

ARTICLE ORIGINAL

**Réponses à deux techniques
d'enrichissement environnemental chez
deux espèces de primates en laboratoire
(*Cebus apella*, *Lemur macaco*)***

par

C. COMBETTE** et JAMES R. ANDERSON**

SUMMARY : Responses to two environmental enrichment techniques in two primate species in a laboratory setting (*Cebus apella*, *Lemur macaco*).

Increasing importance is being given to ways of enriching the environment of captive non-human primates, in order to promote their psychological well-being. There are many problems in attempting to define psychological well-being, but studies of behavioural responses to environmental changes can provide data on the *ethological* well-being of captive animals. Two environmental enrichment techniques are the use of a deep litter such as woodchips to encourage time-consuming foraging activities, and the provision of inanimate objects to induce exploration and manipulation. The behavioural effects of these two techniques were compared in a group of capuchin monkeys (*Cebus apella*) and a group of black lemurs (*Lemur macaco*). Several important differences emerged. Locomotion almost doubled in the lemurs when small food items were added to the litter, but only the capuchins engaged in foraging activities to any extent. Both species, but especially the capuchin monkeys, manipulated the objects that were presented. Social contact remained unchanged in the capuchins, but decreased in the lemurs in the presence of the deep litter. The results show that two commonly used enrichment techniques may induce different behavioural changes in different species. Species-specific propensities and preferences need to be taken into account when deciding upon which enrichment methods to implement.

* Manuscrit reçu le 21.IX.1990; accepté le 24.VI.1991.

** Laboratoire de Psychophysiologie (URA CNRS 1295), Université Louis Pasteur, 7 rue de l'Université, 67000 Strasbourg, France. Cet article est basé sur le mémoire de DEA préparé par C.C. Le travail a été effectué au Centre de Primatologie de l'ULP.

INTRODUCTION

Depuis quelques années, on observe un intérêt croissant pour les méthodes susceptibles d'améliorer les conditions environnementales des animaux en captivité, notamment dans les parcs zoologiques et les laboratoires. Ceci est particulièrement le cas en ce qui concerne les primates non humains, qui sont les mammifères biologiquement et comportementalement les plus proches de l'homme (ex. : ANDERSON et VISALBERGHI, 1990a,b; *American Journal of Primatology, Supplement 1*, 1989; SEGAL, 1989). Aux Etats-Unis, un amendement au "Animal Welfare Act" de 1985 exige que l'environnement des primates de laboratoire soit tel que leur "bien-être psychologique" soit assuré. En Europe, les directives proposées au niveau de la Communauté Européenne nécessiteraient des changements fondamentaux et parfois coûteux au sujet des méthodes d'élevage des primates (GRIEDE, 1989).

De nombreux auteurs se sont exprimés sur les difficultés d'une définition du "bien-être psychologique" d'un animal (ex. : DAWKINS, 1980, 1990; chapitres dans SEGAL, 1989). DAHL (1989) propose plutôt le terme "bien-être *éthologique*", ce qui souligne l'importance des comportements observables comme critères, à préférer aux processus mentaux qui sont difficiles à mesurer ou à définir opérationnellement. En effet, une approche se focalisant sur des critères éthologiques des animaux rend possible l'évaluation objective d'un environnement donné. On peut ainsi s'interroger sur la capacité de l'environnement à permettre l'expression d'un répertoire comportemental normal, et se demander dans quelle mesure les proportions relatives des diverses activités se rapprochent de celles observées dans la nature. Par exemple, si un groupe de singes passe plus de 50 % du temps dans son milieu naturel à la recherche de nourriture et environ 30 % du temps dans des comportements sociaux, nous pouvons dire qu'un animal en cage individuelle qui mange pendant 30 minutes deux fois par jour et qui n'a pas la possibilité d'interagir avec des congénères est perturbé sur le plan éthologique. De telles conditions appauvries induisent souvent des anomalies comportementales (ex. : auto-agression, mouvements stéréotypés, léthargie), dont la sévérité semble varier en fonction de plusieurs facteurs tels que l'individu, son histoire précoce ou l'espèce à laquelle il appartient.

L'hypothèse fondamentale est donc qu'un environnement captif qui se rapproche le plus du milieu naturel de l'animal induira des conditions optimales de vie pour l'animal. Il est évident que la plupart des laboratoires n'ont que des moyens financiers limités pouvant être consacrés à l'amélioration des conditions d'élevage de leurs primates. Cependant, de nombreuses innovations récentes sont maintenant au point et elles peuvent réduire les perturbations et le stress traditionnellement associés aux différentes procédures expérimentales, que sont les traitements hormonaux, les prises de sang, et l'enregistrement des paramètres tels que l'électrocardiogramme et la température du corps (voir ANDERSON et VISALBERGHI, 1990b, pour discussion). Dans le même temps, des chercheurs ont commencé à étudier plusieurs techniques ayant la potentialité de réduire l'apparition de comportements "négatifs" (ex. : auto-agression, hyperagression, léthargie) chez les animaux d'élevage, ou de favoriser l'expression de certains comportements "positifs" (ex. : jeu, meilleure utilisation de l'espace). De telles techniques consistent dans l'introduction d'objets inanimés ("jouets") dans la cage de l'animal, et l'apport d'une litière (ex. : copeaux de bois) sur laquelle des graines peuvent être éparpillées afin d'induire des activités de recherche alimentaire ("fourrager") chez les animaux. Quelques-uns des effets comportementaux de ces deux modifications environnementales sont analysés dans la présente étude.

Parmi les divers objets donnés aux primates pour les "occuper", les plus communs sont, dans un ordre de coût croissant, des bâtons ou des tubes en PVC (REINHARDT, 1989), des balles en nylon dur et d'autres jouets résistants (ex. : RENQUIST et JUDGE, 1985; ROSS et EVERITT, 1988) (nous ne nous intéressons pas ici à

des dispositifs plus élaborés, comme les puzzles à nourriture ou les distributeurs de nourriture électro-mécaniques : BLOOMSTRAND *et al.*, 1986; MARKOWITZ et SPINELLI, 1986). Il a été démontré que l'installation d'un bâton ou d'une branche dans les cages de macaques rhésus élevés individuellement permettent aux animaux de présenter un répertoire comportemental plus riche (apparition de comportements comme ronger, se percher...) et simultanément de réduire les activités auto-dirigées (REINHARDT, 1990; REINHARDT *et al.*, 1987). Bien que plusieurs travaux aient été effectués sur les aspects positifs de la fourniture d'objets à des singes en cage, à l'exception des travaux de REINHARDT et de ses collaborateurs, il n'existe que peu d'études rigoureuses et à long-terme sur l'efficacité des objets en tant que matériel d'enrichissement. En effet, certains auteurs ont signalé une habituation rapide vis-à-vis des objets (LINE *et al.*, 1989 : balles en nylon), ou même une absence d'intérêt quasi-totale (BRYANT *et al.*, 1988 : balle, une corde suspendue). Bien que l'apport d'objets ait surtout été utilisé comme technique d'enrichissement pour des primates en cages individuelles, les singes en groupe sont également intéressés par l'apparition de nouveaux objets dans leur environnement (ex. : JOUBERT et VAUCLAIR, 1986; THIERRY *et al.*, 1989; VISALBERGHI, 1988).

