



HAL
open science

Flexibilité alimentaire de bonobos en parc zoologique : consommation opportuniste d'espèces végétales autochtones et complément nutritionnel

Caroline Gérard, Flora Pennec, Jean-Pascal Guéry, Sarah Depauw, Geert Janssens, Mélissa Anne, Victor Narat, Bruno Simmen

► To cite this version:

Caroline Gérard, Flora Pennec, Jean-Pascal Guéry, Sarah Depauw, Geert Janssens, et al.. Flexibilité alimentaire de bonobos en parc zoologique : consommation opportuniste d'espèces végétales autochtones et complément nutritionnel. *Revue de Primatologie*, 2024, 15, 10.4000/12q56 . hal-04797925

HAL Id: hal-04797925

<https://hal.science/hal-04797925v1>

Submitted on 22 Nov 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

1 **Flexibilité alimentaire de bonobos en parc zoologique : consommation**
2 **opportuniste d'espèces végétales autochtones et complément nutritionnel.**

3 **Dietary flexibility of zoo-housed bonobos: opportunistic consumption of local plant**
4 **species and nutritional supplement.**

5
6 Caroline Gérard^a, Flora Pennec^a, Jean Pascal Guéry^b, Sarah Depauw^c, Geert Janssens^d,
7 Mélissa Anne^c, Victor Narat^{a*}, Bruno Simmen^{a*}

8 * Bruno Simmen et Victor Narat sont co-auteurs seniors.

9 ^a Eco-anthropologie (EA), Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Université Paris
10 Cité, Musée de l'Homme 17 place du Trocadéro 75016 Paris, France.

11 Caroline Gérard : caroline.gerard@mnhn.fr/caroline.gerard.vet@gmail.com (auteur
12 correspondant)

13 Flora Pennec : flora.pennec@mnhn.fr

14 Victor Narat : victor.narat@mnhn.fr

15 Bruno Simmen : bruno.simmen@mnhn.fr

16 ^b La Vallée des Singes, Romagne, France

17 Jean-pascal Guéry : jp.guery@la-vallee-des-singes.fr

18 ^c Odisee, University of applied sciences, Sint-Niklaas, Belgium

19 Sarah Depauw : sarah.depauw@odisee.be

20 ^d Department of Nutrition, Genetics and Ethology, Faculty of Veterinary Medicine, Ghent
21 University, Ghent, Belgium

22 Geert Janssens : Geert.Janssens@UGent.be;

23 ^e Evolution, Génomes, Comportement et Ecologie (EGCE), Université Paris-Saclay, CNRS,
24 IRD, 12 route 128, 91190 Gif-sur-Yvette, France

25 Mélissa Anne : anne.melissa228@gmail.com

26 **Résumé**

27 La compréhension des facteurs de sélection et de préférence alimentaires représente un enjeu
28 majeur pour la conservation des espèces *in situ* mais également *ex situ* puisqu'elle participe à
29 l'amélioration du bien-être des individus hébergés en parc zoologique. Chez les bonobos (*Pan*
30 *paniscus*), espèce endémique de la République Démocratique du Congo et classée en danger
31 d'extinction par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), ces facteurs
32 de sélection sont peu connus. Les sites d'études en milieu naturel sont en effet peu nombreux
33 et difficiles d'accès et les études sur ces problématiques en captivité sont rares. L'objectif de
34 cette étude était donc de caractériser la prise alimentaire opportuniste d'une communauté de 17
35 bonobos hébergée au parc zoologique de la Vallée des Singes (Romagne, France) et ayant accès
36 à un enclos extérieur de 0,8 hectares pourvu d'une végétation autochtone, afin d'en étudier les
37 déterminants nutritionnels et écologiques. Grâce à une méthodologie pluri-disciplinaire
38 associant observations comportementales individuelles, recensement botanique, analyses
39 nutritionnelles (macro et micronutriments) et entretiens avec les soigneurs, cette étude réalisée
40 sur trois saisons a révélé la consommation de 46 aliments appartenant à 26 espèces végétales
41 avec une variabilité saisonnière importante. Les bonobos semblent en effet éviter les aliments
42 les plus fibreux lorsque la disponibilité dans l'enclos le permet. Néanmoins, ces aliments
43 demeurent plus riches en fibres que la ration et semblent apporter un complément alimentaire
44 par rapport à la ration (fibres et calcium notamment), mais également un enrichissement
45 comportemental, permettant une diminution des comportements anormaux de régurgitation-
46 réingestion. Cette étude, complémentaire de celles menées en milieu naturel afin d'identifier
47 les mécanismes de sélection des aliments, présente un intérêt majeur pour améliorer la nutrition
48 et le bien-être des espèces hébergées.

49 **Mots-clés :** *Pan paniscus*, Sélection alimentaire, Nutrition, Enrichissement comportemental,
50 Parc zoologique

51 **Abstract**

52 Understanding food selection and preference factors is a major challenge for species
53 conservation, both in situ and ex situ, as it helps to improve the well-being of individuals housed
54 in zoos. In bonobos (*Pan paniscus*), a species endemic to the Democratic Republic of Congo
55 and classified as endangered by the International Union for Conservation of Nature (IUCN),
56 little is known about these selection factors. Indeed, study sites in the wild are few and difficult
57 to access and studies on these issues in captivity are rare. The aim of this study was to
58 characterize the opportunistic food consumption of a community of 17 bonobos housed at La
59 Vallée des Singes (Romagne, France) with access to a 0.8-hectare outdoor enclosure covered
60 of local vegetation, in order to study the nutritional and ecological determinants of this behavior.
61 Thanks to a multi-disciplinary methodology combining individual behavioral observations,
62 botanical census, nutritional analyses (macro and micronutrients) and interviews with
63 caretakers, this three-season study revealed the consumption of 46 foods belonging to 26 plant
64 species, with significant seasonal variability. Bonobos seem to avoid the most fibrous food
65 when availability in the enclosure allows it. This behavior seems to bring a nutritional
66 supplement to the daily ration (particularly fiber and calcium), but also a behavioral enrichment,
67 with a reduction of abnormal regurgitation-reingestion behaviors. This study, which
68 complements those carried out in the wild to identify food selection mechanisms, highlights the
69 importance of better understanding this behavior in zoos to improve the nutrition and well-
70 being of the species housed there.

71 **Keywords:** *Pan paniscus*, food selection, nutrition, behavioral enrichment, zoo

72

73

74

75

76 **Introduction**

77 Les comportements alimentaires des espèces sont influencées par de multiples paramètres tels
78 que des facteurs phylogéniques (morphologie, physiologie, etc.), environnementaux (climat,
79 disponibilité et qualité des ressources, etc.) et démographiques (compétition inter et
80 intraspécifique) (e.g., Hohmann et al., 2006 ; Prache et al., 1998). Ainsi, l'écologie
81 nutritionnelle vise à expliquer comment « les individus choisissent, acquièrent et traitent la
82 nourriture pour satisfaire leurs besoins nutritionnels » (Righini, 2017). Elle inclut
83 alors « l'étude des moyens employés par une espèce pour s'adapter à l'hétérogénéité spatiale,
84 temporelle et nutritionnelle de son environnement pour acquérir de la nourriture » (Milton,
85 2006). La complexité de la dynamique de sélection alimentaire a été à l'origine de plusieurs
86 modèles théoriques tentant d'en améliorer la compréhension. La théorie dominante est celle du
87 fourragement optimal (OPT pour *Optimal Foraging Theory*) qui prédit que le choix alimentaire
88 est basé sur le temps et les efforts nécessaires pour accéder aux ressources selon leur
89 disponibilité spatio-temporelle, en comparaison des apports nutritionnels pour l'individu,
90 permettant notamment de maximiser le gain en énergie nette (Barton & Whiten, 1994 ; Emlen,
91 1966 ; Schoener, 1971 ; Stephens & Krebs, 1986). Selon cette théorie, la sélection alimentaire
92 serait donc le meilleur compromis entre dépense et gain, modulé par les variables individuelles,
93 sociales et environnementales.

94 Les études sur l'écologie alimentaire chez les primates non humains (PNHs) ont montré une
95 grande variabilité interspécifique. Ce taxon affiche en effet un continuum entre un régime
96 alimentaire très spécialisé (e.g., *Loris spp.* ; *Arctocebus spp.*) et l'inclusion d'une grande variété
97 d'espèces végétales dans le régime (e.g., *Pan spp.* ; *Macaca spp.*) (Hladik, 1975), liée
98 notamment à la capacité physiologique de chaque espèce à digérer les hydrates de carbone
99 structuraux des aliments (i.e., fibres, comme la cellulose et hémicellulose notamment).
100 Cependant, que le régime soit spécialisé ou plus diversifié, le choix des aliments fait l'objet

101 d'une sélectivité importante chez de nombreuses espèces. L'influence de la disponibilité spatio-
102 temporelle des ressources et de leurs composantes nutritionnelles sur le choix alimentaire a fait
103 l'objet de nombreuses études qui ont démontré l'aspect plurifactoriel de cette sélection chez les
104 PNHs. Ainsi, la composition forestière (e.g., Ganzhorn et al., 2017 chez plusieurs espèces de
105 primates non-humains folivores ; Rodman, 2002 chez les grands singes), la teneur en
106 macronutriments et plus particulièrement en fibres (Remis, 2002 chez des gorilles (*Gorilla*
107 *gorilla gorilla*) et chimpanzés (*Pan troglodytes*) en parc zoologique ; Reynolds et al., 1998 chez
108 des chimpanzés en milieu naturel), en matières grasses (e.g., Hohmann et al., 2006 chez des
109 chimpanzés et bonobos en milieu naturel) et en protéines (e.g., Ganzhorn et al., 2017 chez
110 plusieurs espèces de primates non-humains folivores ; Takemoto, 2003 chez les chimpanzés),
111 ainsi que l'évitement des métabolites secondaires comme les tanins (Takemoto, 2003 chez les
112 chimpanzés ; Windley et al., 2022 chez certains colobes) apparaissent comme ayant un rôle
113 direct dans cette sélection, plus ou moins important selon les espèces. Les facteurs
114 environnementaux et nutritionnels sont également liés entre eux puisque la composition
115 nutritionnelle d'un même aliment peut varier d'un site à l'autre. En effet des analyses
116 phytochimiques ont montré qu'une température élevée et une diminution de la pluviométrie
117 favorisent l'augmentation de la concentration en fibres et une diminution de la teneur en
118 protéines (Chapman et al., 2003 ; Rothman et al., 2015).

119 L'influence variable de ces différents facteurs peut également s'observer entre des espèces de
120 PNHs ayant un régime alimentaire proche. Au sein du genre *Pan*, une étude comparative entre
121 les deux espèces fortement frugivores que sont les chimpanzés (*Pan troglodytes*) et les bonobos
122 (*Pan paniscus*) a montré que les chimpanzés évitent plus les métabolites secondaires en
123 comparaison des bonobos, en raison des concentrations en tanins et en phénols plus importantes
124 dans leur habitat (chimpanzés de Gashaka et bonobos de Salonga : Hohmann et al., 2006, voir
125 aussi Beaune et al., 2017 ; Takemoto, 2003). Pourtant, ce comportement n'a pas été observé

126 dans une étude en parc zoologique portant sur les choix alimentaires chez les chimpanzés
127 (Remis, 2002) et semble au contraire plus marqué chez les bonobos observés dans un autre site
128 (Lomako), avec un niveau de métabolites secondaires particulièrement peu élevé dans
129 l'alimentation (Malenky, 1990). Ainsi, les résultats de ces études suggèrent que la sélection
130 alimentaire chez ces espèces dépend des caractéristiques de l'habitat et des ressources
131 disponibles.

