

Université de Montréal

La détermination de l'âge au sevrage nutritionnel des singes colobes Magistrat du Ghana grâce  
aux isotopes fécaux stables des mères et des nourrissons.

*Une contribution à la primatologie comparative*

*Par*

Bouarab Melila

Département d'anthropologie

Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de maîtrise en anthropologie

Décembre 2021

© Bouarab Melila, 2021

Université de Montréal  
Département d'anthropologie, Faculté des Études Supérieures

---

*Ce mémoire intitulé*

**La détermination de l'âge au sevrage nutritionnel des singes colobes Magistrat du Ghana  
grâce aux isotopes fécaux stables des mères et des nourrissons.**

*Une contribution à la primatologie comparative*

*Présenté par*

**Melila Bouarab**

*A été évalué par un jury composé des personnes suivantes*

**Isabelle Ribot**

Président-rapporteur

**Iulia Bădescu**

Directeur de recherche

**Brad Loewen**

Membre du jury

## Résumé

L'âge au sevrage est un trait d'histoire de vie qui affecte le succès reproductif des femelles. Sa détermination à partir d'observations de la tétée est limitée en raison de l'allaitement de confort ou de nuit. Le suivi de l'alimentation des nourrissons, à partir des isotopes stables de carbone et d'azote fécaux ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  ‰N) est une alternative précise et non invasive aux méthodes comportementales. Les âges de sevrage chez le colobe magistrat (*Colobus vellerosus*) à BFMS, Ghana, ont été déterminés en utilisant les  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  fécaux, et ceux-ci ont été comparés aux évaluations comportementales du sevrage. Les différences d'âge au sevrage entre trois groupes de colobes différents ont également été comparées. Des échantillons fécaux ont été collectés auprès de 8 dyades de mères (N = 88 fèces) et de leurs enfants (N = 98 fèces). Les échantillons ont été homogénéisés et analysés dans un spectromètre de masse à rapport isotopique et un analyseur élémentaire. L'âge moyen du sevrage chez tous les nourrissons ayant utilisé des isotopes stables fécaux était de 15,75 mois, ce qui était supérieur à l'âge moyen du sevrage déterminé à partir des observations de l'allaitement (14,6 mois). Deux nourrissons ont été sevrés avant le début de la collecte des données fécales, deux avaient un âge isotopique au sevrage similaire à leur âge de sevrage comportemental, et deux avaient un âge isotopique au sevrage supérieur à leur âge comportemental. Deux nourrissons dont on a déterminé qu'ils n'étaient pas encore sevrés d'après les évaluations isotopiques n'ont pas été observés en train de téter et ont montré des différences  $\delta^{15}\text{N}$  nourrisson-mère alternativement plus grandes et plus petites entre 6 et 9 mois. Cela peut indiquer un processus de sevrage cyclique, les nourrissons devenant plus ou moins dépendants du lait au cours de la période de 4 mois. Il semblait y avoir des différences dans les âges moyens de sevrage isotopique entre les groupes. Mon étude a montré que les isotopes stables fécaux peuvent être utilisés avec succès pour surveiller le développement nutritionnel des nourrissons et les différences de niveau trophique entre le nourrisson et la mère chez les singes colobes arboricoles.

**Mots-clés : primates non humains, colobes, histoires de vie, sevrage, isotopes stables, carbone, azote, matières fécales, bioanthropologie, primatologie**

## Abstract

Age at weaning is a life-history trait that affects the reproductive success of females. Its determination from observations of suckling is limited due to comfort and night nursing. To monitor infant diets, fecal stable carbon, and nitrogen isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  ‰) provide an accurate and non-invasive alternative to behavioral methods. Weaning ages in ursine colobus (*Colobus vellerosus*) at BFMS, Ghana was determined using fecal  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ , and these were compared to behavioral weaning assessments. I also compared differences in weaning ages between three different colobus groups. Fecal samples were collected from 8 dyads of mothers (N = 88 feces) and their infants (N = 98 feces). The samples were homogenized and analyzed in an isotope ratio mass spectrometer and elemental analyzer. The mean weaning age among all infants using fecal stable isotopes was 15.75 months, which was older than the mean weaning age determined from observations of nursing (14.6 months). Two infants were weaned before fecal data collection began, two had an isotopic age at weaning similar to their behavioral weaning age, and two had an isotopic age at weaning that was older than their behavioral age. Two infants who were determined to be not yet weaned from isotopic assessments were not observed to nurse and showed alternately larger and smaller  $\delta^{15}\text{N}$  infant-mother differences between 6 and 9 months. This may indicate a cyclic weaning process, with infants becoming more or less dependent on milk over the 4-month period. There appeared to be differences in the average isotopic weaning ages between groups. My study showed that fecal stable isotopes can be successfully used to monitor infant nutritional development and infant-mother trophic level differences in arboreal colobus monkeys.

**Keywords:** non-human primates, colobus, life histories, weaning, stable isotopes, carbon, nitrogen, feces, bioanthropology, primatology

# Table des matières

Résumé .....	i
Abstract .....	ii
Table des matières .....	iii
Liste des tableaux .....	ix
Liste des figures .....	x
Liste des sigles et abréviations .....	xiii
Remerciements .....	16
Introduction .....	17
Chapitre 1. Recensement des connaissances .....	19
1.1. Histoire de vie des primates .....	19
1.1.1 Histoire de vie des colobes .....	24
1.1.2 Lactation et sevrage .....	24
1.1.2.1 Primates humains .....	25
1.1.2.2 Primates non humains .....	27
1.1.2.4 Stratégies de lactation et de sevrage .....	27
1.1.2.4.1. Comparaison des stratégies lactatives et de sevrage selon l'espèce .....	28
1.1.2.4.2. Comparaison des stratégies lactatives et de sevrage au sein d'une espèce .....	29
1.1.2.5 Études effectuées sur le sevrage .....	30
1.2. Isotopes stables .....	31
1.2.1. Définition .....	31
1.2.2. Isotopes stables dans divers matériaux organiques .....	33
1.2.2.1. Isotopes stables dans les matières fécales .....	34
1.2.3. Carbone $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ .....	35

1.2.3.1 Valeurs isotopiques du couple mère/enfant pour le carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ).....	37
1.2.4. Azote $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ .....	38
1.2.4.1. Valeurs isotopiques du couple mère/enfant pour l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) .....	39
1.2.5. % Azote .....	40
1.3. Digestion chez les colobes .....	40
Chapitre 2 – Méthodologie.....	43
2.1. Lacunes dans les connaissances .....	43
2.2. Objectifs et prédictions.....	44
2.3. Espèce à l'étude.....	48
2.3.1. Apparence physique .....	48
2.3.2. Habitat et vie en groupe .....	49
2.3.3. Histoires de vies et reproduction .....	49
2.4. Site étudié.....	50
2.5. Sujets à l'étude .....	52
2.5.1. Collecte de données comportementales .....	53
2.5.2. Collecte de données matérielles .....	54
2.6. Traitement des données .....	55
2.7. Analyses isotopiques des données.....	56
2.8. Calculs effectués, statistiques et graphiques .....	56
2.8.1. Calcul du ratio isotopique du Carbone $\delta^{13}\text{C}$ .....	56
2.8.2. Calcul du ratio isotopique de l'Azote $\delta^{15}\text{N}$ .....	57
2.8.3. Pertinence du calcul des %C et %N .....	57
2.8.4 Calcul des différences isotopiques nourrissons-mères.....	57
2.8.6. Graphiques .....	58
Chapitre 3 - Résultats .....	59

3.1 Caractéristiques générales sur les échantillons fécaux.....	59
3.2 Intégrité des échantillons.....	60
3.3 Présentation des données.....	62
3.3.1 Résultats de la progression de la contribution du lait par rapport aux nourritures solides dans l'alimentation des nourrissons. ....	63
3.3.1.1 BE1 (figure 6).....	64
3.3.1.1.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....	64
3.3.1.1.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) .....	64
3.3.1.1.3 Différence de la teneur en azote (%N).....	64
3.3.1.2 BY2 (figure 7) .....	65
3.3.1.2.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....	65
3.3.1.2.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) .....	65
3.3.1.2.3 Différence de la teneur en azote (%N).....	66
3.3.1.3 G3 (figure 8).....	66
3.3.1.3.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....	66
3.3.1.3.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) .....	67
3.3.1.3.3 Différence de la teneur en azote (%N).....	67
3.3.1.4 I2 (figure 9) .....	68
3.3.1.4.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....	68
3.3.1.4.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) .....	68
3.3.1.4.3 Différence de la teneur en azote (%N).....	68
3.3.1.5 L2 (figure 10) .....	69
3.3.1.5.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....	69
3.3.1.5.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) .....	69
3.3.1.5.3 Différence de la teneur en azote (%N).....	70

3.3.1.6 SU1 (figure 11).....	70
3.3.1.6.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....	70
3.3.1.6.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) .....	71
3.3.1.6.3 Différence de la teneur en azote (%N) .....	71
3.3.1.7 U2 (figure 12).....	72
3.3.1.7.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....	72
3.3.1.7.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) .....	72
3.3.1.7.3 Différence de la teneur en azote (%N) .....	72
3.3.1.8 X4 (figure 13).....	73
3.3.1.8.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....	73
3.3.1.8.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) .....	73
3.3.1.8.3 Différence de la teneur en azote (%N) .....	74
3.3.2 Résultats de la progression de la contribution du lait par rapport aux nourritures solides dans l'alimentation des nourrissons selon leur groupe d'appartenance .....	75
3.3.2.1 RT (figure 14).....	76
3.3.2.1.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....	76
3.3.2.1.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) .....	76
3.3.2.1.3 Différence de la teneur en Azote (%N) .....	76
3.3.2.2 WW (figure 15).....	77
3.3.2.2.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....	77
3.3.2.2.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) .....	77
3.3.2.2.3 Différence de la teneur en Azote (%N) .....	78
3.3.2.3 WT (figure 16) .....	78
3.3.2.3.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....	78
3.3.2.3.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) .....	79

3.3.2.3.3 Différence de la teneur en Azote (%N).....	79
3.4 Résumé des résultats principaux et comparaison des données isotopiques avec les données comportementales.....	80
Chapitre 4 – Discussion.....	83
4.1 Conclusions principales.....	83
4.2 Détermination des différentes étapes du sevrage .....	84
4.2.1 Ratios isotopiques stables de l'Azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) : Différences de niveau trophique entre le nourrisson et la mère .....	84
4.2.2 Ratios isotopiques stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) : introduction des nourritures solides ....	85
4.2.3 Teneur en Azote (%N) : protéines brutes alimentaires .....	87
4.2.4 Variation temporelle de la lactation des mères et du sevrage chez les nourrissons à l'étude.....	87
4.2.4.1 BE1 .....	87
4.2.4.2 BY2 .....	88
4.2.4.3 G3 .....	88
4.2.4.4 I2.....	88
4.2.4.5 L2 .....	89
4.2.4.6 SU1.....	89
4.2.4.7 U2 .....	89
4.2.4.8 X4 .....	90
4.2.5 Durée de la lactation.....	90
4.2.6 Vérification des objectifs .....	92
4.2.6.1 Introduction des nourritures solides .....	92
4.2.6.2 : Détermination de l'âge au début et à la fin du processus de sevrage.....	93
4.3 Comparaison des données isotopiques avec les données comportementales.....	95
4.3.1 Tétée nocturne .....	95

4.3.2 Sevrage cyclique .....	96
4.4 Variations intergroupes de l'âge au sevrage nutritionnel.....	98
4.5 Limites.....	100
4.5.1 Précisions des analyses.....	100
4.5.2 Collecte des données .....	100
4.6 Futures directions .....	100
4.6.1 Âge au sevrage .....	100
4.6.2 Aliments et disponibilité .....	101
4.6.3 Différences inter-individus et inter-groupes de l'âge au sevrage.....	101
Conclusion.....	103
Références bibliographiques .....	107

## Liste des tableaux

Tableau 1. – Informations sur les trois groupes à l'étude.....	53
Tableau 2. – Informations sur les huit nourrissons à l'étude.....	53
Tableau 3. – Nombre de dyades mères-enfants, de matières fécales des nourrissons et des mères par catégorie d'âge .....	54
Tableau 4. – Statistiques descriptives pour les isotopes stables du Carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ‰), isotopes stables de l'Azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ‰) et teneur en Azote (%N) contenus dans les matières fécales des mères (N=104) (A) et des nourrissons (N=98) (B).....	59
Tableau 5. – Tableau 3.2 Analyses en replicat et triplicat de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ), de l'isotope stable carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de la teneur en azote et protéines (%N) des matières fécales des mères et des nourrissons.....	60
Tableau 6. – Comparaison des âges au sevrage calculés avec les ratios isotopiques avec les âges au sevrage observés grâce à l'échantillonnage comportemental.....	81
Tableau 7. – Comparaison de la première ingestion de nourritures solides calculées avec les ratios isotopiques et observés grâce à l'échantillonnage comportemental.....	82
Tableau 8. – Récapitulatif des prédictions vérifiées et rejetées.....	84

## Liste des figures

Figure 1. – Carte du site ghanéen à l'étude .....	52
Figure 2. – Isotopes stables du Carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ‰), isotopes stables de l'Azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ‰) et teneur en Azote (%N) contenus dans les matières fécales des mères (N=104 échantillons fécaux) et des nourrissons (N=98 échantillons fécaux). .....	59
Figure 3. – Corrélation entre le rapport C : N et les isotopes stables $\delta^{13}\text{C}$ (A) et $\delta^{15}\text{N}$ (B) des échantillons fécaux des mères et nourrissons.....	62
Figure 4. – Différences d'isotopes stables fécaux de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) (nourrisson - mère) de tous les échantillons fécaux pour chaque nourrisson, par âge (étendue 6-20 mois). .....	62
Figure 5. – Différence nourrisson (SU1) - mère (SU) (N=19) des isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ‰), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ‰) et de la teneur en azote (%N) par mois.....	63
Figure 6. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Bernie (BE1, mâle). Cet individu possède au total 7 échantillons pairs sur 15 jours, donc deux moyennes d'enrichissement isotopiques des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à deux points de données sur le graphique. ....	65
Figure 7. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Bryan (BY2, mâle). Cet individu possède au total 3 échantillons pairs sur 11 jours, donc deux moyennes d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à deux points de données sur le graphique. ....	66
Figure 8. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Gertrude (G3, femelle). Cet individu possède au total 20 échantillons sur 2 mois et 19 jours, donc trois moyennes d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à trois points de données sur le graphique. ....	67
Figure 9. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Iris (I2 : F). Cet individu possède au total 16 échantillons sur 3 mois et 16 jours, donc quatre moyennes	

d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à quatre points de données sur le graphique. ....	69
Figure 10. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Link (L2 :M). Cet individu possède au total 8 échantillons sur 2 mois et 4 jours, donc trois moyennes d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à trois points de données sur le graphique. ....	70
Figure 11. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Samgram (SU1 : F). Cet individu possède au total 19 échantillons sur 2 mois et 27 jours, donc quatre moyennes d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à quatre points de données sur le graphique. ....	71
Figure 12. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Ursula (U2 : F). Cet individu possède au total 3 échantillons sur 5 jours, donc uniquement 1 moyenne d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à un point de données sur le graphique. ....	73
Figure 13. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Xaby (X4 :M). Cet individu possède au total 20 échantillons sur 3 mois et 16 jours, donc quatre moyennes d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à quatre points de données sur le graphique. ....	74
Figure 14. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N) pour le groupe RT (1M :2F). Les nourrissons varient entre 6 et 20 mois d'âge.....	77
Figure 15. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N) pour le groupe WW (2M : 1F). Les nourrissons varient entre 10 et 17 mois d'âge.....	78
Figure 16. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N) pour le groupe WT (1M : 1F). Les nourrissons varient entre 6 et 9 mois d'âge.....	80

Figure 17. – Croquis synthétisant le profil type du processus de sevrage d'un nourrisson en se basant sur l'étude isotopique du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....103

## Liste des sigles et abréviations

BFMS : Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary

$\delta$  : *delta*

‰ : pourmille

$\delta^{13}\text{C}$  : isotope stable du carbone

$\delta^{15}\text{N}$  : isotope stable d'azote

%N : teneur en azote

N/A : non applicable



*Je dédie ce mémoire à mes parents pour leur amour et soutien,  
Ainsi qu'à Essaid Bouarab qui nous a quittés en novembre 2020*

## Remerciements

Je désire remercier tout d'abord ma directrice Iulia Bădescu pour son aide précieuse durant toute ma maîtrise. La situation actuelle de pandémie a découragé une bonne partie du corps étudiantin, moi y compris, et elle a toujours été là pour m'encourager et m'aider du mieux de ses capacités autant pour mon mémoire que pour mes présentations et l'écriture d'un article. Merci de m'avoir donné la chance d'être une de vos étudiantes. Merci à Jean-François Hélie et Agnieszka Adamowicz du GEOTOP-UQAM pour leur aide avec mes analyses isotopiques. Merci à l'équipe du BFMS Pascale Sicotte et Tianna Rissling, ainsi que Amanda Melin, sans qui ce mémoire n'aurait pu voir le jour. Merci à ma partenaire de labo et de conférence Charlotte St-Onge pour tes conseils et encouragements. Félicitations pour ton mémoire !

Merci au café Anthropologie pour m'avoir permis de rencontrer les meilleurs amis que l'on puisse oser espérer : Gabriel, Camille, Yannick, Maria, Adrien, David, Michael, Mélissa, et tant d'autres qui ont et continuent de faire vivre le café : mon expérience universitaire n'aurait pas été pareil sans vous.

Merci aussi à mes parents Hasni et Djamal, mon frère Yumer et ma sœur Anya pour leur soutien financier et moral.

Enfin, merci tout particulièrement à Tony et Gabriela pour vos encouragements et votre présence: je vous souhaite autant de succès et de réussite dans vos projets.

## Introduction

Reconstruire les différents traits de vie des primates par le biais de la diète peut se faire par l'étude des isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ). Les ratios isotopiques ont une signature reconnaissable dans les aliments et les tissus et donc peuvent indiquer des moments clés dans la vie alimentaire d'un individu (Blumenthal et al. 2012; Crowley 2012; Fogel et al. 1989; Loudon et al. 2007; Schoeninger et Deniro 1984). Cette approche révèle qu'il y a une variabilité liée aux facteurs écologiques et alimentaires entre les espèces, les populations et les groupes et ce, selon les différences physiologiques, la capacité d'adaptation, l'habitat et, chez les humains, la culture (Blumenthal et al. 2012, 2016; Crowley 2012; Herrscher 2013; Koch 2007; Schoeninger 2010).

Plusieurs matériaux organiques peuvent être utilisés pour reconstruire la diète et le mode de vie des populations éteintes ou vivantes, car les ratios isotopiques ne changent pas à la mort de l'individu (Crowley 2012; Herrscher 2013; Katzenberg et al. 1993). Cela nous permet de suivre la diète chez des animaux plus difficiles à observer et quantifier le type et les proportions d'aliments ingérés (Blumenthal et al. 2016; Crowley 2012).

Bien que l'étude des grands singes soit généralement « préférée » en raison de leur proximité génétique aux humains, l'étude des primates plus éloignés phylogénétiquement peut nous donner une idée sur les adaptations des anciens *hominini* qui ont évolué dans des environnements similaires, et étaient soumis aux mêmes pressions de sélection (Sellen 2007). Les isotopes stables peuvent aussi nous informer sur les conséquences des changements climatiques, comme l'altération/destruction de l'habitat et le changement de l'alimentation, sur la conservation des primates (Blumenthal et al. 2012, 2016).

Bien que les études isotopiques du  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  se font depuis la fin des années 1970 sur des thèmes aussi variés que le paléoclimat et le degré de consommation d'aliments marins (Krueger & Sullivan 1984), cette étude n'est que la quatrième à utiliser les isotopes stables dans les matières fécales afin de suivre la progression de la lactation et l'âge au sevrage nutritionnel (après Bădescu et al. 2017; Reitsema 2012; Reitsema et al. 2020). Elle sera aussi la première étude d'isotopes stables à être effectuée sur les singes colobes magistrat (*Colobus vellerosus*).

Le mémoire commencera par le recensement des écrits sur les histoires de vie des primates et des colobes : la lactation et le sevrage; les isotopes stables ainsi que la digestion particulière des colobes. En deuxième partie, je détaillerais la méthodologie employée afin d'effectuer mon étude. Dans un troisième temps, j'exposerai mes résultats en m'aidant de tableaux et de graphiques. Enfin, je discuterai mes résultats et je terminerai en mentionnant les futures recherches nécessaires à une meilleure compréhension du sujet.

# Chapitre 1. Recensement des connaissances

L'objectif de mes recherches est de mieux comprendre le développement de l'alimentation du nourrisson, le sevrage et la lactation en utilisant les isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) contenus dans les matières fécales chez une espèce en liberté de colobe magistrat (*Colobus vellerosus*). Ce chapitre recense les écrits pertinents pour l'élaboration de mon mémoire. Je m'intéresserai tout d'abord au concept d'histoire de vie chez les primates en général et les colobes en particulier afin d'expliquer les paramètres qui mènent aux différences dans la durée de lactation et l'âge au sevrage. Ensuite, une grande majorité de ma revue sera consacrée aux  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  présents dans plusieurs tissus, mais surtout les matières fécales, et à la manière dont ces traces isotopiques permettent de suivre la diète, la durée de lactation et l'âge au sevrage. Enfin, je décrirai le système digestif de type ruminant des colobes et son influence possible sur les rapports isotopiques fécaux stables.

## 1.1. Histoire de vie des primates

Reconstruire l'histoire de vie des primates est une des nombreuses méthodes indirectes utilisées en anthropologie pour mieux connaître le mode de vie de nos ancêtres. Ces méthodes se basent sur la proximité phylogénétique des espèces à l'étude (raisonnement par homologies) ainsi que sur le mode de vie, l'alimentation et l'habitat des primates actuels et similaires aux prédécesseurs des humains *Homo sapiens* (raisonnement par analogies) (Hawkes et al. 2002). Dans ce spectre d'approches, connaître les conditions favorables à la reproduction et au bon développement de la progéniture permet de prévenir l'extinction qui menace plusieurs espèces de primates (voir liste de l'IUCN 2020).

Le concept des histoires de vie, élaboré au départ par MacArthur et Wilson (1967), fait référence à la synchronisation au sein de l'espèce des événements clés de la vie d'un organisme qui ont été façonnés par la sélection naturelle afin de maximiser le nombre de descendants survivants d'un individu (MacArthur & Wilson 1967; Stearns 2000). Ces événements clés séparent les différents « traits de vie » comme les stades de développement des nourrissons (durée de la dépendance complète puis partielle au lait maternel, âge où le nourrisson est indépendant sur le plan alimentaire), la vitesse de croissance, l'âge de la maturité sexuelle, l'âge de la première

reproduction, le nombre de descendants, le degré d'investissement parental, la durée de vie, et autres. Le concept des histoires de vie stipule que l'apparition et la durée des « traits » sont un produit de la sélection naturelle pour favoriser la survie et la reproduction. Il voit en outre le succès reproducteur en termes d'adaptation spécifique (*fitness*) qui met en jeu deux déterminants chez l'individu : la capacité à survivre à l'âge de reproduction et son succès de reproduction (produire des descendants de qualité qui pourront se reproduire à leur tour). Contraignant ces déterminants est l'énergie allouée à une espèce, qui doit donc opérer des compromis entre une longue vie et une descendance abondante (Jones 2011; MacArthur & Wilson 1967; Stearns 2000). On remarque que les stratégies pour augmenter le *fitness* varient selon les espèces. Des animaux comme les lapins et les souris ont une période de croissance rapide, une durée de vie courte, un grand nombre de nourrissons par portée, mais aussi une mortalité juvénile élevée, donc la quantité est privilégiée au détriment de la longévité (stratégie d'histoire de vie appelée " sélection r " : Parry 1981). Les primates ainsi que d'autres mammifères comme les dauphins ont à l'inverse un cycle de vie long : une croissance lente, une maturité et un âge de reproduction tardifs, une longue vie, peu de descendants (un par portée, voire deux), mais une mortalité juvénile plus faible, donc une stratégie de *fitness* privilégiant la « qualité » des stades de vie (« sélection K » : Parry 1981; Charnov et Berrigan 2005). Cependant, même au sein des mammifères sélectionnés par K, comme chez les primates, il existe des variations dans les modèles d'histoire de vie entre les taxons et les espèces. Les paragraphes suivants détailleront les différents facteurs influençant les histoires de vies. Je commencerai par mentionner les facteurs évolutifs (taille, type de soins), ensuite les facteurs environnementaux (la diète et la disponibilité alimentaire) et pour finir, sociaux (vie en groupe, rang de dominance, alloparentalité), nécessaires à prendre en compte pour l'étude des variations des histoires de vies chez les différentes espèces de primates.

Certains chercheurs ont voulu corréliser la taille avec la durée variable des traits de vie, à partir de l'observation que les primates plus gros ont des histoires de vie plus lentes (Zimmermann et Radespiel 2007). Lee associe ce rapport à l'évolution humaine : elle note que les gros primates ont un plus gros cerveau relatif à la taille du corps, comme les humains, et donc, il faut plus de temps et d'énergie à la progéniture pour développer des corps plus grands et des tailles de cerveau relatives plus grandes. Elle observe aussi que la femelle a tendance à sevrer son petit quand il fait le tiers de sa taille (Lee 1996). Par exemple, l'âge au sevrage nutritionnel chez le lémur catta (*Lemur catta*) est de 3,5 mois pour une taille moyenne de 40 cm à l'âge adulte, tandis que chez l'orang-

outan (*Pongo pygmaeus*) le sevrage survient en moyenne à 7 ans pour une taille moyenne de 1 m à l'âge adulte (Alvarez 2000, Primate Info Net). Cela montre que la taille peut corrélérer avec la durée des stades de vie. Cependant, elle n'est pas la seule cause, car on observe des différences dans les histoires de vie de primates de la même taille, si bien qu'on reconnaît que d'autres facteurs peuvent entrer en jeu (Lee et al. 1991).

Le type de soin accordé aux nourrissons peut être relié aux différences d'avènement et de durée des traits de vie. À la naissance les petits nidicoles sont grandement dépendants de leurs mères, surtout pour la nutrition (Langer 2003; Lee 1987, 1996, 2012; Lee et al. 1991). Il s'ensuit une sorte de conflit d'intérêts entre les mères et la progéniture chez les primates non humains : d'un côté les mères veulent sevrer leur progéniture le plus tôt possible afin de redevenir en œstrus et se reproduire à nouveau, tandis que les nourrissons veulent bénéficier des soins maternels le plus possible. Chez les portées multiples, chaque petit étant plus lié à soi-même qu'à ses frères et sœurs veut accaparer les soins maternels, alors que la mère qui partage 50% de ses gènes avec chacune de sa progéniture veut s'en occuper équitablement (Trivers 1974). Cette tension n'est pas sans incidence pour la mère, car la grossesse, l'accouchement, l'allaitement, le portage et la protection des nourrissons sont extrêmement coûteux en énergie, restreignent ses déplacements et l'assujettissent aux prédateurs (Trivers 1974). La femelle doit donc équilibrer les besoins nutritionnels de sa progéniture avec celui de se reproduire à nouveau dans un délai favorable (car des intervalles internaissances trop courts risquent de nuire à la santé de la mère, par opposition à un intervalle internaissance trop long qui réduit le succès reproducteur : voir Fuchs 1981; Humphrey 2010; Lee 1996; Lee et al. 1991).

Différents modes de soins aux nourrissons affectent la variation du cycle de vie. Deux modes de transport généraux pour les femelles sont connus : apporter la nourriture au nourrisson stationnaire (*baby parking*), et transporter le nourrisson vers la nourriture (Ross 2001). Le premier mode est surtout pratiqué par la majorité des strepsirrhiniens nocturnes et consiste à laisser son nourrisson dans un trou ou un nid pendant que la mère va chercher de la nourriture (Ross 2001). Le second est davantage pratiqué par les haplorhiniens et consiste à transporter le nourrisson lors de la recherche de la nourriture et d'autres activités (Ross 2001). On remarque que chez les espèces apportant la nourriture au nid, les portées sont plus grandes et les nourrissons sont de plus petite masse; ces espèces ont une période de gestation plus courte que celles qui transportent les nourrissons (Ross 2003). Cependant, l'alloparentalité, où une tierce (apparentée ou non) s'occupe

des nourrissons, est davantage observée chez les espèces transportant les nourrissons par rapport aux espèces qui laissent leur nourrisson dans un trou ou un nid. Elle est corrélée à un processus de sevrage plus bref et à une croissance plus rapide (Zimmermann et Radespiel 2007).

La diète est un corrélat important avec la variation des traits de vie. Une alimentation adéquate donne de l'énergie à la femelle lui permettant d'allaiter son enfant dans des délais plus courts tout en diminuant les risques de mortalité juvénile (Lee 1996; Sellen 2007). Une étude incluant plusieurs primates phyllophages et frugivores montre que les primates dont le taux de croissance est le plus rapide sont ceux vivant généralement d'aliments disponibles toute l'année, non défendables et illimités, comme les feuilles (Leigh 1994). DeCasien et coauteurs arrivent à la même conclusion et constatent que le régime alimentaire de type frugivore (riche en calories, de meilleure qualité et difficile d'accès) est généralement associé à un plus gros cerveau et à des capacités cognitives et stratégiques d'accès à la ressource plus complexes, par rapport à une espèce ayant un régime alimentaire pauvre, comme les phyllophages (Clutton-Brock et Harvey 1980; DeCasien et al. 2017). De plus, les fruits sont des aliments disponibles saisonnièrement, ce qui a pour effet d'affecter la durée de lactation et l'âge au sevrage, comme observé chez *P. pygmaeus*, qui possède les histoires de vie les plus lentes chez les primates non humains (Alvarez 2000; Van Noordwijk et al. 2013). Avec les changements climatiques, la durée de pénurie d'aliments fruitiers est exacerbée, ce qui affecte grandement la durée des histoires de vies (van Noordwijk et al. 2013). Cependant, comme les feuilles sont riches en fibres par rapport au lait maternel, la durée requise pour la croissance des dents et de la flore microbienne digestive chez les primates phyllophages, et plus précisément chez les colobes en raison de leur digestion de type ruminant, est plus longue par rapport aux primates plus frugivores (Borries et al. 2011; Langer 2003). Cette croissance lente mène à une introduction précoce, mais lente et progressive des aliments feuillus chez les nourrissons, ce qui corrèle avec une durée de lactation plus longue chez les phyllophages que chez les frugivores (Borries et al. 2011). En bref, les études effectuées ne permettent pas de déterminer si la durée des histoires de vies est plus longue chez les frugivores ou les phyllophages.

Les systèmes sociaux divers semblent accentuer les différences dans l'histoire de vie des espèces ayant la même taille, voire le même régime alimentaire (Lee 1996). Chez les espèces avec une hiérarchie de dominance féminine (ex. : la plupart des macaques et des babouins), le rang de dominance de la femelle influencerait sur le *fitness*, ce qui pourrait mener à des différences dans la durée des histoires de vies (Blomquist et al. 2011; Wasser et al. 2004). Cette théorie est cependant

controversée, car plusieurs études n'observent pas de corrélation entre le rang de dominance et le *fitness* (Majolo et al. 2012; McFarland et al. 2017). On observe que les primates vivant en groupe ont des stades de vie subadultes plus lentes par rapport aux espèces qui vivent en solitaire comme les strepsirrhiniens nocturnes ou les tarsiers; les orangs-outans sont une exception, car ils ont de longues vies corrélant possiblement avec leur grande taille, leur gros cerveau relatif au corps et leur régime frugivore. La vie en groupe signifie une vie sociale plus complexe, et un plus gros cerveau relatif à la taille du corps est adaptatif pour comprendre les différentes relations sociales au sein du groupe (liens de parenté, rang de dominance) (Barton 1996; Sawaguchi 1992). Par contre, chez un groupe humain, les Iroquoiens du lac Ontario, le développement de l'agriculture et un mode de vie sédentaire corrélaient avec un sevrage abrupt (non progressif) vers une diète de maïs (Katzenberg et al. 1993).

L'aloparentalité est au cœur de plusieurs rapports sociaux. Elle donne plus de temps à la femelle pour chercher de la nourriture pour regagner l'énergie perdue; son lait étant plus riche en nutriments, le nourrisson grandit plus vite et atteint le stade de sevrage plus jeune. En passant moins de temps avec sa mère, le nourrisson acquiert une autonomie par rapport à cette dernière et s'intègre plus jeune au groupe (Lee 1996; Tardif 1997). L'aloparentalité est surtout pratiquée de manière intensive en phase de sevrage afin d'accélérer cette dernière, et de permettre aux femelles d'investir dans sa progéniture future (Bădescu et al. 2016).

Chez les humains, l'aloparentalité est corrélée à un âge de sevrage précoce par rapport aux autres grands singes, bien que les humains les dépassent en taille (Kennedy 2005). L'âge moyen du sevrage est réduit *via* le partage des tâches : les alloparents aident aux soins et éducations des nourrissons et aident à l'approvisionnement nutritif des mères et de leur progéniture (Kennedy 2005). Enfin, il est important de préciser que les humains se distinguent des autres primates de taille corporelle similaire par leur âge au sevrage nutritionnel précoce et leurs histoires de vies plus longues (Kaplan et al. 2000).

La discussion qui précède indique que la littérature sur les histoires de vie abonde d'hypothèses fécondes pour expliquer les différences dans l'avènement et la durée des traits de vie, mais le domaine manque encore de données pour que ces hypothèses soient vraiment bien démontrées. En effet, les données quantitatives sur le sujet sont limitées et concernent le plus souvent les grands singes (Lee 1996; Sellen 2007).

### 1.1.1 Histoire de vie des colobes

La sous-famille des *Colobinae* comprend les colobinés africains (par exemple, les genres *Colobus*, *Piliocolobus*, *Procolobus*) et les colobinés asiatiques (par exemple, les genres *Presbytis*, *Semnopithecus*, *Rhinopithecus*). Les colobes sont de petite taille et ont des histoires de vie plus courtes que les grands singes (Purvis et al. 2003). Cependant, comparés aux petits primates frugivores, les colobes semblent avoir des histoires de vie plus longues, que certains chercheurs associent à un régime principalement phyllophage, idée toutefois controversée, comme expliquée à la section 1.1 (Borries et al. 2011; Clutton-Brock & Harvey 1980; DeCasien et al. 2017; Van Noordwijk et al. 2013).

Les colobinés tendent à avoir des durées de gestation et des intervalles internaissances légèrement plus longs que d'autres catarrhiniens phylogénétiquement similaires, mais plus terrestres, comme les babouins et les macaques (Jablonski et al. 2000). Une comparaison entre onze espèces montre que l'intervalle internaissance peut s'étendre de 18,5 à 29,4 mois (voir tableau 3 dans Vayro et al. 2016). La durée de gestation n'est pas clairement déterminée, mais semble s'étendre de 5,25 à 7,5 mois (Vayro et al. 2016).

Dans la prochaine section, on s'intéressera davantage à un trait de vie en particulier : la durée de lactation, donc par extension, l'âge au sevrage.

### 1.1.2 Lactation et sevrage

L'étude de la lactation et du sevrage est très fréquente en anthropologie biologique, car elle permet de déterminer avec précision les histoires de vie des primates humains et non humains.

La lactation est la production et la sécrétion de lait postnatal chez les mammifères femelles, production permise grâce à la prolactine, une hormone adénohypophysaire. Les suctions du bébé maintiennent la lactation en stimulant l'ocytocine qui permet l'éjection de lait par les glandes mammaires. La succion inhibe en même temps l'hormone dite gonadolibérine ou GnRH (*Gonadotropin-Releasing Hormone*) qui, elle, favorise la production d'hormone lutéinisante (*LH*) impliquée dans l'ovulation. En d'autres mots, la lactation empêche l'ovulation et c'est lorsque la succion cesse que la femelle redevient fertile (Reece et al. 2012, p. 1138-1139). Dans l'histoire de la vie, la lactation se sépare en deux phases : celle de consommation exclusive de lait maternel par le bébé, puis celle de consommation combinée de lait maternel et de nourritures solides par le nourrisson (Sellen 2006, 2007, 2009).

Le lait est composé entre autres d'eau, de protéines, d'oligoéléments, de glucides, de métabolites, de lipides et de polynucléotides (ARN, ADN) (Neville et al. 2012) etc. Riche en anticorps immunoglobulines A et en lymphocytes B et T, le lait permet l'acquisition d'un système immunitaire chez le nouveau-né.

Bien que la définition de la lactation soit claire, celle de sevrage varie d'une publication à l'autre. Le sevrage peut être vu comme un événement. Selon les auteurs, il a lieu quand 1) le nourrisson atteint un tiers du poids de la mère, ou 2) quand le taux de lactation plafonne, ou 3) lors de la première bouchée de nourriture, ou 4) quand la femelle redevient fertile ou 5) le jour où la lactation cesse abruptement en raison de l'atteinte d'autonomie nutritive de la progéniture, comme c'est le cas chez les macaques japonais (Altmann 1980; Borries et al. 2014; Charnov & Berrigan 2005; Hiraiwa 1981; Langer 2003). On pourrait penser qu'une définition puisse intégrer une combinaison de ces événements, mais ce type de définition ne se retrouve pas dans la littérature.

