

## ANALYSES BIBLIOGRAPHIQUES

**Altmann S. A.**

**Foraging for survival: Yearling baboons in Africa**

ISBN 0-226-01595-5; 609 pages; University of Chicago Press, Chicago, 1998.

Dans ce livre, Stuart Altmann présente les résultats d'une des études les plus longues et les plus complètes qui ait jamais été menée sur le comportement alimentaire et ses conséquences en terme de survie et de reproduction. On sait bien sûr que les deux tâches essentielles auxquelles est confronté l'individu sont tout d'abord de survivre, c'est-à-dire de se nourrir de façon adéquate et d'échapper à la prédation, et ensuite de se reproduire, c'est-à-dire de produire des individus qui soient eux-mêmes capables de survivre et de se reproduire. On ne peut cependant traiter ces deux aspects, survie et reproduction, de façon isolée. Si la qualité de l'alimentation des géniteurs (principalement des femelles) au moment de la reproduction et la vitalité de leur descendance semblent évidemment liés, on n'avait jusqu'à présent pas tenté de déterminer l'influence à long terme de la qualité de l'alimentation sur le succès reproducteur de l'individu lui-même.

Chez des espèces à longue durée de vie comme la plupart des primates, l'étude à long terme de l'alimentation en conditions naturelles représente une gageure. C'est cependant ce qu'a réalisé Stuart Altmann au départ d'une recherche longitudinale de l'écologie et du comportement alimentaire d'une population de babouins *Papio anubis* dans le Parc National d'Amboseli au Kenya. Il faut dire que l'auteur n'en est pas à son coup d'essai. Altmann est l'un des chercheurs qui a le plus apporté à la connaissance des singes de l'Ancien Monde, notamment par son usage de recherche longitudinale de populations de babouins ainsi que par la systématisation des méthodes quantitatives d'observation, en collaboration avec Jeanne Altmann, sa collaboratrice et épouse de l'époque. L'auteur nous livre ici l'analyse exhaustive du régime alimentaire de 11 babouins d'un an, sur base de données recueillies d'août 1975 à juillet 1976 et met ces données en relation avec la survie et le succès reproducteur des individus.

Dans le premier chapitre, Altmann expose les contraintes liées aux conditions de son étude (visibilité réduite, dispersion des périodes d'observation, problèmes de conservation et d'analyses chimiques). Il discute ensuite les options qu'il a prises lors de son analyse et les raccourcis ou distorsions possibles qui en découlent. Cette démarche en soi est trop souvent absente ou escamotée dans des discussions similaires. Les choix méthodologiques et analytiques varient bien sûr en fonction des circonstances et des espèces étudiées, mais l'on peut néanmoins se réjouir de ce que tout chercheur entreprenant l'étude du régime alimentaire des primates dispose à présent avec l'ouvrage d'Altmann d'un itinéraire jalonné extrêmement précieux.

Altmann s'attaque au calcul du régime alimentaire « optimal » des babouins. Ce régime est en effet optimal du point de vue de l'ingestion énergétique quotidienne, c'est-à-dire qu'il apporte un maximum de bénéfices au moindre coût, ou encore, qu'il comporte un maximum de nutriments obtenus pour un minimum de contraintes (par exemple un maximum d'énergie pour le temps de récolte le plus court et au moindre coût digestif). L'auteur construit pour ce faire un modèle optimal linéaire auquel il confronte ensuite le régime alimentaire réel, mesuré au cours de l'étude de terrain. Il comparera finalement la variation de régime individuel par rapport au régime optimal avec le fitness de chacun de ses sujets, c'est-à-dire avec leur durée de vie et leur succès reproducteur. Cette analyse aboutit à une conclusion remarquable : le régime alimentaire des babouins mesuré au cours de leur jeune âge permet de prédire de façon assez précise leur durée de survie et leur succès reproducteur.