Les conséquences comportementales d'une litière dans laquelle un groupe de primates peut fourrager ont été étudiées pour la première fois par CHAMOVE et ANDERSON (1979). Les effets en étaient particulièrement nets : l'agression se trouvait considérablement réduite, et la répartition de nourriture plus égale lorsque les macaques cherchaient des graines dans la litière. Les comportements anormaux tels que l'auto-agression étaient également moins fréquents dans cette condition. En outre, le comportement de recherche alimentaire persiste même lorsque des graines supplémentaires sont disponibles dans des bacs (ANDERSON et CHAMOVÉ, 1984). Depuis, d'autres auteurs ont également rapporté une réduction des taux d'agression ou une augmentation de l'activité et de l'utilisation de l'espace lorsqu'une litière est présente (voir TRIPP, 1985; WESTERGAARD et FRAGASZY, 1985).

Il est important que les techniques susceptibles d'être utilisées sous le terme d'*enrichissement environnemental* soient étudiées dans une perspective comparative (ANDERSON et VISALBERGHI, 1990a,b). En effet, s'il existe parfois des différences individuelles importantes dans les réponses à l'enrichissement du milieu (BLOOMSTRAND *et al.*, 1986; PAQUETTE et PRESCOTT, 1988; ROSENBLUM et SMILEY, 1984), l'existence éventuelle de différences interspécifiques est encore plus probable. Peu d'études ont comparé de façon directe l'effet des interventions environnementales sur les indices éthologiques chez différentes espèces de primates. CHAMOVE *et al.* (1982) ont étudié les effets d'une litière (copeaux de bois) sur le comportement de huit espèces, y compris un groupe de lémuriers (*Lemur catta*) et un groupe de singes capucins (*Cebus apella*). Toutes les espèces se montraient plus actives et passaient plus de temps au sol (pour fourrager) dans la condition "litière + nourriture" (graines ou asticots) et toutes, sauf les singes capucins, étaient moins agressives en présence de copeaux. Les espèces arboricoles ne semblaient pas être moins sensibles aux modifications environnementales que les espèces plus terrestres. La comparaison ultérieure des réactions de deux espèces de callitrichidés (McKENZIE *et al.*, 1986) a mis en évidence une utilisation plus importante du sol lorsque celui-ci était recouvert de copeaux ou de papier en lambeaux, avec des différences mineures entre *Callithrix jacchus* et *Saguinus oedipus*. EVANS *et al.* (1989) ont signalé que certains appareils conçus pour enrichir l'environnement conviennent également aux callitrichidés et aux macaques (ex. : un test de recherche alimentaire où l'animal récupère des petits aliments dans un plateau parsemé de petits trous) tandis que d'autres semblent être d'une utilité plus limitée (ex. : appareil exigeant que l'animal conduise des friandises, avec les doigts, dans un parcours de fentes étroites jusqu'à ce que les friandises tombent à l'arrivée : ceci n'est adapté qu'aux macaques).

Etant donné la diversité comportementale des espèces de primates, et les implications financières des décisions concernant l'amélioration des conditions de vie des primates captifs, la présente étude a pour but d'évaluer l'impact de certaines modifications



Photo. 1. Une femelle (à gauche) et un mâle adulte *Lemur macaco*.
En captivité, de longues périodes de repos sont marquées par des contacts sociaux.

du milieu captif habituel (l'introduction d'objets et l'apport d'une litière sur le sol) sur les comportements de deux espèces : le singe capucin (*Cebus apella*) et un prosimien, le maki noir (*Lemur macaco*). Capucins et lémuriens sont des espèces assez éloignées sur le plan phylogénétique et socio-écologique. Nous avons cherché à savoir si des modifications environnementales identiques (modifications appelées "techniques d'enrichissement") induiraient les mêmes types de modifications comportementales chez les deux espèces ou si, au contraire, des effets différents seraient mis au jour, ce qui conduirait alors à une réflexion sur l'efficacité générale des techniques d'enrichissement environnemental.

MATERIEL et METHODE

Sujets

Les observations portent sur deux espèces de primates : des capucins bruns (*Cebus apella*) et des makis noirs (*Lemur macaco*). Le groupe de capucins est constitué de six individus : trois mâles adultes, une femelle adulte, un juvénile et un enfant. Le mâle le plus âgé (estimé avoir plus de 20 ans) et la femelle (estimée avoir 15 ans environ) sont nés dans la nature (Amérique du Sud) et ont été importés à l'âge juvénile; tous les autres individus sont nés en captivité et ont été élevés dans le groupe. Le groupe de lémuriens comprend cinq individus : trois adultes (deux femelles, un mâle), un mâle subadulte et un nouveau-né (mâle). Les trois adultes ont été capturés dans la nature (Madagascar) et le groupe a été formé dix mois avant le début de l'étude. Le subadulte et le nouveau-né sont nés dans le groupe.

Des études en captivité et surtout sur le terrain ont révélé que les singes capucins sont des animaux très actifs qui ont une stratégie de recherche alimentaire basée sur la préparation et l'extraction, parfois difficiles, de ressources telles que fruits et noix durs, insectes cryptiques et parfois petits vertébrés (JANSON, 1986; TERBORGH, 1983). En captivité, ils sont surtout renommés pour leur habileté dans la manipulation des objets et l'utilisation des outils (ex. : usage de cailloux pour ouvrir des noix : ANDERSON, 1990; ANTINUCCI et VISALBERGHI, 1986; ou de bâtons pour obtenir des aliments hors d'atteinte : WESTERGAARD et FRAGASZY, 1987; voir VISALBERGHI, 1990 pour synthèse). Les makis noirs sont moins étudiés, surtout dans la nature, mais nous savons qu'en captivité leur profil d'activité est marqué par de longues périodes de repos pendant lesquelles les animaux restent ensemble en contact (FORNASIERI, 1988).

Elevage

Les deux groupes vivent chacun dans une structure qui comporte une animalerie intérieure chauffée et éclairée selon un cycle lumineux 12:12, et une "volière" externe. Ils sont enfermés dans la partie intérieure pour la durée de l'étude (12 semaines), c'est-à-dire dans une superficie d'environ 70 m² pour les capucins et de 20 m² pour les lémuriens. Chaque animalerie contient une mangeoire et de l'eau (robinets pour les capucins, bac pour les lémuriens), de nombreux troncs d'arbre et des branches. Les animaux se nourrissent à volonté d'un aliment commercial pour primates, en forme de croquette, et ils reçoivent deux fois par semaine un supplément de fruits et légumes frais. En temps normal, et donc dans la condition témoin de la présente étude, les animaleries sont nettoyées à l'eau tous les jours et sont désinfectées une fois par semaine.