Le sevrage peut aussi être considéré comme un processus correspondant à la seconde phase de lactation, celle de la transition progressive d'une diète de lait vers une diète d'aliments solides. Son début chez le colobe est caractérisé par le moment où le nourrisson consomme régulièrement des aliments similaires au régime de la mère. S'ensuit une longue diminution de la part du lait par rapport à d'autres aliments, jusqu'à l'arrêt total de lactation (Fahy et al. 2014; Herrscher 2013; Lee 1996). On observe donc une transition d'une alimentation dépendante à la mère vers une autonomie complète (Martin 1984). Cependant, on ne sait pas si la production de lait diminue au cours du sevrage chez les colobes ou si elle reste constante même si sa part nutritive diminue à mesure que le nourrisson augmente l'ingestion de nourritures solides, comme cela peut être le cas chez les grands singes et des humains (Van Noordwijk et al. 2013).

Après une brève section consacrée à la lactation et le sevrage chez les humains, le reste de la section sera consacrée aux primates non humains : je parlerai des différentes stratégies de lactation et de sevrage que l'on retrouve chez les espèces et les individus au sein d'une même espèce et je terminerai cette section en mentionnant les différentes études effectuées sur le sevrage.

#### 1.1.2.1 Primates humains

Chez les humains *Homo sapiens*, la lactation et le sevrage nous apportent des indications clés sur la santé d'une population en général et renseignent sur diverses pratiques anciennes (Tsutaya & Yoneda 2015). Par exemple, dans une étude isotopique du sevrage impliquant un nourrisson datant de l'époque romaine impériale, les ratios isotopiques montrent une diminution de la consommation

de lait maternel à partir de six mois, ce qui concorde avec les écrits de l'époque (Prowse et al. 2008). Une autre étude concernant l'époque médiévale montre que le sevrage avait lieu avant l'âge de deux ans, toujours en accord avec les écrits de l'époque (Richards et al. 2002). Pour cette époque et région, les médecins recommandaient le sevrage complet à l'âge de deux ans et l'introduction d'aliments autre que le lait maternel de manière graduelle et non abrupte (Herrscher 2013; Prowse et al. 2008; Richards et al. 2002) et pas avant l'âge de 4 mois (Langer 2003).

Chez *H. sapiens* actuel, la lactation et le sevrage sont des phases très courtes en durée par rapport à d'autres traits de vie comme la lente croissance de la taille du corps, la maturité sexuelle tardive et la longévité (Kennedy 2005; Robson et al. 2006). Ceci serait notamment lié à l'introduction de l'agriculture et à l'alimentation complémentaire (quelquefois par le biais de la prémastication); ainsi qu'à l'aloparentalité (Sellen, 2006, 2007, 2009).

Dans une étude bioarchéologique en Illinois, Buikstra et coauteurs ont émis l'hypothèse qu'avant l'arrivée et le développement de l'agriculture, l'âge au sevrage nutritionnel avait tendance à être plus tardif, ce qui avait pour conséquence un intervalle internaissance plus long. L'agriculture permettait aux mères de nourrir de cultigènes hautement caloriques (sous la forme de nourritures complémentaires, par exemple : mélanges de céréales et de lait) les nourrissons à partir de six mois et ainsi de sevrer plus tôt et de retourner en gestation plus rapidement (Buikstra et al. 1986).

Les alloparents aident à s'occuper des bébés, à nourrir la mère pendant qu'elle allaite et, après l'âge de 6 mois, ils peuvent donner aux bébés des aliments similaires au régime adulte, mais modifiés (aliments écrasés et mélangés et/ou des aliments cuits) pour les rendre plus facilement digestibles. La prémastication d'aliments, sans avoir disparu, pourrait avoir été le précurseur de ces formes de préparation alimentaires (Sellen 2006). Elle aurait aussi contribué à améliorer la santé des nourrissons en diminuant les cas de malnutrition et de retard de croissance. La prémastication a permis l'incorporation d'aliments riches en nutriments et protéines, qui sont plus difficiles à mâcher pour un nourrisson qui n'a pas encore une dentition complète (Pelto et al. 2010). L'évolution de la préparation d'aliments cuits aurait, quant à elle, contribué à l'évolution de la durée de longévité chez *H. sapiens* en impliquant la participation des grands-mères aux soins et traitements des nourrissons (Hawkes & Coxworth 2013).

L'alimentation complémentaire aurait aussi joué un rôle dans l'évolution de la reproduction coopérative permettant aux autres catégories d'alloparents (apparentés ou non) de participer à

l'alimentation des nourrissons, ce qui aurait contribué à faire diminuer l'âge moyen du sevrage. Cette tendance aurait commencé à apparaître au début du Paléolithique (Hrdy 2005b).

Ces stratégies permettent donc non seulement la réduction de la période d'allaitement exclusive, le sevrage précoce des nourrissons humains par rapport à d'autres grands singes, mais aussi une croissance plus rapide ainsi qu'un intervalle internaisance plus court chez les mères, ce qui augmente leur succès reproducteur (Hawkes & Coxworth 2013; Hrdy 2005a, 2005b; Sellen 2006, 2007, 2009).

#### 1.1.2.2 Primates non humains

Chez certains primates non humains, une durée de lactation supérieure à celle de la gestation peut entraîner l'infanticide, comme observé chez les gorilles et les colobes. L'hypothèse de la sélection sexuelle permet d'expliquer le caractère adaptatif de ce comportement (Teichroeb et Sicotte 2008). Les prises de pouvoir (*takeovers*) d'un groupe par les mâles, soit par un nouveau mâle immigrant soit par l'éviction d'un mâle résident par un cohabitant pour obtenir le statut de mâle alpha, se produisent environ tous les 4 à 5 ans chez *Colobus vellerosus* (Sicotte et al. 2017). Pendant ces épisodes, les infanticides par les adultes mâles sont fréquents. L'infanticide permet d'augmenter le succès reproductif du nouveau mâle dominant. En tuant les nourrissons non sevrés, l'aménorrhée de lactation cesse et la femelle peut se reproduire à nouveau avec le mâle infanticidaire, qui peut alors engendrer sa propre progéniture avec la femelle (Hrdy 1974). On a documenté des cas où la femelle sèvre son nourrisson plus tôt que généralement observé, pour réduire les risques d'infanticide (Bădescu et al. 2016; Teichroeb et Sicotte 2008). Cependant, un sevrage précoce et/ou trop abrupt peut augmenter les risques de mortalité infantile ou repousser l'âge de la première reproduction donnant moins de progénitures par femelle (Fuchs 1981; Herrscher 2013). De plus, les sevrés précoces risquent de développer un comportement atypique par rapport à la généralité ce qui a pour risque de leur conférer un statut faible avec moins d'opportunités d'accouplement (Yamada 1963).

#### 1.1.2.4 Stratégies de lactation et de sevrage

Lors des premiers mois dans la vie d'un nourrisson humain (jusqu'à 6 mois environ), ce dernier consomme exclusivement du lait, mais l'allaitement au sein de la mère est sujet à sa santé et à sa préférence, et aux besoins nutritionnels particuliers de l'enfant (Herrscher 2013; Neville et al. 2012; Sellen 2007). Chez les primates non humains, les nourrissons s'allaitent exclusivement

pendant une période pouvant aller de quelques semaines (chez le lémur noir *Lemur macao*) (Harrington 1978) à un an (chez *Pongo pygmaeus*) (van Noordwijk et van Schaik 2005) et doivent souvent être portés, ce qui ralentit la démarche de la femelle. La période de lactation exclusive coïncide d'ailleurs avec un fort taux de mortalité infantile. La lactation est donc un travail demandant beaucoup d'énergie et de temps à la femelle primate non humaine, qui doit faire preuve de stratégies afin de compenser l'énergie consommée pour offrir un lait de qualité au nourrisson lors des premiers mois de sa vie et éviter les risques de malnutrition, de sous-croissance et de mortalité précoce (Lee 1996). Les stratégies permettant aux femelles de faire face à la demande énergétique accrue consistent surtout à augmenter l'apport alimentaire et le temps de repos, et de réduire les activités (Lee 1996). La manière d'y parvenir dépend des espèces et des individus (voir sections 1.1.2.4.1 et 1.1.2.4.2 pour des exemples). Si les stratégies divergent, le but reste le même : de concilier ses besoins en apport énergétique avec sa capacité à investir dans sa progéniture future et présente (Lee 1996).

#### *1.1.2.4.1. Comparaison des stratégies lactatives et de sevrage selon l'espèce*

La durée de lactation varie selon l'espèce et dépend bien sûr de l'énergie maternelle disponible et de la qualité du lait qui varient selon la santé de la mère, sa masse corporelle et sa capacité à bien se nourrir (Lee 1996). La qualité du lait corrèle aussi avec le comportement des espèces. Par exemple, les strepsirrhiniens ont un lait plus riche en lipides et alors, la fréquence de la tétée est moindre que chez les haplorhiniens. Cela semble conférer un avantage de mobilité en ce que les strepsirrhiniens transportent moins leurs progénitures, les laissant stationnaires pendant que la mère se déplace aisément (Pereira et al. 1987).

Chez le langur à tête blanche (*Trachypithecus leucocephalus* dans Zhao et al. 2008), le babouin olive (*Papio anubis* dans Nash 1978), et le macaque rhésus (*Macaca mulatta* dans Gomendio 1991), on peut observer un rejet maternel des nourrissons. Selon Zhao et coauteurs, cette stratégie amènerait le nourrisson à réduire son temps de lactation et donc, développer son autonomie alimentaire plus tôt. La destruction de l'habitat et le braconnage pourraient aussi être en cause (Zhao et al. 2008). En revanche, Altmann (1980) et Lee (1996) avancent que le rejet maternel pourrait être un moyen de mieux organiser les tétées pour qu'elles n'interfèrent pas avec les autres activités maternelles comme la recherche de nourriture et le toilettage. Cette stratégie permettrait aux femelles de gagner de l'énergie et d'avoir un lait de qualité tout en maintenant ses liens sociaux par le toilettage.

Les diverses potentialités et contraintes socioécologiques que rencontrent les espèces autour de l'accès à la nourriture peuvent être aussi optimisées en faisant preuve de stratégie (Hinde et Milligan 2011; Lee 1996). Quand la nourriture est disponible uniquement à certaines saisons, les femelles peuvent ajuster leur période de lactation en fonction du moment de l'année où la disponibilité est la plus forte. Cependant, cela ne peut s'appliquer à tous les primates, certains comme le gorille et l'orang-outan étant allaités exclusivement pendant plus d'un an (Alvarez 2000). La mère fait donc face à des moments où la nourriture de qualité est moins présente (Van Noordwijk et al. 2013). Dans ces cas, la stratégie employée est de synchroniser la période de plus forte disponibilité alimentaire avec les premiers mois de la lactation exclusive, cette période étant cruciale pour le nourrisson, car le taux de croissance ainsi que le risque de mortalité sont les plus élevés (Fairbanks 2000).

Fedigan (2003) a étudié les stratégies lactatives en contexte de changement de mâle dominant du groupe, où l'infanticide est plus fréquent. Les mères peuvent limiter ou éliminer le temps de lactation chez leurs petits afin d'éviter l'infanticide (Fedigan 2003).

#### *1.1.2.4.2. Comparaison des stratégies lactatives et de sevrage au sein d'une espèce*

On peut aussi observer des divergences stratégiques entre les femelles de même espèce voire d'un groupe similaire. Le plus souvent, ces différences stratégiques sont la conséquence d'une différence de rang de dominance entre les femelles chez les espèces où les femelles forment des hiérarchies de dominance. Par exemple chez *Macaca mulatta* et les chimpanzés (*Pan troglodytes*), la durée de lactation peut varier selon le rang de dominance de la mère (Fahy et al. 2014; Reitsema et al. 2016). Le rang de dominance de la mère peut aussi affecter la durée de lactation selon le sexe du nourrisson. Les femelles au rang élevé vont davantage s'occuper de leurs nourrissons mâles, car étant dominantes, elles ont accès à la nourriture de qualité et elles bénéficient d'aides extérieures (alloparentalité). Un mâle de qualité pourra être à son tour dominant et donc avoir un succès reproducteur élevé, ce qui est bénéfique pour la mère en termes de valeur sélective inclusive. Par contre, il a été observé que les femelles au faible rang accordent une durée de lactation plus longue pour leurs nourrissons femelles, qui ont plus de chance de se reproduire qu'un mâle de faible rang (Boesch 1997; Fahy et al. 2014; Trivers & Willard 1973).

Le rapport entre la taille du groupe et la disponibilité de la nourriture peut aussi influencer la durée de la lactation, en raison de la compétition au sein du groupe pour la nourriture (van Noordwijk & van Schaik 1999). La compétition sélective pour l'accès à la nourriture chez les

colobes tend à favoriser la vitesse : pour ces phyllophages, la nourriture est abondante et distribuée équitablement à travers le territoire. Donc, il n'y a aucun intérêt sélectif à recourir à la force pour accéder à la nourriture (Sterck et al. 1997). Un manque de nourriture peut pousser la femelle à s'investir plus longtemps dans sa progéniture en retardant l'âge au sevrage nutritionnel (Thompson et al. 2012). Cela expliquerait en partie pourquoi les primates captifs, étant adéquatement nourris, sont sevrés plus jeunes que ceux en liberté de la même espèce, car les primates en captivité ont un meilleur accès à une nourriture de qualité et peuvent donc se permettre de sevrer les nourrissons plus rapidement que leurs congénères en liberté. (Lai 1987; Zhao et al. 2008).

#### 1.1.2.5 Études effectuées sur le sevrage

Il existe plusieurs études sur les aspects du sevrage et particulièrement sur la détermination de sa durée et son âge son moment du sevrage. Chez les mammifères, citons les études sur l'ours polaire *Ursus maritimus* (Polischuk et al. 2001), le caribou *Rangifer tarandus*, le coyote *Canis latrans* etc. (Jenkins et al. 2001), la souris *Mus musculus* (Fuchs 1981). Plus précisément chez les primates, on peut citer plusieurs études qui se sont penchées sur l'âge de sevrage : sur *Homo sapiens* (Fogel et al. 1989; Fuller et al. 2006; Katzenberg et al. 1993; Prowse et al. 2008; Richards et al. 2002; Tsutaya & Yoneda 2015), que nous pouvons comparer au bonobo *Pan paniscus* (Oelze, 2016), au *Pan troglodytes* (Bădescu et al. 2017; Fahy et al. 2014), au *Colobus vellerosus* (Crotty 2016; MacDonald 2011; Rissling 2018), au langur François *Trachypithecus francoisi* (Reitsema 2012), au *Macaca mulatta* (Reitsema et al. 2016) et au *Trachypithecus leucocephalus* (Zhao et al. 2008), entre autres.

Ces connaissances montrent que la durée du processus de sevrage varie énormément chez les primates. Les durées les plus courtes s'étalent sur quelques semaines : six semaines chez *Lemur macao* (Harrington 1978). Les durées intermédiaires couvrent quelques mois : 21 mois chez *T. leucocephalus* (Zhao et al. 2008), 25 mois chez les langurs Hanuman *Semnopithecus entellus* (Borries et al. 2001). Les sevrages atteignant plusieurs années se trouvent notamment chez les grands singes atteignant 4,5 ans chez *P. troglodytes*, et le plus long jamais enregistré est de 9 ans pour *Pongo pygmaeus* (Alvarez 2000; Kennedy 2005; Smith et al. 2017). L'âge au sevrage nutritionnel chez les primates non humains est plus tardif que chez d'autres mammifères en raison de plusieurs facteurs déjà évoqués, ce qui corrèle avec la taille relative du cerveau par rapport au reste du corps, le type et la qualité du régime alimentaire, la pression de prédation et les facteurs

sociaux. Cela semble indiquer un lien avec l'évolution cognitive des espèces, ce qui sous-tend l'intérêt bioanthropologique pour le sevrage chez les primates.

Déterminer l'âge au sevrage nutritionnel chez les primates non humains non éteints peut se faire *via* l'observation et l'échantillonnage de comportements comme le contact au mamelon, les bouchées de nourriture, et le retour des menstruations (Altmann 1974; Borries et al. 2014; Lee 1996; Watts 1985). Identifier la diète chez le nourrisson est aussi possible en comparant le profil isotopique contenu dans ses fèces avec celui des fèces de sa mère. Lors de la lactation, l'apport protéique chez le nourrisson provient du lait maternel, tandis que la mère obtient ses protéines dans les plantes. De cette manière, il nous sera possible de tracer les changements de niveau trophique entre la mère qui est herbivore, et le nourrisson qui est consommateur de lait maternel, un aliment d'origine animale. À la fin de la lactation, le nourrisson consommera les mêmes aliments que la mère et sera au même niveau trophique.

Une approche relativement récente utilise des matières fécales pour déterminer la durée de lactation et donc, l'âge au sevrage. Il en existe actuellement deux études, sur *T. francoisi* et sur *P. troglodytes* en Ouganda. Une étude documente le sevrage avant que son observation ne l'indique (Bădescu et al. 2017), l'autre, plus tard (Reitsema 2012). L'approche n'est peut-être pas adaptée à tous les cas, comme dans l'étude de Reitsema et collègues (2020) sur les sajours lascifs (*Sapajus libidinus*) qui ont une diète très variée, entraînant une difficulté de déterminer l'âge au sevrage nutritionnel à travers le suivi de la diète (Reitsema et al. 2020).

## 1.2. Isotopes stables

L'utilisation des isotopes stables en primatologie connaît un essor récent, entre autres parce qu'elle répond à certaines limites dans l'approche de l'observation comportementale. Certains primates sont difficiles à observer, car ils vivent et/ou se nourrissent dans des milieux difficiles d'accès comme la haute canopée. D'autres sont nocturnes (strepsirrhiniens et singes chouettes) ou ils sont tout simplement éteints (Crowley et al. 2016). Étant une approche indirecte, l'utilisation d'isotopes stables permet de pallier certaines difficultés d'observation directe, tout en donnant un accès privilégié aux espèces moins connues.

### 1.2.1. Définition

Les *isotopes stables* des éléments chimiques possèdent le même nombre de protons, mais un nombre différent de neutrons, ce qui produit une différence de masse atomique. Les carbonés-

12 et 13 sont des isotopes stables, car ils ne sont pas radioactifs comme le carbone-14. Ainsi peut-on étudier la quantité de nourriture assimilée dans l'organisme à l'aide de la différence de masse entre les deux isotopes (Fry 2006). Toujours selon l'exemple du carbone, le carbone-13 est plus lourd que le carbone-12, ce qui confère des propriétés thermodynamiques différentes (transfert d'énergie différentiel) comme *le fractionnement isotopique* qui entraîne un changement dans les *ratios isotopiques*, soit la quantité relative des deux isotopes en présence. Le fractionnement isotopique résulte des différences de comportement de deux isotopes stables lors de processus chimiques et physiques. Il favorise souvent l'isotope le plus léger en augmentant sa *fraction* de l'ensemble, car l'énergie requise pour le maintenir est moindre par rapport à l'isotope lourd. Le fractionnement isotopique entraîne donc une modification du ratio isotopique. Le calcul du ratio isotopique permet de déterminer la composante d'isotopes lourds chez un individu (Fry 2006). Le ratio isotopique du carbone se note  $\delta^{13}\text{C}$  ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) et est exprimé en pour mille (‰). La formule s'exprime comme suit :

$$\delta^{13}\text{C} = \left[ \left( \frac{[^{13}\text{C}/^{12}\text{C}]_{\text{echantillon}}}{[^{13}\text{C}/^{12}\text{C}]_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 1000$$

La formule nous permet de comparer le ratio isotopique d'un échantillon donné par rapport à un standard international. Dans le cas de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), le standard est une Bélemnite (équivalent à 0.011‰), qui est un mollusque céphalopode dibranchial éteint lors du crétacé tertiaire (probablement l'ancêtre de la seiche), retrouvé dans la formation géologique PeeDee en Caroline du Nord et du Sud (Fry 2006). Le standard pour l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) est AIR, l'azote atmosphérique (équivalent à 0‰). Les valeurs isotopiques par rapport à leurs standards sont négatives ou positives selon le fractionnement isotopique et donc, de l'enrichissement en l'isotope lourd (Fry, 2006). On remarquera que la valeur isotopique de ces standards est proche de zéro pour mille (‰). Cela ne signifie pas que ces standards contiennent « zéro isotope », mais que l'échantillon contient autant d'isotopes lourds que de légers. Donc, si un échantillon a une valeur positive, il contient davantage d'isotopes lourds que légers. À l'inverse, s'il a une valeur négative, l'échantillon contient davantage d'isotopes légers.

L'étude des isotopes stables en primatologie permet principalement de déterminer les aliments consommés selon une diète précise et donc, elle donne un indice sur l'habitat dans lequel évolue l'espèce étudiée (Blumenthal et al. 2012, 2016; Hwang et al. 2007; Loudon et al. 2007; van der Merwe & Medina 1991). Cette méthode permet d'avoir des résultats plus précis de l'apport

alimentaire au cours de l'année, car certaines espèces de primates sont plus difficiles à observer pendant de longues périodes. Ainsi, la fréquence et le nombre de bouchées observées peuvent ne pas correspondre à la réalité (Blumenthal et al. 2012; Lee 1996).

### **1.2.2. Isotopes stables dans divers matériaux organiques**

On peut utiliser plusieurs matériaux organiques pour l'étude des isotopes stables, en fonction des questions de recherche (Crowley 2012). Les chercheurs ont voulu déterminer la diète ou le sevrage chez des espèces en liberté ou en captivité ainsi que des populations humaines passées ou récentes à partir des isotopes stables dans le collagène et carbonate des os (Katzenberg et al. 1993; Prowse et al. 2008; Richards et al. 2002; Waters-Rist & Katzenberg 2010), l'émail des dents (Fahy et al. 2014; Prowse et al. 2008; Richards et al. 2002), le sang/plasma (Jenkins et al. 2001; Polischuk et al. 2001; Reitsema et al. 2016; Reitsema & Muir 2015; Tsutaya & Yoneda 2015), la kératine dans les ongles et les cheveux/poils (Fogel et al. 1989; Fuller et al. 2006; Loudon et al. 2007; Oelze 2016; Oelze et al. 2016; Schoeninger et al. 2016; Tsutaya & Yoneda 2015), l'urine (Deschner et al. 2012) ou les fèces (Bădescu et al. 2017; Blumenthal et al. 2012; Codron et al. 2006; Hwang et al. 2007; Reitsema 2012; Tsutaya & Yoneda 2015).

Les os et les dents permettent de connaître la diète en lien avec les histoires de vie des populations décédées et d'espèces disparues (Prowse et al. 2008; Richards et al. 2002). Les isotopes stables contenus dans ces matériaux nous informent sur la période de formation de l'os. En clair, si l'os s'est formé avant le sevrage, les isotopes stables montreront les valeurs isotopiques stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) nettement plus élevées que chez un adulte (Richards et al. 2002).

Le sang (dans Herrera et al. 2001), l'urine (dans Deschner et al. 2012), la kératine dans les cheveux, poils et ongles (dans Fogel et al. 1989; Oelze 2016) et les matières fécales (dans Bădescu et al. 2017; Reitsema 2012) peuvent être récupérés de façon non invasive et non destructive, et le moment de leur production peut être connu à quelques jours ou heures près. Leurs isotopes stables nous informent donc sur des changements diététiques de courte durée pouvant aller de quelques heures ou jours (urine et matières fécales) à quelques semaines ou mois (sang et kératine) (Crowley 2012; Hwang et al. 2007). Le collagène et le carbonate des os sont régénérés en permanence au cours de la vie d'un individu : la composition isotopique peut nous informer sur une moyenne de cinq à trente ans de la vie d'un individu. Enfin, les isotopes stables dans l'émail et la dentine nous

informent seulement sur les premiers mois ou premières années d'un individu, dépendamment de la zone de la dent étudiée (Crowley 2012).

Les différences isotopiques dans les tissus se baseront sur les différences isotopiques des différents aliments consommés (Blumenthal et al. 2012). La différence majeure dans les divers matériaux organiques cités plus haut est la durée de représentation d'isotopes dans les tissus. Par exemple, les ongles reflètent la diète d'il y a trois mois (ce qui correspond à la durée de croissance d'un ongle de la cuticule jusqu'au bout du doigt). L'ongle à la naissance reflète la diète *in utero*. Le collagène et le carbonate dans les os enregistrent une moyenne de la diète (Fogel et al. 1989; Herrscher 2013; Prowse et al. 2008; Richards et al. 2002; Waters-Rist & Katzenberg 2010). Dans l'émail des dents et la kératine des cheveux, poils et ongles, la signature isotopique est parfaitement conservée, c'est-à-dire, une fois que l'émail et la kératine se forme, les ratios isotopiques ne changent pas (Crowley 2012). Quant aux matières fécales, le registre isotopique des fèces dépend du temps de rétention dans le système digestif. Par exemple, les cercopithecins ont un temps de rétention compris entre 1 et 1.5 jour. Cela signifie que les fèces reflètent les aliments consommés lors du repas consommé un jour plus tôt (Lambert 1998). Les aliments consommés varient dans la journée et jouent donc un rôle dans le changement journalier du registre isotopique des fèces (Bădescu et al. 2017; Crowley 2012; Reitsema 2012).

Les matières fécales enregistrent le changement journalier des ratios isotopiques. Je détaillerai dans la prochaine section comment les fèces permettent de suivre la diète et le sevrage de manière non invasive, afin de mieux appréhender le début, la durée et la fin du sevrage chez les individus également connus à travers l'observation directe.

#### 1.2.2.1. Isotopes stables dans les matières fécales

Les isotopes stables des matières fécales sont composés de nourriture non digérée, de microorganismes, de sécrétions digestives et de tissus épithéliaux affaîsés (Blumenthal et al. 2012). Ils peuvent nous informer sur des fluctuations alimentaires horaires ou journalières selon l'animal étudié (Hwang et al. 2007). Parmi les avantages d'étudier les matières fécales, elles sont faciles à récupérer et n'impliquent ni de déranger l'animal ni d'attendre sa mort (Bădescu et al. 2017; Codron et al. 2006). Elles donnent un accès privilégié à la diète journalière, contrairement à d'autres tissus comme les os qui eux, donnent une moyenne de l'alimentation ingérée par mois, voire des années (Codron et al. 2006; Hwang et al. 2007). Il faut cependant veiller à certains écueils. Les aliments non digérés et la contamination microbienne peuvent être surreprésentés dans les

fèces, cette surreprésentation peut être identifiée par le calcul du rapport carbone/azote (C : N) (Sponheimer et al. 2003). Un autre problème observé est le déficit calorique : en cas de trouble digestif, disette, ou autre stress alimentaire, le corps catabolise ses tissus corporels afin de synthétiser les protéines nécessaires à la survie. Ce phénomène entraîne un enrichissement en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ), ce qui laisse penser que le nourrisson est bien alimenté en lait maternel (Deschner et al. 2012). Ce déficit calorique peut être identifié grâce au calcul de la teneur en azote (%N). Ambrose s'est d'ailleurs demandé, en 1991, si l'utilité des matières fécales pour étudier la diète des mammifères de petite taille pourrait être limitée par un trop faible fractionnement isotopique du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ), ne permettant pas de déceler un enrichissement ou un appauvrissement significatif en isotopes lourds (Ambrose 1991).

### 1.2.3. Carbone $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$

Les isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) reflètent l'apport lipidique protéique et glucidique dans l'alimentation (Blumenthal et al. 2012; Fogel et al. 1989). Les feuilles (jeunes ou mûres) constituent la plus grande part de l'alimentation chez les primates, et ce, même chez les primates dits frugivores et insectivores (Blumenthal et al. 2016; Loudon et al. 2007).

Les valeurs des ratios isotopiques dans les plantes varient grandement selon leur type de photosynthèse (Blumenthal et al. 2016; Fogel et al. 1989). Il existe trois voies photosynthétiques qui dépendent de la fixation du  $\text{CO}_2$ . *Un*, les plantes dicotylédones qui convertissent le  $\text{CO}_2$  en un composé à trois carbones ( $\text{C}_3$ ). On retrouve ces plantes surtout dans les milieux frais où la température est relativement basse et l'eau souterraine. *Deux*, les plantes monocotylédones comme le palmier qui convertissent le  $\text{CO}_2$  en un composé à quatre carbones ( $\text{C}_4$ ). On les retrouve surtout dans des milieux tropicaux et secs (Crowley 2012). *Trois*, les plantes à métabolisme acide crassulacéen (CAM) qui convertissent le  $\text{CO}_2$  comme les plantes monocotylédones, mais la réaction s'effectue aussi la nuit quand l'évapotranspiration est moindre, évitant ainsi les pertes d'eau. Ce sont souvent des plantes désertiques comme les cactus (Marshall et al. 2007). En bioarchéologie, ces différences isotopiques ont permis de suivre l'extension du maïs en Amérique du Nord grâce à la protéine collagène dans les os fossiles (Vogel & Van Der Merwe 1977).

Il est rapporté que les plantes en  $\text{C}_3$  ont des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  plus faibles que celles en  $\text{C}_4$  et CAM à cause du rendement photosynthétique expliqué plus haut. Le ratio isotopique des plantes en  $\text{C}_3$  va de -20‰ à -37‰, et celui des plantes en  $\text{C}_4$  et en CAM va de -12‰ à -16‰, bien que les valeurs des plantes CAM peuvent être intermédiaires aux plantes  $\text{C}_3$  et  $\text{C}_4$  (Codron et al. 2006). Il

n'est pas rare qu'une espèce obtienne des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  élevées par rapport au type de plantes consommées. Les aliments d'origine marine enregistrent souvent des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  similaires aux valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  des plantes  $\text{C}_4$  et CAM. L'échantillonnage de comportements (bouchées de nourriture) et l'étude de l'environnement permettront de différencier entre les plantes et la nourriture marine (Crowley 2012). La plupart des primates consomment des plantes en  $\text{C}_3$ , le type de plantes retrouvé dans les forêts tropicales qui sont l'habitat de la majorité des primates, dont *Colobus vellerosus* (Saj et al. 2005). Chez les premiers *hominini* (*Australopithecus* et *Paranthropus*), une analyse de l'émail de la dent indique qu'ils consommaient des plantes  $\text{C}_4$  et CAM (Sponheimer et al. 2005). Certains auteurs suggèrent que la distinction entre les humains et les primates non humains fut entre autres la consommation de plantes  $\text{C}_4$  chez les ancêtres humains (avec le passage d'un habitat fermé à ouvert, dominance de la bipédie, etc.) (Codron et al. 2006; Katzenberg et al. 1993).

Outre la voie photosynthétique, il est aussi important de prendre en considération le milieu naturel dans l'élaboration des ratios isotopiques des plantes en  $\text{C}_3$ . Cela inclut la canopée, les précipitations annuelles, l'altitude, la température, les différentes parties de plantes consommées (Blumenthal et al. 2012; 2016; Crowley 2012; Fahy et al. 2014; Loudon et al. 2007). Les études de Codron et coauteurs (2006) sur le babouin chacma (*Papio ursinus*) et Loudon et coauteurs (2007) sur *Lemur catta* montrent que les ratios isotopiques des plantes diffèrent selon le site, et concluent que le type de photosynthèse (ou le régime alimentaire) n'est pas la seule variable pour expliquer les différences de ratios isotopiques.

La canopée correspond à la cime des grands arbres tropicaux, où l'ensoleillement est maximal et l'humidité est moindre (van der Merwe & Medina 1991). Blumenthal et coauteurs (2016) se sont intéressés aux variations isotopiques des plantes selon l'âge des feuilles, les différentes parties des plantes, ainsi que la strate de la canopée (*canopy gap*). Plus les plantes sont dans la partie haute de la canopée, plus les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  sont élevées en raison d'un climat plus sec en hauteur pour  $\delta^{13}\text{C}$ , et d'une présence accrue de lumière favorisant la captation du  $\text{CO}_2$  atmosphérique lors de la photosynthèse (Blumenthal et al. 2016). Les valeurs plus faibles dans l'auvent de sous-bois (*under-story*) peuvent s'expliquer par la « réutilisation » lors de la photosynthèse du  $\text{CO}_2$  appauvri en isotope lourd de carbone ( $^{13}\text{C}$ ) dans le sol, provenant de feuilles en décomposition et de l'humidité (Blumenthal et al. 2016). Les auteurs observent aussi que les parties non photosynthétiques comme les fleurs, les fruits, les graines, les tiges et le tronc sont enrichies en  $\delta^{13}\text{C}$  par rapport aux feuilles situées dans la même strate de la canopée, avec un

enrichissement en moyenne de 4,6‰ (Blumenthal et al. 2016). Toutes ces variables compliquent l'estimation du ratio isotopique de la diète chez le primate. Si Crowley propose une collecte de toutes les plantes présentes dans l'habitat pour mieux connaître la diète (Crowley 2012), selon Blumenthal et coauteurs (2016), l'analyse des plantes cueillies dans la seule canopée basse suffit pour étudier la diète d'un primate arboricole, car la variation isotopique se situe surtout au niveau de l'espèce végétale et des parties de la plante (Blumenthal et al. 2016).

Une étude basée sur des souris de laboratoire ne relève pas un enrichissement en  $^{13}\text{C}$  dans les matières fécales par rapport aux aliments ingérés (Hwang et al. 2007), sauf dans le cas où la cellulose fut mal digérée (Codron et al. 2006; Reitsema 2012). Fogel et coauteurs (1989) ont effectué un « suivi isotopique » sur les coupures d'ongle des nourrissons et mères *H. sapiens*, pour découvrir que l'isotope stable de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) variait en fonction de la lactation, tandis que le ratio  $\delta^{13}\text{C}$  restait constant durant toute l'étude (Fogel et al. 1989). Chez un groupe de *Pan troglodytes* en milieu naturel, cependant, on observe une différence isotopique entre les fèces de la mère et de l'enfant. Ceci n'est pas bien compris pour le moment. Si on s'attend à ce que les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  dans la diète et les tissus du corps soient similaires à cause de la composition biochimique des tissus, dans les fèces, les attentes sont différentes, car il peut y avoir des matières rejetées comme la cellulose non digérée. Cela met en relief la distinction isotopique entre diète, tissus et fèces (Bădescu et al. 2017; Reitsema 2012).

#### 1.2.3.1 Valeurs isotopiques du couple mère/enfant pour le carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Tandis qu'au moins trois études avaient conclu à la similarité en  $\delta^{13}\text{C}$  entre mères et enfants *Homo sapiens* (Fogel et al. 1989; Jenkins et al. 2001; Richards et al. 2002), l'analyse de Tsutaya et Yoneda (2015) a montré que l'enfant est enrichi en  $\delta^{13}\text{C}$  par rapport à la mère. L'enrichissement chez le nourrisson peut être de 1‰ dans la kératine et dans les os (Fuller et al. 2006; Katzenberg et al. 1993), alors que dans les matières fécales des primates, il peut aller jusqu'à 3,5‰ (Bădescu et al. 2017; Reitsema 2012). Cela pourrait s'expliquer par le choix des tissus analysés ou par une consommation de plantes à photosynthèse  $\text{C}_4$  (Katzenberg et al. 1993). Les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  dans les fèces sont plus élevées chez les nourrissons *Pan troglodytes* (1 ‰) que chez la mère, et l'écart se creuse pour l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ), où les nourrissons peuvent enregistrer un enrichissement allant jusqu'à 5 ‰ (Bădescu et al. 2017). D'autres chercheurs ont observé avec des souris que les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  des fèces par rapport aux tissus pouvaient être plus élevées lorsque la

cellulose fut mal digérée (Tieszen & Fagre 1993). Chez les primates, on ne semble pas observer un appauvrissement en  $^{13}\text{C}$  dans le lait (Bădescu et al. 2017; Fahy et al. 2014; Reitsema 2012).

Il est clair que  $\delta^{13}\text{C}$  indique le moment où le nourrisson ingurgite réellement la nourriture solide – au début, il la mâche puis la recrache – et en signale donc la consommation régulière (Fuller et al. 2006; Tsutaya & Yoneda 2015). En fait, l'enrichissement de  $\delta^{13}\text{C}$  pointe l'introduction même de nourritures solides dans la diète du nourrisson. Les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  diminuent avant celles de  $\delta^{15}\text{N}$ , car les nourrissons commencent très tôt à ingérer de la nourriture solide (Bădescu et al. 2017; Fuller et al. 2006; Fogel et al. 1989; Katzenberg et al. 1993; Reitsema 2012).

#### **1.2.4. Azote $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$**

L'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) reflète l'azote contenu dans les acides aminés des protéines et permet surtout d'obtenir le niveau trophique d'une espèce ainsi que l'apport alimentaire en protéines animales ou végétales (Bădescu et al., 2017; Blumenthal et al. 2012; Codron et al. 2006; Fogel et al. 1989; Herrscher 2013; Hwang et al. 2007; Jenkins et al. 2001; Minagawa & Wada 1984; Richards et al. 2002; Tsutaya & Yoneda 2015). Il renseigne aussi sur la physiologie de la plante même, son climat et son habitat (Ambrose 1991; Blumenthal et al. 2012).

