

CONSOMMATION DE TANINS PAR LE CHEVREUIL ET NIVEAUX D'INFESTATION PAR DES STRONGLES GASTRO-INTESTINAUX

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

DIPLOME D'ÉTAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

Amélie JEAN-ANTOINE
Née, le 18/01/1992 à TOULOUSE (31)

Directeur de thèse : M. Emmanuel LIENARD

JURY

PRESIDENT :
M. Alexis VALENTIN

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSEESSEURS :
M. Emmanuel LIENARD
M. Michel FRANÇ

Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

MEMBRES INVITES :
Mme Hélène VERHEYDEN
M. Hervé HOSTE

Chargée de recherche à l'INRA de TOULOUSE
Directeur de recherche à l'INRA de TOULOUSE

**Ministère de l'Agriculture de l'Alimentation
ECOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE**

Directrice : **Madame Isabelle CHMITELIN**

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. **AUTEFAGE André**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **CLAUW Martine**, *Pharmacie-Toxicologie*
M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie Pathologique*
M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
M. **FRANC Michel**, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
M. **MILON Alain**, *Microbiologie moléculaire*
M. **PETIT Claude**, *Pharmacie et Toxicologie*
M. **SHELCHER François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 1° CLASSE

- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
M. **BERTHELOT Xavier**, *Pathologie de la Reproduction*
M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Physiologie et Thérapeutique*
M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des aliments d'Origine animale*
Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la Reproduction*
M. **DUCOS Alain**, *Zootecnie*
M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
Mme **HAGEN-PICARD, Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et Thérapeutique*
M. **LIGNEREUX Yves**, *Anatomie*
M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
M. **PICAVET Dominique**, *Pathologie infectieuse*
M. **SANS Pierre**, *Productions animales*
Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie Médicale Animale et Comparée*

PROFESSEURS 2° CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des aliments*
Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
Mme **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie Vétérinaire*
M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
Mme **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique, animaux d'élevage*
Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*

PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
M **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
Mme **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
Mme **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
Mme **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mme **BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
M. **CUEVAS RAMOS Gabriel**, *Chirurgie Equine*
Mme **DANIELS Hélène**, *Microbiologie-Pathologie infectieuse*
Mme **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie vétérinaire et comparée*
Mme **FERRAN Aude**, *Physiologie*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mme **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
M. **LE LOC'H Guillaume**, *Médecine zoologique et santé de la faune sauvage*
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
Mme **MILA Hanna**, *Elevage des carnivores domestiques*
M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction (en disponibilité)*
Mme **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mme **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
Mme **PRADIER Sophie**, *Médecine interne des équidés*
M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales (ruminants)*
M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie*
Mme **WASET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

Mme **COSTES Laura**, *Hygiène et industrie des aliments*
M. **GAIDE Nicolas**, *Histologie, Anatomie Pathologique*
Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des Equidés*
Mme **SABY-CHABAN Claire**, *Gestion de la santé des troupeaux bovins*

Remerciements

À Monsieur le Professeur Alexis VALENTIN

Professeur des Universités
Praticien hospitalier
Zoologie - Parasitologie

Pour m'avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse.
Hommages respectueux.

À Monsieur le Docteur Emmanuel LIÉNARD

Maître de Conférences de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse
Parasitologie – Maladies parasitaires – Zoologie appliquée

Pour avoir accepté la direction de ma thèse, pour sa disponibilité et ses conseils.
Mes remerciements les plus sincères et respectueux.

À Monsieur le Professeur Michel FRANC

Professeur de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse
Parasitologie – Maladies parasitaires – Zoologie appliquée

Pour m'avoir fait l'honneur de participer à mon jury de thèse.
Sincères remerciements.

À Madame Hélène VERHEYDEN

Directrice adjointe et chargée de recherche au *Laboratoire Comportement et Écologie de la Faune Sauvage (CEFS)* du centre INRA de Toulouse

Pour son accueil et sa bienveillance, pour m'avoir guidée et épaulée tout au long de cette thèse et pour m'avoir fait confiance.

Toute ma gratitude et mes remerciements les plus sincères.

À Monsieur le Docteur Hervé HOSTE

DVM, PHD, HDR, Directeur de recherche de l'INRA et responsable de l'équipe
Interactions Nématodes Milieu Digestif au sein de l'UMR 1225 *Interactions Hôtes Agents Pathogènes (IHAP)*

Pour m'avoir permis d'effectuer cette thèse et pour m'avoir aidée à la réaliser.
Sincères remerciements.

À l'équipe du CEFS de l'INRA, à toutes les personnes qui ont contribué à l'élaboration de cette thèse

Pour leur aide et leur soutien au quotidien, pour leurs conseils avisés.
Pour m'avoir fait partager et transmis leur passion pour les chevreuils.
Un grand merci à tous.

Table des matières

INTRODUCTION	13
PREMIERE PARTIE – ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE :	15
I. LE SYSTEME DIGESTIF ET L’ALIMENTATION DU CHEVREUIL	15
I.1. Un ruminant généraliste sélectif	15
I.1.1. Les différents types d'alimentation chez les ruminants	15
I.1.2. Le régime alimentaire du chevreuil	16
I.2. Adaptations morphologiques et physiologies digestives	17
I.2.1. Les organes de préhension	17
I.2.2. Les glandes salivaires	18
I.2.3. Caractéristiques morphophysiologiques du tube digestif	19
I.2.4. Le foie	21
II. LES STRONGLES GASTRO-INTESTINAUX DU CHEVREUIL	22
II.1. Les principales espèces de strongles gastro-intestinaux du Chevreuil	22
II.1.1. Prévalence des différentes espèces de strongles gastro-intestinaux	22
II.1.2. Biologie et épidémiologie des strongles gastro-intestinaux	23
II.1.3. Autres helminthes de l'appareil digestif du Chevreuil	25
II.2. Les strongyloses digestives du Chevreuil	26
II.2.1. Coût immunitaire des strongles gastro-intestinaux	26
II.2.2. Conséquences cliniques et lésionnelles pour l'hôte	26
II.3. Les méthodes diagnostiques utilisées en faune sauvage	28
II.3.1. Examen des viscères digestifs	28
II.3.2. Coproscopie et coproculture	28
III. LES TANINS DANS L’ALIMENTATION DES RUMINANTS	30
III.1. Tanins	30
III.1.1. Définition et classification	30
III.1.2. Propriétés physico-chimiques et biologiques	30
III.1.3. Répartition des tanins dans les végétaux	31
III.2. Effets nutritionnels et toxicité des tanins	32
III.2.1. Effets nutritionnels bénéfiques et néfastes des tanins	32
III.2.2. Autres effets des tanins	34
III.2.3. Toxicité des tanins	35

III.3. Activité anthelminthique des tanins.....	36
III.3.1. Étude des propriétés anthelminthiques des tanins <i>in vitro</i>	36
III.3.2. Étude des propriétés anthelminthiques des tanins <i>in vivo</i>	37
III.4. L'automédication par les tanins.....	40
III.4.1. La sélection alimentaire chez les ruminants.....	40
III.4.2. L'automédication chez les herbivores.....	41
SECONDE PARTIE – ETUDE EXPERIMENTALE : CONSOMMATION DE TANINS PAR LE CHEVREUIL ET NIVEAUX D'INFESTATION PAR DES STRONGLES GASTRO-INTESTINAUX	45
I. OBJECTIFS DE L'ETUDE	45
II. MATERIELS ET METHODES	46
II.1. Présentation du site expérimental.....	46
II.1.1. Installation expérimentale de Gardouch.....	46
II.1.2. Statut parasitaire initial.....	47
II.2. Infestations expérimentales.....	48
II.2.1. Technique de coproculture.....	48
II.2.2. Méthodes d'infestation.....	49
II.2.3. Suivis coproscopiques.....	51
II.3. Granulés utilisés.....	51
II.3.1. Source de tanins utilisée.....	51
II.3.2. Fabrication des granulés.....	52
II.4. Dispositif expérimental.....	52
II.4.1. Distribution des granulés.....	52
II.4.2. Enregistrements photographiques.....	53
II.4.3. Collecte des fèces.....	55
II.5. Mesure de la consommation.....	55
II.5.1. Pesée des granulés.....	55
II.5.2. Analyse des images et estimation de la consommation des chevreuils ..	56
II.5.3. Estimation de la consommation des rongeurs et oiseaux.....	58
II.6. Estimation du statut parasitaire.....	60
II.6.1. Méthode de flottation en lame de Mac Master.....	60
II.6.2. Estimation de la répétabilité de cette méthode coproscopique.....	60
II.7. Analyses statistiques des résultats.....	61
II.7.1. Paramètres sélectionnés.....	61

II.7.2. Statistiques descriptives et modélisation	61
III. RESULTATS	64
III.1. Description de l'infestation par des strongles gastro-intestinaux.....	64
III.1.1. Niveaux d'infestation en fonction des paramètres relevés.....	64
III.1.2. Evolution de la charge parasitaire au cours de l'étude	65
III.2. Description de la consommation	66
III.2.1. Consommation journalière de granulés	66
III.2.2. Consommation journalière de tanins	67
III.2.3. Consommation individuelle.....	68
III.3. Sélection de modèles statistiques.....	70
III.3.1. Modélisation de la consommation de tanins par individu.....	70
III.3.2. Modélisation de la consommation journalière de tanins	71
IV. DISCUSSION	73
IV.1. Protocole expérimental	73
IV.1.1. Niveau d'infestation parasitaire	73
IV.1.2. Utilisation de pellicules de châtaignes comme source de tanins.....	74
IV.1.3. Quantités de granulés proposées	75
IV.1.4. État de boisement des enclos	75
IV.2. Consommation de tanins par les chevreuils	76
IV.2.1. Effet de la position des mangeoires sur la consommation	76
IV.2.3. Relation entre la consommation de tanins et l'infestation en strongles digestifs	77
CONCLUSION	79
BIBLIOGRAPHIE	81
ANNEXES	91
Annexe 1 : Suivis coproscopiques	91
Annexe 2 : Éthogramme	93
Annexe 3 : Consommation des rongeurs et oiseaux.....	94
Annexe 4 : Données et modélisations.....	95
Annexe 5 : Courbes de consommation individuelle	105

Table des illustrations

Table des figures :

Figure 1 : Exemples de ruminants européens classés selon leur type d'alimentation.	16
Figure 2 : Caractéristiques morphophysiologiques communes à tous les ruminants de type 'concentrate selector' au travers de l'exemple du chevreuil (<i>Capreolus capreolus</i>).....	20
Figure 3 : Cycle biologique général des strongles gastro-intestinaux chez le chevreuil.	24
Figure 4 : Œufs de strongles observés au microscope, détail d'un œuf d' <i>Haemonchus contortus</i>	29
Figure 5 : Représentation schématique des effets des tanins sur le métabolisme ruminal.....	34
Figure 6 : Charge parasitaire individuelle des chevreuils durant les 18 mois précédant l'étude.	47
Figure 7 : Exemple d'un dispositif expérimental dans une des cabanes.....	54
Figure 8 : Exemple de saut d'image entre deux séquences.	57
Figure 9 : Distribution du nombre d'opg au cours de l'étude pour chaque individu...	64
Figure 10 : Distribution du nombre d'opg en fonction de l'âge.....	65
Figure 11 : Distribution hebdomadaire du nombre d'opg pour l'ensemble des chevreuils.	65
Figure 12 : Consommation totale de granulés par enclos rapportée au nombre d'individus.....	66
Figure 13 : Consommation totale journalière en fonction du sexe.....	67
Figure 14 : Pourcentage de tanins consommé par enclos.....	67
Figure 15 : Pourcentage de tanins consommé en fonction de la position des mangeoires.....	68
Figure 16 : Exemples de consommations préférentielles pour un type de granulé (chevreuils Gaspard et Joselin).	69
Figure 17 : Exemple d'une consommation dépendant de la position des mangeoires (chevrette Ondine).....	69
Figure 18 : Prédiction de l'effet de la position pour chaque individu sur la proportion de tanins consommée à partir du modèle $p100_tanin \sim position * individu$	70
Figure 19 : Prédiction de l'effet des valeurs d'opg sur la proportion de tanins consommée à partir du modèle $p100_tanin \sim position * enclos + opg_moy$	71
Figure 20 : Prédiction de l'effet de la position pour chaque enclos sur la proportion de tanins consommée à partir du modèle $p100_tanin \sim position * enclos + opg_moy$	72
Figure 21 : Ethogramme élaboré pour le dépouillement des images.....	93
Figure 22 : Répartition de la consommation des rongeurs et oiseaux (en grammes) en fonction du type de granulés (a) ou de l'enclos (b).	94
Figure 23 : Répartition des valeurs de pourcentage de tanins consommés.	103
Figure 24 : Consommation individuelle de tanins au cours de l'étude.	105

Table des tableaux :

Tableau 1 : Description de la population de chevreuils étudiée.....	46
Tableau 2 : Tableau de sélection des modèles.	70
Tableau 3 : Tableau de sélection des modèles.	71
Tableau 4 : Suivi de la charge parasitaire (opg) après l'infestation expérimentale... 91	
Tableau 5 : Suivi coproscopique hebdomadaire au cours de l'étude.....	91
Tableau 6 : Répétabilité de la Méthode de Mac Master.	92
Tableau 7 : Consommation des granulés sans tanins (g) par les rongeurs et oiseaux.	94
Tableau 8 : Consommation des granulés avec tanins (g) par les rongeurs et oiseaux.	94
Tableau 9 : Tableau d'analyse de variance de la consommation des rongeurs et oiseaux.	94
Tableau 10 : Consommations individuelles et teneur en tanins sélectionnée dans la ration en fonction des différents paramètres analysés.....	95

INTRODUCTION

Dans leur milieu naturel, les animaux sont constamment confrontés à des variations de leur environnement. Il leur faut s'adapter aux changements afin de maintenir un équilibre nécessaire à leur survie. Différentes situations peuvent les menacer et, lorsqu'ils sont malades, les individus de nombreuses espèces animales semblent capables de modifier leur comportement alimentaire afin de se soigner en consommant des aliments aux propriétés médicinales. Ce comportement d'automédication peut se révéler nécessaire lors d'une infestation parasitaire trop importante qui aurait un impact négatif sur la santé de l'hôte. L'ingestion de certaines plantes contenant des métabolites aux propriétés anthelminthiques, comme les tanins, pourrait ainsi permettre de lutter contre le parasitisme digestif. Basées sur ce constat, des recherches sont menées pour mettre au point des solutions alternatives aux anthelminthiques chimiques pour lesquels la résistance des parasites est un phénomène bien connu et qui pose des problèmes sanitaires et économiques dans les élevages. Des études sont menées sur l'utilisation de fourrages riches en tanins dans les élevages de petits ruminants dans le but de trouver une façon viable et efficace de lutter contre les nématodes gastro-intestinaux.

Le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) constitue un bon modèle dans l'étude des interactions parasite-hôte-environnement car il semble bien adapté au parasitisme, peut-être grâce à l'ingestion de tanins qu'il consomme beaucoup dans son milieu naturel. Notre étude a pour objectif de déterminer si les chevreuils peuvent présenter ce comportement d'automédication en consommant davantage de tanins dans leur alimentation lorsqu'ils étaient infestés par des strongles gastro-intestinaux. Pour cela, le pourcentage de tanins consommés dans la ration distribuée à des chevreuils apprivoisés est mis en relation avec leur niveau d'infestation.

La première partie de cette thèse apporte des éléments nécessaires à la compréhension et à l'interprétation des résultats obtenus lors de l'étude expérimentale. Dans un premier temps, nous abordons les particularités du système digestif du Chevreuil et son régime alimentaire afin de comprendre pourquoi cet animal est considéré comme un ruminant sélectif et comment il est adapté à la consommation de plantes riches en tanins. Ensuite, nous développons quels sont les strongles gastro-intestinaux présents chez le Chevreuil. Ces nématodes, majoritaires par rapport aux autres helminthes du tube digestif chez le Chevreuil, ne sont pas les mêmes que ceux connus chez les ruminants domestiques. Il existe en effet des espèces spécifiques aux cervidés et ce sont celles-ci qui peuvent avoir un impact sur

la santé de leur hôte. Enfin, nous nous intéressons aux tanins présents dans l'alimentation des ruminants. Nous présentons leurs propriétés et en quoi cela leur confère une activité anthelminthique mais également des effets bénéfiques ou néfastes sur la nutrition des ruminants. Nous terminons cette partie bibliographique par l'explication du comportement d'automédication qui passe par la compréhension du phénomène de sélection alimentaire.

La seconde partie expérimentale correspond à la description du protocole et à l'interprétation des résultats obtenus lors de l'étude menée avec des chevreuils apprivoisés sur le site expérimental de Gardouch à l'automne 2016.

PREMIERE PARTIE – ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE :

I. LE SYSTEME DIGESTIF ET L'ALIMENTATION DU CHEVREUIL

I.1. Un ruminant généraliste sélectif

I.1.1. Les différents types d'alimentation chez les ruminants

Il existe une grande diversité de ruminants qui ont en commun un système digestif complexe et une capacité à s'adapter aux changements de leur alimentation. Toutefois, ces espèces présentent des différences anatomiques et physiologiques qui témoignent de leur adaptation à leur environnement (Hofmann, 1989). Des études sur l'anatomie de leur système digestif, associées à des analyses botaniques, ont mis en évidence une relation structure-fonction-aliment qui a conduit à définir trois groupes de ruminants, afin de préciser les termes existants de 'browser' (cueilleurs) et 'grazer' (brouteurs), considérés alors comme insuffisants (Hofmann et Stewart, 1972). Parmi environ 150 espèces de ruminants, un quart a une alimentation fibreuse et est donc adapté à des fourrages grossiers. C'est le cas par exemple de la Vache (*Bos taurus*) et du Mouton (*Ovis aries*). Leur rythme circadien se caractérise par de longues périodes de prise alimentaire suivies de longues périodes de rumination et de repos. A l'opposé, plus de 40% des ruminants sont adaptés à des fourrages facilement digestibles, c'est-à-dire riches en contenus cellulaires solubles. Dans ce groupe nommé 'concentrate selectors', l'odorat a un rôle très important dans la sélection des aliments. Les périodes de prises alimentaires sont fréquentes et alternent avec des périodes de rumination courtes. Aucun ruminant domestique n'appartient à ce groupe, dont le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) est un exemple type. Enfin, environ un tiers des espèces est considéré de type intermédiaire car elles sont opportunistes. Ces ruminants sont sélectifs et évitent autant que possible les fibres. Leur régime mixte est très variable en fonction de la qualité des fourrages disponibles et les adaptations anatomiques peuvent se faire en deux semaines. La Chèvre (*Capra hircus*) et le Cerf (*Cervus elaphus*) sont inclus dans ce groupe (Figure 1).

Ainsi, les études qui s'intéressent au comportement alimentaire du Chevreuil sont difficilement comparables à celles effectuées chez les espèces de ruminants domestiques ou même chez le cerf.

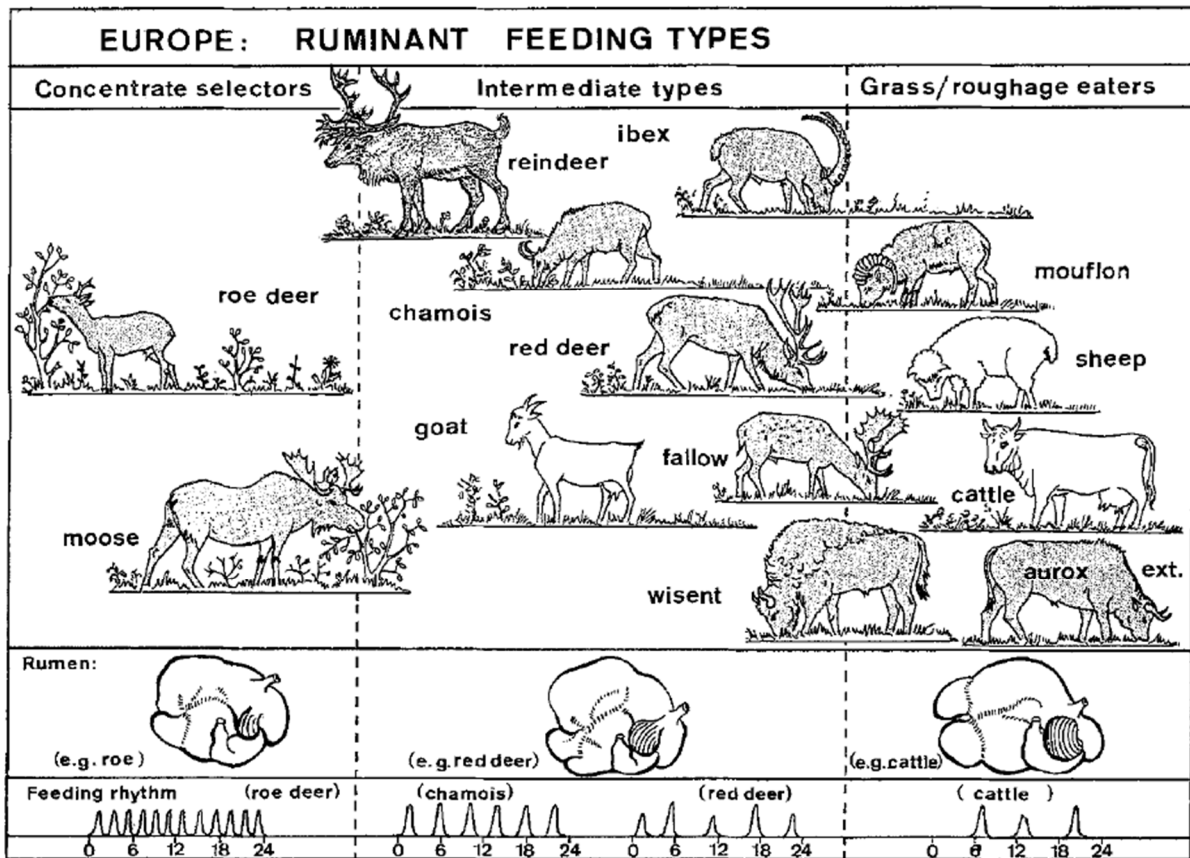


Figure 1 : Exemples de ruminants européens classés selon leur type d'alimentation.

Hofmann, 1989.

1.1.2. Le régime alimentaire du chevreuil

Le régime alimentaire du Chevreuil a été déterminé par différentes méthodes menées sur le terrain avec des analyses du contenu alimentaire des estomacs, des analyses de fèces et la réalisation d'inventaires d'abrouissement (Tixier et Duncan, 1996). Les variations interindividuelles observées peuvent être dues à l'âge ou au sexe des animaux mais sont surtout expliquées par la disponibilité des différents végétaux, qui dépend de l'habitat et des saisons (Tixier et Duncan, 1996).

Les chevreuils sont des herbivores très sélectifs toute l'année car 22 à 50% de leur régime se compose d'une à trois espèces végétales qui varient selon la saison (Tixier et al., 1997). La consommation des plantes préférées par les chevreuils peut même représenter jusqu'à 70% de leur alimentation, alors qu'elles composent moins d'un tiers du recouvrement total de la végétation (Maizeret et al., 1991). De plus, les chevreuils peuvent éviter de consommer entre 39 et 76% de végétaux qui sont néanmoins disponibles dans leur environnement (Tixier et al., 1997). Pourtant, les chevreuils sont considérés comme des herbivores généralistes car leur régime alimentaire se compose d'une très grande variété d'espèces issues de tous les principaux groupes taxonomiques de plantes. Si leur ressource alimentaire principale

reste les feuilles de dicotylédones (Duncan et al., 1998 ; Jackson, 1980), ces ruminants peuvent s'alimenter de fruits, de graines, de graminées, de conifères, d'arbres à feuilles caduques et d'arbustes, mais également de fougères, de champignons, de lichens et de mousses. Ils trouvent leur nourriture au niveau du sol et jusqu'à 120 cm de hauteur, mais préfèrent les plantes se situant autour de 75 cm (Duncan et al., 1998). Lorsque les graines et les fruits sont abondants, ils ont tendance à en consommer, mais ils se nourrissent également des parties végétatives des plantes herbacées et ligneuses (Tixier et Duncan, 1996). Le principal élément chimique déterminant l'utilisation d'une plante par les chevreuils est sa teneur en fibres qui a un effet négatif sur la consommation et qui représente généralement moins de 19% de la composition du régime (Tixier et al., 1997). De plus, les chevreuils ont une préférence pour les plantes riches en sucres solubles, mais également pour les tanins, particulièrement au printemps et en été (Tixier et al., 1997). Les ressources alimentaires des chevreuils vivant en plaines agricoles sont les fruits associés aux graines ou aux herbacées, l'hiver ils se nourrissent essentiellement de blé et d'orge. Au printemps et à l'automne, les chevreuils consomment également les feuilles des plantes ligneuses. Dans les forêts de conifères, le régime se compose de résineux et de bruyère en hiver et d'herbacées et de feuilles de ligneux l'été. Dans les forêts de feuillus, les ronces et les plantes ligneuses constituent la ressource principale tout au long de l'année, auxquelles s'ajoutent du lierre en hiver et des glands ou d'autres fruits secs (faînes, châtaignes) l'automne (Tixier et Duncan, 1996).

I.2. Adaptations morphologiques et physiologies digestives

I.2.1. Les organes de préhension

Les chevreuils ont une grande ouverture buccale qui leur facilite la préhension sur le côté de petites branches et de feuilles (Bideau et Maublanc, 2015 ; Hofmann, 1989). La structure des mandibules et les muscles masséters compacts sont adaptés à des mouvements rapides et verticaux plutôt qu'à une action de cisaillements horizontaux (Duncan et al., 1998). La langue des chevreuils est typique des ruminants de type 'concentrate selector' avec une tubérosité linguale peu prononcée et une portion mobile longue (environ 30% de la longueur totale) qui permet une sélection précise des aliments (Hofmann, 1989). De même, leur museau étroit et leurs lèvres très mobiles sont un atout important pour la sélectivité des fourrages (Duncan et al.,

1998 ; Jarrige et al., 1995). Les chevreuils ont des incisives étroites et cisailantes dont les racines sont moins bien ancrées que celles des 'grazers', leurs molaires sont basses mais ont des tubercules aiguisés (Duncan et al., 1998). La muqueuse de l'ensemble de la cavité buccale est moins kératinisée et possèdent moins de glandes muqueuses que celles des 'grazers' mais les chevreuils ont davantage de papilles. Les papilles présentes sur la langue sont longues et filiformes et, chez les ruminants, les papilles gustatives sont très nombreuses (Hofmann, 1989). Néanmoins, les 'concentrate selectors' ont environ 50% de récepteurs du goût en moins par rapport aux 'browsers', ce qui suggère que les caractéristiques gustatives des plantes ont moins d'impact sur la sélectivité de l'alimentation du Chevreuil par rapport aux autres espèces (Duncan et al., 1998 ; Hofmann, 1989).

1.2.2. Les glandes salivaires

Le volume total des glandes salivaires du Chevreuil est très important par rapport aux autres espèces (Figure 2). Les glandes parotides correspondent à plus de la moitié du tissu salivaire et représentent environ 0,22% du poids vif du Chevreuil contre seulement 0,05% du poids vif chez le mouton (Hofmann, 1989). Les 'browsers' possèdent davantage de glandes labiales que les 'grazers'. Celles-ci sont en continuité avec les glandes buccales, principalement séreuses. Les glandes mandibulaires et sublinguales sont mixtes et les glandes parotides produisent en quantité importante une salive séreuse contenant beaucoup de protéines (Duncan et al., 1998). Ces protéines sont très riches en proline qui est un acide aminé pour lequel les tanins ont une forte affinité. Des mesures ont été effectuées pour comparer la quantité de tanins condensés présents dans l'œsophage par rapport à la quantité ingérée pour différentes espèces de ruminants. Chez le Mouton, 90% des tanins condensés ingérés étaient retrouvés dans l'œsophage alors que seulement 27% étaient toujours présents après ingestion chez le Cerf (Min et al., 2003). Ainsi, la salive du Chevreuil est capable de neutraliser les tanins condensés mais également les tanins hydrolysables ingérés, ce qui explique la tolérance de cet animal aux plantes riches en tanins. En comparaison, la teneur en protéines de la salive du Chevreuil est environ 10 fois plus importante que celle du Mouton (Fickel et al., 1998). L'analyse des glandes parotides et mixtes du Chevreuil a montré que les protéines salivaires parotidiennes se fixaient à 1,8 fois plus de tanin hydrolysable (acide tanique) et 1,5 fois plus de tanin condensé (Quebracho) que les protéines salivaires des glandes mandibulaires et sublinguales (Fickel et al., 1998).

I.2.3. Caractéristiques morphophysiologiques du tube digestif

Le régime alimentaire des chevreuils est très riche en glucides. Or ces glucides peuvent être fermentés par les micro-organismes du rumen, ce qui a pour conséquence de diminuer l'apport en énergie fournie par l'alimentation. Il existe des adaptations morphophysiologiques chez le Chevreuil qui lui permettent d'éviter la fermentation ruminale (Duncan et al., 1998). En effet, les chevreuils adultes ont un sillon réticulaire bien développé et un orifice réticulo-omasal large qui permettent le passage direct des contenus cellulaires solubles dans la caillette (Hofmann, 1989). Ce phénomène est facilité par une production de salive en grande quantité et la sélection d'une alimentation pauvre en fibres. Il en résulte une concentration importante de glucose dans le duodénum, ce qui stimule la production de co-transporteurs sodium / glucose permettant son absorption. Ces transporteurs sont présents chez les jeunes ruminants non sevrés et disparaissent à l'âge adulte chez les 'grazers', tandis qu'ils sont encore largement présents chez les chevreuils (Rowell-Schäfer et al., 2001 ; Wood et al., 2000). Enfin, la proportion en acides gras polyinsaturés du tissu adipeux des chevreuils est bien plus haute que celle des ruminants de type 'grazer', ce qui montre que la fermentation microbienne est incomplète chez cette espèce (Meyer et al., 1998).

Le réticulo-rumen des chevreuils subit des modifications structurelles et fonctionnelles à chaque saison en réponse aux changements de régime alimentaire (Figure 2). Il se caractérise par sa petite taille, ses piliers fins et recouverts de papilles et ses larges orifices autorisant le passage rapide d'ingesta. Les subdivisions entre les sacs ruminiaux sont moins marquées que chez les 'grazers' et la muqueuse est uniformément recouverte par de fines papilles d'absorption. Le réseau est volumineux mais les cellules réticulaires sont peu marquées. Le feuillet est très petit et ses lames comportent des papilles qui jouent le rôle de crochets pour retenir les feuilles qui n'ont pas été ruminées (Hofmann, 1989). Ses adaptations anatomiques ont pour conséquence une faible stratification du contenu ruminal ce qui ne permet pas une rétention significative des particules qui ont un temps de rétention dans le réticulo-rumen court (Hofmann, 1989 ; Holand, 1994 ; Holand et al., 1998).

En hiver, les chevreuils ingèrent moins d'aliment mais plus de fibres, ce qui augmente le temps de rétention des particules alimentaires dans le réticulo-rumen (Holand et al., 1998). Ceci pourrait améliorer la digestion de la cellulose mais

l'activité cellulolytique des micro-organismes est très basse à cette période (Deutsch et al., 1998). Ainsi, la digestion de la cellulose reste peu efficace en hiver bien qu'il y ait plus de fibres dans le régime alimentaire. Le volume du rumen est minimal à la fin de l'été et maximal en hiver (Holand et al., 1998). La muqueuse du rumen comporte beaucoup de minces papilles, ce qui augmente sa surface d'absorption. En hiver, le nombre et la longueur des papilles sont réduits de 30 à 50% par rapport à l'été. Ces variations saisonnières sont régulées par l'apport sanguin qui est réduit en hiver (Hofmann, 1989).

Le caecum et le colon ascendant proximal sont élargis pour former un second sac fermentaire plus distal avec une capacité variable allant de 9 à 12,5% de celle du réticulo-rumen (Duncan et al., 1998) et dont l'activité cellulolytique est d'environ 50% (Deutsch et al., 1998). Leur volume est plus important en hiver, ce qui pourrait compenser partiellement la faible digestibilité du régime alimentaire (Holand et al., 1998). Ainsi, les ruminants de type 'concentrate selector' ont, comparativement aux 'browsers', un petit réticulo-rumen mais un caecum et un colon proximal volumineux qui sont davantage adaptés à leur régime alimentaire (Hofmann, 1989) (Figure 2).

