart. Une seule espèce végétale est mangée uniquement par les jeunes sur les 10 mois : *Pyrostria anjouanensis* (Fruit mûr).

3.3.4. Le recouvrement des régimes alimentaires solides

Les régimes alimentaires solides, exprimés en fonction des proportions des parties consommées, des mères et de leur jeune se recouvrent rapidement (Figure n°19).

Figure n° 19 : Variation mensuelle de l'indice de recouvrement moyen des régimes alimentaires solides des membres de la dyade maternelle



M/H : dyade maternelle Mama / Houbou. B/M : dyade maternelle Bwény / Mitru

Dès la fin de la phase 1 (décembre), l'indice de recouvrement de leur régime alimentaire solide est élevé. Ensuite, il augmente encore et atteint une moyenne de 95,7% pendant la phase 4. Comparés aux trois phases suivantes, les indices de recouvrement de la phase 1 sont statistiquement différents ($t_{2,7}=-4,443$; $p<0,0008$).

En phase 3, les données recueillies ne sont pas homogènes. La valeur de l'indice de recouvrement de l'une des dyades est très bas. Le détail par dyade est reporté sur la figure n°19. Ainsi, lorsque les valeurs moins importantes constatées en février et mars de l'indice de recouvrement des régimes alimentaires solides des membres des dyades maternelles sont comparées à celles du mois de janvier, d'avril et des 3 mois de la phase 4, la différence est statistiquement significative (Mama/Houbou : $t_{4,1}=3,325$; $p<0,0104$; Bwény/Mitru : $t_{4,1}=2,572$; $p<0,025$). Il y a en février et en mars un affaiblissement de l'indice de recouvrement des régimes alimentaires solides.

3.3.5. Les autres catégories de parties consommées

L'estimation des quantités de matière fraîche ingérée ne prend pas en compte toutes les catégories de parties consommées réellement ingérée par les membres de la dyade maternelle. Aux catégories " Fruit mûr ", " Fruit immature ", " Fleur ", " Jeune feuille " et " Feuille mature ", il faut ajouter les catégories : " Litière ", " Terre des déblais des terriers des crabes de mangrove ", " Bois/Ecorce ", " Champignons ", " Arachnides/ Insecte " et " Eau ". Ces catégories (hormis l'eau) n'ont pas été pris en compte car souvent les parties qui les composent sont simplement léchées ou mâchonnées sans réelle ingestion de bouchée consistante ou bien l'enregistrement de données est unique («Arachnides/Insectes»). Pour la catégorie «Champignon», la mauvaise visibilité à rendu impossible tout comptage.

Cependant, les mères et les jeunes consacrent respectivement en moyenne à leur consommation 4,4% et 3,7% des temps alloués à l'alimentation. Les temps que passent les mères à leur exploitation est de 1,1% pour la catégorie «Litière», 1,3% pour la catégorie «Bois/Ecorce», 1,5% pour la catégorie «Eau» et 0,4% pour la catégorie «Terre des déblais...». Ces temps sont inférieurs à 1% chez les jeunes pour ces catégories, excepté pour ceux consacrés à la catégorie «Eau» (2%).

En fait, ces catégories sont exploitées en saison sèche (Phase 4) par les membres de la dyade maternelle, à l'exception de la géophagie du mois de février des mères (2,5%). Les temps qui y sont alloués varient d'un mois sur l'autre. Par exemple, les mères consacrent 11,5% de leur temps d'alimentation à s'abreuver en juillet (2% en août), 10,4% à consommer la catégorie " Bois/Ecorce " en août et 8,5% en septembre à manger de la terre. La catégorie " Champignons " est uniquement ingérée en septembre (1,3%). Les temps alloués par les jeunes à boire représentent 7,7% des temps de l'activité alimentation en juillet (Août : 3,4% et septembre : 2,7%). Ceux des catégories " Bois/Ecorce " et " Litière " s'élèvent respectivement à 4,4% en août et 4.9% en septembre.

En forêt sèche et en saison sèche, la prise d'eau est importante pour la survie des animaux. Les deux groupes la trouvent dans les fissures des troncs ou des branches des

espèces *Mangifera indica* et *Adansonia digitata*. Les individus du groupe «Tamarindus Band» lèchent aussi la rosée déposée sur les feuilles de *Mimusops comorensis* et *Hibiscus tiliaceus*. Ceux du groupe «Manga's Band» complètent leurs besoins en eau, le matin, en visitant un abreuvoir limitrophe de leur domaine vital.

3.3.6. Résumé

Les mères et leurs jeunes sont frugivore-folivores quelle que soit la saison considérée. Les fruits immatures complètent l'ingestion des fruits mûrs pendant la phase 3, période où ils sont présents en moins grande quantité. Les jeunes feuilles (consommées tout au long de l'année) et les feuilles matures (ingérées en plus grande quantité en saison sèche) complètent ce régime. La consommation de fleurs est, elle aussi, saisonnière et non négligeable à certaines périodes de l'année. Les mères en consomment en début et fin de saison des pluies, tandis que les jeunes en ingèrent principalement en fin de saison des pluies.

Un petit nombre de parties consommées (toutes espèces végétales confondues) explique plus de 80% des régimes alimentaires solides des membres de la dyade maternelle par rapport au nombre total ingéré. Il est, en saison sèche, environ deux fois moins important qu'en saison des pluies.

De même, le répertoire alimentaire des jeunes pendant leur 7 premiers mois de vie est plus diversifié que celui de leur mère. Ils ingèrent en proportions plus équitables les différentes parties qui composent leur régime alimentaire solide alors qu'elles concentrent d'avantage leur consommation sur certaines d'entre elles. En saison sèche, ce rapport s'inverse. L'indice de diversité du régime alimentaire solide des mères est alors légèrement supérieur à celui des jeunes. Entre les deux saisons la diversité des régimes alimentaires solides des deux individus est divisée par plus de deux.

Mais surtout, pendant leur première année de vie, les jeunes ingèrent mensuellement des parties qui ne sont pas au menu du régime alimentaire de leur mère. C'est en fin de phase 2 et pendant les 2 premiers mois de la phase 4 qu'ils en mangent le plus grand nombre. Ainsi, au-delà du rapide recouvrement constaté des régimes alimentaires solides des membres de la dyade maternelle, les jeunes diversifient individuellement leur propre régime pendant les 4 phases de leur développement.

Par ailleurs, dès la fin de la phase 1, les régimes alimentaires des membres de la dyade maternelle se recouvrent fortement et s'uniformisent dès le mois de décembre, En février et mars, un affaiblissement des indices de recouvrement est enregistré. C'est la seule «régression» existante concernant le développement des comportements alimentaires du jeune. Elle est observée pour les deux dyades.

D'autres catégories de parties consommées sont ingérées en saison sèche. La consommation de litière et de terre en représentent les proportions les plus importantes. Les animaux complètent aussi leur besoin en eau en trouvant de nouvelles sources. Celle contenue dans leurs aliments ne suffit pas.

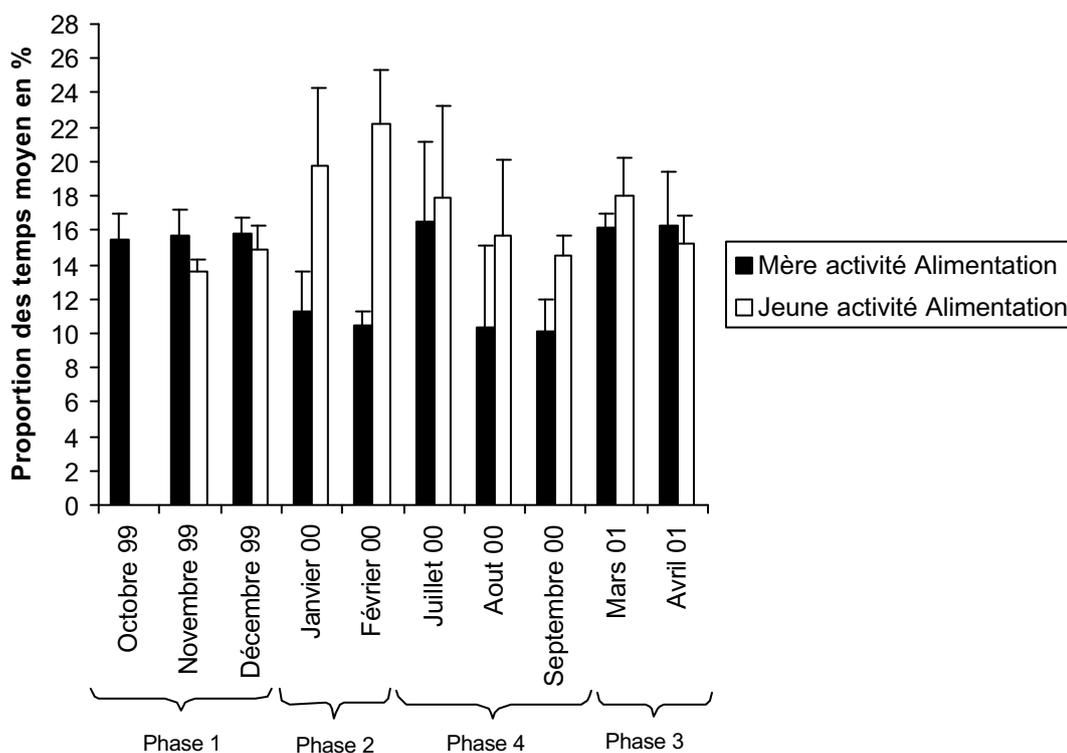
3.4. Le rôle de la mère et des autres membres du groupe

Les choix et les habitudes alimentaires (hors allaitement) du jeune sont influencés par la relation qu'il entretient avec sa mère et les autres individus de son groupe. Ces influences sont, ici, envisagées au travers de la variation du lien mère-jeune et de la socialisation du jeune auprès des autres individus lors de l'activité « Alimentation », en fonction des phases de son développement.

3.4.1. Les temps consacrés à l'activité « Alimentation »

Les mères allouent moins de temps (13,7% ; SEM \pm 0.88) que les jeunes à (16,8% ; SEM \pm 1.89) l'activité «Alimentation» (Figure n°20, $t_{7,7}=-2,921$; $p<0,0056$).

Figure n° 20 : Proportions des temps moyens consacrés à l'activité Alimentation par les membres de la dyade maternelle



L'écart est le plus marqué entre les mois des phases 2 et 4. Il n'y a pas de différence statistique significative entre les proportions de temps alloués par saison pour les membres de la dyade maternelle (Mère : $t_{5,3}=0,703$; $p<0,2509$; Jeune : $t_{4,2}=1,3$; $p<0,1206$).

3.4.2. Les rythmes journaliers de l'activité «Alimentation»

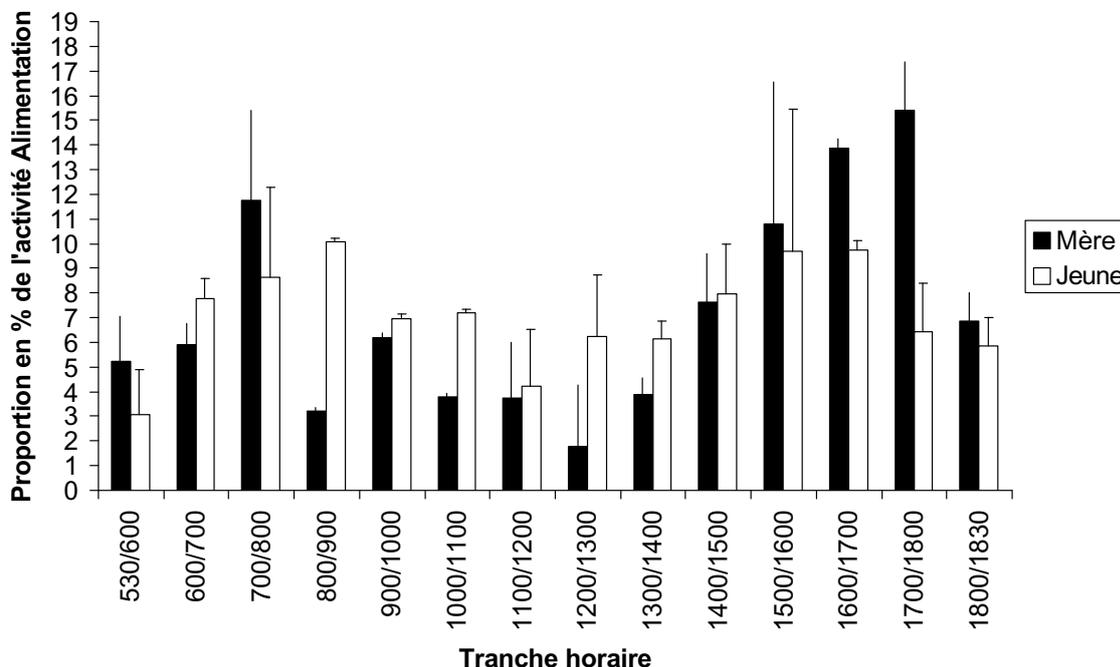
L'activité «Alimentation» correspond aux temps passés par le jeune et sa mère à consommer des aliments solides. Le régime lacté du jeune n'est pas pris en compte.

3.4.2.1. Phases 1 et 2

Les rythmes journaliers de l'activité «Alimentation» des phases 1 et 2 sont regroupés car ils sont comparables entre eux. De même, une comparaison phase par phase des rythmes alimentaires journaliers de la mère et de ceux de son jeune montrent qu'il n'y a pas de corrélation statistique dans les deux cas (Phase 1 : $p_{14}=0,09$; $t_{13}=0,344$; $p<0,3682$ / Phase 2 : $p_{14}=0,109$; $t_{13}=0,379$; $p<0,3556$).

Les mères ont tendances à s'alimenter en début de matinée et en fin d'après-midi (Figure n°21). Les rythmes journaliers de l'activité «Alimentation» des jeunes sont moins marqués pour ces deux périodes et légèrement décalés. De plus, le jeune continue à s'alimenter en milieu de journée. Ainsi, au cours des phases 1 et 2, les rythmes alimentaires journaliers moyens des mères et des jeunes ne sont pas statistiquement corrélés entre eux ($p_{14}=0,318$; $t_{13}=1,164$; $p<0,1334$).

Figure n°21 : Rythmes journaliers moyens de l'activité «Alimentation» des membres de la dyade maternelle pendant les phases 1 et 2



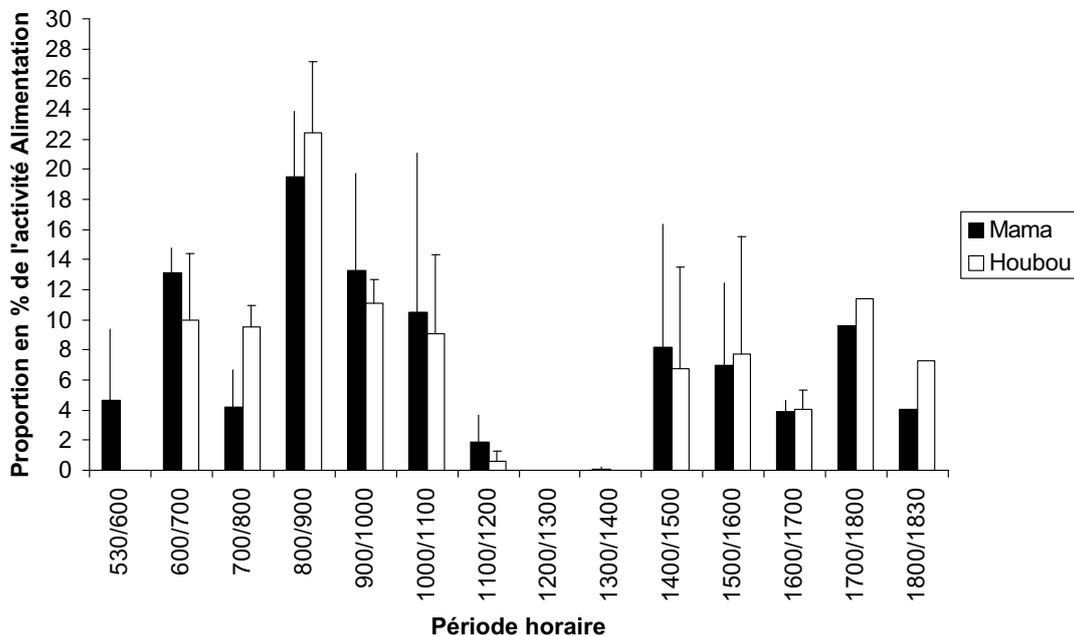
Par contre, les quantités de temps allouées par tranche horaire par chacun des membres de la dyade maternelle sont statistiquement proportionnelles ($t_{13,13}=1,575$; $p<0,0637$).

3.4.2.2. Phase 3

Comme les données concernant les rythmes d'activités journaliers de chacune des classes d'individus de la dyade maternelle pendant l'activité «Alimentation» de la phase 3 ne sont pas statistiquement homogènes, elles sont présentées par dyade.

La dyade «Mama/Houbou» : la dyade «Mama/Houbou» s'alimente essentiellement en début de matinée. L'après-midi, elle montre une activité alimentaire récurrente moins intense. Les proportions de temps qui y sont allouées sont moins importantes que celles du matin (Figure n°22).

Figure n° 22 : Rythmes journaliers moyens de l'activité «Alimentation» des membres de la dyade «Mama/Houbou» pendant la phase 3

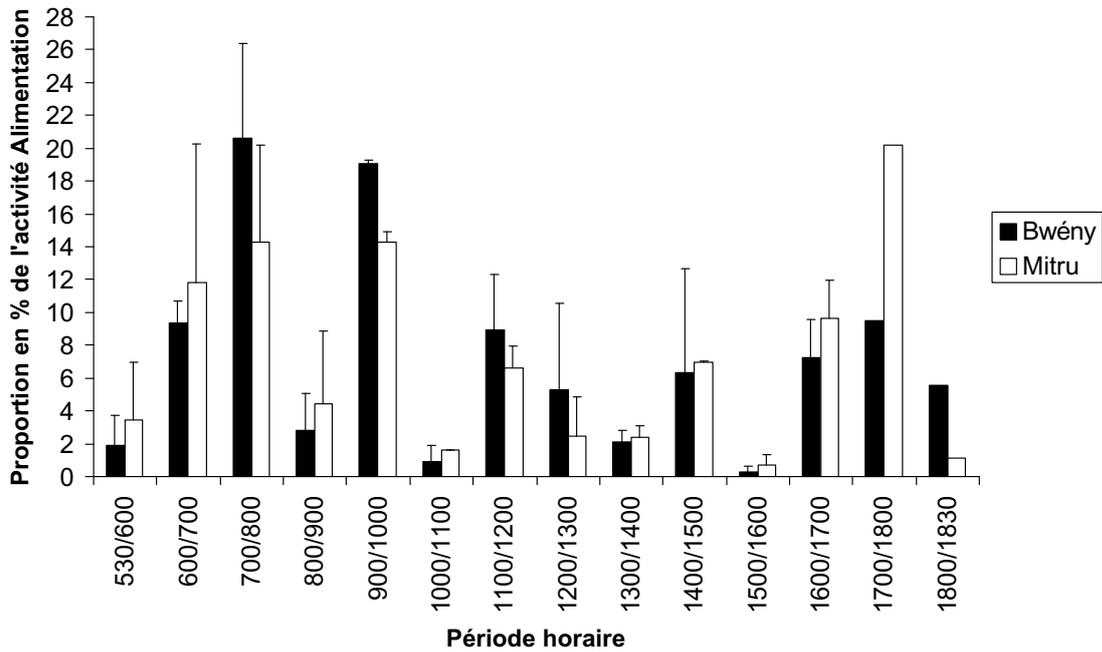


Les rythmes journaliers de l'activité «Alimentation» sont statistiquement corrélés entre les deux membres de la dyade maternelle au cours de cette phase ($\rho_{14}=0,929$; $t_{13}=8,742$; $p<0,0001$), comme les proportions de temps qu'ils y consacrent par tranche horaire ($t_{13}=0,54$; $p<0,297$).

La dyade «Bwény/Mitru» : les rythmes journaliers de l'activité «Alimentation» de la dyade «Bwény/Mitru» varient en une série de pics matinaux plus ou moins importants (Figure n°23). En milieu de journée, la mère et le jeune continuent de s'alimenter mais en y consacrant beaucoup moins de temps. En fin d'après-midi, l'activité «Alimentation» de la mère s'intensifie très légèrement tandis que celle de son jeune présente un pic. Malgré ces différences, les rythmes journaliers moyens de l'activité «Alimentation» sont statistiquement corrélés ($\rho_{14}=0,89$; $t_{13}=6,766$; $p<0,0001$).

Les proportions de temps que Bwény et Mitru consacrent à l'alimentation au cours de la journée sont aussi statistiquement comparables ($t_{13}=-0,668$; $p<0,255$).

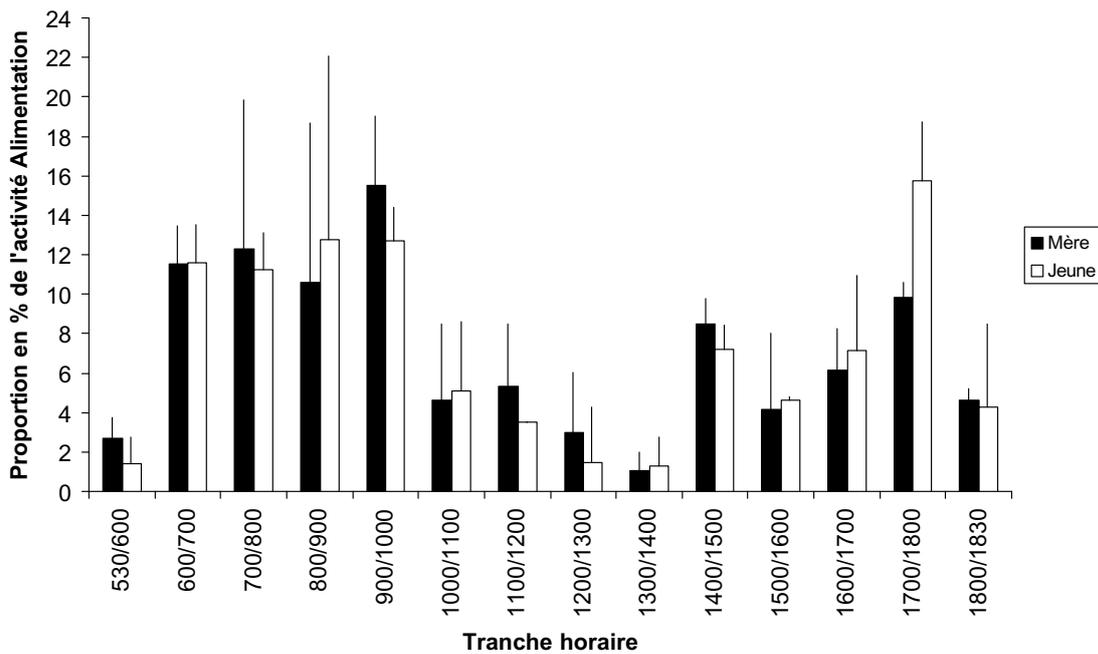
Figure n° 23 : Rythmes journaliers moyens de l'activité «Alimentation» des membres de la dyade «Bwény/Mitru» pendant la phase 3



3.4.2.3. Phase 4

Pendant la phase 4, les mères et les jeunes s'alimentent en début de matinée puis en fin d'après-midi (Figure n°24).

Figure n° 24 : Rythmes journaliers moyens de l'activité «Alimentation» des membres de la dyade pendant la phase 4



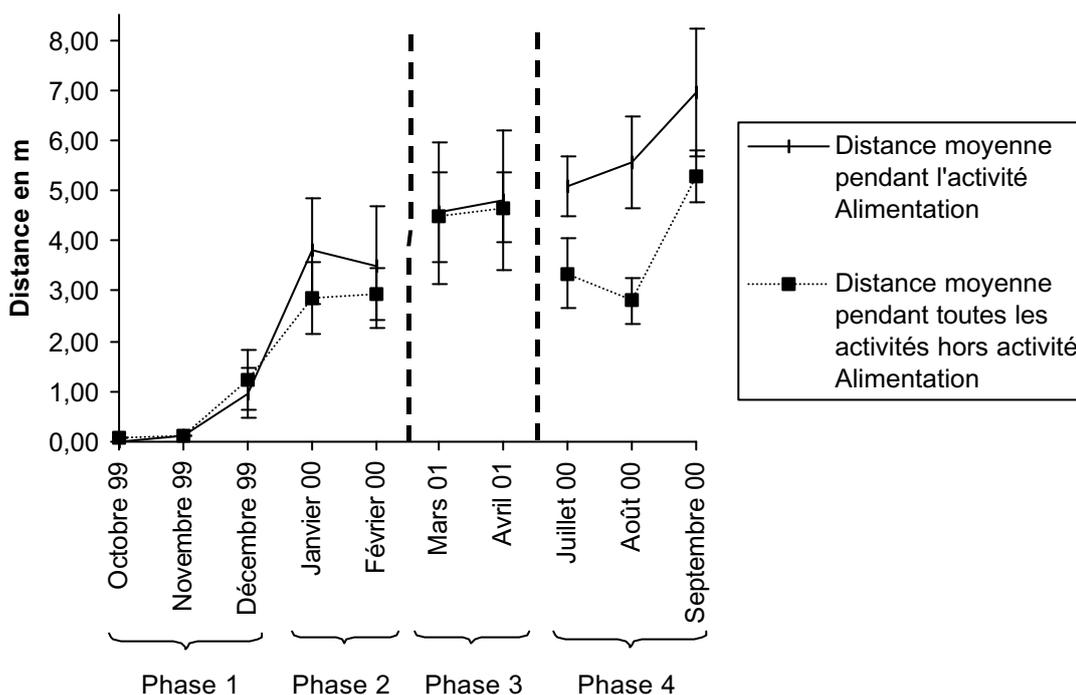
Leurs rythmes alimentaires journaliers sont statistiquement corrélés ($\rho_{14}=0,934$; $t_{13}=9,061$; $p<0,0001$). De même, les proportions de temps qu'ils allouent à cette activité par tranche horaire, sont statistiquement proportionnelles ($t_{13,13}=0,86$; $p<0,199$).

3.4.3 Distances et associations entre la mère et son jeune

3.4.3.1. Les distances de séparation mère-jeune

Pour l'ensemble des activités (alimentaires hors régime lacté du jeune et non alimentaires), les distances séparant le jeune de sa mère augmentent de son mois de naissance à son douzième mois de vie (Figure n°25). Pendant la phase 1, il s'éloigne peu d'elle. Dès la phase 2, par contre, les distances les séparant croissent rapidement. De la phase 3 à la phase 4, elles continuent de croître mais leur augmentation est plus lente. Ces variations sont statistiquement significatives (Phase 1 comparée aux phases 2,3 et 4 : $t_{6,2}=-6,95$; $p<0,0001$).

Figure n° 25 : Variation mensuelle des distances moyennes séparant la mère et son jeune pendant l'activité «Alimentation» par rapport à celles des autres activités

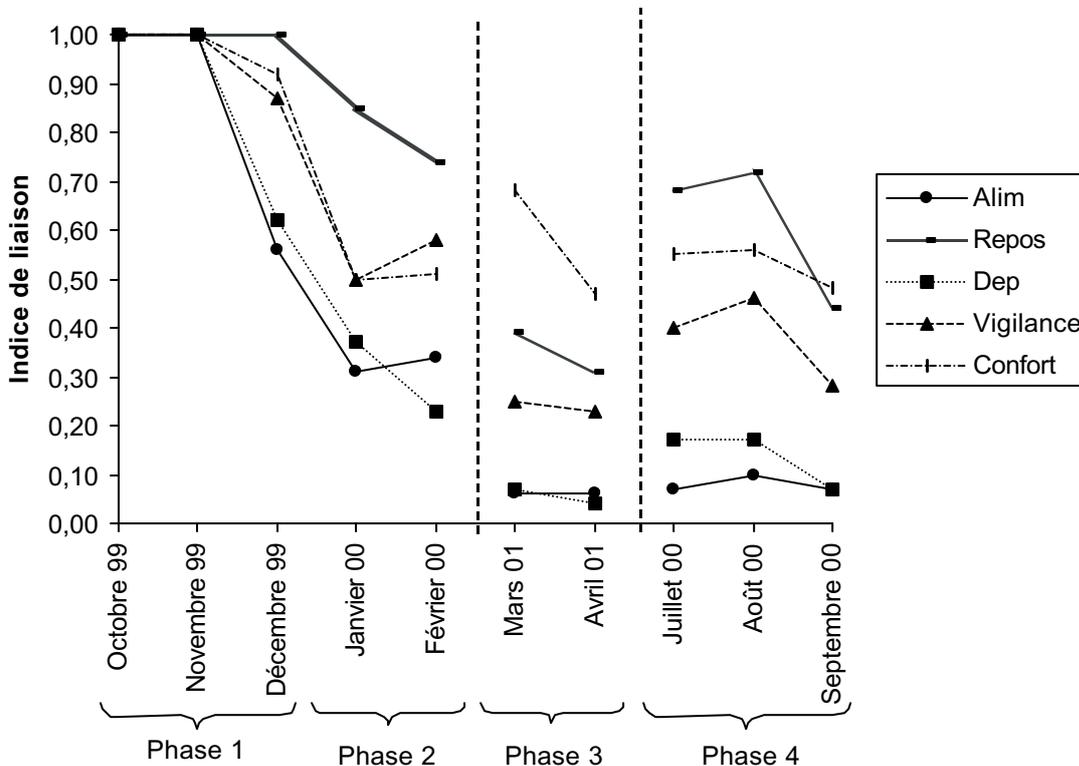


Ainsi, pendant l'activité «Alimentation», les distances de séparation augmentent dans les mêmes proportions que celles relevées pendant les autres activités ($t_{9,9}=0,907$; $p<0,1882$) sauf pendant la phase 4 ($t_{2,2}=2,69$; $p<0,0273$). En effet, au cours de cette phase, le jeune se rapproche de sa mère pendant les activités non alimentaires les 10^{ème} et 11^{ème} mois de sa vie. Le 12^{ème} mois, il s'en éloigne à nouveau.

3.4.3.2. La variation des indices d'association mère-jeune

Les indices d'association mère-jeune pendant l'activité «Alimentation» décroissent fortement entre la phase 1 et la phase 2 puis, plus lentement entre les phases 2 et 3 et les phases 3 et 4 (Figure n°26).

Figure n° 26 : Variations mensuelles des indices de liaison mère-jeune pendant les activités «Alimentation», «Repos», «Déplacement», «Vigilance» et «Auto-Toiletage»



A partir du mois de décembre (Phase 1), le jeune commence à se détacher de sa mère au cours des séquences alimentaires. Pendant la phase 2, il ne passe déjà plus que 28,4% de son temps à moins de 1 mètre de distance d'elle. En phase 2 et 3, c'est moins de 10% (7,3%). Les variations des indices d'association mère-jeune pendant l'activité alimentaire diffèrent statistiquement entre les phases 1 et 2 ($t_{2,1}=6,216$; $p<0,0042$) et les phases 2 et 3 ($t_{1,1}=10,239$; $p<0,0047$), à l'inverse de ceux des phases 3 et 4 ($t_{2,1}=-2,262$; $p<0,0544$).

Les indices d'association mère-jeune pendant les activités «Repos», «Déplacement», «Vigilance» et «Allo-Toiletage» et ceux de l'activité «Alimentation» varient aussi significativement entre eux ($H_{10,10,10,10}=10,791$; $p<0,0375$). Une analyse deux à deux montre que les variations mensuelles de ces indices sont statistiquement significatives entre les activités «Alimentation» et «Repos» ($t_{9,9}=-2,082$; $p<0,0259$) et ne le sont plus entre les activités «Alimentation» et les activités «Déplacement», «Vigilance» et «Allo-Toiletage» («Alimentation/Déplacement» : $t_{9,9}=-0,558$; $p<0,292$; «Alimentation/Vigilance» : $t_{9,9}=-0,552$; $p<0,294$; «Alimentation/Allo-Toiletage» : $t_{9,9}=-1,52$; $p<0,0729$). Les associations entre la mère et son jeune pendant l'activité alimentaire sont donc partiellement représentatives de celles intervenant au cours des autres activités.

Par ailleurs, pendant la phase 4 les associations entre la mère et le jeune pendant

les séquences de repos et de vigilance se renforcent. Les indices d'associations de la phase 3 comparées à ceux de la phase 4 sont statistiquement différents («Repos» : $t_{2,1} = -3,086$; $p < 0,0269$; «Vigilance» : $t_{2,1} = -3,647$; $p < 0,0178$). De même, en mars, l'indice d'association de l'activité «Allo-Toiletage» diffère statistiquement de ceux de la phase 2 et de celui du mois d'avril ($t_{2,0} = 8,385$; $p < 0,0069$).

Mais, si l'association entre la mère et son jeune se distend, le jeune passe aussi, pendant les séquences alimentaires, de plus en plus de temps en compagnie des autres individus de son groupe. En effet, il passe 4,3 fois plus de temps avec sa mère qu'avec les autres individus du groupe pendant les phases 1 et 2 alors que, pendant la phase 4, il passe 2,3 fois plus de temps avec les autres individus de son groupe qu'avec sa mère (Toutes les classes d'individus sont statistiquement comparables : $H_{8,8,8,8} = 0,086$; $p < 0,9574$).

3.4.4. initiation et simultanéité des comportements alimentaires

3.4.4.1. Les individus initiateurs

Les comportements d'alimentation auxquels participent le jeune sont majoritairement initiés par les individus qui sont plus âgés que lui, sa mère (Figure n°27), ou les mâles adultes et les subadultes de son groupe d'appartenance (Figure n°28).

Aucune variation saisonnière n'est observée dans les fréquences des initiations du comportement alimentaire de la mère ($t_{6,3} = -1,44$; $p < 0,0945$) qui les initie dans 82,9% des cas (SEM : $\pm 1,11$). De même, ce sont les autres individus (mâles, subadultes), lorsque les jeunes sont proches d'eux, qui débutent les séquences alimentaires dans 83,3% des cas (SEM : $\pm 2,79$). Les jeunes ont un comportement de «suiveur».

