



HAL
open science

Sélection alimentaire et répertoire de manipulation chez le bonobo (*Pan paniscus*) en mosaïque forêt-savane et en parc zoologique

Caroline Gerard

► To cite this version:

Caroline Gerard. Sélection alimentaire et répertoire de manipulation chez le bonobo (*Pan paniscus*) en mosaïque forêt-savane et en parc zoologique. Anthropologie biologique. Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, 2022. Français. NNT : . tel-04268287

HAL Id: tel-04268287

<https://hal.science/tel-04268287v1>

Submitted on 2 Nov 2023

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.

Copyright



MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2022

N°attribué par la bibliothèque

|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Anthropologie biologique

Présentée et soutenue publiquement par

Caroline GERARD

Le 14 décembre 2022

Sélection alimentaire et répertoire de manipulation chez le bonobo (*Pan paniscus*) en mosaïque forêt-savane et en parc zoologique

Sous la direction de :

Bruno SIMMEN et Victor NARAT

JURY :

Mme Barbara FRUTH	Professeure, Max Planck Institute of Animal Behavior, Konstanz, Germany	Rapporteuse
Mme Marie CHARPENTIER	Directrice de recherche, Institut des Sciences de l'Evolution, CNRS, Montpellier, France	Rapporteuse
Mme Emmanuelle POUYDEBAT	Directrice de recherche, CNRS, MNHN, Paris, France	Présidente
M. Jean MALEKANI	Professeur, Faculté des Sciences, Université de Kinshasa, RD Congo	Examineur
M. Bruno SIMMEN	Chargé de recherche, CNRS, MNHN, Paris, France	Directeur
M. Victor NARAT	Chargé de recherche, CNRS, MNHN, Paris, France	Co-encadrant

Remerciements

Mes premiers remerciements vont aux membres du jury, qui ont accepté de mettre leur expertise scientifique au service de l'évaluation de cette thèse et de partager avec moi leur savoir et leur expérience. Merci aux rapportrices Barbara Fruth (Professeure, Max Planck Institute of Animal Behavior) et Marie Charpentier (Directrice de recherche, Institut des Sciences de l'Evolution, CNRS) ainsi qu'aux examinateur·rice·s Emmanuelle Pouydebat (Directrice de recherche, CNRS, MNHN, Université Paris Cité) et Jean Malekani (Professeur, Université de Kinshasa, RD Congo).

Une profonde gratitude à mes deux directeurs, Bruno Simmen et Victor Narat, pour cette chance incroyable qu'ils m'ont offerte de travailler sur un sujet qui me passionnait depuis de nombreuses années et de m'avoir fait confiance et guidée durant cette thèse. Merci de m'avoir tant appris et de m'avoir offert le socle nécessaire pour associer plaisir et qualité dans mon travail de recherche présent et à venir. Malgré tous les obstacles, merci à Victor d'avoir bataillé pour partager avec moi ce terrain à Manzano qui restera une expérience personnelle et professionnelle inoubliable.

Ces recherches n'auraient pas pu être menées à bien sans les multiples soutiens financiers que j'ai eu l'honneur de recevoir : merci à l'Ecole Doctorale 227 *Sciences de la nature et de l'Homme : évolution et écologie* (bourse doctorale), au Muséum National d'Histoire Naturelle (ATM), à l'UMR 7206 Eco-anthropologie ainsi qu'à la Société Francophone de Primatologie (bourse de recherche en 2021).

Au-delà du soutien financier, la collaboration technique a été importante durant ces recherches et je tiens à remercier le Plateau de Paléogénomique et de Génétique Moléculaire (P2GM) et plus particulièrement Amélie Chimène, Sophie Lafosse et José Utge (UMR 7206 Eco-Anthropologie). Je remercie également Geert Janssens et Donna Vanhauteghem du laboratoire du Département de Sciences Vétérinaires et Biosciences de l'Université de Gand (Belgique) ainsi que Sarah Depauw (Laboratoire de nutrition animale, Faculté de médecine vétérinaire, Université de Gand, Belgique).

De nombreux aspects méthodologiques auraient été bien difficiles sans elle, donc je remercie sincèrement Flora Pennec (Ingénieure de recherche CNRS, UMR 7206 Eco-Anthropologie) pour ses compétences techniques et sa connaissance du terrain, qu'elle a accepté de partager avec moi. Merci à Victor et Flora pour leur bienveillance et leur disponibilité à tout moment.