Le chapitre 2 décrit la façon dont les babouins réussissent à consommer des éléments à la fois nutritifs et peu toxiques dans leur environnement grâce à ce qu'Altmann appelle leur « omnivorie éclectique ». Et c'est une tâche difficile car les items alimentaires ne peuvent pas être simplement classés selon leur contenance en nutriments, calories ou toxines. Non seulement ces taux de nutriments et de toxines varient selon les aliments, mais ils varient également souvent au cours du temps, ce qui fait que la corrélation entre la valeur d'un aliment et le danger que comporte sa consommation n'est pas constante. En conséquence, on peut dire que la "valeur" d'un aliment n'est pas une propriété indépendante que l'on pourrait situer sur une échelle absolue, mais que cette valeur dépend de ce que les autres nourritures présentes dans le régime peuvent ou ne peuvent pas fournir. On ne dispose donc pas d'une échelle unidimensionnelle, ou d'une valeur linéaire, des aliments qui permettraient de définir des régimes alimentaires adéquats et idéaux. Il y a bien plutôt une question de « packaging » du problème alimentaire, le défi à relever étant d'obtenir assez de substances nutritives sans encourir un risque trop élevé. C'est le traitement de cette problématique de « packaging » qui guide toute l'approche d'Altmann.

Dans les chapitres 3 et 4, l'auteur détaille les méthodes utilisées pour estimer l'ingestion alimentaire et décrire la diversité du régime des babouins. Ici aussi il décrit, parfois d'un œil critique, la façon dont chaque décision a été prise. Bien sûr, la pertinence de ces décisions dépend des contraintes liées à l'espèce étudiée et au lieu où se passe l'étude : d'autres espèces et d'autres milieux présenteraient d'autres contraintes. Dans bien des cas, il serait possible de collecter davantage de données, là où Altmann a été restreint par les conditions spécifiques de terrain. Par exemple, il n'a pu enregistrer le taux d'ingestion lors de toutes les séquences de nourrissage car elles étaient en trop grand nombre et de trop courte durée. Au lieu de cela, il a enregistré les taux de façon opportuniste, chaque fois que c'était possible, et il a rassemblé les taux de différents individus pour calculer une moyenne pour chaque type d'aliment. Pour d'autres espèces, l'enregistrement de taux individuels complets serait possible, en particulier si les séquences de nourrissage de ces espèces sont particulièrement longues et moins fréquentes que chez les babouins. Altmann a également dû se contenter d'estimer la durée totale des séquences de

nourrissage au départ d'échantillons, ce qui était la seule possibilité de rendre compte de périodes où les animaux étaient hors de vue. Ici encore, il s'agit d'un facteur qui varierait en fonction de l'espèce examinée et des conditions d'observation. A cause du type d'aliments consommés par les babouins (c'est-à-dire de nombreux items de petite taille) Altmann a aussi dû se contenter d'une estimation du poids moyen par item, ce qu'il a obtenu en divisant le poids global d'un certain nombre d'items par le nombre total d'items pesés. Dans le cas d'un régime constitué de gros fruits, il serait bien sûr plus approprié de peser plusieurs items séparément et de calculer un poids moyen et une mesure de variance. D'autre part, Altmann a pu bénéficier de l'excellente habitude des babouins à la présence d'observateurs et leur grande visibilité, ce qui est évidemment nécessaire pour collecter ce type de données mais qui serait très difficile à obtenir chez bon nombre d'autres espèces

Le chapitre 5 présente le modèle linéaire d'optimisation qu'Altmann a utilisé pour établir le profil de régimes idéaux basés sur l'énergie totale contenue, la quantité totale de protéines et le temps passé à la recherche et à l'ingestion alimentaire. Ce modèle prend donc en compte les exigences énergétiques de l'animal, les nutriments indispensables, la présence de composés secondaires et d'autres éléments porteurs de risque, ceci afin de générer des prédictions vérifiables sur ce que les individus devraient manger. Ce modèle a permis d'établir dix régimes censés maximaliser la quantité d'énergie et de protéines ingérées en un temps d'alimentation minimum, ce qui correspond plus précisément à maximaliser le taux d'ingestion énergétique et le taux d'ingestion de protéine. Une série de ces régimes comprend un nombre restreint de types de nourriture, tandis que l'autre comprend une plus grande variété. Ici encore, Altmann discute de façon minutieuse la stratégie qui a guidé son choix, ce qui devrait permettre à d'autres de suivre ses indications ! D'autres types de régimes idéaux pourraient bien sûr être calculés. Pour les espèces qui ont un régime plus riche en lipides que les babouins, il faut évidemment calculer un modèle de régime qui maximalise l'ingestion de lipides. Bien que l'approche d'Altmann demande du temps, elle représente une excellente façon d'incorporer les nombreux facteurs dont les primates doivent tenir compte dans leurs décisions alimentaires.