Figure n° 27 : Comparaison des proportions des initiations des séquences alimentaires entre le jeune et sa mère lorsque les deux se nourrissent simultanément

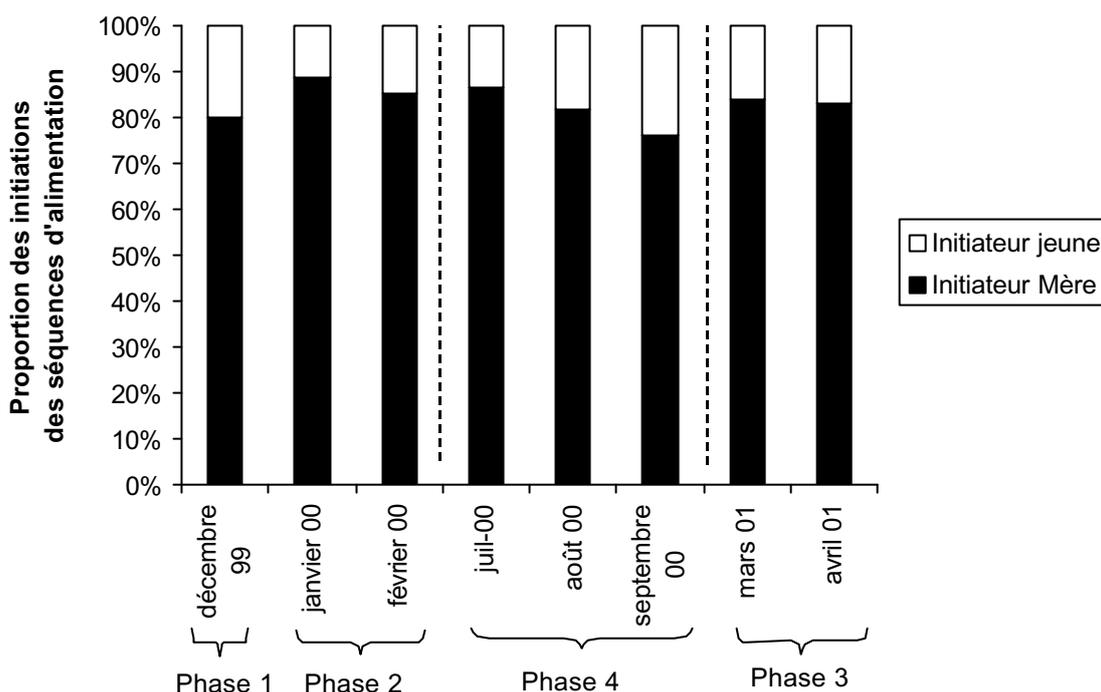
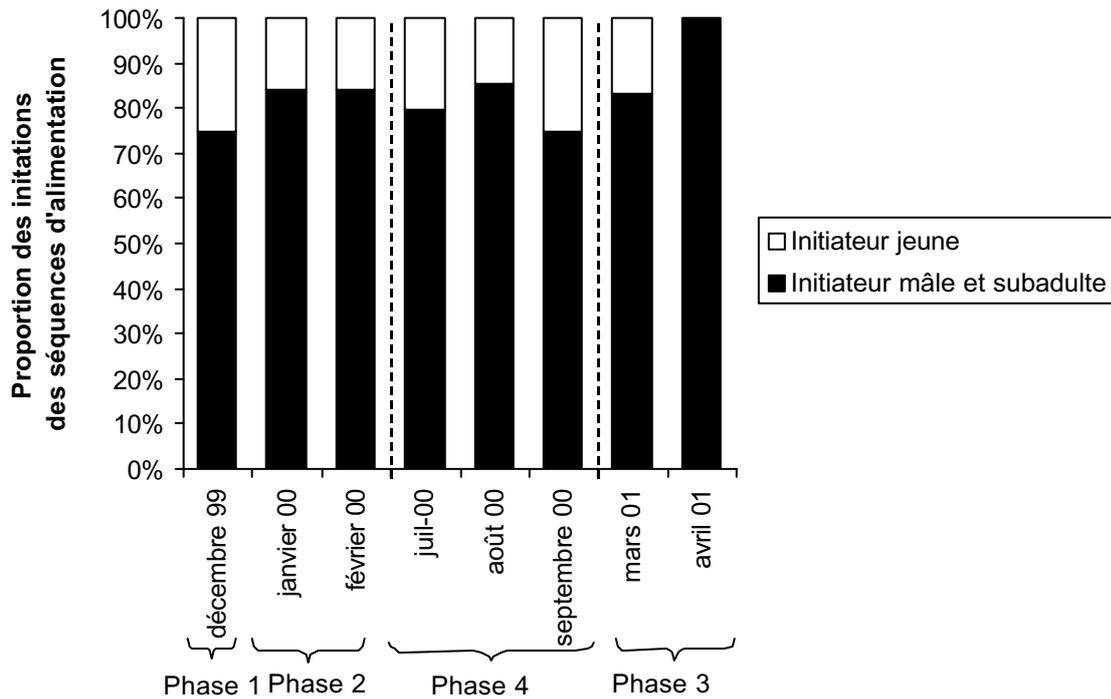


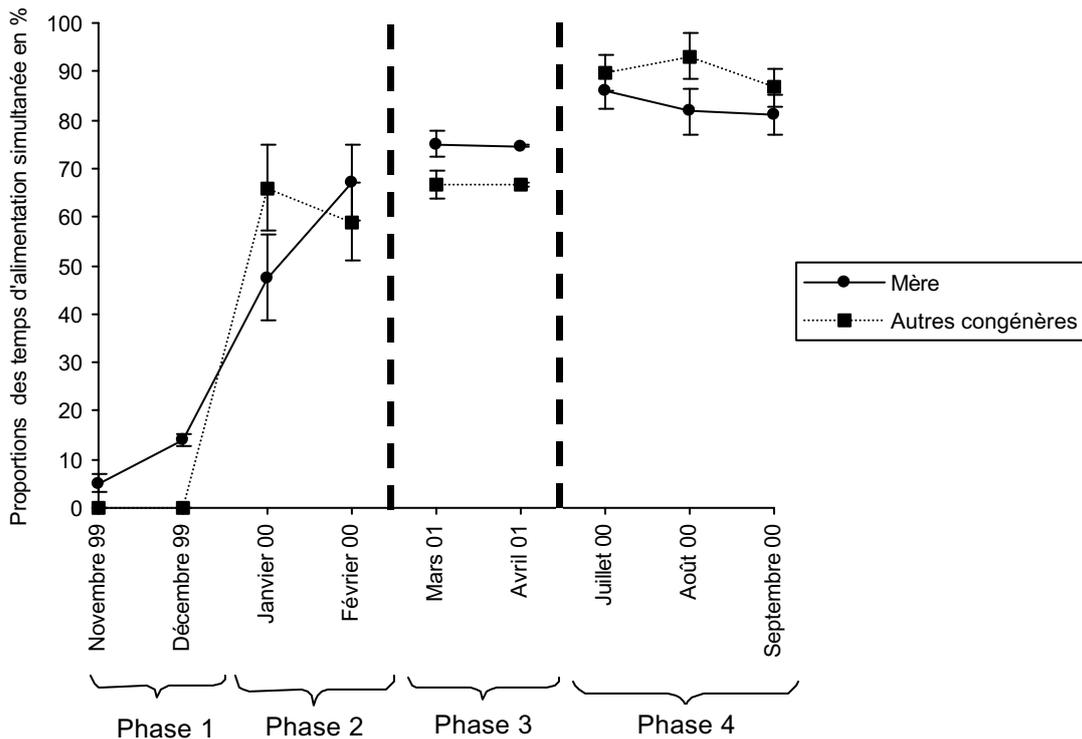
Figure n°28 : Comparaison des proportions des initiations des séquences alimentaires entre le jeune et les classes d'individus «Mâle» et «Subadulte» lorsque tous se nourrissent simultanément



3.4.4.2. La simultanéité des comportements alimentaires

La simultanéité de l'activité «Alimentation» entre le jeune et sa mère et le jeune et les autres individus du groupe augmentent de la phase 1 à la phase 4 (Figure n°29).

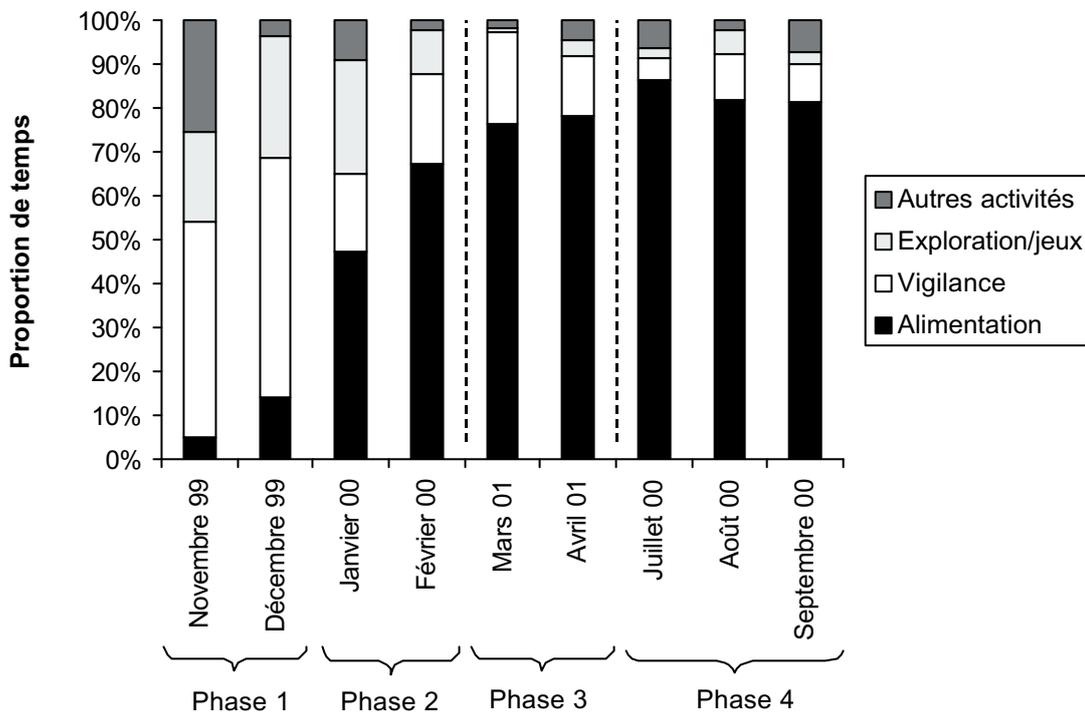
Figure n°29: Variation du temps passé à s'alimenter par le jeune pendant que sa mère et les classes d'individus «Mâle» et «Subadulte» de son groupe d'appartenance s'alimentent



Elle croît rapidement et significativement entre les phases 1 et 2 ($t_{1,1}=-6,262$; $p<0,0123$) et les phases 3 et 4 ($t_{1,1}=5,001$; $p<0,0077$) et non significativement entre les phases 2 et 3 ($t_{1,1}=2,523$; $p<0,0638$). Lorsque les proportions des temps passés à manger simultanément entre la mère et le jeune puis entre le jeune et les autres individus (mâle et subadulte) sont comparées, les mêmes tendances sont observées ($t_{1,1}=-14,937$; $p<0,0022$).

Les activités dominantes exercées par le jeune lorsque sa mère et les membres de son groupe s'alimentent sont les activités «Vigilance» et «Exploration/Jeux» pendant les phases 1 et 2 (Figure n°30). L'activité «Alimentation» les supplante toute à partir de la seconde moitié de la phase 2.

Figure n° 30 : Partage mensuel des activités du jeune lorsque sa mère est entrain de s'alimenter



Les mêmes variations sont constatées lorsque la distribution des proportions des différentes activités du jeune pendant les séquences alimentaires de sa mère sont comparées avec celles qui sont enregistrées pendant l'activité alimentaire des autres individus de son groupe (Alimentation : $t_{8,8}=-0,083$; $p<0,0467$; Vigilance : $t_{8,8}=-0,279$; $p<0,3919$, Exploration/jeux : $t_{8,8}=0,06$; $p<0,4783$; Autres activités : $t_{8,8}=1,012$; $p<0,1632$).

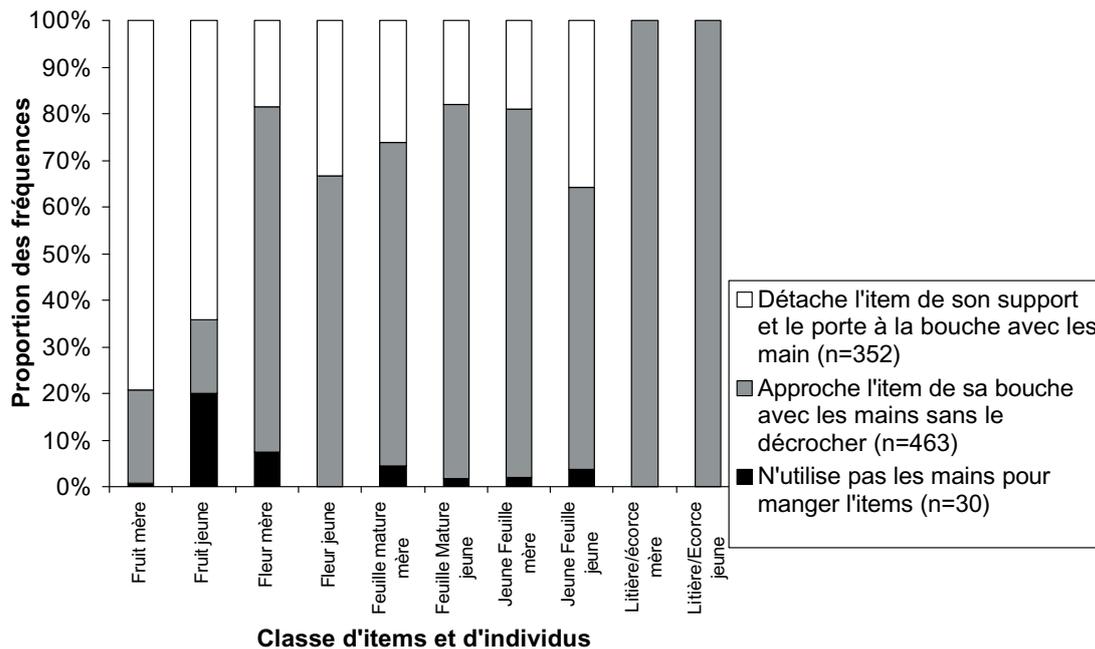
3.4.5. Les gestuelles et les postures alimentaires

Le jeune adopte les postures d'alimentation de sa mère dès ses premières prises d'aliments solides. En effet, les deux classes d'individus s'alimentent en ayant recours aux mêmes postures et aux mêmes gestuelles pour exploiter une catégorie définie d'aliments (fruit, feuille...). La seule différence observée entre la mère et son jeune concerne l'exploitation du volumineux et lourd fruit de *Mangifera indica*. Cette différence d'attitude illustre aussi l'évolution de la qualité de la relation mère jeune.

3.4.5.1 Les gestuelles de consommation

Les gestuelles alimentaires de la mère et de son jeune, quel que soit l'âge du jeune, sont identiques lorsqu'ils exploitent la même catégories de parties consommées (Figure n°31). Détacher la partie à ingérer du support est la gestuelle préférentiellement employée pour la consommation des fruits et de la catégorie "Bois/Ecorce". Cette gestuelle représente entre 20% et 30% des autres méthodes de saisie et de consommation. En effet, pour les autres catégories, il lui est préféré l'approche avec la main du support sans cueillette préalable.

Figure n° 31 : Distribution des proportions des gestuelles de saisie des parties consommées des membres de la dyade maternelle



La distribution de ce comportement ne présente pas de différence significative entre la mère et son jeune ($t_{2,2} = -0,36$; $p < 0,37$).

L'emploi du comportement " n'utilise pas les mains pour manger l'item " chez le jeune correspond essentiellement à l'exploitation du fruit de *Mangifera indica* (Cf. Chapitre 3, partie 3.4.5.3.).

Les fleurs comme les feuilles jeunes et matures sont majoritairement approchées de la bouche à l'aide de la main. De nouveau, aucune différence statistique significative n'est observée dans le mode d'ingestion de ces trois classes d'items entre la mère et son jeune (Fleur : $t_{2,2} = 1,74$; $p < 0,1119$; Jeune Feuille : $t_{2,2} = 1,09$; $p < 0,169$; Feuille Mature : $t_{2,2} = 0,25$; $p < 0,408$).

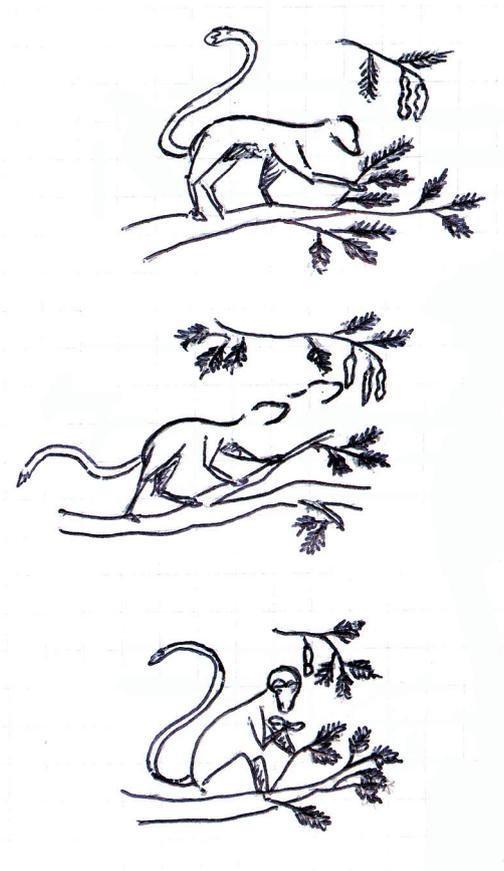
3.4.5.2. Les postures et la consommation des fruits.

Les fruits semblent repérés et sélectionnés par les animaux à l'aide de deux modes distincts de perception. Tout d'abord, ils sont repérés par le canal visuel puis sélectionnés par l'odorat. L'animal approche son museau du fruit et le mange. Cela est surtout vrai pour le fruit de *Mangifera indica* qui reste relativement vert et jauni peu.

Il faut, cependant, distinguer les fruits de petites tailles, en grappe, comme ceux de *Lantana camara*, *Erhretia cymosa*, ou des fruits individualisés sur une tige (*Grewia sp.*, *Salacia leptoclada*), de ceux de taille moyenne (*Broussonetia greveana*, *Ancylobotrys petersiana*) des grands fruits (*Mangifera indica*, *Tamarindus indica*).

Les premiers ne sont pas "cueillis". La branche qui les supporte est en général approchée de la bouche avec la main et ils sont directement saisis. L'animal a le corps allongé vers la source de nourriture (dessin n°3). Toutes les variantes de consommation sont envisageables (tête en bas, corps en position oblique...). Elles correspondent en général à la position de saisie car l'ingestion est rapide.

Dessin n° 3 : Postures de sélection et de consommation des fruits de *Tamarindus indica*.



Carnet de note : L. Tarnaud

Dans le cas de fruits de taille moyenne et de grosse taille, si les positions de saisies sont diverses, l'animal cherche à détacher le fruit de son support et le mange en position assise ou accroupie. Il est rare d'observer d'autres attitudes. En effet, le fruit risque de tomber à terre où il est alors considéré comme perdu (exception des mangues). Ce risque est d'autant plus grand que le fruit est juteux.

3.4.5.3. Les postures et l'ingestion des feuilles et des fleurs.

Les feuilles (jeunes et matures) et les fleurs semblent repérées visuellement. L'odorat ne semble pas jouer de rôle dans leur sélection définitive. Elles sont en générale approchées de la bouche avec la main et ensuite broutées directement sur leur support. Les feuilles de grandes tailles comme celle de *Mangifera indica* ou *Salacia leptoclada* (grande forme) sont parfois arrachées et portées en bouche à la manière des fruits. Il faut pour cela que l'animal puisse adopter une posture stable.

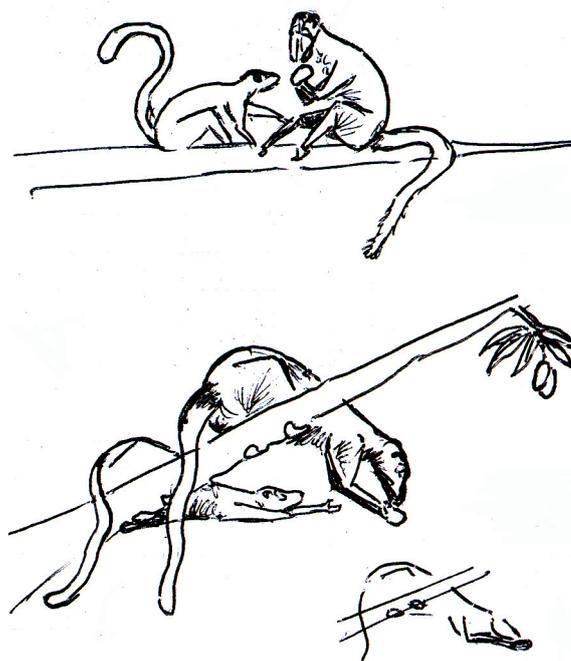
Les fleurs détachées sont de taille moyenne (*Albizzia lebbeck*) mais ce comportement est rare. Les fleurs de grande taille (*Adansonia digitata*) sont maintenues à la manière dont nous maintenons un bol, avec les deux mains à plat, et leurs pistils sont consommés.

3.4.5.4. La consommation du fruit de *Mangifera indica*

Le fruit de *Mangifera indica* est le seul fruit de taille réellement importante qui est mangé à l'intérieur des domaines vitaux des deux groupes. Il est difficile à bien maintenir même pour les femelles adultes, difficulté aggravée par le jus abondant qui s'en échappe lors de sa consommation. Les jeunes ne peuvent donc s'en saisir et sont tributaires des adultes. D'octobre à février, ce fruit explique entre 18,6% et 55,9% des régimes alimentaires solides des mères (46% en septembre). De même, il représente entre 19,3% et 55,5% de celui des jeunes de décembre à Février (36,1% en septembre).

Deux postures de consommation sont alors adoptées par la mère et son jeune (dessin n°4).

Dessin n° 4 : Postures d'acceptation et de refus du partage de la mangue (*Mangifera indica*) de la mère avec son jeune

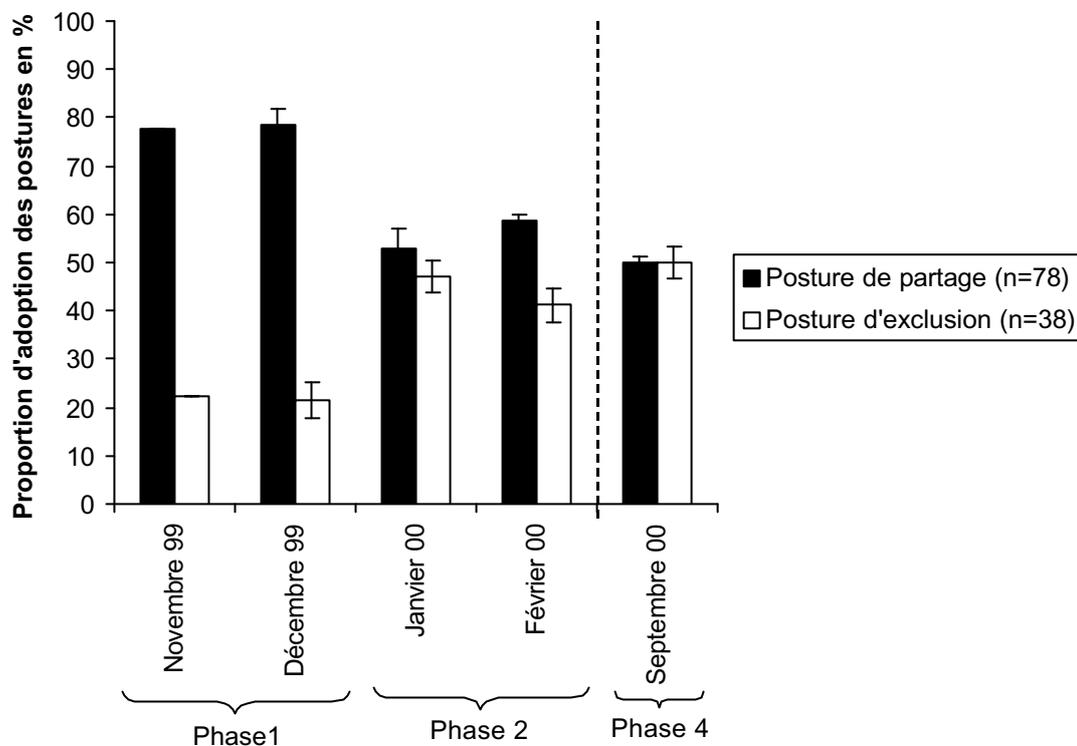


Carnet de note : L. Tarnaud

La distribution de ces deux postures, l'une d'acceptation du partage du fruit (en

haut), l'autre de refus du partage par exclusion (en bas), varie dans le temps (Figure n°32).

Figure n°32 : Variations des postures de partage et d'exclusion du jeune par la mère lors de la consommation du fruit de *Mangifera indica*



Pendant les phases 1 et 2, période de disponibilité des fruits, le jeune cherche à accéder au fruit tenu par sa mère. Il redirige ce comportement vers les autres individus (mâle adulte et subadulte) lorsque plusieurs de ses tentatives échouent. Mais ces réorientations sont rares et ils préfèrent attendre à côté de sa mère une occasion d'y accéder.

L'augmentation du nombre de refus de partage de ce fruit est significative à partir de la phase 2 ($t_{2,1} = -8,88$; $p < 0,0015$). Les jeunes sollicitent alors un autre congénère (5 observations mais seulement deux acceptations par un mâle) ou, cherchent à "cueillir" eux même un fruit (trois observations). Les fruits choisis par le jeune, bien que de petite taille, ont été, dans les trois cas, perdus rapidement.

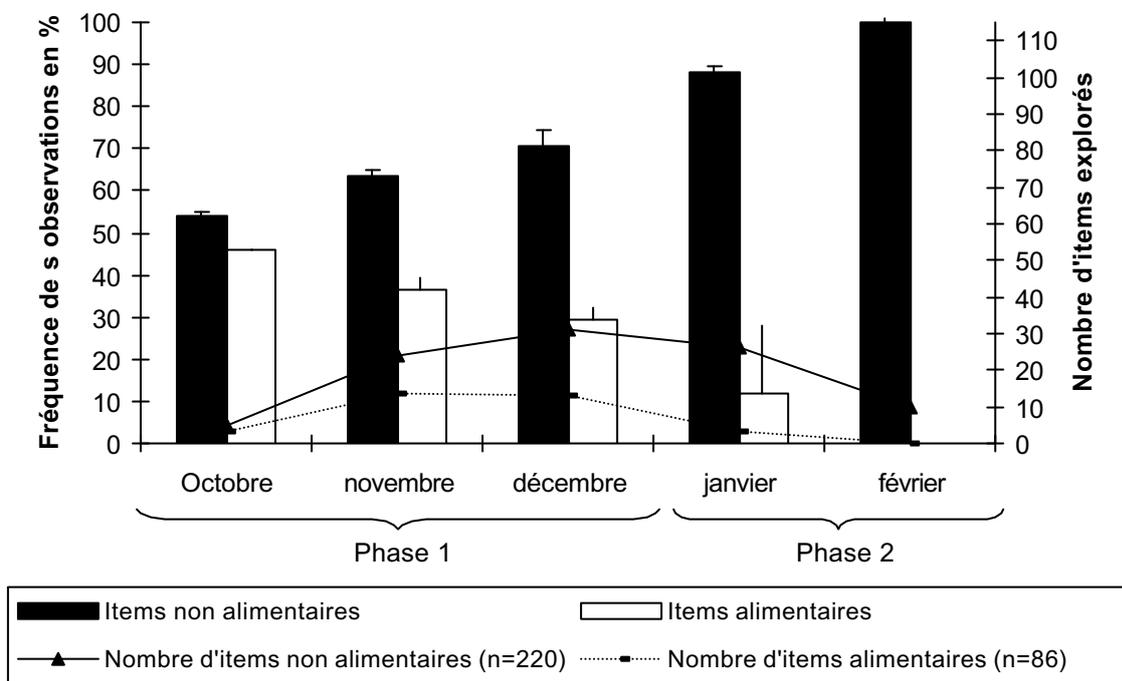
Pendant la phase 4 (septembre), la saison des mangues s'annonce et celles qui sont consommées sont sub-mûres. Les mères refusent alors de partager une fois sur deux la mangue qu'elles ont sélectionnée. Les fruits sélectionnés par le jeune âgé de 11 mois révolus (17 tentatives) n'ont jamais été détachés de leur support du fait de leur taille et de leur poids qui semblaient dépasser ses capacités physiques. De plus, la position terminale des mangues sur les branches exclue leur consommation sans cueillette préalable.

3.4.6. Le comportement exploratoire du jeune

Le jeune explore son environnement pendant les phases 1 et 2. Au cours de ces explorations, différents types «d'objets» sont manipulés : des «objets» qui seront consommés (25,4%) et des «objets non alimentaires» (74,6%).

Rapporté à l'unité de temps «séquences d'observation», il apparaît que les jeunes explorent les «objets non alimentaires» (Figure n°33) dans des proportions comparables pendant la phase 1 et la phase 2 ($t_{2,1}=0,204$; $p<0,426$). Les proportions «d'Objets alimentaires» explorés entre les deux phases sont presque différentes ($t_{2,1}=2,202$; $p<0,0575$).

Figure n° 33 : Proportions mensuelles des «objets non alimentaires» et des «objets alimentaires» explorés par le jeune pendant les phases 1 et 2



Par ailleurs, les comportements exploratoires des deux catégories n'interviennent pas uniquement pendant les séquences d'alimentation de la mère («Objets non alimentaires» : $\alpha_{180,40}=-9,371$; $p<0,0001$; «Objets alimentaires» : $\alpha_{44,42}=-0,108$; $p<0,4571$). En fait, le jeune explore une très grande partie des «objets non alimentaires» pendant que sa mère est occupée à une activité différente de l'activité alimentaire. De même, seulement un «objet alimentaire» sur deux est exploré pendant une de ses séquences alimentaires.

Pendant la phase 1, les quatre jeunes observés explorent 15 types «d'objets alimentaires» différents (Tableau n°16). Les fruits sont peu nombreux. Seulement 14,2% du temps est alloué à leur exploration (3 items sur 15) alors qu'ils représentent, le dernier mois de la phase 1, 56% des temps de consommation (en quantité de matière fraîche : 82,3%) du régime alimentaire solide des jeunes (en phase 2 : 75,4% des temps d'ingestion et 91,9% des quantités de matière fraîche).

Tableau n°16 : Les items alimentaires explorés par les jeunes au cours de la phase 1

Espèces	Items explorés	Proportion des temps d'exploration
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	20,4
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	16,1
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	14,7
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	10,5
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	9
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	8
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	4,8
Terre	Terre	3,8
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	3,3
<i>Salacia leptoclada</i>	Fruit mûr	2,9
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Jeune feuille	2,4
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	1,3
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Feuille mature	1,1
Bois/Ecorce	Bois et écorce	0,9
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	0,9

En fait, ce sont les feuilles matures et les jeunes feuilles qui sont le plus souvent explorées (90,2%). Elles représentent 80,3% des explorations d'items alimentaires en phase 1 et 100% en phase 2.

Par ailleurs, la comparaison en temps du régime alimentaire solide du mois de décembre (troisième mois de la phase 1) du jeune avec les «objets alimentaires» explorés pendant les trois mois de la phase 1 montre qu'il n'y a pas de corrélation entre eux et les parties consommées. A chaque fois, un tiers des «objets» explorés, qui seront plus tard consommés dans l'année, ne figure pas au régime alimentaire solide du jeune pendant la phase 1. L'exploration des feuilles matures de *Mimusops comorensis* illustre cela. Cette partie est essentiellement consommée pendant la phase 4 (saison sèche).

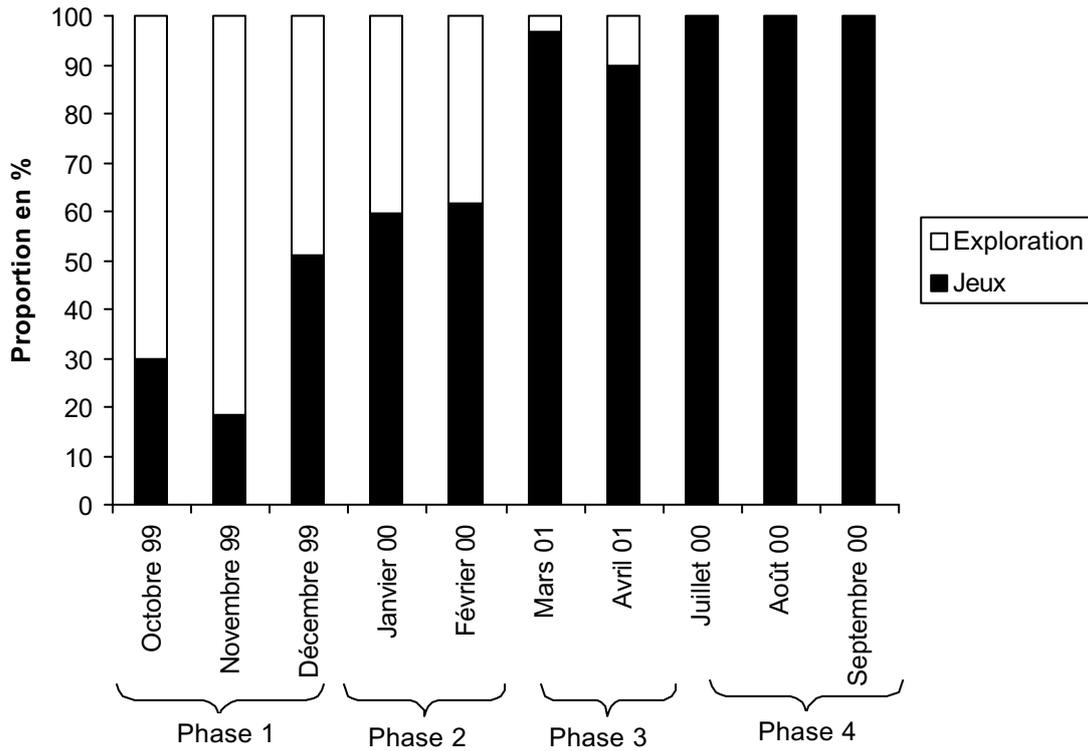
Les «objets alimentaires» explorés par le jeune ne sont pas non plus liés à aux parties mangées le même mois par la mère (Octobre : $\rho_{14}=0,172$; $t_{13}=0,606$; $p<0,2757$; Décembre : $\rho_{21}=-0,069$; $t_{20}=-0,303$; $p<0,3823$; Janvier : $\rho_{13}=0,417$; $t_{12}=1,524$; $p<0,0778$), à l'exception du mois de novembre ($\rho_{21}=0,501$; $t_{20}=2,527$; $p<0,0103$).

