

II - Métabolites secondaires et comportement animal

“The plant world is not colored green ; it is colored morphine, caffeine, tannin, phenol, terpene, canavanine, latex, phytohaemagglutinin, oxalic acid, saponin, L-dopa, etc.” Janzen (1978)

A - Théorie du détournement des métabolites secondaires des plantes

1 - Qu'est-ce qu'un composé métabolite secondaire ?

Dès la fin du 19^{ème} siècle, le botaniste allemand Julius Von Sachs reconnaît l'existence de molécules produites en dehors des voies métaboliques strictement nécessaires à la survie de la plante (Hartmann, 2007). Par la suite, ces composés sont nommés « métabolites secondaires », par opposition aux métabolites primaires que sont les protéines, les glucides et les lipides.

Extrêmement diversifiés, ces métabolites secondaires existent sous la forme de plus de 200 000 structures chimiques, pouvant être classées en trois grandes catégories (Bruneton, 1993).

1.1 - Les composés phénoliques

Les composés phénoliques se caractérisent par la présence d'un noyau benzénique, portant un groupement hydroxyle libre ou engagé dans une fonction ester, éther ou hétéroside. Le ou les noyaux aromatiques peuvent être synthétisés soit par la voie du shikimate, soit par celle de l'acétate, ce qui permet de différencier deux classes de composés phénoliques :

- Les shikimates : ils incluent les phénols, les coumarines, les lignanes, ainsi que les des tanins, molécules astringentes dotées d'une remarquable affinité pour les protéines.
- Les polyacétates, qui comprennent les quinones, les orcinols et les phloroglucinols.

Les flavonoïdes, pigments végétaux responsables de la coloration des fleurs et des fruits, sont des composés mixtes, entre shikimates et polyacétates (cf. Figure 12).

1.2 - Les terpénoïdes et stéroïdes

Selon leur nombre d'unité isopréniques, on distingue les monoterpènes, les sesquiterpènes, les diterpènes, les sesterterpènes, les triterpènes et les tétraterpènes (cf. Figure 12). Les monoterpènes comptent parmi eux la pyréthrine, un puissant insecticide. Les sesquiterpènes composent de nombreuses huiles essentielles aux propriétés antiseptiques, antibactériennes et antifongiques. Parmi les diterpènes aux activités pharmacologiques remarquables se trouve le paclitaxel : une molécule issue de l'if (*Taxus baccata*). Commercialisée dans une spécialité intitulée Taxol[®], cette molécule est utilisée dans les protocoles de chimiothérapie des cancers des poumons, du sein et de l'ovaire.

Enfin, les stéroïdes comptent parmi eux les hétérosides cardiotoniques (digoxine, ouabaine) et les saponosides, molécules caractérisées par leur effet tensioactif à l'origine de leur capacité à former des solutions moussantes une fois dans l'eau.

1.3 - Les alcaloïdes

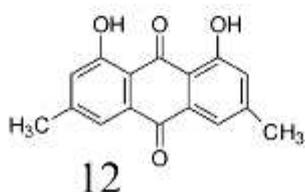
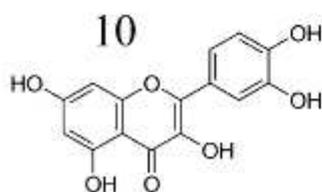
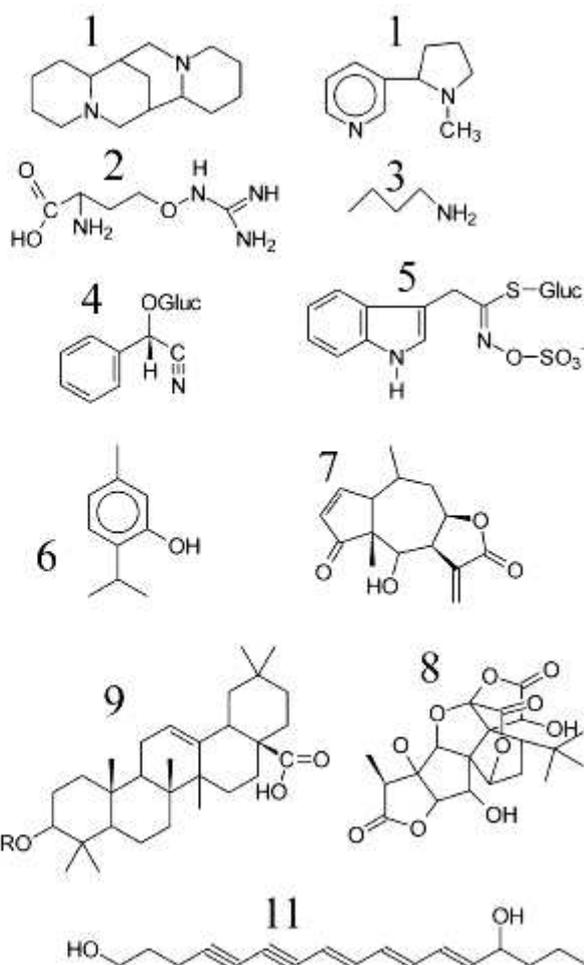
Les alcaloïdes sont des produits azotés basiques, d'origine naturelle dont l'atome d'azote est inclus dans un système hétérocyclique et dont l'activité pharmacologique est significative.