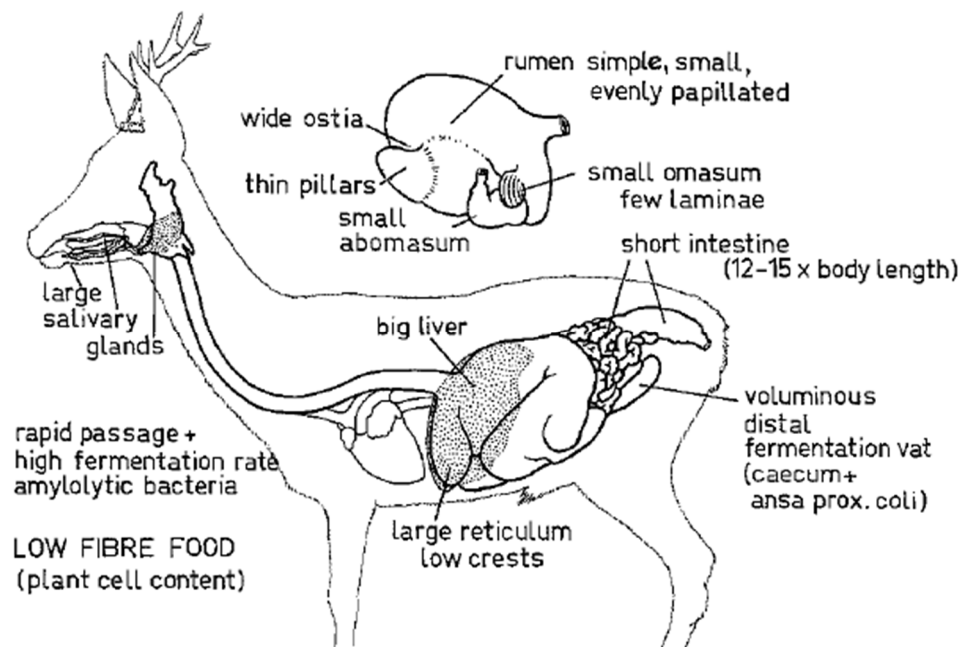


Figure 2 : Caractéristiques morphophysiologiques communes à tous les ruminants de type 'concentrate selector' au travers de l'exemple du chevreuil (*Capreolus capreolus*).

Hofmann 1989

I.2.4. Le foie

Le foie des ruminants est également adapté à leur régime alimentaire. En effet, plus le foie est de grande taille et plus le métabolisme hépatique est important. Celui des ruminants de type 'concentrate selector' est proportionnellement plus gros que celui des autres espèces (Figure 2). Cela signifie que les animaux ayant physiologiquement un foie volumineux ont une grande capacité de détoxification des métabolites secondaires des plantes, tels que les tanins. Parmi ceux-là, le Chevreuil est le ruminant qui possède le plus gros foie, ce qui explique en partie qu'il puisse consommer naturellement des plantes riches en tanins (Duncan et al., 1998 ; Hofmann, 1989).

II. LES STRONGLES GASTRO-INTESTINAUX DU CHEVREUIL

II.1. Les principales espèces de strongles gastro-intestinaux du Chevreuil

II.1.1. Prévalence des différentes espèces de strongles gastro-intestinaux

Les strongles sont les nématodes appartenant à l'ordre des Strongylida. Ces parasites sont présents chez de nombreuses espèces : ruminants, porcins, équidés, carnivores, rongeurs et oiseaux. Ils se retrouvent dans le tube digestif, l'appareil respiratoire ou l'appareil urinaire. Les strongles gastro-intestinaux des chevreuils appartiennent aux familles des strongylidés ou des trichostrongylidés (Bussiéras et Chermette, 1995). Ils peuvent être distingués en deux catégories basées sur la spécificité à leur hôte. Les parasites présents chez un petit nombre d'espèces de ruminants sont considérés comme spécialistes et sont généralement dominants, tandis que les nématodes rencontrés chez un grand nombre de ruminants sont dits généralistes et sont des espèces de parasites intermédiaires (Zaffaroni et al., 2000). Les espèces de strongles gastro-intestinaux spécialistes des cervidés sont *Spiculoptera spiculoptera*, *Ostertagia leptospicularis* et *Ashworthius sidemi*. *Haemonchus contortus* et *Trichostrongylus axei*, présents chez les ruminants domestiques, constituent des espèces intermédiaires chez le Chevreuil (Liénard, 2007 ; Zaffaroni et al., 2000).

Les strongles de la caillette les plus fréquemment rencontrés sont les deux espèces d'Ostertagiinés : *Ostertagia leptospicularis* et *Spiculoptera spiculoptera*. Leur prévalence chez le Chevreuil peut atteindre jusqu'à 100% (Cacard, 2004 ; Ferté et al., 2000 ; Zaffaroni et al., 2000 ; Zemmer, 1993) et les charges parasitaires moyennes sont élevées avec en moyenne, selon les études, 1327 +/- 1139 vers adultes dénombrés (Thomas, 1997) à 2438 +/- 1897 (Zemmer, 1993). *Teladorsagia circumcincta* est également retrouvé chez le Chevreuil avec une prévalence de 12% et en relativement faible abondance (Zaffaroni et al., 2000). *Ashworthius sidemi* et *Haemonchus contortus* appartiennent tous deux à la sous-famille des Haemonchinés. Le premier est spécifique des cervidés et a une prévalence de 18 à 38% chez le Chevreuil (Cacard, 2004 ; Ferté et al., 2000). Sa charge parasitaire est relativement élevée avec en moyenne de 105 +/- 29 vers adultes à 391 +/- 73 vers adultes selon les études. Les chevreuils infestés par

Haemonchus contortus ont une charge parasitaire faible et une prévalence de 0 à 3 % seulement qui peut aller jusqu'à 85% selon le climat (Cacard, 2004 ; Ferté et al., 2000 ; Zaffaroni et al., 2000). Enfin, *Trichostrongylus axei* est retrouvé chez le Chevreuil avec une prévalence très variable allant de 3 à 50%. Ce parasite cosmopolite entraîne généralement des infestations modérées (Cacard, 2004).

Les strongles de l'intestin grêle sont en général plus rarement retrouvés chez le Chevreuil et leur charge parasitaire est faible. L'espèce dominante est *Trichostrongylus capricola*, elle est présente chez 35 à 90% des chevreuils inventoriés (Cacard, 2004). On retrouve également fréquemment *Nematodirus europaeus* est fréquemment retrouvé, il est spécifique au Chevreuil. D'autres espèces, parasites des ruminants domestiques, sont ponctuellement mises en évidence chez le Chevreuil : *Bunostomum trigonocephalum*, *Cooperia pectinata* et *Cooperia oncophora* (Cacard, 2004). Les parasites du genre *Oesophagostomum* sp sont présents dans le caecum et sont fréquemment rencontrés chez le Chevreuil. Généralement, la charge parasitaire est modérée et n'excède pas quelques dizaines de vers adultes (Thomas, 1997 ; Zemmer, 1993). Enfin, *Chabertia ovina*, qui est un parasite du colon, est souvent isolé dans certaines régions de France avec des taux d'infestation variables d'un individu à l'autre (Cacard, 2004).

II.1.2. Biologie et épidémiologie des strongles gastro-intestinaux

Le cycle biologique des strongles gastro-intestinaux est similaire entre les différentes espèces de parasites (Figure 3). Il est bien connu chez les différents ruminants domestiques mais les durées des phases patentes et prépatentes des nématodes digestifs du Chevreuil ne sont pas tout à fait déterminées. De façon générale, le cycle se déroule en quelques semaines. Il s'agit d'un cycle monoxène, c'est-à-dire qui ne nécessite qu'un seul hôte définitif, qui se décompose en deux phases distinctes avec un développement endogène des parasites au sein de l'hôte définitif et un développement exogène des phases libres dans le milieu extérieur. L'accouplement des vers adultes a lieu dans des portions du tube digestif qui sont spécifiques de chaque espèce de strongles. Les femelles pondent des œufs qui sont excrétés dans les fèces et se retrouvent dans le milieu extérieur. Lorsque les conditions environnementales sont favorables, le développement des œufs jusqu'aux larves infestantes se fait entièrement dans les matières fécales. Cette phase

nécessite des mues successives passant par trois stades larvaires. Les larves L3 constituent la forme infestante et restent à l'intérieur de l'exuvie du stade L2. Grâce à cette protection, elles constituent une forme de résistance dans le milieu extérieur, ce qui est également le cas des œufs embryonnés. Les facteurs limitants des stades libres sont la sécheresse et les températures extrêmes. Dans des conditions optimales, les larves infestantes effectuent une migration horizontale et verticale pour s'éloigner des matières fécales et augmenter la probabilité d'être ingérées par l'hôte qui s'infeste en pâturant. Après ingestion, les larves L3 perdent l'exuvie du stade L2 et effectuent une première mue dans la muqueuse de l'organe cible. Les larves L4 donnent ensuite des immatures de stade 5 dans la lumière de l'organe qui, après l'acquisition de la maturité sexuelle, deviennent des vers adultes capables de survivre quelques mois chez l'hôte (Bussiéras et Chermette, 1995).

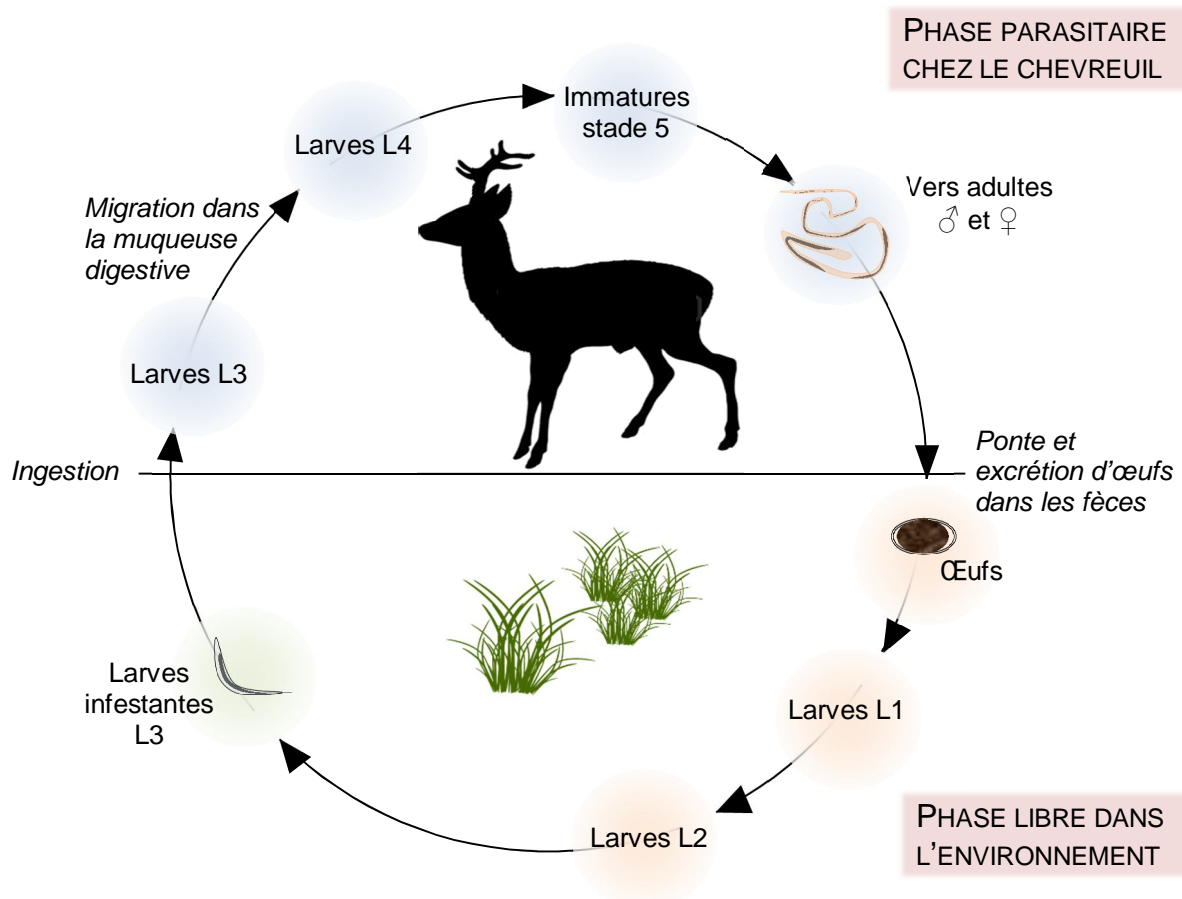


Figure 3 : Cycle biologique général des strongles gastro-intestinaux chez le chevreuil.

L'infestation par les strongles digestifs dépend de plusieurs facteurs environnementaux ou liés à l'hôte. Le développement des parasites est plus rapide au printemps et à l'automne, et souvent après un été chaud et sec, les strongles sont

moins présents dans les pâtures (Body et al., 2011). La résistance de l'hôte à l'infestation parasitaire est également un facteur très important et dépend de l'âge de l'animal, de son statut physiologique, de son immunité, de son fond génétique ou de son régime alimentaire. La prévalence et l'intensité de l'infestation par les strongles gastro-intestinaux sont plus élevées chez les jeunes chevreuils ou les plus âgés, ainsi que chez les mâles par rapport aux femelles (Body et al., 2011). La capacité de l'hôte à supporter les conséquences du parasitisme ou à contenir une infestation est améliorée avec une alimentation de bonne qualité (Coop et Kyriazakis, 2001). Par ailleurs, la densité en chevreuils sur un territoire exerce également une influence : plus elle est élevée et plus la prévalence et l'abondance en œufs de strongles excrétés dans les fèces sont importantes (Body et al., 2011). Enfin, le comportement des ruminants vis-à-vis des larves infestantes de strongles joue aussi un rôle important pour diminuer la prévalence et l'abondance des infestations en évitant de pâturer immédiatement à proximité des matières fécales ou en cessant de s'alimenter momentanément lorsque la charge parasitaire est trop élevée (Fox et al., 2013 ; Hutchings et al., 2003).

II.1.3. Autres helminthes de l'appareil digestif du Chevreuil

Si les strongles gastro-intestinaux sont les parasites dominants du tube digestif des chevreuils, d'autres nématodes sont aussi présents, tels que ceux du genre *Trichuris*, localisés dans le caecum avec une prévalence d'environ 50% (Zemmer, 1993). *Capillaria bovis*, un autre nématode de l'intestin grêle, est ponctuellement rencontré chez les chevreuils (Thomas, 1997 ; Zemmer, 1993).

Les plathelminthes sont plus rarement isolés chez les chevreuils mais on retrouve parfois avec une très faible incidence des trématodes comme *Fasciola hepatica* et *Dicrocoelium dendriticum* présents dans le foie (Cacard, 2004). Dans l'intestin grêle, un seul cestode est rarement mis en évidence, il s'agit de *Moniezia expansa* (Thomas, 1997 ; Zemmer, 1993).

Généralement, l'infestation par des parasites digestifs autres que les strongles gastro-intestinaux est peu massive et entraîne rarement des tableaux cliniques graves pouvant conduire à des troubles importants, voire à la mort des chevreuils.

II.2. Les strongyloses digestives du Chevreuil

II.2.1. Coût immunitaire des strongles gastro-intestinaux

La lutte contre les parasites digestifs nécessite l'activation du système immunitaire, ce qui n'est pas sans coût pour l'espèce hôte. La production des cytokines pro-inflammatoires et l'activation des cellules inflammatoires entraînent une augmentation de l'activité métabolique, avec notamment une consommation d'oxygène, de glucose ou de glutamine (Colditz, 2007). De plus, la disponibilité des nutriments pour les tissus n'appartenant pas au système immunitaire est diminuée car, d'un côté la prise alimentaire volontaire des individus infestés est diminuée et de l'autre, la priorité pour l'utilisation des nutriments est modifiée au profit de l'acquisition puis de l'expression de l'immunité (Colditz, 2007 ; Villalba et Landau, 2012). Les conséquences de cette réponse immunitaire contre l'infestation par des strongles digestifs sont une diminution des productions et de la croissance chez les ruminants domestiques (Barrell, 1997 ; Colditz, 2007). Chez le Chevreuil, les conséquences sont moins bien connues, mais la présence de nématodes gastro-intestinaux aurait un impact négatif sur sa croissance, son statut nutritionnel et sa condition physique (Segonds-Pichon et al., 2000 ; Zaffaroni et al., 1997). L'infestation des chevreuils par des strongles digestifs peut également avoir un effet sur des paramètres hématologiques ou biochimiques, tels que l'hématocrite, l'albumine, la créatinine et les fructosamines (Jégo et al., 2014).

II.2.2. Conséquences cliniques et lésionnelles pour l'hôte

Les conséquences cliniques de l'infestation par des strongles digestifs chez le Chevreuil dépendent de l'intensité de la charge parasitaire et de la pathogénicité de chaque espèce de nématode. Certains parasites dont la pathogénicité est connue chez les ruminants domestiques n'ont *a priori* qu'un impact minime sur la santé des chevreuils du fait des faibles taux d'infestation rencontrés chez cet hôte. C'est le cas par exemple d'*Haemonchus contortus* ou de *Trichostrongylus axei* qui sont tous deux des parasites hématophages mais qui n'entraînent pas aussi souvent que chez les ruminants domestiques des troubles chez les chevreuils, sauf lors d'infestation massive (Bussiéras et Chermette, 1995 ; Cacard, 2004). Selon la charge parasitaire, les infestations par les nématodes des genres *Oesophagostomum* et *Chabertia* peuvent avoir un impact sur la santé des chevreuils, avec des lésions similaires à

celles rencontrées chez les ruminants domestiques. Les larves L4 d'*Oesophagostomum* sp restent dans la muqueuse du gros intestin et de l'iléon, formant ainsi de volumineux nodules à l'origine de diarrhée (Bussiéras et Chermette, 1995). *Chabertia ovina* se nourrit de la muqueuse du colon et se fixe à la paroi avec sa capsule buccale. Lors d'infestations supérieures à 200 vers, le colon s'épaissit et des polypes se forment, ce qui a un impact non négligeable sur cet organe (Bussiéras et Chermette, 1995 ; Cacard, 2004). Les lésions et symptômes entraînés par la présence d'*Ostertagia leptospicularis* et de *Spiculoptera spiculoptera* sont probablement les mêmes que celles rencontrées chez les bovins infestés par *Ostertagia ostertagi* qui cause des lésions de gastrite nodulaire dues à la présence des larves dans la muqueuse de la caillette (Cacard, 2004). En revanche, il n'a pas été déterminé si le phénomène d'hypobiose existe chez les chevreuils. *Ashworthius sidemi* a une forte pathogénicité car il est responsable d'œdème, d'hyperhémie et de saignements sur la muqueuse de la caillette et du duodénum, ce qui est à l'origine de diarrhée chronique, d'une diminution de l'état général et peut entraîner la mort de l'animal infesté (Lehrter et al., 2016).

De façon générale, le principal effet du parasitisme gastro-intestinal est la diminution de la prise alimentaire volontaire qui peut aller jusqu'à 50% de ce qui est consommé habituellement (Knox et al., 2006). L'anorexie est donc souvent un des symptômes dominants lors d'infestation par des strongles digestifs, mais le mécanisme n'est pas tout à fait déterminé et semble différent selon les espèces hôtes. L'anorexie peut être la conséquence d'un inconfort ou d'un effet direct des parasites sur l'appétit et la satiété. Certaines études ont montré qu'elle pouvait être due à des changements physiologiques ou à la contribution du système immunitaire (Colditz, 2007 ; Villalba et Landau, 2012). Un autre effet important du parasitisme digestif est la perturbation du métabolisme protéique qui peut avoir de nombreuses conséquences cliniques. En effet, les larves et les vers adultes causent des dommages de la muqueuse digestive qui entraînent une perte endogène de protéines et nécessite une réparation des épithéliums digestifs (Knox et al., 2006 ; Villalba et Landau, 2012). À cette perte protéique, s'ajoute le coût de la réponse immunitaire (Colditz, 2007 ; Villalba et Landau, 2012). Les conséquences cliniques de ce déficit protéique chez les chevreuils peuvent se manifester comme chez les ruminants domestiques par de la diarrhée et des œdèmes, un poil terne et piqué et un mauvais état corporel ou des troubles de la croissance chez les jeunes (Jégo et al., 2014 ; Knox et al., 2006 ; Segonds-Pichon et al., 2000 ; Zaffaroni et al., 1997).

Parmi tous les parasites digestifs présents chez le Chevreuil, les nématodes sont les plus susceptibles d'entraîner de la mortalité. Néanmoins, le parasitisme est une cause de mortalité chez les chevreuils pour un peu moins de 10% d'entre eux. La première cause étant les traumatismes (blessures de chasse, collision routière, prédation), correspondant à environ 28% des cas (Cacard, 2004).

II.3. Les méthodes diagnostiques utilisées en faune sauvage

II.3.1. Examen des viscères digestifs

La méthode la plus fréquemment utilisée pour identifier les nématodes gastro-intestinaux présents dans le tractus digestif des chevreuils consiste en la réalisation d'une autopsie, suite à un abattage par tir à la carabine ou sur un animal trouvé mort. Les viscères sont rapidement isolés et ligaturés puis sont stockés à -20°C la plupart du temps. Après avoir été remis à température ambiante la veille, les contenus des différents organes sont vidangés individuellement et récoltés. Les parois sont lavées à grande eau pour récupérer tous les parasites et éventuellement les larves L4 après raclage de la muqueuse. Le contenu de chaque organe ainsi que les eaux de lavage sont filtrés à l'aide d'un tamis dans les mailles font généralement 315 µm. Une prise d'essai est examinée sous loupe binoculaire afin d'identifier les parasites et de réaliser un comptage qui sera rapporté au volume total prélevé (Thomas, 1997 ; Zemmer, 1993). Il s'agit donc d'une méthode quantitative mais également qualitative avec la possibilité d'identification des espèces de nématodes ainsi que la distinction des mâles et des femelles.

II.3.2. Coproscopie et coproculture

Comme pour les ruminants domestiques, la plupart des coproscopies sont effectuées après un prélèvement direct de fèces dans le rectum des chevreuils capturés ou abattus (Body et al., 2011 ; Zemmer, 1993). Plusieurs techniques coproscopiques peuvent être utilisées mais la plupart du temps, c'est la technique quantitative de flottation en lame de Mac Master qui est employée avec différents liquides denses, généralement de l'eau salée ou du sulfate de zinc. La réalisation de cette technique est détaillée dans la partie expérimentale (paragraphe II.6.1. Méthode de flottation en lame de Mac Master). L'avantage de cette méthode est d'être réalisable sur des animaux vivants contrairement à l'examen des viscères. Cependant, la détection des

animaux parasités n'est pas systématique, ce qui entraîne une sous-estimation de la prévalence et de l'abondance des parasites. Néanmoins, plusieurs études ont montré que le comptage d'œufs par gramme de fèces donnait une mesure fiable de la charge parasitaire chez l'animal infesté (Body et al., 2011 ; Cabaret et al., 1998 ; Cringoli et al., 2008). C'est pourquoi cette méthode est régulièrement utilisée comme marqueur de l'infestation individuelle, que ce soit chez les ruminants domestiques ou chez les chevreuils.

Les œufs de strongles ont une forme ellipsoïde avec une coque mince et lisse et contiennent une morula. Ils ont une taille moyenne qui varie de 70 à 100 µm de longueur à 35 à 50µm de large (Beugnet et al., 2004, Figure 4). Ces caractéristiques sont communes à tous les genres de strongles digestifs et il est très difficile de les différencier à ce stade. L'identification des genres se fait à partir des stades larvaires ou par l'observation des vers adultes. Cela nécessite donc la réalisation d'une coproculture, dont la méthode est décrite dans la partie expérimentale (paragraphe II.2.1. Technique de coproculture).

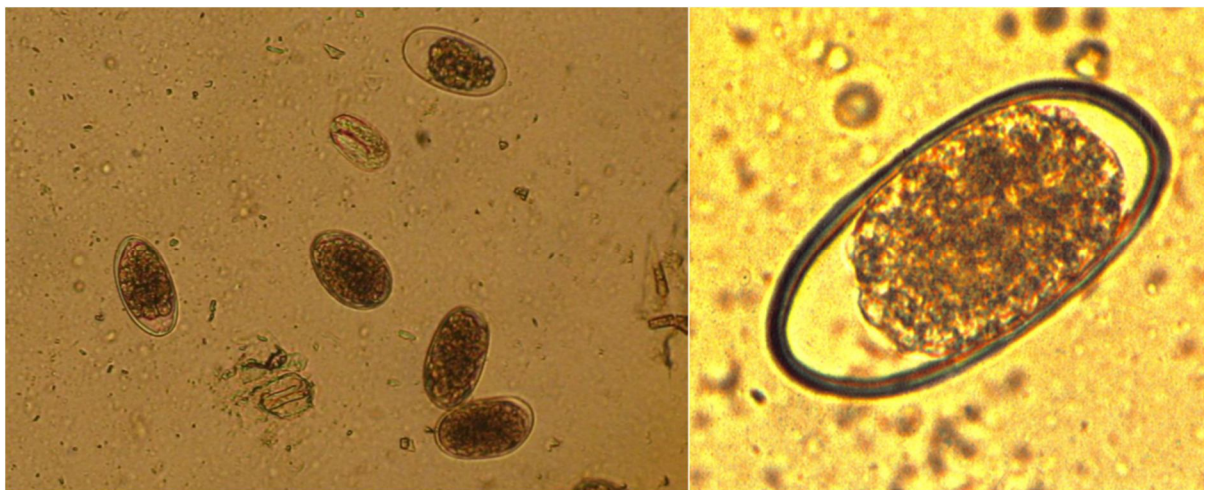


Figure 4 : Œufs de strongles observés au microscope, détail d'un œuf d'*Haemonchus contortus*.

Photographie de gauche : service de parasitologie de l'ENVT, photographie de droite : Beugnet et al., 2004.

III. LES TANINS DANS L'ALIMENTATION DES RUMINANTS

III.1. Tanins

III.1.1. Définition et classification

Les tanins sont des métabolites secondaires des végétaux associés à la cellulose, l'hémicellulose et la lignine des plantes. La teneur en tanins varie fortement entre les différentes espèces de végétaux et les tissus considérés (Mole, 1993). Ils peuvent se retrouver à la fois chez les monocotylédones et chez les dicotylédones, dans l'écorce, le bois, les feuilles, les aiguilles ou toute autre partie vascularisée de la plante (Hernes et Hedges, 2004).

Les tanins sont parmi les plus importants des métabolites secondaires des plantes car ils font partie de leurs mécanismes de défense. Ils ont un rôle de protection des végétaux contre les insectes, les champignons et les bactéries, et leur confèrent une astringence qui peut être répulsive pour les herbivores. Les tanins participent également à plusieurs réactions chimiques dans le métabolisme des plantes (Hassanpour et al., 2011 ; Hernes et Hedges, 2004).

Ces composés polyphénoliques hydrosolubles de haut poids moléculaire ont une structure chimique très variable. Basée sur cette diversité structurale, ils peuvent être divisés en quatre grands groupes : les tanins galliques, ellagiques, complexes et les tanins condensés (Khanbabae et van Ree, 2001 ; Bruneton, 2009). Néanmoins, la répartition en deux classes que sont les tanins hydrolysables et les tanins condensés continue d'être communément employée afin de distinguer les différents tanins par leurs propriétés physico-chimiques et biologiques.

III.1.2. Propriétés physico-chimiques et biologiques

La principale propriété des tanins est de se combiner aux macromolécules telles que les protéines ou les glucides par des liaisons hydrogènes et hydrophobes qui créent des interactions réversibles. Ce phénomène non spécifique ne se déroule qu'au pH physiologique et en conditions non oxydantes. Plus les protéines sont riches en proline et de conformation flexible et plus la complexation avec la molécule de tanin est marquée. C'est le cas par exemple des glycoprotéines salivaires riches en proline qui sont précipitées par les tanins ingérés, ce qui entraîne une perte de leur pouvoir lubrifiant et qui conduit à l'apparition de l'effet astringent bien connu des tanins. Par ailleurs, les interactions stables nécessaires notamment lors du tannage des peaux

sont obtenues par des liaisons covalentes avec les protéines suite à l'auto-oxydation des tanins (Bruneton, 2009). Les tanins condensés ont une forte affinité pour les protéines et de ce fait, ils les précipitent beaucoup plus que les tanins hydrolysables (Jarrige et al., 1995).

La biodisponibilité des tanins varie selon leur propriété structurale. Du fait de leur masse moléculaire trop importante, les tanins ellagiques ne sont pas absorbés dans le tube digestif et arrivent dans le colon où ils sont métabolisés par la flore. Ainsi, les tanins ellagiques ne peuvent avoir qu'une action directe au niveau du tube digestif mais leurs métabolites pourraient être responsables d'effets systémiques. De même, les tanins condensés ne sont majoritairement pas absorbés et sont dégradés dans le colon. Ils exerceraient une action locale de protection de l'épithélium de la muqueuse intestinale. De nombreuses propriétés biologiques ont été démontrées : activité antioxydante, inhibition enzymatique, effet vasoconstricteur sur les petits vaisseaux, propriétés antiseptiques et antidiarrhéique ou encore d'autres activités suspectées contre la réplication des virus ou des processus cancérigènes (Bruneton, 2009).

III.1.3. Répartition des tanins dans les végétaux

Le tanin officinal est principalement obtenu par extraction des tanins hydrolysables contenus en forte proportion dans les galls des chênes. L'écorce de ces derniers est également riche en tanins et a un usage industriel tout comme l'écorce de châtaignier (tannage, revêtements protecteurs, adhésifs, utilisation dans le secteur des alcools...) (Bruneton, 2009). Les tanins sont présents chez de très nombreuses espèces de plantes. Par exemple, on en retrouve dans les aiguilles et l'écorce des conifères (Hernes et Hedges, 2004) et également dans les fourrages tels que le Lotier pédonculé (*Lotus pedunculatus*), le Lotier corniculé (*Lotus corniculatus*), le Sulla (*Hedysarum coronarium*) et le Sainfoin (*Onobrychis viciifoliae*) (Jackson et al., 1996 ; Paolini, Dorchies, et al., 2003 ; Terrill et al., 1992). Les tanins condensés se retrouvent plus particulièrement dans les vacuoles des cellules situées sous l'épiderme des feuilles et des tiges de ces plantes fourragères. Les tanins hydrolysables sont en revanche peu présents dans les plantes fourragères herbacées mais se trouvent chez certaines dicotylédones rencontrées en prairies naturelles et surtout dans les jeunes feuilles d'arbres ou d'arbustes (Jarrige et al., 1995). Chaque plante contient plusieurs types de tanins et on retrouve souvent des tanins condensés et hydrolysables dans une même espèce (Clauss, 2003).

En général, la concentration en tanins des graminées prairiales des régions tempérées n'excède pas 1,5 à 2,5 % de la matière sèche, mais elle peut être beaucoup plus importante chez certaines dicotylédones. Le taux de tanins condensés varie entre 2 et 5 % de la matière sèche selon les espèces de plantes et la nature des sols (Jarrige et al., 1995).

Il existe des familles de plantes où la majorité des représentants contiennent des tanins mais où certaines espèces n'en contiennent pas du tout (Mole, 1993). Ainsi, la distribution des tanins parmi les espèces de végétaux n'est pas systématique au sein d'une famille. Globalement, de très nombreuses plantes contiennent des tanins dont les concentrations peuvent être très variables. Dans nos régions tempérées, ces plantes sont présentes partout dans l'environnement et peuvent ainsi être consommées par les animaux.

III.2. Effets nutritionnels et toxicité des tanins

III.2.1. Effets nutritionnels bénéfiques et néfastes des tanins

Chez les ruminants, les protéines qui atteignent la caillette et l'intestin sont celles qui proviennent de l'alimentation et qui n'ont pas été dégradées dans le rumen, ainsi que celles issues de la synthèse bactérienne. En formant des complexes, certains tanins hydrolysables et condensés réduisent la solubilisation et la dégradation des protéines dans le rumen et augmentent la quantité de protéines disponibles dans l'intestin grêle (Clauss, 2003 ; Mueller-Harvey, 2006 ; Patra et Saxena, 2011). Les complexes formés avec les tanins condensés permettent de protéger les protéines dans le rumen car les bactéries ne peuvent pas les dissocier. En revanche, les micro-organismes du rumen produisent des enzymes capables de dépolymériser les tanins hydrolysables et ainsi de libérer les protéines associées. La liaison tanin-protéine est majoritairement réversible et la dissociation des complexes est possible lorsque le pH devient inférieur à 3,5 ou supérieur à 7, ce qui correspond respectivement aux pH physiologiques de la caillette et de l'intestin (Mueller-Harvey, 2006 ; Patra et Saxena, 2011). La solidité des liaisons entre tanins et protéines ne dépend pas que du pH mais également de la structure des différents tanins présents dans l'aliment consommé. Ainsi, la réversibilité des complexes détermine la digestibilité des protéines (Mueller-Harvey, 2006). De plus, certains tanins condensés ont également une action sur les micro-organismes du rumen en inhibant

la croissance et l'activité des bactéries protéolytiques, ce qui a également pour effet de diminuer la dégradation des protéines dans le rumen (Min et al., 2005 ; Patra et Saxena, 2011). Mais les tanins peuvent également se lier aux enzymes digestives ou aux cellules épithéliales du tube digestif si de trop grandes quantités atteignent le duodénum, ce qui aurait un effet néfaste sur l'absorption des acides aminés qui serait par conséquent diminuée (Patra et Saxena, 2011 ; Silanikove et al., 2001).

