

ROLE DES PRODUITS SECONDAIRES (TANNINS ET ALCALOÏDES) DES ESPECES FORESTIERES DE L'EST DE MADAGASCAR FACE AUX POPULATIONS ANIMALES

Claude Marcel HLADIK¹, Bruno SIMMEN¹, Pierrette RAMASIARISOA² & Annette
HLADIK¹

¹ CNRS, EP 2017 - Laboratoire d'Ecologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4 av. du
Petit Château, 91800 Brunoy, FRANCE : e-mail : hladik@ccr.jussieu.fr

² CNRE - B.P. 1739, Antananarivo, MADAGASCAR : e-mail : cnre@bow.dts.mg

ABSTRACT.- Screening tests on secondary substances have been carried out on the leaves of more than one hundred species at Andasibe (mid-montane rain forest), with Mayer's and Dragendorff's reagents for alkaloids and with ferric chloride and salted gelatin for tannins. There is no significant difference in terms of tannin frequency of occurrence between forest species and the plants typical of forest edges and open areas. In contrast, the occurrence of alkaloids is significantly greater in the species in open environments, including endemic, indigenous and introduced plants, than in the rainforest, with respectively 56.5% and 27% of plants likely to contain high amounts of alkaloids. We discuss the ecological meaning of these proportions of secondary compounds according to feeding behavior of animal plant-eaters, comparing malagasy eastern forests to other forests of the humid tropics and to the dry forest of the West of Madagascar.

KEY-WORDS.- tannins, alkaloids, forest environment, open environments, folivorous primates

Résumé.- Des tests préliminaires de recherche de produits secondaires ont été effectués sur les feuilles de plus d'une centaine d'espèces de la région d'Andasibe (forêt dense humide de moyenne montagne), en utilisant les réactifs de Mayer et de Dragendorff pour les alcaloïdes et le chlorure de fer et la gélatine salée pour les tannins. Ainsi estimées statistiquement, les richesses relatives se révèlent être semblables entre les espèces forestières et celles des recrûs en ce qui concerne les tannins. En revanche, une nette différence apparaît dans la richesse en alcaloïdes, les espèces des milieux ouverts (endémiques, indigènes ou exotiques) présentant une plus forte proportion que les espèces de pleine forêt (56,5 % et 27 % d'espèces riches en alcaloïdes dans ces environnements respectifs). Ces proportions, dont nous discutons la signification écologique en rapport avec le comportement des animaux consommateurs de feuillages, sont relativement élevées par rapport à celles d'autres zones forestières tropicales humides et de la forêt sèche de l'Ouest de Madagascar.

MOTS-CLES.- tannins, alcaloïdes, milieu forestier, milieux ouverts, primates folivores

INTRODUCTION

Les produits secondaires des végétaux — incluant les composés non structuraux ainsi que de nombreuses substances qui n'ont pas un rôle évident dans le métabolisme — sont généralement considérés comme le résultat de la coévolution flore-faune. On explique l'abondance actuelle de ces produits, souvent toxiques pour les animaux, par une élimination, au cours de l'évolution, des plantes les moins résistantes,

en particulier dans les milieux peu diversifiés où les végétaux, en agrégats monospécifiques, constituent des « cibles » faciles d'accès pour les chenilles et les autres invertébrés ravageurs qui en consomment le feuillage (Hladik & Hladik 1977). La présence des substances toxiques et le maintien de gènes codant pour leur synthèse limitent la consommation d'un végétal aux seuls insectes spécialistes. Car les insectes ravageurs ont évolué en parallèle en acquérant la possibilité de neutraliser les toxines des plantes ; mais ils ne peuvent généralement détoxiquer physiologiquement que quelques substances alors que la plupart des végétaux contiennent des formes biochimiques différentes (Janzen 1973). Nous observons ainsi, dans les milieux actuels, les résultats d'une longue « guerre » entre populations végétales et insectes consommateurs, qui, au cours de l'évolution, a favorisé des formes biochimiques de toxines de plus en plus sophistiquées.

Parmi ces produits secondaires, les tannins et les alcaloïdes sont des formes extrêmement fréquentes et diversifiées. Les tannins sont des polyphénols peu toxiques mais abondants car ils ne sont efficaces qu'à forte dose : en se liant aux protéines, ils en diminuent la digestibilité, notamment pour les chenilles qui, en broyant les cellules des feuilles, mettent en contact les tannins et les protéines (Feeny 1969). En revanche, beaucoup d'alcaloïdes sont des molécules complexes qui peuvent avoir une grande toxicité, même à des doses très faibles. En fonction de ces options, Lebreton (1982) a défini deux « tactiques » des espèces végétales qui peuvent être sélectionnées, soit vers un gros investissement en énergie pour métaboliser des tannins en grande quantité, soit vers des formes capables de synthétiser des alcaloïdes complexes et performants à petite dose. Ces tactiques phytochimiques divergentes sont plus ou moins fréquentes selon le climat, le sol et les autres caractéristiques physiques et biologiques de l'écosystème (Lebreton *et al.* 1997).