Un grand merci à Marc Tang-Allassonière (Chargé de recherche CNRS, UMR 7206 Eco-Anthropologie) pour son aide en bioinformatique et son intérêt pour le projet. Merci pour sa pédagogie incroyable.

Pour leur partage scientifique et également technique, je remercie tous les membres de mon comité de thèse qui ont été autant d'alliés précieux dans la construction et l'ajustement de ce projet au cours du temps. Merci à Shelly Masi (Maîtresse de conférences MNHN, UMR 7206 Eco-Anthropologie) d'avoir partagé avec moi sa longue expérience de terrain et ses conseils scientifique et méthodologiques. Merci pour son soutien individuel dans les moments plus difficiles. Merci à Bernard Riera (Chargé de recherche CNRS, UMR 7179 Mecadev) de m'avoir faite profiter de son immense savoir sur l'écologie forestière, ses conseils détaillés et sa disponibilité, qui m'ont aidée à appréhender une discipline de recherche bien éloignée de ma formation initiale. Un grand merci à Ameline Bardo (Post-doctorante, UMR 7194 Histoire naturelle de l'Homme préhistorique) qui, au-delà de sa place dans mon comité, a aussi endossé un véritable rôle d'encadrement sur le volet manipulation de cette thèse. Merci pour tout ce qu'elle m'a enseignée, pour sa bienveillance et sa disponibilité. Merci à Samuel Pavard (Professeur MNHN, UMR 7206 Eco-Anthropologie) pour ses conseils pratiques et rationnels qui m'ont beaucoup aidée à rédiger cette thèse sereinement.

Ces travaux de recherche et les missions de terrain en particulier représentent une charge administrative importante et sans laquelle rien n'est possible, donc je remercie infiniment Florence Loiseau, Taouès Lahrem et Sylvie Ofranc pour leur patience et leur aide.

Je tiens plus généralement à remercier toutes les personnes qui ont rendu ces missions de terrain possible et dans de bonnes conditions. A la Vallée des Singes, je remercie Jean-Pascal Guéry (Directeur général adjoint) qui a accepté ce projet avec optimisme et m'a accueillie chaleureusement. Je remercie particulièrement les soigneurs des bonobos : Carole

Michelet, Franck Alexief et Marielle Lebrun. Merci d'avoir partagé leur expérience avec moi et pour leur participation à mes protocoles de recherche. Merci pour leur bienveillance, leur curiosité et leur enthousiasme. Et merci pour le travail acharné qu'ils font chaque jour pour le bien-être des bonobos dont ils prennent soin.

Je tiens également à remercier Mélissa Anne, pour son aide à la collecte des données et des échantillons végétaux durant l'une de mes missions à la Vallée des Singes. Merci pour sa patience, son travail de qualité et tous les bons moments partagés.

Je remercie chaleureusement tous les membres de l'ONG Mbou-Mon-Tour (MMT), à commencer par le président Jean-Christophe Bokika Ngawolo. Merci d'avoir accepté de m'accueillir et d'avoir partagé avec moi son engagement pour la protection de la forêt et le développement local. Merci à Innocent Léti, coordinateur de terrain, pour son accueil soigné et chaleureux à la ferme de MMT, ses réponses détaillées à mes nombreuses questions sur les coutumes locales et tous nos moments d'échanges si passionnants. Merci d'avoir accompagné les trajets en pirogue qui resteront des souvenirs inestimables. Merci à Michel Ndende, première rencontre congolaise à l'aéroport de Kinshasa, de m'avoir mise en confiance dès mon arrivée et d'avoir accompagné mes derniers jours à Kinshasa. Merci pour sa bienveillance et sa bonne humeur. Merci à Claude Monghiemo et Valentin Omasombo, pour leur intérêt pour mes recherches et leur accueil à Kinshasa. Je remercie également Dieudonné Mangala pour son accompagnement à Kinshasa et pour la découverte de la cuisine locale. Melesi mingi.

Merci à Rigo et Molokaï de m'avoir conduit en sécurité jusqu'au site de terrain le long des berges du fleuve Congo.