Lorsque la ration en contient des taux modérés, c'est-à-dire compris entre 2 et 4% de la matière sèche (Aerts et al., 1999), les tanins peuvent alors avoir des effets bénéfiques qui sont majoritairement attribués à la diminution de la dégradation des protéines dans le rumen (Patra et Saxena, 2011) (Figure 5). Naturellement présents dans certaines plantes fourragères, ils sont utilisés pour améliorer les performances en production animale. Ainsi, plusieurs études menées chez les ruminants domestiques ont montré que la consommation de tanins pouvait permettre une augmentation du gain moyen quotidien (GMQ) (Al-Dobaib, 2009 ; Min et al., 2006), une plus grande quantité de lait produit (Woodward et al., 1999), une meilleure pousse de la laine (Ramírez-Restrepo et al., 2005 ; Wang et al., 1996) et une amélioration des performances en reproduction (Ramírez-Restrepo et al., 2005). De plus, les tanins condensés auraient une inhibition sélective des bactéries intervenant dans le processus de biohydrogénation des acides gras insaturés, ce qui permettrait d'augmenter dans le lait et la viande les concentrations en acides gras linoléiques conjugués et en acides gras polyinsaturés, qui sont recherchés pour la santé des consommateurs dans les produits d'origine animale (Vasta et al., 2009). Cependant, les effets des tanins sur les productions animales dépendent de la structure des tanins mais aussi de la qualité et la quantité des protéines disponibles dans la ration (Min et al., 2003 ; Patra et Saxena, 2011).

Enfin, la prise alimentaire peut être diminuée lorsque le régime contient une concentration en tanins trop importante. Cela peut s'expliquer par une moindre palatabilité de l'aliment, une diminution de la digestion ruminale et par la mise en place d'un comportement d'aversion (Mueller-Harvey, 2006 ; Silanikove et al., 2001 ; Waghorn, 2008). Généralement, la prise alimentaire volontaire des ruminants est faible lorsque les concentrations en tanins sont supérieures à 5% de la matière sèche (Mueller-Harvey, 2006 ; Patra et Saxena, 2011). Chez le Mouton, la consommation de fourrages contenant des taux élevés de tanins, c'est-à-dire de 6 à

12% de la matière sèche, pourraient diminuer la prise alimentaire, l'efficacité de la digestion et la productivité (Aerts et al., 1999).

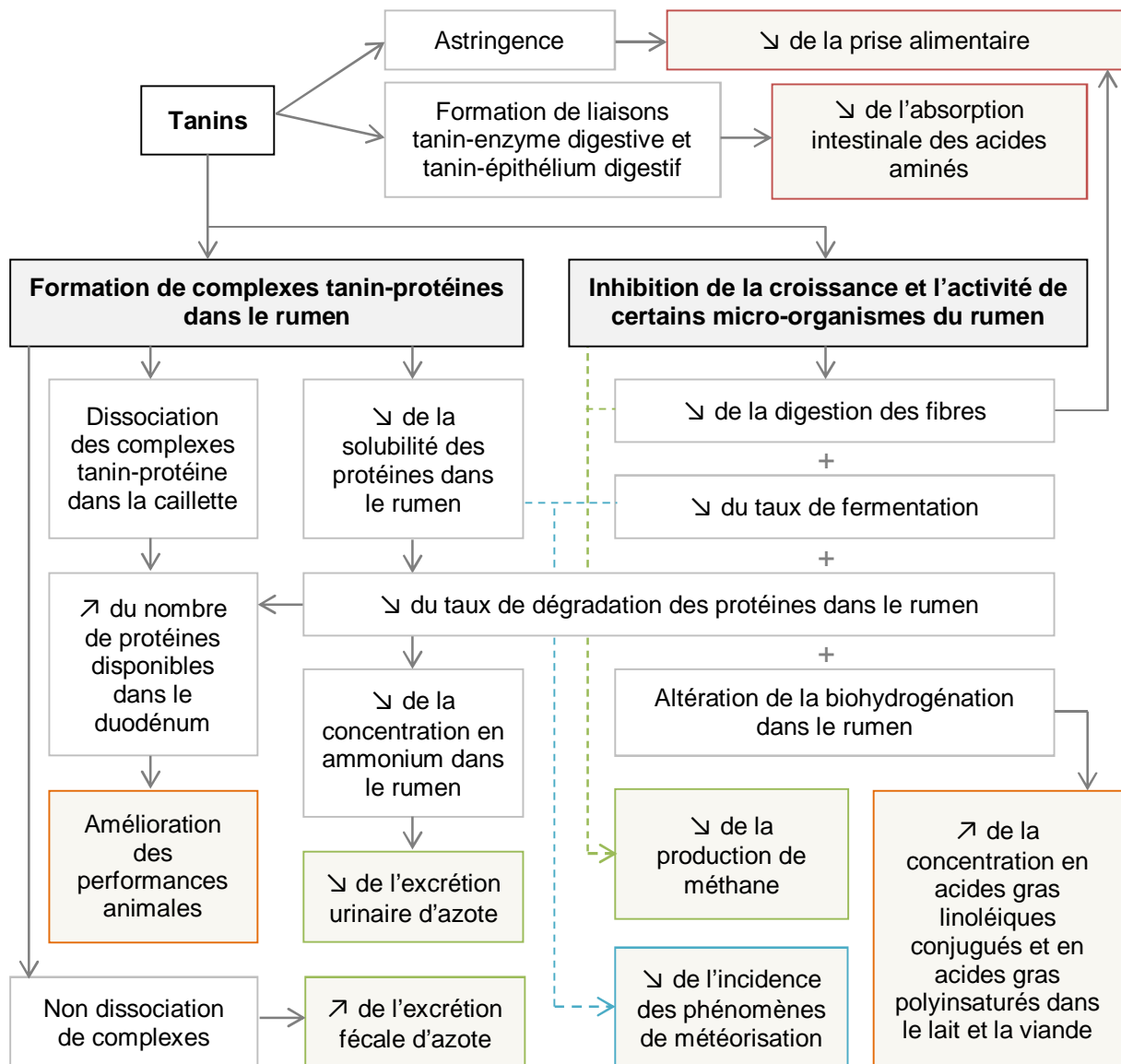


Figure 5 : Représentation schématique des effets des tanins sur le métabolisme ruminal.

Modifié d'après Patra et Saxena 2011.

III.2.2. Autres effets des tanins

L'utilisation de certains tanins dans l'alimentation des ruminants peut également avoir un impact positif sur l'environnement en jouant un rôle dans l'excrétion de l'azote et en diminuant la production de méthane. Certains complexes tanin-protéine ne se dissocient pas dans l'intestin, ce qui augmente l'excrétion fécale d'azote (Mueller-Harvey, 2006). De plus, le pH intestinal peut être compris entre 5,5 et 7, ce qui autorise la formation de complexes et empêche le recyclage de l'azote, et est

ainsi à l'origine d'une augmentation de l'excrétion fécale et d'une diminution de l'excrétion urinaire de celui-ci (Patra et Saxena, 2011). Dans les fèces, l'azote se trouve majoritairement sous forme organique qui est moins volatile que dans les urines, où l'urée est plus rapidement transformée en ammonium et en nitrates (Eckard et al., 2010 ; Patra et Saxena, 2011). Les tanins réduisent également la production de méthane, soit directement en diminuant le nombre de micro-organismes méthanogènes, soit indirectement en réduisant la digestion des fibres dans le rumen (Eckard et al., 2010 ; Patra et Saxena, 2011).

Enfin, les tanins condensés ont un autre intérêt sur la santé des bovins. En précipitant les protéines solubles et en réduisant l'activité des micro-organismes, ces tanins permettent de prévenir les phénomènes de météorisation (Aerts et al., 1999 ; Patra et Saxena, 2011). Les légumineuses doivent pour cela contenir un taux de tanins condensés minimal de 0,5% de la matière sèche (Li et al., 1996).

III.2.3. Toxicité des tanins

La toxicité des tanins apparaît lorsqu'ils sont consommés en quantité importante et est due à leur capacité à se lier aux protéines. En effet, ces molécules peuvent se fixer à l'épithélium du tube digestif, ce qui a pour conséquence un 'tannage' de la muqueuse à l'origine de la diminution des sécrétions et du péristaltisme. Les tanins peuvent également perturber le métabolisme ruminal en inhibant les enzymes digestives (Jouve, 2009). Ces actions directes des tanins sur le tube digestif entraînent généralement des signes digestifs caractérisés par de la constipation (Kumar et Singh, 1984), mais peuvent ensuite évoluer en diarrhée par modification de la microflore digestive (Jouve, 2009). Dans le rumen, les tanins sont hydrolysés et leurs métabolites peuvent traverser la barrière intestinale. Or, il se trouve que ces métabolites, éliminés par voie urinaire, ont des propriétés hémolytiques. Les ruminants gravement intoxiqués en mangeant certaines espèces d'Acacia ou de chênes développent des lésions digestives, hépatiques et rénales qui conduisent dans la plupart des cas à la mort (Jouve, 2009 ; Mueller-Harvey, 2006). Parmi les espèces végétales connues pour leur toxicité chez les ruminants, le chêne pédonculé (*Quercus pedunculata*) contient des tanins galliques qui se concentrent principalement dans ses glands, très toxiques lorsqu'ils sont verts (Jouve, 2009).

Pour se défendre contre les divers composés toxiques des plantes, les herbivores ont développé plusieurs moyens de détoxification des substances qu'ils sont susceptibles d'ingérer. Il existe entre les différentes espèces de ruminants des adaptations morphologiques ou physiologiques qui confèrent aux 'browsers' une capacité à éliminer les composés toxiques des végétaux supérieure à celle des 'grazers'. Par exemple, les 'browsers' ont un métabolisme hépatique plus important et possèdent généralement des glandes salivaires de plus grande taille avec des protéines salivaires qui se fixent aux tanins (Clauss, 2003). La sélection des plantes est également un processus essentiel pour se protéger contre les substances toxiques. Les herbivores apprennent à éviter les plantes qui entraînent des effets négatifs, ce qui constitue l'aversion alimentaire. De plus, les animaux qui ont une faible capacité de détoxification d'un composé ont davantage besoin de varier leur régime alimentaire, ce qui permet à la fois de limiter la concentration de chaque toxique ingéré et également d'utiliser les différentes voies métaboliques de détoxification existantes (Clauss, 2003 ; Copani et al., 2013).

III.3. Activité anthelminthique des tanins

III.3.1. Étude des propriétés anthelminthiques des tanins *in vitro*

L'activité antiparasitaire des tanins est très étudiée, notamment chez les petits ruminants. Beaucoup d'essais qui ont utilisé des plantes fourragères riches en tanins sur des animaux parasités ont mis en évidence des effets contre les nématodes gastro-intestinaux. Mais il est difficile de dire si cela est dû à l'apport nutritionnel de la plante ingérée ou à un rôle spécifique de ses composés secondaires sur les parasites. De nombreuses études *in vitro*, souvent menées simultanément aux études *in vivo*, ont permis de confirmer les propriétés anthelminthiques des tanins. Ces essais visent à déterminer si les tanins peuvent avoir un effet sur : l'éclosion des œufs, le développement des larves du stade L1 à L3, la migration des larves infestantes ou la motilité des vers adultes (Hoste et al., 2006). Les tanins condensés sont majoritairement étudiés. Ils sont soit contenus dans des extraits totaux de plantes fourragères telles que le Sainfoin (*Onobrychis viciifoliae*), le Lotier pédonculé (*Lotus pedunculatus*), le Lotier corniculé (*Lotus corniculatus*) ou le Sulla (*Hedysarum coronarium*), soit utilisés directement en tant que composé purifié après extraction. D'autres métabolites secondaires des plantes peuvent avoir une action

anthelminthique et, pour valider le rôle prépondérant des tanins, la plupart des études utilisent dans un second temps le polyéthylène glycol qui est une substance permettant l'inactivation des tanins (Makkar et al., 1995).

Les résultats obtenus dans ces études sont dépendants des plantes utilisés, des espèces de parasites étudiées et de leur stade. Parmi les tanins condensés qui regroupent des molécules structurellement différentes, les prodelphinidols sont plus efficaces contre les différents stades de nématodes que les procyanidols (Brunet et al., 2008). Ainsi, les plantes dont le ratio prodelphinidols / procyanidols est élevé ont une activité anthelminthique plus importante (Molan et al., 2003). Afin, de déterminer quelles espèces de nématodes et quels stades étaient sensibles à l'effet des tanins, des expériences ont été menées en utilisant le même extrait de tanins condensés sur les différentes formes parasitaires. Les tanins condensés présents dans le sainfoin par exemple permettent, *in vitro*, l'inhibition de l'éclosion des œufs et du développement larvaire (Molan et al., 2002), ainsi que de la migration des larves infestantes (Athanasiadou et al., 2001 ; Molan, Waghorn, et al., 2000 ; Paolini et al., 2004). Ils ralentissent également la perte de l'exuvie de larves L3 (Brunet et al., 2007) et réduisent le nombre de larves infestantes qui pénètre dans la muqueuse digestive (Brunet et al., 2008). La plupart de ces études ont mis en évidence des effets inhibiteurs dose-dépendants des tanins.

Généralement, les parasites utilisés proviennent des fèces d'ovins ou de caprins. Les trois espèces de nématodes gastro-intestinaux les plus fréquentes chez les petits ruminants (*Haemonchus contortus*, *Teladorsagia circumcincta* et *Trichostrongylus colubriformis*) sont inhibées à plusieurs stades de leur cycle par les tanins (Athanasiadou et al., 2001 ; Paolini et al., 2004). Néanmoins, un essai conduit sur les nématodes gastro-intestinaux de cerfs d'élevage a montré que les tanins condensés extraits du Sainfoin, du Lotier pédonculé, du Sulla et du Lotier corniculé, concentrés à 1200µg/ml, inhibaient respectivement 77%, 68%, 57% et 55% de la migration des larves L3 sans exuvie, ces dernières étant plus sensibles que les larves L3 encore protégées par leur gaine (Molan, McNabb, et al., 2000).

III.3.2. Étude des propriétés anthelminthiques des tanins *in vivo*

Les propriétés anthelminthiques attribuées aux tanins proviennent de leur action directe sur les nématodes gastro-intestinaux mais aussi du rôle qu'ils jouent indirectement en augmentant la résistance ou la résilience de l'hôte (Hoste et al., 2006 ; Min et Hart, 2003). En effet, grâce à leurs effets nutritionnels bénéfiques, les

tanins permettent d'augmenter l'absorption d'acides aminés, ce qui a pour conséquence d'améliorer la réponse immunitaire de l'hôte contre son parasitisme (Coop et Kyriazakis, 2001). Les études *in vivo* sont donc indispensables pour compléter les informations apportées par les essais *in vitro*.

Comme pour les études *in vitro*, les plantes utilisées sont surtout les légumineuses, mais quelques plantes ligneuses ou encore la chicorée (*Cichorium intybus*) sont également étudiées. La comparaison des effets bénéfiques de ces végétaux se fait avec des fourrages très pauvres en tanins comme le Ray-Grass, la luzerne ou le trèfle blanc (Hoste et al., 2006 ; Min et Hart, 2003). Les espèces hôtes étudiées sont le mouton et la chèvre. Plusieurs essais ont également été menés chez le cerf. L'évaluation des effets antiparasitaires se fait par l'estimation de la réduction : du nombre de nématodes, de la fécondité des vers adultes et de l'excrétion des œufs. L'effet le plus souvent rapporté est la diminution du comptage de l'excrétion fécale des œufs de nématodes gastro-intestinaux qui est corrélée à une diminution de la fécondité des vers femelles (Hoste et al., 2006). Cela contribue à une réduction du nombre de larves présentes sur les pâtures et permet ainsi un ralentissement de la dynamique de l'infestation (Paolini, Dorchies, et al., 2003). L'activité anthelminthique des plantes riches en tanins, démontrée par les études *in vitro*, n'est pas toujours mise en évidence chez l'animal et dépend notamment des espèces de parasites ciblées. Chez le mouton, l'utilisation d'extraits de Quebracho (*Schinopsis lorentzii*) permet une diminution de la charge parasitaire ainsi qu'une réduction de l'excrétion fécale des œufs de *Trichostrongylus colubriformis* qui est une espèce intestinale, mais n'a pas d'effet sur les parasites de la caillette *Haemonchus contortus* et *Teladorsagia circumcincta* (Athanasiadou et al., 2000, 2001). Des essais chez la chèvre ont été menés afin de déterminer si le moment d'exposition des parasites aux tanins condensés du Quebracho avait une influence sur les effets observés. Lorsque les larves arrivent dans un environnement riche en tanins, cela entraîne une diminution de la charge parasitaire qui est probablement due à une perturbation de l'installation des larves dans la caillette ou l'intestin. En revanche, lorsque les tanins sont administrés après l'établissement des larves dans la muqueuse digestive, la fécondité des vers adultes est diminuée et le nombre d'œufs excrétés également, mais la charge parasitaire n'est pas impactée (Paolini, Bergeaud, et al., 2003 ; Paolini, Frayssines, et al., 2003 ; Paolini et al., 2005). Une étude menée avec des cerfs nourris avec du Lotier corniculé ou du Sulla a mis en évidence une relation dose-dépendante entre la concentration en tanins condensés des fourrages et la

charge parasitaire des vers de la caillette, où *Trichostrongylus axei* semblait plus sensible que les nématodes de genre *Ostertagia* (Hoskin et al., 2000). Enfin, une autre expérience a montré que des jeunes cerfs placés pendant deux mois sur des pâtures de chicorée n'avaient pas besoin d'anthelminthiques chimiques contrairement à 35% de ceux consommant du Ray-Grass, et avaient 18% de moins de nématodes gastro-intestinaux (Hoskin et al., 2003).

Les propriétés anthelminthiques des tanins peuvent s'expliquer par leur capacité à se lier aux protéines. En effet, les collagènes de la cuticule des nématodes sont riches en proline et en hydroxyproline pour lesquelles les tanins ont une forte affinité (Thompson et Geary, 1995). Il est également possible que les polyphénols forment des complexes avec les enzymes de l'environnement local des nématodes, nécessaires à leur fonctionnement. De plus, certains tanins n'ont pas d'effet sur les parasites de la caillette mais en ont sur les nématodes intestinaux. Ceci pourrait s'expliquer par une différence de sensibilité entre les espèces de parasites, mais également par une différence d'exposition des nématodes aux tanins condensés (Hoste et al., 2006). En effet, la capacité des tanins à se lier à la cuticule des parasites ou à former des complexes avec leurs enzymes dépend de leur disponibilité dans le tube digestif et nécessite donc que les complexes tanins-protéines formés dans le rumen se dissocient dans la caillette pour atteindre *H. contortus* et *T. circumcincta*, et dans l'intestin pour *T. colubriformis*.

De la même façon que pour les effets nutritionnels, l'action antiparasitaire des tanins condensés dépend de leur concentration et de leur structure. À partir d'études menées sur le mouton, la chèvre et le cerf, le seuil minimal de tanins condensés déterminé pour obtenir un effet anthelminthique serait de 3 à 4 % de la matière sèche (Hoste et al., 2006). Une autre revue a mis en évidence le seuil de 4,5 à 5,5 % de la matière sèche afin d'observer une réduction de l'excrétion fécale des œufs de nématodes (Min et Hart, 2003). Mais une trop grande teneur en tanins condensés dans les plantes utilisées peut avoir des effets néfastes, voire toxiques, sur la digestion. Le choix d'un fourrage pour ses propriétés anthelminthiques nécessite donc également de considérer les potentiels effets antinutritionnels, afin d'être le plus bénéfique possible.

III.4. L'automédication par les tanins

III.4.1. La sélection alimentaire chez les ruminants

En milieu naturel, les ruminants choisissent leur alimentation parmi la diversité des plantes disponibles à un endroit et un moment donnés. Plusieurs théories ont été avancées pour tenter d'expliquer les mécanismes de la sélection alimentaire. En effet, pour couvrir leurs besoins nutritionnels, les ruminants sont capables de consommer les plantes qui peuvent leur apporter l'énergie, les protéines, les minéraux et les vitamines en proportions adaptées, et ils évitent celles dont les concentrations en composés toxiques sont trop élevées. Pourtant, le choix de la plupart des nutriments ne peut pas se baser sur leur goût ou leur odeur, donc la sélection alimentaire repose sur d'autres mécanismes qui dépendent des conséquences post-ingestion (Provenza, 1995). D'autant plus que la concentration en nutriments et en toxiques varie dans le temps et l'espace, et que les animaux doivent adapter leur régime en fonction de leur âge, leur statut physiologique et leur environnement (Provenza et al., 1998). La variété du régime alimentaire des ruminants s'explique par l'acquisition d'aversion et de préférences. L'aversion est un procédé involontaire qui correspond à la diminution de la préférence pour un aliment consommé, résultant de l'intégration des caractéristiques organoleptiques et des effets post-ingestion uniques pour chaque aliment (Provenza, 1996). Elle est généralement importante quand la plante contient des toxines, une concentration trop élevée en nutriments rapidement digestibles ou même un déficit en nutriments spécifiques, et peut apparaître dans les minutes qui suivent le début du repas ou graduellement après plusieurs jours ou semaines (Garcia, 1989). Elle peut également se manifester de façon légère à cause d'un excès de consommation d'un aliment. Ainsi, les aversions et les préférences sont déterminées par des réponses spécifiques à des saveurs, des nutriments et des substances toxiques. Le fait d'avoir consommé la quantité nécessaire d'un nutriment entraîne une diminution de la préférence pour l'aliment qui contient une concentration élevée de ce nutriment. La présence d'une substance toxique peut causer une diminution de préférence pour la plante la contenant, mais sans pour autant entraîner un arrêt complet de sa consommation, surtout si elle contient également des nutriments essentiels (Provenza, 1996).

Les réactions de l'organisme suite à l'ingestion d'une plante peuvent être très rapides et même avoir des conséquences au cours du repas. En effet, les toxines et

nutriments peuvent se retrouver dans le flux sanguin en 30 à 60 secondes et atteignent un pic de concentration au bout de 15 minutes (Barnes et al., 1986). Un excès de toxines ou de nutriments dans le sang, ainsi qu'un déficit en énergie entraînent l'apparition d'un malaise de plus ou moins forte intensité ayant pour conséquence une diminution voire un arrêt de l'ingestion de l'aliment responsable. En retour, l'augmentation de la consommation d'autres plantes permet de suppléer au déséquilibre d'apport nutritif (Provenza, 1995). Cependant, les ruminants sont capables de supporter des variations et l'optimisation de leur prise alimentaire ne se fait pas nécessairement à chaque repas, ni même chaque jour (Booth, 1985).

La sélection alimentaire fait appel à deux types de mémoire : la mémoire cognitive qui intervient lors de l'apprentissage et du souvenir et la mémoire non cognitive qui comprend les procédés d'intégration du goût d'un aliment et de ses conséquences post-ingestion sur l'organisme. Ces deux mémoires font intervenir des régions différentes du cerveau mais sont utilisées en parallèle (LeDoux, 1992). Ainsi, un animal développe des préférences et des aversions parmi les plantes de son régime de façon non consciente mais utilise ses sens pour les reconnaître et les consommer. Il existe des interactions entre les afférences nerveuses des viscères et les récepteurs du goût et de l'olfaction qui permettent de relier les caractéristiques organoleptiques de la plante à ses effets post-ingestion, mais cela est difficile à mettre en évidence (Provenza, 1995). De même, la sélection alimentaire implique des mécanismes de régulation neurohormonaux dont les médiateurs, tels que la cholécystokinine, la sérotonine ou la leptine, sont surtout étudiés chez les espèces monogastriques (Pittroff et Soca, 2006). Les mécanismes physiologiques à l'origine de l'acquisition d'aversion ou de préférences chez les ruminants sont peu connus, mais ces comportements ont été observés à de nombreuses reprises, à la fois en milieu naturel et lors d'expérimentations (Pittroff et Soca, 2006 ; Provenza, 1995). Les ruminants sont donc capables de sélectionner les plantes qu'ils consomment afin d'adapter en permanence leur régime alimentaire à leurs besoins physiologiques (Provenza, 1995).

III.4.2. L'automédication chez les herbivores

L'infestation par des nématodes gastro-intestinaux a des conséquences négatives sur les ruminants, qui sont à l'origine d'une baisse des productions. Les parasites peuvent entraîner des symptômes tels que de la diarrhée ou de l'anorexie mais leur présence peut également être subclinique. En entraînant des dommages sur la

muqueuse du tube digestif ou en stimulant le système immunitaire, les vers modifient le métabolisme protéique de leur hôte (Coop et Kyriazakis, 2001 ; Poppi et al., 1990). Par ce besoin augmenté en protéines, les animaux infestés sont en quelque sorte 'conscients' de leur charge parasitaire (Villalba et Landau, 2012). Le déséquilibre engendré par l'infestation parasitaire conduit l'animal à exprimer un comportement d'automédication en utilisant les plantes de son environnement afin de rétablir son homéostasie. Car ce sont les adaptations physiologiques et comportementales qui, en régulant le milieu interne, contribuent à la survie dans l'environnement extérieur (Villalba et Provenza, 2007). Ainsi, pour lutter contre le parasitisme, les herbivores modifient leur régime alimentaire afin de trouver une nouvelle plante dont l'effet serait bénéfique. Par exemple, des agneaux parasités vont consommer davantage de tanins que les individus non infestés, jusqu'à ce que leur charge parasitaire diminue suffisamment. La réduction de l'excrétion fécale des œufs de nématodes gastro-intestinaux est alors inversement proportionnelle à l'ingestion de tanins (Lisonbee et al., 2009). La recherche de nouvelles plantes implique d'augmenter la prise de risque en consommant des végétaux qui pourraient être toxiques. Ce comportement, stimulé par la perturbation de l'homéostasie, augmente les chances de consommer des plantes médicinales (Provenza et al., 1998). L'automédication pourrait donc être facilitée par une réduction de la néophobie, naturellement présente chez les herbivores en bonne santé qui ingèrent peu d'aliments nouveaux afin d'éviter les plantes dangereuses (Egea et al., 2014 ; Provenza et al., 1998). En effet, le rapport coût/bénéfice ne serait pas en leur faveur dans ce cas. Tandis que les animaux parasités sont amenés à consommer davantage de métabolites secondaires des plantes. Ces composés peuvent avoir à la fois des effets positifs médicaux et des effets négatifs toxiques que les herbivores ne peuvent pas éviter (Hutchings et al., 2003). Dans le cas où la concentration en composés toxiques serait inférieure à celle de la substance médicinale, la probabilité pour l'animal de consommer suffisamment de cette plante pour se soigner est élevée. A l'inverse, si le seuil de toxicité de la plante est en-dessous du seuil médical, la sensation de malaise provoquée peut entraîner un arrêt de l'ingestion et donc diminuer la chance d'expérimenter l'effet bénéfique de la plante (Villalba et Provenza, 2007). Dans le milieu naturel, les herbivores ne cherchent pas une seule plante médicinale mais en consomment plusieurs en petites quantités, ce qui permet de bénéficier des effets de nombreux métabolites secondaires tout en diminuant le risque d'intoxication. Alors qu'ils les évitent habituellement, les individus parasités se dirigent donc préférentiellement

vers les végétaux présentant une amertume plus élevée qui sont généralement les plus riches en composés secondaires (Glendinning, 1994). L'apprentissage est un mécanisme très important de l'automédication et passe également par la transmission sociale entre les membres d'un groupe. Dès le plus jeune âge, et même *in utero*, une dichotomie est enseignée entre ce qui est familier et ce qui ne l'est pas (Provenza, 1995). Les animaux préfèrent ainsi consommer les aliments qu'ils connaissent (Provenza et al., 1998). La socialisation facilite également l'apprentissage, car l'expérience de l'effet bénéfique d'une plante que fait un individu est partagée avec le groupe (Villalba et Provenza, 2007).

Dans les études scientifiques, le comportement d'automédication est mis en évidence par deux moyens. Tout d'abord, l'observation d'animaux sauvages dans leur milieu naturel permet de comparer les comportements entre les individus sains et les individus malades. L'automédication se caractérise par des animaux qui consomment un aliment inhabituel de leur régime alors qu'ils présentent des signes d'une maladie, dont les symptômes diminuent suite à l'ingestion de cet aliment. Ce comportement est confirmé par des analyses de laboratoire permettant de dire si la quantité de composé médicinal ingérée était suffisante pour être susceptible d'avoir provoqué ces changements (Huffman, 2003). Les études contrôlées nécessitent quatre phases pour pouvoir mettre en évidence le comportement d'automédication. Une première étape consiste à enregistrer les préférences des animaux qui ne sont pas parasités, entre deux aliments : un qui contient des métabolites secondaires de plantes et l'autre non. Ensuite, les animaux sont infestés et les deux aliments sont proposés un par un afin que les individus parasités se rendent compte de l'effet bénéfique des composés secondaires sur leur charge parasitaire. Un nouveau test de préférence est conduit et les résultats sont comparés à ceux de la première phase. Enfin, les animaux sont déparasités et un dernier test de préférence est réalisé et doit être similaire au premier (Villalba et Landau, 2012). Une étude menée sur des agneaux infestés expérimentalement par *H. contortus* a montré que ceux-ci développaient une préférence pour l'aliment contenant des tanins condensés issus de Quebracho, mais que cette préférence disparaissait dès lors qu'ils étaient vermifugés (Juhnke et al., 2012).

SECONDE PARTIE – ETUDE EXPERIMENTALE : CONSOMMATION DE TANINS PAR LE CHEVREUIL ET NIVEAUX D'INFESTATION PAR DES STRONGLES GASTRO-INTESTINAUX

I. OBJECTIFS DE L'ETUDE

Le phénomène de résistance aux anthelminthiques est connu depuis plusieurs années et entraîne des changements dans la façon de concevoir les protocoles de vermifugation, notamment pour les animaux de production. La résistance des parasites aux molécules anthelminthiques et le fait que la découverte de nouvelles familles soit très difficile, obligent à se tourner vers des solutions alternatives. L'utilisation de tanins, particulièrement ceux des fourrages, est très étudiée chez le mouton et de plus en plus chez la chèvre. En effet, le pouvoir anthelminthique de ces molécules naturellement présentes dans les plantes est reconnu chez les petits ruminants domestiques. En revanche, l'effet des tanins chez les ruminants sauvages est peu connu, que ce soit pour leurs propriétés anthelminthiques sur les strongles gastro-intestinaux ou pour leurs effets secondaires. Or, la compréhension des interactions tanins - parasitisme chez les ruminants sauvages permettrait probablement de tirer des enseignements pour l'élevage des ruminants domestiques dans la mesure où les ruminants sauvages, n'ayant pas été sélectionnés par l'homme, auraient gardé une meilleure capacité de lutte contre les parasites digestifs notamment grâce à l'ingestion de tanins. De plus, l'utilisation de tanins dans les élevages de cervidés pourrait également être intéressante dans le cadre de la lutte contre les résistances parasitaires aux anthelminthiques. Pour cela, il faudrait, comme pour les ruminants domestiques, établir des doses efficaces et connaître les doses toxiques. Mais en premier lieu, la démonstration de l'efficacité des tanins sur la diminution de la charge parasitaire devrait être effectuée pour chaque espèce de ruminant. Le Chevreuil est le ruminant sauvage le plus représenté en Europe. En France, le nombre d'individus sauvages estimés en 2012 étaient de 1.5 à 2 millions (Saint-Andrieux et al., 2012). Il constitue un bon modèle car il est adapté au parasitisme et consomme naturellement beaucoup de tanins.

Notre étude a pour objectif de déterminer s'il existe chez les chevreuils un comportement d'automédication par les tanins afin de lutter contre le parasitisme gastro-intestinal. Pour répondre à cette question, des expériences ont été menées afin de voir si les chevreuils sont capables d'ajuster la teneur en tanins dans leur régime par rapport à leur charge parasitaire. Un effectif de 20 chevreuils apprivoisés

a reçu sur une période de deux mois un aliment contenant des tanins en plus de leur aliment habituel. Ce dispositif expérimental permettait à chaque individu de choisir ce qu'il consommait et cette consommation a été analysée en fonction notamment du taux d'infestation parasitaire. L'hypothèse étant que plus un chevreuil était infesté et plus il consommait de tanins dans son alimentation.

II. MATERIELS ET METHODES

II.1. Présentation du site expérimental

II.1.1. Installation expérimentale de Gardouch

Les expériences se sont déroulées à l'automne 2016 dans l'installation expérimentale de Gardouch rattachée à l'unité de recherche CEFS (Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage) de l'INRA. Cette installation est le seul élevage de chevreuils en Europe permettant d'étudier le lien entre cet herbivore et son environnement.

Le site accueille 9 chevreuils dans un grand enclos boisé de 14 hectares et 28 chevreuils apprivoisés répartis en groupes de 1 à 7 individus dans différents petits enclos d'environ 0,5 hectares chacun. Ces enclos se trouvent en prairie mais certains sont davantage boisés que d'autres.

Parmi les animaux présents sur l'installation, 20 des chevreuils apprivoisés répartis dans 10 enclos ont participé à l'étude (Tableau 1) : seize femelles formant des groupes de 2, 3 ou 4 individus et quatre mâles hébergés individuellement. Les animaux choisis avaient entre 1 et 11 ans avec une moyenne d'âge de 4,5 ans.

Tableau 1 : Description de la population de chevreuils étudiée.