Dans le chapitre 6, Altmann compare les régimes réels des jeunes de l'année (yearlings) aux régimes idéaux et découvre que la consommation réelle des babouins est très éloignée des formules idéales. Par exemple, le régime de ces jeunes babouins ne comporte que 1.79 Mj/jour, une valeur bien éloignée des 4.69 Mj/jour requis dans le régime idéal. En moyenne, les jeunes babouins consommaient 11.1 g de protéines par jour, ce qui dépasse de 181 % les 3.94 g minimum requis mais est en dessous de l'idéal qui serait de 31.0 par jour. Ils passaient 240.5 min par jour à se nourrir, ce qui dépasse de loin les 50.9 min reprises dans un régime le idéal. La question cependant, telle que l'auteur la discute plus loin, n'est pas tant de s'attendre à ce que le régime des babouins atteigne l'idéal, mais d'évaluer le profil et l'ampleur de la déviation des régimes individuels par rapport aux régimes idéaux. Dans le chapitre 7, Altmann discute les différences individuelles entre jeunes babouins, en comparant essentiellement les budgets-temps, c'est à dire la durée et la fréquence des séquences de nourrissage

Altmann a pu très concrètement tester les effets des régimes et des comportements alimentaires précoces sur la reproduction et la survie. Et c'est bien sûr une conclusion tout à fait remarquable, compte tenu de la durée de vie très longue des babouins, comme d'autres espèces de primates bien sûr. Le chapitre 8 développe les résultats marquants de l'étude : chacune des 7 mesures du succès reproducteur des femelles (calculé sur une vie reproductive) peut être prédite à partir de ce que cette femelle consomme lorsqu'elle est âgée de 30 à 70 semaines. On notera cependant que l'appréciation de certains facteurs de succès reproducteur, tels que l'âge de puberté ou celui de la première conception, requiert aussi d'intégrer une information sur des composantes relationnelles telles que la fréquence des jeux avec les pairs et le rang de la mère au sein de la hiérarchie sociale à la naissance du petit. Le meilleur prédicteur de ces mesures reproductives est ce que l'on pourrait appeler la déviation énergétique moyenne, c'est-à-dire l'écart entre le régime consommé et le régime idéal pour chaque individu. Il est tout à fait remarquable qu'à un âge de 70 semaines, le « fitness » d'une vie de femelle babouin soit en grande partie déterminé, tout comme la probabilité de survie des mâles et des femelles jusqu'à l'âge adulte.

Dans les chapitres 9 et 10, l'auteur discute les raisons pour lesquelles les jeunes babouins ont intérêt à être exigeants dans leurs choix alimentaires et ce qui fait d'eux des « omnivores éclectiques ». Altmann discute donc la raison du choix et du rejet de certaines nourritures et suggère des pistes pour approfondir la question des préférences alimentaires. Une analyse plus subtile des hydrates de carbone (utilisant par exemple les hydrates de carbone solubles dans l'eau, une mesure de la « douceur » d'une nourriture, plutôt que la portion totale de d'hydrates de carbone non structurels) permettrait par exemple de comparer les préférences des vervets et des babouins. Le chapitre 10 discute plusieurs facteurs à mettre en relation avec le régime omnivore des babouins : la taille et la force, le dimorphisme sexuel, les aptitudes au combat, les capacités locomotrice et manipulatrice, les poches des joues, la vision binoculaire, les sens du goût et de l'odorat, la mémoire et l'intelligence, et enfin leur groupe social.

Ce livre démontre la valeur de données détaillées sur les régimes alimentaires des primates, les seules qui permettent des analyses nutritionnelles fines. De plus, en les combinant avec des données à long terme sur des individus connus, Altmann a accompli ce qui est rare dans les études de ces primates à longue durée de vie : tester réellement les effets de variables prédictives sur le succès reproducteur. Il s'agit incontestablement d'un ouvrage qui devrait être lu par tout étudiant ou chercheur intéressé par la nutrition et le comportement alimentaire des primates.

Marie-Claude Huynen