Je remercie les chefs de terre coutumiers de Nkala et Embirima, qui m'ont offert leur protection et leur confiance. Un grand merci à tous les habitants d'Embirima pour leur accueil, leurs sourires et leur bienveillance à mon égard. Une pensée particulière pour Tantine, Sousou et Djonolo qui ont rendu mon quotidien si agréable. Eburu efawé.

Une mention spéciale aux assistants de terrain : Dzika Madzia, Beku Kulefa et Rémi N'sele Mpia Mbanga, merci pour leur travail, pour tout ce qu'ils m'ont appris et pour tous ces moments incroyables partagés avec les bonobos en forêt ; Mozungo Ngofuna, merci pour son aide précieuse sur les données et pour tout ce travail effectué en amont de ma mission, sans lequel une grande partie de cette thèse n'aurait pas été possible ; et Osa Otsiu Epany, une pensée émue et un grand merci pour son travail soigné qui a été tout aussi important pour

cette thèse. Je remercie également les pisteurs d'Embirima (Nyoka, Jeado, Boba, Mandeme, Enkani et Wazy) pour leur suivi des bonobos de Manzano.

Merci à tous les membres de l'UMR 7206 Eco-anthropologie de m'avoir accueillie et pour tout ce que j'ai pu apprendre à leur contact. Merci à Evelyne Heyer, directrice de l'UMR 7206, pour son soutien actif et sa bienveillance. Merci à toute l'équipe Interactions Primates et Environnement (IPE) pour leur soutien, leurs encouragements et leur aide depuis la préparation du concours de l'école doctorale.

Merci à tous les doctorant·e·s et étudiant·e·s auprès desquels j'ai eu le plaisir de travailler durant ces trois ans. Merci pour la bonne humeur ambiante et les nombreux échanges. Mention spéciale à mes co-bureaux de la première heure, qui m'ont supportée jusqu'à la fin et sont devenues bien plus : Margaux, Hélène et Camille.

Un grand merci à mes amis, parisiens, dyonisiens et d'ailleurs, pour tous les bons moments passés ensemble ces trois dernières années, pour ces opportunités d'échappées provinciales qu'ils m'ont offertes, pour leurs visites dans la capitale et pour leur accueil *comme à la maison* à tout moment. Merci pour leur patience et leur soutien.

Une immense reconnaissance à mes parents, ma sœur et Jo, Hélène et Jean-Luc, qui m'ont encouragée jusqu'à la réalisation de mon rêve. Merci pour ces multiples refuges de paix qu'ils continuent à m'offrir et pour leur soutien sans faille.

Un remerciement spécial à ma petite nièce. L'heureuse promesse de son apparition dans nos vies a entouré la rédaction de ce manuscrit.

Affectueuses pensées pour mon grand-père dont le souvenir ému accompagne chaque étape importante de ma vie.

Note au lecteur

Cette thèse a pour objet l'étude de la recherche alimentaire chez les bonobos, définie comme allant de la sélection des ressources jusqu'à leur acquisition par saisie et manipulation avant leur ingestion, ainsi que sa variabilité intraspécifique. Le terme de stratégie est employé à plusieurs reprises dans ce manuscrit et indique un ensemble d'actions coordonnées. Bien que n'excluant pas la notion d'intentionnalité et de prise de décision, nous n'évaluons pas cette dimension dans nos observations et analyses.

Le manuscrit est construit en deux parties et quatre chapitres. **La première partie explore la sélection alimentaire chez les bonobos et sa variabilité temporelle en fonction de la disponibilité des ressources.** Le chapitre 1 se concentre sur un groupe de bonobos occupant un habitat particulier de mosaïque forêt-savane. Le chapitre 2 étudie un groupe de bonobos hébergé en parc zoologique mais ayant accès à un enclos extérieur colonisé par des espèces végétales autochtones.

La seconde partie s'intéresse aux capacités de manipulation spontanée des bonobos en contexte alimentaire. Le chapitre 3 étudie le répertoire de manipulation de cette espèce en parc zoologique ainsi que les différentes stratégies employées par les bonobos pour accéder aux ressources distribuées par les soigneurs. Une partie des résultats de ce chapitre a fait l'objet d'un article publié en 2022 et est présenté en fin de chapitre. Les résultats non publiés sont inclus dans le résumé détaillé en français, en première partie de chapitre. Le chapitre 4 analyse le répertoire de manipulation des bonobos en milieu naturel et le compare aux résultats obtenus en parc zoologique.