L'isotope stable de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) est utile pour déterminer l'apport de la nourriture marine, de la viande et des légumineuses, à travers leur incidence sur les ratios isotopiques au niveau des tissus animaux (Herrscher 2013). Contrairement à l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) dont le ratio isotopique chez les animaux consommateurs est similaire au ratio isotopique des plantes consommées, pour  $\delta^{15}\text{N}$ , le fractionnement isotopique produit un enrichissement dans les tissus d'une moyenne de 3,4 ‰ et d'un rang de 2 à 5 ‰ par rapport à la diète (DeNiro et Epstein 1978; Minagawa et Wada 1984; Schoeninger et Deniro 1984; Steele et Daniel 1978). Cet enrichissement vient du fait que l'isotope le plus léger, le  $^{14}\text{N}$ , est généralement excrété dans l'urine. Il peut aussi s'expliquer par la volatilisation de l'isotope stable léger ( $^{14}\text{N}$ ) au niveau des feuilles. Comme l'atmosphère est composée à 78% d'azote, les légumineuses absorbent l'azote atmosphérique grâce à des bactéries symbiotiques appelées rhizobium et donc leur ratio isotopique est similaire à celui de l'atmosphère. Quant aux autres plantes, elles obtiendront leur azote grâce à l'ammonium transformé en nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) dans le sol ce qui leur donne un ratio isotopique plus élevé que l'azote atmosphérique et des légumineuses (Handley et al. 1999).

Minagawa et Wada (1984) ont procédé à une étude de différents organismes marins évoluant dans divers écosystèmes et de leurs ratios  $\delta^{15}\text{N}$ . Ils ont remarqué que, dans un écosystème

donné, les phytoplanctons (organismes autotrophes qui produisent leur propre matière organique) ont un ratio isotopique plus bas que le zooplancton (qui se nourrit de phytoplancton) et les poissons (qui se nourrissent de zooplancton). On remarque donc que le niveau trophique est corrélé avec le ratio isotopique (Minagawa & Wada 1984). De ces organismes, ceux qui ont le niveau trophique le plus bas sont les producteurs primaires (phytoplanctons, végétaux); viennent ensuite les consommateurs primaires (herbivores), secondaires (carnivores qui consomment des herbivores) et enfin les consommateurs tertiaires (consommateurs des animaux carnivores). On observe un enrichissement isotopique de 3‰ à 5‰ d'un niveau trophique à l'autre (DeNiro & Epstein 1978; Herrscher 2013; Minagawa & Wada 1984).

#### 1.2.4.1. Valeurs isotopiques du couple mère/enfant pour l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ )

L'analyse des isotopes stables chez le nourrisson et la mère montre que : *un*) le ratio  $\delta^{15}\text{N}$  dans le plasma chez le nourrisson est enrichi par rapport à la mère au début de la lactation; et *deux*) vers la fin du sevrage, le  $\delta^{15}\text{N}$  est similaire (Jenkins et al. 2001). Cela a été observé chez *Homo sapiens* montrant que le ratio isotopique du nourrisson est enrichi par rapport à la mère de 2 à 3‰ dans la kératine des ongles et des cheveux, ainsi que dans le collagène des os (Fuller et al. 2006; Katzenberg et al. 1993). L'enrichissement isotopique atteint un plateau chez le nourrisson, puis la diminution graduelle des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  marque le début du sevrage (Kennedy 2005). Quand l'enfant est complètement sevré, son ratio isotopique est plus ou moins similaire à celui de la mère (Bădescu et al. 2017; Fogel et al. 1989; Fuller et al. 2006; Tsutaya & Yoneda 2015). Le décroissement peut être abrupt (Hiraiwa 1981) ou progressif comme dans l'étude de Fahy et coauteurs (2014), où le décroissement commence à 2 ans. La durée de décroissement pourrait s'expliquer par le matériau organique employé (émail des dents) qui reflète moins précisément l'apport diététique et ceci, avec une résolution temporelle moindre que le font les matières fécales (Crowley 2012).

Ce qu'on retient des deux études précédentes sur la détermination de l'âge au sevrage nutritionnel *via* les matières fécales, est que l'approche biochimique permet de nuancer ou de mieux comprendre les observations visuelles. L'approche biochimique permet aussi d'étudier le sevrage aux niveaux diététique et digestif, en déterminant la nourriture consommée et leur digestion, car des différences de diète entraînent des différences de ratios isotopiques (Reitsema 2012). Cependant, lorsque les nourrissons commencent à consommer des aliments solides, ils mangent généralement les mêmes aliments que leur mère, de sorte qu'ils fourragent et mangent lorsque leur mère mange également (Bădescu et al. 2017; Fahy et al. 2014; Reitsema et Muir 2015;

Reitsema et al. 2020). Ainsi, les mères servent de référentiel pour mesurer la confluence progressive de l'apport des aliments solides dans les régimes des couples mères-enfants, sans devoir nécessairement connaître les rapports isotopiques stables précis des plantes consommées. La seule différence majeure dans les régimes des mères et de leurs nourrissons serait donc attribuée à la composante du lait dans le régime du nourrisson (que la mère n'aurait pas).

### 1.2.5. % Azote

Le pourcentage de teneur en azote (%N) dans les fèces indique la teneur en protéine brute et donc, la qualité de l'alimentation (Codron et al. 2006; Reitsema 2012). Cela permet de mieux interpréter les valeurs isotopiques de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ). En général, on s'attend à voir des valeurs plus élevées chez les nourrissons à cause de la consommation de lait maternel. Cependant, les valeurs peuvent aussi varier selon la santé et l'accès à la bonne alimentation du nourrisson. Lors de famines, le corps catabolise ses propres tissus musculaires afin de « libérer » des acides aminés qui synthétisent les protéines nécessaires à la survie, ce qui augmente les valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  (Deschner et al. 2012). Donc, si le nourrisson présente un ratio  $\delta^{15}\text{N}$  élevé, mais un faible % N, cela peut indiquer un stress nutritionnel (Martinez del Rio et al. 2009). De nombreuses études soulignent l'incidence du stress nutritionnel sur les valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  (Codron et al. 2006). Une étude sur *Pan paniscus* en période de croissance intense a démontré que lors de pénurie de nourriture, l'urine est enrichie en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ), et appauvrie en isotope léger d'azote ( $^{14}\text{N}$ ) et non l'inverse comme généralement observé (Deschner et al. 2012). Au contraire, chez *Pongo pygmaeus*, les ratios restent constants malgré la saisonnalité des fruits disponibles, reflétant sûrement l'adaptation à un environnement variable (Vogel et al. 2011). En conclusion, le %N est utilisé afin de le corroborer avec les  $\delta^{15}\text{N}$ , et pour vérifier que ces derniers sont bel et bien élevés en raison d'une différence alimentaire entre la mère et le nourrisson et non parce que le nourrisson est affamé (Deschner et al. 2012).

## 1.3. Digestion chez les colobes

Les colobes ont un système digestif unique parmi les primates, analogues aux bovins et aux ruminants en général (Bauchop & Martucci 1968). Leur système digestif est composé de quatre estomacs : le *présaccus* et le *saccus* proximaux, qui forment ensemble la chambre de fermentation sacculée (c'est-à-dire le « préestomac »), puis le *tubus* gastrique distal et la *pars pylorica* (Bauchop & Martucci 1968; Lambert 1998; Nijboer & Clauss 2006). Il opère donc une fermentation au niveau

de l'estomac et non pas au niveau du gros intestin comme c'est le cas chez les autres primates (Bauchop & Martucci 1968; Lambert 1998). La fermentation stomacale permet tout particulièrement la digestion de glucides complexes comme la cellulose (grâce aux bactéries cellulolytiques) (Bauchop & Martucci 1968; McKey et al. 1981). En l'absence d'enzymes catalytiques, le grand estomac des colobes permet une digestion plus lente et ainsi, une plus grande absorption d'aliments pauvres en énergie (Lambert 1998).

Les colobes sont herbivores, consommant majoritairement des feuilles jeunes et matures, mais peuvent aussi consommer des fruits souvent non mûrs, des graines, des exsudats de plantes (gommes et sèves) ainsi que des insectes (Lambert 1998; Nijboer & Clauss 2006). Le colobe apparaît paradoxal, car, d'une part, sa petite taille lui fait perdre davantage de chaleur par unité de temps, perte qu'il doit donc compenser en consommant de la nourriture en petite quantité, mais riche en énergie, et d'autre part, le colobe doit quand même manger une plus grande quantité de nourriture pauvre en énergie, car sa digestion est relativement lente, même si les primates à petits corps digèrent généralement la nourriture plus rapidement que leurs congénères plus grands (Lambert 1998).

Le temps de rétention de la nourriture dans le système digestif est très long chez les colobes (de 2 à 2,5 jours), ce qui est deux fois plus long que la majorité des cercopithécidés (Lambert 1998; Reitsema 2012). Connaître la durée de rétention intestinale aide à faire le suivi des données isotopiques. En clair, le contenu des fèces reflète la consommation d'il y a deux jours.



## Chapitre 2 – Méthodologie

### 2.1. Lacunes dans les connaissances

Une difficulté majeure en primatologie est le manque de données, qu'elles soient observationnelles ou biochimiques, sur la majorité des primates, dont les colobes magistrat (*Colobus vellerosus*). Les primatologues Bezanson et McNamara (2019) ont effectué une étude bibliographique montrant que sur 500 espèces, moins de la moitié sont analysées. La plupart des travaux sont consacrés aux chimpanzés (*Pan*), gorilles (*Gorilla*), macaques (*Macaca*) et singes hurleurs (*Alouatta*). Ce défaut des connaissances peut s'expliquer par plusieurs raisons, notamment logistiques, car il est beaucoup plus difficile d'étudier des espèces situées dans des zones géographiques difficiles d'accès. Le financement et les permis de recherche y sont plus difficiles à obtenir. Enfin, ces primates ne sont pas habitués à la présence d'humains et donc le temps d'habituation peut durer longtemps (de quelques semaines à des années), ce qui prolongera le temps de recherche (Bezanson et McNamara 2019). Ce manque de connaissances peut d'ailleurs porter préjudice à la conservation des espèces. En effet, comment sauver une espèce si on n'en sait rien ? Connaître les conditions favorables au bon développement des nourrissons peut contribuer à la conservation de certaines espèces de primates menacés : celle à l'étude, *C. vellerosus* est en danger critique de disparition selon l'International Union for Conservation of nature (2020). Les menaces à la survie de l'espèce seraient le braconnage, la destruction d'habitat ainsi que les chimpanzés qui chassent occasionnellement le colobe (Goodwin et al. 2020).

Une autre raison est probablement le manque d'intérêt pour ces espèces. Plusieurs primatologues ont eu la piqure en regardant des reportages ou des articles sensationnels de *Trimates* ou *Leaky's Angels*. Les Goodall, Fossey et Galdikas ont fait rêver les chercheurs en friche et ont développé l'intérêt pour le chimpanzé, le gorille et l'orang-outan grâce au « *National Geographic effect* » (Haraway 1989; Morell 1993). Enfin, les études privilégient fréquemment les espèces protégées dans les sanctuaires et les parcs, selon l'idée que ce milieu se rapproche davantage des primates en liberté par rapport aux études en captivité. Les espèces étudiées reflètent donc un tri préalable selon les priorités de la conservation, ce qui amène des chercheurs à se demander si les

comportements observés en sanctuaire ou parc sont véritablement « fidèles à la réalité » naturelle (Ross et Leinwand 2020)?

Au-delà des lacunes mentionnées, la méthode consistant à observer les contacts de la bouche d'un nourrisson au mamelon de la femelle pour estimer la fréquence des tétées et donc l'autonomie nutritive n'est pas suffisamment précise pour la détermination de l'âge du sevrage nutritionnel (Bădescu et al. 2017; Reitsema 2012). Les tétées peuvent continuer pendant la nuit, à l'abri des observations. Les nourrissons peuvent aussi appuyer leur bouche contre le mamelon de la mère, et ce, sans transfert de lait (tétée de réconfort) (Fahy et al. 2014; Lee 1996; Reitsema 2012). Il est possible que le nourrisson mâche de la nourriture végétale sans pour autant l'ingurgiter (Lee 1996; Watts 1985). Certains primates sont difficiles à observer, car arboricoles ou peu habitués à la présence des chercheurs. Aussi, comme les observations se font de jour, si les tétées se poursuivent la nuit, les chercheurs pourraient en conclure que le nourrisson est sevré (Lee 1996). De plus, le contact avec les mamelons peut se poursuivre après l'évènement de sevrage comme tétée de réconfort (sans transfert de lait) ce qui peut aussi biaiser les résultats parce que cela donne l'impression que les nourrissons consomment encore du lait alors qu'ils sont en réalité sevrés (Lee 1987; Martin 1984). Comme mentionné plus haut, les isotopes stables fécaux collectés de manière non invasive peuvent être utilisés pour pallier ces difficultés d'observation, et c'est là l'objet de mon projet de recherche.

## 2.2. Objectifs et prédictions

Pour structurer la recherche en tenant compte des considérations développées aux sections précédentes, il convient ici de préciser les objectifs. Ceci permettra de formuler les hypothèses qui auront guidé l'élaboration de la recherche et permis l'évaluation de ses résultats.

Comme précisé à la section 1.1.2, la définition d'âge au sevrage dépend d'une publication à une autre. Considérer le sevrage comme un processus et non comme un évènement abrupt crée un espace pour les différentes stratégies maternelles liées à la lactation et au sevrage. Ce sera la définition utilisée pour cette étude. J'utiliserai ainsi les termes « âge au sevrage » pour la période de baisse de la contribution relative de lait maternel par rapport à celle de nourritures solides, et « âge au sevrage nutritionnel » pour le moment d'arrêt de la lactation.

1. Le premier objectif de ce mémoire sera de vérifier si on peut effectivement suivre l'alimentation des nourrissons au fil du temps, *via* les différences de niveau trophique

mères-nourrissons chez *Colobus vellerosus* du Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary (BFMS), par l'étude des isotopes stables contenus dans les matières fécales des mères et de leurs nourrissons.

- Le suivi de la diète durant une période donnée grâce à l'étude des isotopes fécaux stables a été réussi pour le moment chez deux espèces de primates, le Langur François (*Trachypithecus francoisi*: Reitsema 2012) et le chimpanzé (*Pan troglodytes* : Bădescu et al. 2017). Il n'a pas été concluant concernant le sajou lascif (*Sapajus libidinosus* : Reitsema et al. 2020), probablement en raison de la variation de la diète et des ratios isotopiques de ces mêmes aliments tout au long de la journée (Reitsema et al. 2020). *T. francoisi* est l'espèce la plus proche phylogénétiquement de *C. vellerosus* avec un système digestif similaire et un régime alimentaire constant. Quant aux chimpanzés, leur régime alimentaire est composé de plantes en C<sub>3</sub> et est similaire aux colobes. Pour ces raisons on peut s'attendre à ce que l'étude des isotopes fécaux stables permette un suivi adéquat de la diète chez *C. vellerosus*, ce qui serait observable avec des nourrissons non sevrés (qui ont un niveau trophique élevé par rapport à leurs mères) ayant des valeurs isotopiques stables de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N) supérieures à leurs mères et des nourrissons sevrés ayant des valeurs similaires aux mères.
2. Le deuxième objectif sera d'évaluer s'il est possible par l'étude des isotopes fécaux stables, de déterminer l'âge au sevrage précis auquel le nourrisson commence à consommer des nourritures solides, l'âge auquel le processus de sevrage débute et l'âge auquel le processus de sevrage s'achève et, si c'est le cas, de déterminer ces âges pour l'échantillon étudié.
- L'isotope stable de Carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) devrait permettre de calculer le moment où les nourrissons commencent à consommer des aliments solides. Je m'attends à ce que les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  des mères et des nourrissons soient comprises entre -20‰ à -37‰, valeurs correspondant à la consommation de plantes à photosynthèse de type C<sub>3</sub>. À partir de la littérature, il est possible de formuler plusieurs hypothèses plus spécifiques :
    - a. D'une part, les nourrissons plus jeunes devraient enregistrer des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  moyennes supérieures à la mère comprises entre 1 ‰ (Bădescu et al. 2017; Fuller

- et al. 2006; Richards et al. 2002; Tsutaya & Yoneda 2015) et 3,5 ‰ (Reitsema 2012);
- b. D'autre part, les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  moyennes seront similaires entre les mères et les nourrissons lorsque ces derniers se nourrissent davantage d'aliments solides, au plus tôt au 3,5<sup>e</sup> mois et au plus tard au 6<sup>e</sup> mois (Reitsema 2012).
    - L'isotope stable d'Azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) devrait permettre de suivre la consommation de lait maternel et de déterminer la durée de lactation de la mère. La littérature permet encore ici la formulation d'hypothèses pertinentes :
  - c. D'abord, dans le cas des nourrissons étant considérés comme des prédateurs du point de vue de la chaîne trophique, étant donné qu'ils consomment des tissus maternels, la différence moyenne maximale devrait être comprise entre 2 ‰ et 3 ‰ entre les plus jeunes nourrissons et leurs mères (Bădescu et al. 2017; Reitsema 2012; Tsutaya & Yoneda 2015). Ces valeurs devraient diminuer progressivement pour rejoindre celles des mères, signifiant l'arrêt de la lactation et la fin du sevrage éventuellement vers 14 à 15 mois, ce qui correspond au moment où les observations indiquent que l'allaitement s'achève (Rissling 2018);
  - d. Ensuite, comme le ‰N permet une meilleure interprétation des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$ , il devrait donc y avoir pour la plupart des nourrissons un parallèle entre les valeurs moyennes des  $\delta^{15}\text{N}$  et les valeurs moyennes ‰N, ainsi qu'une différence maximale moyenne ‰N entre les nourrissons les plus jeunes et leur mères d'environ 1 ‰ (Bădescu et al. 2017; Reitsema 2012).
3. Le troisième objectif est d'évaluer si l'âge au sevrage nutritionnel varie en fonction de l'appartenance à un groupe chez *C. vellerosus* :
- Comme il peut subsister des différences inter-groupes en termes de qualité du domaine vital (Wong et al. 2006), on peut s'attendre à ce qu'il y ait des différences dans les âges de sevrage en fonction du groupe, les nourrissons de certains groupes étant sevrés plus tôt que les nourrissons d'autres groupes. Des études ont montré que des habitats mieux pourvus d'aliments étaient corrélés avec un âge au sevrage nutritionnel précoce. En effet, il a été démontré qu'une meilleure alimentation améliore la production et la qualité du lait maternel. Il a aussi été noté que les habitats de qualité accélèrent l'indépendance nutritive des nourrissons, puisque le

sevrage a souvent lieu lors des moments de forte disponibilité de la nourriture (Altmann & Alberts 2005; Di Bitetti & Janson 2000; Lee 1987; Rissling 2018). Toutefois, s'il y a peu ou pas de différences entre les âges de sevrage des nourrissons en fonction du groupe auquel ils appartiennent, cela signifie que la qualité du domaine vital n'est pas le seul facteur qui permet d'expliquer les différences d'âge de sevrage.

4. Enfin, le dernier objectif est de comparer les évaluations comportementales aux évaluations isotopiques stables fécales du développement nutritionnel des nourrissons chez *C. vellerosus*, afin d'évaluer la fiabilité des observations comportementales dans la détermination 1) de l'âge auquel les nourrissons commencent à consommer des aliments solides et 2) de l'âge au sevrage. Il s'agit donc de déterminer si les biais d'observations cités plus haut (tétée de réconfort et lactation nocturne) sont fréquents. Plusieurs hypothèses peuvent ici aussi être déduites de la littérature :
  - a. D'après une étude de Macdonald (2011), les nourrissons commencent à consommer des nourritures solides régulièrement lors du passage du pelage natal blanc à gris, donc entre 1 et 3 mois (MacDonald 2011). Une étude de Bădescu et coauteurs (2017) montre que l'ingestion de nourritures solides commence au 3<sup>e</sup> mois chez *P. troglodytes*. On peut s'attendre à ce que les nourrissons aient commencé à manger de la nourriture solide avant trois mois. Cependant, je m'attends aussi à ce que les premières consommations régulières puissent se faire vers les deux premiers mois suivants la naissance comme observée dans l'étude de Reitsema (2012);
  - b. Ensuite, Bădescu et coauteurs (2017) ont noté que le sevrage, en se fiant aux données d'isotopes stables, s'est produit plus tôt que prévu par les observations de l'allaitement. Les nourrissons continuent de téter leur mère (sans transfert de lait) jusqu'à deux ans après la fin du sevrage, voire jusqu'à la naissance de la prochaine fratrie. L'étude montre donc que les nourrissons *P. troglodytes* sont sevrés à l'âge de 4,5 ans et non 6 ans. Reitsema (2012) a aussi noté que l'âge au sevrage nutritionnel basé sur des données d'isotopes stables est plus tardif que les observations comportementales ne l'indiquent. Bien que le nourrisson ait cessé d'être allaité pendant la journée, les données sur les isotopes stables fécaux indiquaient qu'il buvait toujours du lait maternel. Cette différence d'âge au sevrage

nutritionnel observé et calculé *via* les isotopes stables fécaux peut s'expliquer par le passage d'une lactation diurne à une lactation nocturne (Reitsema 2012). *C. vellerosus* étant un proche parent de *Trachypithecus francoisi*, je m'attends à ce que l'âge au sevrage nutritionnel déterminé *via* les isotopes stables soit plus tardif qu'observé pouvant rallonger la période lactative de 6 mois au plus. La lactation nocturne serait dans ce cas un trait partagé hérité d'un ancêtre commun;

- c. Finalement, comme les données comportementales de la littérature ont montré une variation interindividuelle de l'âge au sevrage nutritionnel (de 11 à 18 mois d'âge), je m'attends aussi à observer une variation interindividuelle en utilisant des évaluations du sevrage par isotopes stables fécaux.

## 2.3. Espèce à l'étude

Les colobes noirs et blancs font partie de la sous-famille des *colobinae* qui regroupe non moins de 45 espèces, dont le singe nasique (*Nasalis larvatus*), le rhinopithèque (*Rhinopithecus*) et les langurs (*Semnopithecus*) qui sont, eux, originaires de l'Asie du Sud-Est (Kirkpatrick 2017). Le genre *Colobus* contient cinq espèces qui sont reconnaissables par leur pelage ainsi que leur répartition géographique (Davies & Oates 1994). On les retrouve uniquement sur le continent africain, aussi bien dans les hauts plateaux de l'Afrique de l'Est (Cameroun, Nigéria, Éthiopie) que dans les forêts de plaine sèche au Botswana, Sénégal et Sierra Leone. Quant à *Colobus vellerosus*, on les retrouve en Afrique de l'Ouest : Bénin, Côte d'Ivoire, Togo, Nigeria ou Ghana, comme c'est le cas pour les colobes de notre étude (Davies & Oates 1994). À cause de la chasse pour la viande de brousse et la fourrure ainsi que l'exploitation de leur territoire, cette espèce est en danger critique d'extinction (Goodwin et al. 2012).

### 2.3.1. Apparence physique

*Colobus vellerosus* naît avec un pelage blanc qui vire au gris, puis au noir et blanc au bout de trois à six mois, mais cela peut prendre encore plus de temps (Bădescu et al. 2015,2016). On observe du pelage blanc autour du visage, sur les cuisses et la queue. Comme toutes les autres espèces de colobes, ils possèdent un pouce en forme de moignon, probablement une adaptation leur permettant de mieux se déplacer sur les arbres (Saj et al. 2006). À l'âge adulte, ils sont de taille moyenne entre 61 et 66 cm de longueur pour les mâles et entre 61 et 64 cm pour les femelles. Le poids varie de 9,9 à 10,3 kg pour les mâles et de 8,3 à 8,7 kg pour les femelles (Walker 2009). Le

dimorphisme sexuel est donc très léger voir imperceptible, mais la disposition du pelage blanc sur la croupe peut permettre la distinction du sexe (Saj et al. 2005). Quant au système digestif, contrairement aux *cercopithecinae* qui possèdent des abajoues et de grandes glandes salivaires, les colobes possèdent un grand estomac à quatre poches analogues aux ruminants permettant une meilleure digestion de la cellulose (Bauchop & Martucci 1968; Lambert 1998).

### **2.3.2. Habitat et vie en groupe**

De type diurne et arboricole, on retrouve *Colobus vellerosus* dans les forêts de plaine ou les savanes. Ils vivent en groupes de 9 à 38 individus, en groupe unimâle multifemelle ou en groupe multimâle multifemelle (Walker 2009). La philopatrie est femelle, mais les études montrent que les femelles se dispersent aussi, seules ou en petits groupes avec d'autres individus (Saj et al. 2005, 2007; Teichroeb et al. 2009). Selon une étude génétique au Boabeng Fiema Monkey Sanctuary (BFMS), près de 50% des femelles se sont dispersées au moins une fois dans leur vie (Wikberg et al. 2015). Quant aux mâles, on observe de la dispersion natale (dès la maturité sexuelle) et secondaire (dès que ses filles sont matures sexuellement). Cette dispersion obligatoire peut s'expliquer par la compétition intrasexuelle – les mâles quittent le groupe afin d'avoir plus d'opportunités d'accouplement – et par l'évitement de l'inceste. Teichroeb et coauteurs (2011) montrent que les mâles transfèrent très souvent vers le groupe où ils ont auparavant effectué des incursions. Les mâles dominants effectuent aussi des incursions dans d'autres groupes, mais pour montrer leur « qualité » aux femelles qui pourraient potentiellement quitter le groupe afin de rejoindre celui du mâle alpha (Teichroeb et al. 2011). La catégorie socioécologique des femelles n'est pas clairement définie : on observe aussi bien de la hiérarchie de dominance forte (compétition agressive pour les ressources) que des hiérarchies de dominance faible (compétition alimentaire basée sur la vitesse). La compétition agressive a souvent lieu quand *C. vellerosus* consomme des aliments qui sont disponibles de façon saisonnière comme les fruits (Saj & Sicotte 2007a, 2007b; Wikberg et al. 2013). Les relations entre femelles sont le plus souvent pacifiques avec des hiérarchies de dominance individualiste basées sur la taille ou l'âge de la femelle, et non de type népotiste (Wikberg et al. 2013).

### **2.3.3. Histoires de vies et reproduction**

Les histoires de vie des femelles *Colobus vellerosus* sont courtes par rapport aux grands singes et même par rapport aux autres espèces du genre colobe, possiblement en lien avec une plus

petite taille (Butynski et al. 2013). Une étude hormonale effectuée sur *C. vellerosus* au BFMS montre que la moyenne du cycle menstruel est de 24 jours, l'âge à la première reproduction est de 6 ans en moyenne, la durée de gestation est de 25 semaines, et l'intervalle internaissance est de  $\pm$  18 mois, si le primate nourrisson n'est pas décédé en bas âge, et de  $\pm$  12 mois, si le nourrisson décède en bas âge (Vayro et al. 2016, 2021). La durée de lactation, selon les connaissances actuelles, varie entre 9 mois et 2 ans (Crotty 2016).

La longévité chez *C. vellerosus* n'est pas clairement définie. Cependant, d'autres singes colobes peuvent vivre jusqu'à 20 ans dans la nature et jusqu'à environ 36 ans en captivité (Brent et al. 2008). Le taux de mortalité infantile est signalé comme étant élevé (71,4 % en 2004-2005) notamment à cause de l'infanticide (Teichroeb & Sicotte 2008).

La reproduction est à l'année (non saisonnière), mais il est fréquemment observé que les femelles ajustent les naissances à la période tropicale (avril-octobre), quand la nourriture est plus abondante (Teichroeb & Sicotte 2008). Les femelles donnent naissance à un enfant à la fois et on n'observe pas de signes externes d'ovulation (Teichroeb & Sicotte 2008). On observe aussi de l'aloparentalité sous forme de femelles autres que la mère qui tiennent et portent des nourrissons (*infant handling*) notamment par les femelles immatures (qui sont souvent de proches parents maternels de la mère), mais très peu voire jamais chez les mâles adultes (Bădescu et al. 2015). Les nourrissons les plus jeunes, et surtout les mâles, en bénéficient davantage (Bădescu et al. 2015; Brent et al. 2008).

## 2.4. Site étudié

Cette étude a été réalisée en collaboration avec Pascale Sicotte et Tianna Rissling de l'Université de Calgary, et avec le Boabeng Fiema Monkey Sanctuary (BFMS) au Ghana. Les échantillons de matière fécale pour mon projet ont été récoltés dans le cadre d'un terrain de six mois effectués par Tianna Rissling (dirigée par Pascale Sicotte), étudiante à la maîtrise en anthropologie à l'Université de Calgary de mai à novembre 2017 au BFMS. Aucun certificat d'éthique ne m'a été demandé pour la réalisation de ce projet, mais la collecte de données par Rissling était conforme au comité de protection des animaux de l'Université de Calgary et aux lois du Ghana.

Le BFMS (figure 1) se situe au centre du Ghana (7°43'08"N, 1°43'25"O) dans la région administrative de Brong-Ahafo, à quelques kilomètres de la commune de Nkoranza Nord. Le

sanctuaire est couvert de forêts et de savanes boisées dans une superficie de 1,9 km<sup>2</sup>. Il est connecté à d'autres forêts des environs par une étroite forêt située le long d'un cours d'eau (Saj et al. 2006). Ces forêts sont toutefois beaucoup plus petites que BFMS (0,03-0,55 km<sup>2</sup>) (Wong & Sicotte 2006). *Colobus vellerosus* peut alors se disperser du sanctuaire à ces fragments forestiers plus petits, constituant un habitat idéal pour les primates, bien qu'ils bénéficient davantage de ressources et de protection au BFMS (Saj et al. 2005; Wong & Sicotte 2006). On retrouve en moyenne  $\pm$  9 habitants par groupe dans les plus petits fragments forestiers contre  $\pm$  14 habitants par groupe dans le BFMS (Kankam & Sicotte 2013; Wong & Sicotte 2006). Le climat y est tropical avec une saison sèche (de novembre à mars) et une saison pluvieuse (d'avril à octobre), avec une précipitation annuelle comprise entre 780 et 2160 millimètres. La température reste entre 24 et 29 degrés (selon weatherbase.com). Créé en 1970, le sanctuaire regroupe plusieurs autres espèces comme les oiseaux et les reptiles. La plupart des autres mammifères sauvages ont disparu du site en raison de la chasse. Outre *C. vellerosus*, on retrouve aussi la Mone de Campbell (*Cercopithecus campbelli*). Ces derniers se nourrissent principalement de fruits, donc on n'observerait pas de compétition alimentaire entre les deux espèces (Fargey 1992). Le sanctuaire est peuplé par les villageois de Boabeng et Fiema qui considèrent les primates comme les enfants des dieux (Fargey 1992). Cette croyance daterait du XIX<sup>e</sup> siècle lorsqu'un oracle local aurait dit « vous saurez que vous avez bien protégé les singes quand les blancs viendront dans le bosquet » (Saj et al. 2006). Le sanctuaire abrite une des rares populations croissantes de cette espèce menacée (Saj et al. 2006; IUCN 2020). Cela n'aurait été pas possibles sans l'effort du sanctuaire, de la Wildlife Division, mais aussi grâce au tabou local des villageois qui interdit la chasse aux primates (Fargey 1992; Saj et al. 2006). Hormis un massacre de *C. vellerosus* répertorié dans les années 1970 par des missionnaires chrétiens (afin de « libérer les villageois de leurs croyances païennes »), la prédation y est faible, car la chasse et la perte d'habitat ont entraîné la disparition d'une grande majorité des prédateurs, dont le léopard (Wong & Sicotte 2006). Les animaux de compagnie sont aussi interdits en raison de rencontres agressives entre chiens et singes (Teichroeb & Sicotte 2012). Les deux seuls prédateurs restants sont les rapaces (bien qu'aucune tentative de prédation n'ait été observée) et les serpents (Teichroeb et Sicotte 2012). Sinon, dans certaines régions, le chimpanzé est un prédateur pour le colobe, car il le chasse pour se nourrir (Fargey 1992).

Depuis 2000, le site scientifique est dirigé par Pascale Sicotte, selon ses domaines d'intérêt qui sont l'écologie (structure et composition de la forêt), l'utilisation de l'habitat par les singes

(diète, recherche de nourriture) ainsi que leurs comportements sociaux (Saj et al. 2006). Professeure Sicotte travaille en étroite collaboration avec des membres de la communauté, dont les habitants des villages qui sont employés en qualité d'assistants de recherche, avec les membres du comité de gestion et avec les représentants locaux de la Wildlife Division (Saj et al. 2006). Depuis 2000 on observe un accroissement de *C. vellerosus* au BFMS avec un total de 275 colobes répartis en 19 groupes (Kankam & Sicotte 2013) contre 200 individus et 14 groupes en 2000 (Saj et al. 2005). Parmi ces 19 groupes, huit sont constamment étudiés (les noms de codes des groupes sont : BS, OD, SP, WW, WT, RT, NP, DA).

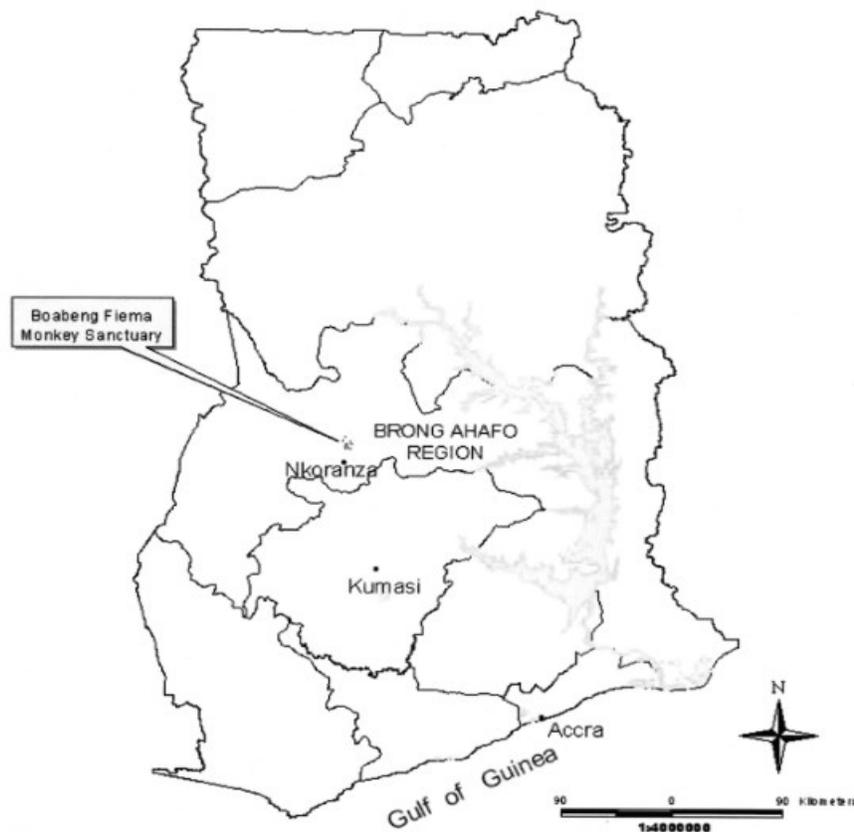


Figure 1. – Carte du site ghanéen à l'étude

## 2.5. Sujets à l'étude

N'étant pas allée sur le terrain en raison de la COVID-19, je ne connais pas personnellement les singes colobes et je ne saurais pas les différencier. La section 2.2.1 du mémoire de Tianna

Rissling indique qu'elle a compilé des données comportementales sur 83 nourrissons, dont 46 qui ont été observés de novembre 2014 à décembre 2017. Je m'intéresse aux individus dont les matières fécales ont été récoltées : 16 individus, dont huit dyades mère-nourrisson (ratio des nourrissons F : M de 4 :4) venant de trois groupes : RT, WT, WW (voir tableau 1). Les nourrissons sont nés entre le 2 février 2016 et le 15 mars 2017. La moyenne d'observation en heures des nourrissons est de 113 heures avec une étendue de 55 à 131 heures. Le tableau 2 regroupe les différents nourrissons du groupe et pour chaque individu le code, la date de naissance, le sexe, le nom, le nombre d'heures observées, et les codes de la mère et du groupe.

Tableau 1. – Informations sur les trois groupes à l'étude

Groupe	Males adultes	Femelles adultes	Nourrissons	Juvéniles
RT	7	16	10	4
WT	1	3	3	5
WW	3	10	6	7

Tableau 2. – Informations sur les huit nourrissons à l'étude.