Dans ce contexte, on peut s'interroger sur la signification écologique, dans les différents milieux de Madagascar, des fréquences en tannins et en alcaloïdes vis-à-vis des populations animales et dans les mécanismes de régénération forestière. Y a-t-il plus de produits secondaires dans les plantes pionnières ? Koechlin *et al.* (1974) ont émis l'idée, reprise par Abraham *et al.* (1996), que le faible nombre d'espèces pionnières à Madagascar (où l'on ne trouve ni le genre *Cecropia*, américain, ni le genre *Musanga*, africain), serait lié à l'arrivée tardive de l'Homme et pourrait avoir pour conséquence une faible capacité de régénération forestière. Les plantes envahissantes, elles-mêmes en faible nombre, pourraient avoir une capacité de blocage, éventuellement en rapport avec leurs teneurs en produits secondaires.

Par ailleurs la recherche et l'identification des produits secondaires des végétaux de Madagascar ont toujours présenté un grand intérêt en pharmacologie (cf. le *screening* de Debray *et al.* 1971, ou, plus récent, le CD-ROM de Boiteau & Allorge 1998). Ces recherches doivent-elles être centrées sur les milieux où la biodiversité est maximale (notamment les forêts denses) ou doit-on, au contraire s'intéresser plus spécialement aux milieux particuliers, éventuellement centres d'endémisme, où les plantes ont davantage subi les pressions de sélection qui aboutissent à l'élaboration des substances les plus efficaces ?

METHODES

Les méthodes de mise en évidence des produits secondaires sont celles décrites par Debray *et al.* (1971). Les tests de détection des tannins et des alcaloïdes ont été effectués sur des échantillons frais, quelques heures après la collecte, et, dans quelques cas, sur des échantillons séchés au laboratoire, des contrôles ayant montré que les précipités obtenus étaient équivalents sur le frais et sur le sec.

Pour la recherche des tannins, 1 g (poids frais) de feuilles est, après découpage en fines lamelles, infusé dans 4 ml d'eau bouillante, au bain marie, pendant un quart d'heure. Le surnageant est séparé en deux fractions auxquelles on ajoute trois gouttes de gélatine salée dans l'une et trois gouttes de chlorure ferrique dans l'autre. On note les résultats, selon les quantités de précipités obtenus (0, +, ++ et +++ ; méthode semi-quantitative) et les tubes à essai sont conservés 24 heures pour vérification des cas douteux.

Pour la recherche des alcaloïdes, les extraits acides (dans 2 ml d'acide chlorhydrique bouillant à 0,1 %) d'échantillons de 0,2 g de poids frais (ou 0,05 g de poids sec), après 1/2 heure au bain-marie, sont également séparés en deux fractions auxquelles on ajoute respectivement trois gouttes de réactif de Mayer et de réactif de Dragendorff. De la même façon, on note les résultats 0, +, ++ et +++, selon les quantités de précipités obtenus et les tubes à essai sont conservés 24 heures pour vérification.

RESULTATS

L'ensemble des tests pour la recherche des tannins a été appliqué à 129 espèces de la région d'Andasibe, sur lesquelles la présence éventuelle des alcaloïdes a été également recherchée dans la majorité des cas (128 espèces testées). Les résultats sont présentés dans le tableau I où nous avons mis en évidence les espèces des milieux ouverts et celles qui, introduites, peuvent devenir des formes envahissantes. Dans cette catégorie typique des milieux ouverts, nous observons 36 espèces tannifères (avec des résultats ++ et +++) sur 46 tests effectués (soit 78 % de plantes riches en tannins) et 26 espèces susceptibles de teneurs notables en alcaloïdes sur 46 (56,5 %). Si la catégorie des espèces typiquement forestières, présente des proportions très comparables en plantes tannifères (76 %, avec 62 espèces positives sur 82 tests ; différence non significative), en revanche, leurs teneurs en alcaloïdes estimées par les tests sont nettement inférieures (27 %, avec 22 espèces à résultats ++ et +++ sur 82 tests, différence significative).

Parmi les espèces de milieu ouvert, on trouve des formes indigènes comme *Harungana madagascariensis* et *Trema orientalis*, ainsi que des plantes envahissantes introduites comme *Clidemia hirta*, *Acacia delbeata*, *Psidium cattleyanum*, *Rubus roridus*, *Solanum auriculatum*.