En plus de l'article publié, chaque chapitre présenté dans ce manuscrit fera l'objet d'un article qui sera soumis après la soutenance de thèse. Les chapitres ont donc été construits dans le but d'être lus de façon indépendante.

La numérotation des figures et tableaux dans l'article publié (chapitre 3) a été conservée afin de pouvoir le lire indépendamment. Les figures et tableaux du manuscrit sont en revanche numérotés de façon continue.

Les annexes sont présentées en fin de manuscrit, répertoriées et numérotées par chapitre.

Table des matières

Remerciements	i
Note au lecteur	vii
Liste des figures	xv
Liste des tableaux	xvii
Liste des abréviations	xix
Introduction générale	1
1. Cadre théorique de la thèse	2
1.1. Le défi de la recherche alimentaire chez les primates non-humains	3
<i>Des besoins nutritionnels à l'acquisition des ressources</i>	3
<i>Variabilité spatio-temporelle des ressources alimentaires</i>	5
<i>Les variations intraspécifiques, reflet d'une flexibilité écologique et comportementale</i>	6
1.2. Enjeux de conservation et de compréhension de l'évolution des hominidés	8
<i>Anticiper les adaptations des espèces aux changements environnementaux</i>	8
<i>Une meilleure compréhension de l'histoire évolutive</i>	9
1.3. Choix du modèle d'étude : le bonobo	10
<i>Le genre Pan et la dichotomie chimpanzé-bonobo</i>	10
<i>Le bonobo, espèce encore peu connue</i>	13
2. Objectifs de recherche et hypothèses	14
<i>Caractériser la diversité et la variabilité du régime alimentaire en mosaïque forêt-savane (1)</i>	16
<i>Caractériser la consommation opportuniste d'aliments autochtones en parc zoologique (2)</i>	17
<i>Décrire le répertoire de manipulation spontanée en contexte alimentaire (3)</i>	18
3. Sites d'étude et méthodologie pluridisciplinaire	19
3.1. Communauté de bonobos de Manzano (RD Congo)	19
3.2. Groupe de bonobos hébergé à la Vallée des Singes (Parc zoologique, France)	21
3.3. Une méthodologie pluridisciplinaire	22
<i>Identifier les aliments consommés par les bonobos et leur importance dans le régime alimentaire</i> ..	22
<i>Estimer les caractéristiques des aliments consommés</i>	23
<i>Evaluer ce qui est présent dans l'habitat, la disponibilité alimentaire et l'utilisation de l'habitat</i>	24
<i>Examiner comment ces aliments sont manipulés</i>	25

Première partie

Sélection alimentaire des bonobos selon leur environnement27

Chapitre 1 Diversité alimentaire et variabilité des ressources : sélection alimentaire par les bonobos (*Pan paniscus*) en mosaïque forêt-savane 29

Introduction	29
Matériel et méthodes	34
1. Site et sujets d'étude	34
2. Collecte de données.....	36
2.1. Paramètres environnementaux.....	36
2.1.1. Pluviométrie	36
2.1.2. Disponibilité alimentaire	36
2.2. Données comportementales	37
2.2.1. Aliments consommés et temps d'alimentation	37
2.2.2. Utilisation de l'habitat	38
3. Analyses des données.....	39
3.1. Indices de disponibilité alimentaire mensuelle	39
3.2. Diversité alimentaire et phénologie mensuelle	40
3.3. Données comportementales	41
3.4. Profils alimentaires	41
Résultats.....	42
1. Régime alimentaire des bonobos en mosaïque forêt-savane.....	42
1.1. Composition du régime alimentaire.....	42
1.2. Importance des aliments en temps d'alimentation	42
2. Variabilité mensuelle du régime alimentaire	44
2.1. Profils alimentaires	44
2.2. Changement de régime alimentaire entre chaque profil.....	46
2.2.1. Diversité alimentaire	46
2.2.2. Aliments dominant chaque profil.....	47
3. Changement de régime alimentaire et facteurs environnementaux.....	50
3.1. Pluviométrie.....	50
3.2. Disponibilité alimentaire.....	50

3.3. Utilisation de l'habitat.....	51
Discussion.....	52
1. Composition du régime alimentaire des bonobos de Manzano	53
2. Variabilité temporelle du régime alimentaire	54
3. Limites	57
Conclusion.....	58