Procédure

Le **tableau I** résume la procédure expérimentale utilisée. Trois semaines d'observations témoins (1-3) sont suivies de quatre semaines (4-7) où, au début de chaque semaine, des objets inanimés sont introduits dans la cage. Ensuite, trois semaines (8-10) pendant lesquelles une litière de copeaux de bois est présente sur le sol des animaleries sont suivies par deux semaines (11-12) pendant lesquelles un mélange de graines (maïs, tournesol, lentilles) et de raisins secs est parsemé dans la litière le premier jour de la semaine.

Tableau I. Résumé de la procédure expérimentale.

Condition :	Témoin	Objets*	Litière	Litière + Nourriture
Semaines :	1 2 3	4 5 6 7	8 9 10	11 12

* Semaines 4, 6, 7 : objets divers et colorés
Semaine 5 : objets sombres, homogènes

La condition “témoin” correspond aux conditions habituelles d’élevage des animaux, c’est-à-dire nettoyage quotidien des structures, pauvreté relative en objets manipulables, croquettes disponibles à volonté.

La condition “objets” comprend l’introduction de quatre séries d’objets. Les objets introduits chez les singes capucins sont les suivants :

- Semaine 4 : 20 objets divers de plusieurs couleurs (boules, jouets de légo, pyramides en plastique...).
- Semaine 5 : 10 objets gris, en PVC, de formes géométriques et de tailles variées.
- Semaine 6 : 18 objets colorés (légos, petits tonneaux en plastique, boîtes métalliques) dont 5 fermés remplis de sable et de petits cailloux.
- Semaine 7 : 30 objets colorés (légos de différentes tailles), présentés le premier jour en un seul tas.

Les lémuriens reçoivent les mêmes objets mais moins nombreux, étant donnée la taille inférieure de ce groupe de sujets.

La condition “litière” consiste en l’introduction d’une litière de copeaux de bois (500 kg pour les capucins, 100 kg pour les lémuriens) sur le sol de l’animalerie. Pendant cette phase, le nettoyage quotidien est interrompu, et la litière est laissée sur place pendant trois semaines.

La même litière est ensuite utilisée pour la condition “litière + nourriture”.

Les observations sont effectuées par une combinaison des méthodes du “focal-animal sampling” et du “one-zero sampling” (ALTMANN, 1974). La procédure consiste à suivre un individu à la fois et à noter si un comportement donné est présenté par le sujet durant chaque intervalle de 30 secondes et ce, pendant une période de 30 minutes, durée de chaque séance d’observation d’un sujet. Tous les membres du groupe sont ainsi observés à tour de rôle. Les périodes d’observation s’échelonnent aléatoirement entre 08h00 et 16h00 pour les capucins; les lémuriens sont observés de façon plus stricte entre 08h00 et 10h00, et entre 14h00 et 16h00, horaires qui correspondent à leurs périodes d’activité maximales dans nos conditions d’élevage (FORNASIERI, 1988). Les deux espèces confondues, le total d’heures d’observation dépasse 220 heures.

Les comportements suivants sont enregistrés :

- déplacement : locomotion d’un endroit quelconque de la cage à un autre.
- manipulation : manipulation de différentes manières (avec les mains, les pieds, ou la bouche) des éléments structuraux de la cage ou des objets introduits.
- action de fourrager : comportement qui consiste à fouiller en recherchant à même le sol de petits objets ou de la nourriture qui est généralement ingérée.
- comportements sociaux : interactions entre individus : toilette donnée et reçue, jeux, agressions adressées et reçues, contact passif...
- les comportements auto-dirigés : auto-toilette et grattage.

Deux comportements supplémentaires sont enregistrés chez les lémuriens en raison de l'importance de la communication olfactive de ces primates. Il s'agit :

- du contrôle olfactif : comportement qui consiste à flairer les structures de l'environnement (troncs, grillage, copeaux...).
- du marquage : il s'agit d'un frottement de la zone anogénitale sur un substrat.

L'ensemble de ces comportements représente la majeure partie du répertoire des animaux vivant dans des conditions telles que celles utilisées ici.

Analyses statistiques

Des analyses de variance à mesures répétées sont employées afin d'évaluer les effets des manipulations environnementales sur les comportements décrits ci-dessus, et ceci pour chaque espèce respectivement. Tout effet ayant une probabilité inférieure à 5 % est retenu comme significatif. Les données sont exprimées par des pourcentages d'intervalles de 30 secondes pendant lesquels un comportement donné est enregistré (nombre d'intervalles x 100/total d'intervalles). Ces pourcentages seront désignés dans ce qui suit sous le terme de fréquence, étant entendu qu'il s'agit d'une fréquence modifiée (voir ALTMANN, 1974).

RESULTATS

1. Effets comportementaux généraux des différentes conditions expérimentales

Dans une première série d'analyses, nous avons étudié les effets comportementaux généraux des différentes conditions environnementales. Seuls les résultats significatifs sont présentés ici; COMBETTE (1989) en présente un catalogue plus complet. Le **tableau II** présente les fréquences moyennes correspondant aux comportements qui ont varié de façon significative en fonction des quatre conditions.

En ce qui concerne le **déplacement**, on constate que les singes capucins se déplacent surtout pendant la condition témoin, alors que la présence d'objets (surtout) ou de la litière (avec ou sans nourriture) ont pour effet de diminuer le temps consacré au déplacement; cet effet est très significatif ($F = 7,2$; dl 3,12; $p < 0,005$). Les lémuriens se déplacent en général moins que les singes capucins. Le changement le plus marqué apparaît lorsque de la nourriture est ajoutée à la litière. Ainsi, leur taux de déplacement augmente pratiquement du double dans cette condition ($F = 8,8$; dl 3,9; $p < 0,005$).

Nous pouvons également voir, sur le **tableau II**, les pourcentages d'intervalles pendant lesquels le comportement de **manipulation** a été montré par chacune des deux espèces dans les différentes conditions. Notons que, même sans l'introduction d'objets dans les cages, les animaux ont toujours la possibilité de manipuler des petits morceaux de bois, des cailloux, etc. Le tableau montre que l'aptitude à manipuler est surtout caractéristique des singes capucins. En effet, même dans la condition témoin, ils manipulent pendant 8,5 % des intervalles. Lorsque des objets divers et non familiers sont introduits dans la cage, on constate une augmentation importante de ce comportement ($F = 15,5$; dl 3,12; $p < 0,001$). Bien que les lémuriens soient beaucoup moins manipulateurs que les capucins - moins de 1 % des intervalles de temps observés dans la condition témoin - ils passent néanmoins plus de 10 % du temps à manipuler lorsque des objets sont introduits dans la cage.