Enclos	Nombre d'individus	Nom et numéro des individus	Sexe	Age
1ab	2	6 - Janis / 9 - Klara	F	6 et 7 ans
1cd	2	7 - Josette / 8 - Julia	F	7 ans
2	2	5 - Fanny / 16 - Ninon	F	3 et 11 ans
2b	1	3 - Nougat	M	3 ans
3	4	17 - Olive / 18 - Oups / 19 - Ondine / 20 - Oural	F	2 ans
4	3	11 - Mica / 13 - Maïs / 14 - Mousline	F	4 ans
5	3	10 - Mylène / 12 - Minie / 15 - Molo	F	4 ans
6a	1	4 - Gaspard	M	1 an
6c	1	2 - Joselin	M	7 ans
7	1	1 - Jambon	M	7 ans

II.1.2. Statut parasitaire initial

Un suivi mensuel du niveau d'infestation en parasites digestifs a été démarré plus d'un an et demi avant le début de l'étude afin de connaître le statut parasitaire de chaque chevreuil. Les coproscopies étaient réalisées à partir de fèces fraîches récoltées sur le sol juste après émission et le comptage des œufs était effectué par la méthode de flottation en lame de Mac Master (description de la méthode dans le paragraphe II.6.1.). En plus des strongles digestifs, des coccidies ont été mises en évidence chez certains animaux. L'interprétation des résultats coproscopiques a été faite à partir des données de la littérature concernant d'autres petits ruminants que le chevreuil car la classification en trois catégories correspondant au niveau d'infestation est bien connue chez le mouton mais pas chez les ongulés sauvages. Selon McKenna, les moutons sont faiblement infestés par les strongles gastro-intestinaux lorsque le comptage est inférieur à 500 œufs par gramme (opg), modérément infestés entre 600 et 2000 opg et fortement infestés à plus de 2000 opg (McKenna, 2002). Un autre auteur a modifié ces résultats pour les adapter à l'Impala (*Aepyceros melampus*) et a considéré comme faiblement infesté un animal dont le comptage est inférieur à 500 opg, modérément infesté entre 550 et 1500 opg et fortement infesté s'il dépasse 1550 opg (Ezenwa, 2004).

La majorité des chevreuils participant à l'étude excrétaient moins de 500 œufs par gramme de fèces et un tiers du troupeau a présenté au moins une fois des comptages compris entre 500 et 1500 opg avec seulement deux individus qui ont excrété plus de 1550 opg (2150 et 2750 opg) et qui présentaient régulièrement des comptages élevés (Figure 6).

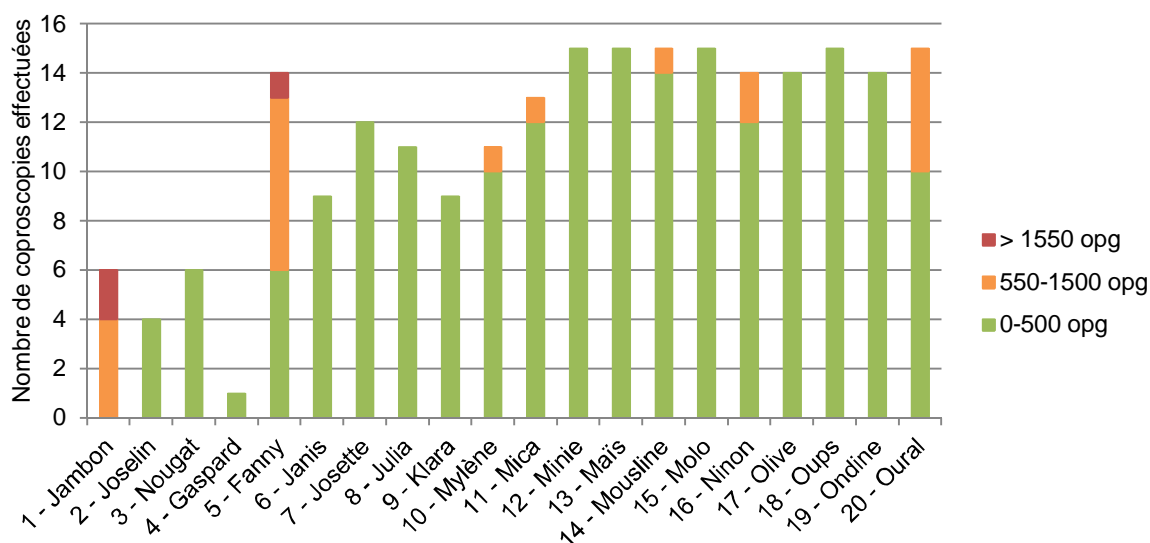


Figure 6 : Charge parasitaire individuelle des chevreuils durant les 18 mois précédant l'étude.

Ainsi, le niveau d'infestation en strongles gastro-intestinaux était globalement faible à modéré. Or l'étude ayant pour objectif de déterminer s'il y avait une relation entre la consommation de tanins et le parasitisme digestif, nous avons souhaité que le niveau d'infestation de certains chevreuils soit suffisamment important pour qu'il y ait une différence notable entre des individus peu infestés et d'autres davantage infestés. C'est pourquoi nous avons décidé de réaliser en amont de l'étude des infestations expérimentales avec des larves obtenues à partir des fèces des chevreuils de l'installation les plus infestés par les strongles gastro-intestinaux.

II.2. Infestations expérimentales

II.2.1. Technique de coproculture

Tout comme pour les coproscopies, les coprocultures ont été réalisées à partir de fèces fraîches récoltées sur le sol après émission. Le procédé utilisé pour la mise en culture des œufs fut celui de Roberts et Sullivan (1950) qui consiste à placer la matière fécale dans un pot muni d'un couvercle à vis qui n'est que très légèrement vissé voire pas du tout afin de permettre un apport d'oxygène aux larves. Les conditions d'humidité sont satisfaisantes lorsque de la condensation se forme sur les parois du récipient et sont entretenues par un apport régulier d'eau par vaporisation sur les fèces. Le pot contenant la matière fécale est placé à l'obscurité, dans une étuve dont la température est maintenue à 23°C. A cette température, l'obtention de larves de troisième stade nécessite une incubation d'environ 10 jours (Euzéby, 1981).

Après éclosion des œufs, les larves sont récoltées avec l'appareil de Baermann. Il s'agit d'un entonnoir terminé par un tube dans lequel vont migrer les larves. Les fèces sont placées uniformément dans un tamis placé au-dessus de l'entonnoir et celui-ci est rempli d'eau de sorte à ce que son niveau affleure les fèces sans les recouvrir (Euzéby, 1981). Il est important de récupérer dans l'entonnoir l'eau de rinçage du pot qui a contenu les matières fécales pendant l'incubation car les larves migrent dans la fine pellicule d'eau qui recouvre ses parois. Ce dispositif permet la migration des larves depuis la matière fécale jusqu'à l'eau où elles sont ensuite entraînées par gravité au fond du tube. Afin de limiter la présence de débris dans la solution de larves obtenue, une feuille de papier absorbant désépaissie peut être ajoutée entre les fèces et le tamis. Le temps de récolte doit être compris entre 6 et

24 heures car la grande majorité des larves est obtenue dans les 6 heures et si le dispositif est laissé en place trop longtemps, un phénomène de putréfaction peut se mettre en place et détruire les larves (Todd et al., 1970). Afin d'augmenter le rendement de cette technique, il est possible de répéter deux fois l'opération. Le nombre de larves obtenues dépend de deux paramètres : l'efficacité de la culture et l'efficacité de l'extraction. Le premier estime le développement des œufs en larves infestantes et le second est représentatif de la migration des larves dans l'appareil de Baermann. Ces paramètres sont variables selon les espèces hôtes et les parasites considérés tout comme le sont les conditions de cultures. Cependant, pour avoir une idée du rendement qu'il est possible d'obtenir, il a été mis en évidence lors de la culture des espèces *Trichostrongylus colubriformis* et *Ostertagia circumcincta*, qu'environ la moitié des œufs mis à incuber donnaient des larves infestantes et que 85% de celles-ci étaient collectées après sédimentation dans l'appareil de Baermann (Hubert et Kerboeuf, 1984). Une fois récupérées dans le fond du tube, les larves qui se trouvent dans un petit volume d'eau sont placées dans un flacon et peuvent être gardées plusieurs mois au froid positif avant d'être utilisées, en général dans les deux mois suivant leur obtention.

La quantité de larves obtenues est déterminée par comptage à l'aide d'une loupe binoculaire. La solution contenant les larves est prélevée en cinq gouttes de 20µl. Les larves vivantes, c'est-à-dire en mouvement, sont comptées et le total est multiplié par 10 pour donner la concentration en larves par millilitre. Ce résultat est ensuite multiplié par le volume total de la solution pour connaître le nombre total de larves obtenues.

II.2.2. Méthodes d'infestation

Un premier essai d'infestation a été mené au printemps 2016. L'objectif était de tester une méthode d'infestation qui soit acceptée par les chevreuils, c'est-à-dire par prise spontanée de la solution de larves. L'autre possibilité consistait à administrer les larves par voie orale à l'aide d'une seringue, ce qui avait pour avantage de connaître précisément la dose de larves ingérées. Mais cette technique n'a pas été choisie car elle nécessite une contention des animaux qui engendre inévitablement un stress important pour ces animaux qui, même apprivoisés, restent craintifs. La difficulté pour obtenir une prise spontanée était de proposer aux chevreuils un aliment appétant malgré la présence de la solution de larves. Il fallait également que ceux-ci aient envie de consommer cet aliment au moment où il leur était présenté

pour contrôler l'ingestion par chaque animal de la dose souhaitée de larves. C'est pourquoi avant chaque infestation réalisée, la nourriture ou l'eau de boisson étaient retirées la veille au soir pour augmenter la probabilité de prise spontanée le lendemain matin. Dans un premier temps, 5 ml de solution concentrée à 155 larves par millilitre ont été déposés sur 60g de granulés et présentés individuellement à quatre chevreuils d'un même groupe et l'infestation s'est faite en quatre fois réparties sur deux jours. A chaque présentation des granulés imbibés de la solution de larves, un chevreuil parmi les quatre a toujours refusé l'aliment proposé, deux autres ont tout consommé et la dernière acceptait l'aliment mais n'ingérait pas toute la quantité proposée. En pratique, cette méthode d'infestation s'est donc révélée peu satisfaisante car le granulé humide est peu appétant et rend l'expérience non reproductible sur tous les animaux.

Un second essai d'infestation a donc été conduit au mois d'août en versant les larves dans l'eau de boisson de deux chevreuils d'un même enclos. Après une privation en eau pendant la journée, un seau rempli d'un litre d'eau et contenant les larves infestantes (environ 4500) a été déposé dans l'enclos et la prise de boisson a été contrôlée par un piège photographique. Même si les deux individus infestés ont bu dans ce seau pendant l'essai, cette méthode ne permettait pas de maîtriser l'infestation individuellement car l'eau était laissée à disposition des animaux. Néanmoins, elle présente l'avantage d'être reproductible sur tous les chevreuils habitués à boire au seau.

La méthode choisie ensuite pour infester quelques-uns des chevreuils a été l'ingestion des larves infestantes par l'eau de boisson. Cependant, pour contrôler au mieux le nombre de larves ingérées par les animaux, la solution a été donnée à la main et individuellement dans seulement 100 ml d'eau pour limiter les pertes de larves qui resteraient contre les parois du seau. La solution contenant pour chaque animal 3100 ou 3700 larves a été présentée à six chevreuils qui ont bu les 100ml en totalité sauf un individu qui n'a pas voulu boire.

Le choix des chevreuils à infester expérimentalement s'est porté sur les individus qui étaient déjà les plus infestés naturellement. En effet, cela devrait permettre d'obtenir une différence plus marquée entre le niveau d'infestation des animaux les plus parasités et ceux les moins parasités. De plus, il était probable que ces animaux aient une immunité plus faible vis-à-vis des parasites digestifs ce qui augmentait les chances de réussite de l'infestation expérimentale.

II.2.3. Suivis coproscopiques

Les suivis coproscopiques ont été réalisés à 4, 6 et 8 semaines post-infestation (Annexe 1, Tableau 4) et les résultats étaient comparés avec le statut parasitaire initial mesuré au moment de l'infestation. Un test de Friedman en procédure exacte a été effectué avec le logiciel StatXact version 10 (Cytel studio). Ce test a montré que quelle que soit la méthode d'infestation utilisée, aucun des chevreuils n'a présenté de variation significative du nombre d'opg excrétés ($P=0.3057$). Cela signifie que la charge parasitaire des chevreuils ayant reçu des doses de larves infestantes n'a pas été impactée par notre intervention. Ainsi, les niveaux d'infestations parasitaires mesurés pendant l'étude peuvent être considérés comme des niveaux d'infestation « naturels ».

II.3. Granulés utilisés

II.3.1. Source de tanins utilisée

Durant toute la période de l'étude, deux types de granulés ont été proposés aux chevreuils. Il était nécessaire de proposer aux chevreuils deux aliments dont le taux en tanins soit suffisamment éloigné pour qu'une différence de consommation puisse être observée. Cependant, mise à part la teneur en tanins, la composition, l'aspect et la texture des granulés devaient être les plus proches possibles afin que la différence de consommation ne puisse pas être imputée à autre chose qu'au taux de tanins. C'est pourquoi le choix s'est porté sur la fabrication de granulés identiques à ceux habituellement consommés mais auxquels a été ajoutée une source concentrée en tanins, l'objectif étant également d'obtenir des granulés prêts à l'emploi.

La source de tanins utilisée était des pellicules de châtaigne. Il s'agit d'un déchet de l'industrie de la châtaigne qui peut être valorisé grâce à l'extraction de tanins utilisés dans différentes formulations industrielles (Aires et al., 2016). Toutefois, s'il est connu que le châtaignier (*Castanea sativa*) est une source riche en tanins, ce sont surtout ses feuilles, son écorce et son bois qui sont étudiés et utilisés dans l'industrie. Néanmoins une équipe de scientifiques (Aires et al., 2016) a récemment mené une étude pour trouver un procédé viable d'extraction et d'isolation des tanins condensés et hydrolysables contenus dans les pellicules de châtaigne. A l'aide de plusieurs solvants, ils ont extrait différentes molécules de tanins hydrolysables et condensés. De plus, les résultats ont mis en évidence une plus grande quantité

d'acides galliques et ellagiques (tanins hydrolysables) par rapport aux autres sources naturelles étudiées. Les pellicules de châtaigne sont donc une source riche en tanins sous formes hydrolysables et condensées. Une analyse réalisée par le laboratoire Inovalys (Angers, France) sur le lot de pellicules de châtaignes utilisé pour la fabrication des granulés a mis en évidence un taux en tanins de 1111,59 % équivalent acide tannique, de sorte que cette matière première a été considérée comme une source quasiment pure de tanins.

II.3.2. Fabrication des granulés

L'aliment sans tanin était le granulé habituellement consommé par les chevreuils. Il s'agit d'un aliment pour cervidés (Cervis engraissement) fabriqué par la société Arterris à Bram dans l'Aude. Le granulé contenant des tanins a été fabriqué par la même coopérative agricole en incorporant les pellicules de châtaigne à la formule habituelle. La teneur en tanins de ce dernier était alors de 5,4%. Ce taux a été choisi en se basant sur les résultats d'une autre étude qui a montré que des chevreuils à qui étaient proposés des granulés avec différentes teneur en tanins régulaient leur prise alimentaire afin de consommer environ 2,8% de tanins dans leur ration (Verheyden-Tixier et Duncan, 2000). Ainsi, il était indispensable d'obtenir un taux supérieur à 2,8% et qui soit suffisamment élevé pour que les chevreuils puissent dépasser ce seuil s'ils le souhaitaient. Avec ces deux types de granulés disponibles en libre-service, les chevreuils avaient le choix d'incorporer ou non du tanin dans leur alimentation et en plus ou moins grande quantité allant de 0% de tanin à 5,4% au maximum.

II.4. Dispositif expérimental

II.4.1. Distribution des granulés

Chaque jour pendant deux mois, deux mangeoires étaient présentées aux animaux de sorte qu'ils aient toujours le choix de consommer l'un ou l'autre des deux granulés à n'importe quel moment de la journée. Les granulés étaient déposés le matin et laissés à disposition jusqu'au lendemain où les mangeoires étaient relevées et ce qui n'avait pas été consommé était pesé. Afin d'éviter un éventuel biais de consommation dû à la position des deux mangeoires l'une par rapport à l'autre, elles étaient chaque jour inversées de place. Ainsi, les granulés avec tanins se trouvaient

à gauche un jour et à droite le lendemain et ainsi de suite. Les chevreuils recevaient également les deux types de granulés le week-end afin de ne pas perdre l'habitude de consommer celui avec tanins et de continuer à choisir mais les granulés étaient alors déposés en une seule fois le vendredi en quantité suffisante pour trois jours. La quantité restante a été pesée tous les lundis mais les résultats n'ont pas été pris en compte dans les analyses statistiques en raison de la perte de précision que cela engendrait.

Au début de la période expérimentale, la quantité de granulés proposée était basée sur la distribution habituelle de granulés pour chaque enclos, c'est-à-dire environ 700 grammes par jour pour les femelles et 1 kilogramme pour les mâles. Cette quantité étant identique pour les granulés avec tanins et les granulés sans tanins afin que les chevreuils puissent consommer uniquement un seul type de granulé s'ils le souhaitent. Par la suite, les quantités distribuées ont rapidement été réévaluées afin de limiter le plus possible la perte de granulés qui étaient jetés s'ils n'étaient pas consommés. L'objectif était alors d'estimer pour chaque enclos en fonction de la consommation des jours précédents ce qu'allaient ingérer les chevreuils, tout en gardant une marge afin que la quantité soit suffisante pour qu'il n'y ait pas un des deux granulés qui soit entièrement consommé avant la distribution suivante. Les quantités ainsi obtenues pouvaient être très différentes, par exemple 400 grammes de granulés sans tanins et 1200 grammes de granulés avec tanins. La plus petite quantité de granulés proposée était de 300 grammes afin que la mangeoire ne paraisse pas vide. En effet, ceci aurait pu instaurer un biais en incitant les chevreuils à ne pas aller vers la mangeoire où la nourriture était peu abondante.

Ce dispositif expérimental a permis d'obtenir une quantité quotidienne de granulés consommés pour chaque enclos. Parallèlement à cette distribution d'aliment, des enregistrements photographiques ont été réalisés afin de déterminer la consommation par individu des deux types de granulés.

II.4.2. Enregistrements photographiques

Ne disposant que de quatre pièges photographiques, les chevreuils des dix enclos concernés ne pouvaient pas être observés en même temps. Les enclos ont donc été regroupés par trois ou quatre en fonction de leur disposition sur le site expérimental, afin de former trois groupes qui ont été conservés tout au long de l'expérience. Ainsi, les pièges photographiques ont toujours été utilisés le même jour pour le même groupe d'enclos et étaient changés de place chaque jour. Afin d'obtenir des images

du premier jour de présentation aux chevreuils du granulé avec tanins pour tous les enclos, le début de l'expérience a été décalé d'un jour entre les groupes d'enclos. Par exemple, le groupe 1 a commencé l'expérience le 17 octobre, le groupe 2 le 18 octobre et le groupe 3 le 19 octobre, mais pour tous il s'agissait du premier jour d'expérience. La numérotation des jours s'est donc faite de cette manière et les enregistrements étaient réalisés de sorte que tous les enclos soient finalement photographiés le même jour par rapport au début de l'introduction des tanins.

Les chevreuils de chaque enclos ont donc été observés à l'aide d'un piège photographique une journée par semaine. Ce dernier était disposé dans les cabanes et déclenché en même temps que la mise en place des deux mangeoires et était relevé lorsque les mangeoires étaient récupérées. Le dispositif d'enregistrement était positionné sur un support adapté fixé en hauteur à un mur de la cabane, de sorte que la zone observée soit toujours la même. Les mangeoires étaient déposées dans cette zone et étaient suffisamment espacées entre elles pour pouvoir distinguer sur les images le type de granulé consommé. Des marques sur les parois de la cabane permettaient de toujours positionner les mangeoires au même endroit (Figure 7).



Figure 7 : Exemple d'un dispositif expérimental dans une des cabanes.

Les pièges photographiques étaient réglés pour se déclencher lors de la perception d'un mouvement (haute sensibilité) et prenaient alors des séquences de dix images avec une image par seconde. Tant que l'animal était présent, une nouvelle séquence d'image était prise avec un délai d'une seconde entre deux séquences. Ainsi, le réglage était effectué de façon à obtenir une image par seconde pendant toute la durée de présence de l'animal dans la zone observée.

II.4.3. Collecte des fèces

Chaque semaine, des fèces fraîches de tous les individus étaient ramassées afin de suivre l'évolution hebdomadaire de leur infestation en strongles digestifs. Dans la mesure du possible, le jour de collecte des fèces devait correspondre au jour où les chevreuils étaient observés par l'intermédiaire du piège photographique. Dans le cas contraire, les fèces étaient tout de même récupérées au cours de la semaine.

La collecte de matière fécale chez les chevreuils, fussent-ils apprivoisés, n'est pas aussi aisée que chez les ruminants domestiques. En effet, il est impossible de récupérer les fèces par voie transrectale et les animaux étant libres de se déplacer dans leur enclos, il leur arrivait parfois de déféquer en marchant ce qui rendait la récolte des plus incertaines. Il a donc fallu utiliser une méthode de prélèvement indirecte, c'est-à-dire en récoltant la matière fécale au sol. Néanmoins, il était important que les fèces récoltées soient fraîches et indispensable de savoir par quel individu elles avaient été émises. Ainsi, un temps d'observation était consacré chaque jour à la collecte de fèces. Juste après émission par un des chevreuils observés, les fèces étaient ramassées à l'endroit de la défécation. Les fèces fraîchement émises se distinguent par un aspect luisant et légèrement verdâtre dû au mucus qui les entoure et qui disparaît rapidement. Elles peuvent également être tièdes en fonction de la rapidité de récolte et de la température extérieure.

Cependant, il n'était pas toujours évident de retrouver dans l'herbe les fèces fraîchement émises par un animal et il est possible que ponctuellement des fèces plus anciennes d'un autre chevreuil de l'enclos aient été récoltées à la place de celles escomptées, faussant ainsi les résultats coproscopiques pour l'individu concerné.

II.5. Mesure de la consommation

II.5.1. Pesée des granulés

Le matin, les mangeoires étaient relevées et la quantité de granulés restante dans chacune d'elles était pesée. Le poids obtenu était ensuite retranché à la quantité de granulés proposée la veille aux chevreuils et laissée à disposition pendant une journée, afin de calculer la quantité de granulés, sans tanins d'une part et avec tanins d'autre part, consommée par les chevreuils d'un même enclos.

Le principe de l'étude repose sur le fait que les chevreuils aient toujours le choix entre les deux types de granulés. Ainsi, lorsqu'une mangeoire était relevée vide à l'issue d'une journée, le résultat n'était pas pris en compte dans les analyses statistiques. En effet, cela signifie qu'à un moment donné les chevreuils n'ont plus eu de choix à faire et ont donc consommé davantage du granulé restant que s'ils avaient pu manger celui qui avait été fini. De même, une quantité de granulé restante inférieure à 25 grammes était considérée comme équivalente à une mangeoire vide car cela correspond à un petit volume de granulés, souvent sous forme de poudre, et donc moins facilement consommés par les chevreuils. Ceux-ci préfèrent alors manger l'autre type de granulé, mais le choix est alors basé sur la forme de l'aliment et non plus sur sa composition. À nouveau, les résultats obtenus pour ces jours-là n'ont pas été utilisés.

La pesée des granulés permet de déduire les quantités consommées de chaque type de granulé par enclos. Les mâles étant seuls dans leur enclos, les quantités obtenues correspondent directement à leur consommation individuelle. En revanche, les femelles constituent des groupes de deux, trois ou quatre individus et leur consommation individuelle ne peut être estimée qu'à l'aide des pièges photographiques permettant de voir combien de temps chaque animal a passé à consommer chacun des deux types de granulé.

II.5.2. Analyse des images et estimation de la consommation des chevreuils

Pour estimer la consommation individuelle, le principe était de connaître le temps passé par chaque chevreuil à consommer un type de granulé en particulier à partir du moment où la nourriture a été déposée dans l'enclos et jusqu'à ce qu'elle soit relevée le lendemain. Les images obtenues ont été analysées dans leur intégralité, c'est-à-dire que le dépouillement s'effectuait sur la totalité de la durée de l'expérience. La distinction entre les chevreuils se faisait à l'aide de colliers de couleurs ou réfléchissants différenciables sur les images en noir et blanc.

Les pièges photographiques ont été réglés de façon à obtenir une image par seconde lorsqu'un des chevreuils était présent à proximité des mangeoires. Toutefois, la sensibilité de détection – bien qu'étant la plus élevée possible – s'est parfois révélée insuffisante. En effet, il est arrivé que sur les images, les chevreuils étaient déjà en train de manger quand l'appareil se déclenchait. Il était également fréquent d'avoir entre deux séquences d'images un laps de temps beaucoup plus

long que ce qui avait été paramétré, c'est-à-dire pouvant aller jusqu'à plusieurs dizaines de secondes (Figure 8). Ainsi, il y avait à de nombreuses reprises au cours de l'expérience des informations manquantes mais qui affectaient *a priori* indifféremment le temps de consommation de granulés avec tanins et sans tanins.



Figure 8 : Exemple de saut d'image entre deux séquences.

La première image est prise à 2:24:00 et la suivante est prise 16 secondes plus tard (2:24:16). Entre les deux, les chevreuils n'ont presque pas bougé et il est impossible de savoir s'ils ont consommé des granulés ou non et combien de temps.

Considérant cela, la méthode qui a été utilisée pour estimer le temps passé par un chevreuil à consommer un type de granulé consistait à compter le nombre de photographies sur lesquelles cet individu mangeait dans la mangeoire correspondante. Ensuite, la somme des images comptées pour chacun des chevreuils était mise en correspondance avec la quantité de granulé consommé par tous les individus de l'enclos. De ces deux informations pouvait être obtenue une vitesse d'ingestion propre à chaque type de granulés et qui était différente chaque jour et entre les enclos. Celle-ci était exprimée en grammes ingérés par image et était considérée comme identique entre tous les chevreuils d'un même enclos. De ce fait, la quantité de granulés consommés par un chevreuil était obtenue en multipliant le nombre de photos où il mangeait par cette vitesse d'ingestion. Voici un exemple pour illustrer ce calcul : trois femelles ont consommé 1000 grammes de granulés sans tanin. La première a été observée en manger sur 50 images, la deuxième sur 30 images et la dernière sur 20 images. A elles trois, les chevrettes ont été observées consommant les 1000 grammes sur 100 images et avaient donc ce jour-là une vitesse d'ingestion de 10 grammes/image. La première ayant été observée sur 50 images a donc ingéré 500 grammes et les autres respectivement 300 et 200 grammes.

Cependant, le fait de déterminer si un animal est ou non en train de manger les granulés n'est pas toujours évident. Un éthogramme a été élaboré (Annexe 2, Figure

21) afin d'avoir une approche systématique lors de l'analyse des images. La difficulté résidait dans la distinction de deux comportements qui étaient l'ingestion de granulés ou le fait de les flairer sans les consommer. Ainsi, même si des erreurs d'appréciation pouvaient être ponctuellement commises, l'interprétation des images était la même pour tous les individus et pour chaque jour. D'autant plus qu'une seule personne a effectué le dépouillement, ce qui évite l'apparition d'un biais lié à l'opérateur.

II.5.3. Estimation de la consommation des rongeurs et oiseaux

L'analyse des images a révélé une consommation d'une partie des granulés par des petits rongeurs vivant dans les cabanes et également par des oiseaux dans certains enclos. Ce phénomène a pu être mis en évidence par la disparition entre deux images d'une petite quantité de granulé et cela sans que le piège photographique ne se soit déclenché, c'est-à-dire sans qu'un chevreuil ne soit venu. De plus, la présence très fréquente sur les images de rongeurs se trouvant dans les mangeoires confirme qu'ils ont consommé des granulés.

La question qui s'est alors posée était de savoir si les rongeurs et les oiseaux consommaient préférentiellement ou non l'un des deux types de granulés. Auquel cas, cela entraînerait un biais dans la mesure de la quantité de chaque type consommée par les chevreuils et nécessiterait d'être corrigé. Une première expérience ayant mis en évidence une préférence pour les granulés sans tanins, d'autres mesures ont été répétées afin, d'une part de confirmer ce résultat et, d'autre part d'estimer en moyenne la consommation des rongeurs et oiseaux pour chaque enclos.

Ainsi, la consommation des deux types de granulés par ces petits animaux a été mesurée sur une période de 24h à cinq reprises. Pour cela, deux mangeoires contenant chacune 150 grammes de granulés (sans et avec tanins) ont été disposées à leur place habituelle dans les cabanes de chaque enclos. Les trappes et portes permettant aux chevreuils d'y accéder ont été fermées de façon à ce qu'ils ne puissent pas consommer ces granulés. Les chevreuils ont aussi reçu les deux types de granulés mais contrairement aux autres jours, les mangeoires ont été posées à l'extérieur des cabanes. Les pesées relevées ces jours-là n'ont pas été prises en compte dans les analyses statistiques car les conditions expérimentales n'étaient plus les mêmes.

Entre les différents jours de mesure de la consommation des rongeurs et des oiseaux, la position des mangeoires contenant les granulés avec ou sans tanins était alternée de sorte que, comme pour les chevreuils, il n'y ait pas de biais de position. A la fin de l'expérience, la quantité restante de chaque type de granulés était pesée pour chaque enclos afin d'en déduire la quantité consommée par les rongeurs et oiseaux. En moyenne, ces derniers ont ingéré 39 grammes de granulés sans tanins et 29 grammes de granulés avec tanins (moyennes arithmétiques : 39 et 29 g, écart-types respectivement de 30 et 22). Les quantités consommées pour un type de granulés s'échelonnaient, selon les enclos, de 0 à 140 grammes (Annexe 3, Tableau 7 et 8).

Les résultats obtenus ont été traités par une analyse de variance. L'hypothèse nulle était la suivante : les rongeurs et les oiseaux ont ingéré la même quantité de granulés avec et sans tanins. La variable à expliquer était donc la quantité de granulés consommée (en grammes) et les facteurs testés par le modèle étaient l'enclos et le type de granulé consommé, ainsi que leur interaction. L'analyse de variance ($r^2=0.64$) n'a montré aucune interaction entre le type de granulé et l'enclos mais a mis en évidence le fait que la quantité de granulés consommée était différente entre les enclos ($F_{9,97}=19.67$, $P<2*10^{-16}$), ainsi qu'entre les deux types de granulés consommés ($F_{1,97}=6.85$, $P=0.01$) (Annexe 3, Tableau 9). Les rongeurs et les oiseaux ont donc une préférence statistiquement significative pour le granulé sans tanins et en consomment en moyenne 34% de plus que le granulé avec tanins. De même, il existe des différences de consommation entre les dix enclos testés. Pour un enclos, la consommation par les rongeurs et les oiseaux était nulle en moyenne tandis que pour deux des autres enclos, elle était relativement élevée. En effet, au total plus de 100 grammes pouvaient être ingérés chaque jour et dans un de ces deux enclos, cela pouvait aller jusqu'à 250 grammes (Annexe 3, Figure 22).

Ces écarts de consommation non imputables aux chevreuils étant significativement différents entre les enclos et entre les deux types de granulés, des corrections ont été effectuées sur les données relevées lors des expériences. Pour chaque enclos et chaque type de granulé, une moyenne des quantités consommées par les rongeurs et les oiseaux lors des cinq jours d'expérience a été calculée. Ces moyennes ont ensuite été retranchées aux quantités restantes de granulés pesés chaque jour afin d'obtenir la consommation réelle des chevreuils et de s'affranchir du biais engendré par la consommation des rongeurs et des oiseaux.

II.6. Estimation du statut parasitaire

II.6.1. Méthode de flottation en lame de Mac Master

Le niveau d'infestation en strongles digestifs a été évalué pour chaque chevreuil une fois par semaine pendant toute la durée de l'étude (Annexe 1, Tableau 5). Les fèces récoltées ont été conservées à 4°C et traitées dans les trois jours par la méthode de flottation en lame de Mac Master. Trois grammes de matières fécales étaient mélangés dans 42 ml d'une solution de NaCl à saturation dont la densité est de 1,2. La dilution des matières fécales et le type de solution dense utilisé étaient identiques pour chacune des coproscopies réalisées afin d'éviter toute variation dans les comptages des œufs. En effet, ces deux paramètres influencent la fiabilité de la technique de Mac Master (Cringoli et al., 2004). De même, le choix des aires de lecture sur la lame a aussi une influence sur le comptage puisqu'une lecture d'un ou des deux réseaux ou celle d'une seule chambre entraîne une surestimation du nombre d'œuf par rapport à la lecture de l'ensemble de la lame qui est la méthode la plus fiable (Cringoli et al., 2004). Toutefois pour cette étude, lorsque la charge parasitaire le permettait, les deux réseaux de la lame étaient lus et lorsqu'aucun œuf n'y était présent, les deux chambres étaient alors observées.

Par ailleurs, des coprocultures ont été réalisées à partir des fèces récoltées avant le début de l'étude, ainsi qu'au cours puis à la fin des expériences. Les larves obtenues devaient servir à l'identification des genres de strongles gastro-intestinaux présents dans le tube digestifs des chevreuils de l'installation expérimentale de Gardouch. L'objectif était de voir si les tanins utilisés pouvaient avoir un effet anthelminthique plus marqué sur certains genres parasites et engendrer ainsi une modification de la composition en strongles gastro-intestinaux chez les chevreuils. Cependant l'identification des larves n'a pas pu aboutir dans le délai de réalisation de la thèse.