Chapitre 2 Flexibilité alimentaire des bonobos en parc zoologique : consommation

opportuniste d'espèces végétales autochtones et complément nutritionnel 63

Introduction	63
Matériel et méthodes	66
1. Site et sujets d'étude	66
2. Données comportementales	67
3. Entretiens semi-directifs auprès des soigneurs animaliers	68
4. Echantillonnage pour analyses nutritionnelles.....	68
5. Recensement botanique de l'enclos extérieur	69
6. Analyses des données	71
6.1. Temps d'alimentation	71
6.2. Valeurs nutritionnelles des aliments consommés.....	71
6.3. Densité des arbres et buissons présents dans l'enclos extérieur et recouvrement au sol des espèces herbacées	72
Résultats.....	72
1. Diversité alimentaire hors ration (HR) et opportuniste (OP).....	72
2. Contribution des aliments hors ration (HR) et consommés de façon opportuniste (OP) au régime alimentaire global	73
3. Variabilité saisonnière	79
4. Composition nutritionnelle des aliments consommés	80
4.1. Apports en micro et macronutriments par rapport à la ration	80
4.2. Variabilité saisonnière de la composition nutritionnelle des aliments sélectionnés dans l'enclos.....	82
5. Abondance relative des espèces sélectionnées dans l'enclos extérieur.....	82
Discussion.....	85

1. Consommation opportuniste d'aliments spontanément présents dans l'environnement extérieur	85
2. Complément nutritionnel et comportemental.....	86
3. Variabilité saisonnière et sélection alimentaire	88
4. Limites et perspectives	89
Conclusion.....	90

Seconde partie

Acquisition et manipulation des ressources alimentaires par les bonobos95

Chapitre 3 Répertoire de manipulation spontanée des bonobos (*Pan paniscus*) en contexte alimentaire en parc zoologique : influence des propriétés physiques des aliments et de l'environnement sur les stratégies de manipulation 97

Introduction	97
Méthodes.....	102
1. Collecte des données	102
2. Analyse des données.....	103
2.1. Effet du sexe et de l'âge sur le répertoire de manipulation	103
2.2. Classification des aliments.....	103
2.3. Analyses séquentielles et profils de manipulation	104
2.4. Effort de manipulation et efficacité.....	105
Résultats et discussion	106
1. Répertoire de manipulation.....	106
2. Influence de l'âge et du sexe sur le répertoire de manipulation	107
3. Profils de manipulation	107
4. Effort de manipulation et efficacité.....	110
Article.....	115

Chapitre 4 Répertoire de manipulation alimentaire des bonobos (*Pan paniscus*) en milieu naturel : mise en évidence de différences avec une population captive 155

Introduction	155
Matériel et méthodes	159
1. Site et sujets d'étude	159

2.	Collecte de données.....	161
2.1.	Enregistrement vidéos	161
2.2.	Analyses des vidéos	161
2.3.	Postures manuelles et podales	162
2.4.	Associations de postures	163
3.	Analyse des données.....	163
3.1.	Evaluation du jeu de données collecté.....	163
3.2.	Effet de l'âge et du sexe.....	163
3.3.	Comparaison des répertoires de manipulation entre parc zoologique (Vallée des Singes) et milieu naturel (RD Congo)	164
	Résultats.....	164
1.	Evaluation du jeu de données.....	164
2.	Manipulations manuelles et podales.....	165
3.	Postures manuelles et podales	166
4.	Associations de postures et postures composées	176
5.	Comparaison des répertoires de manipulation entre milieu naturel (Manzano, RD Congo) et parc zoologique (Vallée des Singes, France).....	181
5.1.	Manipulations manuelles et podales.....	181
5.2.	Postures manuelles, podales et associations	182
	Discussion.....	183
1.	Un répertoire plus large en milieu naturel	184
2.	Postures préférées et similitudes au sein du genre Pan	185
3.	Une diversification du répertoire avec l'âge mais pas avec le sexe	187
	Conclusion.....	188