Chez les capucins, l'**action de fourrager** consiste, dans la condition témoin, à chercher derrière les troncs d'arbre, sous les cailloux ou dans les trous des murs, des insectes ou autres matières comestibles. Dans la condition témoin, ce comportement est relativement peu fréquent (moins de 3 % du temps), mais il augmente considérablement lorsque les copeaux de bois sont présents et surtout lorsque de la nourriture est mélangée

à cette litière (voir **tableau II**). Dans cette dernière condition, les animaux passent un tiers de leur temps à fourrager et à rechercher des graines dans la litière, ce qui représente une augmentation d'un facteur supérieur à 10 ($F = 12,1$; dl 3,12; $p < 0,001$). Quant aux lémuriens, ils ne fourragent pas dans les deux premières conditions et, même en présence de la litière avec ou sans nourriture, ce comportement ne dépasse pas une moyenne de 1,5 %. Aucune analyse de variance n'a été effectuée à propos de ce comportement à cause du nombre trop élevé de zéros. En revanche, en ce qui concerne le comportement "contrôle olfactif" chez les lémuriens, les pourcentages pour les conditions "Témoin", "Objets", "Litière" et "Litière + Nourriture" sont de 8,0 %, 9,4 %, 9,6 % et 20,9 %, respectivement. La fréquence de ce comportement double lorsque de la nourriture est présentée dans la litière ($F = 37,7$; dl 3,9; $p < 0,001$).

Tableau II. Effets des conditions expérimentales sur cinq comportements chez *Cebus* et *Lemur*. Les valeurs représentent les pourcentages des intervalles pendant lesquelles un comportement donné a été enregistré.

Comportement		Témoin	Objets	Litière	Litière + Nourriture	X
Déplacement	Cebus	61,5	45,8	53,3	49,1	52,2*
	Lemur	23,4	26,9	26	43,4	29,9*
Manipulation	Cebus	8,5	29,5	4,4	2,3	11,2*
	Lemur	0,4	10,1	0,3	0,3	2,8
Fourragement	Cebus	2,8	0,7	8,7	32	11,1*
	Lemur	0	0	0,5	1,5	0,5
Contact social	Cebus	11,2	12,5	10,1	9,9	10,9
	Lemur	62	56,6	53,6	32,3	51,1*
Grattage	Cebus	15,3	9,6	9,5	6,9	10,4*
	Lemur	2,6	2,5	1,9	3,5	2,7

* effet significatif.

L'analyse des effets des conditions sur les **comportements sociaux** a donné des résultats surprenants. En se référant au **tableau II**, on remarque que les singes capucins passent en moyenne un peu plus de 10 % du temps en contacts sociaux et que ces comportements ne varient guère selon les conditions étudiées. Au contraire, les lémuriens sont souvent en contact les uns avec les autres (plus de 50 % du temps en moyenne), ce que traduisent leurs fréquentes périodes de "repos collectif". Cependant, pour ces animaux, le temps consacré aux comportements sociaux diffère selon les conditions expérimentales : il diminue pratiquement de moitié lorsque de la nourriture est présente dans la litière. On observe également de légères réductions du temps passé en contacts sociaux lors des deux conditions "Objets" et "Litière + Nourriture" ($F = 15,7$; dl 3,9; $p < 0,001$).

Parmi les comportements auto-dirigés, seul le **grattage** varie de façon significative selon les conditions, et ceci uniquement chez les capucins ($F = 17,5$; dl 3,12; $p < 0,001$), où l'on constate une diminution importante du grattage dans les trois conditions d'enrichissement par rapport à la condition témoin; notamment, ce comportement est pratiquement réduit de moitié dans la condition "Litière + Nourriture".

Résumé des effets généraux

Les comportements des deux espèces sont modifiés par les changements environnementaux étudiés, mais de façon différente selon l'espèce. En effet, si les capucins se déplacent davantage lors de la condition témoin, les lémuriens quant à eux se déplacent beaucoup plus avec la litière parsemée de graines. L'introduction d'objets induit davantage de manipulation : pendant presque 30 % du temps chez les capucins, et 10 % chez les lémuriens. Lorsqu'ils contiennent de la nourriture, les copeaux de bois stimulent l'action de fourrager chez les capucins et les contrôles olfactifs chez les lémuriens. C'est seulement chez les lémuriens que les comportements sociaux varient de façon significative selon les conditions environnementales : le contact passif est réduit en présence des copeaux. Enfin, un comportement auto-dirigé, le grattage, diminue chez les singes capucins au cours des conditions expérimentales.

2. Analyse au sein des conditions environnementales

Une deuxième série d'analyses a été réalisée afin de repérer des éventuels changements comportementaux *dans le temps*, pour chaque condition expérimentale. Pour ce faire, nous avons comparé les effets de l'introduction d'objets au cours de chacune des quatre semaines de la condition "Objets", et nous avons effectué une analyse similaire pour les cinq semaines de litière, correspondant aux deux semaines de la condition "Litière" et aux trois semaines de la condition "Litière + Nourriture". A l'exception de certains résultats non significatifs mais suggestifs, seuls les résultats significatifs les plus pertinents sont présentés.

La **figure 1** illustre un taux relativement élevé de **manipulation** des objets au cours des première et troisième semaine. L'effet semaine est significatif pour les singes capucins ($F = 4,6$; $dl\ 3,12$; $p < 0,02$), mais pas pour les lémuriens. Cependant, lors de la deuxième semaine de cette condition, lorsque des objets sombres et relativement homogènes sont introduits (voir *Procédure*), on constate une diminution de plus de la moitié des manipulations chez les deux espèces. De plus, les deux espèces montrent une légère diminution des manipulations d'objets - de nouveau colorés et divers - au cours de la quatrième semaine. Au contraire, le **contrôle olfactif** des objets par les lémuriens diminue de manière assez progressive, de près de 15 % pour la première série jusqu'à 6 % pour la dernière série ($F = 6,6$; $dl\ 3,9$; $p < 0,01$) (voir **figure 2**).

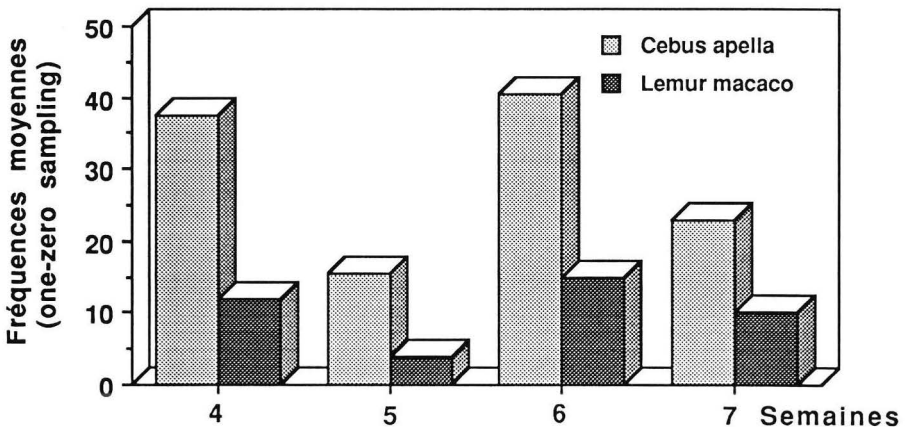


Fig. 1. Manipulation pendant les quatre semaines d'introduction d'objets. Semaines 4, 6, 7 : objets colorés; semaine 5 : objets gris.