Classe de métabolites secondaires aux propriétés thérapeutiques, les alcaloïdes incluent des molécules agissant sur le système nerveux central (morphine, strychnine, éphédrine...), le système nerveux autonome (pilocarpine, atropine...), mais aussi des molécules utilisées en cancérologie (vinblastine, vincristine...) et en parasitologie (quinine).

Chez de nombreuses plantes, les alcaloïdes se localisent dans les pièces florales, les fruits ou les graines.

Figure 12 : Diversité structurale des composés métabolites secondaires, d'après Wink (2003)

Molécules azotées	
Alcaloïdes (1)	12 000
Acides aminés non protéiques (2)	700
Amines (3)	100
Glucosides cyanogéniques (4)	60
Glucosinolates (5)	100
Alkamides (6)	150
Molécules non azotées	
Monoterpènes (6)	2 500
Sesquiterpènes (7)	5 000
Diterpènes (8)	2 500
Triterpènes, Saponins, Stéroïdes (9)	5 000
Tetraterpènes	500
Phenylpropanoïdes, coumarines, lignanes	2 000
Flavonoïdes (10)	4 000
Polyacétylènes, acides gras, cires (11)	1 000
Polykétides (12)	750
Carbohydrates	> 200



2 - Les rôles supposés des métabolites secondaires

L'extrême diversité des métabolites secondaires demeure aujourd'hui encore un mystère. Selon le principe évolutionniste de sélection naturel émis par Darwin, tout trait de caractère ne conférant pas un avantage à la survie et la reproduction d'une espèce est éliminé par pression de sélection négative. De fait, les métabolites secondaires joueraient nécessairement des rôles conférant divers avantages sélectifs aux plantes qui les possèdent. Néanmoins, à ce jour, les fonctions remplies par ces composés sont loin d'être toutes élucidées.

2.1 - Lutte contre la prédation et les agents pathogènes

D'abord considérés comme des produits inertes, des déchets du métabolisme (excès de carbone provenant de la photosynthèse), les métabolites secondaires sont petit à petit considérés comme des molécules clefs, résultat de la coévolution flore-faune (Iason, 2005).

Dès 1888, l'allemand Ernst Stahl suggère le premier que l'impact du règne animal sur le règne végétal est la raison d'être de ces métabolites secondaires. Ainsi, l'un des rôles majeurs joué par de nombreux composés métabolites secondaires est celui de la lutte contre la prédation et les agents pathogènes. En tant qu'organisme vivant statique, les plantes ne peuvent fuir en présence de prédateurs (limaces, insectes, herbivores) et en l'absence de système immunitaire, elles ne peuvent faire face aux pathogènes tels que les champignons, les bactéries ou les virus. Au cours de l'évolution, d'autres « stratégies » se sont mises en place, assurant la survie des végétaux les ayant développées. La défense chimique au moyen de ces composés métabolites secondaires figure parmi ces « stratégies » (Wink, 2003).