Nom de l'individu	Code	Date de naissance (jj-mm-aaaa)	Sexe	Nombre total de temps observé (heures)	Date d'observation de la dernière tétée	Mère	Code	Groupe
Bernie	BE1	23-02-2016	Mâle	55	Inconnue	Beige	BE	RT
Bryan	BY2	05-08-2016	Mâle	70	26-juin-17	Betsy	BY	WW
Gertrude	G3	01-04-2016	Femelle	127	22 ou 28 juin 2017	Gemma	G4	WW
Iris	I2	29-11-2016	Femelle	130	Inconnue	Isbjorn	IS	WT
Link	L2	01-10-2016	Mâle	130	25-oct-17	Laurie	LY	WW
Samgram	SU1	02-02-2016	Femelle	131	20-juil-17	Susie	SU	RT
Xaby	X4	29-11-2016	Mâle	131	Inconnue	Xyla	XY	WT
Ursula	U2	15-03-2017	Femelle	129	30-oct-17	Unigirl	UG	RT

### 2.5.1. Collecte de données comportementales

La collecte de données comportementales a été effectuée par Rissling ainsi que des assistants de terrain entre juin et octobre 2017. L'échantillonnage est de type *focal animal sampling* qui consiste à observer un animal pendant une période T et enregistrer tous les comportements observés durant ladite période (Altmann 1974). La durée d'observation est approximativement de 10 minutes, et l'observation s'arrête quand l'individu est perdu de vue ou que le temps d'observation est écoulé (Altmann 1974). Je m'intéresse aussi à l'apparition du comportement d'ingestion de nourriture (et non pas juste de mâcher la nourriture), afin de déterminer avec précision le début du sevrage. Rissling a pris soin de noter uniquement la présence de contact du mamelon et non juste le contact ventral. L'âge au sevrage nutritionnel du nourrisson d'un point de

vue comportemental correspondait au mois où le dernier contact nourrisson-mamelon fut observé, donc la dernière tétée. Cela me permettra de connaître l'âge au sevrage et l'âge au sevrage nutritionnel des nourrissons d'un point de vue comportemental afin d'éclairer certaines zones d'ombre dans les observations (tétée de réconfort et tétée nocturne) et de les comparer avec mes propres données physiologiques.

### **2.5.2. Collecte de données matérielles**

Rissling et les assistants de terrain ont récolté 186 échantillons fécaux de 8 dyades (N=88 pour les mères et N=98 pour les nourrissons), de masse comprise entre 2 et 4 g. Les fèces ont été collectées de manière non invasive sans contact direct avec les animaux à l'aide d'ustensiles stériles et de gants en plastique. Les matières fécales sont généralement récupérées entre zéro et dix minutes après le dépôt (Bădescu et al. 2017). Les fèces de la mère et de son nourrisson ont aussi été récoltées le même jour, créant ainsi des échantillons appariés pour une meilleure comparaison. Récolter les échantillons mère-nourrisson le même jour permet de nous assurer que la seule différence entre les aliments consommés par la mère et l'enfant dans les isotopes stables fécaux est le lait maternel, étant donné qu'ils mangent probablement les mêmes aliments dans la journée. Pour une dyade mère-nourrisson donnée, les fèces correspondantes ont été récoltées à moins d'une heure d'intervalle entre elles. Parmi les échantillons, 126 sont appariés (dont 5 échantillons fécaux de mères comptés en double; lors d'une même journée, 2 échantillons de nourrissons ont été récoltés pour un échantillon de mère). 35 échantillons fécaux de nourrissons et 30 échantillons fécaux des mères ne sont pas appariés. Il y a donc 68% des échantillons fécaux qui sont appariés. Le tableau 3 montre le nombre de paires mère-nourrisson, ainsi que le nombre d'échantillons fécaux de nourrisson par tranche d'âge.

Tableau 3. – Nombre de dyades mères-enfants, de matières fécales des nourrissons et des mères par catégorie d'âge

Age des nourrissons (mois)	Nombre de dyades mère-enfant (nombre de mâles, nombre de femelles)	Matières fécales de nourrissons	Matières fécales de mères
>5 à ≤6	3 (2:1)	6	4
>6 à ≤7	4 (2:2)	4	5
>7 à ≤8	10 (7:3)	13	12
>8 à ≤9	5 (2:3)	13	8
>9 à ≤10	2 (1:1)	5	7
>10 à ≤11	3 (3:0)	4	5
>11 à ≤12	4 (4:0)	5	5
>12 à ≤13	2 (2:0)	2	3
>13 à ≤14	0 (0:0)	0	3
>14 à ≤15	1 (0:1)	2	1
>15 à ≤16	5 (0:5)	5	6
>16 à ≤17	13 (5:8)	17	12
>17 à ≤18	6 (0:6)	11	5
>18 à ≤19	4 (0:4)	8	5
>19 à ≤20	1 (0:1)	3	2

Initialement congelées, les fèces ont été ensuite séchées à l'air libre jusqu'à obtention d'une masse constante. Après la dessiccation dans un déshydrateur électrique et un four grille-pain, les fèces ont été stockées dans des flacons plastiques étiquetés et scellés avec du gel de silice, afin de prévenir la contamination bactérienne. Les fèces sont ensuite passées deux fois dans un autoclave au Ghana, et une seconde fois au laboratoire des primates, de la génomique et de l'écologie de la professeure Amanda Melin à l'Université de Calgary. L'autoclave permet la stérilisation des échantillons. Cette méthode n'altère pas la composition isotopique des échantillons. Après les stérilisations, les fèces ont été emballées dans de l'aluminium et dans des flacons en plastique et congelés. Ils ont été expédiés au laboratoire de primatologie de la professeure Iulia Bădescu de l'Université de Montréal à l'automne 2019.

## 2.6. Traitement des données

Les étapes suivantes ont été réalisées par moi-même au laboratoire de primatologie de l'Université de Montréal de janvier à décembre 2020. Comme les fèces de colobes sont chargées en électricité statique, j'ai utilisé un pistolet antistatique avant de mettre les échantillons à sécher pendant 48 heures dans un déshydrateur. Sécher les échantillons pendant 48 heures permet de retirer l'humidité accumulée lors de la stérilisation dans l'autoclave. J'ai broyé les échantillons séchés en une fine poudre à l'aide de mes mains gantées. J'ai ensuite fait passer les fèces broyées à travers un tamis grossier à 75 µm (aussi assujetti par précaution au pistolet antistatique), afin de m'assurer que seules les petites particules soient analysées. La réduction en poudre des échantillons s'est déroulée sur quatre mois et demi, avec une pause de trois mois et demi en raison de la

pandémie de COVID-19. Enfin je les ai stockés dans des bocaux en verre au congélateur, jusqu'à des analyses ultérieures.

## 2.7. Analyses isotopiques des données

Ces étapes se sont déroulées au laboratoire de géochimie des isotopes stables légers Géotop à l'Université du Québec à Montréal, sous la direction de Jean-François Hélie. J'ai pesé les échantillons (1,2 à 1,6 Mg) et les ait fait passer dans un spectromètre de masse de marque Micromass Isoprime 100, afin d'analyser les ratios isotopiques du Carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ), ainsi que dans un analyseur élémentaire Elementar modèle Vario MicroCube en mode « flux continu » afin d'obtenir les %C et %N.

Le calcul de ratio isotopique s'effectue grâce à un spectromètre de masse. Cet appareil sépare les différentes particules d'un échantillon d'abord en le réduisant en gaz, puis en l'ionisant (lui faisant perdre un électron). Les particules seront accélérées et propulsées vers un lecteur par l'activation d'un champ magnétique dans l'appareil. Les aimants créant le champ magnétique sont disposés tel un virage obligeant les particules de suivre une trajectoire courbée. Dans ce virage, les particules se séparent par inertie selon leur poids : les plus lourdes auront une trajectoire plus en ligne droite tandis que les plus légères seront plus déviées. Au bout du virage, elles percutent le lecteur à des endroits différents, permettant de les distinguer et de compter le nombre d'impacts pour chacune. On obtient ainsi un spectre de masse (Fry 2006).

## 2.8. Calculs effectués, statistiques et graphiques

### 2.8.1. Calcul du ratio isotopique du Carbone $\delta^{13}\text{C}$

Les échantillons ont été pesés dans des coupelles en étain, afin d'obtenir la même quantité de  $\text{CO}_2$  pour tous les échantillons et les matériaux de référence. Deux matériaux de référence interne ( $\delta^{13}\text{C} = -28,73 \pm 0,06\text{‰}$  &  $-11,85 \pm 0,04\text{‰}$ ) ont été utilisés pour normaliser les résultats sur l'échelle NBS19-LSVEC. Un troisième matériel de référence ( $\delta^{13}\text{C} = -17,04 \pm 0,11\text{‰}$ ) est mesuré comme inconnu pour chaque séquence analytique pour s'assurer de la précision de la normalisation. Les résultats sont exprimés en unité delta ( $\delta$ ) en ‰ *versus* Pee Dee Belemnite (PDB). L'incertitude analytique totale ( $1\sigma$ ) est inférieure à  $\pm 0,1\text{‰}$ . Cette incertitude est basée sur la propagation des incertitudes de la normalisation des matériaux de référence interne et des échantillons, mais n'inclut ni l'homogénéité ni la représentativité de l'échantillon.

### **2.8.2. Calcul du ratio isotopique de l'Azote $\delta^{15}\text{N}$**

Les échantillons ont été pesés dans des coupelles en étain, afin d'obtenir la même quantité de  $\text{N}_2$  pour tous les échantillons et les matériaux de référence. Deux matériaux de référence interne ( $\delta^{15}\text{N} = -0,08 \pm 0,11\text{‰}$  &  $+14,78 \pm 0,07\text{‰}$ ) ont été utilisés pour normaliser les résultats sur l'échelle AIR (IAEA-N1, IAEA-N2 & IAEA-N3). Un troisième matériel de référence ( $\delta^{15}\text{N} = 6,3 \pm 0,06\text{‰}$ ) est mesuré comme inconnu pour chaque séquence analytique pour s'assurer de la précision de la normalisation. Les résultats sont exprimés en unité delta ( $\delta$ ) en  $\text{‰}$  versus AIR. L'incertitude analytique totale ( $1\sigma$ ) est inférieure à  $\pm 0,2\text{‰}$ . Cette incertitude est basée sur la propagation des incertitudes de la normalisation des matériaux de référence interne et des échantillons, mais n'inclut ni l'homogénéité ni la représentativité de l'échantillon.

### **2.8.3. Pertinence du calcul des %C et %N**

Le ratio C : N ( $\text{‰C}/12$ ) / ( $\text{‰N}/14$ ) nous montre la variation de lipides et protéines et nous permettra d'observer la qualité des analyses. Si un échantillon a une valeur C : N anormalement élevée, l'échantillon pourrait être contaminé (par des microbes ou des éléments végétaux) ou il y aurait eu une erreur d'analyse lors du passage dans le spectromètre de masse (Bădescu et al. 2017; Reitsema 2012).

### **2.8.4 Calcul des différences isotopiques nourrissons-mères**

Pour le calcul des différences isotopiques du carbone et de l'azote ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\text{‰}$ ) nourrissons-mères, j'ai effectué une soustraction des valeurs d'isotopes fécaux stables entre les nourrissons et les mères, pour les jours où les échantillons fécaux sont appariés. Pour les nourrissons qui n'ont pas de matières fécales qui ont été récoltées le même jour que la mère (N = 35), j'ai calculé la moyenne des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  des matières fécales récoltées de la mère de l'enfant. La moyenne obtenue fut soustraite avec la valeur isotopique de la mère. J'ai ensuite calculé la moyenne mensuelle des différences nourrissons-mères pour chaque individu et pour chaque groupe.

Le nombre moyen d'échantillons utilisés pour calculer la moyenne mensuelle des différences  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\text{‰}$ ,  $\text{‰N}$  entre les nourrissons et leurs mères est de 11, le nombre maximal et minimal d'échantillons est respectivement de 15 et 4 échantillons. Enfin, j'ai calculé la différence maximale moyenne des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  de tous les nourrissons par rapport à leurs mères. Pour ce faire, j'ai calculé une moyenne d'âge (en mois) pour chaque enfant. Ensuite, j'ai calculé la

différence maximale moyenne (positive et négative) des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  parmi tous les nourrissons de chaque catégorie d'âge. Ensuite, sur la base de ces valeurs, on observe pour chaque élément chimique, la plus grande différence positive nourrisson-mère ainsi que la catégorie d'âge correspondante.

### **2.6.5. Statistiques descriptives**

La moyenne, écart-type, erreur type moyenne et l'étendue ont été calculées grâce à Microsoft Excel pour l'ensemble des mères, nourrissons, individus (N=8) et groupes (N=3). La moyenne est la somme des termes de la liste, divisée par le nombre de termes; l'écart-type de la moyenne mesure le degré de variabilité, ou de dispersion, de l'échantillon par rapport à la moyenne; l'erreur type de la moyenne mesure la dispersion des moyennes des tirages autour de la moyenne de la population. Enfin, l'étendue d'une série statistique est la différence entre sa valeur la plus élevée et sa valeur la moins élevée (Lee et al. 2015).

### **2.8.6. Graphiques**

Pour les résultats plus généraux, comme les valeurs isotopiques du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ), teneur en azote des matières fécales (%N) ainsi que le rapport C : N, j'ai utilisé le logiciel SPSS (Statistical Package for the Social Sciences) version 26 pour l'analyse statistique. J'ai effectué trois diagrammes de dispersion superposés (dont un en 3D).

Sur Microsoft Excel, j'ai réalisé onze graphiques à nuages de points (f(mois) = moyenne mensuelle des ratios isotopiques) montrant l'évolution mensuelle du développement nutritionnel chez le ou les nourrissons. Au total, huit graphiques ont été faits pour chaque nourrisson et trois graphiques pour chaque groupe montrant les trois valeurs dans un seul graphique ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ , %N) en fonction du mois (voir le chapitre suivant).

## Chapitre 3 - Résultats

### 3.1 Caractéristiques générales sur les échantillons fécaux

Les isotopes stables de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), ainsi que la teneur en azote (%N) de tous les échantillons fécaux des mères et des nourrissons sont présentés dans la figure 2. Les statistiques descriptives (moyennes, écarts-types, erreurs types, étendue) des échantillons fécaux pour les  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  et %N des mères et des nourrissons sont présentés dans le tableau 4.

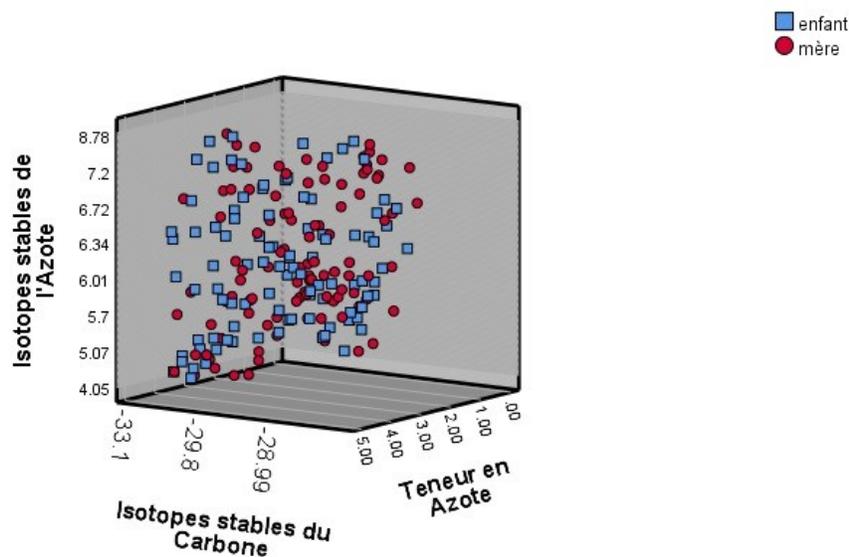


Figure 2. – Isotopes stables du Carbone ( $\delta^{13}\text{C}$  ‰), isotopes stables de l'Azote ( $\delta^{15}\text{N}$  ‰) et teneur en Azote (%N) contenus dans les matières fécales des mères (N=104 échantillons fécaux) et des nourrissons (N=98 échantillons fécaux).

Tableau 4. – Statistiques descriptives pour les isotopes stables du Carbone ( $\delta^{13}\text{C}$  ‰), isotopes stables de l'Azote ( $\delta^{15}\text{N}$  ‰) et teneur en Azote (%N) contenus dans les matières fécales des mères (N=104) (A) et des nourrissons (N=98) (B)

(A)

N= 104	Moyenne	Écart-type	Erreur-type	Étendue	
$\delta^{13}\text{C}$	-29,39	0,74	0,07	-31,72	-27,57
$\delta^{15}\text{N}$	6,25	0,92	0,09	4,05	8,88
%N	3,41	0,33	0,03	2,57	4,27

(B)

N= 97	Moyenne	Écart-type	Erreur-type	Étendue	
$\delta^{13}\text{C}$	-29,52	0,91	0,09	-33,1	-27,16
$\delta^{15}\text{N}$	6,20	0,89	0,09	4,07	8,78
%N	3,63	0,33	0,38	2,57	4,31

### 3.2 Intégrité des échantillons

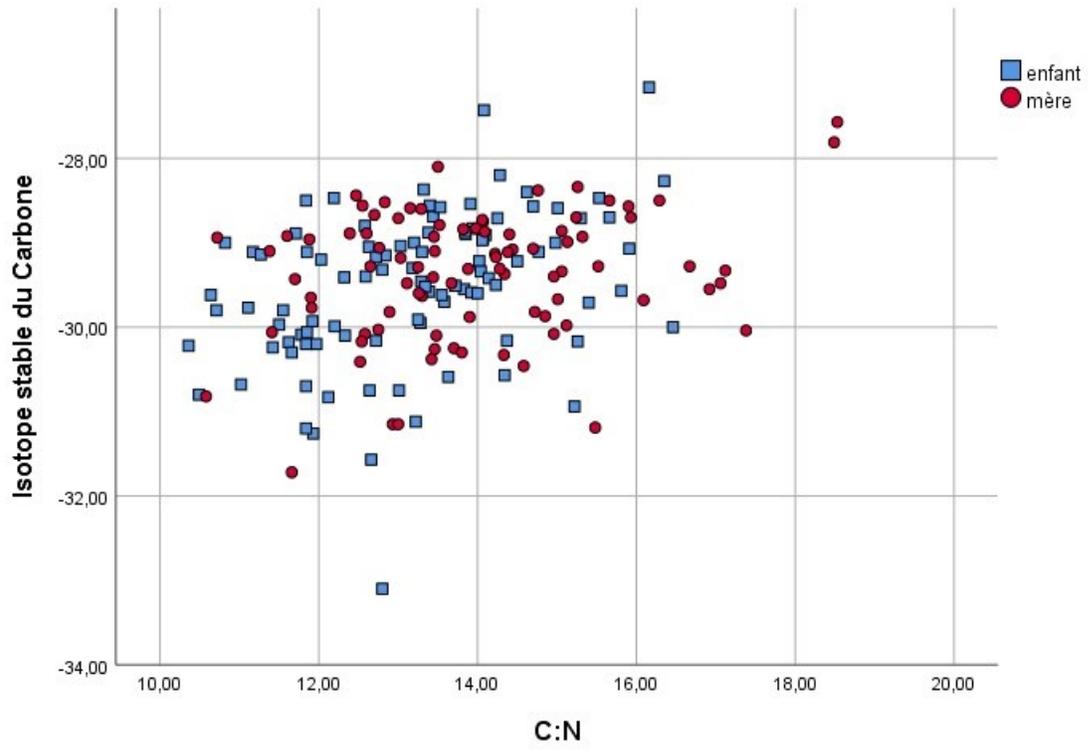
J'ai effectué des analyses répétées afin d'évaluer l'ampleur de la variation au sein d'un même échantillon dans nos échantillons fécaux. Certains échantillons ont été analysés deux fois (N=9) ou trois fois (N=6). Au total, 3 réplicats et 2 triplicats de mères ont été analysés ainsi que 6 réplicats et 4 triplicats de nourrissons. Les résultats ont été compilés dans le tableau ci-dessous (tableau 5). À l'exception de deux échantillons triples et un échantillon double provenant respectivement de deux mères (BY et SU) et d'un nourrisson (SU1) et où les valeurs de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) ‰ d'un même échantillon différaient de 1,31 ‰, 1,26 ‰ et 0,05 ‰ (BY), 1,27 ‰, 1,38 ‰ et 0,11 ‰ (SU), et 1,15 ‰ (SU1), toutes les analyses isotopiques répliquées avaient une différence au plus de 0,5‰ pour  $\delta^{15}\text{N}$ , 0,2‰ pour  $\delta^{13}\text{C}$ , et 0,7 pour %N.

Tableau 5. – Analyses en réplicat et triplicat de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ), de l'isotope stable carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de la teneur en azote et protéines (%N) des matières fécales des mères et des nourrissons.

	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		%N	
	Différence Maximale	Différence moyenne	Différence Maximale	Différence moyenne	Différence Maximale	Différence moyenne
Mères	0,11	0,04	1,38	0,68	0,36	0,09
Nourrissons	0,16	0,06	1,15	0,22	0,69	0,14

Pour évaluer la possibilité d'une contamination microbienne, d'un excès de composants végétaux non digérés ou d'une variation de la teneur en lipides des échantillons, j'ai comparé les rapports C: N des fèces des mères, et des nourrissons aux valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  et de  $\delta^{13}\text{C}$  (figures 3 (A) et 3 (B)). Les rapports C: N des fèces des mères variaient de 10,58 à 18,53 et les rapports des nourrissons allaient de -6,64 à 16,46. On n'observe pas de valeurs aberrantes extrêmes dans les rapports C: N des mères et des nourrissons. Ces résultats suggèrent que nos échantillons se situent tous dans la gamme typique des valeurs d'isotopes stables pour les échantillons fécaux et qu'il n'y a pas eu de contamination microbienne, ni excès de végétaux ni de lipides (Bădescu et al. 2017; Reitsemă 2012).

(A)



(B)

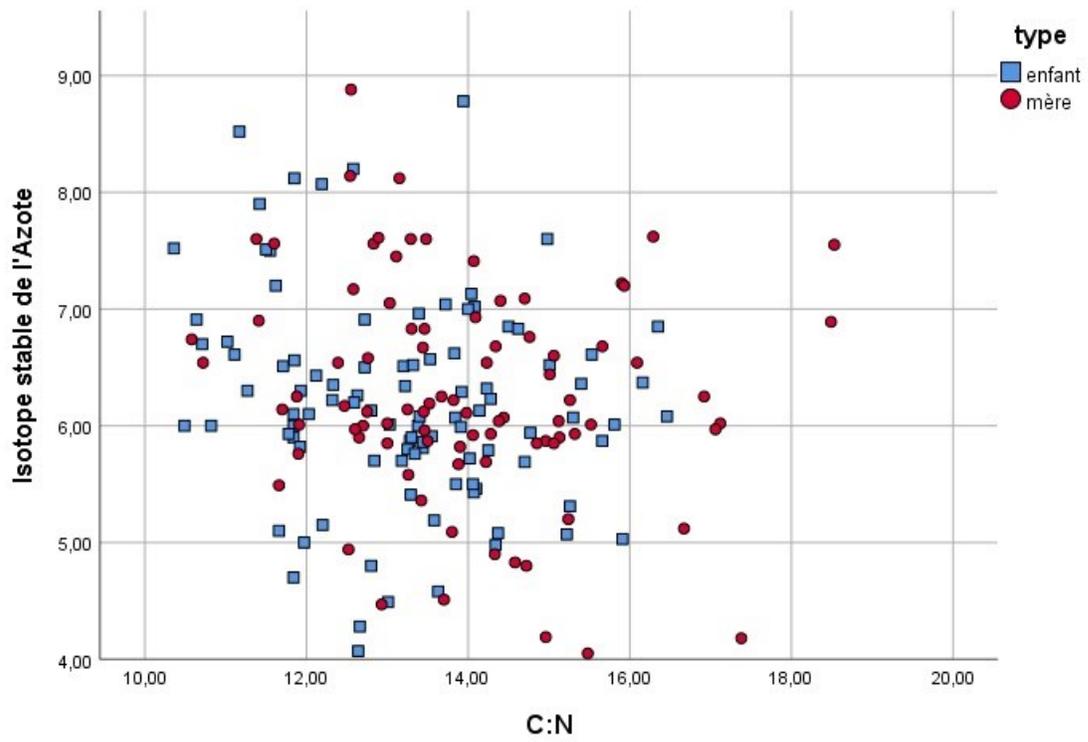


Figure 3. – Corrélation entre le rapport C : N et les isotopes stables  $\delta^{13}\text{C}$  (A) et  $\delta^{15}\text{N}$  (B) des échantillons fécaux des mères et nourrissons

### 3.3 Présentation des données

Les résultats suivants documentent la progression du rapport entre l'ingestion du lait et celui des nourritures solides dans l'alimentation du nourrisson, d'abord par individu, ensuite par groupe. À ce stade, les données ne permettent pas l'analyse selon les catégories d'âge, malgré qu'il s'agisse d'un type d'analyse présente dans la littérature, les études précédentes observant une variation interindividuelle de la durée de lactation de 9 mois à deux ans (Crotty 2016; MacDonald 2011; Rissling 2018). Au regard de mes données concernant les isotopes stables fécaux de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ), j'ai vite remarqué que pour la même tranche d'âge, certains nourrissons étaient allaités et d'autres sevrés (figure 4). Cette variation ne permet pas de dégager de tendance générale, car la moyenne des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  est proche de zéro, ce qui explique pourquoi j'ai rejeté ce type de classement de données.

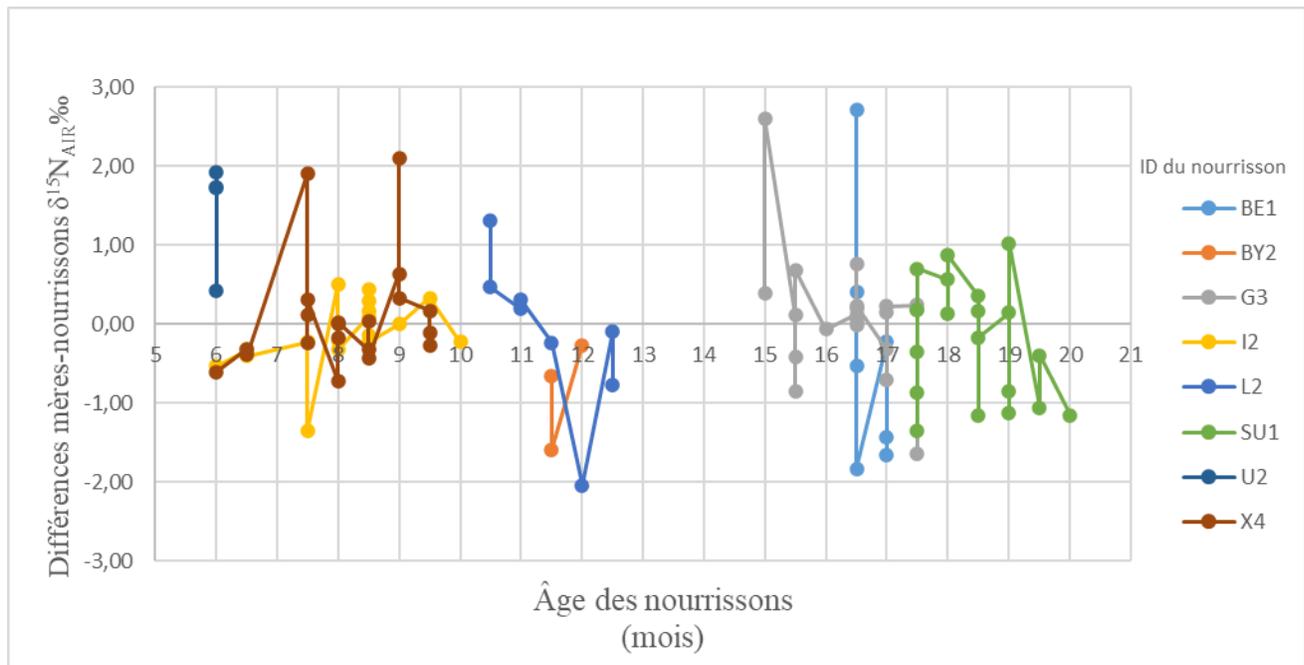
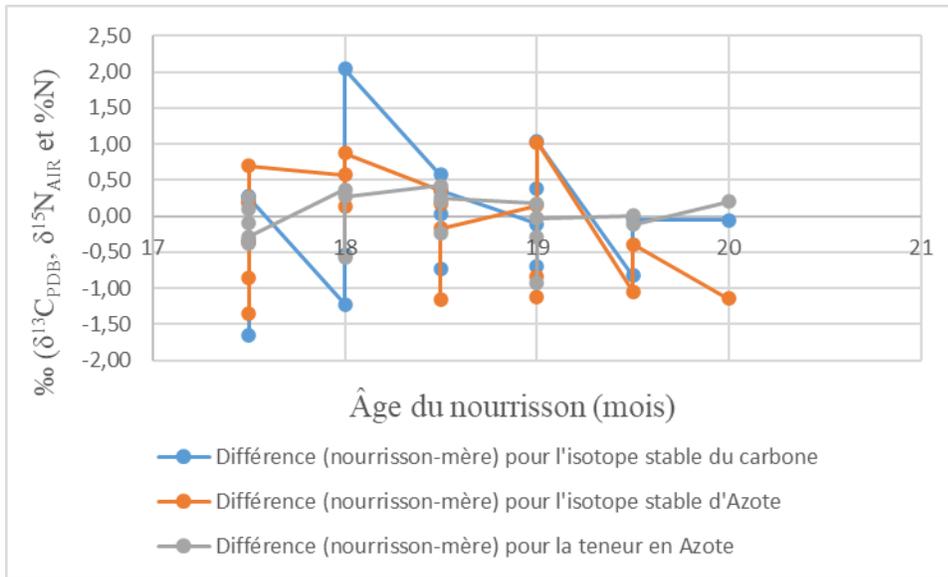


Figure 4. – Différences d'isotopes stables fécaux de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) (nourrisson - mère) de tous les échantillons fécaux pour chaque nourrisson, par âge (étendue 6-20 mois).

Un autre problème de présentation de données auquel j'ai dû faire face est que, chez un même individu, on observe une variation dans les valeurs d'isotopes stables entre les différences de paires d'échantillons fécaux de mères et de nourrissons collectés au cours du même mois (figure

5). Par exemple, pour le 17,5<sup>e</sup> mois, la différence nourrisson-mère de 5 échantillons fécaux récoltés affiche cinq valeurs distinctes. Cette variation observée montre qu'il n'est pas possible de dégager de tendance générale et on ne peut pas savoir si le nourrisson est allaité ou sevré pour un mois donné. Pour pallier cela, j'ai calculé les moyennes de différences nourrissons-mères mensuelles pour chaque individu ainsi que pour chaque groupe. Donc, une valeur pour un mois donné correspond à la moyenne des échantillons de différences nourrissons-mères (voir sections 3.3.1 et 3.3.2).



**Figure 5.** – Différence nourrisson (SU1) - mère (SU) (N=19) des isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$  ‰), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$  ‰) et de la teneur en azote (%N) par mois.

### 3.3.1 Résultats de la progression de la contribution du lait par rapport aux nourritures solides dans l'alimentation des nourrissons.

Dans cette section, je présenterais les différences moyennes des isotopes stables fécaux de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N) entre les nourrissons et les mères pour chaque individu (figures 6 à 13). Pour plus de clarté, la différence maximale positive des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  et %N du nourrisson par rapport à la mère désigne l'enrichissement maximal en isotope lourd et la différence maximale négative des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  et %N du nourrisson par rapport à la mère désigne l'appauvrissement maximal en isotope lourd.

### 3.3.1.1 BE1 (figure 6)

#### 3.3.1.1.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ )

Le graphique (figure 6) montre que le nourrisson est enrichi en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ) par rapport à la mère lors du 16<sup>e</sup> mois, avec les valeurs moyennes du  $\delta^{15}\text{N}$  supérieures de 0,19‰ ( $\pm 1,92$ ) ( $\pm$  écart-type) à celles de la mère. Lors du 17<sup>e</sup> mois, il est appauvri en  $^{15}\text{N}$  par rapport à la mère, les valeurs moyennes du  $\delta^{15}\text{N}$  du nourrisson étant inférieures de -1,10 ‰ ( $\pm 0,77$ ) comparées à la mère. On remarque une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  du nourrisson par rapport à la mère au 16<sup>e</sup> mois de 2,71 ‰. La différence maximale négative des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  du nourrisson est aussi observée au 16<sup>e</sup> mois et est de -1,83 ‰.

#### 3.3.1.1.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Le graphique montre (figure 6) qu'il est enrichi en isotope lourd de carbone ( $^{13}\text{C}$ ) par rapport à la mère lors du 16<sup>e</sup> mois, la valeur moyenne du  $\delta^{13}\text{C}$  du nourrisson étant supérieure de 0,37‰ ( $\pm 2,01$ ) à celle de la mère. Le nourrisson est appauvri en  $^{13}\text{C}$  lors du 17<sup>e</sup> mois, la valeur moyenne du  $\delta^{13}\text{C}$  étant inférieure de -1,81 ‰ ( $\pm 1,32$ ) comparée à la mère. Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, on observe une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de 2,92‰ lors du 16<sup>e</sup> mois, on observe une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de -3,30 ‰ au 17<sup>e</sup> mois.

#### 3.3.1.1.3 Différence de la teneur en azote (%N)

Le graphique (figure 6) montre que la différence moyenne %N par rapport à la mère est de 0,19 ‰ ( $\pm 0,30$ ) pour le seizième mois et de 0,01 ‰ ( $\pm 0,26$ ) pour le dix-septième mois. La différence maximale positive %N pour une paire d'échantillons fécaux pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au seizième mois et est de 0,69%. La différence maximale négative %N pour une paire d'échantillons fécaux pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au 17<sup>e</sup> mois et est de -0,19%.

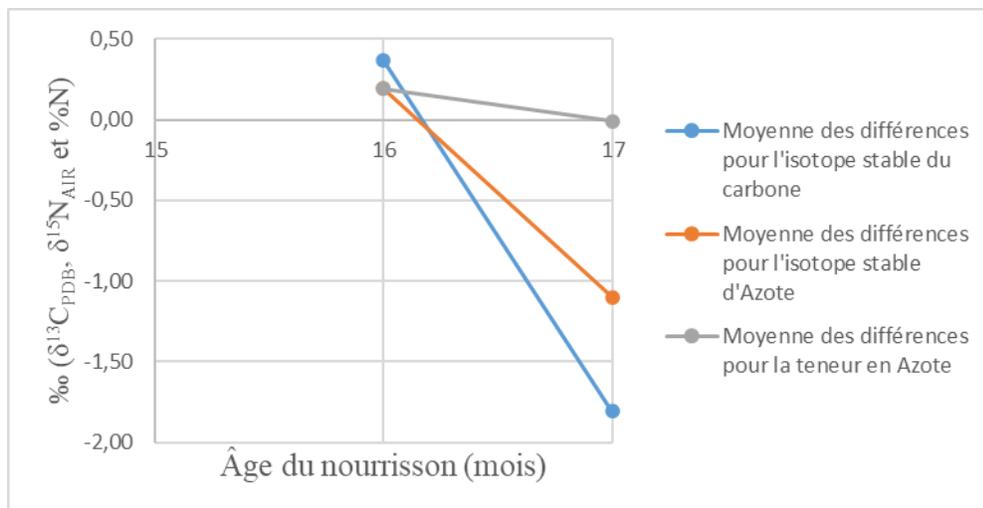


Figure 6. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Bernie (BE1, mâle). Cet individu possède au total 7 échantillons paires sur 15 jours, donc deux moyennes d'enrichissement isotopiques des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à deux points de données sur le graphique.

### 3.3.1.2 BY2 (figure 7)

#### 3.3.1.2.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ )

Le graphique montre (figure 7) que le nourrisson est appauvri en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ) par rapport à la mère lors du 11<sup>e</sup> et du 12<sup>e</sup> mois, ses valeurs moyennes du  $\delta^{15}\text{N}$  étant inférieures respectivement de -1,12 ‰ ( $\pm 0,68$ ) et de -0,26‰ comparées à la mère. Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, on remarque que toutes les différences des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  du nourrisson sont négatives par rapport à celles de la mère avec un sommet relatif de -0,26 ‰ au 12<sup>e</sup> mois et un plancher de -1,59 ‰ lors du 11<sup>e</sup> mois.

#### 3.3.1.2.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Le graphique montre (figure 7) qu'il est appauvri en  $^{13}\text{C}$  par rapport à la mère lors du 11<sup>e</sup> et 12<sup>e</sup> mois, les valeurs moyennes du  $\delta^{13}\text{C}$  étant inférieures respectivement de - 1,03 ‰ ( $\pm 0,09$ ) et de -1,01 ‰. Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, on remarque que toutes les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  du nourrisson sont basses par rapport à celles de la mère avec une différence maximale positive de -0,97 ‰ au 11<sup>e</sup> mois et une différence maximale négative de - 1,10 ‰ lors du 11<sup>e</sup> mois.

### 3.3.1.2.3 Différence de la teneur en azote (%N)

La différence moyenne %N par rapport à la mère est de 0,09 % ( $\pm 0,72$ ) pour le onzième mois, puis de 0,57 % pour le douzième mois. La différence maximale positive %N pour une paire d'échantillon fécal pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au 11<sup>e</sup> mois et est de 0,60%. La différence maximale négative %N pour une paire d'échantillon fécale pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au 11<sup>e</sup> mois et est de -0,41%.