132 L'étude de ces influences plurifactorielles ainsi que des différences intra et interspécifiques sont
133 nécessaires pour comprendre les adaptations alimentaires et évaluer la flexibilité écologique et
134 comportementale des espèces. Ces connaissances sont nécessaires à l'amélioration des projets
135 de conservation *in situ* car elles permettent de cibler plus précisément les aires de conservation
136 prioritaires en régénérant et protégeant des espèces alimentaires nécessaires à la balance
137 nutritionnelle des espèces protégées. Elles sont également importantes pour la conservation des
138 espèces *ex situ* car les études réalisées en milieu naturel permettent de construire et accroître
139 nos connaissances sur les besoins nutritionnels et les comportements alimentaires naturelles des
140 espèces hébergées (parcs zoologiques, laboratoires de recherche et sanctuaires) (e.g., Crissey &
141 Pribyl, 1997 ; National Research Council, 2003), contribuant ainsi à améliorer leur
142 alimentation, leur santé et leur bien-être physiologique et comportemental (Mellor &
143 Beausoleil, 2015). En complément des observations en milieu naturel, les études réalisées en
144 captivité permettent de déterminer de façon plus contrôlée les préférences alimentaires et d'en
145 étudier les déterminants proximaux (e.g., Hansell et al., 2020 ; Remis, 2002 ; Verspeek &
146 Stevens, 2020). Si ces études sont principalement expérimentales (i.e., choix alimentaire afin
147 de tester la préférence), elles s'appuient sur des conditions d'hébergement en parc zoologique
148 qui proposent un environnement plus stable en ressources alimentaires en raison de la ration
149 distribuée quotidiennement. Dans les cas où les individus ont accès à un espace extérieur
150 végétalisé, les contraintes liées à la composition en espèces végétales, à la disponibilité des

151 aliments potentiels et à leur qualité nutritionnelle sont alors importantes en raison d'un espace
152 réduit délimitant la zone de choix alimentaire, notamment dans des régions au climat tempéré
153 où la variabilité saisonnière des ressources végétales est marquée. Cette consommation
154 alimentaire a fait l'objet de quelques études chez plusieurs espèces de PNHs (Dierenfeld &
155 McCann, 1999 ; Jaman et al., 2010 ; Jaman & Huffman, 2008, chez les macaques, *Macaca spp.*
156 et les maki catta, *Lemur catta*) mais reste encore peu connue chez les bonobos (Stevens, 2020
157 a néanmoins fourni une liste de quelques aliments consommés par les bonobos dans différents
158 parcs zoologiques).

159 Le but de cette étude était donc de caractériser la prise alimentaire opportuniste d'une
160 population captive de bonobos ayant accès à des ressources extérieures et d'en étudier les
161 déterminants nutritionnels et écologiques. Notre première hypothèse était que les bonobos
162 consomment une grande diversité d'aliments dans leur environnement, à l'instar des bonobos
163 observés en milieu naturel (Badrian & Malenky, 1984 ; Beaune et al., 2013 ; Gérard, 2022 ;
164 Idani et al., 1994 ; Sabater Pi & Vea, 1994). Les conditions d'accès à l'enclos extérieur et les
165 conditions climatiques étant différentes d'une saison à l'autre, nous nous attendions également
166 à observer une forte variabilité de la nature et de la diversité des aliments consommés au cours
167 des saisons. Le second objectif était de décrire l'apport nutritionnel de cette consommation
168 opportuniste. Nous nous attendions à ce que les aliments consommés soient complémentaires
169 des apports nutritionnels de la ration quotidienne et donc enrichis en certains nutriments par
170 rapport à la ration. Enfin, le dernier objectif était de déterminer si les aliments spontanément
171 consommés présentaient des caractéristiques nutritionnelles particulières (macro et
172 micronutriments) et s'avéraient abondants ou au contraire rares dans l'environnement,
173 suggérant différents facteurs de sélection alimentaire. L'analyse s'est également appuyée sur la
174 littérature décrivant certains macro ou micronutriments comme facteurs de sélection
175 alimentaire selon les espèces (e.g., matières grasses dans Hohmann et al., 2006 ou protéines

176 dans Takemoto, 2003). Cette étude, comme première approche du comportement de
177 consommation opportuniste, a été réalisée à l'échelle du groupe et la variation inter-individuelle
178 ainsi que les facteurs sociaux n'ont pas été évalués à ce stade.

179

180 **Matériel et méthodes**

181 Cette étude a respecté les exigences légales françaises et toutes les expériences ont été menées
182 selon les principes de la protection des animaux en captivité, conformément aux normes du
183 CNRS (Charte de transparence sur le recours aux animaux à des fins scientifiques et
184 réglementaires en France, 2021). Les méthodes employées sont conformes à la directive
185 2010/63/EU du Parlement européen et du Conseil du 22 septembre 2010 relative à la protection
186 des animaux utilisés à des fins scientifiques. Cette étude respecte également les standards de
187 recherche de l'Association Européenne des Zoos et Aquariums (EAZA, 2022).

188 **1. Site et sujets d'études**

189 Cette étude a été réalisée sur trois saisons, en janvier 2020 (hiver), octobre 2020 (automne) et
190 mai 2021 (printemps), au parc zoologique de la Vallée des Singes (Romagne, Vienne, France).
191 Le groupe de bonobos étudié était composé de 17 individus dont neuf adultes (six femelles entre
192 16 et 52 ans et trois mâles entre 15 et 24 ans), deux subadultes (une femelle et un mâle, chacun
193 âgés de 10 à 11 ans selon les périodes d'étude) ainsi que six juvéniles (quatre femelles de 3 à 8
194 ans et deux mâles de 5 et 8 ans) (d'après les catégories d'âge élaborées par Pontzer &
195 Wrangham, 2006). Le groupe était hébergé dans un bâtiment contenant deux grandes salles
196 reliées l'une à l'autre (98 m² de superficie et 8 m de hauteur chacune), visible par les
197 observateurs, et équipées de structures d'appui ou de suspension diverses en hauteur
198 (plateformes, échelles, cordes, hamacs, etc.). Ils avaient également accès à cinq salles plus
199 petites (de 16 à 24 m²), non visibles. Leur enclos comportait une île extérieure spontanément
200 colonisée par la végétation autochtone (0,8 hectare de superficie), accessible uniquement

201 lorsque la température extérieure était supérieure à 10°C, avec la possibilité de rentrer ou sortir
202 à leur gré. Deux abreuvoirs automatiques étaient disponibles en permanence dans les grandes
203 salles et le groupe était nourri de quatre à cinq fois par jour, en intérieur ou extérieur selon les
204 conditions météorologiques. Leur ration alimentaire était identique toute l'année et comprenait
205 principalement des légumes (non en lien avec la saison) et un fruit (pomme). Elle était
206 complétée par des granulés (croquettes « Singes ancien monde » et « Singes folivores » St
207 Laurent®), des graines, des œufs, des cous de poulets et un gâteau fait maison à base de flocons
208 d'avoine, farine de soja, huiles végétales et enrichi en vitamine B12. Les bonobos pouvaient
209 ainsi consommer des aliments inclus dans la ration (R), des aliments distribués hors ration par
210 les soigneurs (HR) et des aliments consommés de façon opportuniste (OP), spontanément
211 présents dans l'enclos extérieur.

212 **2. Données comportementales**

213 Chaque individu du groupe (N=17) a fait l'objet d'observations répétées selon la méthode
214 du *focal animal sampling* (Altmann, 1974), sur des sessions de 10 minutes. La durée et la nature
215 des comportements étaient alors relevées en continu (repos, déplacements, interactions sociales,
216 alimentation). Le temps d'alimentation ainsi évalué incluait les phases de saisie, manipulation,
217 mise en bouche et mastication des aliments. Dans les cas où la recherche alimentaire impliquait
218 un déplacement, ce dernier n'était pas inclus dans le temps d'alimentation. En revanche, le
219 comportement de fourragement par fouille du substrat ou des structures (i.e., plateformes et
220 grilles) avec très peu de déplacement était inclus. Le choix de l'individu focal a été fait selon
221 les individus présents au moment de l'observation, en alternant afin d'homogénéiser au
222 maximum le nombre d'observations par individu ainsi que les périodes d'observations dans la
223 journée (i.e., liste randomisée renouvelée chaque jour). Durant les séquences d'alimentation,
224 les aliments consommés ont été identifiés afin de relever la nature et le temps consacré à chaque

225 aliment. Au total 855 focales complètes ont été réalisées (moyenne par saison \pm SD = 285 \pm 37
226 focales ; moyenne par individu \pm SD = 50 \pm 2), soit 142,5 heures d'observations focales.
227 Durant toute la durée des journées d'observation (de 9h le matin à 18h le soir), des données ont
228 été collectées selon la méthode du *all occurrence sampling* (Altmann, 1974) et accompagnées
229 d'un enregistrement vidéo dans la mesure du possible à chaque observation d'un individu
230 consommant un aliment opportuniste (OP), non distribué par les soigneurs.

231 **3. Entretiens semi-directifs auprès des soigneurs animaliers**

232 Un entretien semi-directif a été réalisé auprès de chacun des trois soigneurs responsables des
233 bonobos, après validation du projet par la CNIL (Commission Nationale de l'Informatique et
234 des Libertés), lecture d'une note d'information et signature d'une fiche de consentement par les
235 participants. Nous avons ainsi répertorié, à partir de leur expérience auprès de ce groupe, les
236 aliments consommés par les bonobos en dehors de leur ration (OP et HR). Chaque aliment cité
237 faisait ensuite l'objet d'une précision afin de distinguer si l'aliment avait été vu consommé et/ou
238 si des restes alimentaires avaient été trouvés dans les loges ou s'il s'agissait d'une intuition
239 personnelle basée sur un indice particulier (e.g., présence dans les fécès). Seuls les aliments qui
240 ont fait l'objet d'observations directes ou qui ont été retrouvés dans les fécès par les soigneurs
241 ont été conservés dans nos résultats (Tableau 1).

242 **4. Echantillonnage pour analyses nutritionnelles**

243 Les aliments hors ration (HR) ou observés comme étant consommés de façon opportuniste (OP)
244 par les bonobos ont été collectés. Les échantillons ont été prélevés à plusieurs endroits (sur l'île
245 et dans un rayon de 50 mètres autour de l'île) et sur plusieurs sources (N=5 individus végétaux
246 différents par espèce lorsqu'ils étaient présents dans la zone de recherche) afin d'être
247 représentatifs des caractéristiques de la végétation disponible pour la consommation. Chaque
248 échantillon a été pesé (masse fraîche), séché (à 105°C) jusqu'à atteindre un poids constant puis
249 pesé de nouveau (masse sèche). Le stockage à sec a été effectué à température ambiante avec

250 du gel de silice. Au total, 29 échantillons ont été collectés (Annexe 1) : huit aliments de cinq
251 espèces différentes en janvier 2020, neuf aliments de six espèces différentes en octobre 2020 et
252 douze aliments de neuf espèces différentes en mai 2021.

253 Les analyses nutritionnelles ont été ensuite réalisées en collaboration avec le laboratoire du
254 Département de Sciences Vétérinaires et Biosciences de l'Université de Gand (Belgique),
255 suivant les directives européennes officielles standards (European Commission, 2009) : dosage
256 des cendres (Ash) (acide hydrochlorique), des protéines brutes (CP) (méthode de Kjeldahl), des
257 matières grasses brutes (Cfat) (extraction à l'éther de pétrole) et des fibres brutes (Cfib)
258 (méthode de Weende, par chauffage dans des solutions d'acide sulfurique et d'hydroxyde de
259 potassium). Des analyses de minéraux ont également été réalisées selon les mêmes directives :
260 calcium (Ca), cuivre (Cu), fer (Fe), potassium (K), magnésium (Mg), manganèse (Mn), sodium
261 (Na), phosphore (P), zinc (Zn).

262 En parallèle, une évaluation de la composition nutritionnelle de la ration distribuée par les
263 soigneurs a été réalisée avec le logiciel Zootrition™, qui se base sur des tables nutritionnelles
264 disponibles dans la littérature scientifique (Graffam & Dierenfeld, 1999). Ainsi, en croisant le
265 poids total de chaque aliment distribué à l'ensemble du groupe chaque jour avec les tables
266 nutritionnelles disponibles dans la littérature (via Zootrition™) nous avons évalué l'apport
267 nutritionnel journalier moyen (ration moyenne) à l'échelle du groupe, les individus ne laissant
268 aucun reste alimentaire.

269

5. Recensement botanique de l'enclos extérieur



Figure 1 : Carte de l'enclos extérieur des bonobos à La Vallée des Singes et disposition des transects et des parcelles de recensement botanique. Transects : buissons et arbres ayant un DBH > 2 cm ; Parcelles : jeunes arbres, buissons et herbacées.