Par contre, les items explorés par le jeune sont liés à la disponibilité des plantes consommées du mois correspondant (Octobre : $\rho_{25}=0,699$; $t_{24}=4,690$; $p<0,0005$; Novembre : $\rho_{25}=0,648$; $t_{24}=4,081$; $p<0,0002$; Décembre : $\rho_{26}=0,726$; $t_{25}=5,174$; $p<0,0001$; Janvier : $\rho_{26}=0,705$; $t_{12}=4,883$; $p<0,0003$).

3.4.7. Les activités «Exploration» et «Jeu»

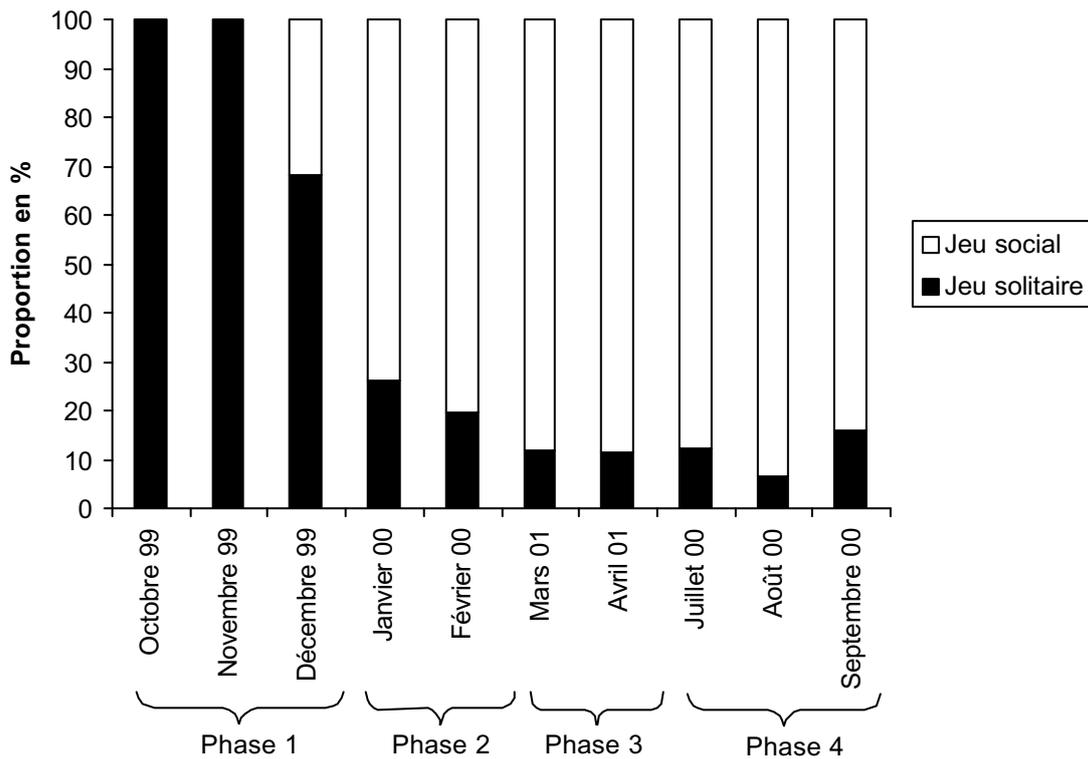
Les temps consacrés à l'activité «Exploration» par le jeune diminuent tandis que ceux dédiés aux jeux solitaires et sociaux augmentent (Fig. n°34). La variation des proportions mensuelles des temps de ces deux activités diffèrent significativement ($t_{10,10}=3,424$; $p<0,0015$). Les temps alloués à l'exploration par le jeune diminuent aussi de manière significative entre la phase 1 et la phase 2 ($t_{2,1}=2,737$; $p<0,0358$).

Figure n°34 : Le remplacement de l'activité «Exploration» par l'activité «Jeu»



De plus, le type de jeu change aussi. Pendant la phase 1, le type de jeu développé par le jeune est «solitaire» (Figure n°35). Il est remplacé par un jeu de type social ensuite. Cette variation est, à nouveau, statistiquement significative ($t_{2,1}=5,909$; $p<0,0048$).

Figure n°35 : Le remplacement des jeux solitaires par les jeux sociaux



Le jeune joue d'abord avec les subadultes (57,7% des temps consacrés aux jeux sociaux), puis les autres jeunes de sa classe d'âge (35,6%) et les mâles (7,2%). Les jeux sociaux avec les femelles adultes et les mères sont rares (0,9%).

3.4.8. Résumé

Le jeune consacre plus de temps à l'activité Alimentation les 12 premiers mois de son existence que sa mère.

Les rythmes journaliers de l'activité Alimentation des membres de la dyade maternelle s'organisent autour de deux périodes, l'une en début de matinée, la seconde en fin d'après-midi. Mais les rythmes du jeune et de la mère ne sont synchronisés qu'à partir de la phase 3 (fin de saison des pluies). Par ailleurs, les proportions de temps par tranche horaire allouées à l'ingestion de matière fraîche ne varient pas entre les deux classes d'individus à l'intérieur de chaque phase.

En parallèle, la relation mère-jeune s'affaiblit. Les distances qui séparent le jeune et sa mère au cours de l'ensemble de leurs activités augmentent et la valeur des indices d'association diminue fortement et significativement à partir de la phase 2. Le jeune commence aussi à passer du temps en compagnie des autres individus de son groupe. C'est d'eux qu'il sera le plus proche pendant l'activité « Alimentation » au cours de la phase 4.

Par ailleurs, les comportements alimentaires sont majoritairement initiés par les mères et les autres individus du groupe (mâle et subadulte). Les jeunes ont un comportement de «suiveur» des individus qui leur sont plus âgés.

Pendant la phase 1 et la première moitié de la phase 2, les activités des jeunes simultanées aux séquences alimentaires de la mère ou des autres classes d'individus sont les activités « Exploration », « Jeux » et « Vigilance ». Ce n'est qu'au cours de la seconde moitié de la phase 2 que leurs séquences alimentaires sont corrélées.

Les comportements d'exploration des «objets alimentaires» et «non alimentaires», qui correspondent aux phases 1 et 2, sont indépendants des comportements alimentaires de la mère mais sont liés à la disponibilité des dits «objets». Ainsi, le jeune explore les «objets alimentaires» qu'il rencontre dans son environnement immédiat sans que leur découverte paraisse directement influencée par le comportement alimentaire maternel.

De plus, l'exploration et le jeu de type «solitaire» sont remplacés par le jeu de « type social » à partir de la phase 2. C'est avec les subadultes et les jeunes de sa classe d'âge qu'il joue le plus fréquemment.

Les postures et gestuelles de sélection et de consommation du jeune sont identiques à ceux de la mère dès la première ingestion de nourriture solide. Le fruit de *Mangifera indica* fait exception. Son volume et son poids nécessitent de la part du jeune une stratégie d'ingestion par sollicitation de la mère dont, l'évolution au fil des mois confirme l'affaiblissement du lien mère-jeune.

L'ensemble de ces paramètres comportementaux montre que si le lien mère-jeune s'affaiblit, le jeune reproduit les comportements alimentaires de sa mère et des autres individus plus âgés de son groupe avec lesquels il est de plus en plus fréquemment en contact (ainsi qu'avec les individus de sa propre classe d'âge). La période charnière et transitoire de l'ensemble de ces variations est la phase 2. La temporalité du sevrage alimentaire est liée à celle du sevrage social.

3.5. Influences du milieu et stratégies alimentaires

3.5.1. Les disponibilités alimentaires des domaines vitaux

Les disponibilités alimentaires des deux domaines vitaux sont statistiquement comparables (Fruit mûr et immature : $z_{10,10}=44$; $p<0,6775$; Fleur : $z_{10,10}=50$; $p<0,9698$; Jeune feuille : $z_{10,10}=44$; $p<0,6775$; Feuille mature : $z_{10,10}=44$; $p<0,6775$) alors que leurs communautés végétales sont différentes.

La consommation par les jeunes de la catégorie «Feuille mature» est la seule à être corrélée (inversement) à sa disponibilité dans le milieu (tableau n°17). La consommation des autres parties ne l'est pas.

Tableau n°17 : Corrélation entre les disponibilités alimentaires des catégories de parties consommées et leur consommation par les membres de la dyade maternelle

Classe d'individu	Classe d'items	Coefficient de corrélation des rangs de Spearman (ρ)	Test de student (t)	Degrés de signification
Mère	Fruit mûr	$\rho_{10}=0,067$	$t_{9,9}=0,189$	$p<0,4274$
	Fruit vert	$\rho_5=0,6$	$t_{4,4}=1,299$	$p<0,1424$
	Fleur	$\rho_{10}=0,336$	$t_{9,9}=1,01$	$p<0,171$
	Jeune feuille	$\rho_{10}=0,103$	$t_{9,9}=0,293$	$p<0,3885$
	Feuille mature	$\rho_{10}=-0,209$	$t_{9,9}=-0,605$	$p<0,281$
Jeune	Fruit mûr	$\rho_8=0,405$	$t_{7,7}=1,084$	$p<0,1599$
	Fruit vert	$\rho_5=0,7$	$t_{4,4}=1,698$	$p<0,0941$
	Fleur	$\rho_8=-0,19$	$t_{7,7}=-0,475$	$p<0,3857$
	Jeune feuille	$\rho_8=0,119$	$t_{7,7}=0,294$	$p<0,3894$
	Feuille mature	$\rho_8=-0,72$	$t_{7,7}=-2,543$	$p<0,0219$

Rapporté à l'espèce, les mères et les jeunes consomment respectivement 14 et 15 parties dont les proportions mensuelles sont statistiquement corrélées à leur indice de disponibilité (Tableau n°18 et n°19).

Tableau n°18 : Corrélation entre les proportions des parties consommées par les mères et leur indice de disponibilité dans le milieu

Espèce	Classe d'items	Coefficient de corrélation des rangs de Spearman (ρ)	Test de student (t)	Degrés de signification
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	$\rho_{10}=0,736$	$t_{8,8}=3,078$	$p<0,0076$
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	$\rho_{10}=0,854$	$t_{8,8}=4,654$	$p<0,0008$
<i>Annona squamosa</i>	Fruit mûr	$\rho_{10}=0,773$	$t_{8,8}=3,443$	$p<0,0044$
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	$\rho_{10}=0,682$	$t_{8,8}=-2,636$	$p<0,0149$
<i>Salacia leptoclada</i>	Fruit mûr	$\rho_{10}=0,806$	$t_{8,8}=3,852$	$p<0,0024$
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	$\rho_{10}=0,845$	$t_{8,8}=4,478$	$p<0,001$
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Feuille mature	$\rho_{10}=0,852$	$t_{8,8}=4,593$	$p<0,0009$
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	$\rho_{10}=0,63$	$t_{8,8}=2,296$	$p<0,0254$
<i>Broussonetia greveana</i>	Jeune feuille	$\rho_{10}=0,709$	$t_{8,8}=2,844$	$p<0,0108$
<i>Albizzia lebbeck</i>	Fleur	$\rho_{10}=0,727$	$t_{8,8}=2,997$	$p<0,0086$
<i>Cordia myxa</i>	Fruit mûr	$\rho_7=0,911$	$t_{8,8}=4,93$	$p<0,0022$
<i>Erythroxyleum lanceum</i>	Fruit mûr	$\rho_9=0,825$	$t_{8,8}=3,862$	$p<0,0031$
<i>Erhetia cymosa</i>	Fruit mûr	$\rho_{10}=1$		
<i>Grewia sp.</i>	Fruit mûr	$\rho_7=0,75$	$t_{7,7}=2,534$	$p<0,0261$

Tableau n°19 : Corrélation entre les proportions des parties consommées par les jeunes et leur indice de disponibilité dans le milieu

Espèce	Classe d'item	Coefficient de corrélation des rangs de Spearman (ρ)	Test de student (t)	Degrés de signification
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	$\rho_8=0,756$	$t_{7,7}=2,828$	$p<0,0031$
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	$\rho_8=0,637$	$t_{7,7}=2,023$	$p<0,0447$
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	$\rho_8=-0,619$	$t_{7,7}=-1,931$	$p<0,0508$
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	$\rho_8=0,845$	$t_{7,7}=3,874$	$p<0,0041$
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	$\rho_8=0,667$	$t_{7,7}=2,191$	$p<0,0355$
<i>Annona squamosa</i>	Fruit mûr	$\rho_8=0,732$	$t_{7,7}=2,632$	$p<0,0195$
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	$\rho_8=0,786$	$t_{7,7}=3,111$	$p<0,0104$
<i>Salacia leptoclada</i>	Fruit mûr	$\rho_8=0,786$	$t_{7,7}=4,703$	$p<0,0017$
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	$\rho_8=-0,803$	$t_{7,7}=-3,306$	$p<0,0081$
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	$\rho_8=0,875$	$t_{7,7}=4,427$	$p<0,0022$
<i>Broussonetia greveana</i>	Fruit mûr	$\rho_8=0,69$	$t_{7,7}=2,334$	$p<0,0029$
<i>Cordia myxa</i>	Fruit mûr	$\rho_7=0,911$	$t_{6,6}=4,93$	$p<0,0022$
<i>Erythroxyleum lanceum</i>	Fruit mûr	$\rho_8=0,732$	$t_{7,7}=2,632$	$p<0,0195$
<i>Grewia sp.</i>	Fruit mûr	$\rho_7=0,804$	$t_{6,6}=3,019$	$p<0,0147$
<i>Albizzia lebbeck</i>	Fleur	$\rho_8=0,661$	$t_{6,6}=2,156$	$p<0,0372$

Les $\frac{3}{4}$ des corrélations statistiques entre les parties consommées par les mères et les jeunes et leur disponibilité alimentaire concernent des fruits.

3.5.2. Le rôle des composés secondaires

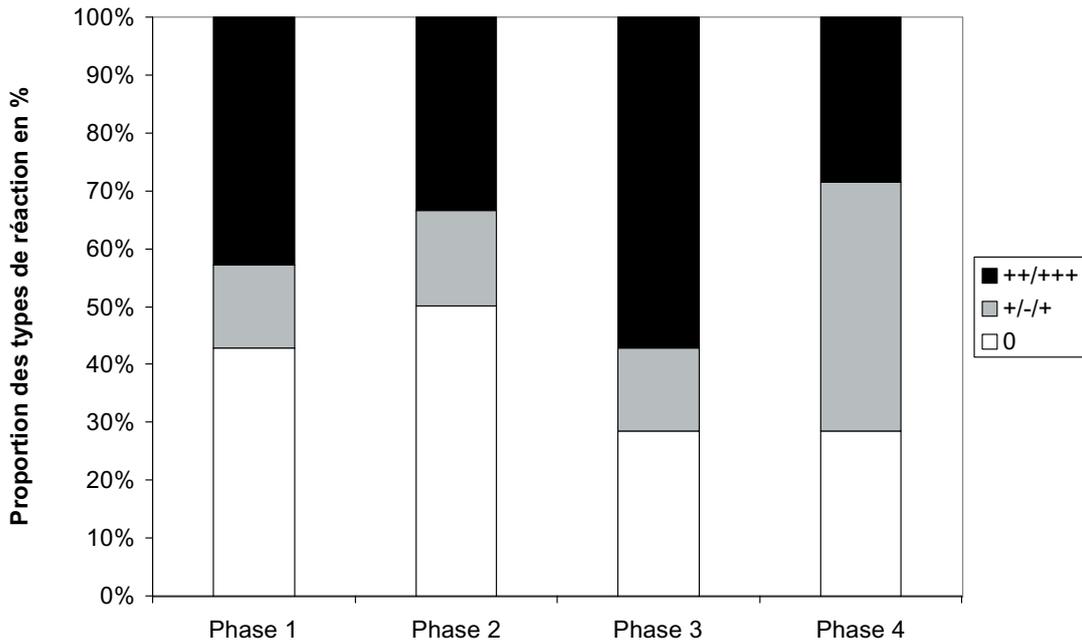
La méthode utilisée pour détecter les phénols est uniquement fiable pour les feuilles matures et les jeunes feuilles. Les fleurs et les fruits contiennent des anthocyanes qui font réagir les réactifs et précipitent les solutions. Il est alors impossible de différencier les deux réactions. Les réactifs pour déceler la présence des alcaloïdes ne sont pas non plus spécifiques.

Ainsi, à titre indicatif, les résultats obtenus par phase et par parties consommées sont détaillés en annexe (Annexe n°8). Seulement ceux concernant les feuilles jeunes et matures sont exploités ci-dessous.

3.5.2.1. Les phénols

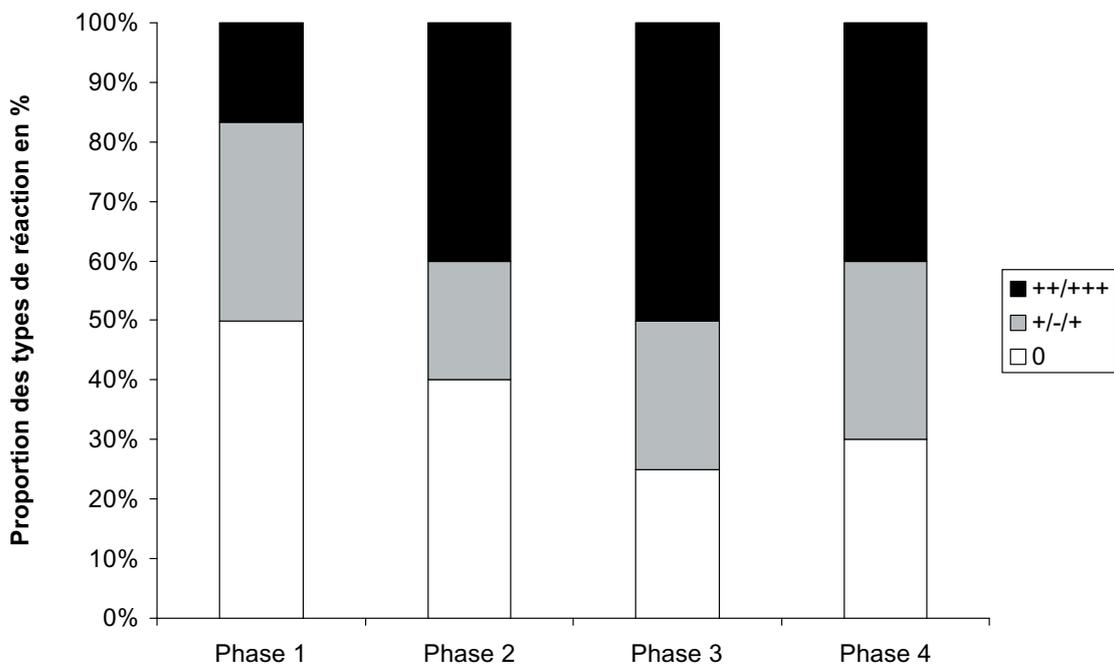
Entre les phases 1 à 4, 28,6% à 57,1% des feuilles (matures et jeunes) ingérées par la mère (Figure n°36) et 33,3% à 50% de celles consommées par le jeune (Figure n°37) contiennent des phénols. Ces proportions ne varient pas significativement entre les phases pour les membres de la dyade maternelle, même si, pour les mères, environ deux fois plus d'espèces végétales consommées pendant les phases 1 et 3 ont des feuilles qui contiennent des phénols ($H_{3,3,3,3}=3,743$; $p<0,2905$; Jeune : $H_{3,3,3,3}=0,205$; $p<0,9768$).

Figure n°36 : Comparaison par phase des proportions de Présence/Absence des phénols dans les feuilles jeunes et matures consommées par la mère



De même, les répartitions des feuilles des espèces végétales qui contiennent des phénols et celles qui n'en ont pas dans les régimes alimentaires solides des mères des phases 1 et 3 et des phases 2 et 4 ne montrent pas de différences statistiques significatives ($D_{14,13}=0,19$; $p<0,6074$).

Figure n°37 : Comparaison par phase des proportions de Présence/Absence des phénols dans les feuilles jeunes et matures consommées par le jeune



De plus, mère et jeune ingèrent des proportions statistiquement comparables d'espèces végétales dont les feuilles contiennent des phénols pendant les 4 phases ($t_{3,3}=-0,756$; $p<0,239$).

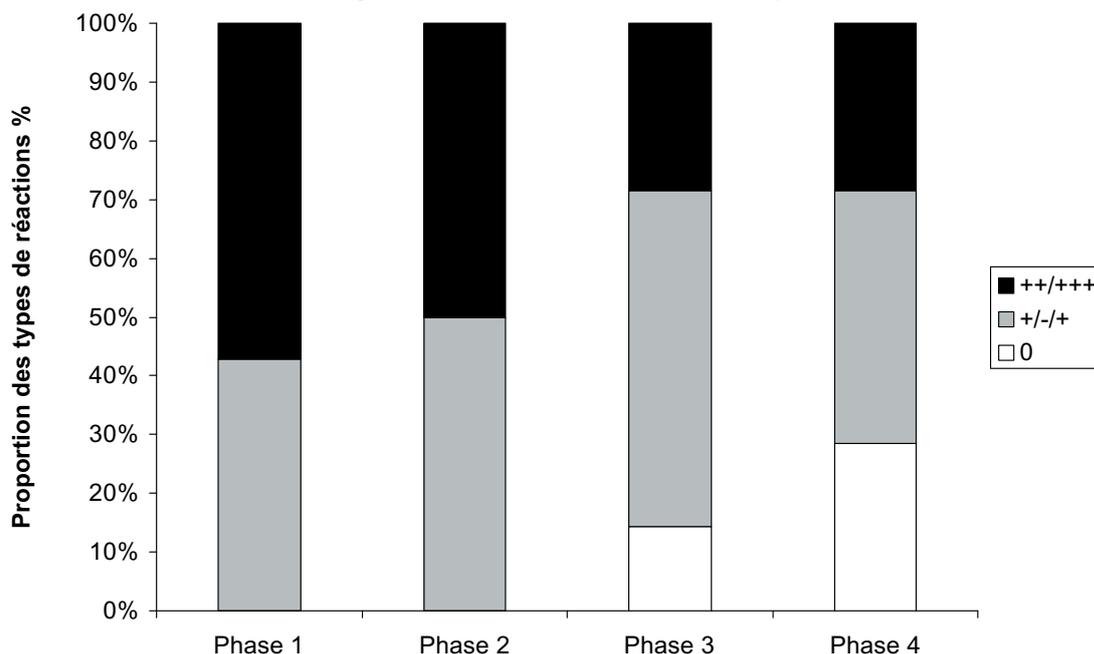
Par ailleurs, la répartition du nombre d'espèces dont les feuilles matures contiennent des phénols dans les régimes alimentaires solides des mères et des jeunes paraît comparable à celle qui existe dans les domaines vitaux ($D_{51,6}=0,22$; $p<0,6068$).

Ainsi, au vu des méthodes employées et du faible échantillon (nombre d'espèces ayant des feuilles matures avec des phénols), les mères et les jeunes semblent ingérer dans des proportions similaires les phénols sans essayer de les éviter.

3.5.2.2. Les alcaloïdes

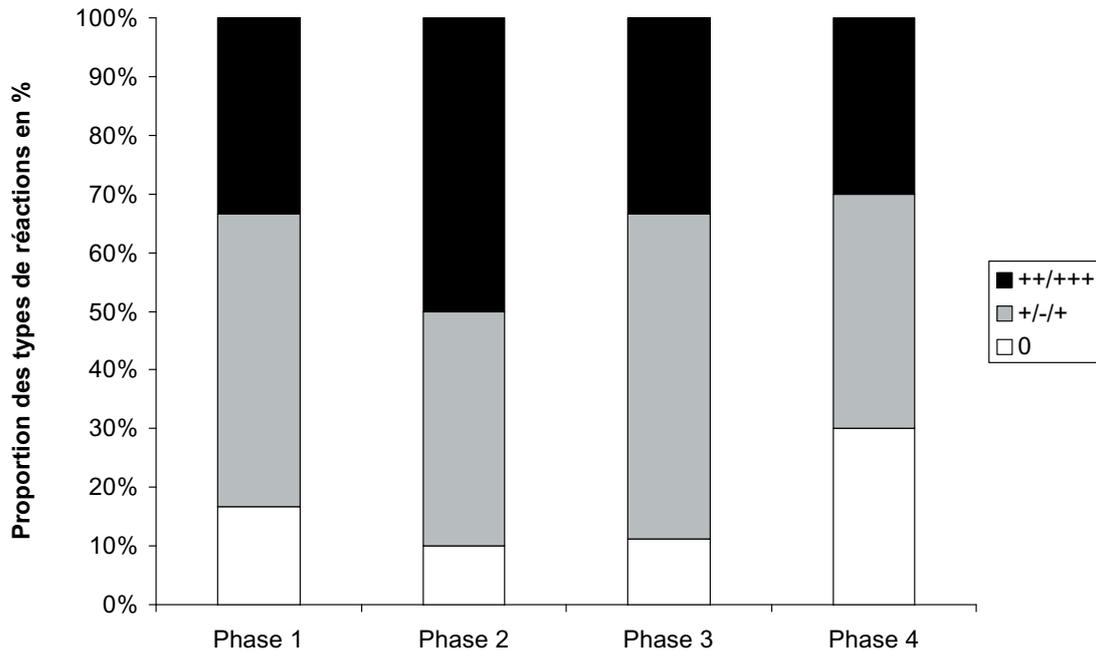
Entre les phases 1 à 4, 28,6% à 57,1% des feuilles (matures et jeunes) ingérées par la mère (Figure n°38) et 30% à 50% de celles consommées par le jeune (Figure n°39) contiennent des alcaloïdes. Comme pour les phénols, ces proportions ne sont pas statistiquement différentes entre les phases pour les membres de la dyade maternelle ($H_{3,3,3,3}=0,153$; $p<0,9847$; Jeune : $H_{3,3,3,3}=1,807$; $p<0,6133$).

Figure n°38 : Comparaison par phase des proportions de Présence/Absence des alcaloïdes dans les feuilles jeunes et matures consommées par la mère



De même, la répartition des feuilles des espèces végétales qui contiennent des alcaloïdes et celles qui n'en ont pas dans les régimes alimentaires solides des mères des phases 1 et 2 est statistiquement comparable à celle des deux phases suivantes ($D_{13,14}=0,25$; $p<0,4226$). Il en va de même pour les jeunes ($D_{16,19}=0,12$; $p<0,7731$).

Figure n°39 : Comparaison par phase des proportions de Présence/Absence des alcaloïdes dans les feuilles jeunes et matures consommées par la mère



De plus, mère et jeune consomment des proportions statistiquement comparables d'espèces végétales dont les feuilles contiennent des alcaloïdes pendant les 4 phases ($t_{3,3} = -0,730$; $p < 0,246$).

La répartition du nombre d'espèces dont les feuilles matures contiennent des alcaloïdes dans les régimes alimentaires solides des mères et des jeunes paraît aussi équivalente à celle qui existe dans les domaines vitaux ($D_{54,6} = 0,15$; $p < 0,789$).

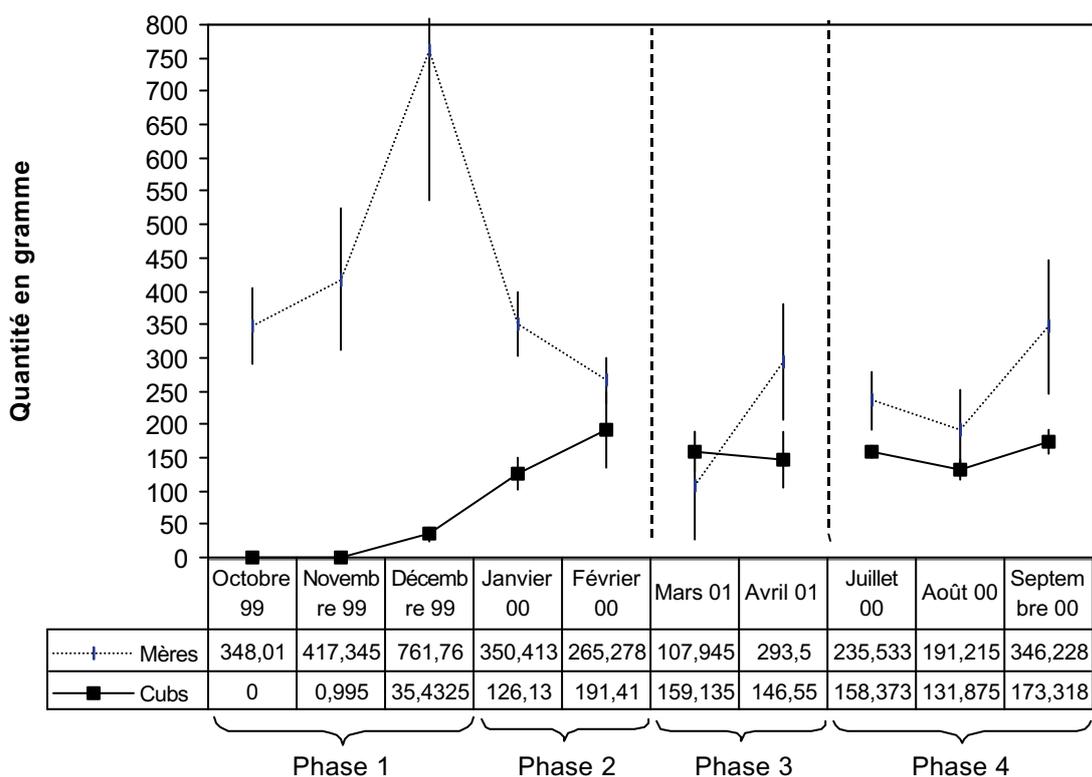
Comme pour les phénols, les mères et les jeunes semblent ingérer dans des proportions comparables des alcaloïdes sans essayer de les éviter.

3.5.3. Les quantités ingérées de matière fraîche solide

La quantité moyenne estimée de matière fraîche solide ingérée par les mères après extrapolation est pour la période diurne de 325,1 g. (SEM : $\pm 58,7$). En fin de saison sèche et en début de saison des pluies, ces quantités augmentent rapidement. Elles diminuent ensuite dans la seconde moitié de la saison des pluies. En début de saison sèche, elles sont relativement stables puis croissent à nouveau (Figure n°40). Cependant, les variations entre la saison des pluies et la saison sèche ne sont pas statistiquement significatives ($t_{5,3} = 0,81$; $p < 0,221$). Elles le deviennent, par contre, lorsque les trois premiers mois d'allaitement sont comparés aux sept mois suivants ($t_{6,2} = 3,22$; $p < 0,0061$).

Les quantités moyennes de matière fraîche solide ingérée par jour et par mois par les jeunes augmentent pendant les deux premières phases. Elles se stabilisent ensuite aux alentours de 136,1 g. (SEM : $\pm 6,4$). Cette variation est statistiquement significative ($t_{5,3} = -2,643$; $p < 0,0288$).

Figure n° 40 : Quantités moyennes ingérées de matière fraîche solide par jour et par mois par les membres de la dyade maternelle



Les mois de mars et d'août sont les mois où mères et jeunes (après la période de sevrage) ingèrent le moins de matières fraîches.

A titre indicatif, alors que l'estimation nocturne des quantités de matière fraîche ingérée (Annexe n°2) est grossière et que les individus pris en compte ne sont pas les mêmes (sexe et classe d'âge), les quantités sont corrélées aux quantités de l'estimation diurne ($\rho_{10}=0,757$; $t_{9,9}=3,282$; $p<0,0056$). Elles semblent aussi y être très inférieures. Ainsi, comme, le jour, les animaux paraissent ingérer de plus grandes quantités de nourriture pendant les mois d'octobre, novembre et décembre ($t_{6,2}=6,026$; $p<0,0001$).

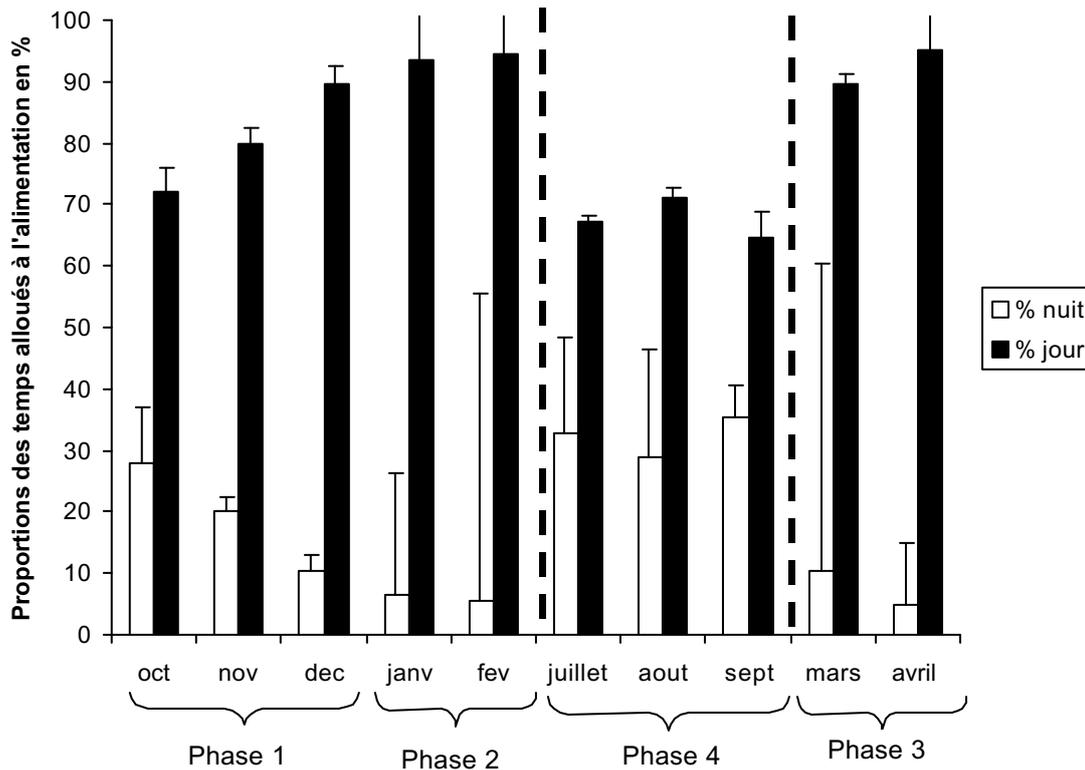
3.5.4. Les activités diurnes et nocturnes

Afin de savoir si les animaux des deux groupes étudiés développent une activité nocturne et afin de rendre en partie comparable les données recueillies le jour et la nuit, il est supposé que les temps consacrés aux activités alimentaires et de déplacements des mères sont relativement similaires à ceux des autres adultes (et subadultes) de leur groupe.