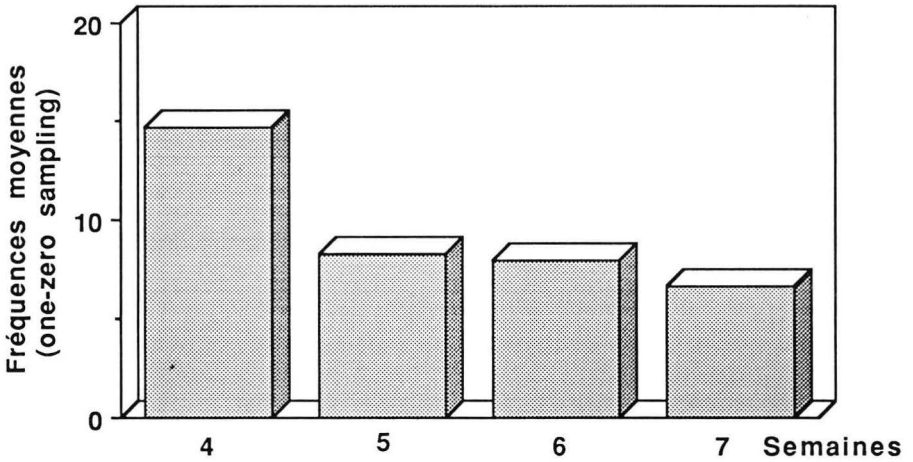


Fig. 2. Contrôle olfactif pendant les quatre semaines d'introduction d'objets chez les lémuriens. Semaines 4, 6, 7 : objets colorés; semaine 5 : objets gris.

La dernière série d'objets introduite pendant la quatrième semaine de la condition "Objets" est demeurée dans la cage pendant les cinq semaines durant lesquelles les copeaux étaient présents. Comme le montre la **figure 3**, la **manipulation** d'objets par les capucins varie de façon significative pendant les cinq semaines de copeaux ($F = 3,7$; $dl\ 4,16$; $p < 0,05$). On note une forte diminution pendant la troisième et surtout la quatrième semaine de copeaux, suivie d'une récupération du taux de manipulation pendant la dernière semaine. Un examen des données en révèle la raison : pendant la première semaine de la condition "Litière + Nourriture", les animaux continuent à fourrager de façon intense pendant toute la semaine, aux dépens de la manipulation. Au contraire, pendant la deuxième semaine sous cette condition, les animaux semblent se rendre compte, dès le deuxième jour, qu'il ne reste que très peu de nourriture dans les copeaux, ce qui amène à un regain d'intérêt pour la manipulation des objets.

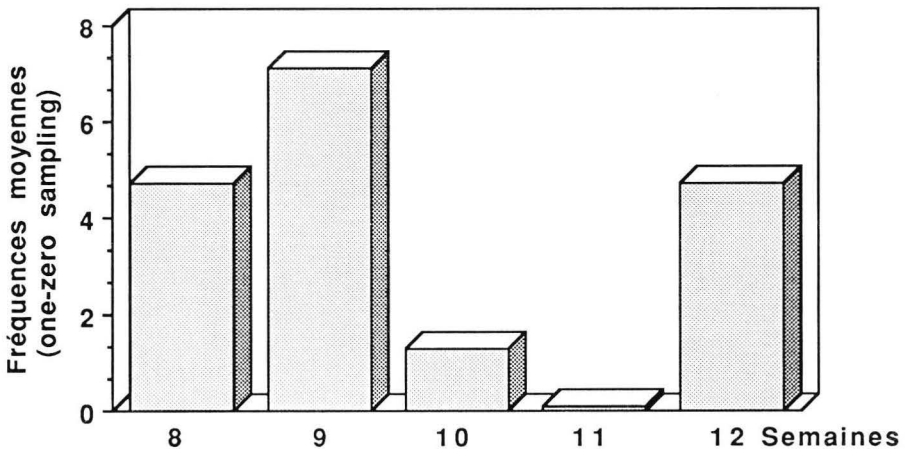


Fig. 3. Manipulation d'objets au cours des périodes de litière chez les capucins. Semaines 8, 9, 10 : condition "Litière"; semaines 11, 12 : condition "Litière + Nourriture".

La grande fréquence de l’**action de fourrager** chez les capucins en présence de la litière a déjà été décrite. La **figure 4** montre que pendant les trois semaines de la condition “Litière”, les singes capucins augmentent ce comportement progressivement jusqu’à 10 % des intervalles d’observation. Puis, lorsque le premier jour de la quatrième semaine, la litière est parsemée de nourriture, les animaux fourragent davantage durant toute la semaine (40 %); cet effet se poursuit pendant la cinquième semaine, bien que légèrement adouci. L’effet global est significatif ($F = 12,3$; $dl\ 4,16$; $p < 0,001$).

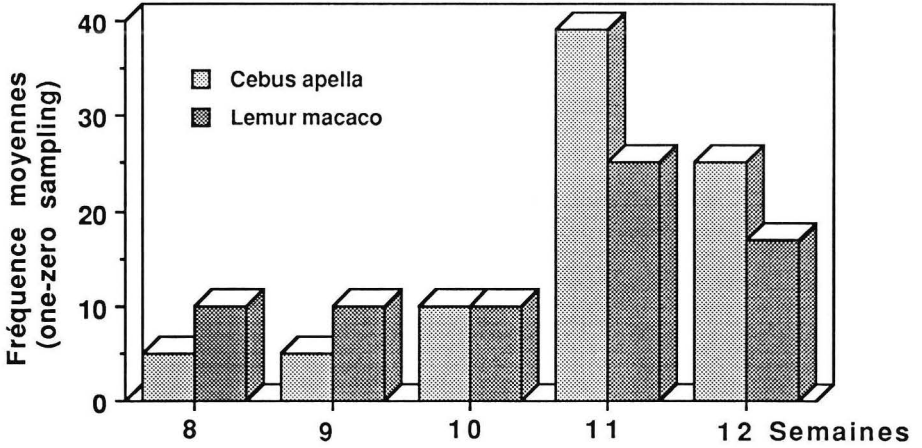


Fig. 4. Action de fourrager dans la litière pendant les cinq semaines de litière. Semaines 8, 9, 10 : condition “Litière”; semaines 11, 12 : condition “Litière + Nourriture”,



Photo. 2. Un jeune mâle adulte *Cebus apella*, mangeant une noix qu’il vient de casser à l’aide d’une pierre (par terre, devant).