En ce qui concerne le ravenala, sous le nom d'espèce *Ravenala madagascariensis* qui s'applique actuellement à différentes formes (Blanc *et al.* 1999), nous avons répertorié dans le Tableau I les résultats des tests sur une des formes forestières (*Hiranirana*) qui contient des tannins et n'a qu'une légère réaction positive aux tests de détection des alcaloïdes. Nous avons testé par ailleurs les feuilles, ainsi que les méristème terminaux, parfois consommés sous forme de « chou palmiste », de toutes les formes ; et les différences qui apparaissent vont toujours dans le sens d'une plus grande concentration en produits secondaires dans les milieux ouverts. C'est, en particulier, la forme à rejets de la côte orientale (*Horonorono*, éch. AH 6226 et 6238) qui présente la plus forte teneur en tannins, dans ses feuilles jeunes et matures ainsi que dans son méristème (+++ avec les deux tests).

Tableau I

Résultats des tests effectués avec les réactifs de caractérisation des tannins (gélatine salée et chlorure de fer) et avec ceux de détection des alcaloïdes (réactifs de Mayer et de Dragendorff) sur les végétaux de la forêt de l'Est de Madagascar (région d'Andasibe, forêt de montagne de moyenne altitude). Les plantes de végétation ouverte (signalées par un astérisque *) ainsi que certaines espèces envahissantes ou cultivées (signalées par deux astérisques **) réagissent plus fréquemment aux tests de détection des alcaloïdes que les autres espèces caractéristiques de la forêt dense. Les échantillons botaniques ont été récoltés par A. Hladik (Ref. AH), ainsi que par B. Simmen et P. Ramasiarisoa (Ref. M).

FAMILLE	Espèce	Ref.	Tests tannins		Tests alcaloïdes	
			gél. salée	FeCl ₃	Mayer	Drag.
ACANTHACEAE	<i>Strobilanthes</i> sp.	M 74	0	0	0	+
"	(?) indéterminée	AH 6229	0	++	0	0
ANACARDIACEAE	<i>Protorhus</i> cf. <i>ditimena</i> Perr.	M 29	±	++	0	0
"	<i>Protorhus thouvenotii</i> Lecomte	M 25	++	++	0	+
ANNONACEAE	<i>Artabotrys</i> sp.	M 60	++	++	++	++
"	<i>Xylopia</i> sp.	M 35	+++	+	++	++
"	indéterminée	M 65	+	++	++	±
APOCYNACEAE	<i>Carissa edulis</i> Vahl	M 26	++	+	0	±
"	indéterminée	AH 6213	0	+	0	0
AQUIFOLIACEAE	<i>Ilex mitis</i> (L.) Radlk.	M 1	+	++	++	++
ARALIACEAE	<i>Polyscias</i> sp.	M 41	+++	+++	0	0
"	<i>Schefflera</i> sp.	AH 6167	++	0	0	0
"	cf. <i>Cussonia</i>	AH 6179	±	±	0	0
ASTERACEAE	* <i>Ageratum conyzoides</i> L.	AH 6190	±	++	+	+
"	* <i>Emilia humifusa</i> D.C.	AH 6029	±	+++	+	+
"	* <i>Emilia</i> sp.	AH 6192	0	++	0	0
"	* <i>Psidium altissima</i> Benth. & Hook.	AH 6027	+	+++	±	++
"	<i>Vernonia</i> sp.	AH 6161	+	+++	0	0
BURSERACEAE (?)	indéterminée	AH 6209	+	++	0	0
CHLAEACEAE	<i>Rhodolaena bakeriana</i> Baill.	M 31	+++	+++	±	++
CONVOLVULACEAE	* <i>Merremia tridentata</i> (L.) Hallier	AH 6195	+++	+++	0	0
CUNNIONACEAE	<i>Weinmannia bojeriana</i> Tul.	M 52	+++	+++	0	0
"	<i>Weinmannia rutenbergii</i> Engl.	M 16	++	++	0	0
CYPERACEAE	<i>Carex</i> sp.	AH 6228	0	0	0	0
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea</i> sp.	AH 6039	++	++	±	±
EBENACEAE	<i>Diospyros</i> sp.	M 54	+++	+++	0	+
"	<i>Diospyros</i> sp.	M 63	+++	+++	±	++
ERICACEAE	* <i>Philippia</i> sp.	AH 6263	+++	++	0	0
ERYTHROXYLACEAE	<i>Erythroxylum nitidulum</i> Bak.	AH 6217	+++	+++	++	++
EUPHORBACEAE	<i>Suregada</i> cf. <i>laurina</i> Baill.	M 33	0	+	±	+
"	<i>Blotia</i> sp.	M 19	0	0	0	0
"	* <i>Bridelia tulasneana</i> Baill.	AH 6186	+	+++	0	++
"	* <i>Croton mongue</i> Baill.	AH 6211	+	+	0	0
"	<i>Lautenbergia</i> sp.	M 59bis	0	0	+++	++
"	<i>Macaranga alnifolia</i> Bak.	M 5	+++	+++		
"	* <i>Macaranga alnifolia</i> Bak.	AH 6005			±	++
"	* <i>Macaranga obovata</i> Bak.	AH 6004	++	+++	0	++
"	* <i>Macaranga</i> cf. <i>ankafinensis</i> Baill.	AH 6180	++	++	±	+
"	* <i>Macaranga</i> sp.	AH 6202	++	+++	0	0
"	<i>Uapaca densifolia</i> Bak.	AH 6182	++	++	0	0
"	<i>Uapaca</i> sp.	AH 6183	+	++	0	0
FLACOURTIACEAE	<i>Aphloia thaeiformis</i> Benn.	M 3	±	+++	0	±
GUTTIFERAE	<i>Garcinia chapelieri</i> (Planch. & T.) Perr.	M 28	++	++	0	++
"	<i>Mammea</i> sp.	M 36	++	++	0	+
"	<i>Symphonia louvelii</i> Jum. & Perr.	M 27	+++	+++	±	±
"	<i>Symphonia tanalensis</i> Jum. et Perr.	M 11	++	++	0	0
HYPERICACEAE	* <i>Harungana madagascariensis</i> Choisy	M 7	++	+	0	++
"	* <i>Psorospermum androsaemifolium</i> Bak.	M 57	++	±	++	+++