A l'époque, cette hypothèse évolutionniste est rejetée. Elle ne sera reprise et développée qu'une soixantaine d'années plus tard avec l'émergence d'une nouvelle discipline : l'écologie chimique, dont Gottfried Fraenkel constitue l'un des pionniers, avec sa publication « The Reason d'être of secondary plant substances » (Hadacek *et al.*, 2011 ; Hartmann, 2007).

On sait désormais que ces composés métabolites secondaires défensifs sont majoritairement stockés dans les tissus ciblés par les herbivores et les pathogènes, ce dans des concentrations efficacement répulsives (Wink, 2003).

Certains de ces composés sont déjà présents sous forme active, d'autres sont présents sous formes de « pro-drogues » activées en cas d'agression de la plante : ce sont les « phytoanticipines ». C'est le cas par exemple des glucosides cyanogéniques, qui lorsqu'ils sont activés, libèrent de l'acide cyanhydrique, composé extrêmement toxique pour de nombreux champignons. Enfin, certains composés sont synthétisés uniquement en cas de blessure ou d'infection bactérienne et/ou fongique de la plante : ce sont les « phytoalexines ». Le resvératrol est un exemple connu de phytoalexine. On le retrouve dans l'arachide, le raisin, la rhubarbe, la mûre, la canneberge et surtout la renouée du Japon (*Reynoutria japonica*). Ce polyphénol aux vertus antioxydantes, anti-inflammatoires et antitumorales serait l'un des agents du fameux « french paradoxe » (Wink, 2003).

2.1.1 - Rôles défensifs des terpènes et des stéroïdes

Les terpènes volatils à l'instar du limonène (agrumes, pinophytes), du linalol (lavande) ou du menthol font partie de ces métabolites secondaires connus pour leurs propriétés répulsives vis-à-vis des herbivores et des insectes (Mazid *et al.*, 2011 ; Pare & Tumlinson, 1999). Les pyréthrine, des monoterpènes synthétisées par les chrysanthèmes, possèdent

également des propriétés insecticides puissantes, utilisées dans nombreux produits insecticides en raison de leur faible rémanence environnementale (Mazid *et al.*, 2011).

Les saponosides, possèdent quant à elles des propriétés hémolytiques et spermicides. Capables d'interagir avec les stérols des membranes, ce sont des molécules toxiques pour les animaux à sang froid, en particulier pour les poissons et les mollusques (Krief, 2003).

2.1.2 - Rôles défensifs des alcaloïdes

La toxicité des alcaloïdes découle principalement de leur capacité à interférer avec divers neurotransmetteurs (acétylcholine, adrénaline, GABA, dopamine, sérotonine, ...) (Krief, 2003). Généralement amers et efficaces à très faibles doses, les alcaloïdes comptent parmi eux les composés métabolites secondaires les plus toxiques (strychnine, curare, conine de la ciguë...).

Les alcaloïdes peuvent être à l'origine d'intoxications courantes en médecine vétérinaire, comme c'est le cas chez les herbivores domestiques après ingestion de quantités trop importantes de lupin, une légumineuse spécialement riche en alcaloïdes dits quinolizidiniques. (Mazid *et al.*, 2011).

Les alcaloïdes sont concentrés dans les organes végétaux périphériques (feuilles, jeunes pousses, fleurs) et se retrouvent également dans la plupart des latex produits au sein des canaux lactifères de certaines papavéracées (pavot), composées (pissenlit) et euphorbiacées. Un célèbre alcaloïde, la morphine, provient ainsi du latex du pavot à opium *papaver somniferum*. Ce latex constitue un moyen de défense physique contre les insectes tels que les termites ou les chenilles : à son contact les mandibules des insectes restent collées et ces derniers finissent par mourir ; mais aussi un moyen de défense chimique de part la présence de ces alcaloïdes. Ainsi, la grande chélidoine (*Chelidonium majus*) produit un latex jaune-orangé composé à 20% d'alcaloïdes isoquinoléiques (chélidonine, sanguinarine, copticine), dont les propriétés anti-mitotiques lui ont valu le surnom « d'herbe aux verrues » (Agrawal & Konno, 2009).