II.6.2. Estimation de la répétabilité de cette méthode coproscopique

La répétabilité de la méthode de flottation en lame de Mac Master a été évaluée pour cette étude à partir de fèces d'une dizaine d'animaux. Pour chaque échantillon de matières fécales, les coproscopies ont été effectuées à trois reprises avec une seule lecture de lame pour chaque préparation. La moyenne et le coefficient de variation étaient calculés pour chaque série de mesures afin d'avoir une idée de la variabilité existante entre deux coproscopies faites sur le même échantillon. Les coproscopies

des chevreuils les moins infestés, c'est-à-dire dont le nombre d'œufs par gramme étaient compris entre 0 et 200, étaient celles présentant le plus de résultats différents, allant presque systématiquement du simple au double. En effet, les coefficients multiplicateurs sont élevés avec la méthode de Mac Master : le nombre d'œufs observés dans les deux réseaux est multiplié par 50, et en cas d'absence dans les réseaux, le nombre d'œufs observés dans le reste des deux chambres est multiplié par 15. Ainsi, si un seul œuf est observé sur toute la lame, le comptage donnera 50 opg si cet œuf est dans le réseau et seulement 15 opg s'il est hors du réseau. Les résultats des coproscopies des chevreuils les moins infestés avaient des coefficients de variation allant de 33% à 53%. Pour les chevreuils dont les comptages étaient compris entre 300 et 2000 opg, les coefficients de variation s'échelonnaient de 12% à 43% (Annexe 1, Tableau 6).

II.7. Analyses statistiques des résultats

II.7.1. Paramètres sélectionnés

Lors de l'expérimentation, plusieurs variables ont été relevées afin de tester un éventuel effet d'un ou plusieurs de ces paramètres sur la consommation de tanins. Il s'agissait du nombre de jours écoulés depuis le début de l'expérience (jour), de la position de la mangeoire contenant les granulés avec tanin (position), du numéro de l'enclos (enclos), du niveau d'excrétion d'œufs de strongles digestifs (opg) et de l'individu lui-même (individu).

Lors du dépouillement des images, il est apparu que certains chevreuils semblaient avoir une préférence pour la mangeoire qui se trouvait le plus près de la trappe d'entrée dans la cabane. La position A signifie que les granulés avec tanins sont dans la mangeoire la plus proche de la porte tandis qu'en position B ils sont dans la mangeoire la plus éloignée.

II.7.2. Statistiques descriptives et modélisation

Les données obtenues à l'issue de cette étude concernent deux types d'informations. Premièrement, les niveaux d'infestation parasitaire sont approchés avec la mesure de l'excrétion en œufs de strongles digestifs dans les fèces (opg) (Annexe 1, Tableau 5). Deuxièmement, les pesées et enregistrements photographiques ont

permis d'estimer la quantité de granulés ingérée par les chevreuils ainsi que la teneur en tanins sélectionnée dans la ration (Annexe 4, Tableau 10). Une première analyse de ces données a été réalisée afin d'avoir une vue d'ensemble concernant ces paramètres avant d'établir un modèle statistique. Le test de Wilcoxon a été utilisé pour comparer les moyennes entre deux catégories. Étant donné que la construction des modèles linéaires à effets mixtes nécessitait un nombre limité de facteurs, ces résultats préliminaires ont permis d'exclure les variables qui semblaient les moins pertinentes.

Ainsi, un premier modèle a été construit à partir des données individuelles obtenues les jours où les pièges photographiques étaient en place et un second modèle utilisait les données des pesées par enclos relevées quotidiennement. Certaines variables testées étaient fixes tout au long de l'étude qui a duré deux mois : l'individu et le numéro d'enclos. Les autres facteurs (jour et position) sont variables car ils dépendent du dispositif expérimental. Dans chaque modèle, la variable à expliquer est le pourcentage de tanins consommé par les chevreuils par rapport à leur consommation en granulés. Cette variable est mise en relation notamment avec le nombre d'opg mesuré en général le même jour. En revanche, pour les consommations journalières par enclos, étant donné qu'il n'y avait qu'une mesure d'opg par individu et par semaine, l'infestation parasitaire a été représentée dans le modèle par un nombre d'opg moyen correspondant à la moyenne des mesures faites sur chaque individu du groupe. Ce nombre d'opg moyen calculé a été réutilisé pour toutes les données de consommation journalière de la même semaine.

Il est apparu très rapidement que la consommation des chevreuils semblait très fortement influencée par la position des mangeoires. Le facteur 'position' a donc été testé en interaction avec la variable 'individu'. Cette dernière a été employée en tant que variable à effet fixe car l'influence de la position des mangeoires était *a priori* différente selon les individus. Ce modèle s'intéresse également à l'effet additif de la variable opg sur la consommation de tanins. Le modèle s'écrit donc de la façon suivante : $p100_tanin \sim position * individu + opg$.

A partir des données de consommation journalière de tanins par enclos, un modèle dont les variables explicatives étaient la position des mangeoires, le numéro de l'enclos, le jour et le nombre d'opg moyen a été établi :

p100_tanin~position*enclos+jour*opg_moy. Le nombre d'opg a été testé en interaction avec le jour de l'expérience dans l'hypothèse qu'il pouvait y avoir un effet apprentissage au cours du temps. C'est-à-dire qu'après plusieurs jours de consommation de granulés avec tanins, les chevreuils pourraient mieux connaître leur effet anthelminthique et seraient donc susceptibles de consommer davantage de tanins lorsqu'ils seraient parasités.

La répartition des deux jeux de données obtenus ne suivait pas une loi normale et aucune transformation testée n'a permis d'aboutir à leur normalisation (Annexe 4, Figure 23). C'est pour cette raison que les modèles linéaires à effets mixtes ont été construits en utilisant le package « glmmADMB » sous R (Skaug et al., 2015) avec un lien logit (Annexe 4). Ce modèle est spécifique pour les données qui ne suivent pas une loi normale et sont comprises entre]0 et 1]. Toutes les valeurs égales à 0% ont donc été transformées en 0,05%, qui est considéré comme négligeable, afin de pouvoir utiliser le modèle glmmadmb. Tous les modèles possibles présentant les différentes combinaisons de facteur ont été étudiés avec la fonction dredge du package « MuMIn » (Barton, 2016). Parmi l'ensemble des modèles générés, le meilleur modèle, c'est-à-dire celui avec le plus faible critère d'information d'Akaike corrigé (AICc) a été retenu (AICcmodavg) (Mazerolle, 2016).

III. RESULTATS

III.1. Description de l'infestation par des strongles gastro-intestinaux

III.1.1. Niveaux d'infestation en fonction des paramètres relevés

Sur toute la durée de l'étude, le nombre d'opg mesuré s'est échelonné selon les individus de 0 à 1850 opg. La grande majorité des animaux présentait une excrétion faible, la médiane étant de 100 opg. La moyenne calculée était la moyenne arithmétique car les valeurs nulles ne permettaient pas l'utilisation de la moyenne géométrique. Sur 180 mesures au total, les chevreuils excrétaient en moyenne 252 opg (+/- 366 opg, Figure 9). Parmi les vingt individus utilisés pour notre étude, deux sont nettement plus infestés que les autres avec en moyenne plus de 1000 opg excrétés (1111 +/- 509 opg et 1111 +/- 422 opg, Figure 9). Les chevreuils les moins infestés sont également ceux qui présentent le moins de variation dans l'excrétion des œufs d'une semaine sur l'autre.

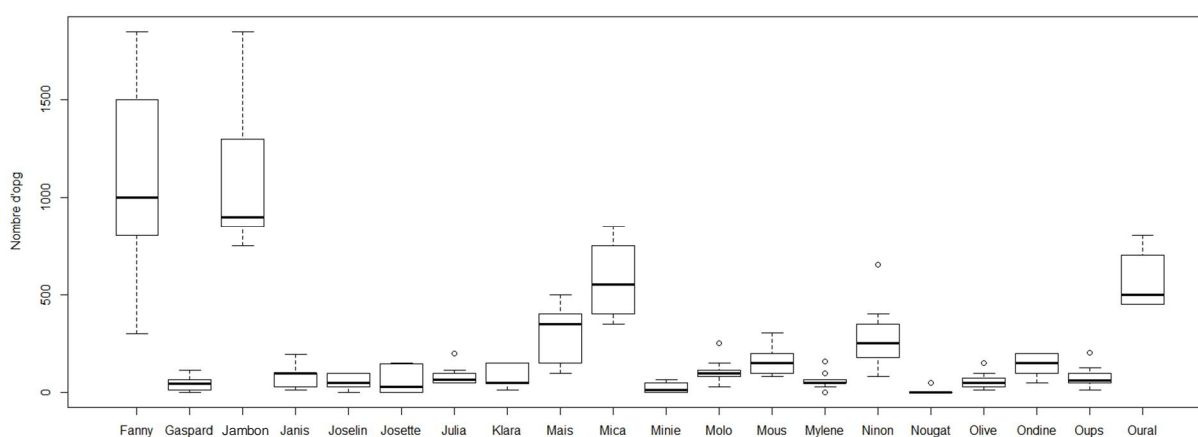


Figure 9 : Distribution du nombre d'opg au cours de l'étude pour chaque individu.

Le seuil choisi pour constituer les deux groupes à comparer est de 7 ans et se base sur une étude indiquant qu'à partir de 7 ans, les chevreuils deviennent sénescents à l'état sauvage (Gaillard et al., 1993). Un test de Wilcoxon réalisé pour comparer le niveau d'infestation selon l'âge des animaux ($<$ ou \geq 7 ans) montre que ce paramètre ne semble pas influencer le nombre d'opg excrétés ($W = 2925$, $P = 0,1356$, Figure 10).

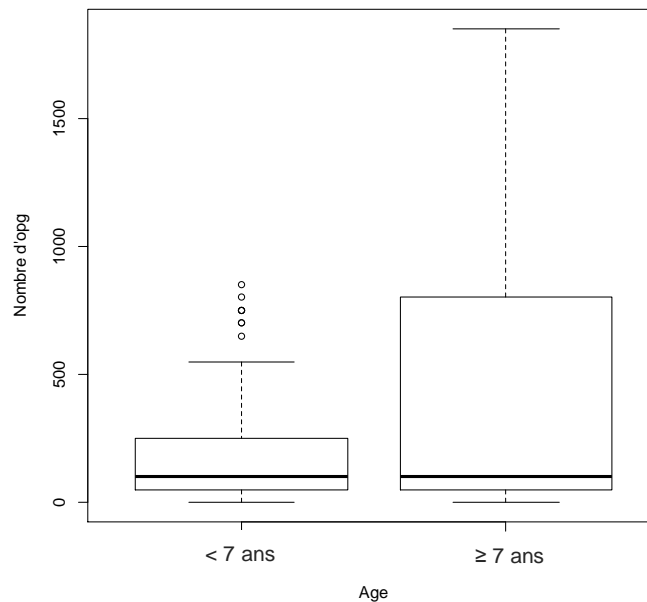


Figure 10 : Distribution du nombre d'opg en fonction de l'âge.

III.1.2. Evolution de la charge parasitaire au cours de l'étude

Au cours des neuf semaines de durée de l'étude, l'excrétion en œufs de strongles digestifs n'a pas évolué en moyenne sur l'ensemble du troupeau (Figure 11). Entre la première et la dernière semaine, il n'y avait pas de différence d'excrétion moyenne avec respectivement 285 opg (+/-538 opg) et 302 opg (+/- 481 opg) ($W = 217$, $P = 0,6538$).

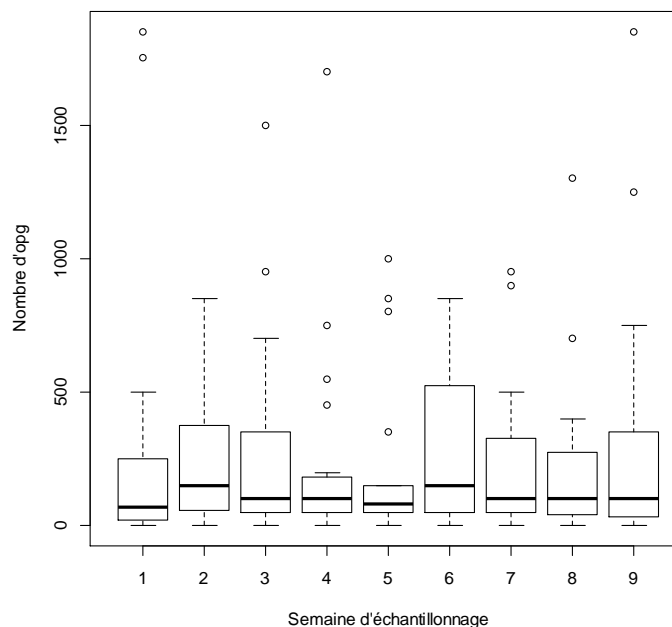


Figure 11 : Distribution hebdomadaire du nombre d'opg pour l'ensemble des chevreaux.

De la même façon, les courbes d'infestation représentant le niveau d'excrétion par individu (Annexe 5, Figure 24) montrent qu'il n'y a pas d'évolution significative de la charge parasitaire de chaque individu sur la période expérimentale.

III.2. Description de la consommation

III.2.1. Consommation journalière de granulés

Les pesées de granulés ont été effectuées tous les jours pour tous les enclos mais certaines n'ont pas pu être prises en compte dans l'analyse des données (consommation de la totalité d'un type de granulé ou renversement d'une mangeoire par exemple). Ainsi, après écartement de toutes les données non valides, il restait pour chaque enclos de 21 à 28 valeurs de consommation quotidienne.

La quantité totale de granulés ingérés, c'est-à-dire à la fois avec et sans tanins, est représentée par la Figure 12. Ce graphique a été établi à partir de toutes les données disponibles sur la consommation journalière de granulés de chaque enclos. Afin de pouvoir comparer les enclos entre eux, la quantité totale ingérée a été rapportée au nombre d'individus présents dans chaque enclos. En moyenne, les chevreuils ont consommé chaque jour 632 +/- 197 grammes de granulés.

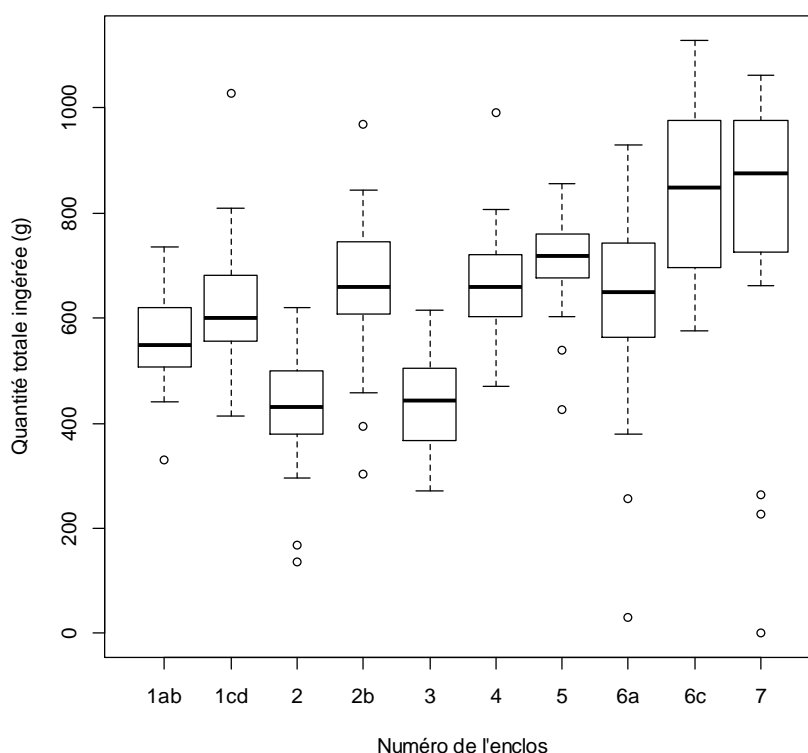


Figure 12 : Consommation totale de granulés par enclos rapportée au nombre d'individus.

Les femelles ont ingéré moins de granulés que les mâles ($W = 3337$, $P = 5,673e-13$). Leur consommation quotidienne était en moyenne de 565 grammes (± 150 g) contre 732 grammes (± 216 g) pour les mâles (Figure 13).

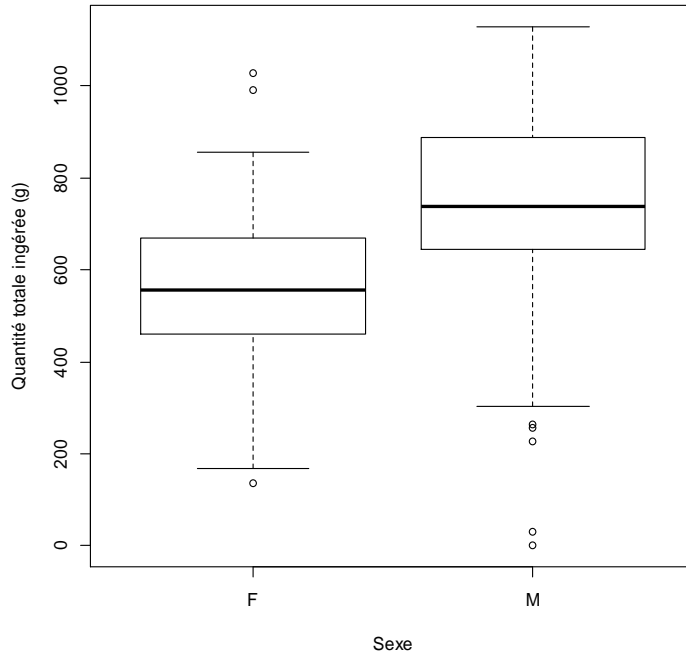


Figure 13 : Consommation totale journalière en fonction du sexe.

F = femelle, M = mâle.

III.2.2. Consommation journalière de tanins

En moyenne, la consommation de tanins sur une journée est de 3,56 % de la ration ($\pm 1,65$). La Figure 14 montre non seulement que la consommation de tanins est variable d'un enclos à l'autre mais également que pour certains groupes de chevreuils, la dispersion des valeurs est très importante, indiquant une forte variation journalière et/ou interindividuelle de la consommation de tanins.

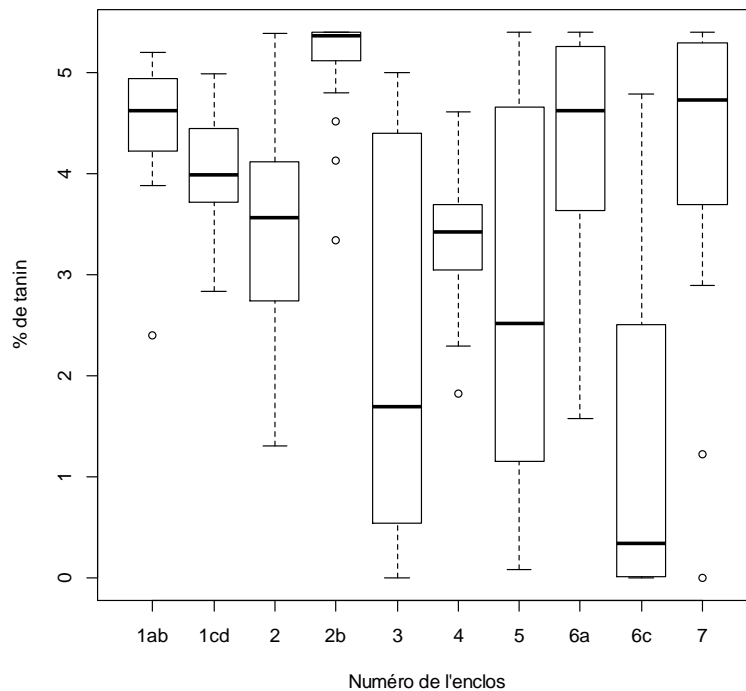


Figure 14 : Pourcentage de tanins consommé par enclos.

Le dispositif expérimental semble avoir une influence sur la consommation de tanins puisque la majorité des chevreuils consomment davantage de tanins lorsque les granulés avec tanins sont proches d'une entrée ($W = 10336$, $P = 1,279e-07$). En effet, lorsque les granulés avec tanins se trouvent à l'emplacement préféré des chevreuils (position A), ces derniers consomment en moyenne 4,11% de tanins ($\pm 1,37$) et à l'inverse n'en ingèrent que 3,06% ($\pm 1,71$) lorsque les granulés sont en position éloignée (Figure 15).

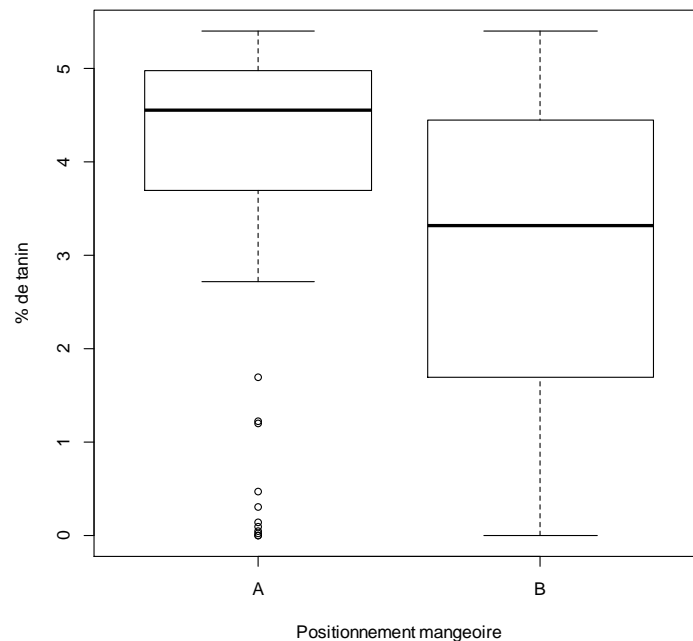


Figure 15 : Pourcentage de tanins consommé en fonction de la position des mangeoires.

III.2.3. Consommation individuelle

La consommation individuelle mesurée pour chaque jour suivi par piège photographique a été reportée dans les Figure 16 et Figure 17 (chevreuils Gaspard, Joselin et Ondine) et en annexe 5 (Figure 24). Sont représentées pour chaque chevreuil, la quantité totale de granulés ingérés, la consommation de granulés sans tanins et celle de granulés avec tanins. Le dispositif expérimental fait que les données obtenues ne correspondent qu'à un seul jour par semaine. Mais l'allure des courbes montrent tout de même des tendances de consommation qui avaient également été observées lors du dépouillement des images.

Certains individus ont montré tout au long de l'étude une préférence marquée pour un des deux granulés (Figure 16). De façon globale, les chevreuils préféraient les granulés avec tanins. Seul un individu (Joselin) consommait quasiment exclusivement des granulés sans tanins. A partir des données obtenues quotidiennement pour chaque enclos et rapportées au nombre de chevreuils, les animaux consommaient en moyenne 410 grammes de granulés avec tanins (± 235 g) et 220 grammes de granulés sans tanins (± 233 g) par jour.

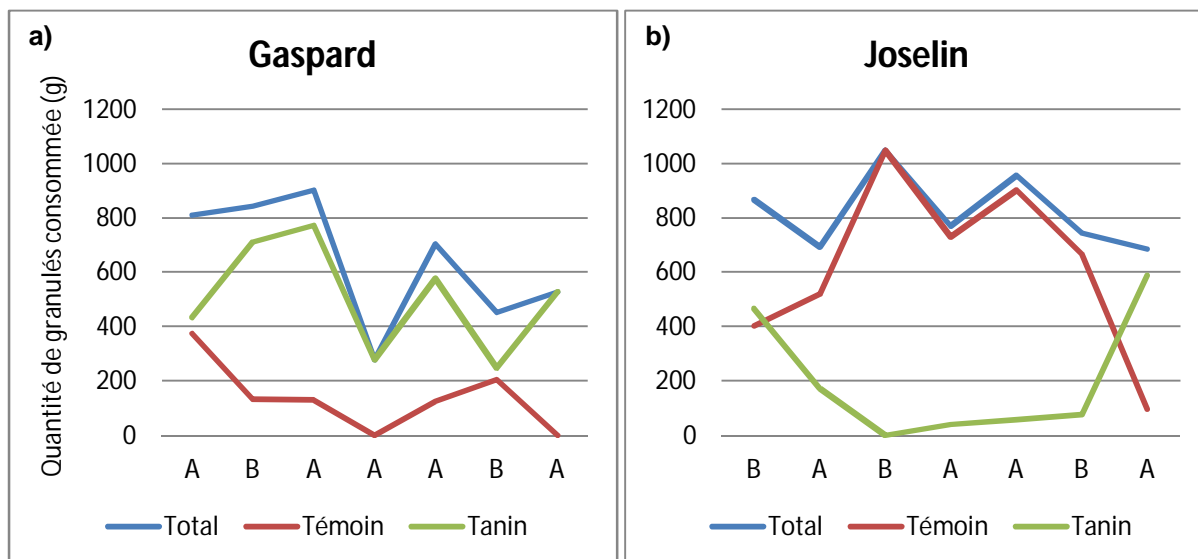


Figure 16 : Exemples de consommations préférentielles pour un type de granulé (chevreuils Gaspard et Joselin).

a) Préférence systématique pour le granulé avec tanins, b) Préférence pour le granulé sans tanin. L'abscisse correspond au temps (en semaine) qui n'a pas été noté sur l'axe, afin d'indiquer la position des mangeoires : A = tanin proche de l'entrée, B= tanin éloigné de l'entrée et l'ordonnée correspond à la quantité de granulés consommé (g) : Témoin = granulé sans tanins, Tanin = granulé avec tanins et Total = somme de deux types de granulés.

Un comportement alimentaire particulier a été remarqué pour plusieurs chevreuils dont la consommation variait alternativement selon la position des mangeoires. En effet, ces individus avaient une forte préférence d'emplacement et se nourrissaient donc quasiment toujours dans la même mangeoire, qu'elle contienne des granulés avec ou sans tanins. Ce comportement est facilement identifié sur les graphiques par des courbes en dents de scie sans que la consommation totale ne soit particulièrement impactée (Figure 17).

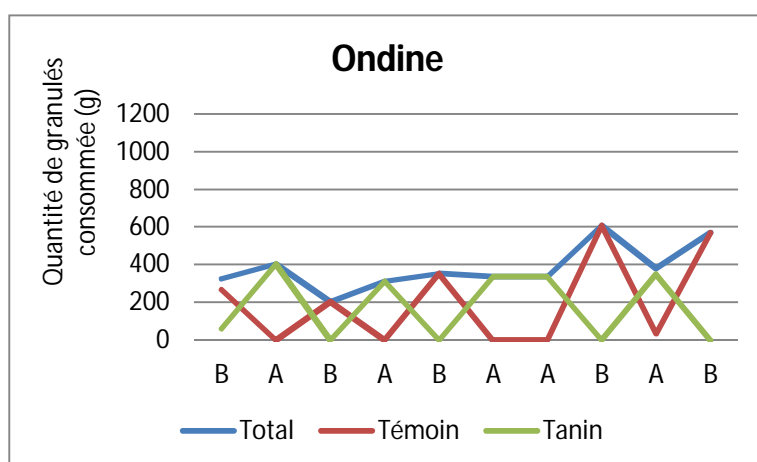


Figure 17 : Exemple d'une consommation dépendant de la position des mangeoires (chevreuille Ondine).

L'abscisse correspond au temps (en semaine) qui n'a pas été noté sur l'axe, afin d'indiquer la position des mangeoires : A = tanin proche de l'entrée, B= tanin éloigné de l'entrée et l'ordonnée correspond à la quantité de granulés consommé (g) : Témoin = granulé sans tanins, Tanin = granulé avec tanins et Total = somme de deux types de granulés.

III.3. Sélection de modèles statistiques

III.3.1. Modélisation de la consommation de tanins par individu

Afin de confirmer l'effet de la position de la mangeoire sur la consommation de tanins pour chaque individu, on considère le modèle $p100_tanin \sim position * individu + opg$ où l'interaction entre l'individu et la position apparaît clairement (AICc = - 872,0, delta = 0,00, weight = 0,833) (Tableau 2).

Tableau 2 : Tableau de sélection des modèles.

Le modèle global est : $glmmadmb(formula = p100_tanin \sim position * individu + opg, family = "beta")$. Les modèles sont ordonnés en fonction de leur critère d'information d'Akaike corrigé (AICc) et sont retenus si le delta est <2 avec un poids du modèle (weight) suffisamment élevé. df = degré de liberté.

Modèles	df	AICc	delta	weight
Position*individu	41	-872,0	0,00	0,833
Position*individu + opg	42	-868,8	3,21	0,167

Pour quasiment tous les individus, la position A correspond à une consommation plus importante de tanins par rapport à la position B (Figure 18). Chez certains chevreuils cette différence est très marquée, tandis que pour d'autres la consommation est presque la même pour les deux positions indiquant dans ces cas-là que l'ingestion de tanins est indépendante de l'emplacement des mangeoires. En revanche, ce modèle ne met en évidence aucun effet du parasitisme sur la consommation de tanins.

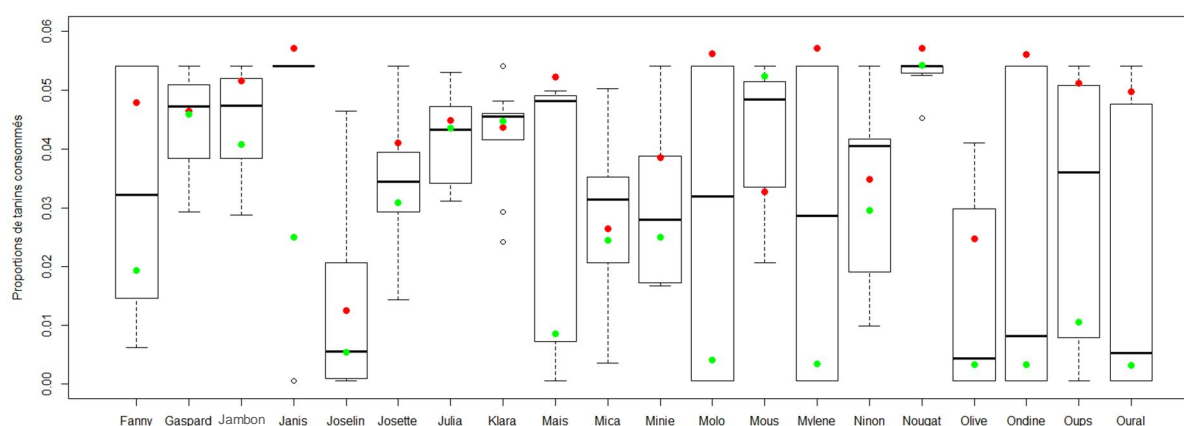


Figure 18 : Prédiction de l'effet de la position pour chaque individu sur la proportion de tanins consommée à partir du modèle $p100_tanin \sim position * individu$.

Points rouges = valeurs prédictives de la position A, points verts = valeurs prédictives de la position B.

III.3.2. Modélisation de la consommation journalière de tanins

A partir du modèle global utilisant les données de consommation journalière par enclos ($p100_tanin \sim position * enclos + jour * opg_moy$), un seul modèle a été retenu. Il s'agit du modèle prenant en compte les opg moyens et l'interaction entre la position de la mangeoire et l'enclos (AICc = - 1490,9, delta = 0,00, weight = 1) (Tableau 3).

Tableau 3 : Tableau de sélection des modèles.

Le modèle global est : $glmmadmb(formula = p100_tanin \sim position * enclos + jour * opg_moy, family = "beta")$. opg_moy = opg moyen, df = degré de liberté, AICc = critère d'information d'Akaike corrigé.

Modèles	df	AICc	delta	weight
Position*enclos + opg_moy	22	-1490,9	0,00	1

Le graphique de prédiction du pourcentage de tanins consommé en fonction de la valeur en opg moyenne a été construit en fixant les facteurs enclos (enclos 4) et position (position A) (Figure 19). Les valeurs prédites montrent que le pourcentage de tanins consommé diminue lorsque le nombre d'opg moyens excrétés augmente.