LAURACEAE		<i>Ocotea similis</i> Kosterm.	M 18	0	+	+	±	
"		<i>Ocotea sp.</i>	AH 5820			+	+	
"		<i>Ocotea sp.</i>	AH 6212	+++	+++	+++	±	
"		<i>Ravensara crassifolia</i> (Bak.) Danguy	M 37			+	+	
"		<i>Ravensara ovalifolia</i> Danguy	M 46	++	+			
"		<i>Ravensara sp.</i>	AH 6003	0	0	0	0	
LILIACEAE		<i>Dianella ensifolia</i> (L.) Redouté	M 45	±	±	0	0	
"		<i>Dianella sp.</i>	M 67	++	++	0	0	
LOGANIACEAE	*	<i>Anthocleista madagascariensis</i> Bak.	M 10	0	0			*
"	*	<i>Anthocleista rhizophoroides</i> Bak.	M 55	0	0	0	±	*
"	*	<i>Anthocleista sp.</i>	AH 6045	±	±	++	++	*
"	*	<i>Buddleia sp.</i>	AH 6246	+	+	+++	++	*
MALVACEAE	*	<i>Sida rhombifolia</i> L.	AH 6036	0	+	0	0	*
"	*	<i>Urena lobata</i> L.	AH 6037	++	+++	0	0	*
MELASTOMACEAE	**	<i>Clidemia hirta</i> G. Don	M 8	+++	+++	+	+++	**
"		<i>Dichaetanthera oblongifolia</i> Bak.	AH 6016	+	++	0	0	
"	*	<i>Dichaetanthera sp.</i>	M 73	+	+++	0	+	*
"		<i>Medinilla cf. occidentalis</i> Naud.	M 49	++	+++	0	±	
"		<i>Medinilla sp.</i>	M 22			0	0	
"		<i>Medinilla sp.</i>	M 34	++	+	0	±	
"		<i>Tristemma mauritanum</i> Gmel.	M 72	++	+++	±	++	
MIMOSACEAE	**	<i>Acacia delbeata</i> Link.	AH 6063	+++	+++	+++	+++	**
"	*	<i>Albizia gummifera</i> (Gmel.) G.A. Smith	AH 6002	0	0	++	++	*
"	**	<i>Albizia chinensis</i> (Osb.) Merr.	AH 6042	0	++	++	++	**
"		<i>Dichrostachys cf. tenuifolia</i> Benth.	AH 6006	±	+	++	+	
MONIMIACEAE		<i>Tambourissa trichophylla</i> Bak.	M 38	++	0			
"		<i>Tambourissa purpurea</i> (Tul.) A. DC.	AH 6196	+++	+++	+	±	
MORACEAE		<i>Bosqueia sp.</i>	AH 6197	+++	+++	++	++	
"		<i>Ficus sp.</i>	AH 6039bis	++	+++	0	0	
"		<i>Ficus sp.</i>	AH 6201	±	±	±	±	
"		<i>Pachytrophe dimepate</i> Bur.	M 17	+++	+++	0	0	
"		indéterminée	AH 6214	+	+++	0	0	
MYRICACEAE		<i>Myrica spathulata</i> Mirbel	AH 6218	+	++	0	0	
MYRSINACEAE		<i>Oncostemum sp.</i>	M 15	++	+			
"		<i>Oncostemum sp.</i>	M 32			++	++	
"		<i>Oncostemum sp.</i>	M 42	++	++	0	0	
"		<i>Oncostemum sp.</i>	M 47	++	++	+	++	
MYRTACEAE	**	<i>Eucalyptus sp.</i>	AH 6021	++	+++	+++	+++	**
"		<i>Eugenia goviata</i> H. Perr.	M 20	++	+++	±	++	
"		<i>Eugenia sp.</i>	M 58	++	+++			
"		<i>Eugenia sp.</i>	AH 6200	++	+++	0	0	
"	**	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	M 71	+	+++	±	++	**
"	**	<i>Psidium guayava</i> Berg	M 70	++	+++	0	++	**
OCHNACEAE		<i>Campylospermum lanceolatum</i> (Bak.)Perr.	M 39	0	0	0	0	
"		<i>Campylospermum anceps</i> (Bak.)Perr.	M 13	++	++	+	+	
OENOTHERACEAE	*	<i>Jussiaea sp.</i>	AH 6024	++	+++	0	0	*
OLEACEAE		<i>Noronhia sp.</i>	M 12	++	++	0	++	
PANDANACEAE		<i>Pandanus sp.</i>	AH 6166	0	++	±	+	
PAPILIONACEAE		<i>Dalbergia monticola</i> Bosser & Rabe.	M 48	++	+++	+	++	
PASSIFLORACEAE	*	<i>Passiflora foetida</i> L.	AH 6035	0	+++	++	++	*
"	*	<i>Passiflora incarnata</i> L.	AH 6026	0	+	+++	+++	*
RHIZOPHORACEAE		<i>Cassipourea sp.</i>	AH 6199	0	++	0	0	
ROSACEAE	**	<i>Rubus roridus</i> Lindl.	AH 6019	+++	+++	+	++	**
"		<i>Rubus rosaefolius</i> Smith	AH 6007	++	+++	+	+++	
RUBIACEAE		<i>Canthium sp.</i>	M 33bis	++	++	++	++	
"	**	<i>Coffea sp.</i>	AH 6243	++	+++	++	+	**
"		<i>Danais sp.</i>	AH 6203	±	±	0	0	
"		<i>Enterospermum sp.</i>	M 9	0	0	++	+	
"		<i>Gaertnera macrostipula</i> Lam.	M 4	++	++	0	+	
"		<i>Rothmannia sp.</i>	M 24	0	±	+	+	
"	*	<i>Sabicea diversifolia</i> Pers.	AH 6040	+++	+++	+	++	*
"		indéterminée	AH 6216	+	++	0	0	
"		<i>Pyrostria sp.</i>	AH 6230	0	0	++	+	
"	(?)	indéterminée	AH 6215	+	+++	0	0	