2.1.3 - Rôles défensifs des composés phénoliques, cas particulier des tanins

La signification biologique des tanins a longtemps été controversée. Considérés par les botanistes du début du siècle comme des produits d'excrétion des plantes, leur concentration au sein des écorces laisse néanmoins certains supposer un rôle de protection à l'égard des prédateurs herbivores et des insectes phyllophages.

Au cours des années soixante, Feeny (Feeny, 1970) reprend cette hypothèse et suggère que les tanins présents dans les feuilles de chêne assurent à ces dernières une protection à l'égard des chenilles. Par la suite, de multiples observations d'animaux évitant de consommer les plantes, ou certaines de leurs parties, riches en tanins viennent renforcer l'hypothèse de Feeny. C'est le cas notamment de l'étude de Wrangham & Waterman (1981) sur la consommation d'acacias par les singes vervet (*Chlorocebus pygerythrus*). Cette étude montre que la sélection des parties d'acacias ingérées est négativement corrélée avec la teneur en tanins de ces parties. La consommation d'acacias est donc entravée par la présence de ces tanins. Certains de ces acacias sont même susceptibles de répondre à une pression trop importante des prédateurs par une modulation de la quantité de tanins dans leurs feuilles. Des années plus tard, Forkner *et al.* (2004) ont repris l'hypothèse de Feeny et l'ont confirmé, établissant une corrélation négative entre la teneur en tanins des feuilles de chêne et les

populations d'insectes phyllophages. Désormais, le rôle de protection exercé par les tanins vis-à-vis des herbivores, mammifères ou insectes, ainsi que des pathogènes est communément admis.

Diverses caractéristiques, diminuant la prise alimentaire et contrariant la digestion des herbivores, leur permettent de jouer ce rôle de protection.

Ainsi, à partir de certaines concentrations, ces composés phénoliques deviennent particulièrement astringents : au contact de la salive et de son amylase, les tanins complexent les mucoprotéines salivaires et provoquent une sensation désagréable d'assèchement de la bouche. Les feuilles riches en tanins sont également plus coriaces, rendant leur ingestion moins probable. Enfin, la forte propension qu'ont les tanins à se lier aux protéines, provoque une mauvaise digestibilité des protéines alimentaires. Ce dernier effet reste cependant à nuancer car les effets des tanins sont variables selon le type de tanins (condensés ou hydrolysables), le type de système digestif de l'herbivore, la taille et la structure des protéines (Krief, 2003). En effet, comme l'indique leur nom, les tanins hydrolysables peuvent être hydrolysés *in vivo*, puis absorbés. L'acide gallique résultant de cet hydrolyse est quant à lui excrété dans les urines. Ces tanins là n'affectent donc pas la digestibilité des protéines. Les tanins condensés en revanche, ne peuvent pas être dégradés dans les intestins des mammifères. En se liant aux protéines, en particulier aux enzymes digestives, ces tanins perturbent la digestibilité de la matière sèche, de l'azote et des fibres (Foley *et al.*, 1999).

Selon Zucker (1983), les tanins hydrolysables, moins réguliers dans leur structure, ont plutôt tendance à se lier à des protéines présentes dans le tube digestif des herbivores, alors que les tanins condensés interagissent avec les protéines structurales des membranes cellulaires. Ainsi, les tanins hydrolysables auraient un rôle répulsif anti-herbivores, tandis que les tanins condensés interviendraient dans les mécanismes de défense des parois et des organites cellulaires contre les attaques microbiennes, mais aussi en retardant de la décomposition des feuilles tombées des arbres.

2.2 - Coopération avec les animaux : attraction des pollinisateurs et disséminateurs

Les animaux peuvent aussi représenter des « atouts » pour les plantes, en particulier concernant la reproduction. Certains composés métabolites secondaires interviennent ainsi dans les mécanismes d'attraction d'insectes pollinisateurs et d'animaux vecteurs de la dissémination des graines. Ce sont par exemple les pigments, tels que les caroténoïdes ou les anthocyanes, mais aussi certaines substances volatiles, comme les monoterpènes.