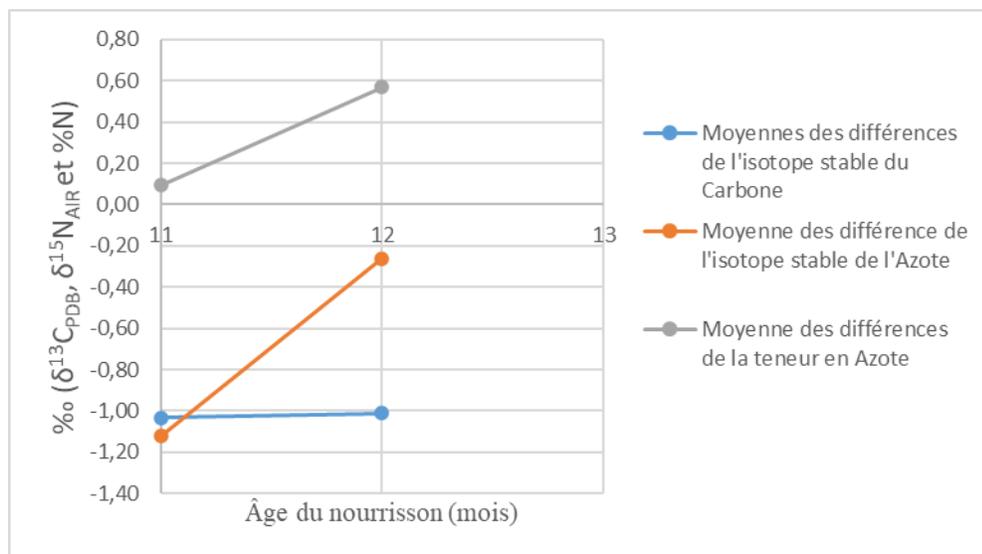


Figure 7. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Bryan (BY2, mâle). Cet individu possède au total 3 échantillons pairs sur 11 jours, donc deux moyennes d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à deux points de données sur le graphique.

### 3.3.1.3 G3 (figure 8)

#### 3.3.1.3.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ )

Le graphique montre (figure 8) que le nourrisson est enrichi en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ) par rapport à la mère lors du 15<sup>e</sup> et du 16<sup>e</sup> mois, ses valeurs moyennes du  $\delta^{15}\text{N}$  étant supérieures respectivement de 0,43 ‰ ( $\pm 1,20$ ) et de 0,19‰ ( $\pm 0,28$ ). Il est appauvri en  $^{15}\text{N}$  par rapport à la mère lors du 17<sup>e</sup> mois, avec les valeurs moyennes du  $\delta^{15}\text{N}$  inférieures de -0,26 ‰ ( $\pm 0,70$ ) comparées à la mère. Les différences de valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  atteignent leur sommet positif de 2,61‰ au 15<sup>e</sup> mois, et leur sommet négatif de -1,63‰ au 17<sup>e</sup> mois.

### 3.3.1.3.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Le graphique montre (figure 8) qu'il est appauvri en  $^{13}\text{C}$  par rapport à la mère lors du 15<sup>e</sup> et 17<sup>e</sup> mois, les valeurs moyennes du  $\delta^{13}\text{C}$  du nourrisson étant inférieures respectivement de -0,47 ‰ ( $\pm 0,62$ ) et de -0,13 ‰ ( $\pm 0,40$ ). Le nourrisson est enrichi en  $^{13}\text{C}$  par rapport à la mère lors du 16<sup>e</sup> mois, la valeur moyenne du  $\delta^{13}\text{C}$  du nourrisson étant supérieure de 0,12 ‰ ( $\pm 0,41$ ). Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, on observe une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de 0,70 ‰ lors du 16<sup>e</sup> mois, on observe une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de -1,11 ‰ au 15<sup>e</sup> mois.

### 3.3.1.3.3 Différence de la teneur en azote (%N)

La différence moyenne %N par rapport à la mère est de 0,40 ‰ ( $\pm 0,34$ ) pour le 15<sup>e</sup> mois, de 0,29 ‰ ( $\pm 0,34$ ) pour le 16<sup>e</sup> mois et de 0,25 ‰ ( $\pm 0,18$ ) pour le 17<sup>e</sup>. La différence maximale positive %N pour une paire d'échantillon fécale pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au 16<sup>e</sup> mois et est de 0,80 ‰. La différence maximale négative %N pour une paire d'échantillon fécale pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au 15<sup>e</sup> mois et est de -0,28 ‰.

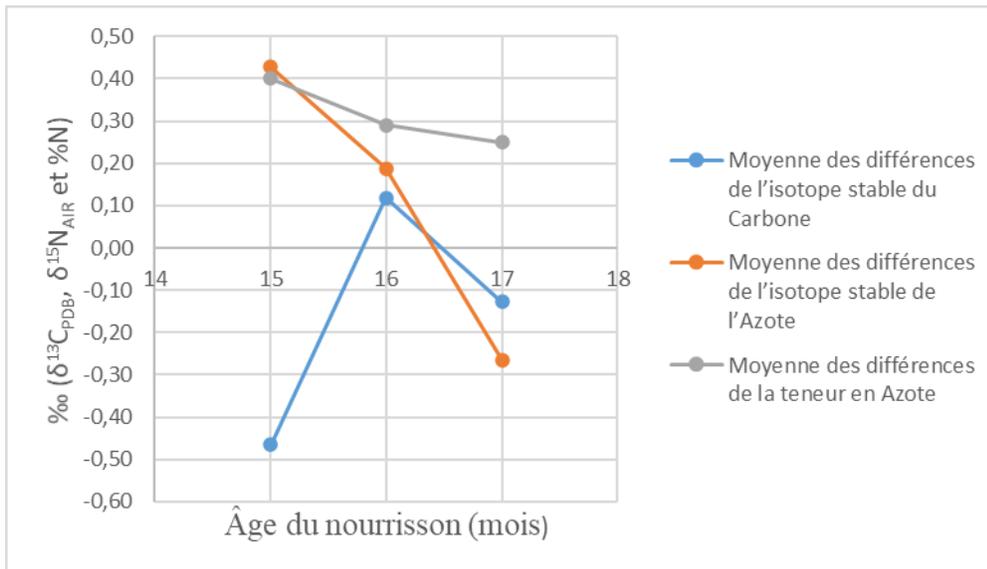


Figure 8. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Gertrude (G3, femelle). Cet individu possède au total 20 échantillons sur 2 mois et 19 jours, donc trois moyennes d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à trois points de données sur le graphique.

### 3.3.1.4 I2 (figure 9)

#### 3.3.1.4.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ )

Le graphique montre (figure 9) que le nourrisson est appauvri en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ) par rapport à la mère lors du 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> mois, ses valeurs moyennes du  $\delta^{15}\text{N}$  étant inférieures respectivement de -0,42 ‰ ( $\pm 0,11$ ) et de -0,79‰ ( $\pm 0,80$ ). Il est enrichi en  $^{15}\text{N}$  par rapport à la mère lors du 8<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup> mois, ses valeurs moyennes du  $\delta^{15}\text{N}$  étant supérieures respectivement de 0,07 ‰ ( $\pm 0,31$ ) et de 0,17‰ ( $\pm 0,24$ ). Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, on remarque que la différence maximale négative des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  du nourrisson par rapport à la mère est de -1,35 ‰ lors du 7<sup>e</sup> mois. On observe une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  du nourrisson par rapport à la mère de 0,50 ‰ au 8<sup>e</sup> mois.

#### 3.3.1.4.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Le graphique montre (figure 9) qu'il est appauvri en isotope lourd  $^{13}\text{C}$  par rapport à la mère lors du 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> mois, les valeurs moyennes du  $\delta^{13}\text{C}$  du nourrisson étant inférieures respectivement de -0,25 ‰ ( $\pm 0,37$ ) et de -0,11‰ ( $\pm 0,93$ ). Il est enrichi en  $^{13}\text{C}$  par rapport à la mère lors du 8<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup> mois, les valeurs moyennes du  $\delta^{13}\text{C}$  du nourrisson étant supérieures respectivement de 0,32‰ ( $\pm 0,54$ ) et de 0,06‰ ( $\pm 0,06$ ). Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, on observe une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de 0,94 ‰ lors du 8<sup>e</sup> mois, on observe une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de - 0,77 ‰ lors du 7<sup>e</sup> mois.

#### 3.3.1.4.3 Différence de la teneur en azote (%N)

La différence moyenne %N par rapport à la mère est de 0,00 ‰ ( $\pm 0,09$ ) pour le 6<sup>e</sup> mois, de -0,62 ‰ ( $\pm 0,16$ ) pour le 7<sup>e</sup> mois, de -0,10 ‰ ( $\pm 0,30$ ) pour le 8<sup>e</sup> mois et de 0,56 ‰ ( $\pm 0,23$ ) pour le 9<sup>e</sup> mois. La différence maximale positive %N pour une paire d'échantillon fécal pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au 9<sup>e</sup> mois et est de 0,72%. La différence maximale négative %N pour une paire d'échantillon fécale pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au 7<sup>e</sup> mois et est de -0,73%.

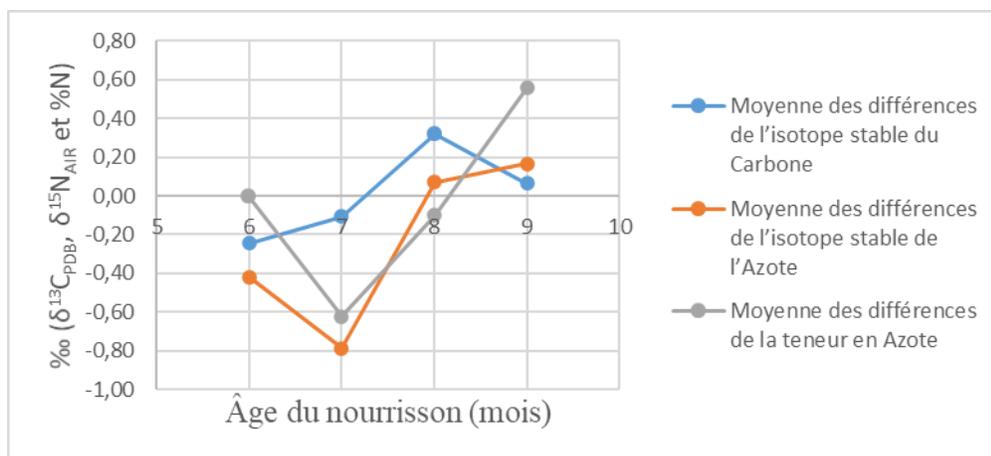


Figure 9. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote ( $\%N$ ). Nom du nourrisson : Iris (I2 : F). Cet individu possède au total 16 échantillons sur 3 mois et 16 jours, donc quatre moyennes d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à quatre points de données sur le graphique.

### 3.3.1.5 L2 (figure 10)

#### 3.3.1.5.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ )

Le graphique montre (figure 10) que le nourrisson est enrichi en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ) par rapport à la mère lors des 10<sup>e</sup> et 11<sup>e</sup> mois, avec des valeurs moyennes du  $\delta^{15}\text{N}$  supérieures respectivement de 0,89 ‰ ( $\pm 0,60$ ) et de 0,09‰ ( $\pm 0,28$ ). Il est appauvri en  $^{15}\text{N}$  lors du 12<sup>e</sup> mois, ses valeurs moyennes du  $\delta^{15}\text{N}$  étant inférieures de -0,97 ‰ ( $\pm 0,99$ ) à celles de la mère. Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, on observe une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  de 1,32‰ lors du 10<sup>e</sup> mois, et une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  de -2,04‰ au 12<sup>e</sup> mois.

#### 3.3.1.5.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Le graphique montre (figure 10) qu'il est appauvri en  $^{13}\text{C}$  par rapport à la mère lors du 10<sup>e</sup>, 11<sup>e</sup> et 12<sup>e</sup> mois, les valeurs moyennes du  $\delta^{13}\text{C}$  du nourrisson étant inférieures respectivement de -0,20 ‰ ( $\pm 0,15$ ), -0,74 ‰ ( $\pm 0,60$ ) et de -0,56 ‰ ( $\pm 0,63$ ). Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, on observe une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de -0,03 ‰ lors du 12<sup>e</sup> mois, on observe une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de -1,31 ‰ lors du 11<sup>e</sup> mois.

### 3.3.1.5.3 Différence de la teneur en azote (%N)

La différence moyenne %N par rapport à la mère est de 0,70 % ( $\pm 0,14$ ) pour le 10<sup>e</sup> mois, de 0,65 % ( $\pm 0,22$ ) pour le 11<sup>e</sup> mois, et de 0,72 % ( $\pm 0,31$ ) pour le 12<sup>e</sup> mois. La différence maximale positive %N pour une paire d'échantillon fécale pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au 12<sup>e</sup> mois et est de 0,95%. La différence maximale négative %N pour une paire d'échantillon fécale pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au 12<sup>e</sup> mois et est de 0,36 %.

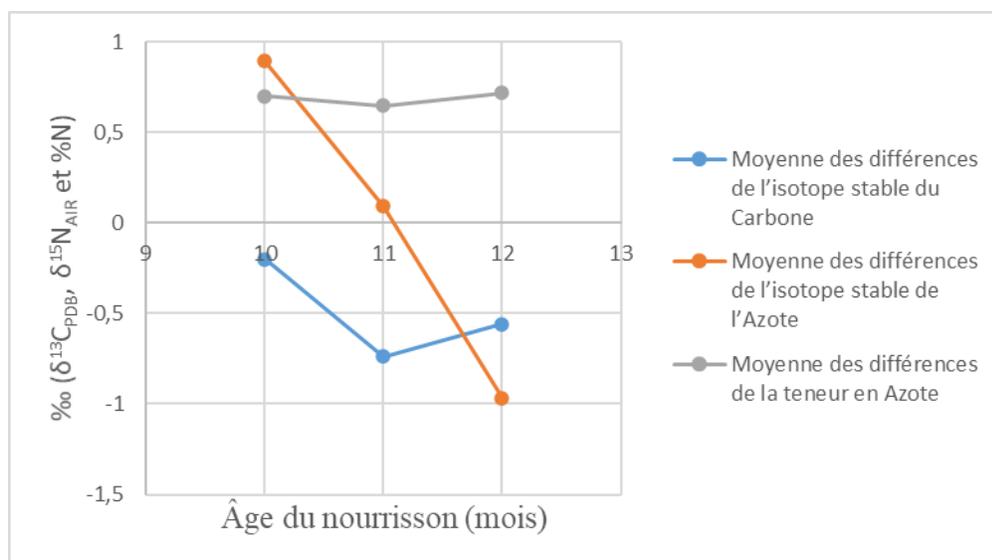


Figure 10. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}C$ ), de l'azote ( $\delta^{15}N$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Link (L2 :M). Cet individu possède au total 8 échantillons sur 2 mois et 4 jours, donc trois moyennes d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à trois points de données sur le graphique.

### 3.3.1.6 SU1 (figure 11)

#### 3.3.1.6.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}N$ )

Le graphique montre (figure 11) que le nourrisson est appauvri en isotope lourd d'azote ( $^{15}N$ ) par rapport à la mère lors des 17<sup>e</sup>, 19<sup>e</sup> et 20<sup>e</sup> mois, ses valeurs moyennes du  $\delta^{15}N$  étant inférieures respectivement de -0,33 ‰ ( $\pm 0,82$ ), -0,37 ‰ ( $\pm 0,83$ ), et de -1,15 ‰ comparés à celles de la mère. Il est enrichi en  $^{15}N$  par rapport à la mère lors du 18<sup>e</sup> mois, les valeurs moyennes du  $\delta^{15}N$  du nourrisson étant supérieures de 0,11‰ ( $\pm 0,65$ ) comparées à la mère. Les paires d'échantillons fécaux individuels révèlent une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{15}N$  de 1,02‰ lors du 19<sup>e</sup> mois, et une différence maximale négative de -1,35‰ lors du 17<sup>e</sup> mois.

### 3.3.1.6.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Le graphique montre (figure 11) qu'il est appauvri en isotope lourd  $^{13}\text{C}$  par rapport à la mère lors du 17<sup>e</sup>, 19<sup>e</sup> et 20<sup>e</sup> mois, les valeurs moyennes du  $\delta^{13}\text{C}$  du nourrisson étant inférieures respectivement de -0,26 ‰ ( $\pm 0,83$ ), - 0,04 ‰ ( $\pm 0,69$ ) et de -0,05 ‰. Le nourrisson est enrichi en  $^{13}\text{C}$  par rapport à la mère lors du 18<sup>e</sup> mois, les valeurs moyennes du  $\delta^{13}\text{C}$  du nourrisson étant supérieures de 0,07 ‰ ( $\pm 1,07$ ). Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, on observe une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de 2,04 ‰ lors du 18<sup>e</sup> mois, on observe une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de - 1,66 ‰ lors du 17<sup>e</sup> mois.

### 3.3.1.6.3 Différence de la teneur en azote (%N)

La différence moyenne %N par rapport à la mère est de -0,08 ‰ ( $\pm 0,26$ ) pour le 17<sup>e</sup> mois, de 0,10 ‰ ( $\pm 0,37$ ) pour le 18<sup>e</sup> mois, de -0,20 ‰ ( $\pm 0,39$ ) pour le 19<sup>e</sup> mois et de 0,20 ‰ pour le 20<sup>e</sup> mois. La différence maximale positive %N pour une paire d'échantillon fécal pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au 18<sup>e</sup> mois et est de 0,42%. La différence maximale négative %N pour une paire d'échantillon fécale pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au 19<sup>e</sup> mois et est de - 0,92 ‰.

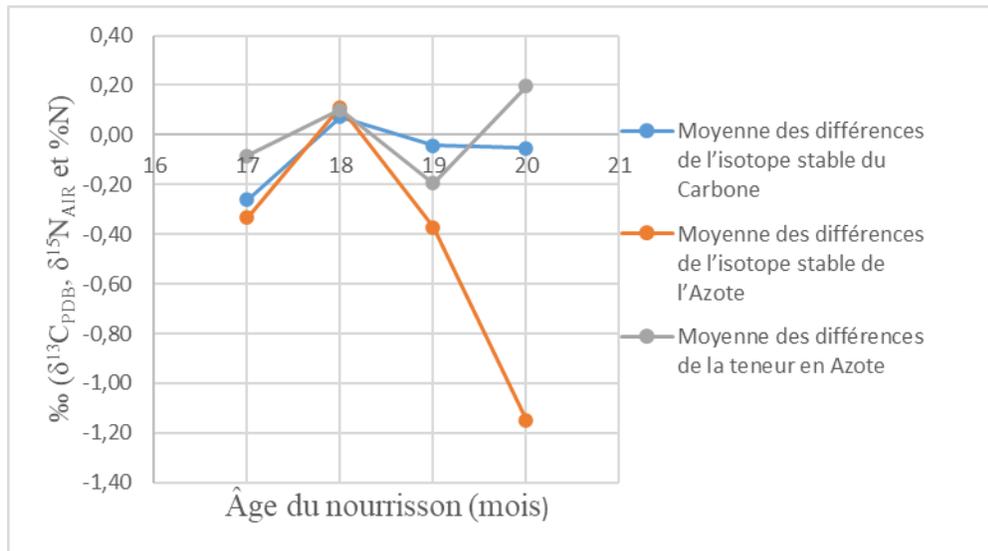


Figure 11. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Samgram (SU1 : F). Cet individu possède au total 19 échantillons sur 2 mois et 27 jours, donc quatre moyennes d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à quatre points de données sur le graphique.

### 3.3.1.7 U2 (figure 12)

#### 3.3.1.7.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ )

Le graphique montre (figure 12) que le nourrisson est enrichi en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ) par rapport à la mère lors du 6<sup>e</sup> mois, la valeur moyenne du  $\delta^{15}\text{N}$  du nourrisson étant supérieure de 1,36 ‰ ( $\pm 0,81$ ). Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, on remarque lors du 6<sup>e</sup> mois une hausse des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  du nourrisson avec une différence maximale positive de 1,93 ‰. On observe aussi une différence maximale négative de 0,43 ‰ lors de ce même mois : notons que ce nourrisson a seulement été observé à 6 mois d'âge.

#### 3.3.1.7.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Le graphique montre (figure 12) qu'il est appauvri en  $^{13}\text{C}$  par rapport à la mère lors du 6<sup>e</sup> mois, la valeur moyenne du  $\delta^{13}\text{C}$  du nourrisson étant inférieure de -0,62 ‰ ( $\pm 0,24$ ). Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, on remarque lors du 6<sup>e</sup> mois une hausse des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  du nourrisson avec une différence maximale positive de -0,36 ‰. On observe aussi une différence maximale négative de -0,83 ‰ lors de ce même mois, car ce nourrisson a seulement été observé à 6 mois d'âge.

#### 3.3.1.7.3 Différence de la teneur en azote (%N)

La différence moyenne %N par rapport à la mère est de 0,37 % ( $\pm 0,35$ ) pour le 6<sup>e</sup> mois. La différence maximale positive %N pour une paire d'échantillon fécal pour cette dyade mère-nourrisson est de 0,72%. La différence maximale négative %N pour une paire d'échantillon fécale pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au 6<sup>e</sup> mois et est de 0,02 %.

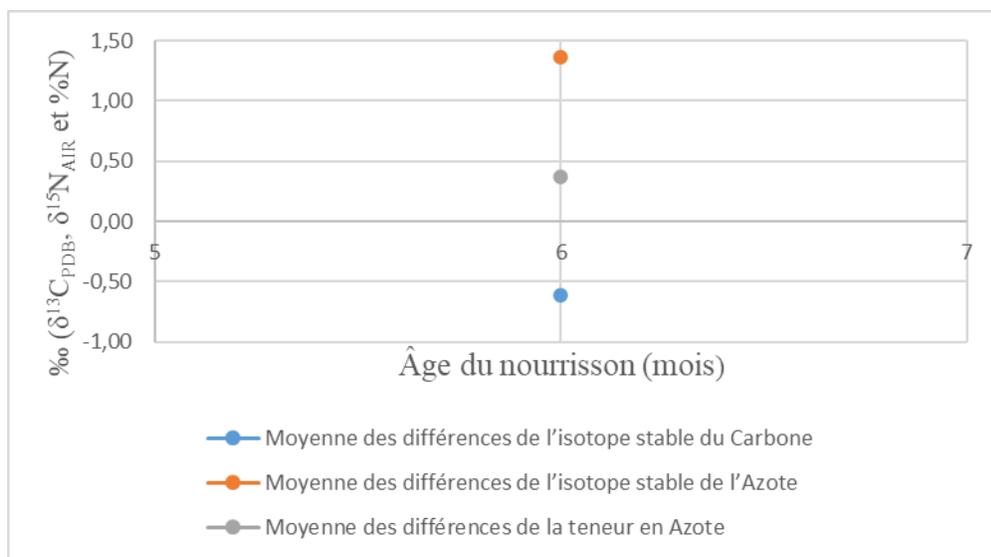


Figure 12. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote ( $\%N$ ). Nom du nourrisson : Ursula (U2 : F). Cet individu possède au total 3 échantillons sur 5 jours, donc uniquement 1 moyenne d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à un point de données sur le graphique.

### 3.3.1.8 X4 (figure 13)

#### 3.3.1.8.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ )

Le graphique montre (figure 13) que le nourrisson est appauvri en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ) par rapport à la mère lors du 6<sup>e</sup> et 8<sup>e</sup> mois, ses valeurs moyennes du  $\delta^{15}\text{N}$  étant inférieures respectivement de - 0,43 ‰ ( $\pm 0,15$ ) et de -0,22 ‰ ( $\pm 0,28$ ). Le nourrisson est enrichi en  $^{15}\text{N}$  par rapport à la mère lors du 7<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup> mois, avec des valeurs moyennes du  $\delta^{15}\text{N}$  supérieures respectivement de 0,53‰ ( $\pm 0,95$ ) et de 0,48 ‰ ( $\pm 0,86$ ). On observe un sommet de 2,11‰ lors du 9<sup>e</sup> mois et un creux de -0,71‰ lors du 8<sup>e</sup> mois. Entre les paires d'échantillons fécaux individuels, on observe une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  de 2,11‰ lors du 9<sup>e</sup> mois, on observe une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  de -0,71‰ au 8<sup>e</sup> mois.

#### 3.3.1.8.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Le graphique montre (figure 13) qu'il est enrichi en  $^{13}\text{C}$  par rapport à la mère lors du 6<sup>e</sup>, 7<sup>e</sup>, 8<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup> mois, les valeurs moyennes du  $\delta^{13}\text{C}$  du nourrisson étant supérieures respectivement de 0,14 ‰ ( $\pm 0,04$ ), 0,17 ‰ ( $\pm 0,31$ ), 0,02 ‰ ( $\pm 0,75$ ) et de 0,66 ‰ ( $\pm 1,16$ ). Lorsqu'on observe les paires

d'échantillons fécaux individuels, on observe une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de 2,58 ‰ lors du 9<sup>e</sup> mois, on observe une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de - 0,89 ‰ lors du 8<sup>e</sup> mois.

### 3.3.1.8.3 Différence de la teneur en azote (%N)

La différence moyenne %N par rapport à la mère est de -0,04 % ( $\pm 0,28$ ) pour le 6<sup>e</sup> mois, de 0,09 % ( $\pm 0,27$ ) pour le 7<sup>e</sup> mois, de 0,17 % ( $\pm 0,30$ ) pour le 8<sup>e</sup> mois et de 0,19 % ( $\pm 0,33$ ) pour le 9<sup>e</sup> mois. La différence maximale positive %N pour une paire d'échantillon fécal pour cette dyade mère-nourrisson est de 0,70%. La différence maximale négative %N minimale pour une paire d'échantillon fécal pour cette dyade mère-nourrisson a lieu au 6<sup>e</sup> mois et est de - 0,33 %.

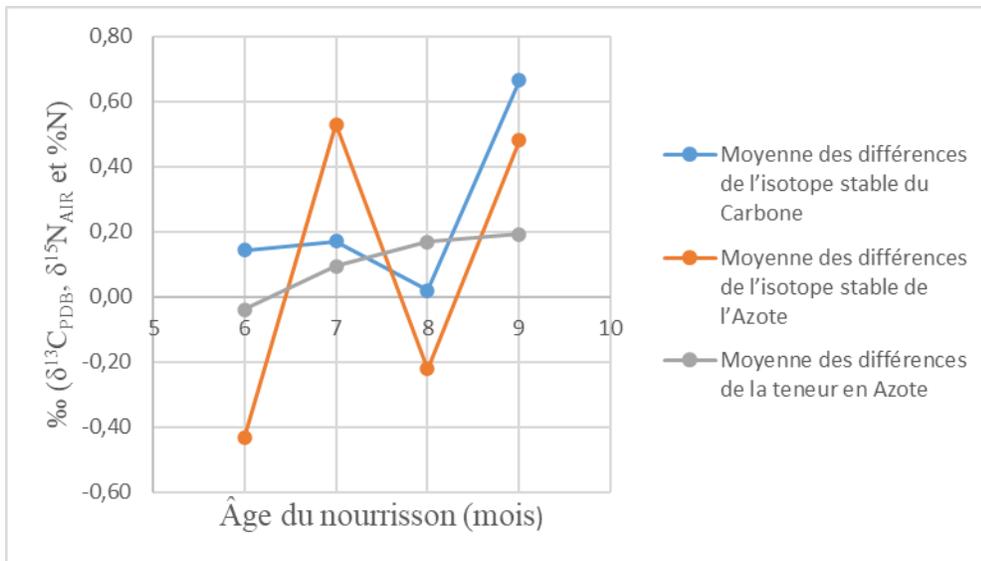


Figure 13. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N). Nom du nourrisson : Xaby (X4 :M). Cet individu possède au total 20 échantillons sur 3 mois et 16 jours, donc quatre moyennes d'enrichissement isotopique des matières fécales du nourrisson, ce qui correspond à quatre points de données sur le graphique.

Les résultats présentés dans cette section 3.3 recensaient les différences inter-individuelles de la progression de la contribution du lait par rapport aux aliments végétaux. Les variations de différences moyennes sont indépendantes de l'âge du nourrisson, ne permettant pas de classification à ce niveau. On remarque cependant que les différences moyennes mensuelles entre les nourrissons et les mères nous informent sur la dépendance du nourrisson au lait maternel. Quand les différences moyennes mensuelles sont positives, cela implique que le nourrisson dépend

fortement du lait maternel. À mesure que la différence entre les nourrissons et les mères diminuent, on peut en conclure que les nourritures végétales prennent une plus grande place dans l'alimentation du nourrisson au détriment du lait maternel. Quand les différences moyennes mensuelles sont négatives, cela implique que le nourrisson est sevré, qu'il ne consomme plus de lait maternel et qu'ils mangent les mêmes aliments que la mère (ces éléments seront développés plus en détail au chapitre 4). La section suivante se concentrera sur les différences inter-groupes de l'âge moyen du sevrage afin de déterminer si les variations sont uniquement d'ordre « personnel » ou si des facteurs externes entrent en jeu.

### **3.3.2 Résultats de la progression de la contribution du lait par rapport aux nourritures solides dans l'alimentation des nourrissons selon leur groupe d'appartenance**

La section précédente traitait des résultats des différences des valeurs isotopiques stables ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\%N$ ) nourrissons-mères et de la progression de la contribution du lait par rapport aux aliments solides au niveau individuel. La présente section traite des mêmes résultats, mais cette fois au niveau inter-groupe. Dans cette étude, trois groupes sont étudiés (RT, WT, WW). Les différents groupes ont été identifiés lors d'une étude de recensement de la population. En suivant les déplacements des individus, Saj et coauteurs ont permis de déterminer le domaine vital (*home-range area*), et par extension, les individus qui le peuplent (Saj et al. 2005). Le domaine vital est défini par une région d'une surface donnée, où les individus passent la plus grande partie de leur temps et y effectuent la majorité, voire totalité de leurs activités quotidiennes (se nourrir, dormir, se reproduire, socialiser). Le domaine vital de deux groupes peut se chevaucher, mais aussi grandement varier (par exemple, la disponibilité et la quantité d'aliments au kilomètre carré). Cela peut avoir un impact sur la durée de lactation et l'âge au sevrage.

Après avoir déterminé les différences isotopiques mensuelles nourrissons-mères pour chaque individu, je présenterai donc les différences moyennes  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\%N$  entre les nourrissons et les mères pour chaque groupe (N=3) (figures 14 à 16).

### 3.3.2.1 RT (figure 14)

#### 3.3.2.1.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ )

Les nourrissons BE1, SU1 et U2 montrent des valeurs moyennes  $\delta^{15}\text{N}$  supérieures à leurs mères respectivement à 16, 18 et 6 mois. Ils montrent des valeurs moyennes  $\delta^{15}\text{N}$  inférieures à leurs mères respectivement à 17 mois pour BE1 et à 17 et 19 mois pour SU1 et 20 mois pour U2. Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, le nourrisson U2 atteint une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  de 1,36 ‰ lors du 6<sup>e</sup> mois; le nourrisson SU1 atteint une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  de - 1,15 ‰ lors du 20<sup>e</sup> mois.

#### 3.3.2.1.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Les nourrissons BE1 et SU1 montrent des valeurs moyennes  $\delta^{13}\text{C}$  supérieures à leurs mères respectivement à 16 et 18 mois. Le nourrisson U2 n'enregistre pas de valeur moyenne supérieure à sa mère. Les trois montrent des valeurs moyennes  $\delta^{13}\text{C}$  inférieures à leurs mères respectivement à 17 mois pour BE1, à 17,19 et 20 mois pour SU1 et à 6 mois pour U2. Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, le nourrisson BE1 atteint une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de 0,37 ‰ lors du 16<sup>e</sup> mois, et le même nourrisson atteint une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de -1,81 ‰ lors du 17<sup>e</sup> mois.

#### 3.3.2.1.3 Différence de la teneur en Azote (%N)

Les nourrissons BE1, SU1 et U2 montrent des valeurs moyennes %N supérieures à leurs mères à 16 mois pour BE1, 18 et 20 mois pour SU1 et 6 mois pour U2. Ils montrent des valeurs moyennes %N inférieures à leurs mères à 17 mois pour BE1, à 17 et 19 mois pour SU1. Le nourrisson U2 n'enregistre pas de valeur moyenne %N inférieure à la mère. Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, le nourrisson U2 atteint une différence maximale positive des valeurs %N de 0,37 % lors du 6<sup>e</sup> mois; le nourrisson SU1 atteint une différence maximale négative des valeurs %N de -0,20 % lors du 19<sup>e</sup> mois.

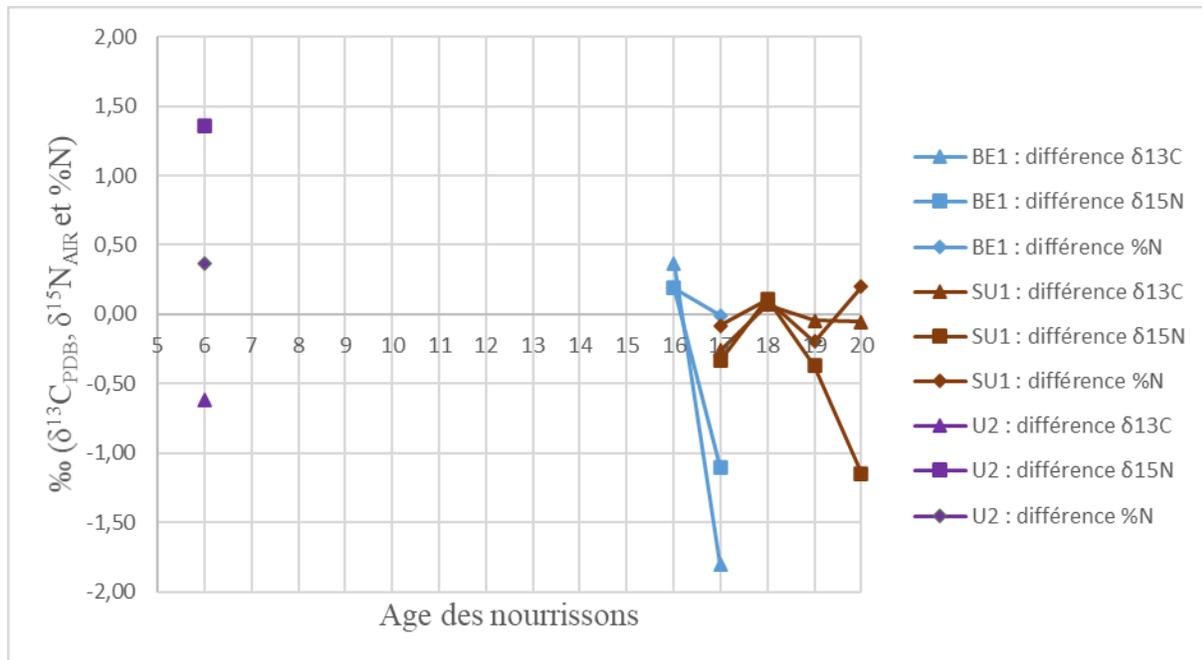


Figure 14. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N) pour le groupe RT (1M :2F). Les nourrissons varient entre 6 et 20 mois d'âge.

### 3.3.2.2 WW (figure 15)

#### 3.3.2.2.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ )

Les nourrissons G3 et L2 montrent des valeurs moyennes  $\delta^{15}\text{N}$  supérieures à leurs mères respectivement à 15 et 16 mois (pour G3) et à 10 et 11 mois (pour L2). Le nourrisson BY2 n'atteint pas de valeurs moyennes supérieures à sa mère. Les trois nourrissons montrent des valeurs moyennes  $\delta^{15}\text{N}$  inférieures à leurs mères à 12 mois (pour L2), à 17 mois (pour G3) et à 11 et 12 mois (pour BY2). Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, le nourrisson L2 atteint une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  de 0,89 ‰ lors du 10<sup>e</sup> mois ; le nourrisson BY2 atteint une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  de -1,12 ‰ lors du 11<sup>e</sup> mois.

#### 3.3.2.2.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Le nourrisson G3 montre des valeurs moyennes  $\delta^{13}\text{C}$  supérieures à sa mère à 16 mois. Les nourrissons L2 et BY2 n'enregistrent pas de valeurs moyennes supérieures à celles de leurs mères. Ils montrent des valeurs moyennes  $\delta^{13}\text{C}$  inférieures à leurs mères à 11 et 12 mois pour BY2, à 15 et 17 mois pour G3 et à 10,11 et 12 mois pour L2. Lorsqu'on observe les paires d'échantillons

fécaux individuels, le nourrisson G3 atteint une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de 0,12 ‰ lors du 16<sup>e</sup> mois; le nourrisson BY2 atteint une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de -1,03 ‰ lors du 11<sup>e</sup> mois.

### 3.3.2.2.3 Différence de la teneur en Azote (%N)

Les nourrissons BY2, G3 et L2 montrent des valeurs moyennes %N supérieures à leurs mères respectivement entre 10 et 12 mois, entre 15 et 17 mois et entre 11 et 12 mois. Ces nourrissons n'enregistrent pas de valeurs moyennes inférieures à celles de leurs mères. Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, le nourrisson L2 atteint une différence maximale positive des valeurs %N de 0,72 ‰ lors du 12<sup>e</sup> mois; le nourrisson BY2 atteint une différence maximale négative des valeurs %N de 0,09 ‰ lors du 11<sup>e</sup> mois.