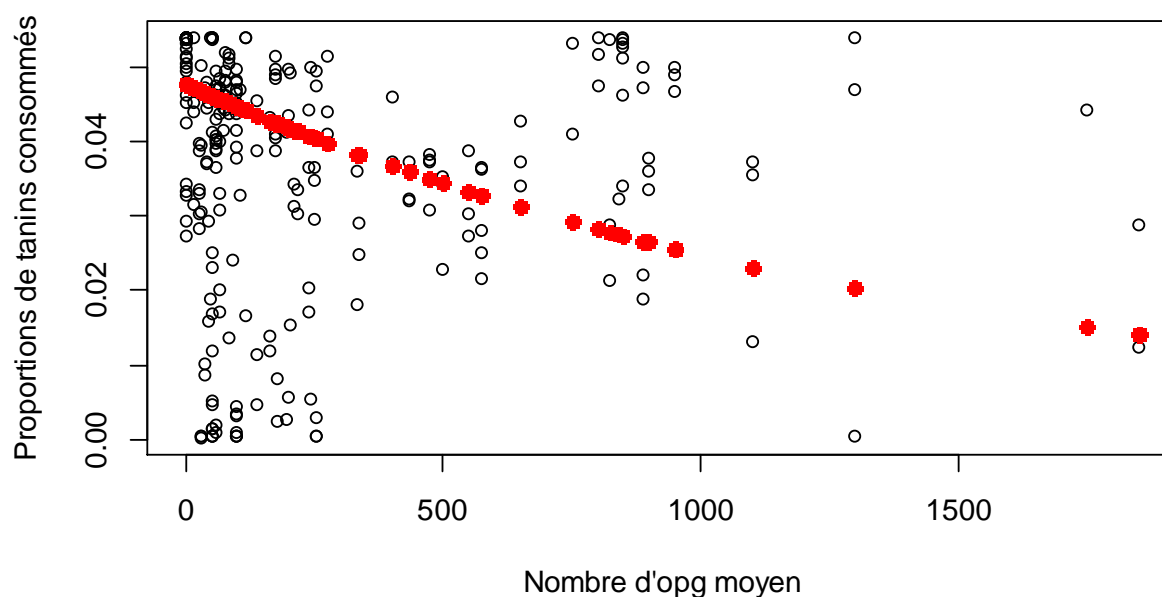


Figure 19 : Prédiction de l'effet des valeurs d'opg sur la proportion de tanins consommée à partir du modèle $p100_tanin \sim position * enclos + opg_moy$.

Cercles noirs = valeurs observées, points rouges = valeurs prédites.

Pour prédire la consommation en tanins par rapport au numéro de l'enclos en interaction avec la position de la mangeoire, le graphique a été réalisé en fixant le nombre d'opg moyen à 100 opg, ce qui correspond à la médiane du niveau d'infestation parasitaire sur l'ensemble des chevreuils (Figure 20).

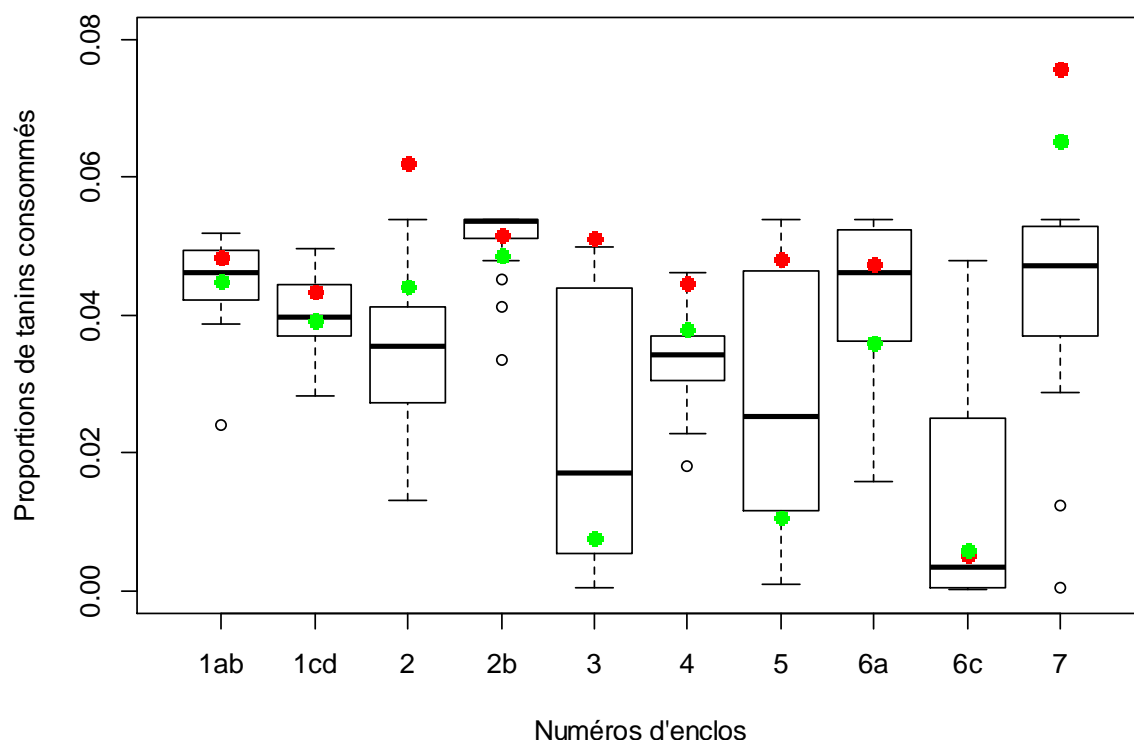


Figure 20 : Prédiction de l'effet de la position pour chaque enclos sur la proportion de tanins consommée à partir du modèle $p100_tanin \sim position * enclos + opg_moy$.

Points rouges = valeurs prédictives de la position A, points verts = valeurs prédictives de la position B.

La répartition des valeurs prédites montre que les chevreuils consomment davantage de tanins quand les granulés avec tanins sont dans la mangeoire la plus proche d'une entrée (position A). L'écart entre les deux points des valeurs prédites en position A et en position B est aussi le témoin de l'importance de l'emplacement de la mangeoire pour un enclos. Ainsi, lorsque ces points sont rapprochés, les chevreuils de l'enclos concerné semblent peu impactés par la position des mangeoires, tandis que des points éloignés indiquent que les individus de cet enclos ont une consommation très influencée par la position des mangeoires.

IV. DISCUSSION

L'objectif de notre étude était de déterminer si les chevreuils infestés par des strongles gastro-intestinaux pouvaient présenter un comportement d'automédication en augmentant leur consommation en tanins dans leur alimentation. La modélisation des données obtenues avait pour but de mettre en relation le pourcentage de tanins consommé dans la ration distribuée aux chevreuils et leur niveau d'excrétion parasitaire. Les deux modèles construits ont mis en évidence des différences de consommation expliquées par la personnalité de chaque chevreuil avec notamment l'influence de la position des mangeoires. Dans le deuxième modèle, intégrant les données de consommation journalière par enclos, est ressorti l'effet du nombre d'opg excrétés, associant une consommation en tanins faible avec un niveau d'infestation parasitaire élevé.

IV.1. Protocole expérimental

IV.1.1. Niveau d'infestation parasitaire

Le niveau d'infestation en strongles digestifs mesurés chez les chevreuils du site expérimental de Gardouch au cours des deux mois de l'étude est très proche de celui obtenu lors des mesures effectuées pendant un an et demi avant de commencer les expériences (moyenne = 208 opg (+/- 353 opg), médiane = 100 opg [0 ; 2750]). De même, les données coprologiques obtenues lors de capture de chevreuils sauvages dans le Comminges de 2007 à 2016 présentaient la même distribution (Verheyden, communication personnelle). Mis à part un individu pour lequel l'excrétion était très importante (4450 opg), le maximum d'excrétion était de 2550 opg et le minimum 0 avec une médiane à 100 opg. Sur les 426 prélèvements réalisés (à l'exclusion de la plus forte valeur à 4450 opg), la moyenne était de 185 opg (+/- 275 opg). La charge parasitaire semble donc identique entre les deux types de populations de chevreuils : captifs ou sauvages. De ce fait, les expériences réalisées lors de cette étude se sont déroulées, en ce qui concerne le niveau d'infestation parasitaire, dans des conditions comparables à celles rencontrées chez des chevreuils sauvages.

Toutefois, ces résultats sont surprenants dans la mesure où il est attendu que des animaux maintenus en captivité soient davantage infestés que ceux évoluant dans des territoires non restreints. Les dix enclos utilisés dans notre étude correspondent

à une surface d'environ 0,5 hectare chacun. La densité est donc en moyenne de 6 chevreuils par hectare (+/- 2 chevreuils). Or à l'état sauvage, les chevreuils ont un domaine beaucoup plus vaste. La superficie des domaines varie en fonction du milieu et des saisons (d'une dizaine à plus de 100 hectares) mais la densité en individus est toujours bien inférieure à celle de l'installation expérimentale de Gardouch (de 5 à 40 individus/100ha) (Maublanc et al., 1991). Une étude menée dans le nord-est de la France sur une population de chevreuils a montré que plus la densité était importante et plus la prévalence et l'abondance en strongles gastro-intestinaux étaient élevées (Body et al., 2011). Ainsi, le niveau d'infestation parasitaire des chevreuils de Gardouch, très similaire à celui des chevreuils sauvages, est difficile à expliquer par la densité élevée d'animaux. En revanche, la stabilité des groupes de chevreuils constitués à l'installation expérimentale de Gardouch fait que la forte densité dans les enclos n'est pas associée à un stress social élevé. De plus, les animaux se trouvent dans des conditions où les ressources alimentaires ne sont pas limitées car ils sont nourris à volonté. Ils sont donc en bonne condition physique et immunitaire pour lutter contre le parasitisme. Il est donc possible qu'un équilibre se soit créé entre l'hôte, le parasite et l'environnement.

IV.1.2. Utilisation de pellicules de châtaignes comme source de tanins

Les deux types de granulés utilisés différaient uniquement par l'incorporation de pellicules de châtaignes pour la préparation des granulés avec tanins. Leur apparence était très similaire avec une texture identique et une légère variation de la couleur. Mais le goût n'était pas tout à fait le même et l'odeur perçue par les chevreuils devait également être différente. Cependant, le choix de cette source de tanins s'était basé sur le fait d'obtenir des granulés avec des taux énergétiques et protéiques identiques car des différences sur les qualités nutritives des deux aliments auraient entraîné un biais dans leur consommation par les chevreuils. En revanche, des variations sur des critères organoleptiques n'ont pas ces conséquences et nous paraissent donc d'une moindre importance, tout en permettant au contraire de faciliter la distinction entre les deux types de granulés comme le ferait un animal dans son milieu naturel entre deux plantes plus ou moins riches en tanins.

IV.1.3. Quantités de granulés proposées

La quantité de granulés distribuée pour chaque enclos était réévaluée tous les jours en se basant sur les critères suivants : la consommation des chevreuils de l'enclos les jours précédents pour chacun des deux types de granulés et la disposition des mangeoires. Ainsi, la quantité totale de granulés avec tanins distribuées chaque jour était supérieure en moyenne à celle de granulés sans tanins (respectivement 14,4 kg (+/-7,5kg) et 10,2kg (+/-4,9kg) par jour). Cela limitait le fait de donner trop de granulés qui n'auraient pas été consommés mais l'inconvénient était que les quantités étaient parfois insuffisantes pour un type de granulés ce qui rendait l'expérience non valide ce jour-là. En considérant chaque jour d'expérience et chaque enclos, il y a eu 302 distributions de granulés. Environ 19% des expériences (57 distributions) n'ont pas pu être prises en compte dans l'analyse des données pour différentes raisons. La non validité d'une expérience était due dans la grande majorité des cas au fait que la quantité d'un des deux granulés distribués était insuffisante (49/57). Les autres causes étaient : une mangeoire renversée (3 cas), une trappe restée fermée (2 cas), une erreur de pesée (1 cas) et l'introduction accidentelle d'un chevreuil dans un autre enclos impactant les mesures pendant un jour pour les deux enclos concernés. Cependant, la perte de ces données n'a probablement pas eu d'impact sur les résultats obtenus et leur interprétation. En effet, dans les cas où les chevreuils finissaient l'un des deux granulés, il pouvait s'agir indifféremment du granulé avec ou sans tanins.

IV.1.4. État de boisement des enclos

Parmi les 10 enclos utilisés pour notre étude, certains sont très boisés, alors que la plupart le sont très peu. Or, dans notre étude, la mesure de tanins consommés ne tenait compte que de ce qui était apporté avec les granulés et non de ce qui était déjà présent dans les enclos, comme les feuilles qui sont des végétaux naturellement riches en tanins. Les chevreuils ont tous accès à quelques arbres dans leurs enclos respectifs mais les feuilles se trouvent souvent à un niveau inaccessible car celles qui étaient accessibles ont déjà été consommées. Cependant, l'étude s'étant déroulée en automne, la chute des feuilles les a rendues accessibles aux chevreuils qui pouvaient alors en consommer en plus ou moins grande quantité. Dès lors, la disponibilité en tanins était plus élevée pour les animaux qui avaient accès à davantage de feuilles. De plus, dans les enclos les moins boisés, les animaux

ingèrent plus de graminées en comparaison aux autres individus qui peuvent consommer davantage de feuilles. Ainsi, les animaux qui consomment moins d'herbe sont moins en contact avec les larves de strongles présentes sur le sol à proximité des fèces. Il y a donc pour ces individus un risque moins important d'être infestés (Clauss, 2003).

L'environnement des chevreuils semblait donc un élément important à prendre en compte pour la modélisation des données afin de pouvoir mettre en évidence un effet de l'état de boisement sur la consommation en tanins. Cependant, la consommation de végétaux par les chevreuils n'était pas quantifiable. Un classement des enclos selon leur état de boisement a été envisagé mais ne permettait pas de refléter objectivement l'apport de tanins par les végétaux dans chaque enclos. C'est pourquoi, ce paramètre n'a pas été intégré dans les modèles. Toutefois, la variable 'enclos' utilisée dans le deuxième modèle, indique un effet sur la consommation de tanins qui peut s'expliquer soit par les variations interindividuelles, soit par l'environnement et donc potentiellement par l'état de boisement.

IV.2. Consommation de tanins par les chevreuils

IV.2.1. Effet de la position des mangeoires sur la consommation

Les deux modèles construits ont mis en évidence un effet de la position des mangeoires en interaction avec l'individu ou l'enclos. Ce résultat confirme ce qui avait été observé lors du dépouillement des images et de la réalisation des graphiques de consommation par individu (Annexe 5, Figure 24). En effet, sept chevreuils sur les vingt avaient une préférence pour un emplacement de mangeoire, ce qui rendait leur consommation dépendante de la position. Ces sept individus étaient répartis dans trois enclos et appartenaient tous à des groupes constitués de trois à quatre chevreuils. Il s'agissait uniquement de femelles.

Plusieurs facteurs liés au tempérament de chaque chevreuil pourraient expliquer cette préférence pour une mangeoire. Par exemple, un chevreuil qui aurait un comportement exploratoire peu développé irait sans doute à la mangeoire la plus proche de l'entrée, surtout si la différence de distance entre les deux mangeoires est marquée, ce qui était le cas dans deux des enclos concernés. De plus, dans la majorité des enclos, les mangeoires n'étaient pas disposées au même endroit de la cabane qu'habituellement. Il s'agissait donc d'une situation nouvelle pour les

chevreuils, d'autant plus qu'il y avait deux contenants et non plus un seul. Dans cette situation, les chevreuils les moins téméraires pourraient vouloir passer le moins de temps possible dans cette zone et donc, encore une fois, choisir la mangeoire la plus proche de l'entrée. Ainsi, le tempérament de chaque chevreuil, que ce soit en tant qu'individu ou en tant que membre d'un groupe social, a une influence sur son comportement alimentaire, pouvant ainsi biaiser les résultats d'une expérimentation comme la nôtre. Il n'était pas possible de loger individuellement chaque chevreuil afin de s'affranchir de l'influence du groupe, ni de modifier significativement leur environnement. En revanche, dans certains enclos, un positionnement différent des mangeoires de façon à ce qu'elles soient équidistantes de l'entrée de la cabane aurait pu limiter l'importance du facteur position.

IV.2.3. Relation entre la consommation de tanins et l'infestation en strongles digestifs

L'effet de l'infestation parasitaire sur la consommation de tanins n'a été retenu que dans un des deux modèles étudiés. Il s'agit du modèle utilisant les données des consommations journalières de tanins dans chaque enclos et pour lequel la charge parasitaire est une moyenne du nombre d'opg mesuré pour chacun des individus du groupe. Dans ce modèle, les prédictions vont dans le sens d'une diminution du pourcentage de tanins consommés quand le niveau d'infestation parasitaire augmente. Il était attendu que lorsque le nombre d'opg est important, la teneur en tanins consommés soit plus élevée en réponse à l'augmentation de la charge parasitaire. Mais cette prédiction reposait sur l'hypothèse que les chevreuils présentaient un comportement d'automédication par l'ingestion de tanins. Or, le taux d'infestation des vingt chevreuils n'était probablement pas suffisant pour entraîner des effets pathologiques nécessitant pour l'animal de chercher à réduire sa charge parasitaire. Ainsi, le résultat obtenu par la modélisation des données pourrait s'expliquer d'une autre façon : les chevreuils qui sélectionneraient habituellement moins de tanins dans leur régime alimentaire auraient un niveau d'excrétion parasitaire plus élevé. Cependant, cette relation est à nuancer car les données utilisées correspondent à des groupes d'individus et non à un animal seul. La moyenne des opg d'un groupe n'a pas réellement de sens biologique puisqu'au sein d'un groupe, les animaux sont plus ou moins résilients et les niveaux d'infestation parasitaire peuvent être très différents entre les chevreuils d'un même enclos.

Enfin, notre étude n'a pas permis de mettre en évidence un effet anthelminthique des tanins sur les strongles gastro-intestinaux des chevreuils. En effet, au cours de l'étude la population parasitaire est restée globalement stable malgré l'ingestion de tanins apportés par les granulés. Ceci pourrait être expliqué par le fait que les chevreuils ont déjà un régime contenant des tanins naturellement présents dans leur environnement (même non boisé) et que les parasites digestifs qu'ils hébergent y sont adaptés. Ainsi, l'équilibre qui semble exister entre chaque chevreuil et sa charge parasitaire est peut-être suffisamment stable pour qu'il soit difficile de le modifier. Il est également possible que les tanins utilisés dans cette étude n'aient pas une activité anthelminthique suffisante pour les espèces de strongles rencontrées chez les chevreuils.

CONCLUSION

Les chevreuils sont des ruminants sélectifs qui consomment naturellement des plantes riches en tanins. Dans notre étude, la majorité des individus a montré un intérêt marqué pour l'aliment contenant des tanins. Les vingt chevreuils observés présentaient des différences de consommation qui pouvaient s'expliquer en partie par un effet de leur personnalité. Il a également été mis en évidence que ceux qui consommaient moins de tanins avaient un niveau d'excrétion parasitaire plus élevé. En revanche, notre étude ne montre pas que les chevreuils infestés par des strongles gastro-intestinaux augmentent leur consommation en tanins dans leur alimentation pour lutter contre les parasites. Avant de pouvoir déterminer si un comportement d'automédication existe bel et bien dans ce contexte, plusieurs éléments devraient être maîtrisés dans le protocole expérimental. En se basant sur ce qui a déjà été mené dans le domaine de l'automédication chez les animaux domestiques, il faudrait conduire une étude en plusieurs étapes ordonnées. C'est-à-dire en premier lieu, déterminer la préférence entre deux aliments chez des chevreuils non parasités. Puis infester expérimentalement ces animaux avant de proposer à nouveau les deux aliments, ce qui implique d'abord d'établir un protocole efficace d'infestation des chevreuils. Enfin, à nouveau vermifuger les chevreuils et tester leur préférence. Cette méthode est celle utilisée pour mettre en évidence un comportement d'automédication dans une situation maîtrisée. Mais il conviendrait sans doute avant cela de conduire d'autres expériences qui permettraient de déterminer quels tanins sont efficaces sur quels stades des nématodes spécifiques des chevreuils et si, *in vivo*, les tanins peuvent avoir une activité réelle sur ces parasites compte tenu des adaptations physiologiques du tube digestif du chevreuil, qui rappelons-le, est un ruminant bien différent de la chèvre et du mouton.

AGREMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussigné, Emmanuel LIENARD, Enseignant-chercheur, de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de Amélie JEAN-ANTOINE intitulée « **Consommation de tannins par le chevreuil et niveaux d'infestation par des strongles gastro-intestinaux** » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

Fait à Toulouse, le 6 octobre 2017
Docteur Emmanuel LIENARD
Maître de Conférences
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse



Vu :
Le Président du jury :
Professeur Alexis VALENTIN



Mlle Amélie JEAN-ANTOINE
a été admis(e) sur concours en : 2012
a obtenu son diplôme d'études fondamentales vétérinaires le : 23/06/2016
a validé son année d'approfondissement le : 13/07/2017
n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider.

Vu :
La Directrice de l'Ecole Nationale
Vétérinaire de Toulouse
Isabelle CHMITELIN



Vu et autorisation de l'impression :
Président de l'Université
Paul Sabatier
Monsieur Jean-Pierre VINEL

Le Président de l'Université Paul Sabatier
par délégation,
La Vice-Présidente de la CFVU

Régine ANORE-OBRECHT



BIBLIOGRAPHIE

- AERTS RJ, BARRY TN, MCNABB WC (1999). Polyphenols and agriculture: beneficial effects of proanthocyanidins in forages. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 75, n°1, 1–12.
- AIRES A, CARVALHO R, SAAVEDRA MJ (2016). Valorization of solid wastes from chestnut industry processing: Extraction and optimization of polyphenols, tannins and ellagitannins and its potential for adhesives, cosmetic and pharmaceutical industry. *Waste Management*, 48, 457-464.
- AL-DOBAIB SN (2009). Effect of different levels of Quebracho tannin on nitrogen utilization and growth performance of Najdi sheep fed alfalfa (*Medicago sativa*) hay as a sole diet. *Animal Science Journal*, 80, n°5, 532-541.
- ATHANASIADOU S, KYRIAZAKIS I, JACKSON F, COOP RL (2000). Consequences of long-term feeding with condensed tannins on sheep parasitised with *Trichostrongylus colubriformis*. *International Journal for Parasitology*, 30, n°9, 1025–1033.
- ATHANASIADOU S, KYRIAZAKIS I, JACKSON F, COOP RL (2001). Direct anthelmintic effects of condensed tannins towards different gastrointestinal nematodes of sheep: in vitro and in vivo studies. *Veterinary Parasitology*, 99, n°3, 205–219.
- BARNES R, COMLINE R, DOBSON A (1986). The control of splanchnic blood flow. In : *Control of digestion and metabolism in ruminants*. LP Milligan, WL Grovum and A Dobson p. 41-59.
- BARRELL GK (1997). *Sustainable control of internal parasites in ruminants*. Lincoln University, N.Z. : . 281 p. ISBN : 978-0-86476-099-9.
- BARRY TN, MCNABB WC (1999). The implications of condensed tannins on the nutritive value of temperate forages fed to ruminants. *British Journal of Nutrition*, 81, n°4, 263–272.
- BARTON K (2016). *MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6*. [En ligne]. Disponible sur : <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- BEUGNET F, POLACK B, DANG H (2004). Arbres diagnostiques chez les petits ruminants. In : *Atlas de coproscopie*. Clichy : Kalianxis, p. 137-151.
- BIDEAU E, MAUBLANC ML (2015). *Histoire de chevreuils : comment mange un chevreuil ?* [En ligne]. Disponible sur : <https://chevreuils.wordpress.com/2015/04/22/comment-mange-un-chevreuil-2/> (consulté le 18 septembre 2017)
- BODY G, FERTÉ H, GAILLARD J-M, DELORME D, KLEIN F, GILOT-FROMONT E (2011). Population density and phenotypic attributes influence of nematode parasitism in roe deer. *Oecologia*, 167, n°3, 635–646.
- BOOTH DA (1985). Food-conditioned Eating Preferences and Aversions with Interoceptive Elements: Conditioned Appetites and Satiety. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 443, n°1, 22–41.

BRUNET S, AUFRERE J, EL BABILI F, FOURASTE I, HOSTE H (2007). The kinetics of exsheathment of infective nematode larvae is disturbed in the presence of a tannin-rich plant extract (sainfoin) both in vitro and in vivo. *Parasitology*, 134, n°9, 1253–1262.

BRUNET S, JACKSON F, HOSTE H (2008). Effects of sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) extract and monomers of condensed tannins on the association of abomasal nematode larvae with fundic explants. *International Journal for Parasitology*, 38, n°7, 783-790.

BRUNETON J (2009). Tanins. In : *Pharmacognosie, phytochimie, plantes médicinales*. 4ème édition. Cachan : Lavoisier, p. 441-486.

BUSSIÉRAS J, CHERMETTE R (1995). *Abrégé de parasitologie vétérinaire. III*. Maisons Alfort : Service de parasitologie, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort ISBN : 978-2-900793-04-6.

CABARET J, GASNIER N, JACQUIET P (1998). Faecal egg counts are representative of digestive-tract strongyle worm burdens in sheep and goats. *Parasite*, 5, n°2, 137-142.

CACARD B (2004). *La mortalité du chevreuil (Capreolus capreolus) en France*. Thèse de doctorat vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, 170 p.

CLAUSS M (2003). Tannins in the nutrition of wild animals: a review. *Zoo animal nutrition*, 2, 53-89.

COLDITZ IG (2007). Six costs of immunity to gastrointestinal nematode infections. *Parasite Immunology*, 30, 63-70.

COOP RL, KYRIAZAKIS I (2001). Influence of host nutrition on the development and consequences of nematode parasitism in ruminants. *Trends in Parasitology*, 17, n°7, 325–330.

COPANI G, HALL JO, MILLER J, PRIOLO A, VILLALBA JJ (2013). Plant secondary compounds as complementary resources: are they always complementary?. *Oecologia*, 172, n°4, 1041-1049.

CRINGOLI G, RINALDI L, VENEZIANO V, CAPELLI G, SCALA A (2004). The influence of flotation solution, sample dilution and the choice of McMaster slide area (volume) on the reliability of the McMaster technique in estimating the faecal egg counts of gastrointestinal strongyles and *Dicrocoelium dendriticum* in sheep. *Veterinary Parasitology*, 123, n°1-2, 121-131.

CRINGOLI G, RINALDI L, VENEZIANO V, PENNACCHIO S, MORGOGNONE ME, SANTANIELLO M, SCHIOPPI M, FEDELE V (2008). Gastrointestinal strongyle Faecal Egg Count in goats: circadian rhythm and relationship with worm burden. *Veterinary Research Communications*, 32, n°S1, 191-193.

DEUTSCH A, LECHNER-DOLL M, WOLF GA (1998). Activity of cellulolytic enzymes in the contents of reticulorumen and caecocolon of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 119, n°4, 925–930.

- DUNCAN P, TIXIER H, HOFMANN R, LECHNER-DOLL M (1998). Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer. In : *The European roe deer: the biology of success*. Oslo : Scandinavian University Press, p. 91-116.
- ECKARD RJ, GRAINGER C, DE KLEIN CAM (2010). Options for the abatement of methane and nitrous oxide from ruminant production: A review. *Livestock Science*, 130, n°1-3, 47-56.
- EGEA AV, HALL JO, MILLER J, SPACKMAN C, VILLALBA JJ (2014). Reduced neophobia: A potential mechanism explaining the emergence of self-meditative behavior in sheep. *Physiology & Behavior*, 135, 189-197.
- EUZEBY J (1981). La coprologie chez le mouton et chez la chèvre. In : *Diagnostic expérimental des helminthoses animales - Travaux pratiques d'helminthologie vétérinaire, livre 1*. Paris : Informations Techniques des Services Vétérinaires, p. 125-163.
- EZENWA VO (2004). Interactions among host diet, nutritional status and gastrointestinal parasite infection in wild bovids. *International Journal for Parasitology*, 34, n°4, 535-542.
- FERTÉ H, CLÉVA D, DEPAQUIT J, GOBERT S, LÉGER N (2000). Status and origin of Haemonchinae (Nematoda: Trichostrongylidae) in deer: a survey conducted in France from 1985 to 1998. *Parasitology Research*, 86, n°7, 582-587.
- FICKEL J, GÖRITZ F, JOEST BA, HILDEBRANDT T, HOFMANN RR, BREVES G (1998). Analysis of parotid and mixed saliva in Roe deer (*Capreolus capreolus* L.). *Journal of Comparative Physiology B*, 168, n°4, 257-264.
- FOX NJ, MARION G, DAVIDSON RS, WHITE PCL, HUTCHINGS MR (2013). Modelling Parasite Transmission in a Grazing System: The Importance of Host Behaviour and Immunity. *PLoS ONE*, 8, n°11, e77996.
- GAILLARD J-M, DELORME D, VAN LAERE G, BOISAUBERT B, PRADEL R, BOUTIN J-M (1993). Roe Deer Survival Patterns: A Comparative Analysis of Contrasting Populations. *The Journal of Animal Ecology*, 62, n°4, 778.
- GARCIA J (1989). Food for Tolman: cognition and cathexis in concert. In : *Aversion, Avoidance and Anxiety*. T. Archer and L. Nilsson p. 45-85. ISBN : 978-0-8058-0132-3.
- GLENDINNING JI (1994). Is the bitter rejection response always adaptive?. *Physiology & Behavior*, 56, n°6, 1217-1227.
- HASSANPOUR S, MAHERISIS N, ESHRATKHAH B, OTHERS (2011). Plants and secondary metabolites (Tannins): A Review. *International Journal of Forest, Soil and Erosion (IJFSE)*, 1, n°1, 47-53.
- HERNES PJ, HEDGES JI (2004). Tannin signatures of barks, needles, leaves, cones, and wood at the molecular level. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 68, n°6, 1293-1307.

- HOFMANN RR, STEWART DRM (1972). Grazer or browser: a classification based on the stomach-structure and feeding habits of East African ruminants. *Mammalia*, 36, n°2,.
- HOFMANN RR (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78, n°4, 443–457.
- HOLAND Ø (1994). Seasonal dynamics of digestion in relation to diet quality and intake in European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Oecologia*, 98, n°3-4, 274–279.
- HOLAND Ø, MYSTERUD A, WANNAG A, LINNELL JD (1998). Roe deer in northern environments: Physiology and behaviour. In : *The European roe deer: the biology of success*. Oslo : Scandinavian University Press, p. 117-137.
- HOSKIN S., POMROY W., REIJRINK I, WILSON P., BARRY TN (2003). Effect of withholding anthelmintic treatment on autumn growth and internal parasitism of weaner deer grazing perennial ryegrass-based pasture or chicory. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 63, 269-273.
- HOSKIN S., WILSON P., BARRY T., CHARLESTON WA., WAGHORN G. (2000). Effect of forage legumes containing condensed tannins on lungworm (*Dictyocaulus* sp.) and gastrointestinal parasitism in young red deer (*Cervus elaphus*). *Research in Veterinary Science*, 68, n°3, 223-230.
- HOSTE H, JACKSON F, ATHANASIADOU S, THAMSBORG SM, HOSKIN SO (2006). The effects of tannin-rich plants on parasitic nematodes in ruminants. *Trends in Parasitology*, 22, n°6, 253-261.
- HUBERT J, KERBOEUF D (1984). A new method for culture of larvae used in diagnosis of ruminant gastrointestinal strongylosis: comparison with fecal cultures. *Canadian Journal of Comparative Medicine*, 48, n°1, 63.
- HUFFMAN MA (2003). Animal self-medication and ethno-medicine: exploration and exploitation of the medicinal properties of plants. *Proceedings of the Nutrition Society*, 62, n°02, 371-381.
- HUTCHINGS MR, ATHANASIADOU S, KYRIAZAKIS I, J. GORDON I (2003). Can animals use foraging behaviour to combat parasites?. *Proceedings of the Nutrition Society*, 62, n°02, 361-370.
- JACKSON FS, MCNABB WC, BARRY TN, FOO YL, PETERS JS (1996). The Condensed Tannin Content of a Range of Subtropical and Temperate Forages and the Reactivity of Condensed Tannin with Ribulose- 1,5-bis-phosphate Carboxylase (Rubisco) Protein. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 72, n°4, 483-492.
- JACKSON J (1980). The annual diet of the roe deer (*Capreolus capreolus*) in the New Forest, Hampshire, as determined by rumen content analysis. *Journal of Zoology*, 192, n°1, 71–83.
- JARRIGE R, RUCKEBUSCH Y, DEMARQUILLY C, FARCE M, JOURNET M (1995). *Nutrition des ruminants domestiques : ingestion et digestion*. Paris : INRA. 921 p. ISBN : 2-7380-0629-9.

JÉGO M, FERTÉ H, GAILLARD JM, KLEIN F, CRESPIAN L, GILOT-FROMONT E, BOURGOIN G (2014). A comparison of the physiological status in parasitized roe deer (*Capreolus capreolus*) from two different populations. *Veterinary Parasitology*, 205, n°3-4, 717-720.

JOUVE C (2009). *Contribution à l'élaboration d'un site internet de toxicologie végétale chez les ruminants : monographies des principales plantes incriminées d'après les données du CNITV*. Thèse de doctorat vétérinaire, Université Claude Bernard-Lyon I, 271 p.

JUHNKE J, MILLER J, HALL JO, PROVENZA FD, VILLALBA JJ (2012). Preference for condensed tannins by sheep in response to challenge infection with *Haemonchus contortus*. *Veterinary Parasitology*, 188, n°1-2, 104-114.

KHANBABAEI K, VAN REE T (2001). Tannins: classification and definition. *Natural product reports*, 18, n°6, 641-649.

KNOX MR, TORRES-ACOSTA JFJ, AGUILAR-CABALLERO AJ (2006). Exploiting the effect of dietary supplementation of small ruminants on resilience and resistance against gastrointestinal nematodes. *Veterinary Parasitology*, 139, n°4, 385-393.

KUMAR R, SINGH M (1984). Tannins: their adverse role in ruminant nutrition. *Journal of agricultural and food chemistry*, 32, n°3, 447-453.