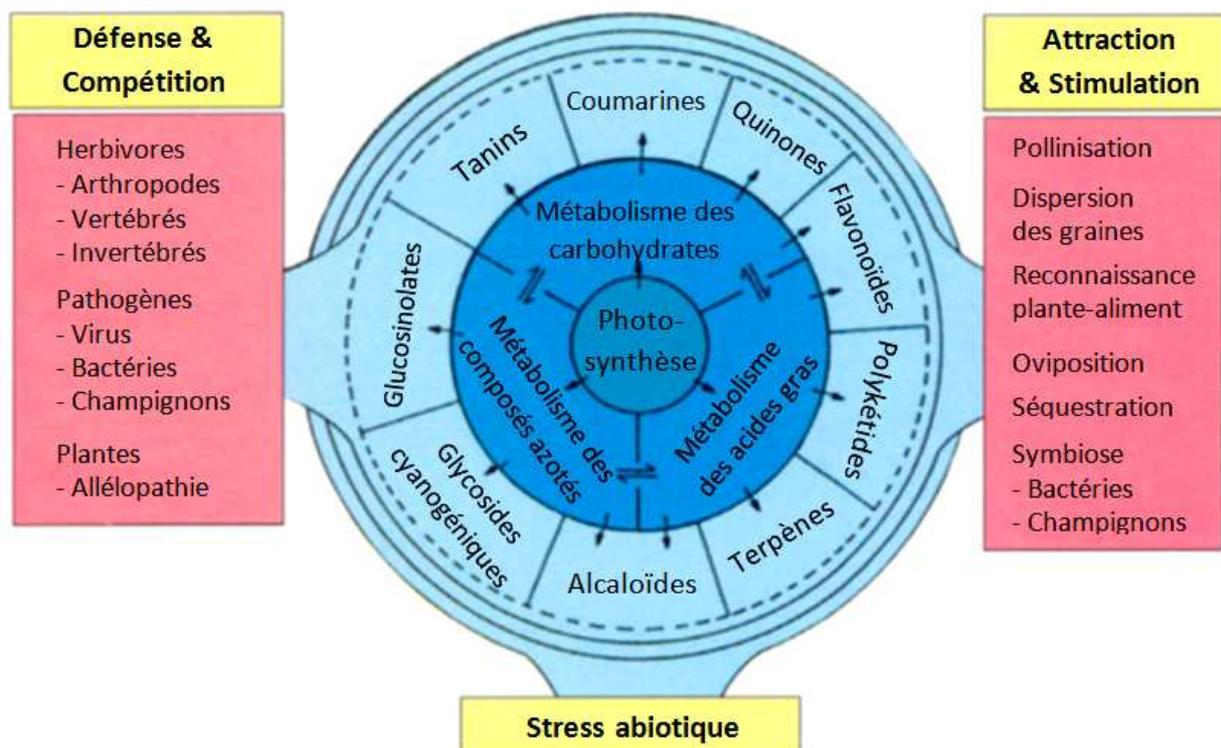
Rôles attractifs et répulsifs se combinent parfois pour un même métabolite secondaire. Ainsi, les métabolites secondaires contenus dans la pulpe des fruits et le nectar jouent à la fois un rôle attractif, pour les insectes et les animaux disséminateurs de graines, et un rôle répulsif, toxique à l'encontre des bactéries et des champignons (Wink, 2003).

2.3 - Compétition avec les autres plantes : participation au phénomène d'allélopathie

Certains métabolites secondaires participent au phénomène d'allélopathie, autrement dit aux interactions biochimiques positives ou négatives d'une plante sur une autre. Ces interactions entre plantes s'inscrivent principalement dans le cadre de la compétition pour les ressources environnementales. Ainsi, certaines plantes possèdent des portions riches en composés dits allélochimiques, capables d'inhiber la croissance d'autres plantes (Singh *et al.*,

2003). Ces composés allélochimiques peuvent se retrouver dans toutes les parties des plantes : des rhizomes aux feuilles, en passant par la tige. Ils peuvent également se trouver sous la forme de composés volatils libérés par les fleurs. A titre d'exemple, les feuilles de noyers possèdent un glucoside phénolique s'oxydant au contact de l'eau de pluie en un composé appelé « juglone », toxique pour la plupart des plantes (Sévenet, 1994). Le phénomène d'allélopathie a également été envisagé afin d'expliquer l'invasion préoccupante des écosystèmes nord américains par la centaurée maculée (*Centaurea maculata*). La catéchine, un flavonoïde exsudé par les racines de fleur, est soupçonnée d'être le composé allélochimique ayant permis à cet astéracée de défier les lois de la compétition interspécifique (Li *et al.*, 2010).