Comme nous l'avons indiqué ci-dessus, les lémuriens ne fourragent guère lors des conditions expérimentales, mais présentent surtout des **contrôles olfactifs**. La **figure 4** montre que ce comportement a lieu pendant près de 10 % des intervalles pendant la condition "Litière" et ensuite que sa fréquence augmente lorsque les copeaux sont parsemés de nourriture.

Les cinq semaines qui représentent les conditions "Litière" et "Litière + Nourriture" sont également associées à des variations significatives en ce qui concerne le **déplacement** et les **contacts sociaux** chez les lémuriens. La **figure 5** indique l'existence d'un rapport entre ces deux comportements : plus le taux de contacts entre individus est élevé, moins les déplacements sont fréquents. On constate une diminution progressive des déplacements durant les trois premières semaines, suivie d'un taux maximal (plus de 50 % des intervalles d'observation) lors de la quatrième semaine, c'est-à-dire au début de la condition "Litière + Nourriture" ($F = 6,5$; dl 4,12; $p < 0,005$). Par contre, les contacts sociaux sont moitié moins fréquents lorsqu'il y a de la nourriture dans la litière, par rapport aux trois premières semaines de copeaux "vierges" ($F = 19,9$; dl 4,12; $p < 0,001$).

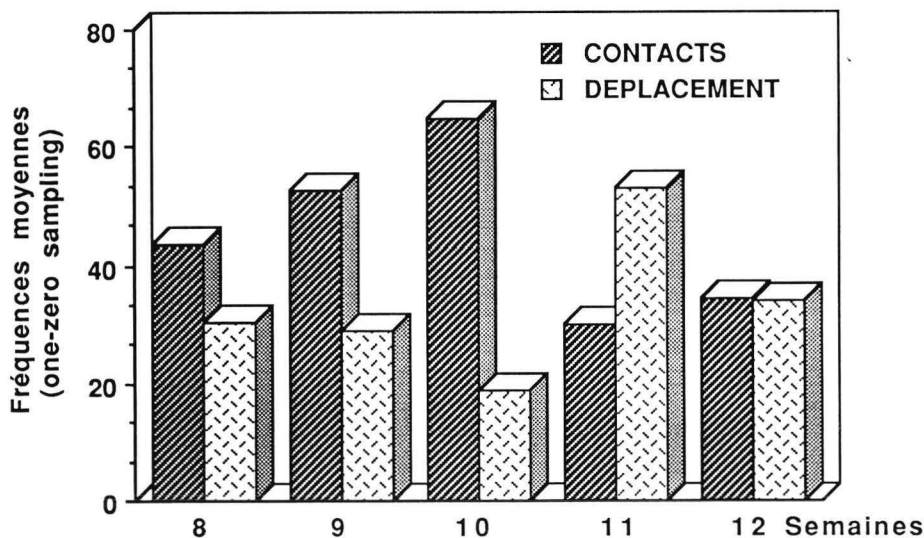


Fig. 5. Contacts sociaux et déplacements dans les conditions litière chez les lémuriens. Semaines 8, 9, 10 : condition "Litière"; semaines 11, 12 : condition "Litière + Nourriture".

Résumé des analyses au sein des conditions

Les deux espèces, mais surtout les capucins, sont sensibles aux variations concernant la qualité des objets introduits, et toutes deux manifestent un certain degré d'habituation à propos des objets. L'action de fourrager est surtout caractéristique des singes capucins lorsqu'ils ont la possibilité de trouver de la nourriture dans les copeaux de bois; il en est de même en ce qui concerne les contrôles olfactifs chez les lémuriens. C'est chez les lémuriens que la première semaine de la condition "Litière + Nourriture" induit le plus de déplacements.

DISCUSSION

Cette étude a montré que deux méthodes d'enrichissement environnemental peuvent induire des effets différents, parfois même contrastés, chez deux espèces de primates non humains élevés en captivité. Une telle approche éthologique à la question du bien-être des animaux est utile, sinon indispensable, pour l'évaluation de l'efficacité des techniques d'enrichissement proposées aux primates captifs.

En général, les singes capucins semblaient les plus sensibles aux modifications environnementales. Si l'on admet qu'une grande fréquence de grattage traduit un état de "tension" élevé chez les primates (voir DIEZINGER et ANDERSON, 1986; EASLEY *et al.*, 1987), la baisse de cette fréquence chez les capucins dans les trois conditions d'enrichissement serait alors l'indice d'un meilleur bien-être des animaux.

Des divergences entre les réactions des singes capucins et des lémuriens aux différentes conditions expérimentales se manifestent par le biais d'une mesure comportementale très simple : le déplacement. Les capucins, toujours relativement actifs, se déplacent moins durant les trois phases expérimentales (objets, litière, litière avec nourriture) que pendant la période témoin. Au contraire, les lémuriens, bien que toujours moins actifs que les capucins, se déplacent nettement plus fréquemment lorsqu'une litière de copeaux de bois contenant de la nourriture est présente. Cependant, il ne s'agit en aucun cas d'une diminution du niveau d'activité suite à l'introduction des phases expérimentales chez les capucins. En effet, pour cette espèce, le déplacement a cédé la place à des actions plus sédentaires mais parfois vigoureuses, à savoir le fourragement dans les conditions avec litière et surtout la manipulation d'objets pendant les semaines où divers objets étaient introduits dans la cage. Bien que relativement stationnaires lorsqu'ils s'occupaient de ces objets, les capucins les manipulaient de diverses façons, comme l'ont décrit d'autres auteurs (ex. : VISALBERGHI, 1988; WESTERGAARD et FRAGASZY, 1985). Récemment, un tel comportement "stationnaire mais actif" — l'utilisation d'outils pour ouvrir des noix — a été l'objet d'une intervention qui visait à le favoriser : il s'agissait de traiter les coquilles de noix avec une pâte de façon à ce que les singes soient obligés de travailler un peu plus pour accéder à l'amande (VISALBERGHI et VITALE, 1990).

Il est intéressant de noter que WESTERGAARD et FRAGASZY (1985) ont obtenu plus de manipulations d'objets chez leurs singes capucins lors de la présentation d'objets divers par rapport à des objets identiques, ce qui rappelle ici notre résultat concernant la baisse du taux de manipulation des objets sombres et homogènes. Quant aux lémuriens, bien que leur manipulation d'objets était toujours plus faible que celle des capucins, ils se montraient néanmoins intéressés par des objets nouveaux, et ils étaient également moins motivés par les objets sombres et homogènes. Notons que, malgré leur réputation d'être peu manipulateurs, les lémuriens sont curieux et même capables d'apprendre de nouvelles tâches qui nécessitent la manipulation d'objets (FORNASIERI *et al.*, 1989, 1990; JOLLY, 1964; KAPPELER, 1987; VÖSSING, 1987).