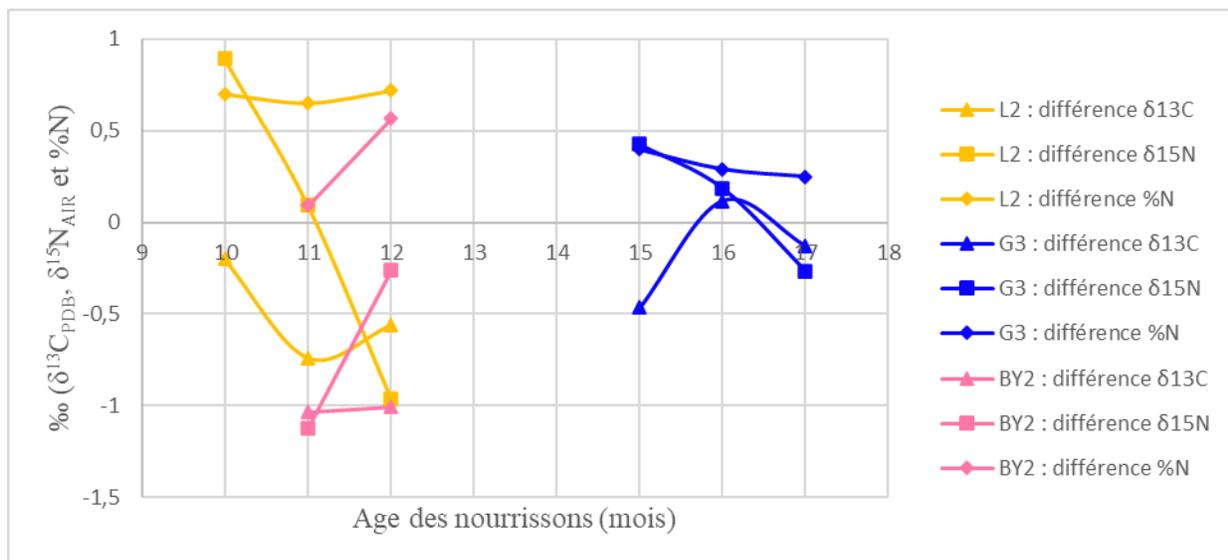


Figure 15. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N) pour le groupe WW (2M : 1F). Les nourrissons varient entre 10 et 17 mois d'âge.

### 3.3.2.3 WT (figure 16)

#### 3.3.2.3.1 Différence de l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ )

Les nourrissons I2 et X4 montrent des valeurs moyennes  $\delta^{15}\text{N}$  supérieures à celles de leurs mères à 6 et 7 mois pour I2 et à 6 et 8 mois pour X4. Ils montrent des valeurs moyennes  $\delta^{15}\text{N}$  inférieures à leurs mères à 8 et 9 mois pour I2 et à 7 et 9 mois pour X4. Au regard des paires d'échantillons fécaux individuels, le nourrisson X4 atteint une différence maximale positive des

valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  de 0,53 ‰ lors du 7<sup>e</sup> mois, tandis que le nourrisson I2 atteint une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  de -0,79 ‰ lors du 7<sup>e</sup> mois.

### 3.3.2.3.2 Différence de l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Les nourrissons I2 et X4 montrent des valeurs moyennes  $\delta^{13}\text{C}$  supérieures à leurs mères à 8 et 9 mois pour I2 et à 6,7, 8 et 9 mois pour X4. Le nourrisson I2 montre des valeurs moyennes  $\delta^{13}\text{C}$  inférieures à la mère à 6 et 7 mois. Le nourrisson X4 n'enregistre pas de valeurs moyennes inférieures à la mère. Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, le nourrisson X4 atteint une différence maximale positive des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de 0,66 ‰ lors du 9<sup>e</sup> mois; le nourrisson I2 atteint une différence maximale négative des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  de -0,25 ‰ lors du 6<sup>e</sup> mois pour le nourrisson I2.

### 3.3.2.3.3 Différence de la teneur en Azote (%N)

Les nourrissons I2 et X4 montrent des valeurs moyennes %N supérieures à leurs mères à 6 et 9 mois pour I2 et à 6 mois pour X4. Ils montrent des valeurs moyennes % N inférieures à leurs mères à 7 et 8 mois pour I2 et à 7, 8 et 9 mois pour X4. Lorsqu'on observe les paires d'échantillons fécaux individuels, le nourrisson I2 atteint une différence maximale positive des valeurs d'azote % N de 0,56 ‰ lors du 9<sup>e</sup> mois; et il atteint aussi une différence maximale négative des valeurs % N de -0,62 ‰ lors du 7<sup>e</sup> mois.

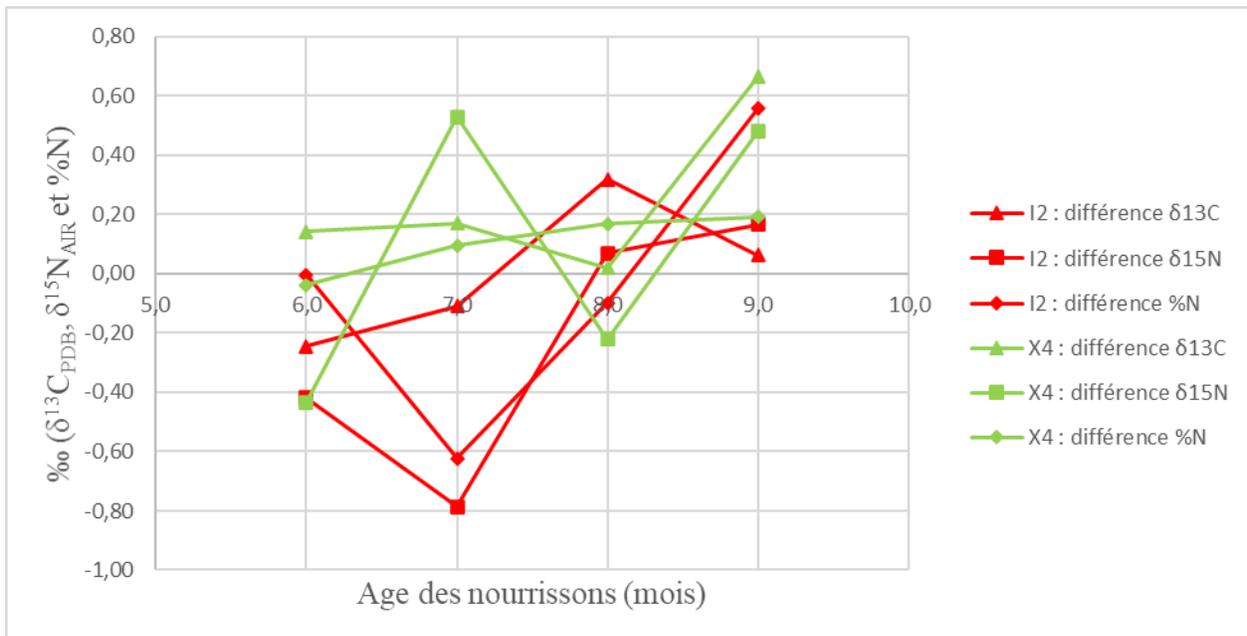


Figure 16. – Différence moyenne (nourrisson-mère) des isotopes stables fécaux du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et de la teneur en azote (%N) pour le groupe WT (1M : 1F). Les nourrissons varient entre 6 et 9 mois d'âge.

### 3.4 Résumé des résultats principaux et comparaison des données isotopiques avec les données comportementales

D'après les données isotopiques, le sommet des valeurs pour les nourrissons correspond à leur plus forte consommation de lait maternel, et le creux suivant indique leur sevrage alimentaire, avant la stabilisation des valeurs au niveau de leur mère. On remarque ainsi que les nourrissons BE1, G3, L2 et SU1 sont sevrés respectivement à 17, 17, 12 et 17 mois, car il s'agit des âges auxquels ces nourrissons présentaient des valeurs d'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) faibles par rapport à celles de leur mère lors de la collecte de données. Les différences nourrissons-mères en  $\delta^{15}\text{N}$  ont montré que ces quatre nourrissons ont été sevrés à un âge moyen de 15,75 mois. L'âge au sevrage nutritionnel de BY2 n'a pas pu être déterminé précisément, mais les analyses montrent qu'il était déjà sevré avant 11 mois. Les nourrissons non sevrés sont X4, U2 et fort probablement I2, car leurs fèces étaient encore enrichies en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ) à la fin de la période de collecte. Les données comportementales plus récentes montrent qu'ils avaient l'âge de 11 mois (X4 et I2) et 7 mois (U2) (Risling, 2018; données non publiées). Parmi ces trois nourrissons, deux d'entre eux (X4 et I2) ont montré une alternance de différences  $\delta^{15}\text{N}$  plus grandes et plus faibles entre la mère et le nourrisson entre l'âge de 6 et 9 mois, indiquant que leur dépendance au lait variait d'un mois à l'autre. Cette alternance indique un cas de sevrage cyclique, notamment chez X4, le nourrisson I2 est, quant à lui, quelque peu ambigu, les analyses isotopiques pourraient d'abord laisser croire à un sevrage précoce à l'âge de six mois, bien qu'il soit plus probable qu'il ne soit pas sevré, notamment en raison de son jeune âge (voir section 4.2.4.4 pour plus d'explications).

Les trois nourrissons du groupe RT (dont 2 sevrés en moyenne à 17 mois) semblent être sevrés moins rapidement (de 4 mois) que ceux du groupe WW (en moyenne à 13 mois). Toutefois, cela est dû au nourrisson non sevré du groupe RT (U2), qui avait 7 mois lors de la fin de la période de collecte. Le groupe WT ne possède aucun nourrisson sevré, les deux nourrissons étant âgés de 11 mois à la fin de la collecte. Selon les observations visuelles de Risling, l'ordre décroissant de la moyenne d'âge au sevrage nutritionnel par groupe est le suivant : WT, RT, WW. Notre étude, en revanche, à l'ordre décroissant de la moyenne d'âge au sevrage nutritionnel suivant : RT, WW.

Le groupe d'étude WT, ne possédant pas de nourrissons sevrés à la fin de la collecte de données, est donc exclu du classement.

Le tableau 6 montre les différences entre l'âge au sevrage nutritionnel déterminé par observations comportementales et par analyse isotopique. Hormis les primates SU1 et L2 dont les âges déterminés *via* le comportement et les isotopes stables sont similaires, le sevrage d'après les analyses d'isotopes stables fécaux dure plus longtemps que suggéré par les observations visuelles et peut aller jusqu'à 1 ou 3 mois plus tard comme déterminé *via* les isotopes stables chez BE1 et G3. L'âge au sevrage nutritionnel de BY2 n'a pu être déterminé précisément, mais les analyses isotopiques montrent qu'il était déjà sevré avant 11 mois. L'analyse comportementale montre aussi que BY2 était sevré avant 11 mois. Le nourrisson U2 n'est pas sevré selon les analyses isotopiques ni selon les observations comportementales. La collecte a pris fin le 30 octobre 2017, date à laquelle U2 a été observé tétant sa mère à l'âge de 8 mois. Enfin, les nourrissons X4 et I2 n'ont pas été sevrés selon l'analyse des matières fécales (car les analyses isotopiques montrent que leur dépendance au lait maternel varie d'un mois à l'autre). Quant aux observations comportementales, les nourrissons n'ont été observés aucune fois tétant leur mère durant les six mois d'échantillonnage (131 heures focales collectées sur X4 et 130 heures focales collectées sur I2) (Risling, 2018; données non publiées).

Tableau 6. – Comparaison des âges au sevrage calculés avec les ratios isotopiques avec les âges au sevrage observés grâce à l'échantillonnage comportemental.

Nom	Code	Code mère	Sexe	Groupe	Date de naissance (jj-mm-aaaa)	Âge au sevrage selon les analyses isotopiques (Début ; Fin)	Âge au sevrage d'après les observations comportementales
Bernie	BE1	BE	Mâle	RT	23-02-2016	N/A ; 17 mois	Probablement sevré avant 16 mois
Bryan	BY2	BY	Mâle	WW	05-08-2016	N/A ; Sevré avant 11 mois	Sevré avant 11 mois
Gertrude	G3	G4	Femelle	WW	01-04-2016	N/A ; 17 mois	15 mois
Iris	I2	IS	Femelle	WT	29-11-2016	N/A ; N/A (alternance)	Impossible a savoir
Link	L2	LY	Mâle	WW	01-10-2016	N/A ; 12 mois	12-13 mois
Samgram	SU1	SU	Femelle	RT	02-02-2016	N/A ; 17 mois	17-18 mois
Xaby	X4	XY	Mâle	WT	29-11-2016	N/A ; N/A (alternance)	Impossible a savoir
Ursula	U2	UG	Femelle	RT	15-03-2017	N/A ; N/A	Il tétait encore vers 8 mois

Le tableau 7 montre les différences entre l'âge lors de l'ingestion de nourritures autre que le lait maternel selon les observations comportementales et les analyses isotopiques. L'âge moyen d'ingestion de nourritures solides est de 3 mois (MacDonald 2011). Les observations

comportementales et la collecte de matières fécales ont commencé après six mois d'âge pour la plupart des nourrissons. Il est donc impossible de déterminer avec certitude à partir des données sur les isotopes stables fécaux et les observations le moment exact, durant lequel les nourrissons à l'étude commencent à ingérer des nourritures solides, sauf pour un nourrisson (U2) qui est observé mangeant des feuilles pour la première fois au 3<sup>e</sup> mois et 9<sup>e</sup> jour (Rissling, 2017; données non publiées). Ceci a été confirmé grâce aux isotopes stables de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), car la différence moyenne  $\delta^{13}\text{C}$  entre U2 et sa mère à six mois est de  $-0,62\text{ ‰}$ . La différence maximale positive de  $\delta^{13}\text{C}$  fécal des nourrissons primates au-dessus de leur mère se situe généralement entre  $+1\text{ ‰}$  (données sur le chimpanzé *Pan troglodytes*, Bădescu et al. 2017) et  $+3,5\text{ ‰}$  (données sur le langur François *Trachypithecus francoisi*, Reitsema 2012).

Tableau 7. – Comparaison de la première ingestion de nourritures solides calculées avec les ratios isotopiques et observés grâce à l'échantillonnage comportemental.

Nom	Code	Code mère	Sexe	Groupe	Date de naissance (jj-mm-aaaa)	Première ingestion de nourritures d'après les analyses isotopiques	Première ingestion de nourritures d'après les observations comportementales
Bernie	BE1	BE	Mâle	RT	23-02-2016	N/Observable	Impossible à savoir
Bryan	BY2	BY	Mâle	WW	05-08-2016	N/Observable	Ingestion avant 10 mois
Gertrude	G3	G4	Femelle	WW	01-04-2016	N/Observable	Impossible à savoir
Iris	I2	IS	Femelle	WT	29-11-2016	Avant 6 mois	Ingestion avant 6 mois
Link	L2	LY	Mâle	WW	01-10-2016	Avant 10 mois	Ingestion avant 8 mois
Samgram	SU1	SU	Femelle	RT	02-02-2016	N/Observable	Impossible à savoir
Xaby	X4	XY	Mâle	WT	29-11-2016	Avant 6 mois	Ingestion avant 6 mois
Ursula	U2	UG	Femelle	RT	15-03-2017	Avant 6 mois	Ingestion au 3 <sup>e</sup> mois

## Chapitre 4 – Discussion

### 4.1 Conclusions principales

La méthode utilisée dans cette étude s'est avérée concluante pour suivre la progression du développement alimentaire des nourrissons et déterminer les durées de lactation des femelles chez les colobes magistrat (*Colobus vellerosus*). À cause des différences de niveau trophique, les différences maximales moyennes des nourrissons au-dessus de leur mère en isotope stable de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) et la teneur en azote (%N) étaient respectivement de 0,36 ‰, 0,89 ‰ et 0,70 ‰, pour les nourrissons âgés de 9 à 10 mois. Pour obtenir ces différences maximales, j'ai regroupé tous les nourrissons par tranche d'âge. En examinant des nourrissons individuels, les différences moyennes maximales nourrissons-mères les plus élevées étaient les suivantes : 0,66 ‰ en  $\delta^{13}\text{C}$  à l'âge de 9 mois pour le nourrisson X4 (N= 6 échantillons fécaux), 1,36 ‰ en  $\delta^{15}\text{N}$  à l'âge de 6 mois pour le nourrisson U2 (N= 3 échantillons fécaux), et 0,72 ‰ en %N à 12 mois pour le nourrisson L2 (N= 3 échantillons fécaux).

D'après les données isotopiques, quatre nourrissons étaient sevrés durant la période de collecte de données (BE1 à 17 mois, G3 à 17 mois, L2 à 12 mois et SU1 à 17 mois). Les différences nourrissons-mères en  $\delta^{15}\text{N}$  ont montré que ces quatre nourrissons ont été sevrés à un âge moyen de 15,75 mois. Si on inclut le nourrisson dont l'âge exact au sevrage n'est pas déterminé, car il aurait pu déjà avoir été sevré avant le début de la collecte des données (BY2 : avant 11 mois d'âge), la moyenne serait de 14,8 mois. Trois nourrissons n'ont pas été encore sevrés pendant la période de collecte des données (I2, U2, X4), et ils avaient respectivement 11 mois, 7 mois et 11 mois à la fin de la période de collecte des fèces.

En raison des caractéristiques de mon échantillon, qui ne comprenait pas de nourrissons de moins de six mois, je n'ai pas été en mesure de déterminer pour aucun des nourrissons l'âge au début du processus de sevrage ni l'âge de la première ingestion d'aliments solides. Cependant, j'ai pu confirmer que ces étapes du développement nutritionnel se produisent avant l'âge de six mois chez *C. vellerosus*.

Les nourrissons dans le groupe RT semblent être sevrés moins rapidement que ceux du groupe WW, mais les échantillons sont de petite taille: l'âge moyen au sevrage pour RT était de 17 mois (N=3 nourrissons dont un nourrisson sevré avant le début de la collecte de données) et l'âge moyen

au sevrage pour WW est de 14,5 mois (N=3 nourrissons dont un nourrisson non sevré). Le groupe WT possède deux nourrissons dont l'âge au sevrage nutritionnel n'est pas déterminé. Le tableau 8 récapitule les prédictions émises au chapitre 2, section 2.2.

Tableau 8. – Récapitulatif des prédictions vérifiées et rejetées

Prédictions	Prédictions vérifiées
Efficacité de la méthode isotopique	Oui
Élévation maximale $\delta C^{13}\text{‰}$ moy. de 1 ‰	Partiellement
Âge de la 1 <sup>ère</sup> consommation de nourritures	N/A
Élévation maximale $\delta N^{15}\text{‰}$ moy. de 2 ‰ à 3 ‰	Partiellement
Âge au début du sevrage	N/A
Âge moyen à la fin du sevrage de 14.6 mois ou environ	Oui
Élévation maximale %N moy. entre 1 ‰ et 1.1 ‰	Partiellement
Variation inter-individuelle de l'âge au sevrage	Oui
Différence avec l'âge de la 1 <sup>ère</sup> consommation de nourriture solides calculé et observé	N/A
Différence avec l'âge au sevrage calculé et observé	Partiellement
Différences intergroupe de l'âge au sevrage	Oui

## 4.2 Détermination des différentes étapes du sevrage

Rappelons que le sevrage dans mon mémoire est défini comme un processus qui commence lors de l'introduction de nourritures solides et s'achève par l'indépendance nutritive. Entre ces deux moments, la contribution relative du lait maternel diminue progressivement au profit des nourritures solides similaires au régime de la mère. Pour déterminer le début du sevrage, cela s'est calculé avec l'isotope stable de carbone ( $\delta^{13}C$ ) (section 4.2.2). L'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}N$ ) m'a permis de déterminer le moment où la contribution relative du lait maternel diminue au profit des nourritures solides ainsi que l'indépendance nutritive (donc, la fin du sevrage) (section 4.2.1).

### 4.2.1 Ratios isotopiques stables de l'Azote ( $\delta^{15}N$ ) : Différences de niveau trophique entre le nourrisson et la mère

La différence maximale moyenne pour tous les nourrissons enregistrés est de 0,89 ‰ à 10 mois, et la différence maximale moyenne pour un échantillon fécal individuel enregistrée chez un nourrisson est de 1,36 ‰ pour le nourrisson U2 lors du 6<sup>e</sup> mois. Ces valeurs sont proches, mais basses comparées aux précédentes études sur le sevrage chez les primates : par exemple le langur François *Trachypithecus francoisi* dans les matières fécales (2,2 ‰ au 5<sup>e</sup> mois) (Reitsema 2012), le chimpanzé *Pan troglodytes* (2,0 ‰ entre 6 mois et 1 an) (dans les fèces pour Bădescu et al. 2017 et dans l'email des dents pour Fahy et al. 2014), l'humain *Homo sapiens* (2 à 3 ‰) (dans la kératine

pour Fogel et al. 1989, et dans les os et les dents pour Fuller et al. 2006; Richards et al. 2002) et l'ours blanc *Ursus maritimus* dans le sang (1 ‰) (Polischuk et al. 2001). Cependant, ces valeurs sont similaires à la moyenne de la différence maximale positive du nourrisson au-dessus de la mère en isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) (0,9 ‰) des 11 espèces de mammifères comme dans le sang pour l'original (*Alces alces*), le caribou (*Rangifer tarandus*), le cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus*), le coyote (*Canis latrans*), le grizzly (*Ursus arctos horribilis*), le lapin domestique (*Oryctolagus cuniculus*), le rat (*Rattus norvegicus*), la vache (*Bos taurus*), le mouton (*Ovis aries*), le porc (*Sus scrofa*) et le chat (*Felis catus*) (Jenkins et al. 2001). Dans mon étude, les faibles différences de valeurs moyennes entre les nourrissons *Colobus vellerosus* et leurs mères respectives pourraient être reliées à l'âge des nourrissons lors de la collecte de fèces. Bădescu et coauteurs (2017) possédaient un échantillon plus large provenant de nourrissons *P. troglodytes* qui consommaient exclusivement du lait maternel, et qui ont donc un niveau trophique élevé par rapport à leurs mères. Il est important de prendre en considération que *P. troglodytes* ont des histoires de vie plus lentes, et ainsi une période de lactation exclusive plus longue (Bădescu et al. 2017). Il est également difficile de collecter des échantillons de très jeunes nourrissons. Comme *C. vellerosus* s'alimente pendant des intervalles courts, j'ai eu moins d'échantillons de nourrissons de niveau trophique élevé, lorsque le nourrisson est exclusivement nourri au sein ou commence tout juste à ingérer des aliments solides.

#### **4.2.2 Ratios isotopiques stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) : introduction des nourritures solides**

La différence maximale moyenne en  $\delta^{13}\text{C}$  des nourrissons par rapport à leurs mères est de 0,36 ‰ enregistrée à 9 mois. La différence maximale moyenne enregistrée chez un nourrisson était de 0,66 ‰ à l'âge de 9 mois pour le nourrisson X4 (N= 6 échantillons fécaux). Ces valeurs sont proches, mais basses comparées aux études précédentes : chez *Trachypithecus francoisi*, où un nourrisson âgé d'un mois a montré une différence maximale moyenne du  $\delta^{13}\text{C}$  de 2,4 ‰ par rapport à sa mère dans les matières fécales (Reitsema 2012). Les différences nourrissons-mères en  $\delta^{13}\text{C}$  que j'ai trouvées chez *Colobus vellerosus* sont également faibles par rapport aux études précédentes. Chez *Pan troglodytes*, on observe une différence maximale moyenne des nourrissons au-dessus de la mère de 0,9‰ dans les matières fécales (Bădescu et al. 2017). Chez *Homo sapiens*, on observe une différence maximale moyenne des nourrissons au-dessus de la mère de 1‰ dans

les os et les dents (Richards et al. 2002). Toujours chez *H. sapiens*, on enregistre une différence maximale moyenne de 1‰ dans la kératine des ongles et cheveux (Fuller et al. 2006). Cependant, les différences nourrissons-mères en  $\delta^{13}\text{C}$  observées chez *C. vellerosus* sont élevées comparées aux études suivantes sur : *Alces alces*, *Rangifer tarandus*, *Odocoileus hemionus*, *Canis latrans*, *Ursus arctos horribilis*, *Oryctolagus cuniculus*, *Rattus norvegicus*, *Bos taurus*, *Ovis aries*, *Sus scrofa* et *Felis catus* dans le plasma (pas d'enrichissement) (Jenkins et al. 2001); *H. sapiens* dans les ongles (pas d'enrichissement) (Fogel et al. 1989); et *Ursus maritimus* qui enregistrent un appauvrissement en isotope lourd de carbone ( $^{13}\text{C}$ ) par rapport à la mère dans le plasma (-0,8‰) (Polischuk et al. 2001). Le lait de *U. maritimus* étant riche en lipides (et appauvri en  $^{13}\text{C}$ ), cela pourrait expliquer l'appauvrissement en  $^{13}\text{C}$  observé chez les nourrissons *U. maritimus* (Polischuk et al. 2001).

Les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  dans mon étude varient pour les mères et les nourrissons entre -27 et -33 ‰, ce qui correspond à la fourchette des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  des plantes en  $\text{C}_3$  (-20‰ à -37‰), bien que la différence diète-fèces doit être prise en considération. Dans le cadre de mon étude, comme je n'ai pas les données concernant les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  des aliments consommés par *C. vellerosus*, je ne peux calculer la différence exacte diète-fèces. Cependant, Reitsema (2012) a calculé les différences diète-fèces à l'aide d'une valeur de référence de -3,1 ‰, déterminée expérimentalement lors d'une étude précédente sur les animaux de taille moyenne avec une fermentation de l'intestin antérieur (*foregut fermentation*) (Hwang et al. 2007). En utilisant cette valeur, on obtient des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  des aliments consommés, comprises entre -23,9 ‰ et -29,9 ‰. Cette variation est dans la fourchette de valeurs des plantes que je m'attendais à ce que *C. vellerosus* consomme (Risling 2018; Wong et al. 2006).

Les études précédentes utilisant la méthode des isotopes stables montrent que l'introduction de nourritures solides a surtout lieu vers 3 à 4 mois chez *P. troglodytes* (Bădescu et al. 2017; Fahy et al. 2014), mais peut être très tôt comme quelques semaines chez *T. francoisi* (Reitsema 2012), ou s'étendre jusqu'à 11 mois chez certains nourrissons *H. sapiens* (Fuller et al. 2006). Chez *C. vellerosus*, l'introduction de nourritures solides a lieu lors du passage de la couleur du pelage vers le gris (entre 1,5 et 2 mois) selon les observations des comportements alimentaires des nourrissons. Cependant, nos données ne me permettent pas de corroborer ce fait parce que je ne dispose pas d'un nombre suffisant d'échantillons fécaux de nourrissons à des âges aussi jeunes (MacDonald 2011).

### 4.2.3 Teneur en Azote (%N) : protéines brutes alimentaires

La différence maximale moyenne des nourrissons au-dessus de leur mère en %N était de 0,70 % à 10 mois. La différence maximale moyenne pour un échantillon fécal enregistrée chez un nourrisson était de 0,72 % pour l'individu L2 à 12 mois (N = 3 échantillons fécaux). Ces valeurs sont proches, mais basses comparées aux deux études précédentes dans les matières fécales qui ont trouvé des différences moyennes nourrissons-mères %N de 1,3 ‰ pour des nourrissons *Pan troglodytes* entre 6 mois et 1 an (Bădescu et al. 2017) et 2,9 ‰ pour un nourrisson *Trachypithecus francoisi* à 1 mois (Reitsema 2012). Les raisons pouvant expliquer les valeurs faibles des différences nourrissons-mères de %N pour *C. vellerosus* sont similaires à celles régissant l'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) (section 4.2.1). Je n'ai pas été en mesure de récolter des échantillons fécaux chez les nourrissons les plus jeunes, où la différence maximale positive est élevée. Cependant, les variations de différences nourrissons-mères en %N avec l'âge de la majorité des nourrissons sont parallèles aux variations dans les différences nourrissons-mères de  $\delta^{15}\text{N}$ , ce qui montre que les différences  $\delta^{15}\text{N}$  entre les nourrissons et les mères étaient la conséquence de divergences alimentaires entre les mères et les nourrissons et non dues au catabolisme des acides aminés par les nourrissons en raison d'une famine ou d'un stress nutritionnel (Deschner et al. 2012; Reitsema 2012).

### 4.2.4 Variation temporelle de la lactation des mères et du sevrage chez les nourrissons à l'étude

Cette section sera consacrée à l'interprétation des différences d'âges au sevrage chez les nourrissons *via* les isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ). On détaillera uniquement la fin du processus de sevrage, à savoir l'indépendance nutritive. Comme déjà expliqué plus haut, l'âge du début du sevrage (la consommation de nourritures solides) n'a pu être déterminé chez aucun des huit nourrissons à l'étude en raison de leur âge avancé; les études précédentes montrant que la première consommation de nourritures solides se fait généralement avant l'âge de trois mois.

#### 4.2.4.1 BE1

Ce nourrisson avait un sevrage relativement abrupt comparé aux autres nourrissons (différence de 1,3‰ dans la différence mère-enfant entre le 16<sup>e</sup> et 17<sup>e</sup> mois. La différence  $\delta^{13}\text{C}$  plus élevée entre l'enfant et la mère observée (0,37 ‰) au 16<sup>e</sup> mois montre que le nourrisson avait une diète composée d'aliments solides, mais qu'il dépendait aussi fortement du lait maternel pour

satisfaire ses besoins nutritionnels. À 17 mois, la différence  $\delta^{13}\text{C}$  entre le nourrisson et sa mère était de -1,81 ‰, ce qui indique qu'à cet âge, il consommait probablement un régime à base de plantes similaire à celui de sa mère. En fait, BE1 était encore plus appauvri en isotope lourd de carbone ( $^{13}\text{C}$ ) à 17 mois que sa mère, ce qui pourrait suggérer qu'il sélectionnait des parties de plantes plus négatives en  $\delta^{13}\text{C}$  que celles consommées par sa mère.

#### 4.2.4.2 BY2

Les analyses montrent que le nourrisson était déjà sevré à 11 mois, bien que l'âge de fin du sevrage n'ait pu être déterminé avec certitude. Il est important de noter le faible nombre d'échantillons (inférieur à 3 paires) pour les deux mois d'étude, ce qui peut fausser les résultats, parce qu'il peut y avoir un haut degré de variation entre les différences  $\delta^{15}\text{N}$  nourrissons-mères d'un jour à l'autre. En effet, idéalement, plus d'une ou deux paires d'échantillons fécaux sont nécessaires pour déterminer de manière fiable l'apport alimentaire des nourrissons.

#### 4.2.4.3 G3

Les différences moyennes négatives de  $\delta^{15}\text{N}$  entre le nourrisson et la mère montrent que la fin du sevrage a eu lieu au 17<sup>e</sup> mois. Les valeurs négatives  $\delta^{13}\text{C}$  montrent que l'alternance appauvrissement/enrichissement en  $\delta^{13}\text{C}$  observée pour la différence nourrisson-mère aurait pu être due aux aliments consommés (section 3.3.1.3.2). En effet, le nourrisson pourrait avoir consommé des aliments plus ou moins riches en carbone lourd ( $^{13}\text{C}$ ) par comparaison à la mère. Le nourrisson aurait pu aussi dépendre plus ou moins du lait maternel et donc consommer une quantité variable d'aliments végétaux d'un mois à l'autre.

#### 4.2.4.4 I2

À première vue, ce nourrisson semble sevré. Les valeurs moyennes négatives de  $\delta^{15}\text{N}$  montrent que la fin du sevrage pourrait avoir eu lieu au 6<sup>e</sup> mois. Cependant, cet âge au sevrage nutritionnel peut ne pas être fiable en raison d'un faible nombre de paires d'échantillons fécaux à 6 mois (3 paires) et 7 mois d'âge (2 paires). De plus, la matière fécale du nourrisson semblait à nouveau enrichie en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ) à 8 mois, ce qui montre que le nourrisson ne serait pas sevré. Néanmoins, les différences de  $\delta^{15}\text{N}$  entre le nourrisson et la mère à cet âge ne sont pas très supérieures à 0, ce qui est conforme à l'idée que ce nourrisson serait peut-être déjà sevré à 6 mois. Cet âge de fin de sevrage est précoce par rapport aux autres nourrissons; bien qu'il soit possible d'observer un âge au sevrage nutritionnel précoce chez de plus petits primates par

exemple : jusqu'à un mois comme le microcèbe mignon *Microcebus merinus* (Dettwyler 1985); ou jusqu'à 6 ou 7 mois comme le mangabey à joues blanches *Cercocebus albigena* (Harvey et Clutton-Brock 1985) ou le grivet *Cercopithecus aethiops* (Struhsaker 1971). L'âge de sevrage le plus précoce déterminé précédemment chez *C. vellerosus* à l'aide de données comportementales était aussi de 9 mois (Crotty 2016; MacDonald 2011). On observe un enrichissement en  $^{15}\text{N}$  et en carbone lourd ( $^{13}\text{C}$ ) lors des 2 derniers mois, le 8<sup>e</sup> mois possédant 9 paires d'échantillons fécaux. Dans ce cas, il y a donc, moins de risques que les résultats soient biaisés par rapport au faible nombre d'échantillons fécaux utilisés pendant les 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> mois. Il y a donc deux interprétations possibles quant aux 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> mois : soit que les valeurs moyennes de ces deux mois soient faussées et que donc, le nourrisson n'est pas encore sevré à 6 mois; soit que le nourrisson était sevré à 6 mois, mais qu'il a recommencé à téter au 8<sup>e</sup> mois, ce qui serait un cas de sevrage cyclique. Cette dernière interprétation semble davantage plausible, car observée chez X4 (voir 4.2.4.8). C'est pourquoi j'inclue le nourrisson I2 dans la liste des nourrissons non sevrés. Pour plus d'informations sur le phénomène du sevrage cyclique, se référer à la section 4.3.2.

#### 4.2.4.5 L2

Les différences moyennes négatives de  $\delta^{15}\text{N}$  montrent que la fin du sevrage a eu lieu au 12<sup>e</sup> mois pour ce nourrisson.

#### 4.2.4.6 SU1

Les valeurs moyennes négatives de  $\delta^{15}\text{N}$  montrent que la fin du sevrage a eu lieu au 17<sup>e</sup> mois. On observe au 18<sup>e</sup> mois un enrichissement en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ) et carbone ( $^{13}\text{C}$ ), mais cet enrichissement est léger (différence mère-enfant en  $\delta^{15}\text{N}$  de 0,11 ‰ et en  $\delta^{13}\text{C}$  de 0,07 ‰), qui est toujours proche de 0. Cette légère augmentation de la différence  $\delta^{15}\text{N}$  mère-enfant à 18 mois pourrait être due aux aliments consommés, le nourrisson pourrait avoir consommé des aliments plus riches en isotopes lourds de carbone ( $^{13}\text{C}$ ) et en isotopes lourds d'azote ( $^{15}\text{N}$ ) que la mère.

#### 4.2.4.7 U2

Les analyses montrent que la contribution du lait maternel relative à la diète est encore élevée, si on se fie sur l'enrichissement en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ) observé. Ainsi, on ne peut déterminer ni l'âge au début ou à la fin du sevrage ni la première consommation de nourritures solides.

#### 4.2.4.8 X4

Les résultats montrent que les différences  $\delta^{15}\text{N}$  entre le nourrisson et la mère étaient tour à tour appauvries puis enrichies, montrant que la contribution relative de lait maternel par rapport à la diète du nourrisson fluctuait grandement d'un mois à l'autre. Ce phénomène de sevrage cyclique sera expliqué plus en profondeur à la section 4.3.2. Quant à  $\delta^{13}\text{C}$ , les valeurs moyennes plus basses en  $\delta^{13}\text{C}$  indiquent qu'ils consommaient moins d'aliments solides lors du 6<sup>e</sup> mois (différence mère-enfant en  $\delta^{13}\text{C}$  de 0,15‰) et 8<sup>e</sup> mois (différence mère-enfant en  $\delta^{13}\text{C}$  de 0,02 ‰). Par conséquent, on ne peut déterminer, ni l'âge au début et à la fin du sevrage, ainsi que la première consommation de nourritures solides. Cependant, je peux conclure qu'à 6 et 8 mois, le nourrisson suivait probablement un régime à base de plantes, similaire à celui de sa mère, avec peu ou pas de lait dans son alimentation, mais qu'à 7 et 9 mois, le nourrisson dépendait à nouveau du lait maternel et consommait moins d'aliments végétaux.

#### 4.2.5 Durée de la lactation

La reproduction est un évènement coûteux en temps et en énergie pour la femelle. La lactation l'est tout particulièrement, car sa durée n'est pas prévisible comme le serait la gestation (Altmann & Samuels 1992). Rappelons que la durée de lactation chez les primates non humains est particulièrement longue, car les nourrissons requièrent plus de temps pour le développement neuronal et l'acquisition des techniques de recherche de nourriture. J'ai trouvé que chez *Colobus vellerosus*, la fourchette de durée de lactation des femelles est de 6 à 17 mois, ce qui est plus court que précédemment publié (9 mois à 2 ans), bien que des cas anecdotiques témoignent d'une durée de lactation de 7 mois à BFMS (Saj et Sicotte 2005). La moyenne de 350 jours est similaire à une grande majorité des colobinés africains et asiatiques, bien que je n'aie pas les données sur l'étendue de la durée de lactation des femelles (voir le tableau 1.0 de Crotty 2016). Mes résultats sur les isotopes stables fécaux suggèrent que les durées de lactation peuvent varier fortement entre les femelles de *C. vellerosus*, ce qui est en accord avec les durées de lactation déterminées à partir des observations d'allaitement chez cette espèce.