271 Un recensement botanique a été réalisé en mai 2021 dans l'enclos extérieur afin d'évaluer la
 272 nature et la densité des espèces présentes. Quatre transects de 4 mètres de large ont été réalisés
 273 et espacés de 25 mètres (Figure 1). Selon la forme de l'île, les transects sont de longueurs
 274 différentes : 22, 74, 81 et 120 mètres. Les arbres présents sur ces transects ayant un diamètre à
 275 hauteur de poitrine (DBH) supérieur à 2 cm ont été relevés. Les espèces buissonnantes ont
 276 également été recensées. Le recensement des arbres et buissons a donc été réalisé sur une aire
 277 totale de 1188 m² (soit 15% de la superficie de l'enclos extérieur). Des microhabitats ont été
 278 définis à partir d'une évaluation visuelle de la densité et la nature de la végétation présente dans
 279 chaque zone et les points GPS de changement de microhabitat ont été relevés le long des
 280 transects (GPS portable GARMIN® GPSMAP 66s). Des parcelles de recensement ont ensuite
 281 été réparties sur l'île : leur nombre a été déterminé selon la proportion de chaque microhabitat
 282 recensé sur les transects afin que les parcelles soient représentatives de la diversité botanique

283 de l'île. Au total, cinq micro-habitats ont été identifiés et 10 parcelles ont été analysées (Figure
284 1) :

- 285 ○ FDCD : Forêt à sous-bois dense et canopée discontinue (28 %, 3 parcelles)
- 286 ○ FOCC : Forêt à sous-bois ouvert et canopée continue (11 %, 1 parcelle)
- 287 ○ HBH : Herbacées hautes et buissons (8 %, 1 parcelle)
- 288 ○ HBR : Herbacées rases et buissons (46 %, 4 parcelles)
- 289 ○ PA : Zone péri-aquatique (5 %, 1 parcelle)

290 Le nombre et la couverture au sol des jeunes arbres déjà ligneux (*saplings*) et buissons ont été
291 recensés sur chaque parcelle de 4x4m, dans laquelle une seconde parcelle réduite de 1x1m a
292 ensuite été créée afin de recenser la couverture au sol des pousses d'arbres non ligneuses
293 (*seedlings*) et des herbacées (Figure 2). La couverture au sol a été recensée d'après l'échelle de
294 Braun-Blanquet (<1 % (+), 1-5 %, 5-25 %, 25-50 %, 50-75 % et 75-100 %) (Braun-Blanquet,
295 1932).

296

297

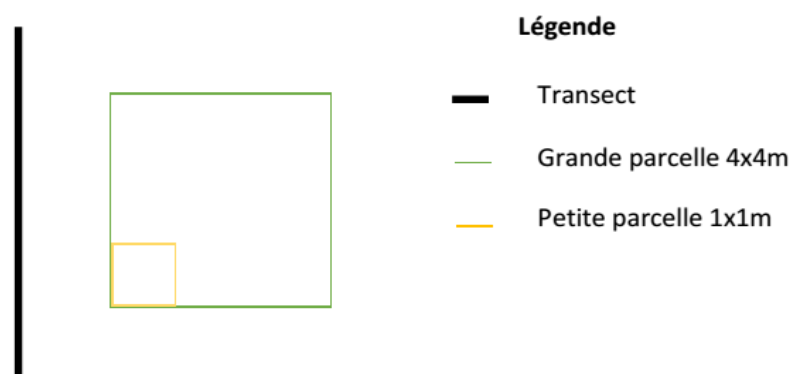


Figure 2 : Méthode employée pour les parcelles de recensement botanique de l'enclos extérieur des bonobos à La Vallée des Singes

298 6. Analyses des données

299 6.1. Temps d'alimentation

300 A partir des observations focales, les temps d'alimentation (TA) correspondant à chaque aliment
301 ont été calculés ainsi que la proportion de temps passé à se nourrir sur chaque aliment dans le
302 régime alimentaire global (PTA_{tot}) et saisonnier (PTA_{jan}, PTA_{oct}, PTA_{mai}).

303 Un test de corrélation de Spearman été réalisé pour évaluer le lien entre la proportion de temps
304 passé quotidiennement dans l'enclos extérieur et la proportion de temps d'alimentation (PTA)
305 représentée par les aliments consommés de façon opportuniste (OP). Cette proportion
306 représentée par les aliments OP ainsi que la proportion quotidienne des comportements de
307 régurgitation-réingestion ont également été comparées entre les trois saisons à l'aide du test de
308 Kruskal-Wallis suivi de tests de la somme des rangs de Wilcoxon deux à deux avec correction
309 de Bonferroni.

310 **6.2. Valeurs nutritionnelles des aliments consommés**

311 Afin de comparer la composition nutritionnelle des aliments consommés par les bonobos de
312 façon opportuniste et hors ration (OP et HR) par rapport à la composition nutritionnelle de la
313 ration moyenne, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée. Les treize
314 variables nutritionnelles (Ash, CP, Cfat, Cfib, Ca, Cu, Fe, K, Mg, Mn, Na, P, Zn) obtenues par
315 les analyses des aliments consommés de façon opportuniste (N=22 OP) et hors ration (N=7 HR)
316 et dans la ration moyenne (N=1) ont été centrées et réduites avant analyse (Annexe 1).

317 Afin d'explorer la variation saisonnière des nutriments consommés par les bonobos, des tests
318 de la somme des rangs de Wilcoxon ont été réalisés pour comparer, entre octobre et mai, les
319 concentrations pour chacune des treize composantes nutritionnelles des aliments consommés
320 de façon opportuniste. En raison du faible nombre d'aliments OP consommés en janvier, cette
321 saison n'a pas été incluse dans cette dernière analyse.

322 **6.3. Densité des arbres et buissons présents dans l'enclos extérieur et** 323 **recouvrement au sol des espèces herbacées**

324 La densité et l'aire basale de chaque espèce d'arbres et de buissons/arbustes ont été calculées à
325 partir des données obtenues sur les transects :

$$326 \quad \text{Densité } i (Di) = \frac{Ni}{\text{Surface totale de recensement}}$$

327 Où Ni est le nombre d'individus de l'espèce i recensés sur la surface totale de recensement
328 (1188m²).

$$329 \quad \text{Aire basale } (BAi) = \sum_{n=1}^N \pi \times \left(\frac{DBHn}{2}\right)^2$$

330 Où N est le nombre d'individus de l'espèce i ayant un DBH > 2 cm.

331 L'abondance des espèces herbacées a été évaluée à partir de la couverture au sol recensée
332 dans les petites parcelles (1x1m).

333 Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R 3.6.3 (R Core Team 2020).

334

335 **Résultats**

336 **1. Diversité alimentaire hors ration (HR) et opportuniste (OP)**

337 La totalité des observations comportementales (i.e., focales et ad-libitum) et des entretiens avec
338 les soigneurs nous ont permis d'identifier 49 aliments consommés par les bonobos en dehors
339 de leur ration habituelle (Tableau 1). Ces aliments appartenaient à 15 familles et 26 espèces
340 distinctes (11 arbres, 1 liane, 13 herbacées et 1 champignon) dont les parties consommées
341 étaient les feuilles matures en majorité (N=12), l'écorce (N=6), les fleurs (N=6), les tiges (N=5),
342 les jeunes feuilles (N=5), le/la champignon/plante entier·ère (N=6), les fruits (N=3), les
343 bourgeons (N=3), les brindilles (N=2), et les jeunes pousses (N=1). Parmi ces aliments, huit
344 appartenant à deux espèces (*Corylus sp.* et *Salix caprea*) correspondaient à des aliments
345 apportés par les soigneurs en enrichissement (branches coupées), hors ration (HR), lorsque les
346 bonobos ne pouvaient pas sortir en raison des conditions météorologiques défavorables.

347

348 **2. Contribution des aliments hors ration (HR) et consommés de façon opportuniste**
349 **(OP) au régime alimentaire global**

350 Le temps total d'alimentation représentait 35,2 % des données focales . Nous avons néanmoins
351 également observé des comportements de régurgitation-réingestion (comportement anormal
352 observé en captivité uniquement), coprophagie (observé également en milieu naturel) et tétée
353 par les plus jeunes (Tableau 2). Sur le temps total d'alimentation (i.e., TA = 3012 minutes), 14,3
354 % (PTA_{tot}) correspondaient aux branches apportées par les soigneurs hors ration (HR) et les
355 aliments consommés de façon opportuniste (OP) représentaient 33,2 % du temps total (PTA_{tot}).
356 Les comportements de fourragement n'ont été observés qu'en intérieur, notamment lors de la
357 distribution de graines, d'avoine ou de riz ou à la suite des repas, lorsque le substrat au sol était
358 fouillé à la recherche de restes alimentaires. En extérieur, les individus se positionnaient sur la
359 ressource avant de débiter une session d'alimentation et ne se déplaçaient qu'à la fin de la
360 session (i.e., changement de comportement).

361 Les 26 aliments (6 HR et 20 OP) recensés dans les observations focales n'occupaient pas une
362 part égale du régime alimentaire global (Tableau 3). Seuls huit aliments consommés de façon
363 opportuniste (OP) et trois aliments distribués hors ration (HR) représentaient chacun plus de 1
364 % du régime alimentaire sur les trois saisons (PTA_{tot}). Les parties végétales consommées
365 correspondait, par ordre d'importance, aux écorces (principalement celles des branches
366 distribuées hors ration), jeunes feuilles (uniquement des espèces consommées de façon
367 opportuniste dans l'enclos extérieur), plantes/champignons entières (aliments consommés de
368 façon opportuniste uniquement), feuilles matures, fleurs, jeunes pousses, tiges, bourgeons et
369 brindilles (Tableau 3). Parmi les aliments consommés de façon opportuniste, les jeunes feuilles
370 de Charme (*Carpinus sp.*) étaient les plus représentées avec 10,2 % du temps total
371 d'alimentation (PTA_{tot}), suivies de l'herbe (i.e., broutage) avec 9,0 % (PTA_{tot}).

372 **3. Variabilité saisonnière**

373 La proportion de temps d'alimentation représentée par les aliments consommés dans l'enclos
374 extérieur (OP) était variable selon les saisons : 14,9 % en janvier (PTAjan), 34,4 % en octobre
375 (PTAoct) et 49,5 % en mai (PTAmαι) (Tableau 2). La différence de PTA quotidienne représentée
376 par ces aliments était significative entre janvier et les autres saisons (test de Kruskal-Wallis :
377 $H=11,245$; $df=2$; $p=0,0036$ puis test de Wilcoxon deux à deux avec correction de Bonferroni :
378 $p=0,011$ entre janvier et mai et $p=0,041$ entre janvier et octobre). La PTA des aliments OP était
379 significativement et positivement corrélée avec l'augmentation du temps passé
380 quotidiennement dans l'enclos extérieur (test de corrélation de Spearman : $r_s=0,83$; $n=52$;
381 $p<0,0001$) (Figure 3). Cependant, la plus faible consommation des aliments OP en hiver était
382 compensée par celle des aliments distribués hors ration par les soigneurs (HR), maintenant une
383 proportion totale supérieure à 40 % à chaque saison (PTA aliments OP+HR) (Tableau 2). Le
384 temps d'alimentation était néanmoins supérieur en mai par rapport à janvier et octobre et la
385 prévalence des comportements de régurgitation-réingestion était significativement réduite en
386 mai (test de Kruskal-Wallis : $H=7,8119$; $df=2$; $p=0,02012$ puis test de Wilcoxon deux à deux
387 avec correction de Bonferroni : $p=0,051$ entre janvier et mai et $p=0,042$ entre mai et octobre)
388 (Tableau 2).

389 Tableau 1 : Aliments consommés par les bonobos de façon opportuniste (OP) ou distribués hors ration par les soigneurs (HR) à La Vallée des
 390 Singes (observation directe par CG et/ou les soigneurs) (A : arbre/arbuste ; H : herbacée ; L : liane ; C : champignon) (FE : feuilles matures ; JF :
 391 jeunes feuilles ; EC : écorce ; FR : fruits ; FL : fleurs ; TG : tiges).