Figure 13 : Rôles écologiques des composés métabolites secondaires des plantes. D'après Hartmann (2007)



Universels, uniformes et conservatifs, les composés métabolites primaires sont indispensables à la croissance et au développement de la plante. Uniques et diversifiés, les composés métabolites secondaires sont quant à eux non nécessaires à la croissance, mais indispensables à sa survie dans l'environnement. Leur plasticité confère aux plantes une adaptabilité face aux adversités d'un environnement parfois hostile. Chaque plante possède ainsi une combinaison unique de métabolites secondaires adaptée à la niche écologique de la plante (Hartmann, 2007).

C'est en réalisant le meilleur « compromis » entre les coûts investis dans sa défense contre les prédateurs phytophages, dans sa reproduction (attraction des pollinisateurs, des disséminateurs de graines...) et dans sa croissance, qu'une plante peut survivre et ensuite transmettre les gènes ayant permis ce succès (Krief, 2003).

3 - Stratégies d'évitement des métabolites secondaires

Etant donné les rôles assumés par les métabolites secondaires des plantes, consommer certains de ces composés peut donc s'avérer dangereux pour les animaux. La littérature regorge ainsi d'exemples d'animaux dont le régime alimentaire consiste à éviter ces composés métabolites secondaires (Freeland & Janzen, 1974).

Diverses stratégies comportementales et adaptations physiologiques se sont ainsi mis en place chez les animaux, permettant de limiter l'impact négatif des métabolites secondaires des plantes, autrement dit les intoxications (Freeland & Janzen, 1974 ; Glander, 1982 ; Iason, 2005).

3.1 - Perception sensorielle de la présence de métabolites secondaires toxiques

La perception gustative des aliments constitue l'un des premiers moyens permettant aux animaux d'éviter la toxicité de certains composés métabolites secondaires.

En effet, l'amertume d'un produit prédit généralement sa toxicité. Plus particulièrement, l'amertume est souvent associée à la présence de composés appartenant à la famille des alcaloïdes, métabolites secondaires réputés parmi les plus toxiques. Au cours de l'évolution, le rejet des composés perçus comme amers serait donc apparu comme un moyen efficace d'éviter les composés toxiques (Freeland & Janzen, 1974 ; Glander, 1982 ; Simmen & Hladik, 1993). Ainsi, dès leur naissance, les mammifères sont prédisposés à rejeter les aliments amers, dont le goût est perçu comme déplaisant. Seuls les seuils de perception des goûts semblent différer d'une espèce à l'autre. Les orangs-outans seraient par exemple les primates les moins sensibles à l'astringence des tanins (Simmen & Charlot, 2003). D'autre part, chez les primates, les réactions mises en place face à des composés toxiques peuvent également être appréciées par l'observation des mimiques faciales. En effet, les substances astringentes comme les tanins déclenchent systématiquement un goût désagréable à l'origine d'un réflexe de rejet dit "gusto facial", pouvant être observé très tôt chez les nouveaux-nés primates humains ou non humains (Simmen & Hladik, 1993).

Le goût n'est pas le seul sens aidant à discriminer les aliments comestibles des composés potentiellement toxiques. Grâce à l'utilisation d'infusions de plantes fraîches - galénique limitant l'influence de l'olfaction, de la texture et de la couleur - Gustafsson *et al.* (2011) ont montré que des orangs-outans captifs se révèlent incapables d'exprimer une préférence entre infusions de plantes et eau. Par ailleurs de multiples observations faites sur ces orangs-outans montrent que le simple fait de sentir un composé suffit souvent à les décider de ne pas y goûter. Selon Gustafsson *et al.* (2011), l'olfaction constituerait donc le premier moyen d'appréhender de nouveaux aliments chez les orangs-outans.