En raison d'un manque de données, il est délicat de déterminer quels facteurs influencent la durée de lactation. Mes données ne montrent pas de rapport entre le sexe des nourrissons et la durée de lactation, car deux femelles (SU1 et G3) et un mâle (BE1) ont été sevrés le plus tard, tandis qu'un mâle (BY2) et une femelle (I2) sont sevrés le plus tôt. Le rang de dominance des femelles adultes pourrait cependant expliquer ces variations. Des études montrent que les femelles

de rang supérieur ont généralement un accès préférentiel à des aliments de meilleure qualité, ce qui peut permettre aux mères de produire plus de lait, ou du lait de meilleure qualité pour leurs enfants, et de sevrer leurs enfants plus rapidement (Boesch 1997; Fahy et al. 2014). Cela peut conduire à des durées de lactation plus courtes pour les femelles de rang supérieur, ce qui a été démontré chez les macaques crabiers (*Macaca fascicularis*) et les babouins jaunes (*Papio cynocephalus*) (van Noordwijk et van Schaik 1999; Wasser et al. 2004).

De plus, il pourrait y avoir un effet d'interaction entre le rang de dominance des femelles et le sexe du nourrisson qui, ensemble, pourraient influencer la durée de la lactation, comme le prédit l'hypothèse de Trivers et Willard (1973). Chez certaines espèces, les femelles au rang de dominance plus haut investissent davantage dans leurs nourrissons mâles, alors que les femelles au rang de dominance plus bas investissent davantage dans leurs nourrissons femelles (Bercovitch 2002; Trivers 1996; Trivers et Willard 1973). Une femelle de haut rang a un meilleur accès à la nourriture, ce qui signifie qu'elle doit investir davantage dans sa progéniture mâle. Le succès reproductif des mâles est beaucoup plus variable que celui des femelles, les mâles pouvant avoir très peu ou beaucoup de descendants, ou n'importe où entre les deux extrêmes (Trivers 1996). Une femelle de haut rang, qui peut se permettre d'investir davantage de ressources dans sa progéniture, investira davantage dans les enfants mâles, car elle peut garantir que ces enfants mâles auront finalement un succès reproductif très élevé, ce qui augmentera le « *fitness* » inclusif de la femelle (Bercovitch 2002; Trivers & Willard 1973).

Les femelles au rang de dominance faible doivent investir davantage dans la progéniture féminine. Par rapport aux mâles, les femelles ont un nombre déterminé de descendants qu'elles peuvent produire au cours de leur vie, de sorte qu'il y a très peu de variation autour du succès reproductif des femelles. Ainsi, une mère disposant de moins de ressources, comme une femelle de rang inférieur, n'aura pas intérêt à investir dans une progéniture masculine, car celle-ci aura probablement un succès reproductif très faible, mais elle aura intérêt à investir davantage dans une progéniture féminine, car celle-ci peut garantir qu'elle produira pour sa mère un certain nombre de petits-enfants (Bercovitch 2002; Trivers et Willard 1973). Alors que les femelles *C. vellerosus* de la plupart des groupes de BFMS sont confrontées à une compétition alimentaire de type « *scramble* » ou de « vitesse » et ne présentent donc pas de hiérarchie de dominance féminine prévisible, il existe des situations où la compétition alimentaire de type « compétition agressive » s'exprime sur de plus longues périodes. Pendant ces périodes, les femelles de cette espèce peuvent présenter une

hiérarchie de dominance linéaire (Wikberg et al. 2013). Je n'ai pas eu accès aux rangs de dominance des femelles pour cette étude, mais à l'avenir il serait utile de comparer les durées de lactation déterminées par les isotopes stables fécaux et les rangs de dominance des femelles pour voir si ce facteur social affecte les durées de lactation chez les femelles *C. vellerosus*. Un autre facteur pouvant expliquer la variation de durée de lactation sera détaillé à la section 4.4.

## 4.2.6 Vérification des objectifs

### 4.2.6.1 Introduction des nourritures solides

Les valeurs isotopiques de carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) moyennes ne sont pas similaires aux attentes (1 ‰ -3,5 ‰) (Bădescu et al. 2017; Reitsema 2012), car j'ai trouvé une différence moyenne maximale entre les nourrissons et les mères de seulement 0,36 ‰. Cependant, on observe un enrichissement en isotope lourd de carbone ( $^{13}\text{C}$ ) dans les catégories d'âge les plus jeunes, avec une diminution progressive des différences de  $\delta^{13}\text{C}$  entre les nourrissons et leurs mères à mesure que les nourrissons vieillissaient, ce qui correspondait à nos attentes. Donc, cette hypothèse est partiellement réfutée, mais les valeurs moyennes isotopiques étaient proches, bien que plus faibles que prévues.

Rappelons que l'introduction de nourritures solides dans l'alimentation des nourrissons est précoce chez plusieurs espèces de primates et de colobinés : il peut débuter dès l'âge de 1,5 mois et dépasse rarement les 6 mois (Crotty 2016; Reitsema 2012). Les nourrissons étant presque tous (sauf U2) âgés de 6 mois et plus lors de la collecte de fèces et de données observationnelles, il est impossible de déterminer l'âge des premières consommations de nourritures solides *via* les éthogrammes et les matières fécales. Cependant, les analyses isotopiques fécales me permettent de confirmer que les nourrissons mangeaient réellement pour la première fois de la nourriture solide avant l'âge de 6 mois, voire plusieurs mois avant, car les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  chez le nourrisson étaient appauvries en  $^{13}\text{C}$  par rapport aux valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  chez la mère.

Les analyses indiquent que le  $\delta^{13}\text{C}$  permet de suivre l'ingestion des nourritures solides chez *C. vellerosus*, et permet de confirmer que la nourriture est ingérée et non seulement mâchée par le nourrisson. Toutefois, pour déterminer avec plus de précision l'âge auquel les nourrissons commencent à ingérer des aliments végétaux, il faudrait des échantillons fécaux de nourrissons beaucoup plus jeunes (moins de 6 mois).

#### 4.2.6.2 : Détermination de l'âge au début et à la fin du processus de sevrage

L'enrichissement en azote lourd ( $^{15}\text{N}$ ) chez les nourrissons, enregistré avec une différence maximale de 0,89‰ par rapport aux mères, est bas comparé aux études précédentes (2 à 2,5 ‰, voir Bădescu et al. 2017 et Reitsema 2012). Cette hypothèse est donc partiellement réfutée, mais les valeurs moyennes isotopiques étaient proches, bien que plus faibles que prévues. Cependant, on observe un enrichissement en  $^{15}\text{N}$  chez les nourrissons plus jeunes qui consomment encore du lait maternel, avec une diminution progressive des différences d'isotope stable d'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) entre les nourrissons et leurs mères à mesure que les nourrissons vieillissaient, ce qui correspondait à nos attentes. Notre prévision d'un processus de sevrage graduel est en grande partie confirmée : hormis le nourrisson BE1, tous les nourrissons enregistrent une baisse graduelle des différences nourrissons-mères  $\delta^{15}\text{N}$  à mesure que les nourrissons grandissent, ce qui correspond à nos prédictions. Les différences nourrissons-mères  $\delta^{15}\text{N}$  enregistrées tout le long de la collecte montrent que les nourrissons avaient un niveau trophique élevé par rapport aux mères quand ils consommaient du lait maternel enrichi en  $\delta^{15}\text{N}$ . Ensuite, la consommation exclusive de lait maternel baissait au profit des aliments solides, entraînant une baisse graduelle des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  du nourrisson. Le nourrisson passait donc d'un niveau trophique élevé à un niveau similaire à celui de la mère. En bref,  $\delta^{15}\text{N}$  montre les différences alimentaires entre les nourrissons et les mères lait *versus* aliments solides.

Bien que l'âge du début du processus de sevrage n'ait pas été observé pour aucun des nourrissons, j'observe que l'âge à la fin du processus de sevrage est variable selon les individus comme observés précédemment : les nourrissons étaient complètement sevrés à 17 mois (BE1), possiblement avant 11 mois (BY2), 17 mois (G3), 12 mois (L2) et 17 mois (SU1). Un nourrisson n'est pas sevré (U2) et deux autres (I2 et X4) ne nous permettent pas de le déterminer, car on observe une alternance entre le sevrage et la tétée. L'âge moyen de sevrage comportemental chez *C.vellerosus* serait de 14,5 mois selon l'observation de tétées (Crotty 2016; Rissling 2018). D'après nos analyses isotopiques, la moyenne serait de 14,8 mois (si on compte BY2, qui semble être sevré avant 11 mois) ou 15,75 (sans BY2), ce qui se rapproche de nos prédictions bien que plus tard que prévu.

Enfin, pour la teneur en azote (‰N), on observe pour la plupart des nourrissons un parallèle entre les valeurs moyennes  $\delta^{15}\text{N}$  et les valeurs moyennes ‰ N, comme prédit. Cependant, comme pour les deux précédentes mesures, l'enrichissement maximal moyen est faible comparé à nos

attentes (1 à 3%), car j'ai trouvé une différence moyenne maximale entre les nourrissons et les mères de seulement 0,70%. Pour ce qui est de la clarification des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  hautes, les courbes des valeurs semblent suivre généralement un modèle similaire à celles de  $\delta^{15}\text{N}$ , sauf pour trois nourrissons : L2 (au 11<sup>e</sup> et 12<sup>e</sup> mois), SU1 (uniquement au 20<sup>e</sup> mois) et X4 (uniquement au 8<sup>e</sup> mois). Pour ces trois nourrissons, on remarque que les valeurs %N sont élevées par rapport aux valeurs de la mère, alors que les valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  sont basses par rapport à celles de la mère. Cela pourrait s'expliquer par un contenu en protéines crues plus élevées *via* l'apport de jeunes feuilles riches en protéines. Les nourrissons auraient peut-être consommé des aliments plus riches en protéines et en  $^{15}\text{N}$  que les mères, ce qui serait possible, car ils sont sevrés ou en processus de sevrage (comme L2 au 11<sup>e</sup> mois) durant ces périodes-là. Donc ils sont autonomes d'un point de vue nutritif (X4 et SU1 et L2 au 12<sup>e</sup> mois) ou en voie de l'être (L2 au 11<sup>e</sup> mois). Ces feuilles auraient aussi peut-être été mal digérées. Ainsi, ces aliments sont surreprésentés dans les matières fécales, ce qui pourrait expliquer pourquoi j'ai obtenu des résultats supérieurs aux mères. Cette hypothèse est plausible, car l'appareil digestif des colobes est complexe et nécessite une plus longue et plus grande colonie microbienne facilitant la digestion chez les nourrissons, contrairement aux femelles adultes, qui elles, ont moins de difficulté à digérer des feuilles, car l'appareil digestif est davantage développé (Langer 2003). Enfin, une autre explication serait que les nourrissons SU1 et L2 ont peu d'échantillons (entre 2 et 3 paires pour L2 et une paire pour SU1), ce qui pourrait biaiser les résultats. Plus de recherches devraient être faites pour comprendre ce phénomène. Pour le moment trois études utilisent le %N pour suivre la teneur protéique dans la diète lors du sevrage (Bădescu et al. 2017; Reitsema 2012; Reitsema et al. 2020) : le %N est récemment utilisé pour clarifier les hautes valeurs isotopiques de l'azote  $\text{N}^{15}/\text{N}^{14}$  et ainsi différencier les nourrissons allaités des nourrissons affamés. En cas de stress physiologique ou de famine, un catabolisme des acides aminés des tissus propres à l'individu permet la synthèse protéique nécessaire à la survie, et cela engendre un enrichissement en  $^{15}\text{N}$  (Bădescu et al. 2017; D'Ortenzio et al. 2015; Deschner et al. 2012; Reitsema 2012). Comme je l'ai mentionné plus haut, je n'ai pas trouvé de situations où les valeurs de %N étaient faibles, mais les valeurs de delta  $^{15}\text{N}$  étaient élevées. Je peux donc confirmer qu'aucun des nourrissons de l'étude ne souffrait de déficits nutritionnels au moment de la collecte des fèces.

## 4.3 Comparaison des données isotopiques avec les données comportementales

Dans son mémoire, Rissling (2017) s'intéressait à l'âge de sevrage nutritionnel des nourrissons sur la base de données observationnelles. Les âges de sevrage comportemental étaient compris entre 11 et 18 mois pour cinq des nourrissons étudiés, et trois des nourrissons étudiés étaient non sevrés d'un point de vue comportemental. Dans cette section, je cherche à comparer les âges déterminés *via* les observations et *via* les analyses des isotopes stables, pour voir si les deux âges à la fin du sevrage concordent. Cinq nourrissons étaient sevrés d'après les observations à l'âge de 15 mois (G3), avant 11 mois (BY2), avant 16 mois (BE1), entre 12 et 13 mois (L2) et entre 17 et 18 mois (SU1). Deux nourrissons (I2 et X4) ne sont pas observés tétant durant les 130 heures et 131 heures respectivement d'observations. Enfin, U2 est encore observé tétant à la fin des observations à l'âge de 8 mois.

### 4.3.1 Tétée nocturne

Cinq nourrissons étaient complètement sevrés d'après les données isotopiques. Parmi eux, trois ont le même âge au sevrage nutritionnel que celui déterminé *via* observations et deux ont un âge au sevrage nutritionnel plus grand qu'observé de 1 ou 2 mois. L'échantillonnage de comportements est le plus souvent diurne, ce qui veut dire que la tétée a très fort probablement eu lieu la nuit pour ces deux nourrissons, quand les observations n'ont pas lieu. Cela est similaire à l'étude de Reitsema (2012) chez *Trachypithecus francoisi* qui a noté que le nourrisson est sevré beaucoup plus tard en utilisant des données d'isotopes stables fécaux plutôt que des données observationnelles. Cela montre que si on s'était basé seulement sur les observations, on dirait que ces nourrissons sont sevrés plus tôt, faussant ainsi leur vrai âge de sevrage nutritionnel.

L'origine de ce comportement peut provenir d'un ancêtre commun de *T. francoisi* et *Colobus vellerosus* appartenant à la même sous-famille des colobinés. Le trait pourrait aussi être adaptatif à la survie. Les deux espèces ont un fort taux d'infanticide (71,4% pour *C. vellerosus*; Teichroeb et Sicotte 2008). Si les nourrissons tètent la nuit, lorsque le mâle dort, cela peut laisser croire au mâle que le nourrisson est sevré. Puisque les femelles de *C. vellerosus* ne montrent aucun signe extérieur d'ovulation, les mères pourraient se comporter comme si elles étaient sexuellement réceptives avec les mâles même si elles sont encore en train d'allaiter. En outre, la lactation et la grossesse peuvent se produire simultanément chez cette espèce (Vayro et al. 2021). Il est donc

possible que les mères maintiennent une faible lactation pour leurs enfants, qui sont allaités exclusivement la nuit, tout en reprenant leur ovulation et en devenant à nouveau en gestation avec le nouveau mâle dominant. Le sevrage comportemental durant la journée avec la poursuite de l'allaitement nocturne pourrait donc être une contre-stratégie adaptative à l'infanticide. Cette dernière pourrait être utilisée par les mères et les nourrissons de *C. vellerosus* pour éviter une éventuelle agression de la part des mâles adultes tout en permettant aux nourrissons de bénéficier des avantages nutritionnels et immunologiques de la poursuite de l'ingestion du lait maternel pendant quelques mois supplémentaires avant le sevrage physiologique complet. Plus d'études seraient nécessaires afin de comprendre l'apparition et la persistance d'allaitement nocturne sans allaitement diurne chez *C. vellerosus* et d'autres primates, afin de comprendre sa signification adaptative. Pour le moment, il y a peu d'études nous permettant d'étayer cette hypothèse. L'étude de Bădescu et coauteurs (2017) sur les *Pan troglodytes* (une espèce où l'infanticide est fréquent), montrent que l'âge au sevrage nutritionnel a généralement eu lieu plus tôt qu'observé. Seulement un nourrisson *P. troglodytes* était nourri la nuit alors que les données isotopiques le concernant suggéraient qu'il avait déjà été sevré (Bădescu, communication personnelle).

En conclusion, on observe que les données isotopiques enregistrent en moyenne un âge au sevrage nutritionnel calculé similaire à l'âge au sevrage nutritionnel déterminé *via* les observations comportementales ou un âge au sevrage nutritionnel plus tardif qu'observé. Nos prédictions sur les variations interindividuelles de l'âge au sevrage nutritionnel sont fondées, montrant que l'âge au sevrage nutritionnel varie avec une fourchette de 6 à 17 mois. Cependant, l'âge des premières consommations de nourritures solides n'a pu être vérifié. J'ai pu constater que l'inclusion d'aliments solides dans le régime alimentaire des nourrissons est également progressive, et qu'elle se produit simultanément à la diminution de la dépendance des nourrissons au lait maternel au fur et à mesure qu'ils vieillissent.

### **4.3.2 Sevrage cyclique**

Cette section s'intéressera au nourrisson X4 et I2 qui ne sont pas observés en train de téter et qui ont obtenus des résultats montrant qu'ils sont sevrés, puis reviennent en lactation. Cela peut indiquer un processus de sevrage cyclique, les nourrissons dépendants plus ou moins du lait maternel d'un mois à l'autre.

Le sevrage cyclique est un phénomène rare caractérisé par une alternance entre l'allaitement et l'autonomie nutritive. Il n'a été observé pour le moment que chez les orangs-outangs (*Pongo*

*pygmaeus* et *Pongo abelii*) (Smith et al. 2017). Ces primates ont la durée de lactation la plus lente pouvant atteindre jusqu'à neuf ans d'âge au sevrage nutritionnel (Alvarez 2000; Kennedy 2005; Smith et al. 2017). Ces longues histoires de vie peuvent s'expliquer par la nature imprévisible de leur habitat : la disponibilité des ressources de haute qualité (les fruits) fluctue énormément et varient inter et intra-annuellement (Alvarez 2000). Smith et coauteurs (2017) ont étudié ce phénomène à travers l'analyse du baryum dans les dents. Des valeurs hautes de baryum dans les dents sont associées à une consommation de lait maternel ce qui est observé lors de la première année suivant la naissance. Smith et ses collègues notent ensuite une alternance de croissance et de décroissance épisodique de concentration de baryum qui persiste sur plusieurs années. La décroissance semble être liée aux périodes de disponibilité des fruits, quand les nourrissons dépendent moins du lait maternel. La croissance en baryum est liée à une absence de nourriture, ce qui pousse les nourrissons à allaiter leur mère à nouveau, car leur capacité à chercher de la nourriture, ainsi que leurs réserves de graisse ont baissé.

Dans le cas de notre étude, les nourrissons I2 et X4 enregistraient la même alternance d'enrichissement/appauvrissement en isotope lourd d'azote ( $^{15}\text{N}$ ). Le manque de nourriture de qualité ne pourrait pas expliquer cette alternance, car :

1) la collecte de matières fécales et d'observations a eu lieu entre juin et octobre, ce qui correspond à la saison des pluies quand la disponibilité de nourriture devrait être la plus élevée pour *Colobus vellerosus* à BFMS (Saj et al. 2005) ;

2) les nourrissons vivent dans un groupe où la disponibilité alimentaire serait élevée avec 12 arbres par hectare pour le groupe WT, comparée au groupe SP qui n'a que 6 arbres par hectare; et

3) que les périodes de disponibilité alimentaire ne sont pas imprévisibles au BFMS (Rissling 2018; Saj et al. 2005). Cependant, les analyses de données phénologiques effectuées par Rissling (2017) montrent que les feuilles jeunes plus nutritives, riches en protéine et faciles à digérer ont un indice de disponibilité d'un ordre compris entre 0,25 et 1 sur 4 durant la durée de lactation de I2 et X4, donc disponibles en très petite quantité sur le territoire (entre mai et septembre 2017). En revanche, les feuilles mûres ont un indice de disponibilité compris entre 3 et 3,75 sur 4 lors de cette même période, donc ces aliments sont largement disponibles sur le territoire en grande quantité (Rissling 2018). Les feuilles mûres sont considérées comme des aliments de deuxième recours (*fallback foods*) et les jeunes feuilles sont préférées, car elles sont plus riches en protéines et plus faciles à digérer. Considérons que les nourrissons auraient commencé à manger des feuilles vers l'âge de

trois mois en mars 2017, lorsque l'indice de disponibilité des feuilles jeunes était de 2 sur 4, donc plus ou moins disponible en grande quantité sur le territoire. Entre mars et septembre, la disponibilité des jeunes feuilles décroît continuellement. Les nourrissons auraient commencé à ingérer des nourritures solides, mais la baisse de disponibilité « les aurait obligés » à reconsommer du lait maternel, ne pouvant pas jouir pleinement des nutriments contenus dans les feuilles mûres, car leur appareil digestif n'était pas encore assez apte à digérer la cellulose (Lambert 1998; Langer 2003).

Une autre explication pour le sevrage cyclique observé chez deux nourrissons serait que les femelles stoppent la lactation lors de l'apparition d'un nouveau mâle dominant, afin d'éviter l'infanticide de leur progéniture (Hrdy 1974) et la reprennent lorsque le mâle dominant s'est reproduit. Cela expliquerait pourquoi les nourrissons sont sevrés jeunes, cependant, on observe un retour à la lactation deux fois en l'espace de quatre mois pour X4, il semble peu probable que la femelle aurait interrompu momentanément la lactation pour la reprendre, au risque que son nourrisson se fasse tuer par le mâle dominant.

Une espèce étroitement apparentée à *C.vellerosus*, le langur à tête blanche (*Trachypithecus leucocephalus*), rejette souvent les nourrissons temporairement avant leur âge habituel de sevrage (Zhao et al. 2008). Cette autonomie précoce permettrait à la femelle de réduire le temps de lactation qui est coûteux énergétiquement et donc, de lui donner plus de temps pour la recherche de ressources. Cette stratégie lui permet de gagner de l'énergie et d'avoir un lait de qualité tout en maintenant ses liens sociaux comme le toilettage (Zhao et al. 2008). Cette stratégie pourrait aussi être pratiquée par les femelles *C. vellerosus*, car elles ont généralement des relations pacifiques entre elles avec une hiérarchie de type individualiste, les liens sociaux entre femelles étant donc très importants (Wikberg et al. 2013).

#### **4.4 Variations intergroupes de l'âge au sevrage nutritionnel**

La disponibilité de la nourriture est un facteur qui permet d'expliquer les différences intergroupes d'âges au sevrage. Selon Alvarez (2000), certaines femelles ajustent l'évènement de sevrage nutritionnel selon les périodes où la disponibilité de la nourriture est la plus élevée (Alvarez 2000). Cela facilite la transition pour les nourrissons de la consommation de lait maternel à l'autonomie nutritive et augmente leurs chances de survie post-sevrage (Risling 2018). Plusieurs études ont montré le lien entre l'approvisionnement de nourriture en quantité suffisante et de qualité

avec un jeune âge au sevrage, notamment chez *Homo sapiens* (Altmann & Alberts 2005; Lee 1987). D'autres études chez les primates non humains montrent aussi que des nourrissons dans certains groupes sont sevrés plus tôt si la disponibilité alimentaire est plus favorable (Borries et al. 2001; Zhao et al. 2008). Rissling (2018) arrive aussi à la conclusion que les nourrissons *Colobus vellerosus* appartenant aux groupes les mieux pourvus de nourriture sont ceux qui sont sevrés le plus vite, en ordre croissant de moyenne d'âge au sevrage nutritionnel des nourrissons du groupe (WW :12 mois; RT :13,5 mois WT : 17 mois). Mes analyses sur les mêmes individus indiquent, au contraire, que l'apport alimentaire n'est pas suffisant pour expliquer la précocité de sevrage et que les nourrissons dans les groupes avec la plus haute disponibilité alimentaire sont ceux qui sont sevrés le plus tardivement, en ordre croissant de moyenne d'âge au sevrage nutritionnel des nourrissons du groupe (WW : 14,5 mois, RT : 17 mois et WT exclu du classement, car les nourrissons sont non sevrés). Mes résultats concordent davantage avec les études de Borries et coauteurs (2008) qui ont noté que l'âge au sevrage nutritionnel tardif est corrélé avec un plus grand nombre d'individus dans un groupe (RT = 37 individus ; WW = 26 individus ; WT = 12 individus). Plus un groupe comporte d'individus, moins il y a de la nourriture en quantité suffisante pour chaque individu dans le groupe, et ce, même si le territoire comporte un grand nombre d'arbres. Chez *C. vellerosus*, l'aliment principal (les feuilles) est de basse qualité (par rapport aux fruits), abondant, et dispersé de manière éparse sur le territoire de sorte que la monopolisation est impossible. Plus il y a d'individus dans un groupe, plus la compétition pour les ressources est probable. La compétition privilégierait la stratégie de la vitesse (principe du « premier arrivé, premier servi ») et la quantité de nourriture allouée à un individu varierait selon sa capacité à atteindre les ressources rapidement (Sterck et al. 1997). Donc, les nourrissons auront plus de mal à atteindre l'autonomie nutritive s'ils ne peuvent consommer la quantité journalière de feuilles, nécessaire pour leur développement.

Conformément à mes prédictions, il y a des variations d'âges au sevrage inter-groupe, mais contrairement à mes prédictions, l'apport alimentaire seul ne suffit pas pour expliquer les variations inter-groupes. Les raisons quant à la variation de l'âge au sevrage nutritionnel sont davantage multifactorielles. Cependant, il est pertinent de préciser que ces différences observées dans l'ordre de la moyenne d'âge au sevrage nutritionnel peuvent être biaisées, car je n'ai pas calculé l'âge au sevrage nutritionnel isotopique de tous les nourrissons d'un groupe.

## **4.5 Limites**

### **4.5.1 Précisions des analyses**

Les analyses effectuées en double et en triple permettent de s'assurer que les valeurs obtenues sont précises et ne varient pas d'une analyse à une autre. Pour la majorité des échantillons répliqués, les valeurs oscillaient sur plus de 0,7 %. Seulement trois individus ont révélé des valeurs avec une différence supérieure pouvant atteindre 1,4 %. Une raison pouvant expliquer ces différences est que la matière fécale n'était pas parfaitement homogénéisée lors de la préparation des échantillons. Certaines masses de l'échantillon pouvaient contenir des éléments non digérés, ce qui pourrait expliquer que dans un même échantillon on retrouve des masses contenant davantage de nourritures non digérées ou davantage de nourritures digérées et de cellules épithéliales.

### **4.5.2 Collecte des données**

En raison de la pandémie de COVID-19 et des restrictions sanitaires m'empêchant de me rendre sur le terrain au Ghana, je n'ai pu récolter davantage de données, surtout chez les nourrissons les plus jeunes (je n'ai aucun échantillon fécal d'un nourrisson âgé de moins de cinq mois). Le nombre d'échantillons pour chaque nourrisson varie aussi grandement avec certains nourrissons représentés par seulement trois échantillons sur deux mois et d'autres qui ont vingt échantillons sur quatre mois. Il est donc difficile de déceler des tendances chez les nourrissons. Autre contrainte, la période de collecte des matières fécales est plus courte que celle des observations. Il est donc quelquefois difficile de dire si le sevrage comportemental et le sevrage physiologique concordent. Enfin, il est difficile de comparer les différences inter-groupes vu que dans mon étude, un groupe et certains nourrissons de l'étude observationnelle ne sont pas représentés dans mon échantillon.

## **4.6 Futures directions**

### **4.6.1 Âge au sevrage**

Un des aspects limitatifs de notre étude est la collecte de données. Afin de clarifier la fourchette d'âge du sevrage, il est important de : collecter des échantillons comportementaux et physiologiques à la même fréquence et pendant la même durée; de collecter un nombre

d'échantillons plus représentatifs du groupe d'étude; et de collecter un nombre constant d'échantillons pour chaque nourrisson.

#### **4.6.2 Aliments et disponibilité**

Une autre limitation de notre étude qui émerge est le manque d'informations sur la diète. Connaître le régime alimentaire des nourrissons permettrait de connaître les valeurs isotopiques du carbone et de l'azote ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) des aliments et à comprendre la différence régime-fèces. Pour cela, plusieurs chercheurs prônent la récolte des plantes consommées et le calcul de leurs ratios isotopiques. Rissling (2018) a collecté des données sur les plantes consommées, mais plusieurs facteurs font varier le ratio isotopique d'une même plante, par exemple, les parties de la plante consommées (feuilles, fruits, graines, tiges), la saisonnalité, la luminosité, les précipitations, et la hauteur de la canopée (Blumenthal et al. 2016; Crowley 2012). Enfin, l'étude de la disponibilité de la nourriture et de la saisonnalité peut aider à mieux comprendre les schémas cycliques d'allaitement observés, et à comprendre si les différences d'âge de sevrage intraespèces sont reliées à des facteurs énergétiques pour les femelles ou à d'autres facteurs sociaux.

#### **4.6.3 Différences interindividus et inter-groupes de l'âge au sevrage.**

Parmi les nombreux moments clés de l'histoire de vie d'un individu, l'âge du sevrage est l'un des plus importants. Les différences interindividuelles dans les âges de sevrage peuvent entraîner des différences dans les intervalles entre les naissances, le nombre de descendants et plus généralement dans le succès reproductif des femelles. Pour comprendre ces différences, plusieurs facteurs doivent être pris en considération lors de la collecte de données. Généralement, ces informations sont collectées, mais dans mon cas je n'ai pas été sur le terrain. Il est important de connaître le rang de dominance, l'aloparentalité et autres facteurs qui influent sur l'âge au sevrage nutritionnel et la durée de lactation chez les femelles.



## Conclusion

Cette étude a montré que la détermination du sevrage *via* des isotopes stables est une méthode qui fonctionne et éclaire des comportements difficiles à observer comme la tétée de réconfort et la lactation nocturne. Croiser les deux méthodes permet de valider à la fois les observations et la manipulation des échantillons fécaux.

La figure 17 résume le profil isotopique du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) type du processus de sevrage d'un nourrisson. Les valeurs maternelles sont normalisées à zéro, car on s'intéresse à la différence des valeurs du nourrisson par rapport à la mère. Les valeurs supérieures à zéro indiquent un enrichissement en isotope lourd chez le nourrisson par rapport à la mère et les valeurs inférieures à zéro indiquent un appauvrissement en isotope lourd chez le nourrisson par rapport à la mère. Le graphique est divisé en quatre phases : les deux premières sont caractérisées par une consommation d'abord exclusive, puis partielle de lait maternel, les deux dernières sont caractérisées par une consommation exclusive d'aliments solides.

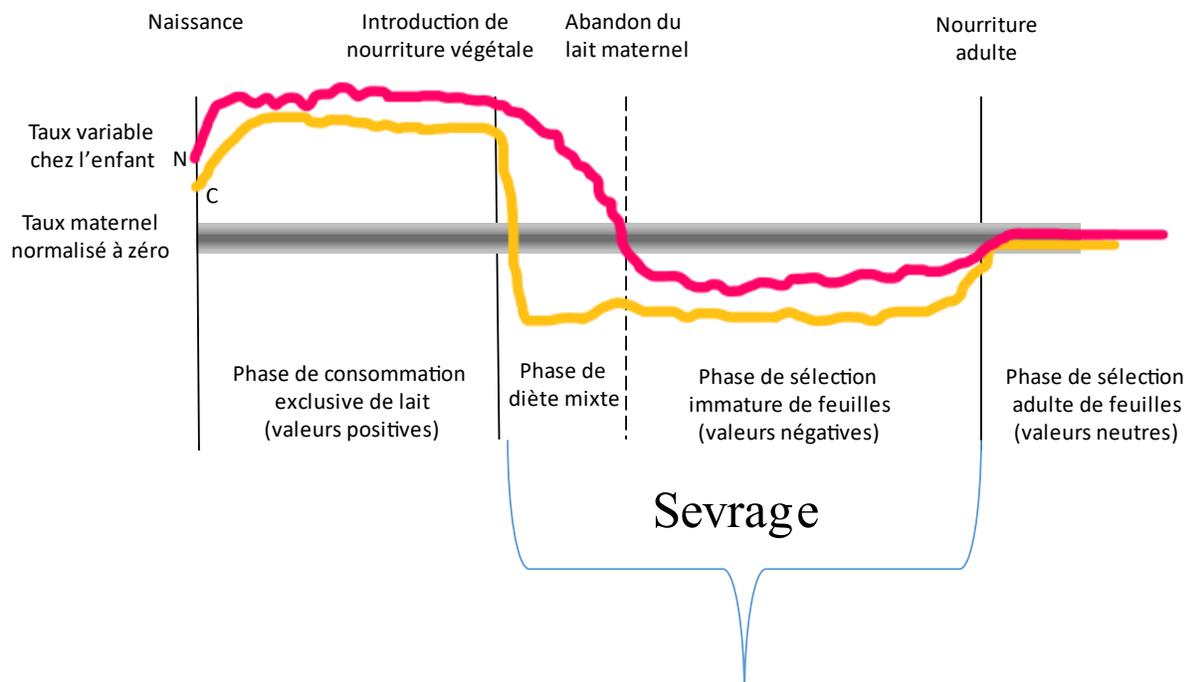


Figure 17. – Croquis synthétisant le profil type du processus de sevrage d'un nourrisson en se basant sur l'étude isotopique du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).

Le graphique est plus approprié pour un sevrage normal, par opposition à un sevrage précoce. En effet, certains nourrissons de mon étude ont été sevrés à un jeune âge par rapport aux autres. Rappelons que le sevrage est un processus débutant par une consommation exclusive de lait maternel, s'ensuit une diminution relative de la contribution du lait maternel au profit d'aliments solides et s'achève par la fin de la lactation et l'indépendance nutritive.

Une distinction entre un âge au sevrage nutritionnel précoce et normal est pertinente. Si l'âge au sevrage nutritionnel normal est un produit de l'évolution favorisant le *fitness*, l'âge au sevrage nutritionnel précoce serait dû à des facteurs sociaux, comme l'infanticide, le rang de dominance, mais aussi environnementaux, comme l'accès à l'alimentation de qualité et les pénuries de nourritures. Le graphique dans le cas d'un sevrage précoce serait différent du cas d'un sevrage normal, d'abord en termes de temps, car les mêmes événements auraient lieu, mais dans un laps de temps plus restreint, mais on pourrait aussi observer un enrichissement en  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  dans les matières fécales. Il a été expliqué plus haut qu'un enrichissement en isotope lourd pouvait indiquer une surreprésentation des matières végétales dans les fèces. Un sevrage précoce impliquerait que le nourrisson ait été sevré sans que son appareil digestif soit complètement formé, la digestion étant plus difficile : on risquerait de trouver des matières végétales non digérées dans les fèces et donc, un enrichissement en isotope lourd. Le sevrage précoce implique aussi un passage à l'âge adulte accéléré qui pourrait entraîner des conséquences comme une capacité plus faible à métaboliser les aliments, et donc, à nécessiter plus de nourriture pour obtenir une quantité d'énergie similaire nécessaire au *fitness*. Le type de sevrage serait déterminant à la qualité de la vie adulte (développement de l'appareil digestif, capacité métabolique, énergie, taille) (aspect évolutif) et pourrait jouer un rôle dans sa position dans la société (rang de dominance) ainsi que dans son succès reproducteur. Le sevrage n'est donc pas conceptualisé seulement comme la fin des rapports entre l'enfant et la mère, mais aussi comme une phase qui sera déterminante pour la vie adulte.

D'un point de vue méthodologique, la détermination de l'âge au sevrage nutritionnel par l'étude biochimique ne donnerait pas seulement une précision supplémentaire quant à l'âge au sevrage nutritionnel observé, mais elle permettrait aussi de mieux comprendre d'autres types de sevrage comme le sevrage précoce et le sevrage cyclique.

On peut se demander si le sevrage précoce constitue une forme d'adaptation permettant de mieux survivre aux variations d'environnement d'origines naturelles ou anthropiques.

Les âges de sevrage et la chronologie de lactation des femelles sont importants afin d'établir l'histoire de vie caractéristique d'une espèce, et influencent la croissance de ses populations, ce qui affecte en fin de compte la trajectoire évolutive d'une espèce. Cette étude fournit les données primaires nécessaires à la reconstitution de l'histoire de vie des colobes, qui, comparées à celles d'autres primates, aideront à délimiter les forces évolutives qui ont mené aux stratégies de lactation des femelles, de l'alimentation et du développement des nourrissons humains (Kennedy 2005; Sellen 2009).

Enfin, étudier les variations dans le sevrage et la lactation contribuera à la compréhension des conditions alimentaires favorisant la reproduction et la survie des progénitures, qui peut aider à la conservation des colobes magistrat *Colobus vellerosus* et d'autres espèces apparentées (Chapman et al. 2006).