Type	Forme de vie	Famille	Nom scientifique	Nom vernaculaire	Partie consommée	Focales	Ad libitum	Soigneurs
OP	A	ACERACEAE	<i>Acer campestre</i>	Erable champêtre	FE	x	x	x
OP	A	ACERACEAE	<i>Acer campestre</i>	Erable champêtre	JF	x	x	
OP	H	CUCURBITACEA	<i>Bryonia dioica</i>	Bryone dioïque	FE		x	
OP	A	BETULACEAE	<i>Carpinus sp.</i>	Charme	Bourgeons	x	x	
OP	A	BETULACEAE	<i>Carpinus sp.</i>	Charme	EC			x
OP	A	BETULACEAE	<i>Carpinus sp.</i>	Charme	FE	x	x	x
OP	A	BETULACEAE	<i>Carpinus sp.</i>	Charme	JF	x	x	x
OP	A	FAGACEAE	<i>Castanea sativa</i>	Châtaignier	EC			x
OP	A	FAGACEAE	<i>Castanea sativa</i>	Châtaignier	FR			x
OP	A	FAGACEAE	<i>Castanea sativa</i>	Châtaignier	FE	x	x	x
OP	L	RANONCULACEAE	<i>Clematis sp.</i>	Clématite	Plante entière		x	
OP	C	AGARICACEAE	<i>Coprinus comatus</i>	Coprin chevelu	Pied et chapeau	x	x	x
OP	A	ROSACEAE	<i>Crataegus sp.</i>	Aubépine	FL	x	x	
OP	A	ROSACEAE	<i>Crataegus sp.</i>	Aubépine	JF	x	x	

OP	H	ASTERACEAE	<i>Crepis sp.</i>	Crépide	TG		x	x
OP	A	FABACEAE	<i>Cytisus scoparius</i>	Genêt	FL	x	x	x
OP	A	FABACEAE	<i>Cytisus scoparius</i>	Genêt	Pousses	x	x	
OP	H	POACEAE	<i>Dactylis glomerata</i>	Dactyle aggloméré	TG	x	x	
OP	H	RUBIACEAE	<i>Galium aparine</i>	Gaillet grateron	Plante entière			x
OP	H	LILIACEAE	<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	Jacinthe sauvage	TG		x	x
OP	H	IRIDACEAE	<i>Iris pseudacorus</i>	Iris jaune	TG	x	x	x
OP	H	ASTERACEAE	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Marguerite	FL	x	x	x
OP	H	POACEAE	NA	Herbe	Plante entière	x	x	x
OP	H	POACEAE	<i>Phragmites australis</i>	Roseau commun	FE			x
OP	H	POACEAE	<i>Phyllostachys sp.</i>	Bambou	FE			x
OP	H	PLANTAGINACEAE	<i>Plantago sp.</i>	Plantain	FE			x
OP	A	ROSACEAE	<i>Prunus avium</i>	Merisier	EC			x
OP	A	ROSACEAE	<i>Prunus avium</i>	Merisier	FE			x
OP	A	ROSACEAE	<i>Prunus avium</i>	Merisier	FL			x
OP	A	FAGACEAE	<i>Quercus robur</i>	Chêne pédonculé	Bourgeons		x	
OP	A	FAGACEAE	<i>Quercus robur</i>	Chêne pédonculé	EC	x	x	
OP	A	FAGACEAE	<i>Quercus robur</i>	Chêne pédonculé	FE	x	x	x
OP	A	FAGACEAE	<i>Quercus robur</i>	Chêne pédonculé	JF	x	x	

OP	A	FAGACEAE	<i>Quercus robur</i>	Chêne pédonculé	FR			x
OP	A	ROSACEAE	<i>Rosa canina</i>	Eglantier	FL			x
OP	A	ROSACEAE	<i>Rubus sp.</i>	Ronces	FE	x	x	x
OP	A	ROSACEAE	<i>Rubus sp.</i>	Ronces	FR			x
OP	A	ROSACEAE	<i>Rubus sp.</i>	Ronces	JF			x
OP	A	ROSACEAE	<i>Rubus sp.</i>	Ronces	TG	x	x	
OP	H	FABACEAE	<i>Trifolium sp.</i>	Trèfle	Plante entière			x
OP	H	FABACEAE	<i>Vicia sativa</i>	Vesce commune	Plante entière		x	
HR	A	BETULACEAE	<i>Corylus sp.</i>	Noisetier	Bourgeons	x	x	x
HR	A	BETULACEAE	<i>Corylus sp.</i>	Noisetier	Brindilles	x	x	x
HR	A	BETULACEAE	<i>Corylus sp.</i>	Noisetier	EC	x	x	x
HR	A	BETULACEAE	<i>Corylus sp.</i>	Noisetier	FE			x
HR	A	BETULACEAE	<i>Corylus sp.</i>	Noisetier	FL	x	x	x
HR	A	SALICACEAE	<i>Salix caprea</i>	Saule	Brindilles			x
HR	A	SALICACEAE	<i>Salix caprea</i>	Saule	EC	x	x	x
HR	A	SALICACEAE	<i>Salix caprea</i>	Saule	FE	x	x	x

392 Tableau 2 : Proportion des différents comportements d'alimentation des bonobos à la Vallée des Singes selon la période d'étude et contribution de
393 chaque type d'aliments (aliments de la ration : R, aliments hors ration distribués par les soigneurs : HR, aliments consommés de façon opportuniste
394 dans l'enclos extérieur : OP) dans le régime alimentaire global et saisonnier.

	Total (3 saisons)		Janvier 2020		Octobre 2020		Mai 2021	
	Proportion du		Proportion du		Proportion du		Proportion du	
	Proportion du	temps de	Proportion du	temps de	Proportion du	temps de	Proportion du	temps de
	temps total	consommation	temps total	consommation	temps total	consommation	temps total	consommation
	focal (%)	d'aliments	focal (%)	d'aliments	focal (%)	d'aliments	focal (%)	d'aliments
		(PTA_{tot} %)		(PTA_{jan} %)		(PTA_{oct} %)		(PTA_{mai} %)
R	18,5	52,5	17,1	50,2	17,8	56,8	21,1	50,5
avec fourrage	4,8	13,6	9,7	28,4	1,7	5,4	3,1	7,5
HR	5,0	14,3	11,9	34,9	2,7	8,7	0,0	0,0
avec fourrage	0,01	0,03	0,03	0,003	0,0	0,0	0,0	0,0
OP	11,7	33,2	5,1	14,9	10,8	34,4	20,6	49,5
avec fourrage	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Total alimentation	35,2		34,1		31,3		41,7	
Tétée	0,1		0,0		0,3		0,1	
Régurgitation- réingestion	4,9		6,0		5,6		2,7	
Coprophagie	2,0		4,5		1,4		0,0	

395 Tableau 3 : Contribution des aliments consommés de façon opportuniste (OP) ou distribués hors ration par les soigneurs (HR) dans le régime
 396 alimentaire global et saisonnier des bonobos de La Vallée des Singes. (TA : temps d'alimentation, PTA : proportion du temps d'alimentation) (JF:
 397 jeunes feuilles, FE : feuilles matures, TG: tiges, FL : fleurs, EC : écorce)

Type	Nom scientifique	Nom vernaculaire	Partie consommée	Total (3 saisons)		Janvier 2020		Octobre 2020		Mai 2021	
				TA (min)	PTA _{tot} (%)	TA (min)	PTA _{jan} (%)	TA (min)	PTA _{oct} (%)	TA (min)	PTA _{mai} (%)
OP	<i>Carpinus sp.</i>	Charme	JF	306,5	10,2					306,5	29,8
OP	NA	Herbe	Plante entière	272,3	9,0	118,5	12,1	140,7	14,0	13,1	1,3
OP	<i>Castanea sativa</i>	Châtaignier	FE	68,6	2,3			68,6	6,8		
OP	<i>Cytisus scoparius</i>	Genêt	Pousse	56,5	1,9					56,5	5,5
OP	<i>Cytisus scoparius</i>	Genêt	FL	45,3	1,5					45,3	4,4
OP	<i>Iris pseudacorus</i>	Iris jaune	TG	43,8	1,5					43,8	4,3
OP	<i>Quercus robur</i>	Chêne pédonculé	FE	41,3	1,4			41,3	4,1		
OP	<i>Acer campestre</i>	Erable champêtre	FE	35,0	1,2			35,0	3,5		
OP	<i>Carpinus sp.</i>	Charme	Bourgeons	24,4	0,8	21,3	2,2	3,2	0,3		
OP	<i>Carpinus sp.</i>	Charme	FE	22,9	0,8			22,9	2,3		
OP	<i>Quercus robur</i>	Chêne pédonculé	EC	22,6	0,7			22,6	2,3		
OP	<i>Quercus robur</i>	Chêne pédonculé	JF	16,9	0,6					16,9	1,6

OP	<i>Crataegus sp.</i>	Aubépine	JF	10,0	0,3					10,0	1,0
OP	<i>Coprinus comatus</i>	Coprin chevelu	Pied et chapeau	9,7	0,3			9,7	1,0		
OP	<i>Rubus sp.</i>	Ronces	FE	7,5	0,2	6,1	0,6	1,1	0,1	0,3	0,03
OP	<i>Crataegus sp.</i>	Aubépine	FL	6,5	0,2					6,5	0,6
OP	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Marguerite	FL	4,1	0,1					4,1	0,4
OP	<i>Rubus sp.</i>	Ronces	TG	3,1	0,1					3,1	0,3
OP	<i>Dactylis glomerata</i>	Dactyle aggloméré	TG	2,0	0,1					2,0	0,2
OP	<i>Acer campestre</i>	Erable champêtre	JF	1,0	0,03					1,0	0,1
Total OP				999,9	33,2	145,8	14,9	344,9	34,4	509,2	49,5
HR	<i>Corylus sp.</i>	Noisetier	EC	275,3	9,1	275,3	28,1				
HR	<i>Salix caprea</i>	Saule	EC	86,9	2,9	28,1	2,9	58,8	5,9		
HR	<i>Salix caprea</i>	Saule	FE	28,6	1,0			28,6	2,9		
HR	<i>Corylus sp.</i>	Noisetier	Brindilles	28,5	0,9	28,5	2,9				
HR	<i>Corylus sp.</i>	Noisetier	Bourgeons	6,8	0,2	6,8	0,7				
HR	<i>Corylus sp.</i>	Noisetier	FL	4,2	0,1	4,2	0,4				
Total HR				430,2	14,3	342,8	34,9	87,5	8,7	0,0	0,0

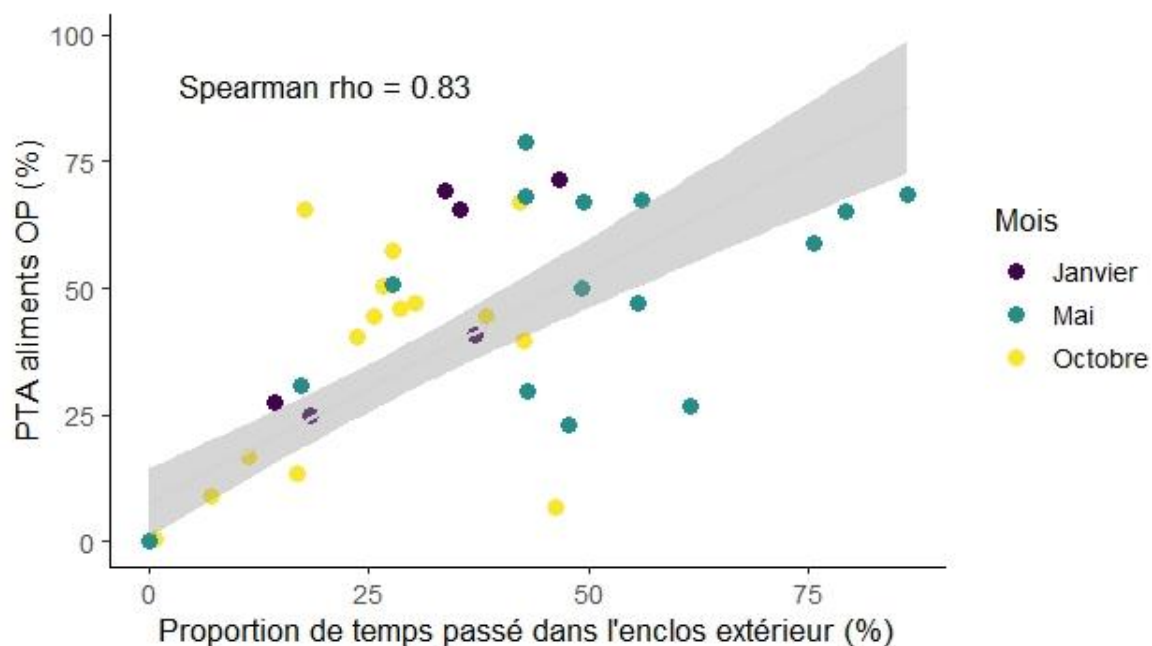


Figure 3 : Proportion du temps d'alimentation (PTA) représenté par les aliments spontanément présents dans l'enclos (OP) en fonction de la proportion (%) de temps passé en extérieur chaque jour et à chaque saison d'observations (test de corrélation de Spearman : $p < 0,001$). La zone grise autour de la droite de régression représente l'intervalle de confiance à 95% : [0,66 ; 0,93].