Discussion générale191

<i>Une capacité d'adaptation aux ressources présentes dans l'environnement (Quoi ?).....</i>	<i>194</i>
<i>Un régime alimentaire flexible dans le temps (Quand ?).....</i>	<i>197</i>
<i>Une possibilité d'adaptation à des habitats sub-optimaux (Où ?).....</i>	<i>199</i>
<i>Des capacités morpho-fonctionnelles et cognitives offrant de larges possibilités (Comment ?).....</i>	<i>201</i>
<i>Vers une considération du genre Pan dans son ensemble</i>	<i>202</i>
<i>Comprendre les modalités d'apprentissage pour explorer la variabilité intergroupe</i>	<i>205</i>

Références bibliographiques	211
Annexes du chapitre 1	245
Annexes du chapitre 2	260
Annexes du chapitre 3	262
Annexes du chapitre 4	270

Liste des figures

Les figures présentes dans l'article publié sont indiquées dans l'encadré

Figure 1 : Localisation des principaux sites d'étude des bonobos et du site de Manzano (adaptée de Pennec et al., 2020)	21
Figure 2 : Localisation du site d'étude de Manzano	35
Figure 3 : Dendrogramme	45
Figure 4 : Calendrier de la répartition des profils alimentaires entre mars 2016 et février 2020	45
Figure 5 : Courbes de raréfaction.....	46
Figure 6 : Boxplot des indices de diversité alimentaires de Shannon.....	47
Figure 7 : Contribution de chaque aliment consommé par les bonobos dans les deux profils alimentaires	48
Figure 8 : Boxplot des proportions d'alimentation mensuelles pour la tige <i>d'Haumania liebrechtsiana</i> dans les deux profils alimentaires	49
Figure 9 : Boxplot des proportions d'alimentation mensuelles pour le fruit de <i>Musanga cecropioides</i> dans les deux profils alimentaires	49
Figure 10 : Boxplot des proportions d'alimentation mensuelles pour le fruit de <i>Dialium angolense</i> dans les deux profils alimentaires.....	50
Figure 11 : Boxplot des indices de disponibilité mensuels (FAIm) des fruits mûrs et non mûrs de <i>Dialium angolense</i> dans les deux profils alimentaires	51
Figure 12 : Taux d'occupation des forêts mixtes à sous-bois ouvert (MFO) dans les deux profils alimentaires	52
Figure 13 : Carte de l'enclos extérieur des bonobos à La Vallée des Singes et disposition des transects et des parcelles de recensement botanique.	70
Figure 14 : Méthode employée pour les parcelles de recensement botanique de l'enclos extérieur des bonobos à La Vallée des Singes.....	70
Figure 15 : 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	79
Figure 16 : Analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur treize variables nutritionnelles	81

Figure 17 : Boxplot des teneurs en manganèse (mg/kg) (gauche) et en fibres brutes (Cfib) (droite) des aliments consommés de façon opportuniste (OP) en octobre et en mai 82

Figure 18 : Diagrammes en barres représentant la moyenne des proportions de chaque catégorie de postures dans les profils de manipulation 108

Figure 19 : Boxplot représentant l'effort de manipulation (A) et le score d'efficacité (B) des séquences de manipulation dans chaque modalité classe d'aliment-support..... 112

Article	
Manipulative repertoire of bonobos (<i>Pan paniscus</i>) in spontaneous feeding situation	
Figure 1. The three substrates of food manipulation in the bonobos' indoor enclosure in La Vallée des Singes (France):.....	121
Figure 2. Accumulation curves	125

Figure 20 : Localisation du site d'étude de Manzano 160

Figure 21 : Courbes d'accumulation..... 165

Liste des tableaux

Les tableaux présents dans l'article publié sont indiqués dans l'encadré

Tableau 1 : Aliments majoritaires dans le régime alimentaire global des bonobos de la communauté de Manzano (RDC) : temps d'alimentation supérieur à 1 % du temps total	43
Tableau 2 : Aliments consommés par les bonobos de façon opportuniste (OP) ou distribués hors ration par les soigneurs (HR) à La Vallée des Singes	74
Tableau 3 : Proportion des différents comportements d'alimentation des bonobos à la Vallée des Singes selon la période d'étude et contribution de chaque type d'aliment	76
Tableau 4 : Contribution des aliments consommés de façon opportuniste (OP) ou distribués hors ration par les soigneurs (HR) dans le régime alimentaire global et saisonnier des bonobos de La Vallée des Singes.....	77
Tableau 5 : Densité (/m ²) et aire basale (m ²) des arbres et buissons (A) recensés sur les transects et nombre de parcelles de présence et couverture au sol des herbacées sur chaque parcelle de présence (H).....	84
Tableau 6 : Distribution des profils de manipulation dans chaque modalité classe d'aliment-support	109