3.5.4.1. L'activité «Alimentation»

Il apparaît que les animaux développent une activité alimentaire nocturne minimale tout au long de l'année (Figure n°41). Les proportions de temps qui y sont consacrées sont inférieures aux proportions diurnes. Cette différence est statistiquement significative ($t_{9,9}=6,949$; $p<0,0001$).

Figure n°41 : Variations mensuelles des proportions de temps consacrées à l'activité «Alimentation» entre le jour par les mères et la nuit par les adultes et sub-adultes



De même, ils semblent allouer aux comportements alimentaires nocturnes des proportions de temps plus importantes en saison sèche qu'en saison des pluies ($t_{5,3}=7,38$; $p<0,0001$).

Par ailleurs, les proportions mensuelles de temps consacrés à l'alimentation nocturne correspondent à celles des déplacements nocturnes. Elles y sont statistiquement corrélées ($\rho_{10}=0,769$; $t_{9,9}=3,41$; $p<0,0046$).

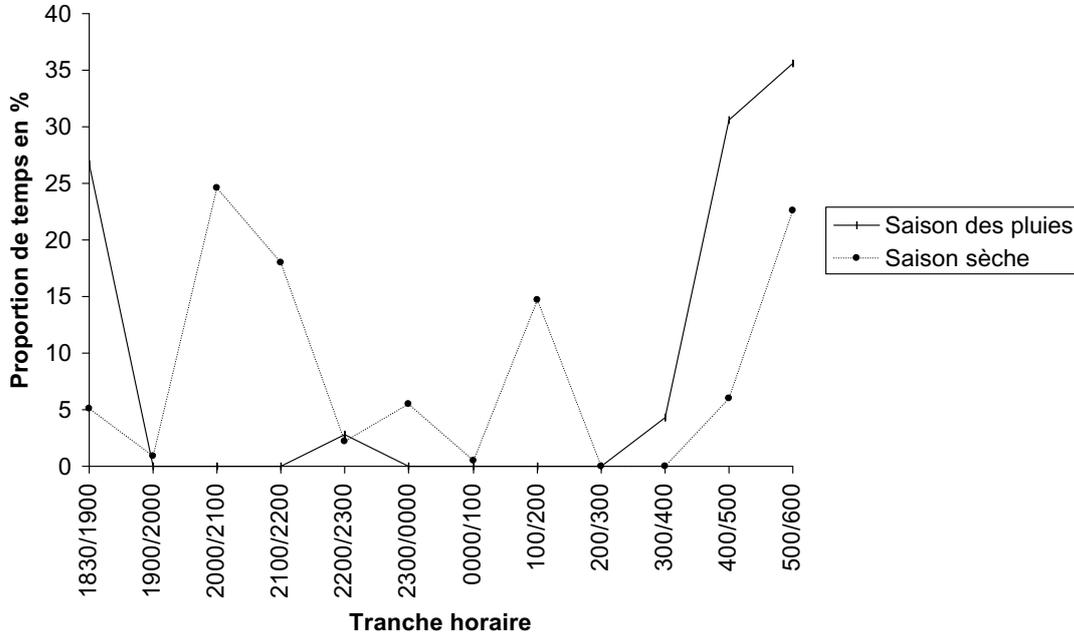
3.5.4.2. Les rythmes nocturnes de l'alimentation et des déplacements

Les rythmes nocturnes des activités d'alimentation (Figure n°42) et de déplacement (Figure n°43) des animaux diffèrent entre la saison des pluies et la saison sèche (Figure n°42).

En saison des pluies, l'activité alimentaire est essentiellement crépusculaire et centrée autour du lever du soleil tandis qu'en saison sèche les adultes et subadultes s'alimentent aussi en milieu de nuit. Trois pics d'activité sont enregistrés. Deux pics

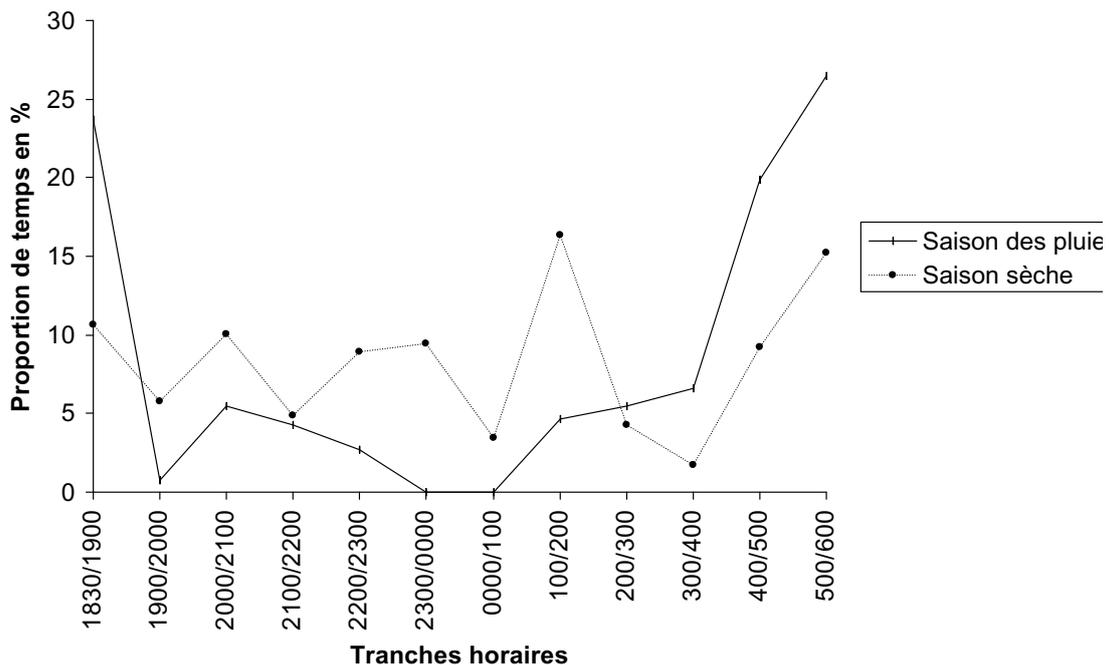
importants entre 20h et 22h et entre 1h et 2h encadrent un pic plus faible entre 23h et minuit. Les rythmes nocturnes de cette activité ne sont pas corrélés entre les deux saisons ($\rho_{12}=0,187$; $t_{11,11}=0,602$; $p<0,2802$).

Figure n° 42 : Variations saisonnières des rythmes alimentaires nocturnes des animaux



Les déplacements sont, eux aussi, essentiellement crépusculaires et centrés sur l'aube en saison des pluies (avec une légère activité entre 20h. et 23h.) alors qu'ils présentent plusieurs pics nocturnes d'intensité plus ou moins importante en saison sèche. De nouveau, entre les saisons, les rythmes de cette activité ne sont pas corrélés ($\rho_{12}=0,33$; $t_{11,11}=1,107$; $p<0,1471$).

Figure n° 43 : Variations saisonnières des rythmes des déplacements nocturnes des animaux



Par contre, les rythmes des activités nocturnes alimentaires et de déplacements sont corrélés entre eux en saison sèche ($\rho_{12}=0,784$; $t_{11,11}=4,006$; $p<0,0001$) comme en saison des pluies ($\rho_{12}=0,729$; $t_{11,11}=3,368$; $p<0,0004$).

3.5.5. Les distances diurnes et nocturnes parcourues

Les distances moyennes (horizontales) parcourues le jour et la nuit par les groupes reflètent les variations des rythmes d'activités des animaux même s'il existe des différences entre eux.

Ainsi, les déplacements diurnes des groupes "Manga's Band" et "Tamarindus Band" sont plus importants que leurs déplacements nocturnes. Respectivement, ces groupes se déplacent en moyenne, le jour, de 687,8 m (SEM $\pm 39,8$) et 910,9 m (SEM $\pm 66,1$) et la nuit de 89,9 m (SEM $\pm 18,5$) et 211,2 m (SEM $\pm 43,6$), soit une distance moyenne totale respective en 24h de 777,7 m (SEM $\pm 49,5$) et de 1122,1 m (SEM $\pm 78,4$).

Le groupe "Tamarindus Band" (figure n°45) parcourt donc en 24 heures plus de distance que le groupe "Manga's Band" (figure n°44) et cette différence est statistiquement significative le jour ($t_{9,9}=3,047$; $p<0,0035$) comme la nuit ($t_{9,9}=2,855$; $p<0,0078$).

Les distances moyennes diurnes parcourues par chacun des groupes ne varient pas entre les saisons (Groupe "Tamarindus Band" : $t_{5,3}=0,137$; $p<0,4473$; Groupe "Manga's Band" : $t_{5,3}=1,18$; $p<0,136$) et entre les phases 1 et 2 et la phase 3 (Groupe "Tamarindus Band" : $t_{4,1}=0,312$; $p<0,3851$; Groupe "Manga's Band" : $t_{4,1}=0,155$; $p<0,4418$).

Figure n°44 : Distances moyennes mensuelles parcourues en 24 h par le groupe «Manga's Band»

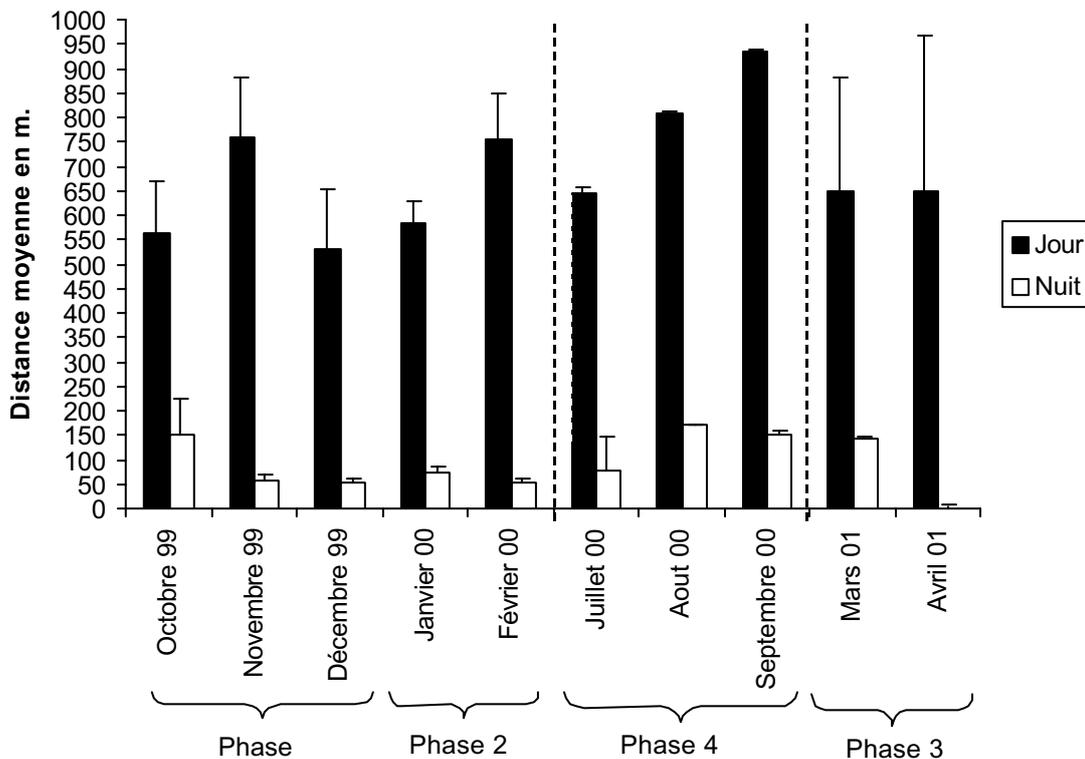
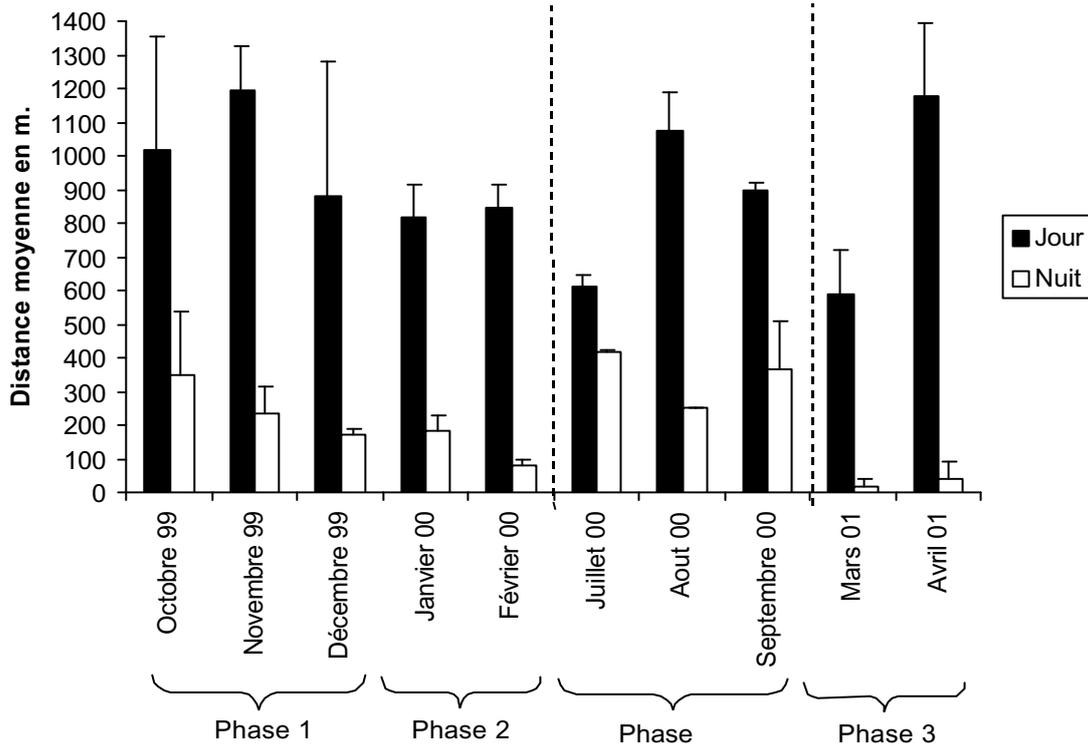


Figure n° 45 : Distances moyennes mensuelles parcourues en 24 h. par le groupe «Tamarindus Band»



Cependant, les distances moyennes nocturnes des groupes varient entre les saisons (Groupe " Tamarindus Band " : $t_{5,3}=-4,739$; $p<0,0007$; Groupe " Manga's Band " : $t_{5,3}=3,321$; $p<0,0053$). Les distances nocturnes parcourues augmentent donc en saison sèche par rapport à celles de la saison des pluies.

3.5.6. Les hauteurs de déroulement des activités diurnes

La hauteur moyenne des activités des mères et des jeunes (Figure n°46 et n°47) se situe entre 5 mètres et 6 mètres (Mère : 5,9m ; $\pm 0,29$. / Jeune : 5,2m ; $\pm 0,34$).

Figure n° 46 : Variations mensuelles des hauteurs moyennes des activités des mères

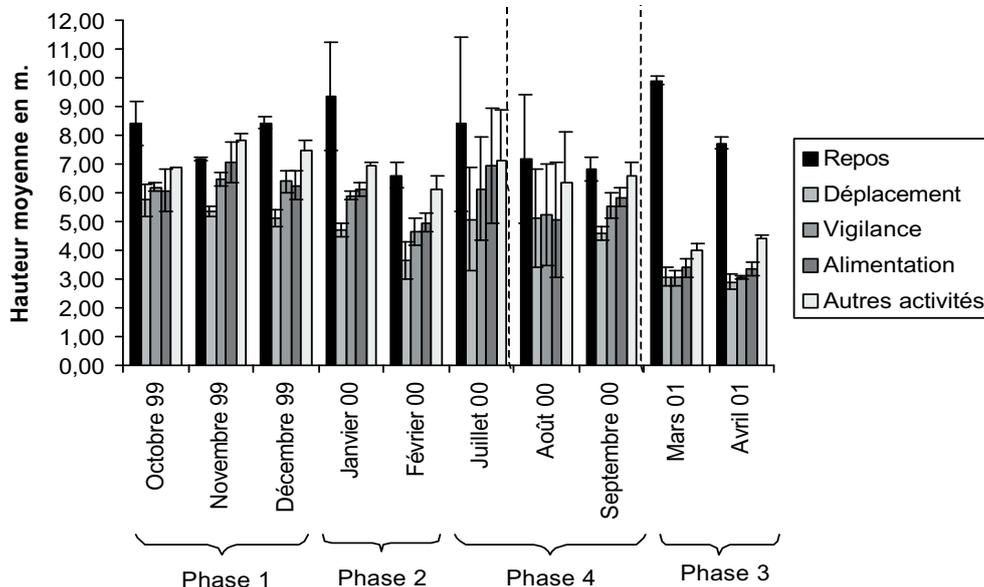
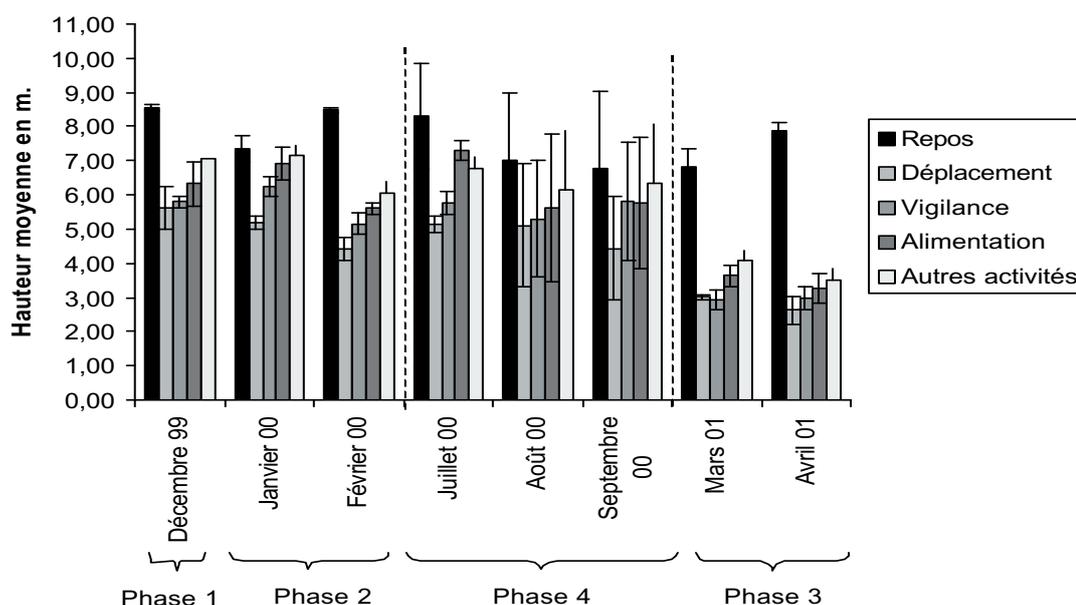


Figure n° 47 : Variations mensuelles des hauteurs moyennes des activités des jeunes



Les comportements alimentaires des membres de la dyade maternelle occupent donc la partie supérieure des végétaux. Leurs hauteurs ne varient pas entre la saison des pluies et la saison sèche (Mère : $t_{5,3} = -1,027$; $p < 0,167$; Jeune : $t_{5,2} = -1,119$; $p < 0,15$) mais varient entre les phases 1 et 2 et la phase 3 où elles diminuent (Mère : $t_{3,1} = 7,3$; $p < 0,0027$; Jeune : $t_{3,1} = 7,098$; $p < 0,167$; $t_{5,3} = -1,027$; $p < 0,001$). Sur l'ensemble de la durée de l'étude, les hauteurs moyennes de cette activité ne diffèrent pas non plus entre la mère et son jeune ($\rho_9 = 0,883$; $t_{8,8} = 4,986$; $p < 0,0008$).

Par contre, les hauteurs moyennes des déplacements des mères sont légèrement mais significativement plus basses en saison des pluies qu'en saison sèche (Saison : $t_{5,3} = -1,912$; $p < 0,0461$). Celles des jeunes baissent aussi entre les phases 1 et 2 et la phase 3 (Phases : $t_{3,1} = 6,712$; $p < 0,0013$) mais ne changent pas entre les saisons (Saison : $t_{5,2} = -0,858$; $p < 0,21$).

Les hauteurs mensuelles moyennes de l'activité «Repos» des membres de la dyade maternelle sont supérieures à celles de l'ensemble des autres activités. Ainsi, mère et jeune exploitent les parties centrales et hautes de la forêt pour l'ensemble de leurs activités.

3.5.7. Composition et valeur énergétique des régimes alimentaires solides

3.5.7.1. La composition

Trois régimes alimentaires reconstitués à partir des observations diurnes des quantités moyennes de matière fraîche solide ingérée par jour et par mois des membres de la dyade maternelle ont été analysés. Les deux premiers concernent les régimes alimentaires solides de la première moitié de la saison des pluies (décembre-janvier-février) et de trois des mois de la saison sèche (juillet-août-septembre) des quatre mères, tandis que le troisième regroupe les régimes alimentaires solides des deux jeunes suivis

en mars et avril.

La teneur en nutriment de ces trois régimes alimentaires solides moyens journaliers a été calculée à partir des analyses du laboratoire de Recherche et d'Expertise de la Société Scientifique d'Hygiène Alimentaire (Tableau n°20).

Tableau n° 20 : Teneur en nutriments des régimes alimentaires solides moyens des mères en saison des pluies et en saison sèche et des jeunes pendant la phase 3 (en % du poids sec)

	Femelles adultes Déc./Janv./Février	Femelles adultes Juill./Août/Sept.	Jeunes Mars/Avril
Cellulose	9,10	13,20	22,40
Protides	8,20	6,93	10,68
Lipides	2,31	5,53	2,25
Glucides	35,7	18,9	7,8
Calcium	0,33	0,66	0,62
Phosphore	0,15	0,12	0,18

Analyses réalisées par le laboratoire de Recherche et d'Expertise de la Société Scientifique d'Hygiène Alimentaire

Les régimes alimentaires solides des mères sont pauvres en cellulose et en lipides. Le régime de saison sèche paraît moins riche que celui de saison des pluies (environ deux fois moins de glucides, baisse de 20% des protéines, augmentation de 50% de la cellulose et plus de deux fois plus de lipides) mais les différences constatées ne sont pas statistiquement significatives ($D_{6,6}=0,13$; $p<0,4405$).

Le régime alimentaire solide du jeune est, lui, plus riche en cellulose et en protides que celui de sa mère en début de saison des pluies. Les glucides n'en représentent, par contre, qu'une faible part. Ces deux régimes sont statistiquement différents ($D_{6,6}=0,35$; $p<0,0027$).

3.5.7.2. La valeur énergétique

La moyenne des calories absorbées par jour par les mères en saison des pluies et en saison sèche semblent couvrir les dépenses énergétiques de leur métabolisme basal (Tableau n°21). En effet, d'après Daniels (1984), le métabolisme de base d'un adulte de 2,33 Kg de l'espèce *Eulemur fulvus* en captivité consomme 36 864 Cal/24h.

Tableau n° 21 : Valeur calorique des régimes alimentaires solides des mères et de leur jeune

	Femelles adultes Déc./Janv./Février	Femelles adultes Juill./Août/Sept.	Jeunes Mars/Avril	Unité
Cellulose	33343,9	31707,4	6026,4	Cal/12h
Protides (1)	27331,6	16637,1	2872,6	Cal/12h
Lipides (2)	17357,8	29872,6	13752	Cal/12h
Glucides (3)	119024,6	45370	2102,5	Cal/12h
Total (1)+(2)+(3)	163714	91879,7	18727,1	Cal/12h
Total	194057,9	123587,1	24753,5	Cal/12h

La cellulose est séparée des autres nutriments car son rôle énergétique est singulier. Sa digestion procure de l'énergie aux animaux qui sont capables de la digérer. Autrement, elle contrarie la digestion en occupant un volume qui pourrait être utilisé par d'autres nutriments. Les capacités digestives de la cellulose de l'espèce *Eulemur fulvus* sont inconnues.

Ainsi, entre la saison des pluies et la saison sèche, la valeur calorique du régime alimentaire solide des mères diminue de près de 44%. Ce sont les calories liées à l'ingestion de glucides qui baissent le plus (61,9%). Celles liées aux protéides sont aussi moins représentées (39,1%) tandis que les calories produites par l'absorption de lipides augmentent de manière importante (72,1%).

En saison des pluies, les dépenses énergétiques allouées au métabolisme basal des femelles représentent alors 22,5% de leurs entrées énergétiques tandis qu'en saison sèche, elles sont estimées à 40,1% de ces dernières.

Pour les jeunes, aucune donnée de comparaison n'est disponible.

3.5.8. Résumé

Les régimes alimentaires solides et mensuels des mères et de leur jeune dépendent en partie de la disponibilité des parties nourricières distinguées par espèces. Par contre, la consommation des catégories de parties consommées n'y est pas liée, à l'exception de celle des feuilles matures que les jeunes recherchent en saison sèche où elles sont peu abondantes.

De même, les membres de la dyade maternelle ne semblent pas éviter les parties qu'ils ingèrent en fonction de la présence des phénols et des alcaloïdes. Ces composés secondaires paraissent autant répandus dans le milieu que dans les régimes alimentaires solides de la mère et du jeune.

Par ailleurs, les mères ingèrent, le jour, de grandes quantités de matière fraîche pendant les trois premiers mois de la période de lactation. Ensuite ces quantités diminuent. Elles ne varient pas entre les saisons et leur moyenne est d'environ 350 g. L'estimation des quantités de matière fraîche mangée la nuit (en quantité moindre) confirmerait cette temporalité des prises alimentaires. Mais, leur méthode d'estimation est grossière.

Les jeunes consomment le jour environ 136 g de matière fraîche. Les quantités ainsi ingérées augmentent au cours des deux premières phases de son développement et se stabilisent ensuite.

Contrairement à la prise alimentaire, les activités d'alimentation et de déplacement, crépusculaires et centrées sur l'aube pendant la saison des pluies, deviennent véritablement nocturnes en saison sèche. Les animaux se déplacent selon une série de pics qui sont liés à ceux de l'alimentation. Parallèlement à cela, les distances nocturnes moyennes parcourues par les deux groupes augmentent aussi. Par contre, rythmes et distances diurnes ne changent pas.

Enfin, les hauteurs où se déroulent les activités alimentaires et les déplacements des mères et des jeunes sont similaires et correspondent à la moitié supérieure des formations végétales. Celles de l'activité alimentaire ne changent pas d'une saison à

l'autre mais diminuent pendant la phase 3 tandis que celles des déplacements diminuent uniquement entre la saison des pluies et la saison sèche. Les membres de la dyade se reposent dans les parties les plus hautes des arbres.

La composition des régimes alimentaires solides des mères en saison des pluies, malgré des variations des proportions de cellulose, de lipides (à la hausse) et de glucides (à la baisse) est similaire à celle de la saison sèche. Celle des jeunes (fin de saison des pluies), par contre, ne correspond pas à celle de saison des pluies des mères. Leur régime alimentaire solide est plus riche en cellulose mais plus pauvre en glucides.

Par contre, entre la saison des pluies et la saison sèche, la quantité de calories absorbée par les mères diminue de presque de moitié. La composition de leur régime est donc énergétiquement moins riche et ce sont les calories produites par l'ingestion de glucides qui diminuent le plus.

Pour les mères, les dépenses énergétiques liées au métabolisme basale semble, toutefois, couvertes. Il en serait de même pour les jeunes puisque aucune mort n'a été constatée entre les deux saisons.

4. DISCUSSION

L'ontogenèse du comportement alimentaire du jeune lémurien de l'espèce *Eulemur fulvus* en forêt sèche se construit en 4 phases distinctes d'inégales durées (Tableau n°22) : (1) la phase d'allaitement, le jeune dépend de sa mère, explore son environnement et ingère sa première nourriture solide ; (2) la phase du sevrage alimentaire et social, la relation mère-jeune s'affaiblit, la proportion de temps consacrée au régime alimentaire non lacté par le jeune dépasse celle dédiée à l'allaitement et la mère lui refuse la mamelle de plus en plus fréquemment ; (3) la phase d'alimentation simultanée (" co-feeding ", terme employé par Nicolson, 1987), jeune et mère synchronisent leurs habitudes alimentaires, (4) le jeune est un membre à part entière du groupe, passant plus de temps en compagnie des autres congénères que de sa mère pendant les phases d'alimentation. Les comportements et habitudes alimentaires de l'adulte sont alors acquis.

Tableau n°22 : Les quatre phases de l'ontogenèse du comportement alimentaire du jeune lémurien de l'espèce *Eulemur fulvus* en forêt sèche

Phases	Régime et comportement alimentaires	Caractéristiques générales
Phase 1 (naissance à 3 mois)	Régime alimentaire lacté Premières explorations et prises de nourriture solide	Observation du plus grand nombre de tétées
		Augmentation des temps d'allaitement
		Les tentatives de tétées sont des succès
		La plupart des tétées sont stoppées par le jeune
		Le plus grand nombre de séquences d'exploration est observé
		Premières ingestions de parties de végétaux
		Fort recouvrement des régimes alimentaires solides de la mère et du jeune
		Equivalence de la diversité des régimes alimentaires solides
		Absence de synchronisation des rythmes journaliers de l'activité alimentaire entre les membres de la dyade
		Lien mère-jeune fort
Premières marques d'indépendance		
Phase 2 (4 à 5 mois)	Régime alimentaire mixte (lait et items alimentaires solides) Sevrage alimentaire et social	Le temps consacré à manger des aliments solides dépasse celui dédié à l'allaitement par le jeune
		Fort recouvrement des régimes alimentaires de la mère et du jeune
		Diversité comparable des régimes alimentaires de la mère et du jeune
		Autant de tentatives de tétées réussissent et échouent
		Affaiblissement du lien mère-jeune
		L'activité dominante de la mère pendant l'allaitement n'est plus l'Allo-toiletage et la Vigilance mais le Repos. Recul des soins maternels
Phase 3 (6 à 7 mois)	Régime alimentaire très largement solide Période de " Co-feeding "	Synchronisation des rythmes journaliers de l'activité Alimentation du jeune et de sa mère
		Renforcement de la distanciation du lien mère-jeune
		L'exploration et le jeu solitaire sont remplacés par des jeux sociaux
Phase 4 (10 à 12 mois)	Régime alimentaire solide et comportements d'alimentation de la mère acquis par le jeune	Le jeune a acquis le régime alimentaire de l'adulte (sa mère)
		Corrélation entre les séquences d'alimentation du jeune et de la mère et des autres individus du groupe
		Le jeune passe plus de temps pendant les séquences d'alimentation avec les autres individus de son groupe qu'avec sa mère

Les phases 3 et 4 sont séparées par deux mois (mai et juin) qui correspondent à la période des accouplements. Mais aucune donnée n'est disponible. Ainsi, la durée des phases 3 et 4 indiquée dans cette étude est artificielle. La transition de l'une à l'autre peut se situer dans cet intervalle. Cependant, cela ne remet pas en cause le nombre de phases. En effet, les conclusions produites à partir de l'étude des données correspondant à la phase 4 viennent renforcer celles de la phase 3. Entre les deux phases, à l'inverse de ce qui est observé entre les phases 1 et 2 et les phases 2 et 3, il n'y a pas de changement important dans le comportement alimentaire du jeune mais une différence de degrés.

L'abandon du régime lacté pour un régime alimentaire solide est progressif mais s'intensifie pendant la période de sevrage. Cette transition est observée chez d'autres espèces de primates (Gould, 1990). Nicolson et Demment (1982), pour les babouins, et Gomendio (1991) et Ôta et *al.* (1991) pour des macaques, constatent aussi que sevrage et développement du comportement alimentaire solide sont liés.

La reproduction du régime alimentaire solide de la mère par le jeune est rapide. Dès le troisième mois d'existence, les proportions des items ingérés par la mère et son jeune se recouvrent déjà fortement alors que le lait est la principale source de nourriture de ce dernier.

Quelles que soient la phase de développement ou la saison, les deux membres de la dyade maternelle sont frugivores-folivores et complètent leur régime alimentaire solide par des fleurs. Cette frugivorie-folivorie est observée à Madagascar en forêt humide (Vasey, 2000 ; Overdorff, 1993, 1992) et en zone sèche (Simmen et *al.*, en préparation) dans des proportions similaires. Mais, seul Vasey (2000) rapporte une consommation annuelle importante de fleurs par les adultes. Par contre, Tattersall (1977) signale, pour Mayotte, en forêt humide et en saison des pluies, une consommation de feuilles supérieure à celle que j'observe. Quant à Sussman (1974), il note une folivorie prononcée de la sous espèce *E. f. rufus* en forêt de transition entre zones humides et sèches (Madagascar).

Parallèlement à l'adoption du régime frugivore-folivore de la mère, les habitudes alimentaires, au travers de la synchronisation des rythmes journaliers de l'activité «Alimentation», sont acquises par le jeune. Notons que mère et jeune comme les autres membres du groupe partagent les mêmes sites de nourriture en même temps. Ainsi mère et jeune se nourrissent au cours de deux pics d'activités majeurs, l'un en début de matinée et le second en seconde moitié d'après-midi. Cette bimodalité des phases alimentaires journalières chez *E. f.* est rapportée par Tattersall (1977) et Sussman (1974), ainsi que chez d'autres espèces de lémuriers (Sussman et Tattersall, 1976 ; Overdorff, 1988).

La synchronisation des séquences d'ingestion et le partage du site de nourrissage entre la mère et le jeune au cours de son ontogenèse sont aussi communs à de nombreuses espèces de primates (Watts, 1985 ; Whitehead, 1986 ; Boinsky et Fragaszy, 1989 ; King, 1994) et, plus largement, de mammifères (Galef, 1977, 1982, 1996) et d'oiseaux (Krebs, 1973 ; Avery, 1994).