399

400 La diversité des aliments consommés de façon opportuniste et hors ration (OP et HR) variait
 401 d'une saison à l'autre : 8 aliments en janvier (5 aliments HR et 3 OP), 11 aliments en octobre
 402 (2 HR et 9 OP) et 13 aliments en mai (OP seulement) (Tableau 3). Les seuls aliments
 403 consommés à chaque saison étaient l'herbe et les feuilles de ronces (*Rubus sp.*). Hormis ces
 404 deux aliments, les aliments consommés en octobre n'étaient plus consommés en mai malgré
 405 leur disponibilité dans l'environnement (Tableau 4). L'herbe représentait l'aliment le plus
 406 important parmi les aliments OP en janvier (12,1 % PTA_{jan}) et octobre (14,0 % PTA_{oct}). En
 407 revanche, sa consommation diminuait fortement en mai (1,3 % PTA_{mai}) lorsque d'autres
 408 aliments étaient consommés. Les jeunes feuilles de charme (*Carpinus sp.*), bien que
 409 consommées seulement lorsqu'elles étaient disponibles en mai, présentaient le plus fort taux de
 410 consommation sur l'ensemble de l'étude (29,8 % PTA_{mai} et 10,2 % PTA_{tot}). Le second aliment
 411 le plus important était l'écorce de noisetier (*Corylus sp.*), aliment HR (i.e., branches distribuées

412 par les soigneurs) majoritaire en janvier (28,1 % PTAjan et 9,1 % PTA_{tot}). Toutes les feuilles
413 d'arbres consommées en mai étaient des jeunes feuilles, les feuilles matures étant consommées
414 en octobre seulement. Les seules fleurs consommées en dehors du mois de mai étaient les fleurs
415 mâles de noisetier (*Corylus sp.*), présentes sur les branches distribuées par les soigneurs.

416 4. Composition nutritionnelle des aliments consommés

417 4.1. Apports en micro et macronutriments par rapport à la ration

418 Les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales (Figure 4) expliquaient 44,1
419 % de la variance totale des treize variables nutritionnelles (Annexe 1). La dimension 1 (29,4 %)
420 était corrélée positivement au phosphore (P) (loading = 0,91), aux protéines brutes (CP)
421 (loading = 0,82), au cuivre (Cu) (loading = 0,70), au sodium (Na) (loading = 0,57), aux matières
422 grasses brutes (Cfat) (loading = 0,53), au potassium (K) (loading = 0,49) et au fer (Fe) (loading
423 = 0,40). Elle était aussi corrélée de façon négative aux fibres brutes (Cfib) (loading = -0,60) et
424 au calcium (Ca) (loading = -0,54). La dimension 2 était corrélée positivement au zinc (Zn)
425 (loading = 0,54), au fer (Fe) (loading = 0,49), au calcium (Ca) (loading = 0,48) et négativement
426 aux matières grasses brutes (Cfat) (loading = -0,38), au magnésium (Mg) (loading = -0,39) et
427 aux cendres (Ash) (loading = -0,77). Tous les aliments se situaient dans une gamme de valeurs
428 proches, en dehors de deux aliments particuliers et la ration moyenne. Parmi les aliments
429 consommés de façon opportuniste et ceux distribués hors ration, seuls le champignon (coprin
430 chevelu, *Coprinus comatus*) (OP) et l'écorce de saule (*Salix caprea*) consommée en janvier
431 (HR) se démarquaient (deux points aux valeurs extrêmes dans la Figure 4). Les fortes teneurs
432 en zinc et en fer du coprin chevelu expliquent sa particularité sur la dimension 1 et sa forte
433 teneur en protéine explique sa position sur la dimension 2 (Annexe 1). La position particulière
434 de l'écorce de saule consommée en janvier sur les deux dimensions s'explique par sa forte
435 teneur en calcium. La ration moyenne occupait également une position particulière. On pouvait
436 donc voir que sa composition (Annexe 1) était notamment faible en fibres (10,4 % MS), calcium

437 (8400 mg/kg) et manganèse (29,9 mg/kg) et forte en matières grasses brutes (8,8 % MS) par
 438 rapport aux aliments consommés de façon opportuniste et aux aliments hors ration distribués
 439 par les soigneurs (hors coprin chevelu et écorce de saule consommée en janvier ayant des
 440 compositions particulières comme décrit ci-dessus). Les autres composantes nutritionnelles de
 441 la ration présentaient des valeurs élevées (Ash, CP, Cu, K, NA, P) à moyennes (Fe, Zn, Mg) par
 442 rapports aux autres aliments (Annexe 1).

443 **4.2. Variabilité saisonnière de la composition nutritionnelle des aliments**

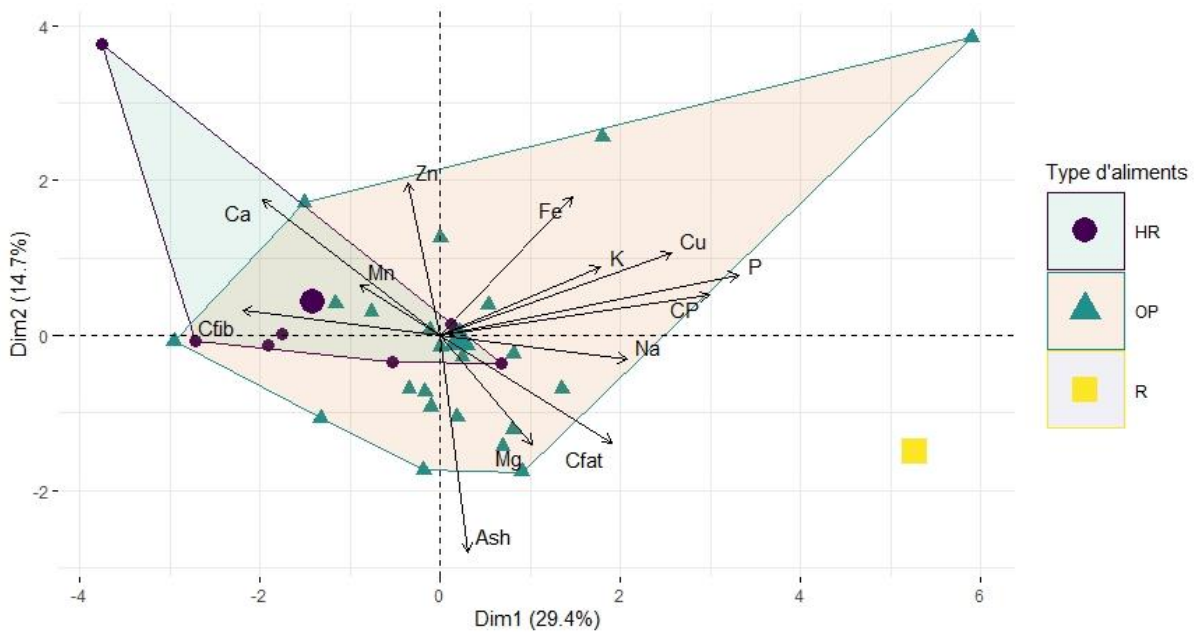
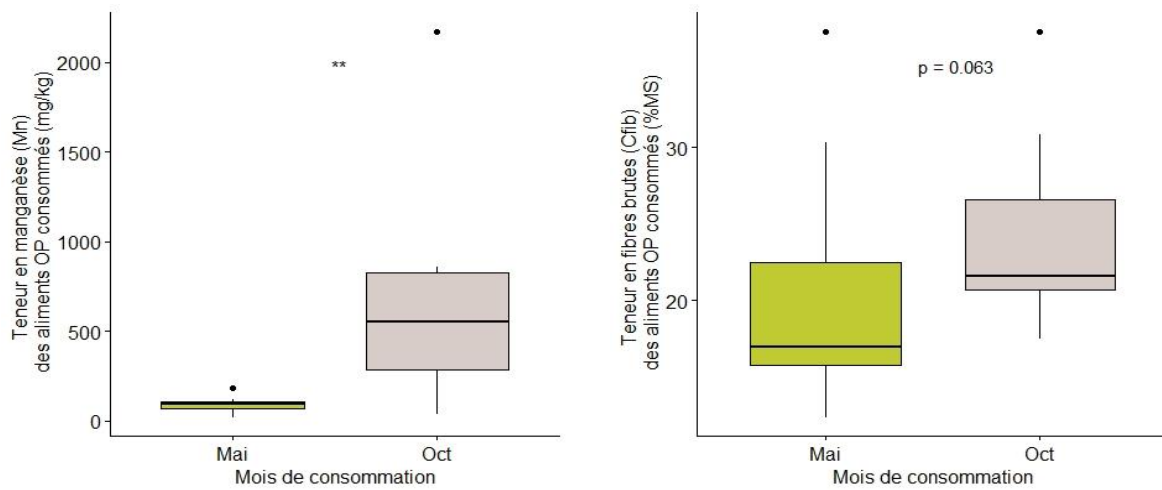


Figure 4 : Analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur treize variables nutritionnelles de la ration moyenne (R), des aliments distribués hors ration (HR) et des aliments consommés de façon opportuniste (OP) par les bonobos durant la période d'étude. (Ash : cendres, CP : protéines brutes, Cfat : matières grasses brutes, Cfib : fibres brutes, Ca : calcium, Cu : cuivre, Fe : fer, K : potassium, Mg : magnésium, Mn : manganèse, Na : sodium, P : phosphore, Zn : zinc). Le point violet et le triangle vert de plus grande taille correspondent aux points moyens de chaque catégorie (i.e., coordonnées moyennes pour chacune des variables).

444 **sélectionnés dans l'enclos**

445 Les comparaisons des variables nutritionnelles entre les aliments consommés en octobre et mai
 446 ont montré une teneur significativement inférieure en manganèse en octobre par rapport à mai
 447 (test de la somme des rangs de Wilcoxon : $W=11$; $p=0,005$) ainsi qu'une tendance dans le même
 448 sens concernant la teneur en fibres brutes (test de la somme des rangs de Wilcoxon : $W=19,5$;

449 p=0,063) (Figure 5). Les autres variables nutritionnelles ne différaient pas significativement
450 (tests de la somme des rangs de Wilcoxon : p>0,05).



451 Figure 5 : Boxplot des teneurs en manganèse (mg/kg) (gauche) et en fibres brutes (Cfib)
452 (droite) des aliments consommés de façon opportuniste (OP) en octobre et en mai. La
453 différence est significative (test de la somme des rangs de Wilcoxon : **: p<0,05) pour le
454 manganèse et présente une tendance pour les fibres brutes (test de la somme des rangs de
455 Wilcoxon : p=0,063).

452 5. Abondance relative des espèces sélectionnées dans l'enclos extérieur

453 Sur les 20 aliments recensés dans les données focales comme aliments consommés de façon
454 opportuniste (OP), 10 espèces correspondant à 18 aliments étaient représentées dans le
455 recensement botanique (hormis le Coprin chevelu, non présent en mai et l'herbe dont la
456 composition en espèces est non définie) (Tableau 4). Les arbres représentés avaient une densité
457 plus faible que les buissons mais leur aire basale était importante, celle du châtaignier (*Castanea*
458 *sativa*) dominant largement les autres espèces. Tous les arbres étaient consommés en octobre
459 mais seul le charme était consommé en mai et les autres espèces d'arbres étaient abandonnées
460 au profit du genêt (*Cytisus scoparius*), très abondant dans l'enclos. L'aubépine et les herbacées
461 consommées en mai étaient en revanche peu représentées dans l'enclos. La consommation en
462 octobre semblait donc orientée vers des espèces abondantes tandis que la consommation en mai
463 était plus diversifiée, portant sur des espèces abondantes (charme et genêt) et des espèces peu

464 abondantes à rares comme les herbacées et l'aubépine (*Crataegus sp.*), espèces peu abondantes

465 à rares.