SAPINDACEAE		<i>Allophyllus cobbe</i> (L.) Raeusch.	M 53	+	0	0	0
"		<i>Filicium decipiens</i> (W.&A.) Thw.	AH 6163	++	++	0	±
SAPOTACEAE		<i>Gambeya boiviniana</i> (Pierre) Aubrév.	M 171	++	++	+	+
SMILACACEAE		<i>Smilax kraussiana</i> Meissn.	AH 6032	+	++	0	0
SOLANACEAE	**	<i>Solanum auriculatum</i> Ait	M 68	0	0	++	++ **
"		<i>Solanum sp.</i>	M 64	+	+++	+	+
STERCULIACEAE		<i>Dombeya sp.</i>	AH 6012	++	++	0	0
"		<i>Dombeya sp.</i>	AH 6014	0	0	±	+
STRELIZIACEAE	*	<i>Ravenala madagascariensis</i> Gmel.	AH 6018	++	0	+	+
THEACEAE	**	<i>Camellia thaeiformis</i> Hance	AH 6015	+++	+++	+	++ **
ULMACEAE	*	<i>Trema orientalis</i> Bl.	M 69	++	+++	++	++ *
VACCINACEAE		<i>Vaccinium sp.</i>	M 21	+++	+++	0	++
VERBENACEAE		<i>Clerodendron sp.</i>	AH 6177	+	+	++	0
"	**	<i>Lantana camara</i> L.	AH 6040bis	++	+++	0	0 **
"	*	<i>Stachytarpheta jamaicensis</i> Vahl	AH 6043	0	0	0	0 *
ZINGIBERACEAE	*	<i>Aframomum angustifolium</i> K. Schum.	AH 6033	++	0	0	++ *
"	**	<i>Hedychium coronarium</i> Kœniz	AH 6033bis	++	+	0	+
		indéterminée	M 51	++	++	++	++
Pteridophytes:							
DENNSTAEDTIACEAE*		<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kühn.	AH 6030	++	+++	0	± *
GLEICHENIACEAE *		<i>Dicranopteris linearis</i> (Burm.) Under.	AH 6176	+++	+++	0	0 *
"	*	<i>Sticherus flagellaris</i> (Bory) St John	AH 6164	±	+	0	0 *
SCHIZAEACEAE *		<i>Lygodium lanceolatum</i> Desv.	AH 6189	0	++	0	0 *