4.1. Les mécanismes sous-jacents favorisant la transition d'un régime lacté à un régime alimentaire solide

Les mécanismes sous-jacents à la transition d'un régime lacté à un régime alimentaire solide sont difficiles à mettre en évidence en milieu naturel comme en captivité. Dans un premier temps, le passage d'une alimentation lactée au régime alimentaire solide de l'adulte par le jeune lémurien est sans doute favorisé par la diminution de la production laitière de la mère et la baisse de la sécrétion par le jeune de lactases permettant sa digestion (Rozin et Pelchat, 1988). D'une part, le jeune ne pourrait plus se contenter d'une seule source de nourriture sous peine d'avoir continuellement faim alors que sa masse corporelle et donc ses besoins énergétiques s'accroissent (Nicolson et Demment, 1982). Ces changements physiologiques pourraient d'ailleurs jouer le rôle de facteurs d'accélération du processus du sevrage. D'autre part, l'absorption d'un lait devenu difficile à digérer provoquerait chez lui des nausées et conférerait au lait une palatabilité réduite (Jonhson et *al.*, 1974), d'autant plus que le goût du lactose semble être perçu comme peu sucré (Rozin et Pelchat, 1988). A cela, il faudrait ajouter la pauvreté en lipides du lait en fin de période d'allaitement (Buss et *al.*, 1976).

Cependant, Ota et *al.* (1991) montrent que, si la composition du lait change entre le début et la fin de la période de lactation chez *Macaca fuscata*, les teneurs en sels minéraux et en nutriments augmentent (exception faite du potassium qui décroît et du lactose qui reste stable). Ces auteurs soulignent aussi que ces variations sont comparables à celles observées chez des animaux domestiques, tels la vache, le lapin et le porc, (Revue in Ôta et *al.*, 1991, p 45).

La richesse intrinsèque du lait de *Eulemur fulvus* pourrait expliquer en partie la transition entre le régime alimentaire lacté et le régime alimentaire solide. En effet, le lait des prosimiens est considéré comme un des laits les moins énergétiques chez les primates (Buss et *al.*, 1976), celui des autres primates étant lui-même moins riche que celui de la plupart des autres ordres de mammifères (Hanwell et Peaker, 1977) du fait de sa plus importante dilution et donc du plus faible transfert d'énergie par unité de volume (Ofstedal, 1984).

Par ailleurs, parmi les prosimiens, le lait du genre *Eulemur* est aussi un des plus pauvres même si celui de l'espèce *E. fulvus* reste un des plus riches de ce genre (Tilden et Ofstedal, 1997). Il est très riche en lactose (70% de l'énergie contenue) tandis que sa teneur en lipides et protides est faible (Buss et *al.*, 1976 ; Tilden et Ofstedal, 1997). Buss et *al.* (1976) ont estimé que la teneur en protides fournit, cependant, près d'1/5 de l'énergie contenue dans le lait, ce qui est une des proportions les plus fortes connues chez les primates.

Il est, cependant, difficile de commenter ces résultats. Les études sur les compositions chimiques et la teneur en protides, lipides et glucides des laits des primates sont réalisées à des phases différentes des périodes de lactation des espèces. Elles sont aussi effectuées sur des animaux captifs dont les besoins énergétiques et l'alimentation diffèrent de ceux d'animaux vivant en liberté.

Toutefois, le plus lent développement du jeune lémurien (durée entre la naissance et le sevrage) par rapport à celui des autres espèces de la famille des lemuridae (Klopfer, 1974 ; Doyle, 1979) pourrait être dû à un faible apport énergétique lacté journalier (Ofstedal, 1984) comme cela est observé chez d'autres mammifères (Clutton-Brock, 1991). La production d'un lait peu calorique serait une autre adaptation de l'espèce aux contraintes environnementales. En effet, de nombreuses espèces de prosimiens ont

adopté des comportements d'économie d'énergie (Herbers, 1981 ; Pollock, 1989) en relation avec leur faible métabolisme basal (Müller, 1983, 1985 ; Daniel, 1984).

Ainsi, arrivés à un certain stade de développement, alors que les déplacements et les comportements d'exploration et de jeux augmentent, les jeunes lémuriens ne peuvent plus dépendre du seul lait maternel. Ils se mettent à consommer des aliments solides riches en protéines comme les fleurs ou certaines feuilles en complément des fruits mûrs qui leur procurent de l'énergie. Clutton-Brock (1977) estime, qu'à ce stade, les jeunes animaux recherchent d'ailleurs une nourriture riche en protéines et facile à digérer. Des tétés sporadiques doivent aussi compléter la faible teneur en glucide du régime alimentaire solide mesurée pour cette phase même si, toutes n'ont pas un caractère nutritionnel (Mendl et Paul, 1989).

4.2. Les apprentissages favorisant l'acquisition du régime alimentaire solide et les habitudes alimentaires de la mère par le jeune

Les apprentissages favorisant l'acquisition du régime alimentaire et les habitudes alimentaires de la mère et plus généralement des adultes par le jeune sont tout aussi compliqués à mettre en évidence que les mécanismes précédents. Différents types d'apprentissage sont requis et il est difficile d'en définir l'importance et la temporalité. Dans un premier temps, la transmission des saveurs des aliments consommés par la mère est certainement médiatisée in utero (Schaal, 1988) puis, ensuite, par le lait comme cela a été démontré chez le rat par Galef et Sherry (1973). Wyrwicka (1981) considère ce premier apprentissage (à partir du lait) comme un facteur facilitant l'introduction de la nourriture solide dans le régime alimentaire du jeune. Par ailleurs, Galef (1971) souligne que la première prise de nourriture chez le rat est réalisée en compagnie de sa mère et Galef et Clark (1972) montrent que cette exposition est suffisante pour que, lorsque le jeune est séparé de sa génitrice, ses choix alimentaires correspondent à ceux qu'ils vient d'apprendre.

La proximité entre les membres de la dyade maternelle lorsque le jeune lémurien est en bas âge permet ce type d'exposition. Cependant, les premières prises de nourriture du jeune ne sont pas statistiquement corrélées avec les prises alimentaires de sa mère au contraire de ce qui est rapporté pour les gorilles (Watts, 1985) et les singes hurleurs (Whitehead, 1986) ou pour les primates non grégaires (Nash, 1993).

Cet apprentissage précoce n'est peut-être pas nécessaire. En effet, chez les organismes les plus complexes et, en particulier les mammifères et les oiseaux, les systèmes cognitifs d'acquisition de l'information sont relativement labiles et se construisent en fonction des expériences des individus pendant les premiers âges de leur existence (Robert, 1970 ; Bowlby, 1971). Autrement dit, manipuler une future source de nourriture au cours d'une phase d'exploration, la goûter et la sentir, ou jouer avec elle au cours d'une phase de jeu « d'objets » pourrait suffire à provoquer une familiarisation de l'individu avec elle, familiarisation qui viendrait renforcer ponctuellement un apprentissage ou faire "écho" à une expérience. Ainsi, la prise de lait maternel, les premières ingestions de parties solides de végétaux, seul ou en compagnie de la mère, les explorations de parties alimentaires et le jeu « d'objets » sont des événements observés conjointement pendant

les phases 1 et 2. Ils expliqueraient à la fois, pourquoi le recouvrement des régimes alimentaires solides des membres de la dyade maternelle le troisième mois de vie du jeune soit déjà élevé alors que les séquences communes d'alimentation sont rares et pourquoi le régime alimentaire solide du jeune est plus diversifié que celui de sa mère sur l'ensemble des deux premières phases de son développement.

Ainsi, le jeune semble construire son régime alimentaire solide en fonction de ses expériences individuelles. En effet, il consomme mensuellement au cours de sa première année d'existence de nombreuses parties de végétaux qui ne figurent pas au menu de sa mère (elles sont rarement ingérées en proportion importante). Leur nombre est le plus important pendant les phases 2 et 3 ainsi que pendant les premiers mois de la phase 4. On peut supposer qu'au cours de ses phases où le jeune passe d'un régime alimentaire lacté à un régime alimentaire solide et d'un régime de saison des pluies à un régime de saison sèche, il soit amené à ajuster ses prises alimentaires. Au-delà de la reproduction du régime alimentaire solide de sa mère, «l'attrait de la nouveauté» favoriserait cette flexibilité. Ainsi, il est possible que ces «expérimentations alimentaires» soient motivées par la variations des productions des espèces végétales. L'hypothèse qu'elles soient aussi déterminées par son statut social encore mal défini dans le groupe n'est étayée par aucune observation. Cette expérience individuelle d'ordre alimentaire du jeune est observée pour la première fois chez les primates.

Comme le souligne Dawkins (1971), l'exposition du jeune aux sources de nourriture consommées par l'adulte et ses expériences individuelles propres conduisent à l'acquisition d'un régime alimentaire proche de celui de l'adulte tout en étant source de variabilité individuelle. Le jeune lémurien développerait donc un comportement alimentaire différent de certaines espèces de mammifères qui n'ont pas besoin d'être exposées préalablement à leurs sources de nourriture pour les identifier (Zahorik et Houpts (1981). De plus, Cette flexibilité pourrait aussi avoir valeur d'adaptation aux changements de l'environnement et faciliter la survie d'une population dans un milieu après sa migration.

Deux modes d'apprentissage sont vraisemblablement simultanée au cours de cette ontogenèse : l'apprentissage par essai/erreur et l'apprentissage par observation. L'apprentissage par essai/erreur est rapporté chez de nombreuses espèces de primates (Milton, 1993) même s'il semble risqué en terme de survie (Bryant et *al.*, 1992). Certains le considèrent aussi comme un apprentissage des sources de nourriture à éviter -toxiques ou répulsives- soit par l'intermédiaire de la régurgitation (Galef et Sherry, 1973), soit par entraînement à une manipulation particulière (Boinski et Fragaszy, 1989).

Cet apprentissage consiste notamment en un conditionnement opérant dans lequel l'aliment est associé à son effet bénéfique ou toxique («bien-être physiologique»). Les items explorés, en plus de faire référence à ces renforcements antérieurs, procurent de nouvelles réponses qui sont dépendantes de leur qualité nutritive en plus de celles liées à la palatabilité génétiquement déterminée des sucres (Fantino, 1989 ; Simmen, 1992). D'ailleurs, des modes particuliers de sélection des fruits ont été développés par l'espèce. Les membres des six dyades maternelles observées semblent utiliser l'odorat pour estimer le degré de maturité du fruit. D'autres espèces du genre *Eulemur* et *Lemur* explorent aussi via l'olfaction un fruit nouveau (Fornasieri et *al.*, 1990). L'olfaction est, par ailleurs, signalée comme un des sens largement utilisé par les prosimiens lorsqu'ils sont confrontés à des objets auxquels ils ne sont pas habitués (Beverly et Rumbaugh, 1979). La sensibilité des jeunes à la nouveauté serait un autre facteur favorisant le déclenchement de l'ensemble de ces processus cognitifs (Itani, 1958 ; Visalberghi et Fragaszy, 1990).

L'apprentissage par observation (Pallaud, 1982) repose sur l'identification d'un modèle par le jeune même si, Giraldeau et Galef (2001) avancent que certains apprentissages et notamment ceux des rythmes alimentaires journaliers pourraient découler de l'installation d'une routine déclenchée par les autres individus du groupe sans que ceux-ci servent d'exemple. Cependant, la mère produit une attraction sur le jeune qui induit en partie son comportement. Il s'éloigne peu d'elle et plusieurs auteurs constatent que, chez les primates, le jeune lui porte un intérêt particulier, notamment au cours de ses comportements alimentaires (Cambefort, 1981 ; Whitehead, 1986 ; Shettleworth, 1987). Elle agit comme «modèle» comportemental.

Cet apprentissage est indirectement observé entre les deux membres de la dyade maternelle. Si les postures et les modes de consommations des parties nourricières semblent être stéréotypés, la synchronisation des rythmes alimentaires journaliers des membres de la dyade maternelle n'intervient qu'en phase 3. De même, le recouvrement des régimes alimentaires solides respectifs et les fréquences des séquences alimentaires conjointes entre le jeune et sa mère et le jeune et les autres membres de son groupe plus âgés que lui augmentent de la phase 1 à la phase 4. Il faut y ajouter aussi que le jeune initie rarement les séquences alimentaires. Ainsi l'observation du comportement de la mère et des autres classes d'individus par le jeune faciliterait la transmission sociale de l'information et déboucherait sur un apprentissage social. Par ce biais, il apprendrait "quoi" et "quand" manger, "quoi éviter" et "où" et "comment" manger (Galef et Giraldeau, 2001).

L'importance du "tuteur" est connue chez les oiseaux lors de la localisation de la nourriture (Avery, 1994 ; Beauchamp et Kracelnik, 1991 ; Krebs, 1973) ou de l'identification de son type (Nicol et Pope, 1996) et la manière de la consommer (Lefebvre et al., 1997 ; Campbell et al., 1999 ; Fritz et Kortschal, 1999). L'importance du modèle est aussi reconnue chez les mammifères dans la transmission de la localisation de la nourriture et de son identification comme dans celle de l'heure d'alimentation (Galef, 1983, 1996 ; Galef et White, 1997), notamment chez les primates (Cambefort, 1981 ; Watts, 1985 ; Whitehead, 1986). En fait, la proximité d'un individu plus expérimenté est importante en terme de réussite (Boinski et Fragaszy, 1989 ; Milton, 1993). Feldman et Klopfer (1972) montrent que le jeune *E. fulvus*, qui observe sa mère entrain de réaliser une tâche (ici sans rapport avec une source alimentaire), améliore son taux de réussite lorsqu'il se trouve dans une situation identique à celle de sa mère. D'autres auteurs ont, depuis, démontré que la manipulation d'un item nourricier et sa consommation sont facilitées dans un contexte social (Galef, 1988, 1995 ; Hikami, 1991 ; Visalberghi et Fragaszy, 1995 ; Fragaszy et al., 2002).

L'apprentissage par observation jouerait aussi le rôle de facilitation par renforcement des stimulations (Watts, 1985 ; Lefebvre, 1993 ; King, 1994 ; Byrne et Russon, 1998). Cependant si cet apprentissage est nécessaire, il n'est pas suffisant. Le jeune lémurien consacre, jusqu'en phase 4, plus de temps à l'activité alimentaire que sa mère, ce qui implique une efficacité moindre dans l'exploitation de la nourriture (découverte et/ou consommation). Cela est aussi signalé par Janson et Van Schaik (1993) pour d'autres espèces de primates. Cette différence pourrait aussi correspondre aux temps consacrés par le jeune à tester d'autres sources de nourriture que celles exploitées par la mère.

Les différents types d'apprentissage envisagés pour expliquer l'acquisition des régimes alimentaires et des comportements qui leur sont connexes dépendent donc de nombreux facteurs. Ils sont aussi variables d'une espèce à l'autre (Hauser, 1988 ; Byrnes et Byrnes, 1993 ; Boesch et Tomasello, 1998 ; Whiten et al., 1999). Gousset et

Roeder (2001) trouvent que, lors de l'introduction d'une nouvelle source de nourriture, les individus de l'espèce *Eulemur macaco* développent un comportement exploratoire individuel de celle-ci plutôt qu'un comportement d'ordre social. Ces auteurs pensent que la qualité de l'item nourricier favorise certaines approches plutôt que d'autres. Elles seraient d'ordre adaptative. Par exemple, l'exploration des fruits (cas de l'expérience de Gousset et Roeder ci-dessus) ne nécessiterait pas un apprentissage social au contraire des feuilles pouvant contenir de nombreux composés secondaires dangereux pour la survie de l'individu (Whitehead, 1986). Les types d'apprentissage pourraient aussi dépendre de la disponibilité des ressources et dans le cas d'une ressource rare, il y aurait uniquement apprentissage social (Lefebvre et Giraldeau, 1996).

La médiation sociale doit cependant être un mode d'apprentissage très répandu chez les primates, y compris chez les lémuriniens (surtout apprentissage par observation) car la durée de leur développement est plus longue que celles des autres mammifères en général (Clutton-Brock et Harvey, 1977) et les informations acquises par les apprentissages ont plus de temps pour être engrammées et se stabiliser afin de devenir des habitudes alimentaires. Le rôle de la mère est alors primordial car elle pourrait servir de référent au jeune comme pour les autres comportements. En effet, le lien qui unit les membres des dyades maternelles chez les mammifères est émotionnellement puissant (Galef, 1988 ; Bowlby, 1971). Ce lien, qui octroie au jeune un «espace sécurisant», permet aux comportements de se développer et aux différents apprentissages de s'installer. Dans le cas de l'alimentation, il favorise la définition d'un cadre alimentaire (un environnement) à l'intérieur duquel se différencie le consommable du non consommable.

4.3. L'évolution générale de la relation mère-jeune

L'ontogenèse du jeune lémurien de la naissance au sevrage en forêt sèche (Tableau n°23) correspond à celle des individus de la même espèce étudiés en captivité (Klopfer and Klopfer, 1970 ; Klopfer, 1974 ; Vick and Conley, 1976 ; Klopfer and Boskoff, 1979). Harvey et *al.* (1987) rapportent que le jeune de cette espèce est sevré, en moyenne, à 135 jours. Les quatre jeunes pour lesquels nous connaissons la semaine de naissance le sont entre leurs 140^{ème} et 150^{ème} jour d'existence. Cette durée est la plus grande au sein de la famille des lemuridae (Klopfer, 1974 ; Doyle, 1979 ; Harvey et *al.*, 1987).

L'évolution de la relation mère-jeune, qui se traduit par un recul des soins maternels et une prise d'indépendance du jeune *Eulemur fulvus*, est commune, dans ses grandes lignes et malgré une temporalité propre et des conditions environnementales particulières, à celle de l'ensemble des espèces de mammifères (Clutton-Brock, 1991 ; Festa-Bianchet, 1988). Elle s'apparente aussi à celle des oiseaux au travers, par exemple, du refus des adultes de nourrir systématiquement au nid les individus les plus vieux de la portée (Stamps, et *al.*, 1985).

Chez les primates, la prise d'indépendance du jeune est rapportée par de nombreux auteurs : Deputte (1986) pour le mangabey (*Lophocebus albigena*), Lawick-Goodall (1971) pour le chimpanzé (*Pan troglodytes*), Hinde & Spencer-Booth (1967) pour le macaque rhésus (*Macaca mulatta*), Schaller (1965) pour les gorilles (*Gorilla gorilla*) ou De Vore (1963) pour le babouin Chacma (*Papio ursinus*) ; Klopfer et Boskoff (1979), Doyle (1979) et Klopfer et Klopfer (1970) pour *E. fulvus* et *L. catta*, Gould (1990) pour *L. catta* et Curtis et Zaramondy (1999) pour *Eulemur mongoz*.

L'affaiblissement de la relation mère-jeune est illustré par l'augmentation des distances qui séparent le jeune de sa mère. D'autres paramètres éthologiques, comme le refus d'allaiter appréhendé au travers de la baisse de la fréquence des allaitements et de l'augmentation des échecs de leurs tentatives comme au travers du fait que la mère ne laisse plus le jeune arrêter de lui-même les tétées, le confirment. Ôta et *al.* (1991), Gomendio (1991) et Roseblum et Sunderland (1982), pour les macaques (*Macaca fuscata*), Van de Rijt-Ploij et Plooi (1987) pour les chimpanzés, et Gould (1990) pour *L. catta* observent aussi cette privation grandissante de l'accès à la mamelle par la mère lorsque le jeune grandit.

Les distances séparant le jeune de sa mère mesurées pendant l'activité alimentaire et rendant compte de ce processus sont comparables à celles des autres activités de la naissance à la phase 3. Par contre, en saison sèche, elles continuent de croître alors que celles estimées au cours des autres activités se réduisent (exception faite de l'activité Déplacement).

Parallèlement à la maturation du système locomoteur et au changement du régime alimentaire, les proportions de temps consacrées au jeu social, par l'intermédiaire duquel le jeune entre en contact avec les autres membres du groupe, deviennent de plus en plus importantes et supplantent celles dédiées aux comportements exploratoires. Cette socialisation est commune aux espèces de primates vivant en groupe comme le *L. catta* (Hosey et Jacques, 1994). Ces différentes étapes sont décrites par Harlow et Harlow (1965) dans leur théorie des affinités.

Par contre aucune phase de régression, lors de l'acquisition de l'indépendance alimentaire, n'est constatée chez les jeunes lémuriers de Mayotte alors que des régressions interviennent au cours de l'ontogenèse de nombreuses espèces animales et se traduisent par de hautes fréquences de contacts mère-jeune et par une distance de séparation moins importante (Horwich, 1974). Le rapprochement du jeune en phase 4 (saison sèche) s'apparente davantage à une stratégie d'économie d'énergie par regroupement des animaux pendant les activités Vigilance, Repos et Allo-Toilettage (Cf. ci-dessous) qu'à une réelle régression.

Tableau n°23 : Comparaison du développement des jeunes de l'espèce *Eulemur fulvus* observé en forêt sèche (Mayotte) avec ceux rapportés dans la littérature

Phase	Développement du jeune <i>Eulemur fulvus</i> à Mayotte		Développement du jeune <i>Eulemur fulvus</i> spp. (Littérature)	
	Semaine	Événements	Événements	Ref.
Naissance		Nés entre le 6 et 10 octobre	D'août à novembre	5
	S1	Premier comportement allo-parental (mâle et subadulte)	Les mères rejettent les autres membres du groupe 3 ^{ème} jour : Premier passage sur le dos	4 2
	S2	Premier passage sur le dos	Passage sur le dos plus ou moins réguliers	4, 5
	S3	Première exploration à partir du dos de la mère		
	S4	Passage sur le dos régulier Premières excursions et explorations sans contact avec la mère (< 1m.)	Passage sur le dos régulier	4, 5
	S5	Premières excursions à plus d'un mètre de distance de la mère	Premières excursions et explorations sans contact avec la mère (< 1m.)	4, 7
Phase 1	S6	Première ingestion de nourriture solide	Augmentation de l'activité motrice du jeune	7
	S7		Séquences d'exploration régulières Première indication du sevrage : déplacement > 1m. à partir de la mère Toiletage allo-parental croissant Première ingestion de nourriture solide	2 3, 5 3 4
	S8	Premier déplacement à plus de 2m. de la mère	Premier déplacement à plus de 2 m. de la mère Premiers jeux	2 7
	S9		Hausse du temps passé avec les autres individus de son groupe	4
	S10		Fin du transport par la mère du jeune (2,5/3 mois) Augmentation sensible du rejet du jeune par la mère	7 7
	S11	Le temps passé à plus de 1m. de la mère est inférieur à 30% Premiers jeux sociaux	Distances mère-jeune entre 2 et 7 mètres	5,6
	S12	Le jeune passe de plus en plus de temps avec les autres individus de son groupe		
	S15/S18	Les temps consacrés à l'alimentation solide dépasse les temps consacrés à l'allaitement		
	S19/S20	Fin des séquences d'exploration Les jeux sociaux sont de plus en plus importants	Sevrage moyen : 135 jours	1
	S20/S27	Fin des allaitements et des soins parentaux	Fin des allaitements et des soins parentaux	6
Ph.3	S28 Dernière tétée observée			

(1) Clifton-Brock et Harvey, 1977 / (2) Doyle, 1979 / (3) Klopfer, 1974 / (4) Klopfer et Boskoff, 1979 / (5) Klopfer / (6) Klopfer, 1970 / (7) Vick et Conley, 1976.

4.4. Le choix des aliments en fonction de leur disponibilité et de leur composition

Si, sur l'ensemble de l'île, les lémuriens consomment plus de 70 espèces de plantes différentes (Annexe n°9), un petit nombre de parties mangées des espèces végétales de forêt sèche constitue l'essentiel de leur régime alimentaire solide. Cela est aussi observé en forêt humide à Mayotte (Tattersall, 1979) ainsi que pour les sous espèces de l'espèce *E. fulvus* à Madagascar ou les autres espèces du genre *Eulemur* (Sussman 1974 ; Tattersall et Sussman, 1975 ; Overdorff, 1988, 1993 ; Simmen et al., soumis). En saison sèche, ce nombre se réduit encore et la part des feuilles augmente, la disponibilité des fruits régressant comme Hladik (1987) et Hemingway (1998) le constatent pour d'autres espèces de primates. Ainsi, les membres de la dyade maternelle accroissent leur consommation de feuilles et surtout celles de *Tamarindus indica*, *Mimusops comorensis* et *Annona squamosa* bien qu'ils concentrent leurs prises alimentaires sur les fruits de *Mimusops comorensis* et sur ceux de *Mangifera indica*. Les fruits restent préférés à toutes autres sources de nourriture comme l'avait déjà noté Tattersall (1982). L'ingestion de fruits immatures lorsque la disponibilité des fruits mûrs décroît (fin de saison des pluies) en est un autre aspect.

La consommation des parties nourricières n'est donc pas corrélée (statistiquement) à leur disponibilité générale mais à la disponibilité de certaines espèces (environ la moitié des parties ingérées pour chacun des membres de la dyade maternelle). Overdorff (1992, 1993) montre aussi que la consommation de certaines espèces végétales par *E. f. rufus* et *E. rubriventer* varie directement en fonction de leur disponibilité. D'autres études (prosimiens et simiens) aboutissent, soit à des correspondances limitées dans le temps entre consommation et disponibilité (Stanford, 1991 ; Meyers et Wright, 1993), soit à un lien général entre la disponibilité des ressources et leur sélection (Rafidinarivo et Rasamimanana, 1993 ; Barton et Whiten, 1994 ; Heiduck, 1997).

Par ailleurs, aucune ingestion de matière animale n'a été observée au contraire de ce qui a été rapporté pour des individus de cette espèce en milieu naturel (Overdorff, 1993 ; Vasey, 2000 ;) et en captivité (Glander et al., 1985).

La sélection préférentielle de certaines parties par les membres de la dyade maternelle dépend aussi certainement de leur composition chimique et nutritive. Toutefois, la présence de composés secondaires comme les phénols et les alcaloïdes ne semble pas influencer celle des membres de la dyade maternelle. Cependant, la méthode semi-quantitative employée n'est pas assez précise pour appréhender leurs effets dans le choix des parties consommées. Ainsi, Simmen et al (1999) montrent que les alcaloïdes sont évités par certaines espèces de lémuriens comme *L. catta* et tolérés par d'autres comme *E. fulvus* ou *Propithecus verreauxii*, alors qu'ils sont toxiques à plus faibles doses que les phénols (Oates et al., 1980 ; Hladik et al., 2000).

Les phénols sont largement répandus dans les milieux des zones tropicales (Batesmith, 1974), la forêt sèche de Mayotte comprise. A l'inverse de nombreuses espèces de primates qui évitent d'en consommer (Oates et al., 1977 ; McKey et al., 1981 ; Wrangham et Waterman, 1981), *E. fulvus* semble les tolérer (Ganzhorn, 1988, 1989 ; Simmen et al., 2002). A Madagascar, par exemple, les proportions présentes dans son régime alimentaire varient en fonction de leur proportion dans le milieu (Simmen et al., 1999 ; Hladik et al., 2000). Les individus de cette espèce seraient donc adaptés à l'ensemble des effets de ce groupe de composés secondaires (Feeny, 1969 ; Levin, 1971 ; Whittaker et Feeny, 1971 ; Oates et al., 1980 ; Hladik et al., 2000). A Mayotte, phénols et alcaloïdes

sont aussi abondants dans les régimes alimentaires solides des membres de la dyade maternelle que dans le milieu.

Cependant, les analyses en cours réalisées par Simmen et *al.* (Comm. pers.) montrent que certaines parties consommées contiennent de fortes teneurs en phénols totaux. Elles représentent en moyenne 20% des prises alimentaires (en quantité de matière ingérée) tandis que les 80% restant ont des teneurs en composés phénoliques plus faibles. Il y aurait donc quand même une sélection des aliments en fonction de leur éventuelle toxicité.

La géophagie du groupe " Manga's Band " en saison sèche pourrait aussi témoigner d'une augmentation des composés secondaires dans les régimes. L'absorption de terre est connue pour jouer le rôle d'inhibiteur de ces composés en réduisant leur toxicité (Hladik et Gueguen, 1974 ; Johns et Duquette, 1991 ; Simmen et Hladik, 1993 ; Diamond, 2000). A la même période de l'année, les individus du groupe " Tamarindus Band " n'en consomment pas mais ingèrent de la litière qui pourrait selon un processus similaire fixer les molécules toxiques. La consommation de terre est peut-être aussi motivée par la recherche de sels minéraux. Cette recherche est observée chez de nombreux mammifères (Weir, 1969), dont les primates (Oates, 1978 ; Nagy et Milton, 1979 ; Ganzhorn, 1987).

Les variations (à la baisse) de la qualité nutritive des régimes alimentaires solides de la mère entre la saison des pluies et la saison sèche sont certainement à l'origine du changement de stratégie alimentaire observé. En effet, en saison sèche, les animaux deviennent cathéméraux (selon la définition de Tattersall, 1987) et leur activité alimentaire n'est plus uniquement concentrée aux alentours du crépuscule et de l'aube comme en saison des pluies.

Selon , Overdorff (1988), Enqvist et Richard (1991) et Wright (1999), la cathéméralité est une réponse comportementale associée au changement de régime alimentaire. Ainsi, à Mayotte, en saison sèche, le régime de la mère contient plus de fibres. Ces dernières occupent un volume qui ne peut être pris par les autres nutriments et accélèrent très certainement les transits intestinaux. La digestion en est donc contrariée. Les phases de repos sont plus courtes et les périodes d'alimentations et des déplacements nocturnes des deux groupes augmentent. De plus, comme pour *E. f. rufus*, ces déplacements nocturnes sont moins longs que les déplacements diurnes (Overdorff et Rasmussen, 1995) et les groupes quittent les zones de repos (des arbres dortoirs d'espèces de haute taille, en général) pour aller se nourrir sur des sites particuliers. Les séquences d'alimentation terminées, ils retournent dans la zone de repos initiale.

Cette corrélation entre la nocturnalité saisonnière observée et un régime alimentaire riche en fibres serait le facteur déterminant de la cathéméralité de cette espèce plus que la luminosité. En effet, elle ne paraît pas influencer les comportements nocturnes qui se déroulent, que la lune soit levée ou non, ou que le ciel soit étoilé ou nuageux, contrairement à ce qui est rapporté par Harrington (1975), Overdorff et Rasmussen (1995), Colqhoun (1998), Curtis et *al.*, (1999) et Donati et *al.*, (2001, 1999).

La variation de la valeur énergétique des régimes alimentaires entre les deux saisons amène donc les animaux à adopter une nouvelle stratégie comportementale en saison sèche comme cela est rapportée chez d'autres espèces (Agetsuma, 1995 ; Watanuki et Nakayama, 1993). Cette stratégie est intermédiaire entre celle des espèces de primates qui ont d'importantes dépenses énergétiques et des prises alimentaires de qualité (Stratégie de type " High-cost/High-yield ") comme *Cebus spp.* (Terborgh,

1983 ; Harrisson, 1983 ; Brown et Zunino, 1990), *Cercopithecus aethiops* (wrangham et Waterman, 1981) et *Papio anubis* (Altman et Altman, 1970), et celles pour lesquelles les dépenses énergétiques sont moins importantes et la qualité des aliments moins bonne (Stratégie de type «Low-cost/Low-yield») comme c'est le cas pour le singe hurleur qui en saison sèche ingère plus de feuilles (Milton, 1993). En effet, les femelles observées à Mayotte augmentent les temps qu'elles consacrent aux activités de déplacement et d'alimentation tandis que leurs prises de nourriture restent stables même si leur répartition sur 24 heures n'est plus uniquement diurne ou crépusculaire en saison sèche.

Il se pourrait alors que l'augmentation des dépenses énergétiques liée au changement de stratégie alimentaire et aux variations des conditions climatiques (Müller, 1985, 1983) soit en partie minimisée par des comportements de thermorégulation (Pollock, 1989 ; Herbers, 1981) alors que la valeur calorique du régime alimentaire en saison sèche diminue. Le raccourcissement des distances moyennes entre la mère et le jeune, constaté pendant les activités de repos, de vigilance et de confort, en est certainement la conséquence. Par ailleurs, cette espèce réduit aussi ses dépenses énergétiques liées à la dureté des conditions climatiques en saison sèche (hiver austral) grâce à une homéothermie particulière. En effet, à partir d'une certaine température extérieure, elle arrive à maintenir sa température corporelle sans augmenter ses dépenses énergétiques par des mécanismes encore inconnus (Daniels, 1984).

4.5. Les régimes alimentaires solides et les phases de la reproduction et du sevrage

La qualité du régime alimentaire solide des mères varierait avec leur état reproducteur. Celle des jeunes correspond à leurs phases de développement. Ainsi, les femelles allaitantes ingèrent des quantités de matières fraîches plus importantes pendant les premiers mois de lactation qu'au cours des suivants. Cette augmentation des prises alimentaires pendant les mois d'allaitement est constatée chez d'autres espèces de mammifères (Duncan, 1985, Gittleman, 1988 ; Hofer et East, 1993 ; Sikes, 1995). Cette période nécessite de la part de la mère un effort énergétique supérieur à celui engendré par la gestation (Ofstedal, 1984, 1985 ; Gittleman et Thompson, 1988 ; Weiner, 1989) car elles doivent produire un lait qui assure la survie et la croissance du jeune (Pond, 1977) et satisfaire les dépenses d'énergie liées à son transport (Altmann et Samuels, 1992) en plus de la satisfaction de leurs propres besoins. L'apport protéique lié à l'élevage du jeune en fin de gestation et en début de lactation semble assurée essentiellement par la consommation de fleurs.

Bien que l'estimation des besoins nutritionnels du jeune soit plus difficile, il doit absorber des protéines pour assurer sa croissance. De nombreux auteurs estiment que le temps passé à s'allaiter et la fréquence des tétées représentent assez bien la quantité de lait transféré entre la mère et son jeune (Gauthier et Barrette, 1985 ; Schackelton et Haywood, 1985 ; Babbit et Packard, 1990 ; Lavigueur et Barrette, 1995) mais d'autres pensent qu'ils ne sont pas corrélés aux quantités de nutriments et d'énergie transmises (Stamps et al., 1985 ; Mendl et Paul, 1989). Quoi qu'il en soit, les temps passés à s'allaiter par le jeune augmentent de la phase 1 à la phase 2. De plus, en phase 3, juste après le sevrage alimentaire et social, le régime du jeune semble riche en énergie. Dans les deux cas, si les besoins énergétiques des mères et des jeunes sont d'ordre différent, tous

deux assurent leur survie (pas de mort constatée). L'espèce *Eulemur fulvus* semble ainsi appartenir au groupe de mammifères qui utilise les ressources ingérées quotidiennement pour enrichir leur lait en énergie. Cette stratégie est désignée sous le terme de "Income breeder" et s'oppose à celle dite de «Capital breeder» où les animaux utilisent leurs propres réserves sans les reconstituer immédiatement (Stearn, 1992). Cependant, le stockage sous forme de graisse en vue de la future gestation est possible chez les mères entre la période de sevrage et le début de la saison sèche.