## Références bibliographiques

- Altmann, J. (1980). *Baboon mother and infants*. The University of Chicago Press.
- Altmann, J., & Alberts, S. C. (2005). Growth rates in a wild primate population: Ecological influences and maternal effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(5), 490-501. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0870-x>
- Altmann, J., & Samuels, A. (1992). Costs of maternal care: Infant-carrying in baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(6), 391-398. <https://doi.org/10.1007/BF00170168>
- Alvarez, H. P. (2000). Grandmother hypothesis and primate life histories. *American Journal of Physical Anthropology*, 113(3), 435-450.
- Ambrose, S. H. (1991). Effects of diet, climate, and physiology on nitrogen isotope abundances in terrestrial foodwebs. *Journal of Archaeological Science*, 18(3), 293-317. [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(91\)90067-Y](https://doi.org/10.1016/0305-4403(91)90067-Y)
- Bădescu, I. (2017). *Infant care, nutritional development, and lactation in chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda* [PhD thesis]. University of Toronto.
- Bădescu, I., Katzenberg, M. A., Watts, D. P., & Sellen, D. W. (2017). A novel fecal stable isotope approach to determine the timing of age-related feeding transitions in wild infant chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*, 162(2), 285-299. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23116>
- Bădescu, I., Sicotte, P., Sandel, A. A., Desruelle, K. J., Curteanu, C., Watts, D. P., & Sellen, D. W. (2020). Premasticated food transfer by wild chimpanzee mothers with their infants: Effects of maternal parity, infant age and sex, and food properties. *Journal of Human Evolution*, 143, 102794. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2020.102794>
- Bădescu, I., Sicotte, P., Ting, N., & Wikberg, E. C. (2015). Female parity, maternal kinship, infant age and sex influence natal attraction and infant handling in a wild colobine. *American Journal of Primatology*, 77(4), 376-387.
- Bădescu, I., Watts, D. P., Katzenberg, M. A., & Sellen, D. W. (2016). Alloparenting is associated with reduced maternal lactation effort and faster weaning in wild chimpanzees. *Royal Society Open Science*, 3(11), 1-14. <https://doi.org/10.1098/rsos.160577>

- Bădescu, I., Wikberg, E. C., MacDonald, L. J., Fox, S. A., Vayro, J. V., Crotty, A., & Sicotte, P. (2016). Infanticide pressure accelerates infant development in a wild primate. *Animal Behaviour*, *114*, 231-239. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.02.013>
- Barton, R. A. (1996). Neocortex size and behavioural ecology in primates. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *263*(1367), 173-177. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0028>
- Bauchop, T., & Martucci, R. W. (1968). Ruminant-Like Digestion of the Langur Monkey. *Science*, *161*(3842), 698-700.
- Bercovitch, F. B. (2002). Sex-Biased Parental Investment in Primates. *International Journal of Primatology*, *23*(4), 17.
- Bezanson, M., & McNamara, A. (2019). The what and where of primate field research may be failing primate conservation. *Evolutionary Anthropology*, *28*(4), 166-178.
- Blomquist, G. E., Sade, D. S., & Berard, J. D. (2011). Rank-Related Fitness Differences and Their Demographic Pathways in Semi-Free-Ranging Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*). *International Journal of Primatology*, *32*(1), 193-208. <https://doi.org/10.1007/s10764-010-9461-z>
- Blumenthal, S. A., Chritz, K. L., Rothman, J. M., & Cerling, T. E. (2012). Detecting intraannual dietary variability in wild mountain gorillas by stable isotope analysis of feces. *PNAS*, *109*(52), 21277-21282.
- Blumenthal, S. A., Rothman, J. M., Chritz, K. L., & Cerling, T. E. (2016). Stable isotopic variation in tropical forest plants for applications in primatology. *American Journal of Primatology*, *78*(10), 1041-1054.
- Boesch, C. (1997). Evidence for dominant wild female chimpanzees investing more in sons. *Animal Behaviour*, *54*(4), 811-815.
- Borries, C., Koenig, A., & Winkler, P. (2001). Variation of life history traits and mating patterns in female langur monkeys (*Semnopithecus entellus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *50*, 391-402.
- Borries, C., Larney, E., Lu, A., Ossi, K., & Koenig, A. (2008). Costs of group size: Lower developmental and reproductive rates in larger groups of leaf monkeys. *Behavioral Ecology*, *19*(6), 1186-1191. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn088>

- Borries, C., Lu, A., Ossi-Lupo, K., Larney, E., & Koenig, A. (2011). Primate life histories and dietary adaptations: A comparison of Asian colobines and Macaques. *American Journal of Physical Anthropology*, 144(2), 286-299.
- Borries, C., Lu, A., Ossi-Lupo, K., Larney, E., & Koenig, A. (2014). The meaning of weaning in wild Phayre's leaf monkeys: Last nipple contact, survival, and independence. *American Journal of Physical Anthropology*, 154(2), 291-301.
- Brent, L. J. N., Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2008). Preliminary assessment of natal attraction and infant handling in wild *Colobus vellerosus*. *American Journal of Primatology*, 70(1), 101-105.
- Buikstra, J. E., Konigsberg, L. W., & Bullington, J. (1986). Fertility and the Development of Agriculture in the Prehistoric Midwest. *American Antiquity*, 51(3), 528-546.
- Butynski, T. M., Grubb, P., & Kingdon, J. (2013). *Procolobus Badius* western red colobus (*Bay colobus*). In T. M. Butynski, J. Kingdon, & J. Kalina (Éds.), *Mammals of Africa, vol 2* (p. 128-133). Bloomsbury Publishing.
- Chapman, C. A., Lawes, M. J., & Eeley, H. A. C. (2006). What hope for African primate diversity? *African Journal of Ecology*, 44(2), 116-133.
- Charnov, E. L., & Berrigan, D. (2005). Why do female primates have such long lifespans and so few babies? Or Life in the slow lane. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 1(6), 191-194. <https://doi.org/10.1002/evan.1360010604>
- Clutton-Brock, T. H., & Harvey, P. H. (1980). Primates, brains, and ecology. *Journal of Zoology*, 190(3), 309-323. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1980.tb01430.x>
- Codron, D., Lee-Thorp, J. A., Sponheimer, M., de Ruiter, D., & Codron, J. (2006). Inter- and intrahabitat dietary variability of chacma baboons (*Papio ursinus*) in South African savannas based on fecal  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ , and %N. *American Journal of Physical Anthropology*, 129(2), 204-214.
- Crotty, A. M. M. (2016). *Influences on Lactation Length and the Timing of Weaning Events in Colobus vellerosus* [Master thesis]. University of Calgary.
- Crowley, B. E. (2012). Stable isotope techniques and applications for primatologists. *International Journal of Primatology*, 33, 673-701.
- Crowley, B. E., Reitsema, L. J., Oelze, V. M., & Sponheimer, M. (2016). Advances in primate stable isotope ecology-Achievements and future prospects: Advances in Primate Isotope Ecology. *American Journal of Primatology*, 78(10), 995-1003. <https://doi.org/10.1002/ajp.22510>

- D'Ortenzio, L., Brickley, M., Schwarcz, H., & Prowse, T. (2015). You are not what you eat during physiological stress: Isotopic evaluation of human hair: Isotopic Evaluation of Human Hair. *American Journal of Physical Anthropology*, 157(3), 374-388. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22722>
- Davies, G., & Oates, J. (1994). What are the Colobines? In *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour and Evolution*. Cambridge University Press.
- DeCasien, A. R., Williams, S. A., & Higham, J. P. (2017). Primate brain size is predicted by diet but not sociality. *Nature Ecology & Evolution*, 1(0112), 1-10.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42(5), 495-506. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0)
- Deschner, T., Fuller, B. T., Oelze, V. M., Boesch, C., Hublin, J.-J., Mundry, R., Richards, M. P., Ortmann, S., & Hohmann, G. (2012). Identification of energy consumption and nutritional stress by isotopic and elemental analysis of urine in bonobos (*Pan paniscus*): Isotopic analysis of nutritional stress in bonobo urine. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 26(1), 69-77. <https://doi.org/10.1002/rcm.5312>
- Dettwyler, K. A. (1995). A time to wean: The hominid blueprint for the natural age of weaning in modern human populations. In Stuart-Macadam & K. A. Dettwyler (Éds.), *Breastfeeding: Biocultural Perspectives* (p. 39-73). Aldine De Gruyter.
- Di Bitetti, M. S., & Janson, C. H. (2000). When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in neotropical primates. *American Journal of Primatology*, 50(2), 109-130. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(200002\)50:2<109::AID-AJP2>3.0.CO;2-W](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(200002)50:2<109::AID-AJP2>3.0.CO;2-W)
- Fahy, G. E., Richards, M. P., Fuller, B. T., Deschner, T., Hublin, J.-J., & Boesch, C. (2014). Stable nitrogen isotope analysis of dentine serial sections elucidates sex differences in weaning patterns of wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology*, 153(4), 635-642.
- Fairbanks, L. A. (2000). Maternal investment throughout the life span in Old World monkeys. In P. F. Whitehead (Éd.), *Old World Monkeys*. Cambridge University Press.
- Fargey, P. J. (1992). Boabeng–Fiema Monkey Sanctuary – an example of traditional conservation in Ghana. *Oryx*, 26(3), 151-156. <https://doi.org/10.1017/S0030605300023589>

- Fedigan, L. M. (2003). Impact of Male Takeovers on Infant Deaths, Births and Conceptions in *Cebus capucinus* at Santa Rosa, Costa Rica. *International Journal of Primatology*, 24(4), 723-741.
- Fogel, M. L., Tuross, N., & Owsley, D. W. (1989). Nitrogen isotope tracers of human lactation in modern and archaeological populations. *Annual Report of the Director, Geophysical Laboratory, Carnegie Institute of Washington.*, 89, 111-117.
- Fry, B. (2006). *Stable isotope ecology*. Springer.
- Fuchs, S. (1981). Consequences of Premature Weaning on the Reproduction of Mothers and Offspring in Laboratory Mice. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 55(1), 19-32. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1981.tb01257.x>
- Fuller, B. T., Fuller, J. L., Harris, D. A., & Hedges, R. E. M. (2006). Detection of Breastfeeding and Weaning in Modern Human Infants with Carbon and Nitrogen Stable Isotope Ratios. *American Journal of Physical Anthropology*, 129(2), 279-293.
- Gomendio, M. (1991). Parent/offspring conflict and maternal investment in rhesus macaques. *Animal Behaviour*, 42(6), 993-1005. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80152-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80152-6)
- Goodwin, R. M., Gonedelé Bi, S., Wiafe, E. D., & Oates, J. F. (2012). White-Thighed Colobus *Colobus vellerosus*. In C. Schwitzer, R. A. Mittermeier, A. B. Rylands, F. Chiozza, E. A. Williamson, D. Byler, S. Wich, T. Humle, C. Johnson, H. Mynott, & G. McCabe (Éds.), *Primates in Peril: The World's 25 Most Endangered Primates 2010-2012* (p. 36-39).
- Handley, L. L., Austin, A. T., Robinson, D., Scrimgeour, C. M., Raven, J. A., Heaton, T. H. E., Schmidt, S., & Stewart, G. R. (1999). The  $^{15}\text{N}$  natural abundance ( $\delta^{15}\text{N}$ ) of ecosystem samples reflects measures of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology*, 26(2), 185-199. <https://doi.org/10.1071/PP98146>
- Haraway, D. J. (1989). *Primate visions: Gender, race, and nature in the world of modern science*. Routledge.
- Harrington, J. E. (1978). Development of Behavior in *Lemur macaco* in the First Nineteen Weeks. *Folia Primatologica*, 29, 107-128.
- Harvey, P. H., & Clutton-Brock, T. H. (1985). Life History Variation in Primates. *Evolution*, 39(3), 559-581. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00395.x>
- Hawkes, K., & Coxworth, J. E. (2013). Grandmothers and the evolution of human longevity: A review of findings and future directions: A Review of Findings and Future Directions. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 22(6), 294-302. <https://doi.org/10.1002/evan.21382>

- Hawkes, K., O'Connell, J. F., & Blurton Jones, N. G. (2002). Human life histories: Primate trade-offs, grandmothing socioecology, and the fossil record. In P. M. Kappeler & M. E. Pereira (Éds.), *Primate life histories and socioecology* (p. 204-232). The University of Chicago Press.
- Herrera M., L. G., Hobson, K. A., M., L. M., Ramírez P., N., Méndez C., G., & Sánchez-Cordero, V. (2001). Sources of Protein in two Species of Phytophagous Bats in a Seasonal Dry Forest: Evidence from Stable-Isotope Analysis. *Journal of Mammalogy*, 82(2), 352-361. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2001\)082<0352:SOPITS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2001)082<0352:SOPITS>2.0.CO;2)
- Herrscher, E. (2013). Détection isotopique des modalités d'allaitement et de sevrage à partir des ossements archéologiques. In *Cahiers de Nutrition et de Diététique* (Vol. 48, p. 75-85). Elsevier Masson.
- Hinde, K., & Milligan, L. A. (2011). Primate milk: Proximate mechanisms and ultimate perspectives. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 20(1), 9-23. <https://doi.org/10.1002/evan.20289>
- Hiraiwa, M. (1981). Maternal and alloparental care in a troop of free-ranging Japanese monkeys. *Primates*, 22(3), 309-329. <https://doi.org/10.1007/BF02381573>
- Hrdy, S. B. (1974). Male-Male Competition and Infanticide Among the Langurs (*Presbytis Entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatologica*, 22(1), 19-58.
- Hrdy, S. B. (2005a). Comes the child before man: How cooperative breeding and prolonged postweaning dependence shaped human potential. In B. S. Hewlett & M. E. Lamb (Éds.), *Hunter-Gatherer Childhoods: Evolutionary, Developmental, and Cultural Perspectives* (p. 65-91). Routledge.
- Hrdy, S. B. (2005b). Evolutionary context of human development: The cooperative breeding model. In C. S. Carter & L. Ahnert (Éds.), *Attachment and Bonding: A New Synthesis* (p. 9-32). MIT Press.
- Humphrey, L. T. (2010). Weaning behaviour in human evolution. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 21(4), 453-461. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2009.11.003>
- Hwang, Y. T., Millar, J. S., & Longstaffe, F. J. (2007). Do  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of feces reflect the isotopic composition of diets in small mammals? *Canadian Journal of Zoology*, 85(3), 388-396.
- Jablonski, N. G., Whitfort, M. J., Roberts-Smith, N., & Qinqi, X. (2000). The influence of life history and diet on the distribution of catarrhine primates during the Pleistocene in eastern Asia. *Journal of Human Evolution*, 39(2), 131-157.

- Jenkins, S. G., Partridge, S. T., Stephenson, T. R., Farley, S. D., & Robbins, C. T. (2001). Nitrogen and carbon isotope fractionation between mothers, neonates, and nursing offspring. *Oecologia*, *129*, 336-341.
- Jones, J. H. (2011). Primates and the Evolution of Long, Slow Life Histories. *Current Biology*, *21*(18), R708-R717.
- Kankam, B. O., & Sicotte, P. (2013). The Effect of Forest Fragment Characteristics on Abundance of *Colobus vellerosus* in the Forest-Savanna Transition Zone of Ghana. *Folia Primatologica*, *84*(2), 74-86. <https://doi.org/10.1159/000348307>
- Kaplan, H., Hill, K., Lancaster, J., & Hurtado, A. M. (2000). A theory of human life history evolution: Diet, intelligence, and longevity. *Evolutionary Anthropology*, *9*(4), 156-185.
- Katzenberg, M. A., Saunders, S. R., & Fitzgerald, W. R. (1993). Age Differences in Stable Carbon and Nitrogen Isotope Ratios in a Population of Prehistoric Maize Horticulturists. *American Journal of Physical Anthropology*, *90*(3), 267-281.
- Kennedy, G. (2005). From the ape's dilemma to the weanling's dilemma: Early weaning and its evolutionary context. *Journal of Human Evolution*, *48*(2), 123-145. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.09.005>
- Kirkpatrick, C. (2017). Asian Colobines. In M. Bezanson, K. C. MacKinnon, E. Riley, C. J. Campbell, K. A. I. A. Nekaris, A. Estrada, A. F. Di Fiore, S. Ross, L. E. Jones-Engel, B. Thierry, R. W. Sussman, C. Sanz, J. Loudon, S. Elton, & A. Fuentes (Éds.), *The International Encyclopedia of Primatology* (p. 1-2). John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/9781119179313.wbprim0194>
- Koch, P. L. (2007). Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates. In R. H. Michener & K. Lajtha (Éds.), *Stable isotopes in ecology and environmental science* (2nd ed). Blackwell.
- Krueger, H. W., & Sullivan, C. H. (1984). Models for Carbon Isotope Fractionation Between Diet and Bone. In J. R. Turnlund & P. E. Johnson (Éds.), *American chemical society symposium series*, *258*. *Stable isotopes in nutrition*. (p. 205-220). American Chemical Society.
- Lai, Y. M. (1987). Habit and reproduction in captive white-headed langurs. *Wild Animal*, *38*(23-24).
- Lambert, J. E. (1998). Primate digestion: Interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. *Evolutionary Anthropology*, *7*(1), 8-20.
- Langer, P. (2003). Lactation, weaning period, food quality and digestive tract differentiations in Eutheria. *Evolution*, *57*(5), 1196-1215.

- Lee, D. K., In, J., & Lee, S. (2015). Standard deviation and standard error of the mean. *Korean Journal of Anesthesiology*, 68(3), 220. <https://doi.org/10.4097/kjae.2015.68.3.220>
- Lee, P. C. (1987). Nutrition, fertility, and maternal investment in primates. *Journal of Zoology*, 213(3), 409-422.
- Lee, P. C. (1996). The meanings of weaning: Growth, lactation, and life history. *Evolutionary Anthropology*, 5(3), 87-98.
- Lee, P. C. (2012). Growth and Investment in Hominin Life History Evolution: Patterns, Processes, and Outcomes. *International Journal of Primatology*, 33(6), 1309-1331. <https://doi.org/10.1007/s10764-011-9536-5>
- Lee, P. C., Majluf, P., & Gordon, I. J. (1991). Growth, weaning and maternal investment from a comparative perspective. *Journal of Zoology*, 225(1), 99-114. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb03804.x>
- Leigh, S. R. (1994). Ontogenetic correlates of diet in anthropoid primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 94(4), 499-522. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330940406>
- Loudon, A. S. I., & Racey, P. A. (1987). *Reproductive energetics in mammals*. [Symposium]. Zoological Society of London 57, Oxford, UK.
- Loudon, J. E., Sponheimer, M., Sauter, M. L., & Cuzzo, F. P. (2007). Intraspecific variation in hair  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) with known individual histories, behavior, and feeding ecology. *American Journal of Physical Anthropology*, 133(3), 978-985.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400881376>
- MacDonald, L. J. (2011). *Early infant development in Colobus vellerosus* [Master thesis]. University of Calgary.
- Majolo, B., Lehmann, J., de Bortoli Vizioli, A., & Schino, G. (2012). Fitness-related benefits of dominance in primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 147(4), 652-660. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22031>
- Marshall, J. D., Brooks, J. R., & Lajtha, K. (2007). Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. In R. Michener & K. Lajtha (Éds.), *Stable isotopes in ecology and environmental science* (2<sup>e</sup> éd., p. 22-60). Blackwell.
- Martin, P. (1984). The meaning of weaning. *Animal Behaviour*, 32(4), 1257-1259.

- Martinez del Rio, C., Wolf, N., Carleton, S. A., & Gannes, L. Z. (2009). Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews*, *84*(1), 91-111. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00064.x>
- McFarland, R., Murphy, D., Lusseau, D., Henzi, S. P., Parker, J. L., Pollet, T. V., & Barrett, L. (2017). The 'strength of weak ties' among female baboons: Fitness-related benefits of social bonds. *Animal Behaviour*, *126*, 101-106. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.02.002>
- McKey, D. B., Gartlan, J. S., Waterman, P. G., & Choo, G. M. (1981). Food selection by black colobus monkeys (*Colobus satanas*) in relation to plant chemistry. *Biological Journal of the Linnean Society*, *16*(2), 115-146. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1981.tb01646.x>
- Minagawa, M., & Wada, E. (1984). Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: Further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *48*(5), 1135-1140.
- Morell, V. (1993). Called 'Trimates', Three Bold Women Shaped Their Field. *Science*, *260*(5106), 420-425. <https://doi.org/10.1126/science.260.5106.420>
- Nash, L. T. (1978). The development of the mother-infant relationship in wild baboons (*Papio anubis*). *Animal Behaviour*, *26*, 746-759. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(78\)90141-0](https://doi.org/10.1016/0003-3472(78)90141-0)
- Neville, M. C., Anderson, S. M., McManaman, J. L., Badger, T. M., Bunik, M., Contractor, N., Crume, T., Dabelea, D., Donovan, S. M., Forman, N., Frank, D. N., Friedman, J. E., German, J. B., Goldman, A., Hadsell, D., Hambidge, M., Hinde, K., Horseman, N. D., Hovey, R. C., ... Williamson, P. (2012). Lactation and Neonatal Nutrition: Defining and Refining the Critical Questions. *Journal of Mammary Gland Biology and Neoplasia*, *17*(2), 167-188.
- Nijboer, J., & Clauss, M. (2006). *The Digestive Physiology of Colobine Primates* [PhD thesis]. University of Utrecht.
- Oelze, V. M. (2016). Reconstructing temporal variation in great ape and other primate diets: A methodological framework for isotope analyses in hair. *American Journal of Primatology*, *78*(10), 1004-1016.
- Oelze, V. M., Douglas, P. H., Stephens, C. R., Surbeck, M., Behringer, V., Richards, M. P., Fruth, B., & Hohmann, G. (2016). The Steady State Great Ape? Long Term Isotopic Records Reveal the Effects of Season, Social Rank and Reproductive Status on Bonobo Feeding Behavior. *PLOS ONE*, *11*(9), e0162091.
- Parry, G. D. (1981). The meanings of r- and K-selection. *Oecologia*, *48*, 260-264.

- Pelto, G. H., Zhang, Y., & Habicht, J.-P. (2010). Premastication: The second arm of infant and young child feeding for health and survival? *Maternal & Child Nutrition*, 6(1), 4-18. <https://doi.org/10.1111/j.1740-8709.2009.00200.x>
- Pereira, M. E., Klepper, A., & Simons, E. L. (1987). Tactics of care for young infants by forest-living ruffed lemurs (*Varecia variegata variegata*): Ground nests, parking, and biparental guarding. *American Journal of Primatology*, 13(2), 129-144. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350130204>
- Polischuk, S. C., Hobson, K. A., & Ramsay, M. A. (2001). Use of stable-carbon and -nitrogen isotopes to assess weaning and fasting in female polar bears and their cubs. *Canadian Journal of Zoology*, 79(3), 499-511.
- Prowse, T. L., Saunders, S., Schwarcz, H. P., Garnsey, P., Macchiarelli, R., & Bondioli, L. (2008). Isotopic and dental evidence for infant and young child feeding practices in an imperial Roman skeletal sample. *American Journal of Physical Anthropology*, 137(3), 294-308.
- Purvis, A., Webster, A., Agapow, P. M., Jones, K., & Issac, N. (2003). Primate life histories and phylogeny. In P. M. Kappeler & M. E. Pereira (Éds.), *Primate life histories and socioecology* (p. 25-40). University of Chicago Press.
- Reece, J. B., Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., & Jackson, R. B. (2010). Les hormones et le système endocrinien. In *Campbell Biologie* (9e éd., p. 1157-1184). Pearson.
- Reitsema, L. J. (2012). Introducing Fecal Stable Isotope Analysis in Primate Weaning Studies: Fecal Stable Isotopes Track Weaning. *American Journal of Primatology*, 74(10), 926-939. <https://doi.org/10.1002/ajp.22045>
- Reitsema, L. J., & Muir, A. B. (2015). Brief Communication: Growth Velocity and Weaning  $\delta^{15}\text{N}$  “Dips” During Ontogeny in *Macaca mulatta*. *American Journal of Physical Anthropology*, 157(2), 347-357.
- Reitsema, L. J., Jones, C. E., Gilbert, H. R., Fragaszy, D., & Izar, P. (2020). Isotopic and elemental corroborates for wild bearded capuchin (*Sapajus libidinosus*) omnivorous dietary adaptation at Fazenda Boa Vista, Brazil. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 34(19), e8856. <https://doi.org/10.1002/rcm.8856>
- Reitsema, L. J., Partrick, K. A., & Muir, A. B. (2016). Inter-individual variation in weaning among rhesus macaques (*Macaca mulatta*): Serum stable isotope indicators of suckling duration and lactation. *American Journal of Primatology*, 78(10), 1113-1134.

- Richards, M. P., Mays, S., & Fuller, B. T. (2002). Stable carbon and nitrogen isotope values of bone and teeth reflect weaning age at the Medieval Wharram Percy site, Yorkshire, UK. *American Journal of Physical Anthropology*, 119(3), 205-210. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10124>
- Rissling, T. C. (2018). *Variation in the Timing of Nutritional Weaned Age of Colobus vellerosus* [Master thesis]. University of Calgary.
- Robson, S. L., van Schaik, C. P., & Hawkes, K. (2006). The Derived Features of Human Life History. In K. Hawkes & R. L. Paine (Éds.), *The evolution of human life History* (p. 17-44). School of American Research Press.
- Ross, C. (2001). Park or Ride? Evolution of Infant Carrying in Primates. *International Journal of Primatology*, 22(5), 23.
- Ross, C. (2003). Life history, infant care strategies, and brain size in primates. In P. M. Kappeler & M. E. Pereira (Éds.), *Primate life histories and socioecology* (p. 266-284). University of Chicago Press.
- Ross, S. R., & Leinwand, J. G. (2020). A review of research in primate sanctuaries. *Biology Letters*, 16(4), 1-16.
- Saj, T. L., & Sicotte, P. (2005). Male takeover in *Colobus vellerosus* at Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary, central Ghana. *Primates*, 46(3), 211-214. <https://doi.org/10.1007/s10329-004-0118-4>
- Saj, T. L., & Sicotte, P. (2007a). Predicting the Competitive Regime of Female *Colobus vellerosus* from the Distribution of Food Resources. *International Journal of Primatology*, 28(2), 315-336. <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9124-x>
- Saj, T. L., & Sicotte, P. (2007b). Scramble Competition Among *Colobus vellerosus* at Boabeng-Fiema, Ghana. *International Journal of Primatology*, 28(2), 337-355. <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9125-9>
- Saj, T. L., Martinson, S., Chapman, C. A., & Sicotte, P. (2007). Controversy over the application of current socioecological models to folivorous primates: *Colobus vellerosus* fits the predictions. *American Journal of Physical Anthropology*, 133(3), 994-1003. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20609>
- Saj, T. L., Mather, C., & Sicotte, P. (2006). Traditional taboos in biological conservation: The case of *Colobus vellerosus* at the Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary, Central Ghana. *Social Science Information*, 45(2), 285-310. <https://doi.org/10.1177/0539018406063644>

- Saj, T. L., Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2005). The population status of the ursine colobus (*Colobus vellerosus*) at Boabeng-Fiema sacred grove, Ghana. In *Commensalism and conflict: Human-primate Interface* (J. D. Paterson, J. Wallis, p. 350-375). American Society of Primatology.
- Sawaguchi, T. (1992). The Size of the Neocortex in Relation to Ecology and Social Structure in Monkeys and Apes. *Folia Primatologica*, 58(3), 131-145. <https://doi.org/10.1159/000156620>
- Schoeninger, M. J. (2010). Toward a  $\delta^{13}\text{C}$  isoscape for primates. In J. B. West, G. J. Bowen, T. E. Dawson, & K. P. Tu (Éds.), *Isoscapes: Understanding movement, pattern, and process on earth through isotope mapping*. Springer Science+Business Media.
- Schoeninger, M. J., & Deniro, M. J. (1984). Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48(4), 625-639.
- Schoeninger, M. J., Most, C. A., Moore, J. J., & Somerville, A. D. (2016). Environmental variables across *Pan troglodytes* study sites correspond with the carbon, but not the nitrogen, stable isotope ratios of chimpanzee hair. *American Journal of Primatology*, 78(10), 1055-1069.
- Sellen, D. W. (2006). Lactation, complementary feeding, and human life history. In K. Hawkes & R. L. Paine (Éds.), *The Evolution of Human Life History* (p. 155-196). School of American Research Press.
- Sellen, D. W. (2007). Evolution of Infant and Young Child Feeding: Implications for Contemporary Public Health. *Annual Review of Nutrition*, 27, 123-148.
- Sellen, D. W. (2009). Evolution of Human Lactation and Complementary Feeding: Implications for Understanding Contemporary Cross-cultural Variation. In G. Goldberg, A. Prentice, Filteau, & K. Simondon (Éds.), *Breast-feeding: Early influences on later health*. Springer.
- Sicotte, P., Teichroeb, J. A., Vayro, J. V., Fox, S. A., Bădescu, I., & Wikberg, E. C. (2017). The influence of male takeovers on female dispersal in *Colobus vellerosus*: Takeovers and Female Dispersal in Colobus. *American Journal of Primatology*, 79(7), e22436. <https://doi.org/10.1002/ajp.22436>
- Smith, T. M., Austin, C., Hinde, K., Vogel, E. R., & Arora, M. (2017). Cyclical nursing patterns in wild orangutans. *Science Advances*, 3(5), e1601517. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1601517>
- Sponheimer, M., de Ruiter, D., Lee-Thorp, J. A., & Spath, A. (2005). Sr/Ca and early hominin diets revisited: new data from modern and fossil tooth enamel. *Journal of Human Evolution*, 48(2), 147-156. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.09.003>

- Sponheimer, M., Robinson, T., Ayliffe, L., Passey, B., Roeder, B., Shipley, L., Lopez, E., Cerling, T., Dearing, D., & Ehleringer, J. (2003). An experimental study of carbon-isotope fractionation between diet, hair, and feces of mammalian herbivores. *Canadian Journal of Zoology*, *81*, 6.
- Stearns, S. C. (2000). Life history evolution: Successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, *87*, 476-486.
- Steele, K. W., & Daniel, R. M. (1978). Fractionation of nitrogen isotopes by animals: A further complication to the use of variations in the natural abundance of  $^{15}\text{N}$  for tracer studies. *The Journal of Agricultural Science*, *90*(1), 7-9.
- Sterck, E. H. M., Watts, D. P., & van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *41*(5), 291-309. <https://doi.org/10.1007/s002650050390>
- Struhsaker, T. T. (1971). Social behaviour of mother and infant vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Animal Behaviour*, *19*(2), 233-250. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(71\)80004-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(71)80004-0)
- Tardif, S. D. (1997). The bioenergetics of parental behavior and the evolution of alloparental care in marmosets and tamarins. In N. G. Solomon & J. A. French (Éds.), *Cooperative breeding in mammals* (p. 11-33). Cambridge University Press.
- Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2008a). Infanticide in ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*) in Ghana: New cases and a test of the existing hypotheses. *Behaviour*, *145*(6), 727-755. <https://doi.org/10.1163/156853908783929160>
- Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2008b). Social correlates of fecal testosterone in male ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*): The effect of male reproductive competition in aseasonal breeders. *Hormones and Behavior*, *54*(3), 417-423. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.04.006>
- Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2012). Cost-free vigilance during feeding in folivorous primates? Examining the effect of predation risk, scramble competition, and infanticide threat on vigilance in ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *66*(3), 453-466. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1292-1>
- Teichroeb, J. A., Sicotte, P., & Wikberg, E. C. (2011). Dispersal in male ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*): Influence of age, rank and contact with other groups on dispersal decisions. *Behaviour*, *148*(7), 765-793. <https://doi.org/10.1163/000579511X577157>

- Teichroeb, J. A., Wikberg, E. C., & Sicotte, P. (2009). Female dispersal patterns in six groups of ursine colobus (*Colobus vellerosus*): Infanticide avoidance is important. *Behaviour*, *146*(4-5), 551-582. <https://doi.org/10.1163/156853909X426363>
- Thompson, M. E., Muller, M. N., & Wrangham, R. W. (2012). The energetics of lactation and the return to fecundity in wild chimpanzees. *Behavioral Ecology*, *23*(6), 1234-1241. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars107>
- Tieszen, L. L., & Fagre, T. (1993). Effect of Diet Quality and Composition on the Isotopic Composition of Respiratory CO<sub>2</sub>, Bone Collagen, Bioapatite, and Soft Tissues. In J. B. Lambert & G. Grupe (Éds.), *Prehistoric Human Bone* (p. 121-155). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-02894-0\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02894-0_5)
- Trivers, R. (1974). Parent-Offspring Conflict. *American Zoologist*, *14*(1), 249-264.
- Trivers, R. L. (1996). Parental investment and sexual selection. In: Campbell. In *Sexual Selection and the Descent of Man* (Campbell BG). Aldine.
- Trivers, R. L., & Willard, D. E. (1973). Natural Selection of Parental Ability to Vary the Sex Ratio of Offspring. *Science*, *179*(4068), 90-92.
- Tsutaya, T., & Yoneda, M. (2015). Reconstruction of breastfeeding and weaning practices using stable isotope and trace element analyses: A review: Biogeochemical Reconstruction of Breastfeeding. *American Journal of Physical Anthropology*, *156*(S59), 2-21. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22657>
- van der Merwe, N. J., & Medina, E. (1991). The Canopy Effect, Carbon Isotope Ratios and Foodwebs in Amazonia. *Journal of Archaeological Science*, *18*, 249-259.
- Van Noordwijk, M., Kuzawa, C., & Van Schaik, C. (2013). The Evolution of the Patterning of Human Lactation: A Comparative Perspective. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *22*(5), 202-212. <https://doi.org/10.1002/evan.21368>
- van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (1999). The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates*, *40*(1), 105-130. <https://doi.org/10.1007/BF02557705>
- van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (2005). Development of ecological competence in Sumatran orangutans. *American Journal of Physical Anthropology*, *127*(1), 79-94.
- van Noordwijk, M. A., Willems, E. P., Utami Atmoko, S. S., Kuzawa, C. W., & van Schaik, C. P. (2013). Multi-year lactation and its consequences in Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus*

- wurmbii). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(5), 805-814. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1504-y>
- Vayro, J. V., Fedigan, L. M., Ziegler, T. E., Crotty, A., Ataman, R., Clendenning, R., Potvin-Rosselet, E., Wikberg, E. C., & Sicotte, P. (2016). Hormonal correlates of life history characteristics in wild female *Colobus vellerosus*. *Primates*, 57(4), 509-519. <https://doi.org/10.1007/s10329-016-0551-1>
- Vayro, J. V., Ziegler, T. E., Fedigan, L. M., Crotty, A., Fox, S. A., & Sicotte, P. (2021). Direct Stacked Investment Is a Flexible Reproductive Strategy for Female *Colobus vellerosus*. *International Journal of Primatology*, 42(1), 1-15. <https://doi.org/10.1007/s10764-020-00183-2>
- Vogel, E. R., Knott, C. D., Crowley, B. E., Blakely, M. D., Larsen, M. D., & Dominy, N. J. (2011). Bornean orangutans on the brink of protein bankruptcy. *Biology Letters*, 8(3), 333-336. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.1040>
- Vogel, J. C., & Van Der Merwe, N. J. (1977). Isotopic Evidence for Early Maize Cultivation in New York State. *American Antiquity*, 42(2), 238-242. <https://doi.org/10.2307/278984>
- Walker, S. (2009). « *Colobus vellerosus* » (On-line). Animal Diversity Web. [https://animaldiversity.org/accounts/Colobus\\_vellerosus/](https://animaldiversity.org/accounts/Colobus_vellerosus/)
- Wasser, S. K., Norton, G. W., Kleindorfer, S., & Rhine, R. J. (2004). Population trend alters the effects of maternal dominance rank on lifetime reproductive success in yellow baboons (*Papio cynocephalus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(4). <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0797-2>
- Waters-Rist, A. L., & Katzenberg, M. A. (2010). The effect of growth on stable nitrogen isotope ratios in subadult bone collagen. *International Journal of Osteoarchaeology*, 20, 172-191.
- Watts, D. P. (1985). Observations on the ontogeny of feeding behavior in mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). *American Journal of Primatology*, 8(1), 1-10. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350080102>
- Wikberg, E. C., Teichroeb, J. A., Bădescu, I., & Sicotte, P. (2013). Individualistic female dominance hierarchies with varying strength in a highly folivorous population of black-and-white colobus. *Behaviour*, 150(3-4), 295-320. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003050>
- Wikberg, E. C., Ting, N., & Sicotte, P. (2015). Demographic Factors Are Associated with Intergroup Variation in the Grooming Networks of Female Colobus. *International Journal of Primatology*, 19.

- Wong, S. N. P., & Sicotte, P. (2006). Population size and density of *Colobus vellerosus* at the Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary and surrounding forest fragments in Ghana. *American Journal of Primatology*, 68(5), 465-476. <https://doi.org/10.1002/ajp.20242>
- Wong, S. N. P., Saj, T. L., & Sicotte, P. (2006). Comparison of habitat quality and diet of *Colobus vellerosus* in forest fragments in Ghana. *Primates*, 47(4), 365-373. <https://doi.org/10.1007/s10329-006-0186-8>
- Yamada, M. (1963). A study of blood-relationship in the natural society of the Japanese macaque. *Primates*, 4(3), 43-65.
- Zhao, Q., Tan, C. L., & Pan, W. (2008). Weaning Age, Infant Care, and Behavioral Development in *Trachypithecus leucocephalus*. *International Journal of Primatology*, 29(3), 583-591.
- Zimmermann, E., & Radespiel, U. (2007). Primate Life Histories. In I. Tatterstal & W. Henke (Éds.), *Handbook of Paleoanthropology* (p. 1163-1205). Springer.