DISCUSSION

La proportion des plantes susceptibles de renfermer des alcaloïdes que nous avons mesurée dans la région d'Andasibe (39 % au total, dont 27 % en forêt), est sensiblement élevée par rapport aux résultats obtenus dans d'autres forêts denses humides, notamment au Gabon où, sur 382 espèces testées, 57 seulement réagissent positivement aux mêmes réactifs (soit 15 % ; Hladik & Hladik 1977).

Les différences observées entre les groupes écologiques de plantes d'Andasibe, bien qu'étant significatives (test du Chi²) sont évidemment sujettes à la fois au biais d'échantillonnage et aux résultats de tests non spécifiques pour la caractérisation des alcaloïdes. Nos prélèvements d'échantillons étaient, au départ, ciblés sur les feuilles des espèces comestibles pour les lémuriens de la forêt d'Andasibe (Simmen *et al.* 1999). Ces plantes ont donc été récoltées en fonction des résultats publiés par Ganzhorn (1980) qui n'a trouvé au total que 16 espèces à alcaloïdes sur 93 feuilles testées (soit 17 %) ; mais notre échantillon a été élargi au maximum d'espèces végétales accessibles, en incluant, notamment, les plantes des milieux ouverts.

Avec les mêmes types de tests de détection de la présence éventuelle d'alcaloïdes, Debray *et al.* (1971) avaient trouvé 22 résultats positifs sur 74 espèces testées de la forêt de l'est de Madagascar, ce qui correspond à un pourcentage (27 %) très comparable à celui que nous observons chez les plantes typiquement forestières d'Andasibe. Il apparaît cependant que l'étude de Debray *et al.* incluait préférentiellement des familles connues pour leur richesse en alcaloïdes, notamment les Apocynacées.

Les proportions importantes de plantes susceptibles de contenir des alcaloïdes caractérisent surtout les forêts peu diversifiées. Par exemple, dans une forêt-galerie du sud de Madagascar où des espèces communes, en agrégats, sont davantage exposées

aux phytophages, la proportion des alcaloïdes s'élève jusqu'à 56,7 %, tandis la fréquence des plantes tannifères est bien moindre qu'à Andasibe (45 % en forêt-galerie contre 76 % à Andasibe, une différence très significative avec $p < 0,001$; Simmen *et al.* 1999). En revanche, dans l'ouest de Madagascar où la forêt dense sèche est relativement diversifiée, seulement 19 espèces sur 127 (soit 15 %) avaient été reconnues comme positives (résultats ++ et ++++) avec des tests de recherche des alcaloïdes réalisés selon le même protocole (Hladik 1980).

En ce qui concerne les tannins, la forêt humide, bien diversifiée, de l'est de Madagascar, présente une grande abondance (76 % des espèces végétales en contiennent des quantités importantes). En revanche, dans les forêts sèches du sud dont la diversité spécifique est bien inférieure, ce sont les alcaloïdes qui, statistiquement, sont les plus fréquents (plus de 60 % des végétaux du bush), alors que les tannins sont présents en moindre abondance (36 % de ces plantes). On peut donc expliquer ces différences entre les habitats de Madagascar par la dispersion des individus d'une même espèce lorsque la diversité est grande, ce qui évite une confrontation trop forte des plantes avec les insectes ; la pression de sélection est ainsi réduite ; et c'est alors la production de tannins (la tactique phytochimique la moins spécialisée) qui constitue l'essentiel du système de défense des végétaux. Cette tactique de production de tannins dans les forêts des tropiques humides a fait l'objet, en Amérique Centrale, d'expérimentations démontrant que l'important investissement énergétique pour la production de ces substances secondaires permet à une espèce, dans les conditions d'exposition aux pressions de sélection qu'exercent les invertébrés, de se développer plus rapidement que les formes moins tannifères. Au cours de ces expériences, les plantes les moins tannifères qui étaient artificiellement protégées des insectes, pouvaient se développer plus rapidement car elles faisaient l'économie du coût énergétique élevé pour la production des tannins (Leigh 1999).