466 *Tableau 4 : Densité (/m²) et aire basale (m²) des arbres et buissons (A) recensés sur les transects et nombre de parcelles de présence et*
 467 *couverture au sol des herbacées sur chaque parcelle de présence (H). Seules les espèces consommées par les bonobos au cours de l'étude sont*
 468 *indiquées, ainsi que la proportion de temps d'alimentation correspondante pour chaque saison (PTA). Les cases grisées indiquent les espèces*
 469 *disponibles dans l'enclos à chaque saison (seulement en partie lorsque précisé, par exemple : bourgeons) (JF : jeune feuille, FE : feuille mature,*
 470 *EC : écorce, TG : tige, FL : fleur)*

Forme de vie	Nom scientifique	Nom vernaculaire	Partie(s) consommée(s)	N individus	Densité (/m ²)	Aire basale (m ²)	N parcelles (/10)	Couverture au sol	PTAjan (%)	PTAoct (%)	PTAmaj (%)
A	<i>Castanea sativa</i>	Châtaignier	FE	5	0,004	436,9				6,8	
A	<i>Carpinus sp.</i>	Charme	JF, FE, bourgeons	21	0,018	287,6			2,2 (bourgeons)	2,6 (FE)	29,8 (JF, FE)
A	<i>Acer campestre</i>	Erable champêtre	JF, FE	11	0,009	269,8				3,5	
A	<i>Quercus robur</i>	Chêne pédonculé	JF, FE, EC	12	0,010	102,4			(écorce)	6,4	1,6
A	<i>Crataegus sp.</i>	Aubépine	JF, FL	13	0,011	2,0					1,5
A	<i>Cytisus scoparius</i>	Genêt	pousse, FL	172	0,145						9,9
A	<i>Rubus sp.</i>	Ronces	FE, TG	189	0,159				7,5	0,1	0,3
H	<i>Iris pseudacorus</i>	Iris jaune	TG				1	20-50 %			4,3
H	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Marguerite	FL				2	<1 % et 1-5 %			0,4
H	<i>Dactylis glomerata</i>	Dactyle aggloméré	TG				1	<1 %			0,2

471

472 **Discussion**

473 L'écologie alimentaire des primates en parc zoologique, en dehors de la ration distribuée
474 quotidiennement, a fait l'objet de peu d'études malgré l'importance que représente la nutrition
475 des espèces hébergées. Cette étude a permis d'identifier une grande diversité d'aliments
476 consommés de façon opportuniste par le groupe de bonobos hébergé à la Vallée des Singes
477 (Romagne, France), dans leur enclos extérieur spontanément colonisé par la végétation
478 autochtone. Ces aliments sont complémentaires de la ration quotidienne, en temps
479 d'alimentation et en apports nutritionnels. Les résultats ont également montré que la sélection
480 de ces aliments varie selon les saisons et semble être influencée à la fois par leur densité dans
481 l'environnement et par leur composition nutritionnelle. Cette étude est une première approche
482 du comportement de consommation opportuniste par les bonobos dans leur enclos extérieur et
483 encourage à approfondir ce sujet en incluant la dimension sociale et individuelle.

484 **1. Consommation opportuniste d'aliments spontanément présents dans** 485 **l'environnement extérieur**

486 Notre première hypothèse supposait que les bonobos en parc zoologique consommaient une
487 grande variété d'aliments spontanément présents dans leur environnement extérieur, en
488 supplément de la ration quotidienne. En seulement trois mois d'observations à trois saisons
489 distinctes, nous avons identifié 49 aliments différents, appartenant à 15 familles et 26 espèces
490 distinctes. Seules huit de ces espèces ont déjà été recensées dans la littérature comme aliments
491 végétaux consommés par les bonobos en parc zoologique (Stevens, 2020) : *Acer sp.*, *Carpinus*
492 *sp.*, *Crataegus sp.*, *Quercus sp.*, *Rubus sp.*, *Phyllostachys sp.*, *Corylus sp.* et *Salix sp.*. Cette
493 étude permet donc d'ajouter 18 espèces à cette liste (voir Tableau 1). Parmi ces 49 aliments, 26
494 appartenant à 13 espèces étaient représentés dans nos observations focales. Six d'entre eux
495 étaient distribués par les soigneurs et non directement prélevés par les bonobos dans l'enclos
496 extérieur. Outre la diversité des espèces, les parties consommées étaient aussi multiples (feuilles

497 matures, jeunes feuilles, écorces, fleurs, jeunes pousses, tiges, bourgeons, plante entière). Mais
498 certains aliments présentaient une importance supérieure aux autres, les jeunes feuilles de
499 charme (*Carpinus sp.*) allant jusqu'à occuper 10 % du temps total d'alimentation sur la durée
500 de l'étude. La consommation opportuniste de ces espèces caractéristiques de la zone
501 géographique du parc zoologique souligne la flexibilité écologique et comportementale de cette
502 espèce, capable d'adapter son régime alimentaire aux ressources présentes dans les différents
503 habitats. Ces résultats contribuent à un champ de recherche peu étudié (Dierenfeld & McCann,
504 1999 ; Jaman et al., 2010 ; Jaman & Huffman, 2008 ; Stevens, 2020) et sont cohérents avec les
505 études menées chez plusieurs espèces de PNHs en captivité démontrant une consommation des
506 espèces végétales autochtones lorsqu'elles sont distribuées par les soigneurs dans l'enclos
507 (Campbell et al., 2001 chez des propithèques folivores ; Nijboer & Dierenfeld, 1996 chez
508 plusieurs espèces de colobinés asiatiques au régime diversifié en feuilles et fruits
509 principalement; Smith et al., 2014 chez des gorilles principalement folivores mais consommant
510 une quantité importante de fruits). Cependant, à l'exception des PNHs principalement folivores
511 pour lesquels les branchages et feuillages autochtones font partie de la ration quotidienne et
512 sont distribués en quantité importante et connue en parc zoologique (Campbell et al., 2001 ;
513 Smith et al., 2014), la proportion du régime représentée par les aliments consommés de façon
514 opportuniste et les branchages distribués hors ration est peu connue pour la plupart des PNHs
515 hébergés (Dierenfeld & McCann, 1999 ; Jaman et al., 2010 ; Jaman & Huffman, 2008). Cette
516 étude souligne donc la nécessité de prendre en considération la consommation de ces aliments,
517 certains d'entre eux constituant une part importante du régime alimentaire global.

518 **2. Complément nutritionnel et comportemental**

519 Notre seconde hypothèse était que cette consommation opportuniste constituait un complément
520 nutritionnel par rapport à la ration. Les analyses nutritionnelles réalisées sur les aliments
521 consommés de façon opportuniste et sur ceux distribués hors ration par les soigneurs ont montré

522 une composition très différente de celle de la ration moyenne. Par rapport à la ration, ces
523 aliments ont, sauf deux exceptions, une teneur plus forte en fibres, en calcium et en manganèse.
524 Les autres nutriments sont en concentration supérieures dans la ration, notamment les protéines
525 et matières grasses. La teneur en fibre de la ration moyenne (10,4%) se situant dans les limites
526 basses des recommandations chez les PNHs (entre 10 et 30 % selon les sources (Power et al.,
527 2012), 15 à 35 % chez le chimpanzé (Milton & Demment, 1988), voir aussi National Research
528 Council, 2003), cet apport supplémentaire en fibres présente un intérêt nutritionnel. Des études
529 menées sur plusieurs espèces de PNHs ont en effet montré l'intérêt de compléter la ration
530 avec des branchages, y compris pour les espèces consommant des fruits, afin de se rapprocher
531 des apports alimentaires observés en milieu naturel pour chacune des espèces hébergées en
532 captivité (Campbell et al., 2001 ; Nijboer & Dierenfeld, 1996 ; Smith et al., 2014). Le taux de
533 fibres trop peu élevé, souvent associé à une haute concentration en sucres solubles dans la
534 ration, peut constituer une cause importante de troubles nutritionnels tels que l'obésité et le
535 diabète ainsi que des troubles comportementaux, comme démontré dans plusieurs études
536 menées chez les PNHs (e.g., Cabana et al., 2018 chez les grands singes ; Smith et al., 2014 chez
537 les gorilles ; Strike & Feltrer, 2017 chez les Callitrichidés). Une perturbation et un
538 appauvrissement du microbiote intestinal suite à une baisse du taux de fibres dans l'alimentation
539 a également été démontré chez plusieurs espèces de PNHs en captivité, incluant des espèces
540 folivores et frugivores (10 espèces, voir Clayton et al., 2016). L'apport supplémentaire en fibres
541 par des branchages et des aliments végétaux consommés en extérieur peut donc représenter un
542 moyen intéressant pour l'amélioration de l'alimentation des populations hébergées en parc
543 zoologique. Les résultats de cette étude indiquent également la consommation d'un
544 champignon (*Coprinus comatus*) dans l'enclos, dont la composition nutritionnelle est très
545 intéressante avec un fort taux de protéine, de zinc et de fer. La mycophagie a été décrite en
546 milieu naturel chez les grands singes et plusieurs autres espèces de PNHs (e.g., Elliott et al.,

547 2020 ; Hanson et al., 2003) mais n'est, à notre connaissance, pas documentée chez les bonobos
548 en zoo. L'apport nutritionnel associé à l'importance en temps d'alimentation des aliments
549 consommés de façon opportuniste dans cette étude souligne la nécessité de réaliser des
550 recherches approfondies, notamment pour sélectionner plus précisément les espèces végétales
551 à privilégier en complément de la ration, que ce soit dans l'enclos ou en apport de branchages.

552 De plus, la ration ne représentait que la moitié du temps d'alimentation total sur les trois saisons
553 et l'autre moitié était répartie entre la consommation opportuniste d'aliments spontanément
554 présents dans l'enclos extérieur et celle des branches hors ration distribuées par les soigneurs.

555 Le complément apporté par les soigneurs n'était fourni que durant les saisons où les bonobos
556 ne pouvaient pas sortir suffisamment en raison du climat. Il permettait de maintenir un temps
557 d'alimentation équivalent entre les saisons et de rééquilibrer le budget temps en rapprochant le
558 temps d'alimentation du temps observé en milieu naturel pour cette espèce (37 %, Gérard,
559 2022). Mais même en hiver, période durant laquelle la disponibilité alimentaire est plus réduite
560 dans l'enclos (observation personnelle), les bonobos pouvaient consommer certains aliments
561 (e.g. herbe, bourgeons). Les aliments spontanément présents en extérieur et distribués hors
562 ration par les soigneurs constituent donc, non seulement un supplément nutritionnel, mais
563 également un moyen d'enrichissement et de diversification du répertoire comportemental très
564 efficace, comme démontré chez plusieurs espèces en parc zoologique (e.g., macaques japonais :
565 Jaman & Huffman, 2008, orang-outans : Birke, 2002) puisqu'ils doublent le temps passé à
566 l'alimentation dans le groupe. Enfin, les comportements de régurgitation-réingestion étaient
567 réduits en mai, période durant laquelle les bonobos passaient le plus de temps en extérieur. Ces
568 résultats sont cohérents avec des observations réalisées dans d'autres parc zoologiques chez les
569 bonobos (Stevens, 2020) et les chimpanzés (Struck et al., 2007) où les comportements de
570 coprophagie et de régurgitation-réingestion diminuaient lorsque des branchages étaient

571 distribués. Mais d'autres facteurs sont également à prendre en compte pour expliquer cette
572 diminution : plus d'espace, moins de tensions sociales, plus de possibilités de déplacements.