LEDOUX J (1992). Brain mechanisms of emotion and emotional learning. *Current opinion in Neurobiology*, 2, 191-197.

LEHRTER V, JOUET D, LIÉNARD E, DECORS A, PATRELLE C (2016). *Ashworthius sidemi* Schulz, 1933 and *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) in cervids in France: integrative approach for species identification. *Infection, Genetics and Evolution*, 46, 94-101.

LI Y-G, TANNER G, LARKIN P (1996). The DMACA-HCl protocol and the threshold proanthocyanidin content for bloat safety in forage legumes. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 70, n°1, 89-101.

LIÉNARD E (2007). *Les nématodes du tractus digestif des cervidés : marqueurs de contacts interspécifiques et traceurs des populations-hôtes*. Thèse de Doctorat de l'Université de Reims Champagne-Ardenne, mention pharmacie, spécialité parasitologie, Université de Reims Champagne-Ardenne, 221 p.

LISONBEE LD, VILLALBA JJ, PROVENZA FD, HALL JO (2009). Tannins and self-medication: Implications for sustainable parasite control in herbivores. *Behavioural Processes*, 82, n°2, 184-189.

MAIZERET C, BIDET F, BOUTIN J-M, CARLINO J-P (1991). Influence de la composition chimique des végétaux sur les choix alimentaires des chevreuils. *Revue d'écologie*, 46, 39-52.

MAKKAR HPS, BLÜMMEL M, BECKER K (1995). Formation of complexes between polyvinyl pyrrolidones or polyethylene glycols and tannins, and their implication in gas production and true digestibility in in vitro techniques. *British Journal of Nutrition*, 73, n°06, 897.

- MAUBLANC ML, CIBIEN C, GAILLARD JM, MAIZERET C, BIDEAU E, VINCENT JP (1991). Le chevreuil. *Revue d'écologie*, supplément 6, 155-183.
- MAZEROLLE MJ (2016). *AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c)*. R package version 2.1-0. [En ligne]. Disponible sur : <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>.
- MCKENNA P (2002). Faecal egg counts as a guide for drench use. *New Zealand Veterinary Journal*, 50, n°3, 123-124.
- MEYER HHD, ROWELL A, STREICH WJ, STOFFEL B, HOFMANN RR (1998). Accumulation of polyunsaturated fatty acids by concentrate selecting ruminants. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 120, n°2, 263-268.
- MIN BR, HART SP (2003). Tannins for suppression of internal parasites. *Journal of Animal Science*, 81, n°14_suppl_2, E102-E109.
- MIN BR, PINCHAK WE, ANDERSON RC, FULFORD JD, PUCHALA R (2006). Effects of condensed tannins supplementation level on weight gain and in vitro and in vivo bloat precursors in steers grazing winter wheat. *Journal of Animal Science*, 84, n°9, 2546.
- MIN BR, ATTWOOD GT, MCNABB WC, MOLAN AL, BARRY TN (2005). The effect of condensed tannins from *Lotus corniculatus* on the proteolytic activities and growth of rumen bacteria. *Animal Feed Science and Technology*, 121, n°1-2, 45-58.
- MIN B., BARRY T., ATTWOOD G., MCNABB W. (2003). The effect of condensed tannins on the nutrition and health of ruminants fed fresh temperate forages: a review. *Animal Feed Science and Technology*, 106, n°1-4, 3-19.
- MOLAN AL, MCNABB WC, HOSKIN SO, BARRY TN (2000). Effect of condensed tannins extracted from four forages on the viability of the larvae of deer lungworms and gastrointestinal nematodes. *Veterinary Record*, 147, n°2, 44-48.
- MOLAN AL, WAGHORN GC, MCNABB WC (2002). Effect of condensed tannins on egg hatching and larval development of *Trichostrongylus colubriformis* in vitro. *Veterinary Record*, 150, n°3, 65-69.
- MOLAN AL, WAGHORN GC, MIN BR, MCNABB WC, OTHERS (2000). The effect of condensed tannins from seven herbages on *Trichostrongylus colubriformis* larval migration in vitro. *Folia parasitologica*, 47, n°1, 39-44.
- MOLAN A., MEAGHER L., SPENCER P., SIVAKUMARAN S (2003). Effect of flavan-3-ols on in vitro egg hatching, larval development and viability of infective larvae of *Trichostrongylus colubriformis*. *International Journal for Parasitology*, 33, n°14, 1691-1698.
- MOLE S (1993). The systematic distribution of tannins in the leaves of angiosperms: a tool for ecological studies. *Biochemical Systematics and Ecology*, 21, n°8, 833-846.

- MUELLER-HARVEY I (2006). Unravelling the conundrum of tannins in animal nutrition and health. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 86, n°13, 2010-2037.
- PAOLINI V, BERGEAUD J., GRISEZ C, PREVOT F, DORCHIES P, HOSTE H (2003). Effects of condensed tannins on goats experimentally infected with *Haemonchus contortus*. *Veterinary Parasitology*, 113, n°3-4, 253-261.
- PAOLINI V, DORCHIES P, HOSTE H (2003). Effets des tanins condensés et des plantes à tanins sur les strongyloses gastro-intestinales chez le mouton et la chèvre. *Revue Alter Agri*, 61, 17–19.
- PAOLINI V, FOURASTE I, HOSTE H (2004). In vitro effects of three woody plant and sainfoin extracts on 3rd-stage larvae and adult worms of three gastrointestinal nematodes. *Parasitology*, 129, n°1, 69–77.
- PAOLINI V, FRAYSSINES A, FRANCE DE LA FARGE, DORCHIES P, HOSTE H (2003). Effects of condensed tannins on established populations and on incoming larvae of *Trichostrongylus colubriformis* and *Teladorsagia circumcincta* in goats. *Veterinary Research*, 34, n°3, 331-339.
- PAOLINI V, PREVOT F, DORCHIES P, HOSTE H (2005). Lack of effects of quebracho and sainfoin hay on incoming third-stage larvae of *Haemonchus contortus* in goats. *The Veterinary Journal*, 170, n°2, 260-263.
- PATRA AK, SAXENA J (2011). Exploitation of dietary tannins to improve rumen metabolism and ruminant nutrition. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 91, n°1, 24-37.
- PITTROFF W, SOCA P (2006). Physiology and models of feeding behaviour and intake regulation in ruminants. In : *Feeding in domestic vertebrates: from structure to behaviour*. Wallingford, UK : CABI Pub p. 278-301. ISBN : 978-1-84593-063-9.
- POPPI D, SYKES A, DYNES R (1990). The effect of endoparasitism on host nutrition - the implications for nutrient manipulation. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 50, 237-243.
- PROVENZA FD (1995). Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *Journal of Range Management Archives*, 48, n°1, 2–17.
- PROVENZA FD (1996). Acquired aversions as the basis for varied diets of ruminants foraging on rangelands. *Journal of animal science*, 74, n°8, 2010–2020.
- PROVENZA FD, VILLALBA JJ, CHENEY CD, WERNER SJ (1998). Self-organization of foraging behaviour: From simplicity to complexity without goals. *Nutrition Research Reviews*, 11, n°02, 199.
- RAMÍREZ-RESTREPO CA, BARRY TN, LÓPEZ-VILLALOBOS N, KEMP PD, HARVEY TG (2005). Use of *Lotus corniculatus* containing condensed tannins to increase reproductive efficiency in ewes under commercial dryland farming conditions. *Animal Feed Science and Technology*, 121, n°1-2, 23-43.

ROWELL-SCHÄFER A, LECHNER-DOLL M, HOFMANN RR, STREICH W, GÜVEN B, MEYER H (2001). Metabolic evidence of a “rumen bypass” or a “ruminal escape” of nutrients in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Comparative Biochemistry and Physiology. A, Comparative Physiology*, 128, 289-298.

SAINT-ANDRIEUX C, BARBOIRON A, CORTI R, GUIBERT B (2012). La progression récente des ongulés sauvages en France. *Faune sauvage*, n°294, p10-17.

SEGONDS-PICHON A, FERTÉ H, GAILLARD J-M, LAMARGUE F, DUNCAN P (2000). Nematode infestation and body condition in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Game & Wildlife Science*, 17, n°4, 241-258.

SILANIKOVE N, PEREVOLOTSKY A, PROVENZA FD (2001). Use of tannin-binding chemicals to assay for tannins and their negative post-ingestive effects in ruminants. *Animal Feed Science and Technology*, 91, n°1, 69–81.

SKAUG H, FOURNIER D, BOLKER B, MAGNUSSON A, NIELSEN A (2015). *_Generalized Linear Mixed Models using « AD Model Builder »_. R package version 0.8.2.*

TERRILL TH, ROWAN AM, DOUGLAS GB, BARRY TN (1992). Determination of extractable and bound condensed tannin concentrations in forage plants, protein concentrate meals and cereal grains. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 58, n°3, 321–329.

THOMAS F (1997). *Contribution à la connaissance de l'helminthofaune du chevreuil (Capreolus capreolus L.) dans l'Essonne*. Thèse pour le diplôme d'Etat de docteur en pharmacie, Université de Reims Champagne-Ardenne, 75 p.

THOMPSON DP, GEARY TG (1995). The Structure and Function of Helminth Surfaces. In : *Biochemistry and Molecular Biology of Parasites* [En ligne]. Elsevier p. 203-232. Disponible sur : < <http://dx.doi.org/10.1016/B978-012473345-9/50013-1> > ISBN : 0-12-473345-X.

TIXIER H, DUNCAN P, SCEHOVIC J, YANT A, GLEIZES M, LILA M (1997). Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *Journal of Zoology*, 242, n°2, 229-245.

TIXIER H, DUNCAN P (1996). Are european roe deer browsers ? A review of variations in the composition of their diets. *Revue d'écologie*, 51, 3-17.

TODD KS, LEVINE ND, ANDERSEN FL (1970). An evaluation of the Baermann technic using infective larvae of *Haemonchus contortus*. In : *Proceedings of the helminthological society of Washington*. Washington : The Helminthological Society of Washington, p. 57–63.

VASTA V, PRIOLO A, SCERRA M, HALLETT KG, WOOD JD, DORAN O (2009). $\Delta 9$ desaturase protein expression and fatty acid composition of longissimus dorsi muscle in lambs fed green herbage or concentrate with or without added tannins. *Meat Science*, 82, n°3, 357-364.

VERHEYDEN-TIXIER H, DUNCAN P (2000). Selection for small amounts of hydrolysable tannins by a concentrate-selecting mammalian herbivore. *Journal of Chemical Ecology*, 26, n°2, 351–358.

VILLALBA JJ, PROVENZA FD (2007). Self-medication and homeostatic behaviour in herbivores: learning about the benefits of nature's pharmacy. *animal*, 1, n°09, 1360-1370.

VILLALBA JJ, LANDAU SY (2012). Host behavior, environment and ability to self-medicate. *Small Ruminant Research*, 103, n°1, 50-59.

WAGHORN G (2008). Beneficial and detrimental effects of dietary condensed tannins for sustainable sheep and goat production—Progress and challenges. *Animal Feed Science and Technology*, 147, n°1-3, 116-139.

WANG Y, DOUGLAS GB, WAGHORN GC, BARRY TN, FOOTE AG, PURCHAS RW (1996). Effect of condensed tannins upon the performance of lambs grazing Lotus corniculatus and lucerne (Medicago sativa). *The Journal of Agricultural Science*, 126, n°01, 87.

WOOD IS, DYER J, HOFMANN RR, SHIRAZI-BEECHEY SP (2000). Expression of the Na⁺/glucose co-transporter (SGLT1) in the intestine of domestic and wild ruminants. *Pflügers Archiv*, 441, n°1, 155-162.

WOODWARD S, AULDIST M, LABOYRIE P, JANSEN E (1999). Effect of Lotus corniculatus and condensed tanins on milk yield and milk composition of dairy cow. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 59, 152-155.

ZAFFARONI E, CITTERIO C, SALA M, LAUZI S (1997). Impact of abomasal nematodes on roe deer and chamois body condition in an alpine environment. *Parassitologia*, 39, n°4, 313-317.

ZAFFARONI E, MANFREDI MT, CITTERIO C, SALA M, PICCOLO G, LANFRANCHI P (2000). Host specificity of abomasal nematodes in free ranging alpine ruminants. *Veterinary parasitology*, 90, n°3, 221–230.

ZEMMER N (1993). *Etude des variations saisonnières du niveau d'infestation helminthique dans une population de chevreuils (Capreolus capreolus L.) de la forêt domaniale de Dourdan*. Thèse pour le diplôme d'Etat de docteur en pharmacie, Université de Reims Champagne-Ardenne, 103 p.

ANNEXES

Annexe 1 : Suivis coproscopiques

Tableau 4 : Suivi de la charge parasitaire (opg) après l'infestation expérimentale.

	Estimation du nombre de larves ingérées	Etat initial (opg)	+ 4 semaines (opg)	+ 6 semaines (opg)	+ 8 semaines (opg)
Olive	3250	115	0	0	50
Oups	3250	115	50	115	150
Oural	2320	210	450	700	900
Ondine	0	50	150	150	30
Janis	4500/2	0	0	45	30
Klara	4500/2	65	65	130	150
Fanny	3100	2050	800	1700	650
Ninon	3100	500	300	80	650
Oural	3100	350	450	450	750
Maïs	3730	100	500	150	350
Mous	3730	80	100	150	305
Mica	0	450	700	350	350

Tableau 5 : Suivi coproscopique hebdomadaire au cours de l'étude.

Résultats coproscopiques individuels (opg) obtenus par la méthode de flottation en lame de Mac Master.

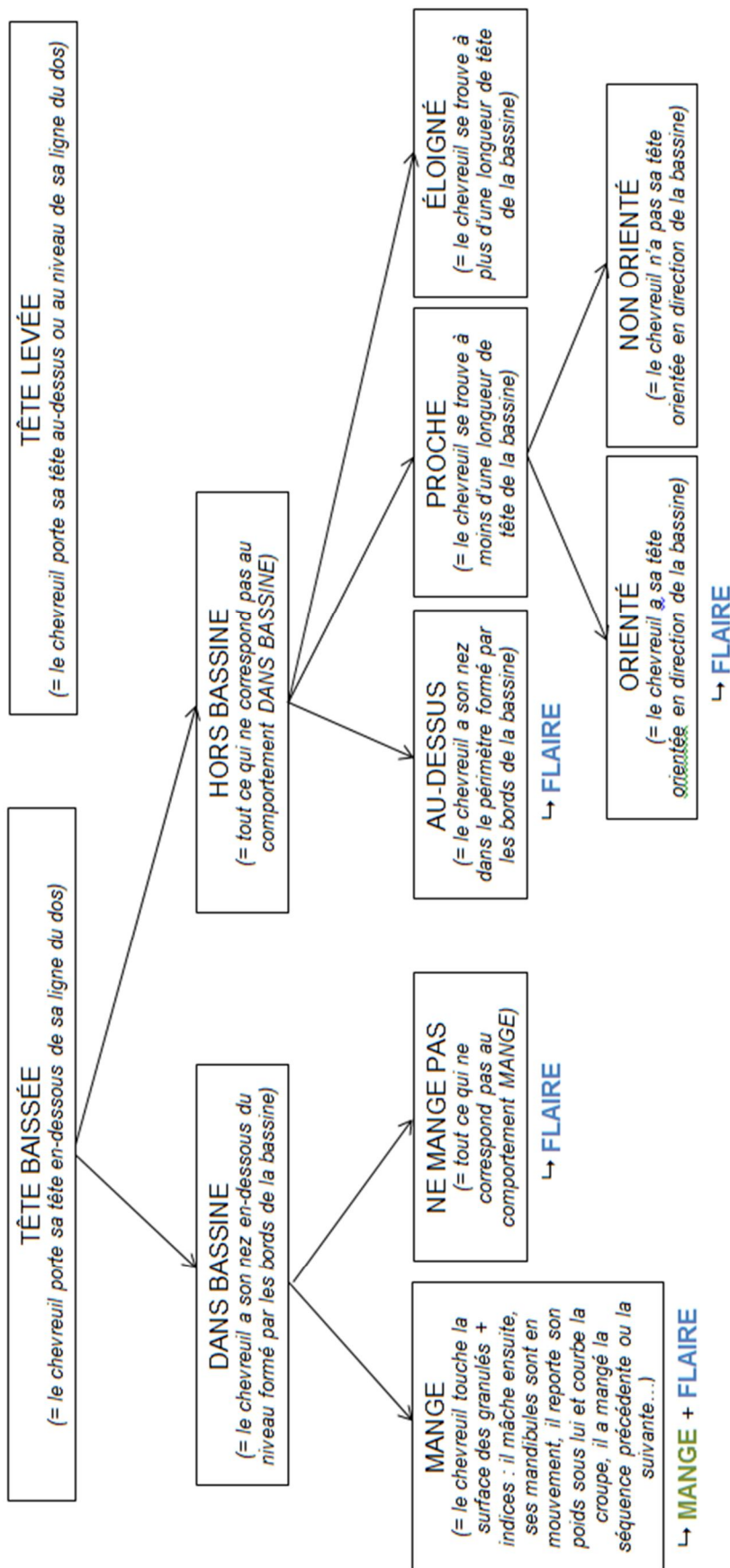
Individus	Sem 1	Sem 2	Sem 3	Sem 4	Sem 5	Sem 6	Sem 7	Sem 8	Sem 9
1 - Jambon	1750	850	950	750	850	800	900	1300	1850
2 - Joselin	15	0	50	100	50	30	50	100	100
3 - Nougat	0	0	0	0	0	0	50	0	0
4 - Gaspard	50	15	45	65	65	115	0	30	0
5 - Fanny	1850	800	1500	1700	1000	650	950	300	1250
6 - Janis	30	195	15	100	100	100	100	15	100
7 - Josette	15	150	30	0	0	150	145	100	0
8 - Julia	100	50	50	50	50	200	65	100	115
9 - Klara	150	150	150	30	15	45	50	100	50
10 - Mylène	0	65	100	160	50	50	50	30	50
11 - Mica	450	750	700	550	350	850	350	400	750
12 - Minie	15	0	65	50	50	50	0	15	0
13 - Maïs	100	500	500	100	150	400	350	400	300
14 - Mousline	80	165	100	100	150	250	305	200	150
15 - Molo	30	115	250	80	100	150	65	100	100
16 - Ninon	350	300	180	80	150	650	200	250	400
17 - Olive	100	150	75	30	65	50	30	50	15
18 - Oups	60	205	30	125	50	15	100	65	50
19 - Ondine	50	150	100	200	100	150	150	200	200
20 - Oural	500	450	450	450	800	750	500	700	550

Tableau 6 : Répétabilité de la Méthode de Mac Master.

Résultats coproscopiques pour chacune des préparations (opg) associés à leur moyenne et indices de dispersion (écart-type et coefficient de variation).

	Prép1	Prép2	Prép3	Prép4	Prép5	Moyenne	Ecart-type	CV
GASPARD	0	0				0	0	0,00%
MINIE	50	15	50			38	20	52,71%
MOUSLINE	50	100	100			83	29	34,64%
ONDINE	200	150	100			150	50	33,33%
MYLENE	100	160	200			153	50	32,83%
MAIS	400	400	300			367	58	15,75%
OURAL	750	400				575	247	43,04%
NINON	650	550				600	71	11,79%
FANNY	650	650	900			733	144	19,68%
MICA	900	850	500			750	218	29,06%
JAMBON1	1050	850	750	800	750	840	124	14,82%
JAMBON2	2000	1300	1100			1467	473	32,22%

Annexe 2 : Éthogramme



Remarques : - Lorsqu'il y a une incertitude entre MANGE et NE MANGE PAS, le doute est en faveur de MANGE.

- Quand un chevreuil repasse hors des possibilités de FLAIRE puis y revient, cela compte comme un flaireage supplémentaire.

- Pour Jambon dont les bassines sont en hauteur, le même principe est appliqué sauf qu'il n'est pas tenu compte de s'il a sa tête levée ou baissée.

- La première image d'une série où un chevreuil MANGE compte également comme un FLAIRE de sorte que le nombre de FLAIRE est toujours supérieur ou égal au nombre de MANGE pour un même animal un jour donné.

Figure 21 : Ethogramme élaboré pour le dépouillement des images.

Permet de distinguer deux comportements : le chevreuil mange les granulés ou les flaire.

Annexe 3 : Consommation des rongeurs et oiseaux

Tableau 7 : Consommation des granulés sans tanins (g) par les rongeurs et oiseaux.

Enclos	Mesure 1	Mesure 2	Mesure 3	Mesure 4	Mesure 5	MOYENNE
1ab	12	20	4	10	14	12
1cd	14	102	102	72	72	72
2	58	14	48	8	30	32
2b	18	16	56	58	14	32
3	20	6	28	52	32	28
4	44	22	20	52	38	35
5	98	96	96	128	110	106
6a	42	30	30	42	16	32
6c		30	30	38	50	37
7	0	0	0	0	0	0

Tableau 8 : Consommation des granulés avec tanins (g) par les rongeurs et oiseaux.

Enclos	Mesure 1	Mesure 2	Mesure 3	Mesure 4	Mesure 5	MOYENNE
1ab	2	2	8	4	18	7
1cd	4	14	62	74	80	47
2	12	14	16	34	20	19
2b	14	12	22	30	20	20
3	16	34	40	14	46	30
4	2	16	44	28	48	28
5	58	50	50	102	140	80
6a	24	16	16	24	40	24
6c		32	32	24	52	35
7	0	0	2	0	0	0

Tableau 9 : Tableau d'analyse de variance de la consommation des rongeurs et oiseaux.

$r^2 = 0.6419$	Degré de liberté	Somme des carrés des écarts	Variance	F	p-value
Enclos	9	60706	6745,1	19,6660	$< 2.10^{-16}$
Granulés	1	2351	2351,0	6,8547	0,01043
Résidus	87	29839	343,0		

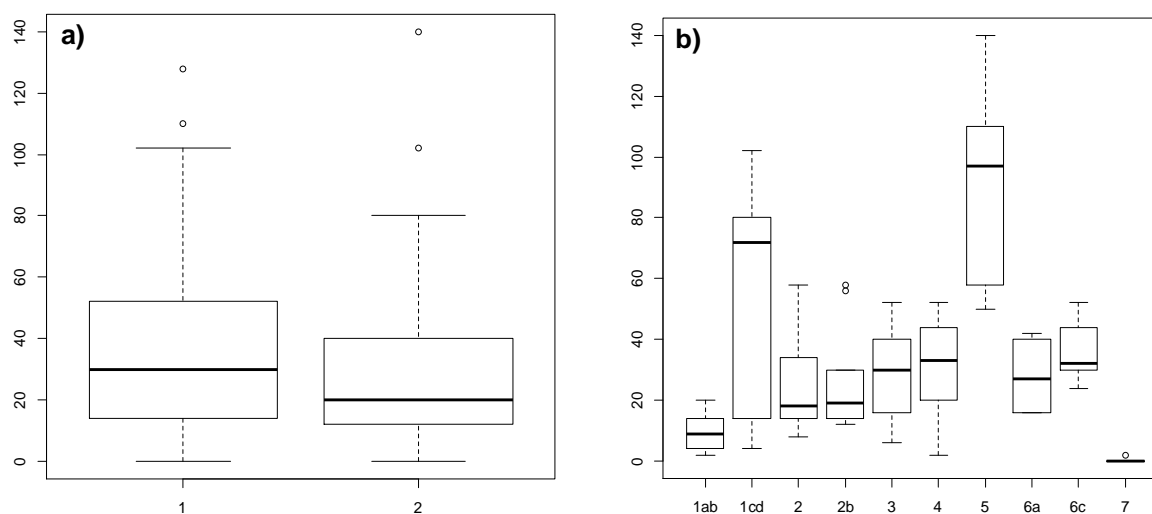


Figure 22 : Répartition de la consommation des rongeurs et oiseaux (en grammes) en fonction du type de granulés (a) ou de l'enclos (b).

a) 1 = granulés sans tanins, 2 = granulés avec tanins.

Annexe 4 : Données et modélisations

Tableau 10 : Consommations individuelles et teneur en tanins sélectionnée dans la ration en fonction des différents paramètres analysés.

Jour : nombre de jours écoulés depuis le début de l'expérience ; Position : A = granulés tanins les plus proches de la porte d'entrée de la cabane, B = granulés tanins les plus éloignés ; Enclos : numéro de l'enclos ; Individu : nom du chevreuil concerné ; Granulés : Témoin = granulés sans tanins, Tanin = granulés avec tanins ; qte_gran_ind = quantité de granulés consommée par un individu (en grammes) ; p100_tanin = pourcentage de tanins sélectionnée dans la ration ; conso_enclos = quantité de granulés consommée dans un enclos (en grammes) ; opg = niveau d'infestation en strongles digestifs.

Jour	Position	Enclos	Individu	Granulés	qte_gran_ind	p100_tanin	conso_enclos	opg
1	B	1ab	Janis	Témoin	495	0,00	575	30
1	B	1ab	Janis	Tanins	0	0,00	459	30
1	B	1ab	Klara	Témoin	80	4,60	575	150
1	B	1ab	Klara	Tanins	459	4,60	459	150
1	B	1cd	Julia	Témoin	23	5,30	664	100
1	B	1cd	Julia	Tanins	1162	5,30	1393	100
1	B	1cd	Josette	Témoin	641	1,43	664	15
1	B	1cd	Josette	Tanins	231	1,43	1393	15
1	B	2	Fanny	Témoin	330	0,62	760	1850
1	B	2	Fanny	Tanins	43	0,62	243	1850
1	B	2	Ninon	Témoin	430	1,71	760	350
1	B	2	Ninon	Tanins	200	1,71	243	350
1	B	2b	Nougat	Témoin	13	5,25	13	0
1	B	2b	Nougat	Tanins	444	5,25	444	0
1	B	3	Olive	Témoin	673	0,00	2354	100
1	B	3	Olive	Tanins	0	0,00	110	100
1	B	3	Oups	Témoin	964	0,33	2354	60
1	B	3	Oups	Tanins	63	0,33	110	60
1	B	3	Ondine	Témoin	263	0,82	2354	50
1	B	3	Ondine	Tanins	47	0,82	110	50
1	B	3	Oural	Témoin	454	0,00	2354	500
1	B	3	Oural	Tanins	0	0,00	110	500
1	B	4	Mica	Témoin	454	3,03	1251	450
1	B	4	Mica	Tanins	582	3,03	1724	450
1	B	4	Mais	Témoin	790	0,00	1251	100
1	B	4	Mais	Tanins	0	0,00	1724	100
1	B	4	Mous	Témoin	7	5,37	1251	80
1	B	4	Mous	Tanins	1142	5,37	1724	80
8	A	1ab	Janis	Témoin	0	5,40	69	195
8	A	1ab	Janis	Tanins	486	5,40	1063	195
8	A	1ab	Klara	Témoin	69	4,82	69	150
8	A	1ab	Klara	Tanins	577	4,82	1063	150
8	A	1cd	Julia	Témoin	106	4,86	290	50
8	A	1cd	Julia	Tanins	947	4,86	1327	50
8	A	1cd	Josette	Témoin	184	3,64	290	150

8	A	1cd	Josette	Tanins	380	3,64	1327	150
8	A	2	Fanny	Témoin	0	5,40	426	800
8	A	2	Fanny	Tanins	448	5,40	543	800
8	A	2	Ninon	Témoin	426	0,99	426	300
8	A	2	Ninon	Tanins	95	0,99	543	300
8	A	2b	Nougat	Témoin	0	5,40	0	0
8	A	2b	Nougat	Tanins	780	5,40	780	0
8	A	3	Olive	Témoin	401	0,44	668	150
8	A	3	Olive	Tanins	35	0,44	1394	150
8	A	3	Oups	Témoin	267	3,61	668	205
8	A	3	Oups	Tanins	538	3,61	1394	205
8	A	3	Ondine	Témoin	0	5,40	668	150
8	A	3	Ondine	Tanins	398	5,40	1394	150
8	A	3	Oural	Témoin	0	5,40	668	450
8	A	3	Oural	Tanins	423	5,40	1394	450
8	A	7	Jambon	Témoin	22	5,28	22	850
8	A	7	Jambon	Tanins	970	5,28	970	850
8	A	5	Mylene	Témoin	0	5,40	290	65
8	A	5	Mylene	Tanins	898	5,40	1916	65
8	A	5	Minie	Témoin	290	2,10	290	0
8	A	5	Minie	Tanins	185	2,10	1916	0
8	A	5	Molo	Témoin	0	5,40	290	115
8	A	5	Molo	Tanins	833	5,40	1916	115
8	B	6c	Joselin	Témoin	365	2,93	365	0
8	B	6c	Joselin	Tanins	433	2,93	433	0
15	B	1ab	Janis	Témoin	0	5,40	0	15
15	B	1ab	Janis	Tanins	443	5,40	919	15
15	B	1ab	Klara	Témoin	0	5,40	0	150
15	B	1ab	Klara	Tanins	476	5,40	919	150
15	B	1cd	Julia	Témoin	255	3,63	302	50
15	B	1cd	Julia	Tanins	525	3,63	669	50
15	B	1cd	Josette	Témoin	47	4,07	302	30
15	B	1cd	Josette	Tanins	144	4,07	669	30
15	B	2	Fanny	Témoin	0	5,40	108	1500
15	B	2	Fanny	Tanins	102	5,40	161	1500
15	B	2	Ninon	Témoin	108	1,90	108	1580
15	B	2	Ninon	Tanins	59	1,90	161	180
15	B	2b	Nougat	Témoin	103	4,52	103	0
15	B	2b	Nougat	Tanins	530	4,52	530	0
15	B	3	Olive	Témoin	573	0,79	1096	75
15	B	3	Olive	Tanins	98	0,79	378	75
15	B	3	Oups	Témoin	162	3,34	1096	30
15	B	3	Oups	Tanins	262	3,34	378	30
15	B	3	Ondine	Témoin	199	0,00	1096	100
15	B	3	Ondine	Tanins	0	0,00	378	100
15	B	3	Oural	Témoin	162	0,53	1096	450

15	B	3	Oural	Tanins	18	0,53	378	450
15	B	4	Mica	Témoin	255	3,51	955	700
15	B	4	Mica	Tanins	475	3,51	1396	700
15	B	4	Mais	Témoin	613	1,15	955	500
15	B	4	Mais	Tanins	166	1,15	1396	500
15	B	4	Mous	Témoin	86	4,84	955	100
15	B	4	Mous	Tanins	754	4,84	1396	100
15	B	5	Mylene	Témoin	570	0,00	1794	100
15	B	5	Mylene	Tanins	0	0,00	486	100
15	B	5	Minie	Témoin	769	1,67	1794	65
15	B	5	Minie	Tanins	343	1,67	486	65
15	B	5	Molo	Témoin	456	1,29	1794	250
15	B	5	Molo	Tanins	143	1,29	486	250
15	A	6a	Gaspard	Témoin	344	2,94	344	45
15	A	6a	Gaspard	Tanins	411	2,94	411	45
15	A	6c	Joselin	Témoin	485	1,20	485	50
15	A	6c	Joselin	Tanins	139	1,20	139	50
22	A	1ab	Janis	Témoin	0	5,40	91	100
22	A	1ab	Janis	Tanins	516	5,40	1003	100
22	A	1ab	Klara	Témoin	91	4,55	91	30
22	A	1ab	Klara	Tanins	487	4,55	1003	30
22	A	1cd	Julia	Témoin	368	3,12	368	50
22	A	1cd	Julia	Tanins	505	3,12	1029	50
22	A	1cd	Josette	Témoin	0	5,40	368	0
22	A	1cd	Josette	Tanins	524	5,40	1029	0
22	A	2	Fanny	Témoin	0	5,40	106	1700
22	A	2	Fanny	Tanins	395	5,40	753	1700
22	A	2	Ninon	Témoin	106	4,17	106	80
22	A	2	Ninon	Tanins	358	4,17	753	80
22	A	2b	Nougat	Témoin	0	5,40	0	0
22	A	2b	Nougat	Tanins	698	5,40	698	0
22	A	3	Olive	Témoin	211	2,99	320	30
22	A	3	Olive	Tanins	262	2,99	1338	30
22	A	3	Oups	Témoin	44	5,07	320	125
22	A	3	Oups	Tanins	661	5,07	1338	125
22	A	3	Ondine	Témoin	0	5,40	320	200
22	A	3	Ondine	Tanins	306	5,40	1338	200
22	A	3	Oural	Témoin	65	3,38	320	450
22	A	3	Oural	Tanins	109	3,38	1338	450
22	A	4	Mica	Témoin	592	1,10	701	550
22	A	4	Mica	Tanins	152	1,10	1274	550
22	A	4	Mais	Témoin	57	4,93	701	100
22	A	4	Mais	Tanins	599	4,93	1274	100
22	A	4	Mous	Témoin	52	4,91	701	100
22	A	4	Mous	Tanins	523	4,91	1274	100
22	A	7	Jambon	Témoin	216	4,09	216	750