La lactation, qui semble demander aux mères une dépense énergétique importante, trouve sa limite lorsque les comportements de refus d'allaitement se développent et aboutissent au sevrage alimentaire. La satisfaction de la demande énergétique dépendant d'états physiologiques singuliers est optimisée si leur temporalité correspond à celle des périodes de l'année où les disponibilités alimentaires sont les plus importantes. Cela expliquerait pourquoi, il y a «correspondance» entre le début et la fin de la saison des pluies avec la fin de la gestation et la période d'allaitement, d'une part, et la fin de la seconde partie de la saison des pluies et le sevrage, d'autre part. Une temporalité similaire est observée chez *Eulemur mongoz* (Curtis, 1997) et *Lemur catta* (Sauther, 1991, 1998) mais aussi chez de nombreux mammifères qui donnent naissance pendant la période la plus favorable à la survie des jeunes (Martin, 1972 ; Geist, 1974, ; Rutberg, 1987 ; Blondel, 1995). Les conditions environnementales influenceraient donc la saisonnalité de la reproduction et limiteraient pour l'individu les risques de mortalité (Fernandez-Duque et al., 2002).

Cependant, cette influence n'est pas immédiatement évidente. Blaxter et al. (1961) ont prouvé que la prise d'énergie journalière des ruminants est proportionnelle à la digestibilité des aliments. En climats tempéré et arctique, où ils sont plus digestes, les animaux peuvent en manger de grandes quantités et les stocker sous forme de graisse. Cependant comme les saisons sont aussi plus marquées, ils sont contraint de "saisonnaliser" leur reproduction. Sous les tropiques, les contraintes environnementales étant moins prononcées et la digestibilité des aliments moindre, la reproduction de nombreuses espèces de ruminants est alors étalée dans le temps (Schaller, 1967). En fait, une étude récente montre que chez les primates la disponibilité alimentaire est aussi le paramètre qui influence le plus la saisonnalité des naissances (Di Biletti et Janson, 2000). A Mayotte, en forêt sèche, les saisons sont aussi très marquées. Elles déterminent en partie les disponibilités alimentaires des parties mangées et conditionneraient donc la temporalité de la reproduction de l'espèce.

La question énergétique a une autre conséquence pour la mère et son jeune. L'augmentation des dépenses énergétiques de la mère liée à celle des besoins du jeune engendre un "conflit Mère/Jeune" (Trivers, 1974) dont les conséquences sont le sevrage alimentaire et le sevrage social. Cependant, contrairement à de nombreuses autres espèces de mammifères (Bateson, 1994), les querelles mère-jeune sont très rares ainsi que les rejets motivés par des comportements agonistiques de l'adulte. Il est alors difficile de penser, avec Clutton-Brock et Parker (1995), que le conflit ayant lieu au moment du sevrage s'explique en grande partie par la hausse du coût liée aux comportements agressifs de la mère pour rejeter son jeune qui, lui-même, augmente ses sollicitations et les coûts qui y sont inhérents. Très certainement, chez *E. fulvus*, la raréfaction des comportements de soins et surtout les changements de la composition du lait maternel sont les facteurs qui orientent cette dynamique. En effet, les comportements de rejet de la mère restent marginaux et les sollicitations du jeune sont peu insistantes.

La faible utilisation des comportements agonistiques dans la gestion des relations interindividuelles semble d'ailleurs être une caractéristique éthologique de cette espèce qui n'est pas limitée au registre des soins maternels. Elle se retrouve dans la gestion des dominances et le comportement territorial (Petter, 1962 ; Tattersall, 1979 ; Fornasieri et Roeder, 1992, 1993 ; Pereira et Kappeler, 1997 ; Gould et Overdorff, 2002).

5. CONCLUSION

Cette étude éclaire l'ontogenèse de l'espèce *Eulemur fulvus* en milieu naturel et complète les rares travaux réalisés en captivité. Elle met en évidence le rôle central de la mère dans l'acquisition en bas âge du régime alimentaire chez les primates sociaux. La mère n'assure pas uniquement la survie de son jeune en lui transférant de l'énergie via son lait mais opère aussi comme "modèle" dans le choix des parties consommées et l'apprentissage des habitudes alimentaires du groupe. La mère est à la fois ressource, individu sécurisant à partir duquel se développe la découverte de l'environnement et l'apprentissage individuel et un «modèle alimentaire». Le jeune primate en apprenant «quoi» manger maximise ses chances de survie alors qu'en apprenant «quand» manger, il s'intègre à la vie du groupe et se sociabilise.

Cette étude montre aussi, pour la première fois, que les jeunes se forment leur propre expérience alimentaire au cours de leur première année de vie en consommant des parties de végétaux que la mère ne mange pas.

De même, elle souligne l'importance de la qualité nutritive et de la composition chimique des aliments dans le choix des individus quel que soit leur état physiologique.

Ce "va-et-vient" entre comportement et environnement (social, physique et chimique) replace l'animal dans la dynamique de ses propres adaptations. Il tend à confirmer que l'aspect nutritionnel est à l'origine du comportement nocturne de cette espèce. Les comportements de thermorégulation et son métabolisme basal très bas ne suffisent pas à économiser l'énergie nécessaire à la survie et les animaux sont obligés, pendant l'hiver austral, de continuer à se nourrir sur un cycle de 24h. au lieu d'un cycle de 12 à 14 heures.

Cependant, les résultats de cette étude reposent sur des relations indirectes. Des observations complémentaires, notamment sur le rôle des expériences alimentaires individuelles des jeunes, leurs comportements exploratoires et sur les déclencheurs environnementaux des activités nocturnes sont nécessaires. Une comparaison des données obtenues avec des données récoltées en forêt humide permettrait aussi de mieux comprendre les dynamiques éco-éthologiques à l'œuvre. De même, les analyses de la composition chimique des parties nourricières des membres des dyades maternelles récoltées à Mayotte et réalisées par Simmen et ses collègues préciseront son action sur leurs comportements alimentaires respectifs.

Par ailleurs, des études en captivité sont nécessaires pour affiner les hypothèses sur les mécanismes des différents types d'apprentissage en jeu et les voies sensorielles qu'ils empruntent en contrôlant, à la fois, les environnements et les situations dans lesquels ils se déroulent.

Cette étude transversale de l'ontogenèse du comportement alimentaire chez le lémurien, comportement primaire dont dépend la survie de l'individu, apporte un éclairage précieux. Elle permet de faire un premier lien entre les données recueillies en milieu naturel et celles produites en captivité car elle offre un cadre général de développement. Enfin, en associant une thématique s'intéressant à l'environnement social et à l'environnement physico-chimique des individus, elle tente de distinguer leurs influences dans les premiers choix alimentaires du jeune primate et le développement des comportements et des habitudes d'alimentation. Si certaines hypothèses sont vérifiées, cette étude à

valeur de modèle animal –une espèce sociale- pour l'étude des bases biologiques du développement des comportements alimentaires de l'homme, hors des rituels et de la symbolique qui y sont intégrés chez notre espèce. En effet, l'exploration alimentaire et la consommation par le jeune de certains aliments que la mère n'exploite pas est une caractéristique de l'ontogenèse des comportements alimentaires de cette espèce dont l'existence doit être vérifiée chez d'autres espèces de primates. Ces implications sont importantes car elle pourrait faciliter l'adaptation des animaux aux changements de leur environnement et leur survie dans un nouveau milieu après une migration.

Les résultats obtenus ont aussi une incidence en terme de conservation. Ils soulignent que la gestion des primates sociaux (et plus largement des espèces sociales) doit s'effectuer en tenant compte à la fois de l'écologie des sites et notamment des espèces végétales au travers de leur implantation mais aussi de leurs caractéristiques intrinsèques (chimiques et nutritionnelles), comme du facteur social. La satisfaction des besoins nutritionnels dans un cadre social, qui empruntent de nombreux mécanismes physiologiques et comportementaux, est le garant d'une bonne adaptation de l'animal -" individu "- à son environnement.

Références bibliographiques



Photographie : L. Tarnaud

REFERENCES

- Agetsuma N. (1995) : “ Foraging strategies of Yakushima macaques (*Macaca fuscata yakui*) ”. Intern. J. of Primatol., 16 : 595-609.
- Allaye-Chan-McLeod A. C., White R. G. & Holleman D. F. (1994) : “ Effects of protein and energy intake, body condition, and season on nutrient partitioning and milk production in caribou and reindeer ”. Can. J. Zool., 72 : 938-947.
- Allibert C. L., Argant A. & Argant J. (1989) : “ Le site de Dembéli (Mayotte, archipel des Comores) Brèves notes des vestiges trouvés à Mayotte ”. Et. Océan Ind., 11 : 63-172.
- Altman S. A. & Altman J. (1970) : “ Baboon ecology : African field research ”. University of Chicago Press, Chicago.
- Altman J. & Samuel A. (1992) : “ Costs of maternal care : infant-carrying in baboons ”. Behav. Ecol. Sociobiol., 29 : 391-398.
- Altman J. (1974) : “ Observational study of behavior : sampling methods ”. Behaviour, 49: 227-267.
- Avery M. L. (1994) : “ Finding good food and avoiding bad food : does it help to associate with experienced flockmates ”. Anim. Behav., 51 : 1279-1283
- Barton R. A. & Whitten A. (1994) : “ Reducing complex diets to simple rules : food selection by olive baboons ”. Behav. Ecol. Sociobiol., 53 : 283-293.
- Bate-Smith E. C. (1974) : “ Phytochemistry of proanthocyanidins ”. Phytochem., 14 : 1107-1113.
- Bateson P. P. G. (1987) : “ Biological approaches to the study of behavioural development ”. Intern. J. Behav. Develop., 10 : 1-22.
- Bateson P. P. G. (1994) : “ The dynamics of parent-offspring relationships in mammals ”. Trends. Ecol. Evol., 9 : 399-403.
- Beauchamp G. K. & Kracelnik (1991) : “ Effects on the knowledge of partners on learning rates in zebra finches ”. Anim. Behav., 41 : 247-253.
- Bekoff M. (1984) : “ Social play behaviour ”. BioScien., 34 : 228-233.
- Bekoff M. (1988) : “ Motor training and physical fitness as possible short – and long-term influences the development of individual differences ”. Dev. Psychobiol, 21 : 601-612.
- Bekoff M. & Byers J. A. (1981) : “ A critical reanalysis of the Ontogeny and phylogeny of mammalian social and locomotor play : an ethological hornet’s nest ”. In Immelman K., Barlow W., Petrinovich L. et Main M. (Eds), *Behavioural development*, Cambridge University Press, pp. 290-337.

- Bekoff M. & Byers J. A. (1985) : " The development of behaviour from evolutionary and ecological perspectives in mammals and birds ". In Hecht M. K., Wallaca B. et Prance G. T. (Eds), *Evolutionary biology*, Plenum Publishing Corporation, pp. 215-286.
- Bell G. (1980) : " The costs of reproduction and their consequences ". *Am. Nat.*, 116 : 45-76.
- Beverly J., Rumbaugh W. & Rumbaugh D. M. (1979) : " Learning and intelligence in prosimians ". In Doyle, G. A., Martin, R. D. (Eds.), *The study of prosimian behavior*, Academic Press, New York, San Francisco, London, pp. 207-246.
- Blanchy S. (1996) : " *Dictionnaire Mahorais-Français, Français-Mahorais* ". L'harmattan, Paris.
- Blaxter K. L., Wainmann F. M. & Wilson R. S (1961) : " The regulation of food intake by sheep ". *Anim. Prod.*, 3 : 51-61.
- Blondel J. (1995) : " *Biogéographie ; approche écologique et évolutive* ". Coll. Ecol., Mason, Paris, Vol. 27.
- Boesch C. & Tomasello M. (1998) : " Chimpanzee and human culture ". *Current Anthropol.*, 39 : 591-614.
- Boinsky S. & Fragaszy D. M. (1989) : " The Ontogeny of foraging in squirrel monkey, *Saimiri oestedi* ". *Anim. Behav.* 37: 415-428.
- Bowen W. D., Oftedal O. T. & Boness D. J. (1985) : " Birth to weaning in 4 days : remarkable growth in the hooded seal, *Cystophora cristata* ". *Can. J. Zool.*, 63 : 2841-2846.
- Bowlby J. (1971) : " *Attachement et perte* ". Le Fil Rouge, Presse Universitaire de France.
- Brower, J. E., Zar, J. H., Von Ende, C. N. (1990) : " *Field and laboratory methods for general ecology* ", William, C., Brown, Dubuque, IA.
- Brown A. D. & Zunino G. E. (1990) : " Dietary variability in *Cebus apella* in extreme habitats : Evidence for adaptability ". *Folia Primatol.*, 54 : 1887-195.
- Bryant J. P., Reichardt P. B., Clausen T. P., Provenza F. D. & Kuropoat P. J. (1992) : " Woody plant-mammal interactions ". In Rosenthal, G. A. (Ed.), *Herbivores : Their interactions with secondary plant metabolites. Evolutionary and ecological process.* (second édition), vol. 2, Academic Press, New York, pp. 343-370.
- Burt W. H. (1942) : " Territoriality and home range concepts as applied to mammals ". *J. Mammal.*, 24 : 336-352.
- Buss D. H., Cooper R. W. & Walken K. (1976) : " Composition of lemur milk ". *Folia Primatol.*, 26: 301-305.
- Byers (1984) : " Play in ungulates ". In Smith P. K. (Ed.), *Play in animals and humans*, Oxford, Basil Blackwell, pp. 43-65
- Byrne R. W. & Byrne J. M. E. (1993) : " Complex leaf-gathering skills of mountain gorillas (*Gorilla g. beringei*) variability and standardisation ". *Am. J. Primatol.*, 31 : 241-261.

- Byrne R. W. & Russon A. E. (1998) : " Learning by imitation : a hierarchical approach ". Behav. And Brain Sciences, 21 : 667-721.
- Cambefort J. P. (1981) : " A comparative study of culturally transmitted patterns of feeding behavior in the chacma baboons and vervet monkeys ". Folia Primatol., 36: 243-263.
- Campan R. (1980) : " *L'Animal et son univers, étude dynamique du comportement* ". Privat Coll., Bios, Toulouse.
- Campan R. (1997) : "La construction ontogénétique du comportement". In *Plasticité du comportement animal : origine et expression*. XXVIII Colloque de la S.F.E.C.A., pp. 85-93.
- Campbell F. M., Heyes C. M. & Goldsmith A. R. (1999) : " Stimulus learning and response learning by observation in European starlings in a two-object/two action test ". Anim. Behav., 58 : 151-158.
- Carlisle T. R. (1982) : " Brood success in variable environments : implication for parental care allocation ". Anim. Behav., 30 : 824-836.
- Cavalli-Sforza L. L. & Feldman M. W. (1981) : " *Cultural transmission and evolution : a quantitative approach* ". Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Chalmeau R. & Gallo A. (1993) : " La transmission sociale chez les primates ". L'Année Psychol., 36 : 427-439.
- Chou L. & Richerson P. J. (1992) : " Multiple model in social transmission among Norway rats, *Rattus norvegicus* ". Anim. Behav., 44 : 337-344.
- Clayton D. A. (1978) : "Socially facilitated behaviour". Q. Rev. Biol., 53 : 373-392.
- Clutton-Brock T. H. (1977) : " Some aspects of intraspecific variations in feeding and ranging behaviour in primates ". In Clutton-Brock, T. H. (Ed.), *Primate ecology : Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes*. (fourth édition), London Academic Press, pp. 339-356.
- Clutton-Brock T. H. (1991) : " *The evolution of parental care* ". Clutton-Brock, T. H. (Ed.), Princeton University Press, Oxford.
- Clutton-Brock T. H. & Harvey P. H. (1977) : " Species differences in feeding and ranging behaviour in primates ". In Clutton-Brock, T. H. (Ed.), *Primate ecology : Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes*. (fourth édition), London Academic Press, pp 557-382.
- Clutton-Brock T. H., Major M., Albon S. D. & Guinness F. E. (1987) : " Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effects on juvenile survival ". J. Anim. Ecol., 56 : 53-67.
- Clutton-Brock T. H. & Parker G. A. (1995) : " Sexual coercion in animal societies ". Anim. Behav., 49 : 1345-1365.

- Colqhoun I. C. (1987) : “ Dominance and “ fall-fever ” : the reproductive behaviour of male lemur (*Lemur fulvus*) ”. Can. Rev. Phys. Anthropol., 6 : 10-19.
- Colqhoun I. C. (1998) : “ Cathemeral behaviour of *Eulemur macaco macaco* at Ambato Massif, Madagascar ”. Folia Primatol., 69 : 22-34.
- Curtis D. J. (1997) : “ Social structure and seasonal variation in the behaviour of *Eulemur mongoz* ”. Folia Primatol., 70 : 79-96.
- Curtis D J. & Zaramondy A. (1999) : “ Seasonal structure and seasonal variation in the behavior of *Eulemur mongoz* ”. Folia Primatol. 70: 79-96.
- Curtis D. J., Zaramondy A. & Martin R. D. (1999) : “ Cathemerality in the mongoose lemur, *Eulemur mongoz* ”. Am. J. Primatol., 47 : 279-298.
- Daniels G. A. (1984) : “ Oxygen consumption in *Lemur fulvus*: deviation from the ideal model ”. J. Mammal. 65: 584-592.
- Dawkins M. (1971) : “ Shifts of attention in chicks during feeding ”. Anim. Behav., 19 : 575-582.
- De Vore I. (1963) : “ Mother-infant relations in free-ranging baboons ”. In Rheingold H. L. (Ed), *Maternal behaviour in Mammals*, Wiley, New York, pp. 305-335.
- De Waal F. (1995) : “ *La politique du chimpanzé* ”. Paris Editions Odile Jacob, Coll “ Opus ”.
- Deputte B. L. (1986) : “ Ontogenèse du cercocèbe à joues blanches en captivité (*Leuphocebus albigena*) : développement des comportements de communication et des relations sociales. Thèse de Doctorat d'Etat. Université de Rennes I.
- Diamond J. (2000) : “ Les perroquets se mettent à table ”. La recherche, 327 : 70-71.
- Dibiletti M. S. & Janson C. H. (2000) : “ When will the stork arrive ? Patterns of birth seasonality in neotropical primates ”. Am. J. Primatol., 50 : 109-130.
- Donati G., Lunardini A. & Kappeler P. M. (1999) : “ Cathemeral activity of red-fronted brown lemurs (*Eulemur fulvus rufus*) in the Kirindy forest. In Rakotosamimanana et al. (Eds.), *New directions in lemur studies*. Kluwer Academic, Plenum Publisher Press, New York, pp. 119-135.
- Donati G., Lunardini A., Kappeler P. M. & Borgognini Tarlis M. (2001) : “ Nocturnal activity in the cathemeral red fronted lemur (*Eulemur fulvus rufus*), with observation during a lunar eclipse ”. Am. J. of Primatol., 53 : 69-78.
- Doyle G. A. (1979) : “ Development of behavior in prosimian with special reference to the lesser bushbaby, *Galago senegalensis moholi* ”. In Doyle, G. A., Martin, R. D. (Ed.), *The study of prosimian behavior*, Academic Press, New York, San Francisco, London, pp.157-206.
- Duncan P. (1985) : “ Time-budget in Camargue horse. III. Environmental influences ”. Behav., 92 : 188-208.

- Enqvist A. & Richard A. (1991) : " Diet as a possible determinant of cathemeral activity patterns in primates ". *Folia Primatol.*, 57 : 169-172.
- Fagen (1981) : " *Animal play behaviour* ". New York, Oxford University Press.
- Fantino M. (1989) : " Déterminants des comportements alimentaires ". *Rev. Pratic.*, 39 : 367-374.
- Farnworth N. R. (1966) : " Biological and phytochemical screening of plants ". *J. Pharm. Scie.*, 55 : 225-276.
- Feeny P. P. (1969) : " Inhibitory effects of oak leaf tannins on the hydrolysis of proteins by trypsin ". *Phytochem.*, 8 : 2119-2126.
- Feldman D. W. & Klopfer P. H. (1972) : " A study of observational learning in lemurs ". *Z. Tierpsychol.*, 30: 297-304.
- Fernandez-Duque E., Rotundo M. & Ramirez-Llopez P. (2002) : " Environmental determinants of birth seasonality in night monkeys (*Aotus azarai*) of the Argentinean Chaco ". *Intern. J. Primatol.*, 23 : 639-656.
- Festa-Bianchet M. (1988) : " Nursing behaviour of bighorn sheep : correlates of ewe age, parasitism, lamb age, birthdate and sex ". *Anim Behav.*, 36 : 1445-1454.
- Fornasieri I., Anderson J. R. & Roeder J. J. (1990) : " Response to a novel food acquisition task in three species of lemurs ". *Behav. Process*, 21: 143-156.
- Fornasieri I. & Roeder J. J. (1992) : " Marking behaviour in two lemur species (*L. fulvus* and *L. macaco*) : Relation to social status, reproduction, aggression and environmental change ". *Folia Primatol.*, 59 : 137-148.
- Fornasieri I. & Roeder J. J. (1993) : " Aspects comparatifs de l'utilisation des communications olfactives chez deux espèces de lémuriers grégaires (Primates, prosimiens) ". *Actes Ann. XXV^{ème} colloque, S.F.E.C.A.*, pp. 221-225.
- Fornasieri I. & Roeder J. J. (1994) : " Dominance relationships in a *Lemur fulvus* group ". *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 4 : 155-161.
- Fragaszy I., Landau K. & Leighty K. (2002) : " Inducing traditions in captive capuchins : Part I. ". Poster, XIX^{ème} Congress of the Intern. Primatol. Soc., Beijing, 4-9 August.
- Fritz J. & Kortschall K. (1999) : " Social learning in common ravens, *Corvus corax* ". *Anim. Behav.*, 57 : 785-793.
- Galef G .G. (1971) : " Social effects in the weaning of domestic rat pups ". *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 75 : 358-362.
- Galef G. G. (1977) : " Mechanisms for the social transmission of food preferences from adult to weaning rats ". In Barker L. M., Best M. et Domjan M. (Eds.), *Learning mechanisms in food selection*, Waco, Texas, Baylor University Press, pp. 123-150.

- Galef G. G. (1982) : “ Studies of social learning in Norway rats : a brief review ”. *Develop. Psychobiol.*, 15 : 279-295.
- Galef G. G. (1988) : “ Communication of information concerning distant diets in a social, central-place foraging species (*Rattus norvegicus*) ”. In Zentall T. R. et Galef B. G. (Ed.), *Social learning*, Hillsdale, New Jersey, L. Erlbaum, pp. 119-140.
- Galef G. G.(1995) : “ Why behaviour patterns animals learn socially are locally adaptive ”. *Anim. Behav.*, 49 : 1325-1334.
- Galef G. G. (1996) : “ The adaptive value of social learning : a reply to Laland ”. *Anim. Behav.*, 52 : 641-644.
- Galef G. G. & Clark M. M. (1972) : “ Non nurturent of mother-young interaction in the agouti (*Dasyrocta punctata*) ”. *Behav. Ecol.*, 17 : 255-262.
- Galef G. G. & Giraldeau L. A. (2001) : “ Social influences on foraging in vertebrates : causal mechanisms and adaptative functions ”. *Anim. Behav.*, 61 : 3-15.
- Galef G. G. & Sherry D. F. (1973) : “ Mother’s milk: a medium for transmission of cues reflecting the flavour of mother’s diet ”. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 83: 374-378.
- Galef G. G. & White D. J. (1997) : “ Socially acquired information reduces Norway rat’s latencies to find food ”. *Anim. Behav.*, 54 : 705-714.
- Ganzhorn J. U. (1986) : “ The influence of plant chemistry on food selection by *Lemur catta* and *Lemur fulvus* ”. In Else J. G., et Lee, P. C. (Eds.), *Primate ecology and conservation*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 21-29.
- Ganzhorn J. U. (1987) : “ Soil consumption of two groups of semi-free-ranging lemurs (*Lemur catta* et *Lemur fulvus*) ”. *Ethol.*, 74 : 146-154.
- Ganzhorn J. U.(1988) : “ Food partitioning among Malagasy primates ”. *Oecol.*, 75 : 436-450.
- Ganzhorn J. U.(1989) : “ Niche separation of seven lemur species in the eastern rainforest of Madagascar ”. *Oecol.*, 79 : 279-286.
- Gauthier D. & Barrette C. (1985) : “ Suckling and weaning in captive white-tailed and fallow deer ”. *Behav.*, 94 : 128-149.
- Geist V. (1974) : “ On the relationships of ecology and behaviour in the evolution of ungulates : theoretical considerations ”. In I.U.C.N. (Ed.), *The behaviour of ungulates and its relation to management.*, IUCN Publications new series, Suisse, Vol. 1, 24 : 235-245.
- Gittleman J. L. (1988) : “ Behavioural energetics of lactation in a herbivorous carnivore, the red panda (*Ailurus fulgens*) ”. *Ethol.*, 79 : 13-24.
- Gittleman J. L. & Oftedal D. J. (1987) : “ Comparative growth and lactation energetics in carnivores ”. *Symp. Zool. Soc. Lond, London*, 57 : 41-77.

- Gittleman J. L. & Thompson S. D (1988) : “ Energy allocation in mammalian reproduction ”. *Am. Zool.*, 28 : 863-875.
- Glander K. E., Freed B. Z. & Ganzhorn J. U. (1985) : “ Meat eating and predation in captive-born semi-free-ranging *Lemur fulvus* and caged *Lemur macaco* ”. *Zoo Biol.*, 4 : 361-365.
- Gomendio M. (1991) : “ Parent/offspring conflict and maternal investment in rhesus macaques ”. *Anim. Behav.*, 42 : 993-1005.
- Gomendio M., Cassinello J., Smith M. & Bateson P. (1995) : “ Maternal state affects intestinal changes of rat pups at weaning ”. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 37 : 71-80.
- Goodall J. (1971) : “ *Les chimpanzés et moi* ”., Paris, Stock.
- Gould L. S. J. (1989) : “ A developmental constraint in cerion, with comments on the definition and interpretation of constraint in evolution ”. *Evol.*, 43 : 516-539.
- Gould L. (1990) : “ The social development of free-ranging infant *Lemur catta* at Berenty Reserve, Madagascar ”. *Intern. J. Primatol.*, 11: 297-318.
- Gould L. & Overdorff D. J. (2002) : “ Adult male scent-marking in *Lemur catta* and *Eulemur fulvus rufus* ”. *Intern. J. Primatol.*, 23 : 575-586.
- Gosset D. & Roeder J. J. (2001) : “ Factors affecting feeding decision in a group of black lemurs confronted with novel food ”., *Primates*, 42 : 175-182.
- Green W. C. H., Rothstein A. & Grisold J. G. (1993) : “ Weaning and parent-offspring conflict : Variation relative to interbirth interval in bison ”. *Ethol.*, 95 : 105-125.
- Hamilton W. D. (1964) : “ The genetical evolution of social behaviour ”. *J. Theor. Biol.*, 7 : 1-51.
- Hanwell A. & Peaker M. (1977) : “ Physiological effects of lactation on the mother ”. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, London, 41 : 297-312.
- Harrison (1983) : “ Age and sex differences in the diet and feeding strategies of the green monkey, *Cercopithecus sabaeus* ”. *Anim. Behav.*, 31 : 969-977.
- Harlow M. K. & Harlow H. F. (1965) : “ The affectional systems ”. In Schrier A. M., Harlow H. F. et Stollnitz F. (Eds.), *Behaviour of non human primates*, Vol. 2, New York, London Academic Press
- Harpet (soumis) : “ Le lémurien de Mayotte, *Eulemur fulvus fulvus* : Perceptions, représentations et pratiques ”. In *Cah. Océan Ind.*
- Harpet C. & Tarnaud L. (2000) : “ *Eulemur fulvus mayottensis*, un lémurien unique à Mayotte ”. *Bull. Natural. Hist.. Géog. Mayotte*, 4 : 38-48.
- Harrington J. E. (1975) : “ Field observations of social behavior of *Lemur fulvus fulvus*, E. Geoffroy, 1812 ”. In Tattersall, I., Sussman, R. W. (Ed.), *Lemur Biology*, Plenum Press, New York, pp. 259-279.

- Harrington J. E. (1977) : " Discrimination between males and females by scent in *Lemur fulvus* ". Anim. Behav., 25 : 147-151.
- Harrington J. E. (1978) : " Diurnal behavior of *Lemur mongoz* at Ampijoroa, Madagascar ". Folia Primatol., 29 : 291-302.
- Harvey P. H., Martin R. D. & Clutton-Brock T. H. (1987) : " Life histories in comparative perspective ". In Smuts B. B., Cheney D. L., Seyfarth R. M., Wrangham R. W. et Struhsaker T. T. (Eds.), *Primate societies*, University of Chicago Press, Chicago, London, pp. 181-196.
- Harvey P. H., Martin R. D. & Clutton-Brock T. H. (1987) : " Life histories in comparative perspective ". In Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., Strushaker, T.T. (Eds.), *Primate societies*, The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 181-196.
- Hauser M. D. (1988) : " Variation in maternal responsiveness in free-ranging vervet monkeys : a response to infant mortality risk ? ". Am. Nat., 131 : 573-587.
- Hauser M. D. & Fairbanks L. A. (1988) : " Mother-offspring conflict in vervet monkeys : variation in response to ecological conditions ". Anim. Behav., 36 : 802-813.
- Heiduck S. (1997) : " Food choice in masked Titi monkeys (*Callicebus personatus melanochir*): Selectivity or opportunism ? ". intern. J. Primatol., 18 : 487-502.
- Hemingway C. A. (1998) : " Selectivity and variability in the diet of Milne-Edwards' sifakas (*Propithecus diadema edwardsi*) : implications for folivory and seed eating ". Intern. J. Primatol., 19 : 355-377.
- Herbers J. M. (1981) : "Time resources and laziness in animals ". Oecol., 49 : 252-262.
- Hewson R. & Verkaik A. J. (1981) : " Body cognition and ranging behaviour of blackface hill sheep in relation to lamb survival ". J. appl. Ecol., 18 : 401-415.
- Heyes C. M. (1992) : " Imitation, culture and cognition ". Anim. Behav., 46 : 999-1010.
- Heyes C. M. (1994) : " Social learning in animals : categories and mechanisms ". Biol. Rev., 69 : 207-231.
- Hikami K. (1991) : " Social transmission of learning in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) ". 'In. Ehara A., Kimura T., Takenaka O. et Iwamoto M. (Eds.), *Primateology today*, Elsevier Science Publisher, 343-344.
- Hilton-Taylor C. (2000) : " 2000 IUCN Red List of Threatened Species ". IUCN, Gland, Switzerland & Cambridge, UK.
- Hinde R. A. & Spencer-Booth Y. (1967) : " The behaviour of sociality living Rhesus monkeys in their two and half years ". Anim. Behav., 15 : 169-196.

- Hinde R. A. & Stevenson-Hinde J. (1976) : «Towards understanding relationships : dynamic stability». In Bateson P. P. G. et Hinde R. A. (Ed.), *Growing points in ethology*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Hladik C. M. (1987) : " Seasonal variations in food supply for wild primates ". In, G.A. Harrison G.A. et de Garine I. (Eds), *Coping with uncertainty in food supply*, Oxford University Press, pp. : 1-25.
- Hladik C. M. & Gueguen L. (1974) : " Géophagie et nutrition minérale chez les primates sauvages ". C. R. Acad. Scie. Paris, 279 : 1393- 1396.
- Hladik C. M. & Hladik A. (1977) : " Signification écologique des teneurs en alcaloïdes des végétaux de la forêt dense : résultats des tests préliminaires effectués au Gabon ". *Terre et Vie.*, 31: 515-555.
- Hladik C. M., Simmen B., Ramasiarisoa P. & Hladik A. (2000) : " Rôle des produits secondaires (tannins et alcaloïdes) des espèces forestières de l'est de Madagascar face aux populations animales ". In Lourenço W. R. et Goodman S. M. (Ed.), *Diversité et Endémisme à Madagascar*, Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris, pp. 105-114.
- Hofer H. & East M. (1993) : " The commuting system of Serengeti spotted hyenas : how a predator copes with migratory prey. III. Attendance and maternal care ". *Anim. Behav.*, 46 : 575-589.
- Horwich R. H. (1974) : " Regressive periods in primate behavioral development with reference to other mammals ". *Primates*, 15 : 141-149.
- Institut National de Géographie, missions de photographies aériennes, Mayotte (1950, 1960, 1989, 1997).
- Issoufou S., Pibot A. & Soumille O. (1998) : " Schéma opérationnel de la gestion de la Pointe Saziley, 1998-2004 ". Dir. Agri. Forêt, Serv. Env. Forêt.
- Itani J. I. (1958) : " On the acquisition and propagation of a new food habit in the troop of the Japanese monkeys at Takasakiyama ". *Primates*, 1 : 84-89.
- Janson C. H. & Van Schaick C. P. (1993) : " Ecological risk aversion in juvenile primates : slow and steady wins the race ". In Pereira, M. E., Fairbanks, L. A. (Eds.), *Juvenile primates. Life story, development and behavior*, Oxford University Press, New York, pp. 57-74.
- Johns T. & Duquette M. (1991) : " Detoxification and mineral supplementation as functions of geophagy ". *Am. J. Clinic. Nutrit.*, 53 : 448-456.
- Jolly A. (1966) : " A lemur behaviour ". Chicago, University of Chicago Press.
- Jordan C. F. (1971) : " A world pattern in plant energetics ". *Amer. Scient.*, 59 : 425-433.
- Kappeler P. M. (1997) : " Determinants of primate social organisation : comparative evidence and new insights from Malagasy lemurs ". *Biol. Rev.*, 72 : 111-151.