573 **3. Variabilité saisonnière et sélection alimentaire**

574 La dernière hypothèse de cette étude supposait que la sélection des aliments consommés dans
575 l'enclos extérieur était influencée par leur densité dans l'environnement et leur composition
576 nutritionnelle. Nos observations au printemps ont montré que les bonobos cessent leur
577 consommation de feuilles matures sur les arbres abondants dans l'enclos (charme, châtaignier,
578 érable, chêne) pour réorienter leur alimentation vers les jeunes feuilles de charme et des
579 buissons (espèces abondantes exceptée l'aubépine qui est rare) et les herbacées (espèces rares)
580 disponibles à cette saison. Ces observations devront être confirmées par un suivi phénologique
581 détaillé mais la faible diversité des aliments présents en octobre semble favoriser une
582 consommation basée sur l'abondance relative tandis que la grande diversité apportée par le
583 printemps autoriserait un degré de sélectivité plus important. Ce degré de sélectivité variable
584 en fonction des saisons et de la disponibilité alimentaire a aussi été observé chez les bonobos
585 en milieu naturel (Gérard, 2022) avec un changement d'alimentation incluant une modification
586 de la diversité des aliments consommés (voir aussi Hickmott et al., 2021 ; Kano & Mulavwa,
587 1984).

588 Les résultats nutritionnels obtenus dans cette étude montrent une teneur en manganèse et en
589 fibres brutes inférieure en moyenne dans les aliments consommés en mai par rapport aux
590 aliments consommés en octobre. Ce résultat est principalement lié à une forte teneur en
591 manganèse dans les feuilles matures de charme consommées en octobre, teneur très inférieure
592 dans les jeunes feuilles de charme consommées en mai. Ces résultats peuvent ainsi suggérer un
593 évitement de ces composants par les bonobos lorsque la disponibilité des ressources le permet
594 (e.g., consommation des jeunes feuilles lorsqu'elles sont disponibles plutôt que des feuilles
595 matures). Ce résultat est cohérent avec une étude récente réalisée en parc zoologique chez les

596 bonobos (Verspeek & Stevens, 2020), indiquant une corrélation négative entre préférence
597 alimentaire et plusieurs minéraux dont le manganèse. Il sera néanmoins important de contrôler
598 les interactions entre les différents nutriments car ce résultat peut aussi être une conséquence
599 de la sélection d'aliments qui contiennent d'autres nutriments (Laska et al., 2000 ; Verspeek &
600 Stevens, 2020), dont notamment les sucres solubles qui ne sont pas dosés dans cette étude
601 préliminaire.

602 Les bonobos semblaient également limiter leur consommation des aliments les plus riches en
603 fibres lorsque la diversité végétale disponible leur permettait de faire un choix alimentaire (en
604 mai). Ces résultats suggérant un évitement des aliments contenant les plus fortes concentrations
605 en fibres est largement décrit dans la littérature sur le genre *Pan* en parc zoologique et en milieu
606 naturel (e.g., Hohmann et al., 2006 ; Remis, 2002 ; Reynolds et al., 1998) et chez d'autres
607 espèces de PNHs (e.g., Barton & Whiten, 1994 chez les babouin olive, *Papio anubis*).
608 Néanmoins, l'apport complémentaire en fibres par les aliments consommés de façon
609 opportuniste par les bonobos est maintenu à chaque saison puisque tous les aliments analysés
610 dans cette étude possèdent une concentration en fibres supérieure à celle de la ration, qui est
611 dans les limites basses des recommandations (voir plus haut). Une évaluation quantitative des
612 apports nutritionnels, basés sur des taux d'ingestion, est nécessaire pour aller plus loin dans la
613 compréhension de ces variations saisonnières de sélection alimentaire. En effet, si le temps
614 d'alimentation apporte une bonne approximation de l'importance des aliments dans le régime
615 alimentaire des bonobos, le taux d'ingestion peut varier d'un aliment à l'autre et impacter les
616 apports nutritionnels représentés par chaque aliment.

617 **4. Limites et perspectives**

618 Cette étude pluridisciplinaire des comportements alimentaires en parc zoologique constitue une
619 première approche suggérant des facteurs potentiels de choix alimentaires et montre l'intérêt
620 d'approfondir les analyses nutritionnelles et de poursuivre les observations comportementales.

621 Le dosage des sucres solubles facilement digestibles, la précision de la nature et des teneurs en
622 fibres et l'analyse des métabolites secondaires seront nécessaires. Ces derniers ont un effet
623 répulsif pour de nombreux frugivores (Hohmann et al., 2006) mais peuvent aussi faire l'objet
624 d'un choix positif (effets médicaux et/ou potentialisateur de goût) comme démontré chez le
625 chimpanzé et d'autres espèces de PNHs (e.g., Huffman, 1997 ; Krief et al., 2005 ; Masi et al.,
626 2012), une évaluation plus précise du complément nutritionnel représenté par les aliments
627 consommés de façon opportuniste et ceux distribués par les soigneurs hors ration est nécessaire.
628 Le taux d'ingestion devra notamment être évalué par aliment et selon la période de la journée
629 en dénombrant le nombre de bouchées, converties en masse ingérée, par unité de temps (Barton
630 & Whiten, 1994). Ce protocole devra également être réalisé sur les aliments de la ration afin
631 d'obtenir non plus une valeur moyenne des apports nutritionnels de la ration calculée selon les
632 recommandations de l'Association Européenne des Zoos et Aquariums (EAZA) (Stevens,
633 2020) mais une évaluation des apports en macro et micronutriments basée sur les observations
634 directes d'ingestion individuelle.

635 Afin d'améliorer notre compréhension des facteurs de sélection des aliments dans l'enclos
636 extérieur, une comparaison entre aliments sélectionnés et non-sélectionnés devrait être réalisée
637 (Barton & Whiten, 1994 ; Hohmann et al., 2006). L'effort d'observation et de collecte devrait
638 être poursuivi durant une année complète afin de comparer la qualité nutritionnelle des mêmes
639 aliments lorsqu'ils sont consommés ou non consommés. La composition nutritionnelle peut en
640 effet être variable d'une saison à l'autre et constituer un facteur de sélection alimentaire
641 important (Jaman et al., 2010). De plus, il est possible que d'autres aliments, plus rarement
642 consommés, n'aient pas été détectés lors de cette étude, en raison de l'existence de zones peu
643 visibles et n'aient pas non plus été détectés par les soigneurs. Néanmoins, les aliments les plus
644 consommés durant les mois d'observation ont été recensés.

645 Enfin, l'alimentation ayant pour objectif de répondre aux besoins physiologiques des individus,
646 une évaluation de la variabilité individuelle dans ces comportements alimentaires serait
647 nécessaire pour améliorer notre compréhension de mécanismes de sélection alimentaire, en
648 fonction du sexe, de l'âge, du statut nutritionnel (gestation, lactation et croissance notamment)
649 et du statut social.

650 **Conclusion**

651 Cette étude sur la consommation opportuniste des bonobos hébergés en parc zoologique et ayant
652 accès à un enclos extérieur a permis de montrer l'importance comportementale et nutritionnelle
653 des aliments prélevés dans la végétation autochtone et complémentaires de la ration. Nos
654 résultats encouragent le maintien et le développement de ce type d'enclos comme
655 enrichissement contribuant au bien-être physiologique et comportemental des bonobos mais
656 également des autres espèces de PNHs hébergées. Cette étude originale d'un comportement de
657 consommation alimentaire opportuniste peu représenté dans la littérature sur les PNHs pourrait
658 donc aussi contribuer à l'adaptation de la ration alimentaire en fonction des saisons. L'étude du
659 régime alimentaire, réalisée en conditions plus contrôlées qu'en milieu naturel, et associée à
660 une évaluation des modalités d'utilisation de l'habitat et des interactions sociales (non traitées
661 ici) permettrait de mettre en évidence des variables d'influence (facteurs nutritionnels et
662 environnementaux) sur les choix alimentaires réalisés. Les différences et similitudes observées
663 entre cet environnement et le milieu naturel représentent une opportunité de mettre en évidence
664 la flexibilité écologique et comportementale de cette espèce en fonction de son habitat. Ces
665 connaissances sont nécessaires à l'amélioration des conditions d'hébergement des espèces en
666 parc zoologique, notamment pour l'aménagement des enclos et l'adaptation des rations
667 quotidiennes.

668

669 **Remerciements**

670 Nous remercions la Vallée des Singes (France), le directeur général Y. Decker pour son
671 hospitalité et pour nous avoir permis de mettre en œuvre nos protocoles dans son parc ainsi que
672 les soigneurs des bonobos, C. Michelet, F. Alexieff, et M. Lebrun. Nous remercions également
673 Donna Vanhauteghem (Department of Nutrition, Genetics and Ethology, Ghent University)
674 pour son aide précieuse avec les analyses nutritionnelles. C. Gérard remercie l'école doctorale
675 "Sciences de la Nature et de l'Homme : écologie et évolution" pour le financement de la thèse.

676

677 **Conflits d'intérêt**

678 Les auteurs déclarent n'avoir aucun conflit d'intérêt.

679

680 **Références**

681 Altmann, J. (1974). Observational study of behavior : Sampling methods. *Behaviour*, 49(3-4),
682 227-267. <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>

683 Badrian, N., & Malenky, R. K. (1984). Feeding Ecology of *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaire. In
684 R. L. Susman (Éd.), *The Pygmy Chimpanzee* (p. 275-299). Springer US.
685 https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0082-4_11

686 Barton, R. A., & Whiten, A. (1994). Reducing complex diets to simple rules : Food selection by olive
687 baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35(4), 283-293.
688 <https://doi.org/10.1007/BF00170709>

689 Beaune, D., Bretagnolle, F., Bollache, L., Bourson, C., Hohmann, G., & Fruth, B. (2013). Ecological
690 services performed by the bonobo (*Pan paniscus*) : Seed dispersal effectiveness in tropical
691 forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29(5), 367-380.
692 <https://doi.org/10.1017/S0266467413000515>

693 Beaune, D., Hohmann, G., Serckx, A., Sakamaki, T., Narat, V., & Fruth, B. (2017). How bonobo
694 communities deal with tannin rich fruits : Re-ingestion and other feeding processes.
695 *Behavioural Processes*, 142, 131-137. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.06.007>

696 Birke, L. (2002). Effects of Browse, Human Visitors and Noise on the Behaviour of Captive Orang
697 Utans. *Animal Welfare*, 11(2), 189-202.

698 Braun-Blanquet, J. (1932). Plant sociology.(translation by HS CONARD & GD FULLER). Mac Graw-Hill
699 Book Co. Inc. New York, 18, 439.

700 Cabana, F., Jasmi, R., & Maguire, R. (2018). Great ape nutrition : Low-sugar and high-fibre diets can
701 lead to increased natural behaviours, decreased regurgitation and reingestion, and reversal
702 of prediabetes. *International Zoo Yearbook*, 52(1), 48-61. <https://doi.org/10.1111/izy.12172>

703 Campbell, J. L., Glenn, K. M., Grossi, B., & Eisemann, J. H. (2001). Use of local North Carolina browse
704 species to supplement the diet of a captive colony of folivorous primates (*Propithecus* sp.).
705 *Zoo Biology*, 20(6), 447-461. <https://doi.org/10.1002/zoo.10007>

706 Chapman, C. A., Chapman, L. J., Rode, K. D., Hauck, E. M., & McDowell, L. R. (2003). Variation in the
707 Nutritional Value of Primate Foods : Among Trees, Time Periods, and Areas. *International*
708 *Journal of Primatology*, 24(2), 317-333. <https://doi.org/10.1023/A:1023049200150>

709 Clayton, J. B., Vangay, P., Huang, H., Ward, T., Hillmann, B. M., Al-Ghalith, G. A., Travis, D. A., Long, H.
710 T., Tuan, B. V., Minh, V. V., Cabana, F., Nadler, T., Toddes, B., Murphy, T., Glander, K. E.,
711 Johnson, T. J., & Knights, D. (2016). Captivity humanizes the primate microbiome.
712 *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(37), 10376-10381.
713 <https://doi.org/10.1073/pnas.1521835113>

714 Crissey, S. D., & Pribyl, L. S. (1997). Utilizing wild foraging ecology information to provide captive
715 primates with an appropriate diet. *Proceedings of the Nutrition Society*, 56(3), 1083-1094.
716 <https://doi.org/10.1079/PNS19970112>

717 Dierenfeld, E. S., & McCann, C. M. (1999). Nutrient composition of selected plant species consumed
718 by semi free-ranging lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) and ring-tailed lemurs (*Lemur*

719 catta) on St. Catherines Island, Georgia, U.S.A. *Zoo Biology*, 18(6), 481-494.
720 [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2361\(1999\)18:6<481::AID-ZOO3>3.0.CO;2-9](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2361(1999)18:6<481::AID-ZOO3>3.0.CO;2-9)

721 Elliott, T. F., Georgiev, A. V., Lokasola, A. L., & Smith, M. E. (2020). Hysterangium bonobo : A newly
722 described truffle species that is eaten by bonobos in the Democratic Republic of Congo.
723 *Mycologia*, 112(6), 1203-1211.