Nous n'avons pas observé de modification importante en ce qui concerne les comportements sociaux des deux espèces. Chez les capucins, les contacts positifs n'ont guère changé avec les conditions expérimentales. WESTERGAARD et FRAGASZY (1985) ont obtenu des "effets minimaux" sur les comportements sociaux à la suite de la présentation d'une litière (de la paille) et d'objets à leur groupe de capucins; ces auteurs ont considéré cela comme un résultat "positif" dans la mesure où les méthodes d'enrichissement n'ont pas perturbé les processus sociaux habituels du groupe. Par ailleurs, PAQUETTE et PRESCOTT (1988) ont décrit des améliorations comportementales sans modifications sociales à la suite d'introduction d'objets nouveaux chez un groupe de chimpanzés. En revanche, dans la présente étude, la présence de la litière contenant de la nourriture a induit une diminution des contacts passifs sociaux chez les lémuriens, variant de plus de 50 % à moins de 30 % par rapport aux conditions témoins. Cette réduction, associée à

une augmentation de la locomotion dans cette condition, traduit une modification assez importante du niveau d'activité de ces animaux. Cependant, en l'absence de données pertinentes en provenance du milieu naturel, nous ne pouvons tirer de conclusions fortes quant aux aspects positifs ou négatifs de cette modification. On peut remarquer néanmoins que, dans les deux groupes, les comportements agonistiques étaient très rares et n'ont pas été modifiés par les changements environnementaux. C'est également le cas dans l'étude de WESTERGAARD et FRAGASZY chez le capucin (1985). Enfin, CHAMOVE *et al.* (1982) ont observé des taux d'agression très bas chez les espèces qu'ils ont étudiées au zoo d'Edimbourg, y compris des capucins et une espèce de lémurien (*Lemur catta*); en général ces taux étaient encore plus bas en présence d'une litière.

Il est important de noter que, dans la présente étude, il s'agissait de deux groupes stables dans des conditions déjà relativement favorables, les animaux ne présentant aucun comportement anormal. Il est possible que les mêmes interventions, appliquées à des groupes de ces deux mêmes espèces mais élevés dans des conditions plus contraignantes, auraient d'autres effets comportementaux. Quoiqu'il en soit, les résultats présents concernant les deux possibilités d'enrichissement, montrent qu'un renouvellement périodique d'objets manipulables semblerait être une intervention surtout convenable aux singes capucins, favorisant leur grande aptitude à manipuler, alors que la présence d'une litière contenant de la nourriture aurait comme effet d'augmenter la locomotion et de réduire les longues périodes d'inactivité chez les makis noirs captifs. Des études ultérieures, se focalisant sur les effets à long terme des modifications environnementales et tenant compte à la fois des besoins des animaux et de ceux des institutions, seront encore nécessaires dans ce domaine.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Docteur B. THIERRY et le Docteur F. BAYART d'avoir amélioré le manuscrit, I. FORNASIERI pour son aide informatique, et T. JANDROK pour des illustrations. Ce travail a été réalisé au Centre de Primatologie de l'Université Louis Pasteur, Strasbourg.

RESUME

Une importance croissante est aujourd'hui attribuée à des moyens capables d'enrichir les conditions de vie des primates non humains en captivité, ceci dans le but d'assurer le bien-être psychologique des animaux. La définition du terme "bien-être psychologique" soulève de nombreux problèmes, mais l'étude des réponses comportementales à des changements de l'environnement peut fournir des données sur le bien-être *éthologique*. Ainsi, l'apport d'une litière telle que des copeaux de bois est souvent utilisé afin d'induire le comportement important de "fourrager". De même, l'introduction de divers objets inanimés permettrait de stimuler l'exploration et la manipulation. Les effets comportementaux de ces deux méthodes ont été comparés au sein d'un groupe de singes capucins (*Cebus apella*) ainsi que chez un groupe de makis noirs (*Lemur macaco*). Certaines différences importantes sont révélées. Le déplacement est beaucoup plus fréquent chez les lémuriens lorsque de la nourriture est parsemée sur la litière, mais seuls les capucins montrent une activité de recherche alimentaire dans les copeaux. Les deux espèces, mais plus particulièrement les singes capucins, manipulent les objets introduits dans les cages. La durée des contacts sociaux est modifiée uniquement chez les lémuriens, dans le sens d'une baisse en présence de la litière. Les résultats montrent que deux techniques d'enrichissement largement utilisées peuvent induire des changements comportementaux différents selon l'espèce. Les préférences et les tendances naturelles des espèces doivent être prises en considération avant de prendre des décisions quant aux choix des méthodes d'enrichissement.