- Kaufmann J. H. (1983) : " On the definition and functions of dominance and territoriality ". *Biol. Rev.*, 58 : 1-20.
- King, B. J. (1994). « *The information continuum* ». Santa Fe, SAR Press.
- Klopfer P. H. (1974) : " Mother-Young relations in lemurs ". In Martin, R. D., Doyle, G. A., Walker, A. C. (Eds.), *Prosimian Biology*, Duckworth, London, pp. 273-292.
- Klopfer P. H. & Boskoff K. J. (1979) : " Maternal behavior in prosimians ". In Doyle, G. A., Martin, R. D. (Eds.), *The study of prosimian behavior*, New York Academic Press, pp. 123-156.
- Klopfer P. H. & Klopfer M. S. (1970) : " Patterns of maternal care in lemurs : I Normative description ". *Z. Tierpsychol.* 27: 984-996.
- Koenig (2002) : " Competition for resources and its behavioural consequences among female primates ". *Intern. J. Primatol.*, 23 : 759-784.
- Krebs J. R. (1973) : " Social learning and the significance of mixed flocks of chickadees (*Parus spp.*) ". *Can. J. Zool.*, 51 : 1275-1288.
- Kummer H. (1968) : " *Social organisation of Hamadryas Baboons, a field study* ". Basel, Karger.
- L'Heureux N., Lucherini M., Festa-Bianchet M. & Jorgenson J. T. (1995) : " Density dependent mother-yearling association in bighorn sheep ". *Anim. Behav.*, 49 : 901-909.
- Laland K. R. & Poltkin H. C. (1990) : " Social learning and social transmission of digging for buried food in Norway rats ". *Anim. Learn. Behav.*, 18 : 246-251.
- Laland K. N., Richerson P. J. & Boyd R. (1993) : " Animal social learning : toward a new theoretical approach ". In Bateson P. P. G. (Ed), *Perspectives in ethology : behaviour and evolution*, Plenum Press, New York, pp. 249-277.
- Lee P. C., Maljuf P. & Gordon I. J. (1991) : " Growth, weaning and maternal investment from a comparative perspective ". *J. Zool. Lond.*, 225 : 99-114.
- Lefebvre L. (1993) : " L'information sociale ". *Actes Ann. XXVème Coll., S.F.E.C.A.*, pp : 1-8.
- Lefebvre L. & Giraldeau L. A. (1996) : " Is social learning an adaptative specialisation ? ". In Galef B. G. et Heyes C. M. (Ed.), *Social learning in animals : the roots of culture*, New York, Academic Press, pp. 108-128.
- Lefebvre L., Templeton J., Brown K. & Koelle M. (1997) : " Carib grackles imitate conspecific and zenaida dove tutors ". *Behav.*, 134 : 1003-1017.
- Levin D. A. (1971) : " Plant phenolics : an ecological perspective ". *Am. Nat.*, 105 : 157-181.
- Lott D. F. (1984) : " Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates ". *Behav.*, 88 : 266-325.

- Louette M. (1999) : “ *La faune terrestre de Mayotte* ”. Ann. Scie. Zool., Mus. Roy. Af. Cent. (Ed), Vol. 284, Tervuren, Belgique, pp. 247.
- Lycett J. E., Henzi S. P. & Barrett L. (1998) : “ Maternal investment in mountain baboons and the hypothesis of reduced care ”. Behav. Ecol. Sociobiol., 42 : 49-56.
- Maestriepieri D. (1991) : “ Litter gender composition, food availability, and maternal defence of the young in house mice (*Mus domesticus*) ”. Behav., 3-4 : 239-251.
- Maestriepieri D. (2002) : “ Parent-offspring conflict in Primates ”. intern. J. Primatol., 23 : 923-951.
- Malleville M. & Quercia A. (1992) : “ Mayotte, île volcanique ”. Pierre Bordas et Fils (Eds.).
- Martin P. (1984) : “ The meaning of weaning ”. Anim. Behav., 32 : 1257-1258.
- Martin P. & Bateson P. (1995) : “ *Measuring behaviour : an introductory guide* ”. Cambridge University Press.
- Martin R. D. (1972) : “ Adaptative radiation and behaviour of the Malagasy lemurs ”. Rev. Lect., 264 : 295-331.
- Maturana H. R. & Varela F. J. (1994) : « *L'arbre de la connaissance* », Paris, Addison-Wesley France
- McKey D., 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.
- Mendl M. & Paul E. S. (1989) : “ Observation of nursing and suckling behaviour as an indicator of milk transfer and parental investment ”. Anim. Behav., 37 : 5131-514.
- Météo France, Station de Pamandzi (Petite Terre) (2002), Mayotte.
- Meyers D. M. & Wright P. C. (1993) : “ Resource tracking : food availability and *Propithecus* seasonal reproduction ”. In Kappeler P. M. et Ganzhorn J. U. (Ed.), *Lemur social system and their ecological basis*, New York, Plenum Press, pp. 179-192.
- Milton K. (1993) : “ Diet and social organisation of a free-ranging spider monkey population : the development of species-typical behavior in the absence of adult ”. In Pereira, M E., Fairbank, L. A. (Eds.), *Juvenile primates, Life story, development and behaviour*, Oxford University Press, New York, pp. 173-181.
- Mittermeier R. A., Tattersall I., Konstant W. R., Meyers D. M. & Mast R. B. (1994) : “ *Lemurs of Madagascar* ”. Conservation International, Washington D. C., U.S.A.
- Müller E. F. (1983) : “ Thermoregulation and energy budget of prosimians ”. Bonn Zool. Beitr. 34: 29-71.
- Müller E. F. (1985) : “ Basal metabolic rates in primates: the possible role of phylogenetic and ecological factors ”. Comp. Biochem. Physiol. 80: 707-711.

- Nagy K. A. & Milton K. (1979) : “ Aspects of dietary quality, nutrient assimilation and water balance in wild howler monkeys (*Alouatta palliata*) ”. *Oecol.*, 39 : 249-258.
- Nash L. T. (1993) : “ Juveniles in non gregarious primates ”. In Pereira M. E. et . Fairbanks L. A. (Eds), *Juvenile primates. Life story, development and behaviour*, Oxford University Press, New York, : pp 119-137.
- Nicol C. J. & Pope S.J. (1996) : “ The maternal feeding display of domestic hens is sensitive to perceived chick error ”. *Anim. Behav.*, 52 : 767-774.
- Nicolson N. A. (1987) : “ Infants, mothers and other females ”. In Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., Strushaker, T.T. (Eds.), *Primate societies*, The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 330-342.
- Nicolson N. A. & Demment M. W. (1982) : “ The transition from suckling to independent feeding in wild baboon infants ”. *Intern. J. Primatol.* 3: 318-333.
- Oates J. F. (1978) : “ Water-plant and soil consumption by guereza monkeys (*Colobus guereza*) : a relationship with minerals and toxins in the diet ? ”. *Biotrop.*, 10 : 241-253.
- Oates J. F. (1987) : “ Food distribution and foraging behaviour ”. In Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M., Wrangham R.W. et Strushaker T.T. (Eds), *Primate societies*, The University of Chicago press, Chicago and London, pp. 197-209.
- Oates J. F., Swain T. & Zantovsky J. (1977) : “ Secondary compounds and food selection by colobus monkeys ”. *Biochem. Syst. Ecol.*, 5 : 217-321.
- Oates J. F., Waterman P. G. & Choo G. M. (1980) : “ Food selection by the south Indian leaf-monkey, *Presbytis johnii*, in relation to leaf chemistry ”. *Oecol.*, 45 : 45-56.
- Oftedal O. T. (1984) : “ Milk composition, milk yield and energy output at peak lactation : a comparative review ”. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, London, 51 : 33-85.
- Oftedal O.T. (1985) : “ Pregnancy and lactation ”. In Hudson R. J. et White R. G (Eds), *The bioenergetics of wild herbivores*, Boca Raton, CRC Press, pp : 215-238.
- Oftedal O. T. (1991) : «The nutritional consequences of foraging in primates : the relationship of nutrient intakes to nutrient requirements». *Phil. Trans. R. Soc. London, B.*, 334 : 161-170.
- Ôta K., Makino Y., Kimura M. & Suziki J. (1991) : “ Lactation in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*) : Yield and composition of milk and nipple preference of young ”. *Primates*, 32 : 35-49.
- Overdorff D. J. (1988) : “ Preliminary report on the activity cycle and diet of the red-bellied lemur (*Lemur rubriventer*) in Madagascar ”. *Am. J. Primatol.*, 16 : 143-153.
- Overdorff D. J. (1992) : “ Differential patterns in flower feeding by *Eulemur fulvus fulvus* and *Eulemur rubriventer* in Madagascar ”. *Am. J. Primatol.* 28: 191-203.

- Overdorff D. J. (1993) : “ Similarities, differences and seasonal patterns in the diet of *Eulemur rubriventer* and *Eulemur fulvus rufus* in the Ranomafana National Park, Madagascar ”. Intern. J. Primatol. 14: 721-753.
- Overdorff D. J. & Rasmussen M. A. (1995) : “ Determinants of night time activity in «diurnal» lemurid primates ”. In Alterman L., Doyle G.A. et Izard K. (Eds), *Creatures of the dark : the nocturnal prosimians*, Plenum Press, New York., pp 61-74.
- Pallaud B. (1982) : “ L'apprentissage par observation chez l'animal ”. J. Psychol., 3 : 299-324.
- Pallaud B. (1990) : “ Environnement social et développement des comportements acquis ”. In Roeder J. J. et Anderson J. R. (Ed.), *Primates, recherches actuelles*, Paris, Masson, pp. 161-169.
- Pascal O. (1997) : “ *La végétation naturelle à Mayotte : Etudes quantitatives et qualitatives* ”. Dir. Agri. Forêt, Serv. Env. Forêt.
- Pascal O. (2002) : “ *Plantes et forêts de Mayotte* ”. Patrim. Nat., 53.
- Pereira M. E., Strohecker R. A., Cavigelli S. A., Hughes C. L. & Pearson D.D. (1999) : “ Metabolic strategy and social behavior in lemuridae ”. In Rakotosamimanana B., Rasamimanana H., Ganzhorn J. U. et Goodman S. M. (Eds), *New directions in lemur studies*, Kluwer Academic, Plenum Publishers, New York., pp. 93-117.
- Pereira M. E. & Kappeler P. M. (1997) : “ Divergent systems of agonistic behaviour in lemurid primates ”. Behav., 134 : 225-274.
- Petter J. J. (1962) : “ Ecologie et éthologie comparées des Lémuriens malgaches ”. Rev. Ecol. (Terre, Vie), 4 : 394-416.
- Pianka E. R. (1973) : “ The structure of lizard communities ”. Annu. Rev. Ecol. Syst. 4: 53-74.
- Pollock J. L. (1979) : “ Spatial distribution and ranging behavior in lemurs ”. In, Doyle G. A. et Martin R. D. (Ed), *The study of prosimian behaviour*, New York Academic Press, pp. 359-409.
- Pollock J. I. (1989) : “ Intersexual relationships amongst prosimians ”., Hum. Evol., 4 : 133-143.
- Pond C. M. (1977) : “ The significance of lactation in the evolution of mammals ”. Evol., 31 : 177-199.
- Pontier D., Gaillard J. M., Allainé D., Trouvilliez J., Gordon I. & Duncan P. (1989) : “ Postnatal growth rate and adult body weight in mammals : a new approach ”. Oecol., 80 : 390-394.
- Raffauf R. F. & von Reis Altschul S. (1972) : “ The detection of alkaloids in herbarium material ”. Economic Botany., 22 : 267-269.
- Rasamimanana P. & Rafidinarivo E. (1993) : “ Feeding behavior of *Lemur catta* females in relation to their physiological state ”. In Kappeler P.M., Ganzhorn J.U. (Ed), *Lemur social system and their ecological basis*, Plenum Press, New York, pp. 123-133.

- Rasamimanana H. (1999) : " Influence of social organisation patterns on food intake of *Lemur catta* in the Berenty Reserve ". In Rakotosamimanana B., Rasamimanana H., Ganzhorn J. U. et Goodman S. M. (Eds.), *New directions in Lemur studies*, Kluwer Academic, Plenum Publishers, New York, pp. 173-188.
- Rasamimanana H. & Rafidinarivo E. (1993) : " Seasonal variations of the seminiferous epithelium cycle in Mayotte's brown lemur (*Eulemur fulvus mayottensis*) ". *Folia Primatol.* 55: 193-199.
- Reiter J., Stinson N. L. & Le Boëuf B. J. (1978) : " Northern elephant seal development : the transition from weaning to nutritional independence ". *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3 : 337-367.
- Richard-Hansen C. (1992) : " Socialisation et modalités d'organisation sociale chez l'isard (*Rupicapra rupicapra p.*) ". Thèse, Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Robert M. (1970) : " Apprentissage vicariant chez l'animal et l'humain ". *Ann. Psychol.*, 70 : 505-542.
- Roeder J. J. & Fornasieri I. (1995) : " Does agonistic dominance imply feeding priority in lemurs ? A study in *Eulemur fulvus mayottensis* ". *Intern. J. Primatol.*, 16 : 629-641.
- Rogowitz G. L. (1996) : " Trade-offs in energy allocation during lactation ". *Am. Zool.*, 36 : 197-204.
- Rozin P. & Pelchat M. L. (1988) : " Memories of mammary: Adaptations to weaning from milk ". In Epstein, A. N., Morrison, A. R. (Eds.), *Progress in psychobiology and physiological psychology, Vol. 13*, academic Press, New York, London, Tokyo, pp. 1-29.
- Russel P. A. (1983) : " Psychological studies of exploration in animals : a reappraisal ". In Archer et Birke, pp. 22-54.
- Rutberg A. T. (1987) : " Adaptative hypothesis of birth synchrony in ruminants : an interspecific test ". *Am. Nat.*, 130 : 692-710.
- Sarogueira-Saraiva R. (1993) : " L'exploration: versant éthologique de l'apprentissage ". XXV. Actes Ann. Coll., Société Française d'Etude du Comportement Animal, pp.: 21-29.
- Sauther M. L. (1991) : " Reproductive behavior of free ranging *Lemur catta* at Beza Mahafaly special Reseve, Madagascar ". *Am. J. Physic. Anthropol.*, 84 : 463-477.
- Sauther M. L. (1993) : " Resource competition in wild populations of ringtailed lemurs (*Lemur catta*) : Implications for female dominance ". In Kappeler P.M., Ganzhorn J.U. (Ed), *Lemur social system and their ecological basis*, Plenum Press, New York, pp. 135-152.
- Sauther M. L. (1994) : " Wild plant use by pregnant and lactating ring-tailed lemurs with implications for early hominid foraging ". In Etkin, N. L. (Ed.), *Eating on the wild side*, The University of Arizona Press, Tucson, London, pp. 240-256.
- Sauther M. L. (1998) : " Interplay of phenology and reproduction in ring-tailed lemurs: Implications for ring-tailed lemur conservation ". *Folia Primatol.*, 69: 309-320.

- Schaal B. (1988) : «Olfaction in infance and children: : Developmental and functional perspectives». *Chem. Senses*, 13 : 145-190.
- Schaffer W. M. (1974) : “ Selection for optimal life histories : the effects of age structure ”. *Ecology*, 55 : 291-303.
- Schaller G. B. (1965) : “ The behaviour of the mountain gorilla ”. In De Vore I. (Ed.), *Primate behaviour*, New york, London, Holt, Rinehart, Wintson.
- Schaller G. B. (1967) : “ *The deer and the tiger* ”. Chicago, University of Chicago Press.
- Schlegel H. (1866) : “ Contributions de la faune de Madagascar et des îles avoisinantes ”. *Nederl. Tijd. Dierk.*, 3 : 73-89.
- Shettleworth S. J. (1987) : “ Individual differences in choice of food items by pigeons ”. *Behav. Proc.*, 14 : 305-318.
- Sikes R. S. (1995) : “ Costs of lactation and optimal litter size in northern grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*) ”. *J. Mammal*, 76 : 348-357.
- Simmen B. (1992) : “ Seuil de discrimination et réponses supraliminaires à des solutions de fructose en fonction du régime des primates Callitrichidae ” ; *C. R. Acad. Scie. Paris*, 315 : 151-157.
- Simmen B. & Hladik C. M. (1993) : “ Perception gustative et adaptation à l’environnement nutritionnel des primates non-humains et des populations humaines ”. *Bull. Mém. Soc. Anthropol.*, Paris, Vol 5, 3-4 : 343-354.
- Simmen B., Hladik C. M., Ramasiarisoa P. L., Iaconelli S., & Hladik A. (1999) : “ Taste discrimination in lemurs and other primates, and the relationships to distribution of plant allelochemicals in different habitats of Madagascar ”. In Rakotosamimanana B., Rasamimanana H., Ganzhorn J. U. et Goodman S. M. (Eds.), *New directions in Lemur studies*, Kluwer Academic, Plenum Publishers, New York, pp. 1-24.
- Simpson G. G., Roe A. & Lewontin R. C. (1960) : “ *Quantitative zoology* ”. Harcourt, Brace, Jovanovich, New York.
- Stamps J. A., Clark A., Arrowood P & Kus B. (1985) : “ Parent-offspring conflict in budgerigars ”. *Behav.*, 94 : 1-39.
- Stanford C. B. (1991) : “ The capped langur in Bangladesh : behavioral ecology and reproductive tactics ”. *Contr. Primat.*, 26 :155-173.
- Stearns S. C. (1992) : “ The evolution of life histories ”. Oxford University Press, Oxford, pp. 249.
- Steiner J. E. & Glaser D. (1984) : «Differential behavioral responses to taste stimuli in non human primates». *J. Human Evol.*, 13 : 709-723.
- Sussman R. W. (1974) : “ Ecological distinctions in sympatric species of lemur ”. In Martin, R., Doyle D., Walker, A. C. (Eds.), *Prosimian Biology*, Dacworth, London, pp.75-108.

- Sussman R. W. & Tattersall I. (1976) : " Cycles of activity, group composition, and diet of *Lemur mongoz mongoz* Linnaeus 1766 in Madagascar ". *Folia Primatol.*, 26 : 270-283.
- 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.
- Tattersall I. (1977) : " Ecology of behavior of *Lemur fulvus mayottensis*, primate lemuriform ". *Anthropol. Pap. Am. Mus. Nat. Hist.* 54: 425-482.
- Tattersall I. (1979) : " Patterns of activity in the Mayotte lemur, *Lemur fulvus mayottensis* ". *J. Mammal.* 60: 314-323.
- Tattersall I. (1982) : " *The primates of Madagascar* ". New York, Columbia University Press.
- Tattersall I. (1987) : " Cathemeral activity in primates : a definition ". *Folia Primatol.*, 49 : 200-202.
- Tattersall I. & Sussman R. W. (1975) : Observations of the ecology and behavior of the mongoose lemur *Lemur mongoz mongoz* Linnaeus (primates, lemuriformes) at Ampijoroa, Madagascar ". *Anthropol. papers Am. Mus. Nat. Hist.*, New York, vol. 52 : 195-216.
- Terborgh J. (1986) : " Community aspects of frugivory in tropical forests ". In Estrada A., Fleming T.H. (Eds.), *Frugivores and seed dispersal*, Drw W. Junk Publishers, Dordrecht, 28 : 371-384
- Tilden C. D. & Oftedal O. T. (1997) : " Milk composition reflects pattern of maternal care in prosimian primates ". *Am. J. Primatol.*, 41 : 195-211.
- Trivers R. L. (1972) : " Parental investment and sexual selection ". In Campbell B. (Ed.), *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*, Aldine-Atherton, Chicago, pp. 136-179.
- Trivers R. L. (1974) : " Parent-offspring conflict ". *Am. Zool.* 14: 249-264.
- Van de Rijt-Ploij H. H. C. & Plooij F. X. (1987) : " Growing independence, conflict and learning in mother-infant relations in free-ranging chimpanzees ". *Behav.*, 101 : 1-86.
- Vasey N. (2000) : " Niche separation in *Varecia variegata rubra* and *Eulemur fulvus albifrons*: I. Interspecific patterns ". *Am. J. Physic. Anthropol.* 112: 411-431.
- Vick L. G. & Conley J. M. (1976) : " An ethogram for *Lemur fulvus* ". *Primates.* 17: 125-144.
- Visalberghi E. & Fragaszy D. M. (1990) : " Food-washing behaviour in tufted capuchin monkeys, *Cebus apella*, and crab-eating macaques, *Macaca fascicularis* ". *Anim. Behav.*, 40: 829-836.
- Visalberghi E. & Fragaszy D. M. (1995) : " The behaviour of capuchin monkeys, *Cebus apella*, with novel food : the role of social context ". *Anim. Behav.*, 49 : 1089-1095.
- Watanuki Y. & Nakayama Y. (1993) : " Age difference in activity of Japanese monkeys : Effects of temperature, snow and diet ". *Primates*, 34 : 419-430.

- Watts D. (1985) : " Observations on the Ontogeny of feeding behaviour in mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) ". Am. J. Primatol., 8 : 1-10.
- Weiner J. (1989) : " Metabolic constraints to mammalian energy budgets ". Acta Theriol., 34 : 3-35.
- Whitaker R. H. & Feeny P. P. (1971) : " Allelochemicals : chemical interactions between species ". Science, 171 : 757-770.
- Whiten A., Goodall J., McGrew W. C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama Y., Tutin C. E. G., Wrangham R. W. & Boesch C. (1999) : " Cultures in Chimpanzees ". Nature, 399 : 682-685.
- Whitehead J. M. (1986) : " Development of feeding selectivity in mantled howling monkeys, *Allouatta palliata* ". In Else J. G. et Lee P. C., *Primate Ontogeny, cognition and social behavior*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 105-117.
- Winner Y., Absher R., Amato G., Sterling E., Stumpf R., Rumpler Y. & Desalle R. (1999) : " Species concepts and the determination of historic gene flow patterns in the *Eulemur fulvus* (brown lemur) complex ". Biol. J. Linn. Soc., 66 : 39-56.
- Wrangham R. W. & Waterman P. G. (1981) : " Feeding behaviour of vervet monkeys on *Acacia tortilis* and *Acacia xanthophloea* : with special reference to reproductive strategies and tannins production ". J. Anim. Ecol., 50 : 715-731.
- Wright P. C. (1999) : " Lemur traits and Madagascar ecology : coping with an island environment ". Yearb. Phys. Anthropol., 42 : 31-72.
- Wyrwicka W. (1981) : " *The development of food preferences. Parental influences and the primacy effect* ". Thomas, Springfield, Illinois.
- Zahorik D. M. & Houpt K. A. (1981) : " Species differences in feeding strategies, food hazards, and the ability to learn food aversions ". In Kamil A. C. et Sargent T. D. (Ed.), *Foraging behaviour : ecology, ethology and psychological approaches*, New York, Garland Press, pp. 289-310.
- Zar J. K. (1984) : " *Biostatistical analysis* ". Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

ANNEXES

Annexe n°1

Echantillonnage des pesées des différentes parties consommées par les membres de la dyade mère-jeune

Famille	Espèce	Parties consommées	Quantité	Poids frais moyen en g.
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i>	Fruit mur entier	10	1744
		Jeune feuille	138	62
		Pulpe mûre	10	708
		Pulpe fruit vert	10	294
		Noyau	10	324
		Peau	10	394
Annonaceae	<i>Annona squamosa</i>	Fleur	100	104
		Jeune feuille	500	80
		Feuille mature	50	31
		Fruit sub mûr, pulpe	3	184
		Noyau	84	35
Apocynaceae	<i>Ancylbotrys petersiana</i>	Fleur	20	2
		Jeune feuille	157	86
		Fruit mûr, Pulpe	12	25,4
		noyau	12	23,75
Asclepiadaceae	<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Feuille mature	450	204
Bignoniaceae	<i>Phylartron comorense</i>	Fleur	-	np*
Bombacaceae	<i>Adansonia digitata</i>	Fleur	16	116
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i>	Fruit mûr	6	1794
Boraginaceae	<i>Ehretia cymosa</i>	Fleur	-	np*
		Fruit mûr	100	52
Boraginaceae	<i>Cordia myxa</i>	Fruit mûr, pulpe	10	38
Caesalpinaceae	<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	500	310
		Jeune feuille	500	192
		Fruit mur, pulpe	20	142
		Fruit vert, pulpe	43	217
		Noyau	123	90
		Cosse	20	70
Caesalpinaceae	<i>Cassia sp n°101</i>	Fleur	20	2
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i>	Noyau	18	158
		Fruit mûr pulpe	18	308
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum lanceum</i>	Fruit mûr	100	26
Euphorbiaceae	<i>Jatropha curcas</i>	Fruit mûr, pulpe	102	188
		noyau	102	174
Hippocrateaceae	Salacia leptoclada	Feuille mature	150	106
		Jeune feuille	500	102
		Fruit mûr	174	48
Malvaceae	<i>Hibiscus tiliaceus</i>	Feuille mature	500	196
Mimosaceae	<i>Albizia lebbek</i>	Fleur	100	134
Moraceae	Broussonetia greveana	Jeune feuille	500	282
		Fruit mûr	48	184
Moraceae	Ficus cf. reflexa	Fruit mûr	100	26
		Feuille mature	300	378
Rubiaceae	Pyrostria anjouanensis	Noyau	80	16
		Fruit mûr, pulpe	80	12

Famille	Espèce	Parties consommées	Quantité	Poids frais moyen en g.
Sapindaceae	<i>Allophyllus bicurris</i>	Feuille mature	-	np*
Sapotaceae	<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	300	378
		Jeune feuille	100	81
		Pétiole	300	36
		Fruit mur	20	52
		Noyau	20	8
Tiliaceae	<i>Grewia sp. n°18</i>	Fruit mûr	37	15
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>	Fleur	170	50
		Fruit mûr	100	82
Vitaceae	<i>Cissus sp</i>	Feuille mature	-	np*
		Fruit mûr	-	np*

* non pesé. Ces parties ont été consommées très ponctuellement sinon une seule fois

Annexe n°2

Parties des espèces végétales ingérées la nuit et par mois en quantité moyenne de matière fraîche par les adultes et subadultes des deux groupes

Espèce	Parties	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars	Avril	Juillet	Août	Septembre
<i>Mangifera indica</i>	Fruit Mûr	44,84	50,48	25,01	21,32	1,57	1,08				
<i>Adansonia digitata</i>	Fleur	5,75	23,84								
<i>Albizzia lebbek</i>	Fleur	4,60				0,79	0,54				3,94
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Feuille mature	2,30									
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune Feuille	1,15		10,00					1,61		
<i>Mangifera indica</i>	Fruit Vert										22,68
<i>Mangifera indica</i>	Jeune Feuille								5,64	7,79	
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit Mûr									1,73	
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature									2,60	
<i>Annona squamosa</i>	Feuille mature									2,60	
<i>Annona squamosa</i>	Jeune Feuille								7,25		0,99
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature					0,79	0,54	2,94	1,61		
<i>Ceiba pentandra</i>	Fleur								1,61		
<i>Grewia sp</i>	Fruit Mûr	58,63	74,31	35,01	21,32	2,36	1,62				
SOMME											
		58,63	74,31	35,01	21,32	5,51	3,78	2,94	17,72	14,71	27,61

Annexe n°3

Faciès des individus de l'espèce *Eulemur fulvus* spp.
(L. Tarnaud)

Groupe "Tamarindus Band"



Mama
Femelle adulte



Old Man
Mâle adulte



Purple
Femelle subadulte



Ylang
Femelle adulte



Old Brush
Mâle adulte



Beth
Femelle subadulte



Pithèque
Mâle subadulte



Diadema
Mâle subadulte



Black Face
Mâle adulte



Saba
Mâle juvénile



Kapok
Femelle juvénile



Houbou
Male juvénile

Annexe n°4

Faciès des individus de l'espèce *Eulemur fulvus* spp.
(L. Tarnaud)

Groupe "Manga's Band"



Bweny
Femelle adulte



Old Brown
Mâle adulte



Polo
Femelle subadulte



Mummy
Femelle adulte



Pupy
Mâle adulte



Grey
Femelle subadulte



Hidden
Femelle adulte



Prof
Mâle adulte



Simplet
Mâle subadulte



Charly Brown
Mâle subadulte



Kosette
Femelle subadulte



Mitru
Mâle juvénile



Karibou
Femelle juvénile



Wolé Wolé
Femelle juvénile

Annexe n°5

Inventaire des espèces recensées dans les domaines vitaux des groupes “Manga’s Band” et “Tamarindus band”.

Famille	Espèces végétales	MB*	TB**	Shimahorais (1)	Shibushi (1)	Français
Annonaceae	<i>Annona squamosa</i>	x	x	Mcono cono		Pomme cannelle
Apocynaceae	<i>Alafia sp. n°63</i>		x			
Apocynaceae	<i>Ancylobotrys petersiana</i>	x	x		Hubuhubu vualavu	
Apocynaceae	<i>Landolphia myrtifolia</i>	x	x			
Arecaceae	<i>Hyphaene coriacea</i>	x		Mukoma	Satrana be / Dimaka	
Asclepiadaceae	<i>Secamone pachystigma</i>	x				
Bambusaceae	<i>Bambusa vulgaris</i>	x	x			Bambou
Arecaceae	<i>Phoenix reclinata</i>	x	x	Miala	Morandra	
Bignoniaceae	<i>Phyllarthron comorense</i>	x	x	Chivundze		
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i>		x	Mpembafuma		Fromager / Kapokier
Boraginaceae	<i>Cordia myxa</i>		x	Mrovu		
Boraginaceae	<i>Ehretia cymosa</i>	x	x	Chipapu	Chipapu lahy (vavy, bé)	
Burseraceae	<i>Commiphora arafy</i>	x			Matiambelo	
Caesalpiniaceae	<i>Bauhinia sp. n°2</i>		x			
Caesalpiniaceae	<i>Caesalpinia bonduc</i>	x	x	Mtso		
Caesalpiniaceae	<i>Cassia sp. n°101</i>	x				Ambrevade
Caesalpiniaceae	<i>Tamarindus indica</i>	x	x	Muaju	Madiro	Tamarinier
Celastraceae	<i>Mystroxyton aethiopicum</i>		x			
Celastraceae	<i>Maytenus undata</i>	x	x			
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i>	x		Mgnamba		
Cycadae	<i>Cycas thouarsii</i>	x				
Ebenaceae	<i>Diospyros comorensis</i>	x	x	Muhu ngojo	Tamotamo hazo Tongozo lolo	
Ebenaceae	<i>Diospyros natalensis</i>		x	Mri mudu malandy		
Euphorbiaceae	<i>Cephalocroton leucocephalus</i>		x			
Euphorbiaceae	<i>Croton regeneratrix</i>	x				
Euphorbiaceae	<i>Fluggea virosa</i>		x	Muhamba		
Euphorbiaceae	<i>Pyrostria anjouanensis</i>	x	x			
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum lanceum</i>	x	x	Mluangati	Loangati mena	Palétuvier terrestre
Euphorbiaceae	<i>Jatropha curcas</i>	x	x	Msumu / Mri maji		
Euphorbiaceae	<i>Mangifera indica</i>	x	x	Mmanga		Manguier
Euphorbiaceae	<i>Mimusops comorensis</i>	x	x	Nato		Nate
Euphorbiaceae	<i>Polysphaeria myrtiflora</i>	x	x			
Euphorbiaceae	<i>Leptadenia madagascariensis</i>	x	x	Dzimoi dzimoi		

Famille	Espèces végétales	MB*	TB**	Shimahorais (1)	Shibushi (1)	Français
Fabaceae	<i>Abrus precatorius</i>		x			
Fabaceae	<i>Teramnus labialis</i>	x				
Flacourtiaceae	<i>Flacourtia indica</i>		x			Prune de Madagascar
Icacinaceae	<i>Apodytes dimidiata</i>	x	x	Bako mdzuani mena		
Hippocrateaceae	<i>Salacia leptoclada</i>	x	x			
Lauraceae	<i>Litsea glutinosa</i>		x	Mzavocamaro		
Lythraceae	<i>Lawsonia inermis</i>	x				
Malvaceae	<i>Gossypium hirsutum</i>	x				
Malvaceae	<i>Hibiscus tiliaceus.</i>		x	Uaro		
Malvaceae	<i>Thespesia populnea</i>	x				
Mimosaceae	<i>Acacia farnesiana</i>	x	x			Acacia
Mimosaceae	<i>Albizzia lebeck</i>	x	x	Mbonoare	Bonara	Bois noir
Mimosaceae	<i>Entada leptostachys</i>		x	M'furefure		
Mimosaceae	<i>Leucaena leucocephala</i>	x	x	Mugu		
Moraceae	<i>Artocarpus hetrophyllus</i>					
Moraceae	<i>Broussonetia greveana</i>	x	x	Mlandréma		
Moraceae	<i>Ficus cf. reflexa</i>		x	Mvuvu ? Mzingara ?	Mandresy angabo	Figuier
Moraceae	<i>Ficus sycomorus</i>	x	x	Mvuvu ? Mzingara ?	Mandresy angabo	Figuier
Moracée	<i>Indéterminée n°1</i>	x	x			
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i>		x			Goyave
Ochnaceae	<i>Ochna ciliata</i>	x	x		Sampaga voa	
Passifloraceae	<i>Passiflora tuberosa</i>	x				Passiflore
Rubiaceae	<i>Indéterminée n°2</i>	x	x			
Rubiaceae	<i>Tarenna supra-axillaris</i>	x	x			
Rutaceae	<i>Citrus sp n°111</i>	x				
Sapindaceae	<i>Allophylus bicurris</i>		x	Chiratra		
Sapindaceae	<i>Doratoxylon chouxii</i>	x		Sari madiru		
Sterculiaceae	<i>Sterculia madagascariensis</i>	x	x			
Tiliaceae	<i>Carpodiptera africana</i>	x	x	Sari muhuvé		
Tiliaceae	<i>Grewia sp n°18</i>		x	Sari shiratra Mtsohakofu	Ampaly kely M'tsohakofu titi	
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>	x	x	Mboasera		
Verbenaceae	<i>Stachytarpheta jamaicensis</i>	x	x			
Vitaceae	<i>Cissus sp.</i>	x	x		Vahy mena	

*Groupe «Manga's Band»

*Groupe «Tamarindus Band»

(1) : Les dénominations shimahoraises et shibushi ont été données par les assistants-botanistes du Service Environnement et Forêt de la Direction de l'Agriculture et de la Forêt (Coconi, Mayotte) : Ali Bacar Sifari et Maoulida Mchangama. Leur concordance a été vérifiée avec celle, lorsqu'elles existaient, de Pascal (2002). Leur orthographe française respecte la phonétique (Shimahorais) et l'orthographe (Shibushi) selon les règles énoncées par Blanchy (1996).