Dans les forêts du sud de Madagascar, le Maki (*Lemur catta*), le Lémur Brun (*Eulemur fulvus*) et le Propithèque (*Propithecus verreauxi*), qui consomment les fruits et les feuillages, se différencient par des choix alimentaires en fonction de leur adaptations physiologiques particulières et de la présence des tannins et des alcaloïdes (Simmen *et al.*, 1999). Le long tractus digestif du Propithèque lui permet de digérer (après fermentation intestinale) des aliments fibreux généralement négligés par les autres primates, mais également de métaboliser de grandes quantités de tannins et éventuellement certains alcaloïdes. Parmi les plantes qu'il consomme, 47 % renferment de fortes quantités de tannins : ce sont des plantes abondantes ou délaissées par les autres primates, comme le *Vernonia pectoralis*. En revanche, le Maki évite ces espèces et ne consomme que 17 % d'espèces riches en tannins ; il sélectionne donc les plantes les moins astringentes de son milieu.

Dans son étude comparative d'une douzaine d'espèces de prosimiens des forêts humides de l'est de Madagascar, Ganzhorn (1988) avait également observé une faible sélectivité vis-à-vis des plantes tannifères par les grands prosimiens folivores (notamment l'Indri, *Indri indri*), dont les choix alimentaires se différencient nettement de ceux des prosimiens frugivores sympatriques (par exemple les deux espèces du genre *Eulemur*) qui limitent leurs choix aux plantes à faible contenu en tannins.

Cependant les vertébrés n'exercent pas — loin s'en faut — la même pression de sélection que les invertébrés dans les différentes formations végétales dont ils consomment les feuillages et les fruits, en raison de leur comportement territorial, qui limite considérablement les « déprédations » à une surface pouvant se régénérer (C.M. Hladik 1978). L'observation de leur comportement alimentaire permet, en revanche, de mettre en évidence les toxicités résultant de la co-évolution plantes-invertébrés dans différents milieux, en particulier la faible efficacité des alcaloïdes dans les milieux forestiers les plus diversifiés. Par exemple, dans la forêt du Gabon où nous avons trouvé 15 % d'espèces susceptibles de renfermer des alcaloïdes (Hladik & Hladik 1977), la « fréquence des alcaloïdes » déterminée par les mêmes tests sur l'ensemble des plantes

consommées par le chimpanzé, est quasiment identique (14 % ; différence non significative) à celle de l'échantillon global prélevé au hasard dans la forêt (Hladik 1981). Il apparaît donc que la sélection de l'alimentation par le chimpanzé n'est pas ciblée sur l'élimination des plantes susceptibles de contenir des alcaloïdes, et, plus précisément, que les plantes de la forêt du Gabon, même si elles peuvent renfermer des alcaloïdes, ne sont, la plupart du temps, pas plus toxiques que la caféine dans le bol de café que de nombreux humains boivent tous les matins.

Ces observations sur la relative innocuité des produits de la forêt tropicale viennent également corroborer les interprétations des pressions de sélection qui se sont exercées dans différents milieux, car parmi les plantes de la forêt du Gabon que nous avons testées, celles des bords de fleuve et des parties les plus ouvertes où la diversité spécifique est moindre, présentent une fréquence et des concentrations d'alcaloïdes sensiblement plus élevées que celles de pleine forêt (17 % contre 12 %). Cette tendance peut être beaucoup plus marquée, comme nous l'observons, dans certains milieux de Madagascar, lorsque la biodiversité diminue et entraîne le groupement des végétaux en agrégats. Le rôle de ces produits secondaires dans les successions des formations végétales et dans la possibilité de reconstitution forestière faisant suite aux jachères, apparaît ainsi comme primordial ; car dans ce cas, le groupement en agrégats et la faible diversité expose au maximum les végétaux aux insectes ravageurs (Rasolofoharino *et al.* 1997 ; Razafy Fara *et al.* 1997).