BIBLIOGRAPHIE

- ALTMANN, J., 1974. Observational study of behavior : Sampling methods. *Behaviour*, 49 : 227-265.
- ANDERSON, J.R., 1990. Use of objects as hammers to open nuts by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Folia Primatol.*, 54 : 138-145.
- ANDERSON, J.R. et A.S. CHAMOVE, 1984. Allowing captive primates to forage. Pp. 253-256 in : *Standards in Laboratory Animal Management, Part 2*. Potters Bar : Universities Federation for Animal Welfare.
- ANDERSON, J.R. et E. VISALBERGHI, 1990a. Primate psychological well-being : A comparative approach to environmental enrichment for captive primates. Pp. 59-61 in : *Proceedings of the Summer Meeting of the Society for Veterinary Ethology, Montecatini Terme, Italy*.
- ANDERSON, J.R. et E. VISALBERGHI, 1990b. Towards better conditions for captive nonhuman primates : routines requirements, and research. Pp. 1-11 in E. ALLEVA et G. LAVIOLA, Eds., *Biomedical Experimentation and Laboratory Animals : Hot Behavioural Issues*. Rome : ISTISAN Reports.
- ANTINUCCI, F. et E. VISALBERGHI, 1986. Tool use in *Cebus apella* : A case Study. *Int. J. Primatol.*, 7 : 351-363.
- BLOOMSTRAND, M., K. RIDDLE, P. ALFORD et T.L. MAPLE, 1986. Objective evaluation of a behavioral enrichment device for captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Zoo Biol.*, 5 : 293-300.
- BRYANT, C.E., N.M.J. RUPNIAK et S.D. IVERSEN, 1988. Effects of different environmental enrichment devices on cage stereotypies and autoaggression in captive cynomolgous monkeys. *J. Med. Primatol.*, 17 : 257-269.
- CHAMOVE, A.S. et J.R. ANDERSON, 1979. Woodchip litter in macaque groups. *J. Inst. Anim. Tech.*, 30 : 69-74.
- CHAMOVE, A.S., J. R. ANDERSON, S.C. MORGAN-JONES et S.P. JONES, 1982. Deep woodchip litter : Hygiene, feeding, and behavioral enhancement in eight primate species. *Int. J. Stud. Anim. Prob.*, 3 : 308-318.
- COMBETTE, C., 1989. *Efficacité des Stratégies d'Enrichissement Environnemental chez Deux Espèces de Primates en Captivité : Cebus apella et Eulemur macaco*. Mémoire de D.E.A., Université de Strasbourg 1.
- DAHL, J.F., 1989. An inexpensive, climate-controlled enclosure for gibbons utilizing appropriate technology. Pp. 323-335 in E.F. SEGAL, Ed., *Housing, Care and Psychological Wellbeing of Captive and Laboratory Primates*. Park Ridge, NJ : Noyes Publications.
- DAWKINS, M.S., 1980. *Animal Suffering : The Science of Animal Welfare*. London : Chapman & Hall.
- DAWKINS, M.S., 1990. From an animal's point of view : Motivation, fitness, and animal welfare. *Behav. Brain Sci.*, 13 : 1-62.
- DIEZINGER, F. et J.R. ANDERSON, 1986. Starting from scratch : A first look at a "displacement activity" in group-living rhesus monkeys. *Am. J. Primatol.*, 11 : 117-124.
- EASLEY, S.P., A.M. COELHO, Jr. et L.L. TAYLOR, 1987. Scratching, dominance, tension, and displacement in baboons. *Am. J. Primatol.*, 13 : 397-411.
- EVANS, H.L., J.D. TAYLOR, J. ERNST et J.F. GRAEFE, 1989. Methods to evaluate the wellbeing of laboratory primates : Comparisons of macaques and tamarins. *Lab. Anim. Sci.*, 39 : 318-323.
- FORNASIERI, I., 1988. *Analyse des Relations Sociales et du Rôle de la Communication Olfactive chez Deux Espèces de Lemuriens : Lemur macaco et Lemur fulvus : Aspects Préliminaires*. Mémoire de D.E.A., Université de Strasbourg 1.
- FORNASIERI, I., J.R. ANDERSON et J.-J. ROEDER, 1989. Réponses de deux groupes de lémuriens à une nouvelle tâche alimentaire. *Bull. S.F.E.C.A.*, 4 : 221-226.
- FORNASIERI, I., J.R. ANDERSON et J.-J. ROEDER, 1990. Responses to a novel food acquisition task in three species of lemurs. *Behav. Proc.*, 21 : 143-156.

- GRIEDE, T., 1989. Guidelines for adequate housing and care of non-human primates. Manuscrit.
- JANSON, C.H., 1986. Capuchin counterpoint. *Nat. Hist.*, 2 : 45-52.
- JOLLY, A., 1964. Prosimians' manipulation of simple object problems. *Anim. Behav.*, 12 : 560-570.
- KAPPELER, P.M., 1987. The acquisition process of a novel behavior pattern in a group of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Primates*, 28 : 225-228.
- JOUBERT, A. et J. VAUCLAIR, 1986. Reaction to novel objects in a troop of Guinea baboons : approach and manipulation. *Behaviour*, 96 : 92-104.
- LINE, S.W., H. MARKOWITZ, K.N. MORGAN et S. STRONG, 1989. Evaluation of attempts to enrich the environment of singly-caged non-human primates. Pp. 103-117 in J. DRISCOLL, Ed., *Animal Care and Use in Behavioral Research : Regulations, Issues, and Applications*. Beltsville, MD : National Agricultural Library.
- MARKOWITZ, H. et J.S. SPINELLI, 1986. Environmental engineering for primates. Pp. 489-498 in K. BENIRSCHKE, Ed., *Primates : The Road to Self-Sustaining Populations*. New York : Springer-Verlag.
- McKENZIE, S.M., A.S. CHAMOVE et A.T.C. FEISTNER, 1986. Floor-coverings and hanging screens alter arboreal monkeys behavior. *Zoo Biol.*, 5 : 339-348.
- PAQUETTE, D. et J. PRESCOTT, 1988. Use of novel objects to enhance environments of captive chimpanzees. *Zoo Biol.*, 7 : 15-23.
- REINHARDT, V., 1989. Evaluation of the long-term effectiveness of two environmental enrichment objects for singly caged rhesus macaques. *Lab. Anim.*, 18 (6) : 31-33.
- REINHARDT, V. 1990. Time budget of caged rhesus monkeys exposed to a companion, a PVC perch, and a piece of wood for an extended time. *Am. J. Primatol.*, 20 : 51-56.
- REINHARDT, V., W.D. HOUSER, D. COWLEY et M. CHAMPOUX, 1987. Preliminary comments on environmental enrichment with branches for individually caged rhesus monkeys. *Lab. Prim. Newsl.*, 26 (1) : 1-3.
- RENQUIST, D.M. et F.J. JUDGE, 1985. Use of nylon balls as behavioral modifiers for caged primates. *Lab. Prim. Newsl.*, 24 (4) : 4.
- ROSENBLUM, L.A. et J. SMILEY, 1984. Therapeutic effects of an imposed foraging task in disturbed monkeys. *J. Child Psychol. Psychiat.*, 25 : 485-497.
- ROSS, P.W. et J.I. EVERITT, 1988. A nylon ball device for primate environmental enrichment. *Lab. Anim. Sci.*, 38 : 481-493.
- SEGAL, E.F., 1989. *Housing, Care and Psychological Wellbeing of Captive and Laboratory Primates*. Park Ridge, NJ : Noyes Publications.
- TERBORGH, J., 1983. *Five New World Primates : A Study in Comparative Ecology*. Princeton, NJ : Princeton University Press.
- TRIPP, J.K., 1985. Increasing activity in captive orangutans : Provision of manipulable and edible materials. *Zoo Biol.*, 4 : 225-234.
- VISALBERGHI, E., 1988. Responsiveness to objects in two social groups of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Am. J. Primatol.*, 15 : 349-360.
- VISALBERGHI, E., 1990. Tool use in *Cebus*. *Folia Primatol.*, 54 : 146-154.
- VISALBERGHI, E. et A.F. VITALE, 1990. Coated nuts as an enrichment device to elicit tool use in tufted capuchins (*Cebus apella*). *Zoo Biol.*, 9 : 65-71.
- VÖSSING, A., 1987. Arbeitsteiliges und kooperatives Problemlöseverhalten in Primatengruppen. *Zool. Beitr., N.F.*, 31 : 305-340.
- WESTERGAARD; G.C. et D.M. FRAGASZY, 1985. Effects of manipulatable objects on the activity of captive capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Zoo Biol.*, 4 : 317-327.
- WESTERGAARD; G.C. et D.M. FRAGASZY, 1987. The manufacture and use of tools by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *J. Comp. Psychol.*, 102 : 159-168.