3.2 - Néophobie

La néophobie, rejet enclenché fasse à la nouveauté, constituerait également un moyen d'éviter la consommation de composés toxiques. Le niveau élevé de néophobie présenté par les chimpanzés, dont le régime alimentaire est très conservateur, leur permettrait d'éviter de consommer de nouveaux fruits ou nouvelles plantes pouvant s'avérer hautement toxiques (Gustafsson *et al.*, 2011).

3.3 - Stratégie généraliste ou spécialiste

Malgré tout, en raison de leur diversité et de leur ubiquité, éviter totalement les métabolites secondaires n'est pas possible. En dehors de l'éviction, de nombreux animaux ont donc développé une combinaison de comportements et d'adaptations physiologiques permettant de minimiser la concentration de métabolites secondaires dans leur sang (Forbey *et al.*, 2009).

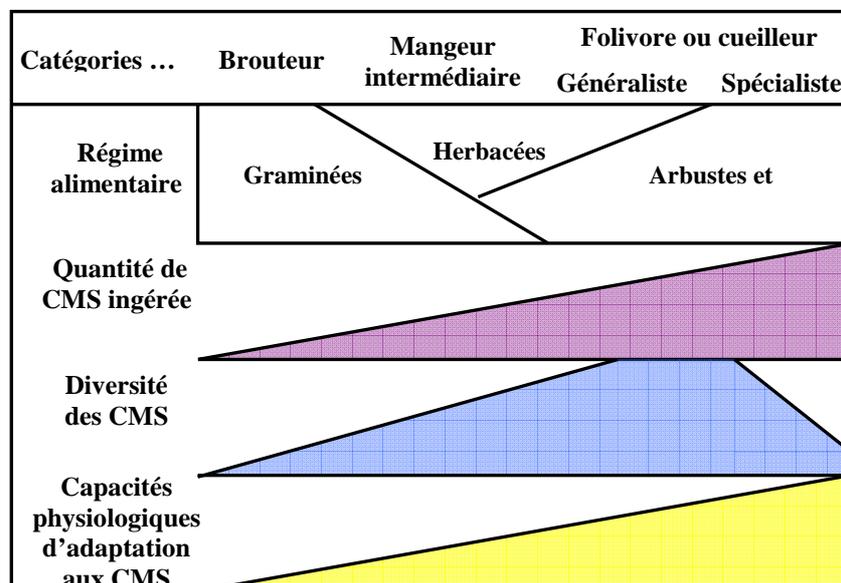
Glander (1982) distingue ainsi deux types de stratégies alimentaires chez les primates : les « spécialistes », dont les estomacs compartimentés sont capables de détoxifier efficacement une gamme de composés métabolites secondaires et les « généralistes », dont la stratégie consiste soit à consommer une large variété de plantes en même temps, minimisant ainsi les quantités de toxiques végétaux, soit à ne manger que de petites quantités d'une nouvelle plante, soit à goûter continuellement de nouvelles plantes afin de pouvoir les sélectionner ou les rejeter rapidement selon l'effet physiologique ressenti. Le régime varié des « généralistes » constitue ainsi une adaptation à leur incapacité à détoxifier les métabolites secondaires.

Les moutons appartiennent par exemple à la catégorie des brouteurs « généralistes ». Villalba *et al.* (2004) illustrent les stratégies évoquées par Glander (1982), en montrant expérimentalement que des moutons à qui l'on offre des fourrages contenant un mélange de trois substances potentiellement toxiques à partir d'un certain seuil (tanins, terpènes et oxalates), mangent quantitativement plus que lorsqu'on leur offre une nourriture en contenant que deux potentiels toxiques, quels qu'ils soient.

Oates *et al.* (1990) illustrent quant à eux la stratégie « spécialiste » des singes colobes de la réserve de Tiwäi au Sierra Leone. Grâce à leur estomac compartimenté en quatre parties distinctes, ces primates sont capables d'assurer la détoxification de divers composés métabolites, incluant les tanins. Ainsi, en dépit d'un sol pauvre en nutriments et par conséquent d'un régime composé de feuilles riches en tanins, ces primates prospèrent.