Annexe n°6

Tests de la présence des phénols dans les feuilles matures des espèces végétales recensées des domaines vitaux des groupes "Manga's Band" et "Tamarindus Band"

Famille	Espèces végétales	Gelatine Salée	FeCl3
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i>	++	+++
Annonaceae	<i>Annona squamosa</i>	0	+
Apocynaceae	<i>Alafia sp. n°63</i>	0	++
Apocynaceae	<i>Landolphia myrtifolia</i>	++	++
Apocynaceae	<i>Ancylobotrys petersiana</i>	0	0
Apocynaceae	<i>Leptadenia madagascariensis</i>	0	0
Arecaceae	<i>Hyphanae coriacea</i>	nt*	nt*
Arecaceae	<i>Phoenix reclinata</i>	++	+/-
Asclepiadaceae	<i>Secamone astephana</i>	0	+++
Bambusaceae	<i>Bambusa vulgaris</i>	+	+
Bignoniaceae	<i>Phyllarthron comorense</i>	0	+
Bombacaceae	<i>Adansonia digitata</i>	++	++
Bombacaceae	<i>Ceiba pentendra</i>	nt*	nt*
Boraginaceae	<i>Cordia myxa</i>	+	+++
Boraginaceae	<i>Ehretia cymosa</i>	+/-	+++
Burseraceae	<i>Commiphora arafy</i>	++	+++
Caesalpiniaceae	<i>Bauhinia sp. n°2</i>	0	0
Caesalpiniaceae	<i>Caesalpinia bonduc</i>	++	++
Caesalpiniaceae	<i>Cassia sp. n°101</i>	nt*	nt*
Caesalpiniaceae	<i>Tamarinus indica</i>	0	0
Celastraceae	<i>Maytenus undata</i>	+	+
Celastraceae	<i>Mystroxyton aethiopicum</i>	nt*	nt*
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i>	nt*	nt*
Cycadae	<i>Cycas thouarsii</i>	nt*	nt*
Ebenaceae	<i>Diospyros comorensis</i>	++	++
Ebenaceae	<i>Diospyros natalensis</i>	+++	++
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum lanceum</i>	0	0
Euphorbiaceae	<i>Cephalocroton leucocephalus</i>	0	++
Euphorbiaceae	<i>Croton regeneratrix</i>	nt*	nt*
Euphorbiaceae	<i>Jatropha curcas</i>	0	0
Euphorbiaceae	<i>Fluggea virosa</i>	+++	+++
Fabaceae	<i>Abrus precatorius</i>	0	++
Fabaceae	<i>Teramnus labialis</i>	nt*	nt*
Flacourtiaceae	<i>Flacourtia indica</i>	+/-	+++
Hippocrateaceae	<i>Salacia leptoclada</i>	++	++
Icacinaceae	<i>Apodytes dimidiata</i>	0	0
Lauraceae	<i>Litsea glutinosa</i>	0	0
Lythraceae	<i>Lawsonia inermis</i>	+	+/-
Malvaceae	<i>Gossypium hirsutum</i>	nt*	nt*
Malvaceae	<i>Hibiscus tiliaceus.</i>	0	+
Malvaceae	<i>Thespesia populnea</i>	++	+
Mimosaceae	<i>Acacia farnesiana</i>	0	0
Mimosaceae	<i>Albizzia lebbeck</i>	0	+
Mimosaceae	<i>Leucaena leucocephala</i>	++	+++
Mimosaceae	<i>Entada leptostachys</i>	0	++

Famille	Espèces végétales	Gelatine Salée	FeCl3
Moraceae	<i>Artocarpus integrifolia</i>	nt*	nt*
Moraceae	<i>Broussonetia greveana</i>	0	+++
Moraceae	<i>Ficus Cf. reflexa</i>	0	0
Moraceae	<i>Ficus racemosa</i>	0	0
Moracée	Indéterminée	nt*	nt*
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i>	+++	+++
Ochnaceae	<i>Ochna ciliata</i>	++	+
Passifloraceae	<i>Passiflora suberosa</i>	0	0
Rubiaceae	<i>Tarenna supra-axilaris</i>	+	+
Rubiaceae	Indéterminée	0	0
Rubiaceae	<i>Polysphaeria myrtiflora</i>	++	++
Rubiaceae	<i>Pyrostria anjouanensis</i>	+/-	+/-
Rutaceae	<i>Citrus sp n°111</i>	nt*	nt*
Sapindaceae	<i>Allophylus bucruris</i>	0	+
Sapindaceae	<i>Doratoxylon chouxi</i>	nt*	nt*
Sapotaceae	<i>Mimusops comorensis</i>	++	+++
Sterculiaceae	<i>Sterculia madagascariensis</i>	+++	++
Tiliaceae	<i>Grewia sp n°18</i>	++	++
Tiliaceae	<i>Carpodiptera africana</i>	0	++
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>	0	0
Verbenaceae	<i>Starchytarpheta jamaicensis</i>	nt*	nt*
Vitaceae	<i>Cissus sp.</i>	++	++

* nt : non testé

Tests de la présence des alcaloïdes dans les feuilles matures des espèces végétales recensées des domaines vitaux des groupes "Manga's Band" et "Tamarindus Band"

Famille	Espèces végétales	Dragendorff	Mayer
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i>	++	+++
Annonaceae	<i>Annona squamosa</i>	0	0
Apocynaceae	<i>Alafia sp. n°63</i>	++	++
Apocynaceae	<i>Landolphia myrtifolia</i>	++	+
Apocynaceae	<i>Ancylobotrys petersiana</i>	++	+/-
Apocynaceae	<i>Leptadenia madagascariensis</i>	0	0
Arecaceae	<i>Hyphanae coriacea</i>	nt	nt
Arecaceae	<i>Phoenix reclinata</i>	+	+
Asclepiadaceae	<i>Secamone astephana</i>	0	0
Bambusaceae	<i>Bambusa vulgaris</i>	+	+
Bignoniaceae	<i>Phyllarthron comorense</i>	++	++
Bombacaceae	<i>Adansonia digitata</i>	0	0
Bombacaceae	<i>Ceiba pentendra</i>	nt	nt
Boraginaceae	<i>Cordia myxa</i>	+	0
Boraginaceae	<i>Ehretia cymosa</i>	++	0
Burseraceae	<i>Commiphora arafy</i>	++	0
Caesalpiniaceae	<i>Bauhinia sp. n°2</i>	+	+
Caesalpiniaceae	<i>Caesalpinia bonduc</i>	+++	+/-
Caesalpiniaceae	<i>Cassia sp. n°101</i>	nt	nt
Caesalpiniaceae	<i>Tamarinus indica</i>	+	+
Celastraceae	<i>Maytenus undata</i>	++	0
Celastraceae	<i>Mystroxyton aethiopicum</i>	nt	nt
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i>	nt	nt
Cycadae	<i>Cycas thouarsii</i>	nt	nt
Ebenaceae	<i>Diospyros comorensis</i>	+	+/-
Ebenaceae	<i>Diospyros natalensis</i>	+++	++
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum lanceum</i>	+++	++
Euphorbiaceae	<i>Cephalocroton leucocephalus</i>	+	0
Euphorbiaceae	<i>Croton regeneratrix</i>	nt	nt
Euphorbiaceae	<i>Jatropha curcas</i>	+	+
Euphorbiaceae	<i>Fluggea virosa</i>	+/-	+/-
Fabaceae	<i>Abrus precatorius</i>	+++	+++
Fabaceae	<i>Teramnus labialis</i>	++	+
Flacourtiaceae	<i>Flacourtia indica</i>	0	+/-
Hippocrateaceae	<i>Salacia leptoclada</i>	+	+
Icacinaceae	<i>Apodytes dimidiata</i>	++	+
Lauraceae	<i>Litsea glutinosa</i>	+++	++
Lythraceae	<i>Lawsonia inermis</i>	+/-	+/-
Malvaceae	<i>Gossypium hirsutum</i>	nt	nt
Malvaceae	<i>Hibiscus tiliaceus.</i>	0	0
Malvaceae	<i>Thespesia populnea</i>	+	0
Mimosaceae	<i>Acacia farnesiana</i>	+	+
Mimosaceae	<i>Albizzia lebbeck</i>	+++	+++
Mimosaceae	<i>Leucaena leucocephala</i>	+	++
Mimosaceae	<i>Entada leptostachys</i>	0	0
Moraceae	<i>Artocarpus integrifolia</i>	nt	nt
Moraceae	<i>Broussonetia greveana</i>	+	0
Moraceae	<i>Ficus cf. reflexa</i>	0	0

Familles	Espèces végétales	Dragendorff	Mayer
Moraceae	<i>Ficus racemosa</i>	0	0
Moracée	Indéterminée n°1	nt	nt
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i>	++	+/-
Ochnaceae	<i>Ochna ciliata</i>	+++	+++
Passifloraceae	<i>Passiflora suberosa</i>	++	++
Rubiaceae	<i>Tarenna supra-axilaris</i>	+/-	+
Rubiaceae	Indéterminée n°2	++	++
Rubiaceae	<i>Polysphaeria myrtiflora</i>	++	++
Rubiaceae	<i>Pyrostria anjouanensis</i>	+/-	+/-
Rutaceae	<i>Citrus sp n°111</i>	nt	nt
Sapindaceae	<i>Allophylus bucuris</i>	0	0
Sapindaceae	<i>Doratoxylon chouxi</i>	nt	nt
Sapotaceae	<i>Mimusops comorensis</i>	++	+++
Sterculiaceae	<i>Sterculia madagascariensis</i>	0	0
Tiliaceae	<i>Grewia sp n°18</i>	++	++
Tiliaceae	<i>Carpodiptera africana</i>	0	0
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>	+/-	+
Verbenaceae	<i>Starchytarpheta jamaicensis</i>	nt	nt
Vitaceae	<i>Cissus sp.</i>	++	0

* nt : non testée

Annexe n°7

Les régimes alimentaires des membres de la dyade maternelle par phase et par mois, en quantités de matière fraîche ingérée

Phase 1

Octobre	Parties	Mère	Jeune
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	57,9	Lait
<i>Albizia lebbek</i>	Fleur	16,0	
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	12,3	
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	4,2	
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	4,0	
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	2,7	
<i>Adansonia digitata</i>	Fleur	0,8	
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0,5	
<i>Mimusops comorensis</i>	Pétiole	0,4	
<i>Leptodenia madagascariensis</i>	Feuille mature	0,4	
<i>Lantana camara</i>	Fleur	0,3	
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	0,1	
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	0,1	
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fleur	0,1	

Novembre	Parties	Mère	Jeune
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	54,3	Régime alimentaire mixte (lait et premiers items végétaux solides)
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	13,3	
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	10,3	
<i>Annona squamosa</i>	Jeune feuille	7,3	
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	4,5	
<i>Broussonetia greveana</i>	Jeune feuille	2,0	
<i>Adansonia digitata</i>	Fleur	1,4	
<i>Lantana camara</i>	Fleur	1,4	
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	1,3	
<i>Mimusops comorensis</i>	Pétiole	1,2	
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	1,1	
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0,6	
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fleur	0,4	
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	0,3	
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	0,3	
<i>Leptodenia madagascariensis</i>	Feuille mature	0,1	
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	0,1	

Décembre	Parties	Mère	Jeune*
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	48,7	25,8
<i>Ehretia cymosa</i>	Fruit mûr	22,8	48,9
<i>Albizia lebbbeck</i>	Fleur	10,7	0,0
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	10,5	8,3
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	2,7	0,8
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	1,6	0,0
<i>Lantana camara</i>	Fruit mûr	1,2	7,2
<i>Leptodenia madagascariensis</i>	Feuille mature	0,5	0,0
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	0,5	0,5
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	0,3	0,0
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	0,2	0,4
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0,1	0,3
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	0,1	2,3
<i>Salacia leptoclada</i>	Fruit mûr	0,1	0,0
<i>Annona squamosa</i>	Jeune feuille	0,0	0,5
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	0,0	0,9
<i>Broussonetia greveana</i>	Jeune feuille	0,0	4,3

* Le jeune continue à s'allaiter

Phase 2

Janvier	Parties	Mère	Jeune*
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	51,8	57,2
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	28,7	21,6
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	7,4	5,3
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	3,7	2,3
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	2,6	0,0
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	2,1	1,0
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	1,2	0,1
<i>Mimusops comorensis</i>	Pétiole	1,1	2,2
<i>Salacia leptoclada</i>	Fruit mûr	0,9	1,6
<i>Lantana camara</i>	Fruit mûr	0,5	0,0
<i>Erythroxylum lanceum</i>	Fruit mûr	0,1	6,4
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	0,0	0,1
<i>Leptodenia madagascariensis</i>	Feuille mature	0,0	1,0
<i>Broussonetia greveana</i>	Fruit mûr	0,0	1,2

* Le jeune continue à s'allaiter

Février	Parties	Mère	Jeune*
<i>Cordia myxa</i>	Fruit mûr	35,3	44,1
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	21,5	10,9
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	18,4	17,1
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	11,5	2,4
<i>Grewia sp</i>	Fruit mûr	6,3	12,1
<i>Lantana camara</i>	Fleur	2,8	0,0
<i>Annona squamosa</i>	Fruit mûr	1,4	0,0
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0,8	0,1
<i>Salacia leptoclada</i>	Fruit mûr	0,8	6,1
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	0,7	0,2
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	0,3	0,1
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	0,3	0,1
<i>Mimusops comorensis</i>	Pétiole	0,0	0,3
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	0,0	1,2
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	0,0	0,1
<i>Annona squamosa</i>	Jeune feuille	0,0	0,1
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	0,0	2,0
<i>Broussonetia greveana</i>	Fruit mûr	0,0	0,4
<i>FicusCf. Reflexa</i>	Fruit mûr	0,0	2,6

* Le jeune continue à s'allaiter

Phase 3*

Mars	Parties	Mère	Jeune**
<i>Grewia sp</i>	Fruit mûr	21,5	5,1
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	18,3	2,4
<i>Cordia myxa</i>	Fruit mûr	17,6	14,8
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit vert	12,1	15,9
<i>Albizzia lebbbeck</i>	Fleur	9,1	28,1
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	8,1	0,0
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	6,4	2,5
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	3,1	0,0
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	2,6	0,0
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	0,8	2,4
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0,3	1,5
<i>Mimusops comorensis</i>	Pétiole	0,2	0,0
<i>Annona squamosa</i>	Feuille mature	0,0	0,5
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	0,0	0,9
<i>Leptodenia madagascariensis</i>	Feuille mature	0,0	0,2
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	0,0	25,8

* têtées non observées mais suspectée

Avril	Parties	Mère	Jeune**
<i>Annona squamosa</i>	Fruit mûr	27,7	38,0
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	25,7	15,1
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit vert	15,1	14,1
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	8,7	3,5
<i>Adansonia digitata</i>	Fleur	5,9	0,0
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	4,7	3,7
<i>Lantana camara</i>	Fruit mûr	3,3	3,5
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	2,5	0,5
<i>Lantana camara</i>	Fleur	2,5	9,6
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	1,8	1,5
<i>Grewia sp</i>	Fruit mûr	1,2	3,5
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	0,6	1,1
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0,2	1,4
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	0,0	0,7
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	0,0	0,4
<i>Broussonetia greveana</i>	Fruit mûr	0,0	0,3
<i>Broussonetia greveana</i>	Jeune feuille	0,0	3,1

*Les données sont regroupées à titre indicatif mais elles ne sont pas statistiquement homogènes.

** Une seule tétée observée mais plusieurs suspectées

Phase 4

Juillet	Parties	Mère	Jeune
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	80,1	75,3
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	8,6	14,9
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	5,2	1,6
<i>Annona squamosa</i>	Jeune feuille	3,6	0,0
<i>Terminalia catappa</i>	Fruit mûr	1,2	0,5
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille Mature	1,1	4,5
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune Feuille	0,2	0,2
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille Mature	0,0	0,3
<i>Mangifera indica</i>	Jeune Feuille	0,0	0,9
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune Feuille	0,0	1,1
<i>Leptodenia madagascariensis</i>	Feuille Mature	0,0	0,1
<i>Pyrostria anjouanensis</i>	Fruit mûr	0,0	0,6

Août	Parties	Mère	Jeune
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	48,3	62,9
<i>Annona squamosa</i>	Jeune feuille	15,9	6,1
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	14,6	5,7
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	7,5	10,5
<i>Mangifera indica</i>	Fruit vert	7,0	4,2
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	2,7	6,6
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	2,3	0,5
<i>Annona squamosa</i>	Feuille mature	1,6	0,6
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	0,0	0,1
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	0,0	1,3
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	0,0	0,4
<i>Ficus Cf. reflexa</i>	Feuille mature	0,0	1,3

Septembre	Items	Mère	Jeune
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	49,4	36,9
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	24,6	39,9
<i>Annona squamosa</i>	Jeune feuille	8,7	3,4
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	3,6	0,0
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	3,5	5,9
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	3,5	3,1
<i>Mangifera indica</i>	Fruit vert	2,7	1,3
<i>Albizia lebbeck</i>	Fleur	1,8	6,2
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	1,3	1,6
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	0,8	0,0
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	0,0	0,7
<i>Annona squamosa</i>	Feuille mature	0,0	0,1

Annexe n°8

Les phénols et les alcaloïdes contenues dans les parties consommées des espèces végétales constituant les régimes alimentaires solides des membres de la dyade maternelle par phase

Phase 1 (December)	Parties	Phénols	Alcaloïdes
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	0	0
<i>Erhretia cymosa</i>	Fruit mûr	0	0
<i>Albizzia lebbek</i>	Fleur	0	++/+++
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	++/+++	0
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	+/-/+	+/-/+
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	++/+++	+/-/+
<i>Lantana camara</i>	Fruit mûr	++/+++	+/-/+
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Feuille mature	++/+++	++/+++
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	0	0
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	++/+++	++/+++
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	0	++/+++
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0	+/-/+
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	++/+++	++/+++
<i>Salacia leptoclada</i>	Fruit mûr	0	0
<i>Grewia sp.</i>	Fruit mûr	++/+++	0
<i>Annona squamosa</i>	Jeune feuille	+/-/+	0
<i>Broussonetia greveana</i>	Jeune feuille		
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	++/+++F4	+/-/+

Phase 2	Parties	Phénols	Alcaloïdes
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	0	0
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	++/+++	0
<i>Cordia myxa</i>	Fruit mûr	+/-/+	+/-/+
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	++/+++	+/-/+
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	++/+++	++/+++
<i>Grewia sp.</i>	Fruit mûr	++/+++	0
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	0	++/+++
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	+/-/+	+/-/+
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	++/+++	+/-/+
<i>Lantana camara</i>	Fleur	0	0
<i>Salacia leptoclada</i>	Fruit mûr	0	0
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	++/+++	0
<i>Mimusops comorensis</i>	Pétiole	0	++/+++
<i>Annona squamosa</i>	Fruit mûr	+/-/+	++/+++
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0	+/-/+
<i>Lantana camara</i>	Fruit mûr	++/+++	+/-/+
<i>Erythroxylum lanceum</i>	Fruit mûr	++/+++	+/-/+
<i>Ficus Cf. reflexa</i>	Fruit mûr		
<i>Broussonetia greveana</i>	Fruit mûr	+/-/+	0
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	++/+++	+/-/+
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Feuille mature	0	++/+++
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	++/+++	++/+++
<i>Annona squamosa</i>	Jeune feuille	+/-/+	0

Phase 3	Parties	Phénols	Alcaloïdes
<i>Annona squamosa</i>	Fruit mûr	+/-/+	++/+++
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	++/+++	0
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit immature	0	0
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	++/+++	+/-/+
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	0	+/-/+
<i>Grewia sp</i>	Fruit mûr	++/+++	0
<i>Cordia myxa</i>	Fruit mûr	+/-/+	+/-/+
<i>Adansonia digitata</i>	Fleur	0	0
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	++/+++	+/-/+
<i>Albizzia lebbeck</i>	Fleur	0	++/+++
<i>Lantana camara</i>	Fruit mûr	++/+++	+/-/+
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	0	0
<i>Lantana camara</i>	Fleur	0	0
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	+/-/+	+/-/+
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	++/+++	++/+++
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	++/+++	0
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	++/+++	++/+++
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0	+/-/+
<i>Mimusops comorensis</i>	Pétiole	++/+++	0
<i>Broussonetia greveana</i>	Jeune feuille		
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	++/+++	+/-/+
<i>Annona squamosa</i>	Feuille mature	+/-/+	0
<i>Broussonetia greveana</i>	Fruit mûr	+/-/+	0
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Feuille mature	0	++/+++

Phase 4	Parties	Phénols	Alcaloïdes
<i>Mimusops comorensis</i>	Fruit mûr	++/+++	+/-/+
<i>Mangifera indica</i>	Fruit mûr	0	0
<i>Annona squamosa</i>	Jeune feuille	+/-/+	0
<i>Tamarindus indica</i>	Feuille mature	0	+/-/+
<i>Mimusops comorensis</i>	Feuille mature	++/+++	++/+++
<i>Mangifera indica</i>	Fruit immature	0	0
<i>Salacia leptoclada</i>	Feuille mature	++/+++	+/-/+
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Jeune feuille	+/-/+	+/-/+
<i>Tamarindus indica</i>	Fruit mûr	0	0
<i>Albizzia lebbeck</i>	Fleur	0	++/+++
<i>Tamarindus indica</i>	Jeune feuille	0	++/+++
<i>Annona squamosa</i>	Feuille mature	+/-/+	0
<i>Ancylobotrys petersiana</i>	Fruit mûr	++/+++	0
<i>Terminalia catappa</i>	Fruit mûr		
<i>Salacia leptoclada</i>	Jeune feuille	++/+++	+/-/+
<i>Ficus Cf. reflexa</i>	Feuille mature	0	0
<i>Mangifera indica</i>	Jeune feuille	++/+++	++/+++
<i>Annona squamosa</i>	Fleur	++/+++	0
<i>Pyrostria anjouanensis</i>	Fruit immature		
<i>Leptadenia madagascariensis</i>	Feuille mature	0	++/+++D1

Annexe n°10

Liste des espèces consommées par *Eulemur fulvus* en forêt humide (1) et en forêt sèche (2) à Mayotte

Famille	Nom d'espèce	Français	Shimhorais (a)	Shibushi (b)	Parties consommées	Obs.
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> (1) (2)	Manguier	Mmanga		Fruit mûr Fruit sub-mûr Jeune feuille	Tattersall (1) Tarnaud (1) (2)
Anacardiaceae	<i>Spondias dulcis</i> (1)	Pomme de Cythère	Tsuva		Feuille mature	Tattersall
Annonaceae	<i>Annona squamosa</i> (1) (2)	Pomme canelle	Mcono cono		Fruit mûr Bourgeon Jeune feuille Feuille mature	Tattersall Tarnaud
Annonaceae	<i>Rollinia pulchinervia</i> (1)	Rollinier	Mcono cono miba		Fruit mûr	Tarnaud
Annonaceae	<i>Cananga odorata</i>	Ylang	Mlang-lang		Fruit mûr	Tarnaud
Apocynaceae	<i>Ancyclobotrys petersiana</i> (1) (2)				Fruit mûr Jeune feuille	Tattersall Tarnaud
Apocynaceae	<i>Carissa edulis</i> (2)		Mdjanfari	Djanfari	Fruit mûr fleur	Tarnaud
Apocynaceae	<i>Saba comorensis</i> (1)		Hubuhubu		Fruit mûr Fleur Jeune feuille	Tattersall Tarnaud
Arécaceae	<i>Phoenix reclinata</i> (1)	Cocotier	Miala	Morandra	Jus	Tarnaud
Asclepiadaceae	<i>Leptadenia madagascariensis</i> (2)		Dzimoi dzimoi		Feuille mature	Tarnaud
Bignoniaceae	<i>Phyllarthron comorense</i> (2)		Chivundze		Fleur	Tarnaud
Bignoniaceae	<i>Spathodea campanulata</i> (1)	Tulipier du Gabon	Mpapacojow Mbéramu	Amany mtsiritsiry	Fleur fermée (eau)	Tarnaud
Bombacaceae	<i>Adansonia digitata</i> (2)	Baobab	M'buyu		Fleur	Tarnaud
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i> (1) (2)	Kapokier Fromager	Mpembafuma		Fleur Jeune feuille	Tattersall Tarnaud
Boraginaceae	<i>Cordia myxa</i> (2)		Mrovu		Fruit mûr	Tarnaud
Boraginaceae	<i>Ehretia cymosa</i> (2)		chipapu	Chipapo lahi Chipapo vavy Chipapo bé	Fruit mûr Fleur	Tarnaud
Brexiaceae	<i>Brexia madagascariensis</i> (1)		Barabahi	Barabay mena	Fruit mûr *Feuille mature	Tattersall Tarnaud
Caesalpiniaceae	<i>Tamarindus indica</i> (2)	Tamarinier	Muaju	Madiro	Fruit mûr Fruit vert Jeune feuille Feuille mature	Tarnaud
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> (1) (2)	Papayer	Mpapaya	Papaya	Fruit mûr Jeune feuille Feuille mature	Tarnaud
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i> (1) (2)	Badamier	Mgnamba		Fruit Feuille	Tattersall Tarnaud
Convolvulaceae	<i>Dioscorea sp.</i> (1)		Mavundru		Feuille	x
Passifloraceae	<i>Kedrostis cf. elongata</i> (1)		Baybay	Bodaka Tombo antana	Fruit mûr	Tarnaud
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum lanceum</i> (2)	Palétuvier terrestre	Mluangati	Luangati mena	Fruit mûr	Tarnaud
Euphorbiaceae	<i>Jatropha curcas</i> (2)	Pignon d'Inde	Mri maji		Fruit mûr	Tarnaud
Euphorbiaceae	<i>Fluggea virosa</i> (1)		Muhamba		Fruit mûr	Tattersall
Fabaceae	<i>Cajanus cajan</i> (1)	Ambrevade	Tsusi		Fruit mûr	Tarnaud
Fabaceae	<i>Erythrina cf. variegata</i> (1)	Erythrine	Mwinga		Fleur Fruit mûr	Tattersall Tarnaud
Fabaceae	<i>Mucuna pruriens</i> (1)				Fleur	Tattersall
Fabaceae	<i>Pterocarpus indicus</i> (1)	Sandragon	Msandragon		Feuille	Tattersall
Hamamélidaceae	<i>Dicoryphe platyphylla</i> (1)			Morichélé	Fruit mûr	Tattersall

Famille	Nom d'espèce	Français	Shimahorais (a)	Shibushi (b)	Parties consommées	Obs.
Hernandiaceae	<i>Hernandia nymphaefolia</i> (1)			Malioravi	Fleur Fruit	Tattersall
Hippocrateaceae	<i>Salacia leptoclada</i> (1) (2)				Fruit vert Fruit mûr Fleur Jeune feuille Feuille mature	Tarnaud
Icacinacée	<i>Grisollea myrianthea</i> (2)		Barabay mueu	Barabay malandi	Fruit Jeune feuille	Tarnaud
Lauraceae	<i>Litsea glutinosa</i> (1)	Avocat marron	Mzavocamaro		Fruit mûr Fleur Jeune feuille Feuille mature	Tattersall Tarnaud
Leeaceae	<i>Leea guinnensis</i> (1)			Sadrakidraky vavi	Fruit mûr	Tattersall
Malvaceae	<i>Hibiscus tiliaceus</i> (2)		Uaro		Feuille mature	Tarnaud
Mimosaceae	<i>Adenanthera pavonina</i> (1)		Mselani		Fleur Fruit mûr	Tattersall Tarnaud
Mimosaceae	<i>Albizzia lebecke</i> (1) (2)	Bois noir	Mbonoare Mbonoara	Bonara	Fleur Jeune feuille	Tattersall Tarnaud
Mimosaceae	<i>Albizzia saman</i> (2)	Arbre à pluie	Samanea		Fleur	Tarnaud
Mimosaceae	<i>Entada rheedii</i> (1)				Feuille	Tattersall
Mimosaceae	<i>Leucaena leucocephala</i> (1)		Mugu		Feuille	Tattersall
Moraceae	<i>Artocarpus altilis</i> (1) (2)	Arbre à pain	Mfru a pain		Fruit mûr	Tarnaud
Moraceae	<i>Artocarpus heterophyllus</i> (1)	Jacquier	Mfenessi		Fruit mûr Jeune pousse	Tarnaud
Moraceae	<i>Broussonetia greveana</i> (2)		Mlandrema		Fruit mûr Bourgeon Jeune feuille	Tarnaud
Moraceae	<i>Castilloa elastica</i> (1)	Caoutchouc			Fruit mûr	Tarnaud
Moraceae	<i>Ficus sp</i> (1)	Figuier	Mvuvu	Mandressi hazo Mandressi angabo	Fruit mûr	Tattersall Tarnaud
Moracée	<i>Ficus sycomorus</i> (1) (2)	Figuier	Muhu mambe	Adabo	Fruit mûr Feuille	Tattersall
Moracée	<i>Ficus Cf. reflexa</i> (2)	Figuier			jeune feuille Feuille mature	Tarnaud
Moracée	<i>Trophis montana</i> *(1)		Vuamami	Dzianlangouizi	Fruit mûr	Tarnaud
Musaceae	<i>Musa paradisiaca</i> (1) (2)	Banancier	Maridri		Fruit mûr	Tattersall Tarnaud
Myrtaceae	<i>Eugenia jambolana</i> (1)	Jamblon	Mtzambarao	Mtzambarao	Fruit mûr	Tarnaud
Myrtaceae	<i>Eugenia malaccense</i> (2)	Pomme d'eau	Mzaituni	Mzaitoni	Fruit mûr	Tarnaud
Myrtaceae	<i>Syzygium jambos</i> (1)	Goyavier parfum	Mpuera marachi	Mapoera marachi	Fruit mûr	Tarnaud
Oxalidaceae	<i>Averrhoa carambola</i> (1)	Carambole	Uaju chizongu		Fruit mûr	Tarnaud
Passifloraceae	<i>Passiflora foetida</i> (1)			Tsutsuki madame	Fruit mûr	Tarnaud
Rubiaceae	<i>Coffea canephora</i> (1)	Caféier	Café		Fruit mûr	Tattersall
Rubiaceae	<i>Pyrostria anjouanensis</i> (2)		Mogne satza Mkarari	Ampiadi vavi	Fruit mûr	Tarnaud
Rubiaceae	<i>Trigonopyren sp.** (TI)</i>		Mogne satza M'karari	Ampiadi vavi Sari hompi malandi bé	Fruit mûr	Tarnaud
Sapindaceae	<i>Polysphaeria parvifolia</i> (1)				Feuille	Tattersall Tarnaud
Sapindaceae	<i>Litchi sinensis</i>	Letchee	litchi		Fruit mûr	Tarnaud
Sapotaceae	<i>Gambeya boiviniana</i> (2)		Famelu	Famelu	Fruit mûr	Tarnaud

Famille	Nom d'espèce	Français	Shimahorais	Shibushi	Parties consommées	Obs.
Sapotaceae	<i>Mimusops comorensis</i> (2)	Natte	Nato	Mavoho	Fruit mûr Fleur Jeune feuille Feuille mature Pétiole	Tarnaud
Sapotaceae	<i>Mimusops coriacea</i> (2)	Pommier d'accot	Cagnaro		Fruit mûr	Tarnaud
Solanaceae	<i>Solanum nigrum</i> (1)	Morelle noire	Mrigouja		Feuille	Tattersall Tarnaud
Tiliaceae	<i>Grewia sp.</i> (2)		Mtsohakofu	Ampaly kely M'tsohakofu titi	Fruit mûr	Tarnaud
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> (2)	Corbeille d'or	M'boasera		Fruit mûr Fleur	Tarnaud
Vitaceae	<i>Cissus sp.</i> (1) (2)				Fruit mûr	Tarnaud

Les dénominations shimahoraises (a) et shibushi (b) ont été données par les assistants-botanistes du Service Environnement et Forêt de la Direction de l'Agriculture et de la Forêt (Coconi, Mayotte) : Ali Bacar Sifari et Maoulida Mchangama. Leur concordance a été vérifiée avec celle, lorsqu'elles existaient, de Pascal (2002). Leur orthographe française respecte la phonétique (Shimahorais) et l'orthographe (Shibushi) selon les règles énoncées par Blanchy (1996).

Résumé

L'ontogenèse des comportements alimentaires du primate *Eulemur fulvus* a été étudiée dans une forêt sèche de l'île de Mayotte (Archipel des Comores) en relation avec les influences sociales émanant de la mère et des autres individus du groupe et les contraintes environnementales. Elle se construit en 4 phases : (1) de la naissance au troisième mois, le jeune explore son environnement et ingère sa première nourriture solide ; (2) les quatrième et cinquième mois correspondent à son sevrage alimentaire et social ; (3) les deux mois suivants, il acquiert les rythmes alimentaires de sa mère ; (4) entre son dixième et douzième mois d'existence, il est socialisé et son régime alimentaire est comparable à celui de l'adulte. Mais le jeune ne reproduit pas uniquement le régime alimentaire de sa mère. Dès les premiers stades de son alimentation végétale, il ingère des aliments qu'elle ne consomme pas et forge sa propre expérience individuelle. Après son sevrage, il recherche une nourriture riche en protéines (essentiellement des fleurs). De son côté, la mère augmente ses prises alimentaires (dont celles des fleurs) pendant les premiers mois de lactation. Ainsi, les variations saisonnières des disponibilités alimentaires semblent déterminer la période des naissances et du sevrage (saison des pluies), ce qui maximiserait les chances de survie du jeune. De même, la flexibilité potentielle des comportements alimentaires du jeune pourrait expliquer la capacité d'adaptation rapide de cette espèce à de nouveaux environnements.

Abstract

Ontogeny of feeding behaviour of *Eulemur fulvus* in the dry forest of Mayotte in relation to plant phenology and mother-young relationships

The ontogeny of the feeding behaviour of *Eulemur fulvus* has been studied in the dry forest of Mayotte Island (Comoro Archipelago) in relation to plant phenology and mother-young relationships. Four phases can be recognised: (1) from birth to the third month of life, the feeding ontogeny is marked by early periods of exploration and consumption; (2) the following two months correspond to the phase of feeding and social weaning; (3) the sixth and seventh months, the daily feeding activity rhythms are synchronised between the mother and its young; (4) when the young are between 10 and 12 months old, their diet are fully representative of the female adult diet. But this process is not a full reproduction of the feeding behaviour of the mother. During their first year of life, especially in the early phase of plant feeding, the young eat several food items which are not ingested by their mother. Thus, they partly gain knowledge of what to eat on their own. After the weaning period, they feed on protein-rich food items (like flowers). During the breast-feeding period, the mother ingests large amounts of food (especially flowers). Accordingly, the timing of birth and weaning (wet season) coincides with periods of increased availability of high-quality foods. This could explain the low mortality rate among young. In parallel, the occurrence of early periods of exploration suggests some flexibility in the feeding behaviour, which may account for the quick ecological adaptation of this species when colonizing new environments.

Discipline : Sociologie (Ethologie)

Mots-clés : développement, allaitement, alimentation, choix alimentaires, relation mère-jeune, sevrage, phénologie, composés secondaires, primate, *Eulemur fulvus*.

Laboratoire de Biosociologie Animale et Humaine,
Université René Descartes, 12 rue Cujas, Paris 75005

F.R.E. 2323, C.N.R.S.,
Laboratoire d'Ecologie Générale, 4 Avenue du petit chateau, 91800 Brunoy