Les recherches en pharmacologie doivent prendre en compte les résultats de ces études globales de l'écologie biochimique dans différents milieux. Des découvertes récentes ont montré tout l'intérêt de substances à effet complémentaire des médicaments anti-malariens dans des espèces endémiques de Madagascar (Rasoanaivo *et al.* 1996). Si la forêt dense humide de moyenne altitude (Andasibe) est relativement riche en produits secondaires, comparée à d'autres forêts tropicales, les milieux à faible diversité résultant de l'action anthropique, et surtout les formations végétales où les conditions édaphiques et climatiques ont limité le nombre des espèces, avec souvent des endémiques, semblent également intéressants. Dans ces milieux particuliers, les inventaires des substances biologiquement actives, dont les tannins et alcaloïdes sont les plus fréquentes, pourraient considérablement bénéficier à la recherche en pharmacologie.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABRAHAM, J.P., R. BENJA, M. RANDRIANASOLO, J.U. GANZHORN, V. JEANNODA & E.G. LEIGH Jr., 1996. Tree diversity on small plots in Madagascar : a preliminary review. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 51 : 93-116.
- BLANC, P., N. RABENANDRIANINA, A. HLADIK & C.M. HLADIK, 1999. Les formes sympatriques et allopatriques du genre *Ravenala* dans les forêts et les milieux ouverts de l'est de Madagascar. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 54 : 201-223.
- BOITEAU, P. & L. ALLORGE, 1998. Plantes médicinales de Madagascar. CD-ROM Lune Rouge s. a.
- DEBRAY, M., H. JACQUEMIN & R. RAZAFINDRAMBAO, 1971. Contribution à l'inventaire des plantes médicinales de Madagascar. *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, 8 : 1-150.
- GANZHORN, J.U., 1988. Food partitioning among Malagasy primates. *Oecologia*, 75 : 436-450.
- FEENY P.P., 1969. Inhibitory effect of oak leaf tannins on the hydrolysis of proteins by trypsin. *Phytochemistry*, 8 : 2119-2126.

- HLADIK, A., 1980. The dry forest of the west coast of Madagascar: climate, phenology, and food available for prosimians, pp. 3-40, *In* P. Charles-dominique, H.M. Cooper, A. Hladik, C.M. Hladik, E. Pagès, G.F. Pariente, A. Petter-Rousseaux, J.J. Petter & A. Schilling (eds.), Nocturnal malagasy primates. Ecology, physiology, and behavior. Academic Press, New-York.
- HLADIK, A. & C.M. HLADIK, 1977. Signification écologique des teneurs en alcaloïdes des végétaux de la forêt dense : résultats des tests préliminaires effectués au Gabon. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 31 : 515-555.
- HLADIK, C.M., 1978. Adaptive strategies of primates in relation to leaf eating, pp. 373-395, *In* G.G. Montgomery (ed.), *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution, Washington D.C.
- HLADIK, C.M., 1981. Diet and the evolution of feeding strategies among forest primates, pp. 215-254, *In* R.S.O. Harding & G. Teleki (eds.), *Omnivorous Primates. Gathering and Hunting in Human Evolution*. Columbia University Press, New York.
- JANZEN D.H., 1973. Community structure of secondary compounds in plants. *Pure and Applied Chemistry*, 34 : 529-538.
- KOECHLIN, K., J.-L. GUILLAUMET & PH. MORAT, 1974. *Flore et végétation de Madagascar*. Cramer J. Vaduz.
- LEBRETON, P., 1982. Tannins ou alcaloïdes : deux tactiques de dissuasion des herbivores *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 36 : 539-572.
- LEBRETON, P., S. NADER, M. BARBERO, C. GALLET & B. HUBERT, 1997. Sur la structuration biochimique des formations végétales secondaires méditerranéennes. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 52 : 221-238.
- LEIGH, E.G. Jr., 1999. *Tropical Forest Ecology. A View from Barro Colorado Island*. Oxford University Press, New-York, Oxford.
- RASOANAIVO, P., S. RATSIMAMANGA-URVERG & F. FRAPPIER, 1996. Résultats récents sur la pharmacodynamie d'alcaloïdes de *Strychnos* malgaches. *Cahiers Santé*, 6 : 249-253.
- RASOLOFOHARINORO, M., M.F. BELLAN & F. BLASCO, F., 1997. La reconstitution végétale après l'agriculture itinérante à Andasibe-Périnet (Madagascar). *Ecologie*, 28 : 149-165.
- RAZAFY FARA, L., J.-L. PFUND, P. RANJATSON & A. RAZAFIMAHATRATRA, 1997. Aperçu des recherches en cours : les utilisations paysannes de l'arbre et de la forêt. *Cahiers Terre-Tany*, 6 : 104-118.
- SIMMEN, B. A. HLADIK, P.L. RAMASIASO, S. IACONELLI & C.M. HLADIK, 1999. Taste discrimination in lemurs and other primates, and the relationships to distribution of plant allelochemicals in different habitats of Madagascar, pp. 201-219, *In* B. Rakotosamimanana, H. Rasamimanana, J. Ganzhorn, & S. Goodman (eds.), *New Directions in Lemurs Studies*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.