Autre exemple d'animal « spécialiste » : celui du koala. Le régime alimentaire de ce marsupial arboricole endémique d'Australie se limite quasi exclusivement à la consommation de feuilles d'eucalyptus. Considérées comme toxiques par la plupart des animaux cohabitant avec les koalas, ces feuilles sont tout à fait tolérées par les koalas (McArthur *et al.*, 1991).

Figure 14 : Continuum des stratégies d'alimentation des mammifères et utilisation des composés métabolites secondaires des plantes (CMS). D'après Mc Arthur *et al.* (1991).



3.4 - Adaptations physiologiques

Au cours de leur évolution, certains herbivores ont acquis des adaptations physiologiques à l'encontre de plusieurs métabolites secondaires tels que les tanins. Limités chez les animaux du type « brouteurs généralistes », ces mécanismes d'adaptation physiologique sont de plus en plus performants à mesure que l'alimentation se spécialise (McArthur *et al.*, 1991).

L'inactivation des tanins par complexation avec certaines protéines salivaires – les PRP, protéines riches en proline - constitue une première adaptation face à un régime alimentaire riche en tanins (McArthur *et al.*, 1991 ; Mole *et al.*, 1990). La salive de nombreux mammifères chélate ainsi les tanins : c'est le cas chez le rat, la souris, les marsupiaux, certains ruminants et l'Homme (Mole *et al.*, 1990). Chez l'Homme et certains singes, il existe d'autres protéines capables de précipiter encore plus efficacement les tanins : ce sont les histatines (Perrony S, 2005). Par ailleurs, il existe certaines enzymes digestives, ainsi que certains microorganismes de la flore intestinale capables de dégrader les tanins (McArthur *et al.*, 1991). Enfin, d'autres mécanismes, tels que l'ajout de groupes fonctionnels via le cytochrome P450 du foie ou encore la conjugaison, permettent de transformer de nombreux toxiques, tanins inclus, en molécules excrétables, facilitant ainsi leur élimination par l'urine ou les fèces (Iason, 2005 ; McArthur *et al.*, 1991).

3.5 - Géophagie

Il existe de nombreuses explications potentielles à l'ingestion de terre, parmi celles-ci figure l'hypothèse de détoxification des composés toxiques contenus dans l'alimentation. Ainsi la géophagie pourrait constituer une stratégie visant à éviter les effets secondaires des composés métabolites toxiques, en particulier des composés phénoliques à l'instar des tanins (Hladik, 1977 ; Oates, 1978). La composition des sols impliqués dans la géophagie venant renforcer cette hypothèse, puisque majoritairement riche en kaoléctate, une argile utilisée en médecine vétérinaire et humaine pour ses remarquables capacités absorbantes (Aufreiter *et al.*, 2001 ; Houston *et al.*, 2001 ; Mahaney *et al.*, 1999 ; Ruggiero & Fay, 1994). Néanmoins, certaines études (Dominy *et al.*, 2004 ; Wakibara *et al.*, 2001) restent septiques vis-à-vis de l'efficacité de la terre à absorber les tanins.

Les effets des métabolites secondaires sur les mammifères herbivores sont globalement négatifs. Ainsi, il existe un ensemble de stratégies comportementales et d'adaptations physiologiques permettant aux animaux d'éviter ces métabolites secondaires, ou tout du moins de se soustraire à leurs effets secondaires toxiques. Toutefois les métabolites secondaires n'ont pas que des actions délétères vis-à-vis des animaux. A titre d'exemple, il est désormais admis que l'ingestion de petites quantités de tanins peut se révéler bénéfique chez les ruminants. En effet, la formation modérée de complexes tanins-protéines limite la dégradation protéique par la flore symbiotique du rumen et augmente ainsi l'apport en acides aminés dans le petit intestin, où les complexes tanins-protéines se dissocient du fait du changement de pH (Iason, 2005).

En réalité les exemples d'utilisations bénéfiques des métabolites secondaires des plantes par les mammifères abondent, à commencer par l'Homme...