22	A	7	Jambon	Tanins	674	4,09	674	750
22	A	5	Mylene	Témoin	0	5,40	276	160
22	A	5	Mylene	Tanins	1003	5,40	2290	160
22	A	5	Minie	Témoin	240	3,89	276	50
22	A	5	Minie	Tanins	619	3,89	2290	50
22	A	5	Molo	Témoin	36	5,12	276	80
22	A	5	Molo	Tanins	667	5,12	2290	80
22	B	6a	Gaspard	Témoin	100	4,72	100	65
22	B	6a	Gaspard	Tanins	689	4,72	689	65
22	B	6c	Joselin	Témoin	1013	0,00	1013	100
22	B	6c	Joselin	Tanins	0	0,00	0	100
28	A	5	Mylene	Témoin	61	4,68	406	50
28	A	5	Mylene	Tanins	395	4,68	1734	50
28	A	5	Minie	Témoin	63	5,08	406	50
28	A	5	Minie	Tanins	1017	5,08	1734	50
28	A	5	Molo	Témoin	282	2,88	406	100
28	A	5	Molo	Tanins	322	2,88	1734	100
29	B	1ab	Janis	Témoin	0	5,40	347	100
29	B	1ab	Janis	Tanins	694	5,40	975	100
29	B	1ab	Klara	Témoin	347	2,41	347	15
29	B	1ab	Klara	Tanins	281	2,41	975	15
29	B	1cd	Julia	Témoin	327	3,22	536	50
29	B	1cd	Julia	Tanins	481	3,22	685	50
29	B	1cd	Josette	Témoin	209	2,66	536	0
29	B	1cd	Josette	Tanins	204	2,66	685	0
29	B	2	Fanny	Témoin	348	0,74	462	1000
29	B	2	Fanny	Tanins	55	0,74	399	1000
29	B	2	Ninon	Témoin	114	4,05	462	150
29	B	2	Ninon	Tanins	344	4,05	399	150
29	B	3	Olive	Témoin	553	0,00	1800	65
29	B	3	Olive	Tanins	0	0,00	0	65
29	B	3	Oups	Témoin	753	0,00	1800	50
29	B	3	Oups	Tanins	0	0,00	0	50
29	B	3	Ondine	Témoin	347	0,00	1800	100
29	B	3	Ondine	Tanins	0	0,00	0	100
29	B	3	Oural	Témoin	147	0,00	1800	800
29	B	3	Oural	Tanins	0	0,00	0	800
29	B	7	Jambon	Témoin	54	5,12	54	850
29	B	7	Jambon	Tanins	982	5,12	982	850
29	B	5	Mylene	Témoin	951	0,00	1508	50
29	B	5	Mylene	Tanins	0	0,00	694	50
29	B	5	Minie	Témoin	371	3,52	1508	50
29	B	5	Minie	Tanins	694	3,52	694	50
29	B	5	Molo	Témoin	186	0,00	1508	100
29	B	5	Molo	Tanins	0	0,00	694	100
29	A	6a	Gaspard	Témoin	98	4,78	98	65

29	A	6a	Gaspard	Tanins	751	4,78	751	65
30	A	3	Olive	Témoin	102	4,51	248	65
30	A	3	Olive	Tanins	518	4,51	1818	65
30	A	3	Oups	Témoin	124	4,63	248	50
30	A	3	Oups	Tanins	748	4,63	1818	50
30	A	3	Ondine	Témoin	0	5,40	248	100
30	A	3	Ondine	Tanins	331	5,40	1818	100
30	A	3	Oural	Témoin	22	4,92	248	800
30	A	3	Oural	Tanins	221	4,92	1818	800
35	B	5	Mylene	Témoin	254	2,56	1524	50
35	B	5	Mylene	Tanins	228	2,56	514	50
35	B	5	Minie	Témoin	593	1,01	1524	50
35	B	5	Minie	Tanins	136	1,01	514	50
35	B	5	Molo	Témoin	677	0,98	1524	150
35	B	5	Molo	Tanins	150	0,98	514	150
36	A	1ab	Janis	Témoin	0	5,40	123	100
36	A	1ab	Janis	Tanins	476	5,40	889	100
36	A	1ab	Klara	Témoin	123	4,16	123	45
36	A	1ab	Klara	Tanins	413	4,16	889	45
36	A	1cd	Julia	Témoin	108	4,58	304	200
36	A	1cd	Julia	Tanins	600	4,58	899	200
36	A	1cd	Josette	Témoin	196	3,26	304	150
36	A	1cd	Josette	Tanins	299	3,26	899	150
36	A	2	Fanny	Témoin	174	3,23	174	650
36	A	2	Fanny	Tanins	259	3,23	657	650
36	A	2	Ninon	Témoin	0	5,40	174	650
36	A	2	Ninon	Tanins	398	5,40	657	650
36	A	2b	Nougat	Témoin	0	5,40	0	0
36	A	2b	Nougat	Tanins	698	5,40	698	0
36	A	3	Olive	Témoin	80	3,85	80	50
36	A	3	Olive	Tanins	198	3,85	1004	50
36	A	3	Oups	Témoin	0	5,40	80	15
36	A	3	Oups	Tanins	409	5,40	1004	15
36	A	3	Ondine	Témoin	0	5,40	80	150
36	A	3	Ondine	Tanins	326	5,40	1004	150
36	A	3	Oural	Témoin	0	5,40	80	750
36	A	3	Oural	Tanins	70	5,40	1004	750
36	A	4	Mica	Témoin	219	3,15	507	850
36	A	4	Mica	Tanins	306	3,15	964	850
36	A	4	Mais	Témoin	63	4,81	507	400
36	A	4	Mais	Tanins	520	4,81	964	400
36	A	4	Mous	Témoin	224	2,06	507	250
36	A	4	Mous	Tanins	138	2,06	964	250
36	A	7	Jambon	Témoin	82	4,74	82	800
36	A	7	Jambon	Tanins	586	4,74	586	800
36	B	6a	Gaspard	Témoin	0	5,40	0	115

36	B	6a	Gaspard	Tanins	255	5,40	255	115
36	B	6c	Joselin	Témoin	693	0,05	693	30
36	B	6c	Joselin	Tanins	7	0,05	7	30
43	B	1ab	Janis	Témoin	0	5,40	77	100
43	B	1ab	Janis	Tanins	367	5,40	813	100
43	B	1ab	Klara	Témoin	77	4,61	77	50
43	B	1ab	Klara	Tanins	446	4,61	813	50
43	B	2	Fanny	Témoin	180	2,82	360	950
43	B	2	Fanny	Tanins	197	2,82	753	950
43	B	2	Ninon	Témoin	180	4,08	360	200
43	B	2	Ninon	Tanins	556	4,08	753	200
43	B	2b	Nougat	Témoin	0	5,40	0	50
43	B	2b	Nougat	Tanins	394	5,40	394	50
43	B	3	Olive	Témoin	422	0,00	2116	30
43	B	3	Olive	Tanins	0	0,00	112	30
43	B	3	Oups	Témoin	656	0,79	2116	100
43	B	3	Oups	Tanins	112	0,79	112	100
43	B	3	Ondine	Témoin	601	0,00	2116	150
43	B	3	Ondine	Tanins	0	0,00	112	150
43	B	3	Oural	Témoin	437	0,00	2116	500
43	B	3	Oural	Tanins	0	0,00	112	500
43	B	4	Mica	Témoin	328	0,36	977	350
43	B	4	Mica	Tanins	24	0,36	836	350
43	B	4	Mais	Témoin	649	0,29	977	350
43	B	4	Mais	Tanins	37	0,29	836	350
43	B	4	Mous	Témoin	0	5,40	977	305
43	B	4	Mous	Tanins	775	5,40	836	305
43	B	7	Jambon	Témoin	244	3,60	244	900
43	B	7	Jambon	Tanins	486	3,60	486	900
43	B	5	Mylene	Témoin	813	0,34	1522	50
43	B	5	Mylene	Tanins	55	0,34	288	50
43	B	5	Minie	Témoin	499	1,72	1522	0
43	B	5	Minie	Tanins	233	1,72	288	0
43	B	5	Molo	Témoin	210	0,00	1522	65
43	B	5	Molo	Tanins	0	0,00	288	65
43	A	6a	Gaspard	Témoin	94	4,62	94	0
43	A	6a	Gaspard	Tanins	555	4,62	555	0
43	A	6c	Joselin	Témoin	865	0,14	865	50
43	A	6c	Joselin	Tanins	23	0,14	23	50
50	A	1ab	Janis	Témoin	0	5,40	243	15
50	A	1ab	Janis	Tanins	491	5,40	781	15
50	A	1ab	Klara	Témoin	243	2,94	243	100
50	A	1ab	Klara	Tanins	290	2,94	781	100
50	A	1cd	Julia	Témoin	123	4,38	284	100
50	A	1cd	Julia	Tanins	526	4,38	763	100
50	A	1cd	Josette	Témoin	161	3,22	284	100

50	A	1cd	Josette	Tanins	237	3,22	763	100
50	A	2	Fanny	Témoin	31	4,25	122	300
50	A	2	Fanny	Tanins	113	4,25	531	300
50	A	2	Ninon	Témoin	92	4,43	122	250
50	A	2	Ninon	Tanins	418	4,43	531	250
50	A	2b	Nougat	Témoin	0	5,40	0	0
50	A	2b	Nougat	Tanins	590	5,40	590	0
50	A	3	Olive	Témoin	108	4,10	162	50
50	A	3	Olive	Tanins	339	4,10	1772	50
50	A	3	Oups	Témoin	0	5,40	162	65
50	A	3	Oups	Tanins	889	5,40	1772	65
50	A	3	Ondine	Témoin	27	5,01	162	200
50	A	3	Ondine	Tanins	345	5,01	1772	200
50	A	3	Oural	Témoin	27	4,76	162	700
50	A	3	Oural	Tanins	199	4,76	1772	700
50	A	4	Mica	Témoin	99	3,56	655	400
50	A	4	Mica	Tanins	190	3,56	1320	400
50	A	4	Mais	Témoin	56	4,99	655	400
50	A	4	Mais	Tanins	684	4,99	1320	400
50	A	4	Mous	Témoin	500	2,54	655	200
50	A	4	Mous	Tanins	445	2,54	1320	200
50	A	7	Jambon	Témoin	0	5,40	0	1300
50	A	7	Jambon	Tanins	226	5,40	226	1300
50	A	5	Mylene	Témoin	0	5,40	0	30
50	A	5	Mylene	Tanins	427	5,40	1618	30
50	A	5	Minie	Témoin	0	5,40	0	15
50	A	5	Minie	Tanins	169	5,40	1618	15
50	A	5	Molo	Témoin	0	5,40	0	100
50	A	5	Molo	Tanins	1022	5,40	1618	100
50	B	6a	Gaspard	Témoin	172	3,06	172	30
50	B	6a	Gaspard	Tanins	225	3,06	225	30
50	B	6c	Joselin	Témoin	631	0,34	631	100
50	B	6c	Joselin	Tanins	43	0,34	43	100
51	B	4	Mica	Témoin	21	5,05	935	400
51	B	4	Mica	Tanins	309	5,05	476	400
51	B	4	Mais	Témoin	383	1,64	935	400
51	B	4	Mais	Tanins	167	1,64	476	400
51	B	4	Mous	Témoin	531	0,00	935	200
51	B	4	Mous	Tanins	0	0,00	476	200
57	B	1ab	Janis	Témoin	0	5,40	137	100
57	B	1ab	Janis	Tanins	310	5,40	957	100
57	B	1ab	Klara	Témoin	137	4,46	137	50
57	B	1ab	Klara	Tanins	647	4,46	957	50
57	B	1cd	Julia	Témoin	137	4,27	278	115
57	B	1cd	Julia	Tanins	519	4,27	863	115
57	B	1cd	Josette	Témoin	141	3,83	278	0

57	B	1cd	Josette	Tanins	344	3,83	863	0
57	B	2	Fanny	Témoin	166	1,46	560	1250
57	B	2	Fanny	Tanins	62	1,46	369	1250
57	B	2	Ninon	Témoin	394	2,37	560	400
57	B	2	Ninon	Tanins	308	2,37	369	400
57	B	2b	Nougat	Témoin	9	5,33	9	0
57	B	2b	Nougat	Tanins	654	5,33	654	0
57	B	3	Olive	Témoin	381	0,00	1260	15
57	B	3	Olive	Tanins	0	0,00	498	15
57	B	3	Oups	Témoin	73	4,71	1260	50
57	B	3	Oups	Tanins	498	4,71	498	50
57	B	3	Ondine	Témoin	557	0,00	1260	200
57	B	3	Ondine	Tanins	0	0,00	498	200
57	B	3	Oural	Témoin	249	0,00	1260	550
57	B	3	Oural	Tanins	0	0,00	498	550
57	B	4	Mica	Témoin	27	5,02	253	750
57	B	4	Mica	Tanins	356	5,02	1466	750
57	B	4	Mais	Témoin	58	4,87	253	300
57	B	4	Mais	Tanins	541	4,87	1466	300
57	B	4	Mous	Témoin	167	4,17	253	150
57	B	4	Mous	Tanins	569	4,17	1466	150
57	B	7	Jambon	Témoin	430	2,89	430	1850
57	B	7	Jambon	Tanins	494	2,89	494	1850
57	A	6a	Gaspard	Témoin	0	5,40	0	0
57	A	6a	Gaspard	Tanins	529	5,40	529	0
57	A	6c	Joselin	Témoin	97	4,64	97	100
57	A	6c	Joselin	Tanins	589	4,64	589	100
58	B	4	Mica	Témoin	577	0,17	577	750
58	B	4	Mica	Tanins	18	0,17	1282	750
58	B	4	Mais	Témoin	0	5,40	577	300
58	B	4	Mais	Tanins	650	5,40	1282	300
58	B	4	Mous	Témoin	0	5,40	577	150
58	B	4	Mous	Tanins	614	5,40	1282	150

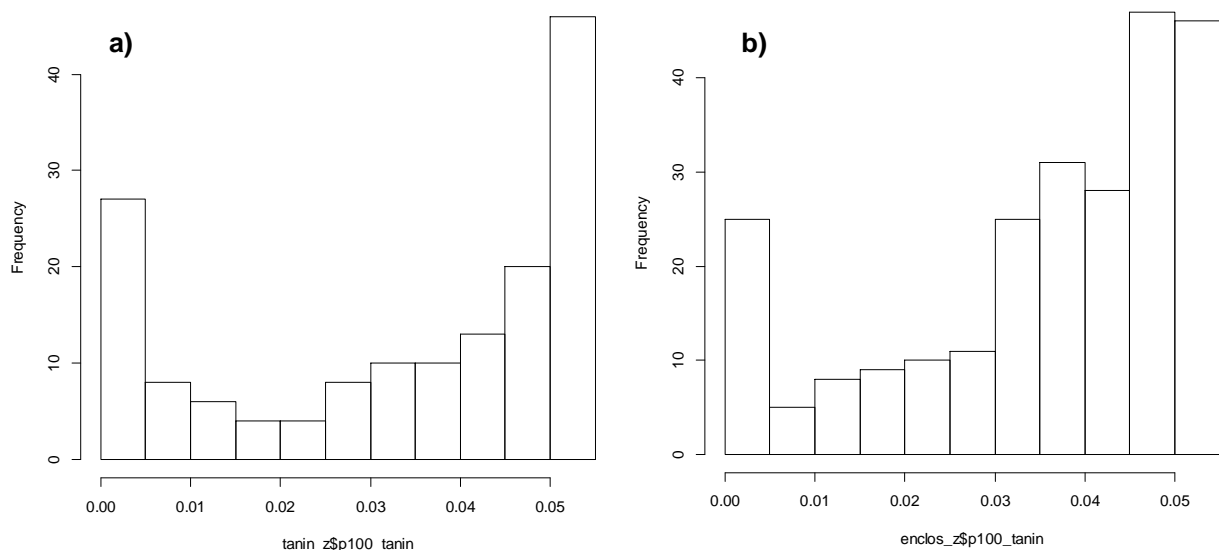


Figure 23 : Répartition des valeurs de pourcentage de tanins consommés.

a) Données individuelles obtenues à partir du suivi par piège photographique, b) données obtenues à partir des pesées journalières dans chaque enclos. Les données ne suivent pas une loi normale et aucune transformation ne permet leur normalisation.

- **Script R modèle linéaire à effets mixtes : $p100_tanin \sim position * individu + opg$**

```
> tanin_z <- read.table("tanin_sans_z.txt", sep="\t",header=TRUE, dec=",")
> tanin_z$jour=as.factor(tanin_z$jour)
> tanin_z$p100_tanin=tanin_z$p100_tanin/100
> str(tanin_z)

> plot(p100_tanin~opg,data=tanin_z)
> hist(tanin_z$p100_tanin)

> library(glmADMB)
> m=glmmadmb(p100_tanin~position*individu+opg,family="beta",data=tanin_z)
> summary(m)

> library(MuMIn)
> options(na.action = "na.fail")
> essai=dredge(modele)
> subset(essai, delta <4)
> summary(get.models(essai, 1)[[1]])
> mod=(get.models(essai, 2)[[1]])

> detach(package:MuMIn)
> library(AICcmodavg)
> mod=glmmadmb(p100_tanin~position*individu, family="beta", data=tanin_z)
> new=expand.grid(individu=levels(tanin_z$individu),
position=levels(tanin_z$position))
> pred<- predict(mod,newdata=new, level=0, type="response")
> new=cbind(new,pred)

> boxplot(p100_tanin~individu,data=tanin_z,xlab="Individus",ylim=c(0,0.06),
ylab="Proportions de tanins consommés", main="Modèle 2 : effet individu *
position")
> points(new$individu[new$position=="A"],new$pred[new$position=="A"],
col="red",pch=16,cex=1.25)
> points(new$individu[new$position=="B"],new$pred[new$position=="B"],
col="green",pch=16,cex=1.25)
```

- **Script R modèle linéaire à effets mixtes : $p100_tanin \sim position * enclos + jour * opg_moyen$**

```

> enclos_z <- read.table("enclos_sans_z.txt", sep="\t", header=TRUE,
dec=",")
> enclos_z$jour<-as.factor(enclos_z$jour)
> enclos_z$disp<-as.factor(enclos_z$disp)
> enclos_z$p100_tanin=enclos_z$p100_tanin/100
> str(enclos_z)

> plot(p100_tanin~opg_moy,data=enclos_z)
> hist(enclos_z$p100_tanin)

> library(glmADMB)
> modele=glmAdmb(p100_tanin~position*enclos+jour*opg_moy,family="beta",
data=enclos_z)
> summary(modele)

> library(MuMIn)
> options(na.action = "na.fail")
> essai=dredge(modele)
> subset(essai, delta <4)
> summary(get.models(essai, 1)[[1]])
> mod=(get.models(essai, 2)[[1]])

> library(AICcmodavg)
> new=expand.grid(enclos=levels(enclos_z$enclos),position=levels(enclos_z$
position),opg_moy=(enclos_z$opg_moy))
> pred<- predict(mod,newdata=new, level=0, type="response")
> new=cbind(new,pred)

# prédiction effet opg_moy en fixant l'enclos 4
> plot(p100_tanin~opg_moy,data=enclos_z,xlab="OPG moyens (valeurs prédites
(rouge), valeurs observées (noir))",ylab="Proportions de tanins consommés",
main="Modèle 3 : effet opg")
> points(new$opg_moy[new$position=="A"&new$enclos=="4"],new$fit[new$
position=="A"&new$enclos=="4"],col="red",pch=16,cex=1.25)
> points(new$opg_moy[new$position=="B"&new$enclos=="4"],new$fit[new$
position=="B"&new$enclos=="4"],col="green",pch=16,cex=1.25)

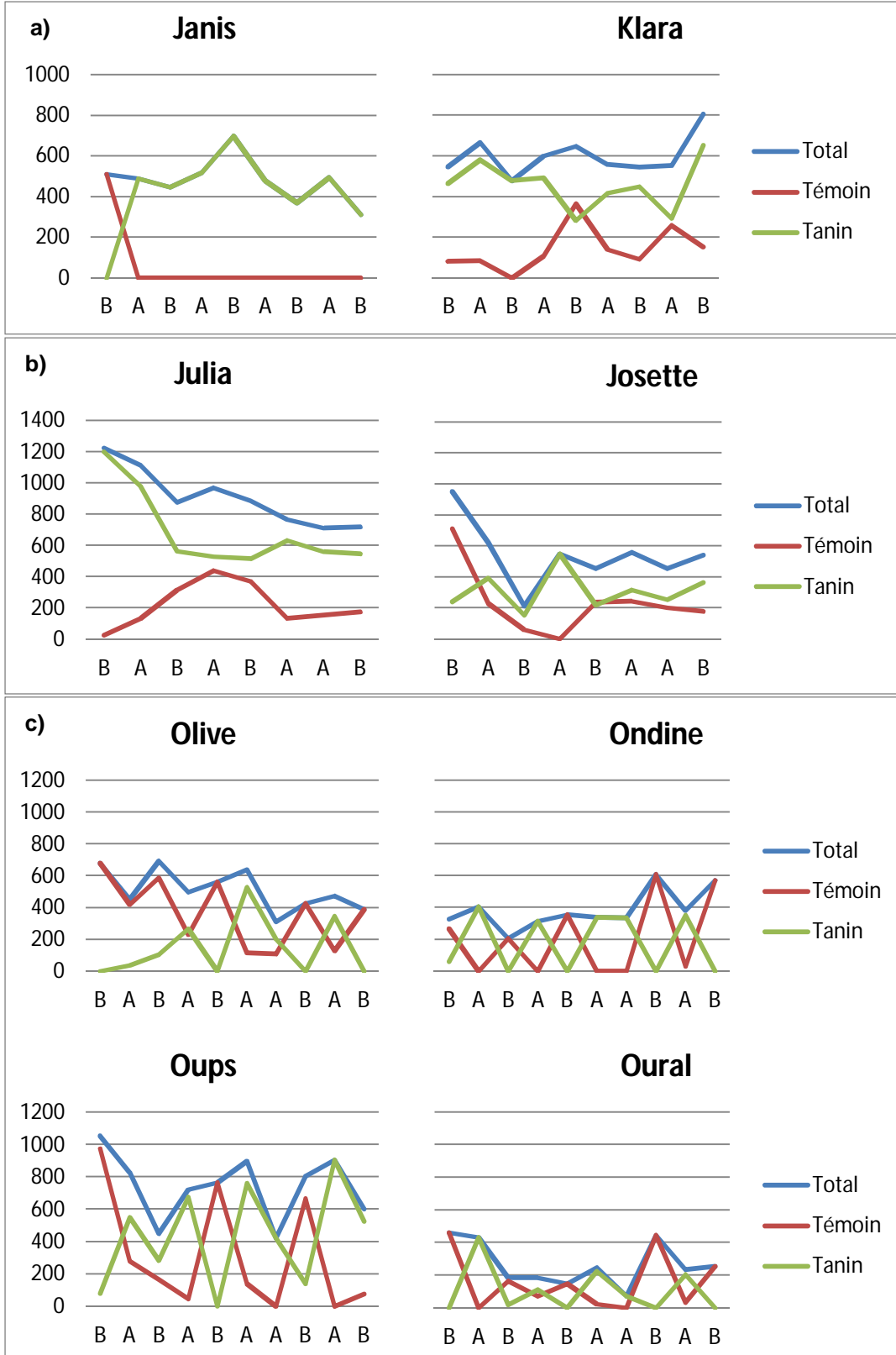
# prédiction effet enclos*position en fixant opg_moy à 100
> boxplot(p100_tanin~enclos,data=enclos_z,xlab="Numéros d'enclos (valeurs
prédites en position A(rouge) et B(vert))",ylim=c(0,0.08),ylab="Proportions
de tanins consommés", main="Modèle 3 : effet enclos*position")
> new100A=subset(new,opg_moy=='100'&position=='A',drop=FALSE)
> points(new100A$enclos,new100A$fit,col="red",pch=16,cex=1.25)
> new100B=subset(new,opg_moy=='100'&position=='B',drop=FALSE)
> points(new100B$enclos,new100B$fit,col="green",pch=16,cex=1.25)

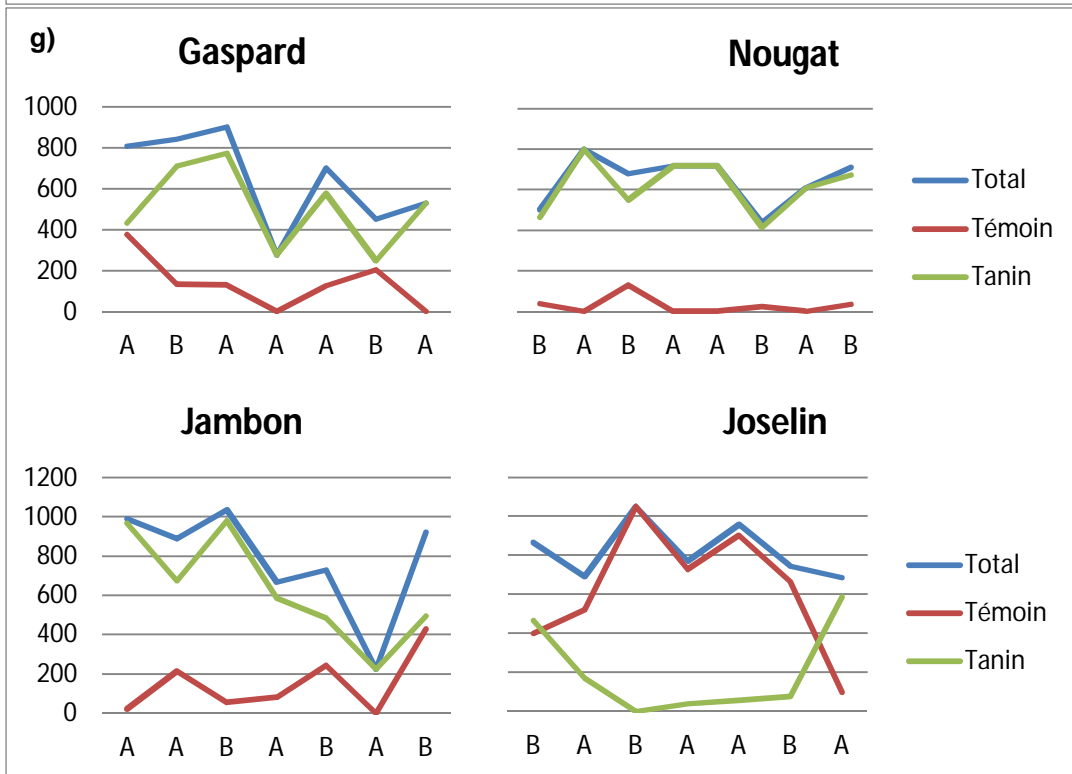
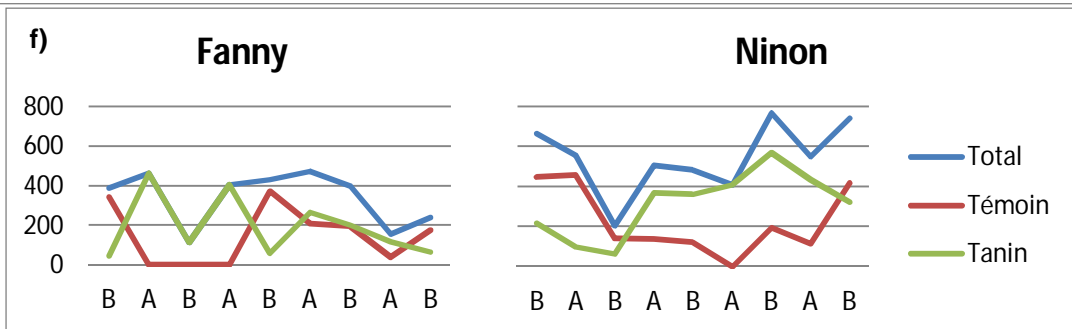
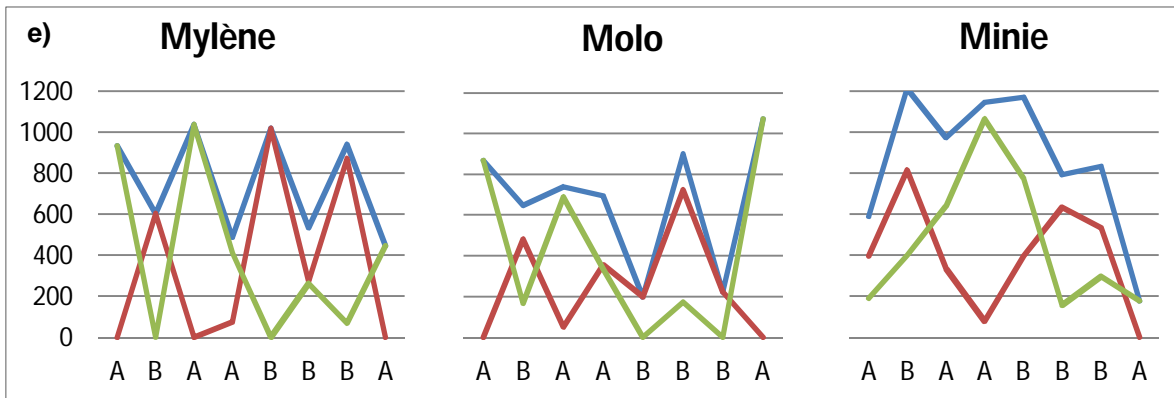
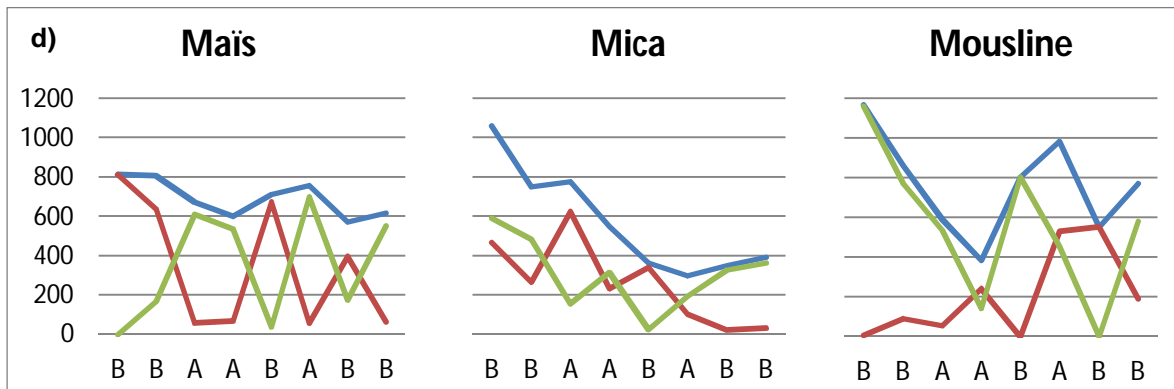
```


Annexe 5 : Courbes de consommation individuelle

Figure 24 : Consommation individuelle de tanins au cours de l'étude.

L'abscisse correspond au temps (en semaine) qui n'a pas été noté sur l'axe, afin d'indiquer la position des mangeoires : A = tanin proche de l'entrée, B= tanin éloigné de l'entrée et l'ordonnée correspond à la quantité de granulés consommé (g) : Témoin = granulé sans tanins, Tanin = granulé avec tanins et Total = somme de deux types de granulés.





AUTEUR : JEAN-ANTOINE Amélie

TITRE : Consommation de tanins par le chevreuil et niveau d'infestation par des strongles gastro-intestinaux.

RÉSUMÉ :

La résistance aux anthelminthiques est un phénomène bien connu qui nécessite la recherche d'alternatives pour lutter contre le parasitisme digestif des ruminants. L'utilisation de fourrages riches en tanins est très étudiée car ces métabolites secondaires ont une activité anthelminthique démontrée chez le mouton et la chèvre. Le chevreuil est un ruminant sauvage qui consomme naturellement des plantes riches en tanins et est adapté à son parasitisme. L'hypothèse qu'il augmente sa consommation de tanins quand son niveau d'infestation par des strongles gastro-intestinaux est élevé a été étudiée afin de mettre en évidence un comportement d'automédication. Nos résultats, obtenus sur un effectif de vingt chevreuils apprivoisés, ont montré que les différences de consommation entre individus étaient en partie dues à leur tempérament et que les chevreuils qui consommaient moins de tanins avaient un niveau d'excrétion parasitaire plus élevé, sans qu'aucun comportement d'automédication n'ait pu être mis directement en évidence.

MOTS CLÉS : *Capreolus capreolus*, ongulés sauvages, nématodes, extraits de châtaigne, sélection alimentaire, automédication

ENGLISH TITLE: Consumption of tannins by roe deer and gastrointestinal strongyles infection.

ABSTRACT:

The well-known phenomenon of anthelmintic resistance requires alternative strategies to control gastrointestinal nematodes in ruminants. The use of tannin-rich forages is carefully studied because these secondary metabolites possess proven anthelmintic properties in sheep and goat. Roe deer are wild ruminants which naturally eat tannin-rich plants and are adapted to parasites. We made the hypothesis that roe deer do self-medication by increasing their consumption of tannins when they are infected with high-levels of gastrointestinal strongyles. For this purpose, we carried out an experiment with twenty tame roe deer. Our results showed that the differences of consumption between individuals were partly due to their temperament and that roe deer which ate less tannins had higher faecal egg counts, although no self-medication behaviour could be directly highlighted.

KEYWORDS: *Capreolus capreolus*, wild ungulates, nematodes, chestnut extracts, food selection, self-medication