724 Emlen, J. M. (1966). The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*,
725 100(916), Article 916. <https://doi.org/10.1086/282455>

726 European Commission. (2009). Commission Regulation (EC) No 152/2009 of 27 January 2009 laying
727 down the methods of sampling and analysis for the official control of feed. *Official Journal of*
728 *the European Union*, 54(1; p. 2–54). <http://data.europa.eu/eli/reg/2009/152/oj>

729 Ganzhorn, J. U., Arrigo- Nelson, S. J., Carrai, V., Chalise, M. K., Donati, G., Droescher, I., Eppley, T. M.,
730 Irwin, M. T., Koch, F., Koenig, A., Kowalewski, M. M., Mowry, C. B., Patel, E. R., Pichon, C.,
731 Ralison, J., Reisdorff, C., Simmen, B., Stalenberg, E., Starrs, D., ... Foley, W. J. (2017). The
732 importance of protein in leaf selection of folivorous primates. *American Journal of*
733 *Primatology*, 79(4), 1-13. <https://doi.org/10.1002/ajp.22550>

734 Gérard, C. (2022). *Sélection alimentaire et répertoire de manipulation chez le bonobo (Pan paniscus)*
735 *en mosaïque forêt-savane et en parc zoologique* [Thèse de doctorat d'université]. Muséum
736 National d'Histoire Naturelle.

737 Graffam, W. S., & Dierenfeld, E. S. (1999). Zootrition : Windows compatible dietary management
738 software. *EAZA: Zoo Nutrition News*, 12-13.
739 [https://www.eaza.net/assets/Uploads/Nutrition/Nutrition-old-site-docs/EAZA-Zoo-Nutrition-](https://www.eaza.net/assets/Uploads/Nutrition/Nutrition-old-site-docs/EAZA-Zoo-Nutrition-News-1-99.pdf)
740 [News-1-99.pdf](https://www.eaza.net/assets/Uploads/Nutrition/Nutrition-old-site-docs/EAZA-Zoo-Nutrition-News-1-99.pdf)

741 Hansell, M., Åsberg, A., & Laska, M. (2020). Food preferences and nutrient composition in zoo-
742 housed ring-tailed lemurs, *Lemur catta*. *Physiology & Behavior*, 226, 113125.
743 <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2020.113125>

744 Hanson, A. M., Hodge, K. T., & Porter, L. M. (2003). Mycophagy among Primates. *Mycologist*, 17(1),
745 6-10. <https://doi.org/10.1017/S0269915X0300106X>

746 Hickmott, A. J., Waller, M. T., Wakefield, M. L., Malone, N., Brand, C. M., & White, F. J. (2021). A Test
747 of Foraging Models Using Dietary Diversity Indices for the Lomako Forest Bonobos. *Folia*
748 *Primatologica*, 92(4), 211-226. <https://doi.org/10.1159/000519722>

749 Hladik, C. M. (1975). Ecology, diet, and social patterning in Old and New World primates.
750 *Socioecology and psychology of primates*, 3-35.

751 Hohmann, G., Fowler, A., Sommer, V., & Ortmann, S. (2006). Frugivory and gregariousness of Salonga
752 bonobos and Gashaka chimpanzees : The influence of abundance and nutritional quality of
753 fruit. In G. Hohmann, M. M. Robbins, & C. Boesch (Éds.), *Feeding ecology in Apes and other*
754 *Primates* (p. 123-159). Cambridge University Press.

755 Huffman, M. A. (1997). Current evidence for self-medication in primates : A multidisciplinary
756 perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 104(S25), 171-200.
757 [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(1997\)25+<171::AID-AJPA7>3.0.CO;2-7](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(1997)25+<171::AID-AJPA7>3.0.CO;2-7)

758 Idani, G., Kuroda, S., Kano, T., & Asato, R. (1994). Floral Lists from Five Study Sites of Apes in the
759 African Tropical Forests. Flora and Vegetation of Wamba Forest, Central Zaire with Reference
760 to Bonobo (*Pan paniscus*) Foods. *Tropics*, 3(3-4), Article 3/4.
761 <https://doi.org/10.3759/tropics.3.309>

762 Jaman, M. F., & Huffman, M. A. (2008). Enclosure environment affects the activity budgets of captive
763 Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*, 70(12), 1133-1144.
764 <https://doi.org/10.1002/ajp.20612>

765 Jaman, M. F., Huffman, M. A., & Takemoto, H. (2010). The foraging behavior of Japanese macaques
766 *Macaca fuscata* in a forested enclosure : Effects of nutrient composition, energy and its
767 seasonal variation on the consumption of natural plant foods. *Current Zoology*, 56(2),
768 198-208. <https://doi.org/10.1093/czoolo/56.2.198>

769 Kano, T., & Mulavwa, M. (1984). Feeding ecology of the pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of
770 Wamba. In R. L. Susman (Éd.), *The Pygmy Chimpanzee* (p. 233-274). Springer New York, NY.

771 Krief, S., Hladik, C. M., & Haxaire, C. (2005). Ethnomedicinal and bioactive properties of plants
772 ingested by wild chimpanzees in Uganda. *Journal of Ethnopharmacology*, *101*(1-3), 1-15.
773 <https://doi.org/10.1016/j.jep.2005.03.024>

774 Laska, M., Hernandez Salazar, L. T., & Rodriguez Luna, E. (2000). Food preferences and nutrient
775 composition in captive spider monkeys, *Ateles geoffroyi*. *International Journal of*
776 *Primatology*, *21*(4), 671-683. <https://doi.org/10.1023/A:1005517421510>

777 Malenky, R. (1990). *Ecological factors affecting food choice and social organization in Pan paniscus*.
778 State University of New York at Stony Brook.

779 Masi, S., Gustafsson, E., Saint Jalme, M., Narat, V., Todd, A., Bomsel, M.-C., & Krief, S. (2012). Unusual
780 feeding behavior in wild great apes, a window to understand origins of self-medication in
781 humans : Role of sociality and physiology on learning process. *Physiology & Behavior*, *105*(2),
782 337-349. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2011.08.012>

783 Mellor, D. J., & Beausoleil, N. J. (2015). Extending the 'Five Domains' model for animal welfare
784 assessment to incorporate positive welfare states. *Animal Welfare*, *24*(3), 241-253.

785 Milton, K. (2006). Introduction : Nutritional ecology. In G. Hohmann, M. M. Robbins, & C. Boesch
786 (Éds.), *Feeding ecology in apes and other primates* (p. 381-396). Cambridge University Press.

787 Milton, K., & Demment, M. W. (1988). Digestion and passage kinetics of chimpanzees fed high and
788 low fiber diets and comparison with human data. *The Journal of nutrition*, *118*(9), 1082-1088.
789 <https://doi.org/10.1093/jn/118.9.1082>

790 National Research Council. (2003). *Nutrient requirements of nonhuman primates : Second Revised*
791 *Edition*. National Academies Press. <https://doi.org/10.17226/9826>.

792 Nijboer, J., & Dierenfeld, E. S. (1996). Comparison of diets fed to southeast Asian colobines in North
793 American and European zoos, with emphasis on temperate browse composition. *Zoo Biology*,

794 15(5), 499-507. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2361\(1996\)15:5<499::AID-](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2361(1996)15:5<499::AID-)
795 [ZOO6>3.0.CO;2-6](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2361(1996)15:5<499::AID-ZOO6>3.0.CO;2-6)

796 Pontzer, H., & Wrangham, R. W. (2006). Ontogeny of Ranging in Wild Chimpanzees. *International*
797 *Journal of Primatology*, 27(1), 295-309. <https://doi.org/10.1007/s10764-005-9011-2>

798 Power, M. L., Toddes, B., & Koutsos, L. (2012). Nutrient requirements and dietary husbandry
799 principles for captive nonhuman primates. In C. R. Abee, K. Mansfield, S. Tardif, & T. Morris
800 (Éds.), *Nonhuman Primates in Biomedical Research : Biology and Management* (p. 269-286).
801 Academic Press; Elsevier. DOI:10.1016/B978-0-12-381365-7.00010-8

802 Prache, S., Gordon, I. J., & Rook, A. J. (1998). Foraging behaviour and diet selection in domestic
803 herbivores. *Annales de Zootechnie*, 47(5-6), 335-345.
804 <https://doi.org/10.1051/animres:19980502>

805 Remis, M. (2002). Food preferences among captive western gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) and
806 chimpanzees (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology*, 23(2), 231-249.
807 <https://doi.org/10.1023/A:1013837426426>

808 Reynolds, V., Plumptre, A., Greenham, J., & Harborne, J. (1998). Condensed tannins and sugars in the
809 diet of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo Forest, Uganda.
810 *Oecologia*, 115(3), 331-336. <https://doi.org/10.1007/s004420050524>

811 Righini, N. (2017). Recent advances in primate nutritional ecology. *American Journal of Primatology*,
812 79(4), Article 4. <https://doi.org/10.1002/ajp.22634>

813 Rodman, P. S. (2002). Plants of the Apes : Is There a Hominoid Model for the Origins. In P. S. Ungar &
814 M. F. Teaford (Éds.), *Human diet : Its origin and evolution* (p. 77-109). Bergin & Garvey,
815 WestPoint, CT.

816 Rothman, J. M., Chapman, C. A., Struhsaker, T. T., Raubenheimer, D., Twinomugisha, D., &
817 Waterman, P. G. (2015). Long-term declines in nutritional quality of tropical leaves. *Ecology*,
818 96(3), 873-878. <https://doi.org/10.1890/14-0391.1>

819 Sabater Pi, J., & Veà, J. (1994). Comparative inventory of foods consumed by the wild pygmy
820 chimpanzee (*Pan paniscus*; Mammalia) in the Lilungu-Lokofe region of the Republic of Zaire.
821 *Journal of African Zoology*, 108(4), 381-396.

822 Schoener, T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual review of ecology and systematics*, 2(1),
823 Article 1. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101>

824 Smith, B. K., Remis, M. J., & Dierenfeld, E. S. (2014). Nutrition of the captive western lowland gorilla
825 (*Gorilla gorilla gorilla*) : A dietary survey. *Zoo Biology*, 33(5), 419-425.
826 <https://doi.org/10.1002/zoo.21158>

827 Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton university press.

828 Stevens, D. J. (2020). *EAZA Best Practice Guidelines Bonobo (Pan paniscus)* (p. 287).

829 Strike, T. B., & Feltrer, Y. (2017). Long-term management of type 2 diabetes mellitus in callitrichids
830 with oral anti-hyperglycaemic medication. *International Zoo Yearbook*, 51(1), 258-268.
831 <https://doi.org/10.1111/izy.12154>

832 Struck, K., Videan, E. N., Fritz, J., & Murphy, J. (2007). Attempting to reduce regurgitation and
833 reingestion in a captive chimpanzee through increased feeding opportunities : A case study.
834 *Lab Animal*, 36(1), 35-38. <https://doi.org/10.1038/lab0107-35>

835 Takemoto, H. (2003). Phytochemical determination for leaf food choice by wild chimpanzees in
836 Guinea, Bossou. *Journal of Chemical Ecology*, 29(11), 2551-2573.
837 <https://doi.org/10.1023/A:1026366119705>

838 Verspeek, J., & Stevens, J. M. (2020). Food preference and nutrient composition in captive bonobos
839 (*Pan paniscus*). *Primates*, 61(5), 661-671. <https://doi.org/10.1007/s10329-020-00813-6>

840 Windley, H. R., Starrs, D., Stalenberg, E., Rothman, J. M., Ganzhorn, J. U., & Foley, W. J. (2022). Plant
841 secondary metabolites and primate food choices : A meta-analysis and future directions.
842 *American Journal of Primatology*, 84(8), e23397. <https://doi.org/10.1002/ajp.23397>

843