Article	
Manipulative repertoire of bonobos (<i>Pan paniscus</i>) in spontaneous feeding situation	
Table 1. Distribution and characteristics of the sample of manipulative sequences.	126
Table 2. Variability of grasping postures involving the hands	127
Table 3. Distribution and characteristics of the sample of manipulative sequences in every age category	131
Table 4. Variability of grasping postures involving the feet.....	131
Table 5. Variability of grip associations (in bimanual manipulation or compound grips) and grasping postures used in isolation	134

Tableau 7 : Nombre de séquences par catégorie d'âge et de sexe avec manipulations manuelles et avec manipulations podales.	168
Tableau 8 : Description des postures manuelles utilisées par les bonobos en contexte alimentaire à Manzano (RD Congo)	169

Tableau 9 : Description des postures podales (P) employées par les bonobos en contexte alimentaire à Manzano (RD Congo)	175
Tableau 10 : Postures manuelles et podales employées seules et en associations	177
Tableau 11 : Associations de postures manuelles correspondant à des postures composées (manipulations unimanuelles) uniquement ou également observées lors de manipulation bimanuelles.....	180

Liste des abréviations

ACP : Analyse en Composantes Principales

ATM : Actions Thématiques du Muséum

CAH : Classification Ascendante Hiérarchique

CFCL-RM : Concession Forestière des Communautés Locales de la Rivière Mbali

CNIL : Commission Nationale de l'Informatique et des Libertés

DBH : Diameter at Breast Height, Diamètre à Hauteur de poitrine

EAZA : Association Européenne des Zoos et Aquariums

FAI : Food Availability Index, Indice de disponibilité alimentaire

IUCN/UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

MMT : Mbou-Mon-Tour

MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle

MS : Matière Sèche

ONG : Organisation Non Gouvernementale

OFT : Optimal Foraging Theory, Théorie du Fourrage Optimal

PNHs : Primates Non Humains

RDC/ RD Congo : République Démocratique du Congo

TA/ PTA : Temps d'Alimentation/ Proportion du Temps d'Alimentation

SD : Standard Deviation, Ecart-type

SEM : Standard Error of the Mean, Erreur Standard de la Moyenne

UMR : Unité Mixte de Recherche

VDS : Vallée des Singes

*L'important était de recueillir le peu qu'il filtrerait du monde avant qu'il fit nuit, d'en contrôler le témoignage et, s'il se pouvait, d'en rectifier les erreurs.
En un sens, l'œil contrebalançait l'abîme.*

Marguerite Yourcenar, *L'Œuvre au Noir*.

Introduction générale



Enclos extérieur des bonobos à la Vallée des Singes, France (©M. Anne)

1. Cadre théorique de la thèse

Cette thèse vise à mieux comprendre les stratégies de recherche et d'acquisition alimentaire mises en place par les bonobos (*Pan paniscus*) selon les contraintes environnementales. Cette exploration de la variabilité intraspécifique et de la flexibilité écologique et comportementale est essentielle, non seulement pour améliorer notre connaissance de l'espèce, mais aussi pour contribuer à une meilleure compréhension des mécanismes évolutifs ayant eu lieu dans la lignée des hominidés (i.e., grands singes et humains ainsi que leurs ancêtres fossiles, Wood et al., 2011). En effet, le genre *Pan* est le taxon le plus proche de l'espèce humaine phylogénétiquement et partage des traits morphologiques, d'après les indices fossiles, avec les premiers hominidés (e.g., forme des phalanges de la main). L'analyse de la variabilité intraspécifique participe également à l'optimisation des projets de conservation de cette espèce *En danger* d'après la liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), en améliorant notre compréhension des réponses écologiques et comportementales des individus aux changements environnementaux liés aux activités anthropiques. Néanmoins, l'objectif de ce travail n'est pas de proposer des scénarios d'évolution des hominidés, ni des plans de gestion pour la conservation mais plutôt d'apporter des résultats qui pourront être utiles à ces deux enjeux. Au-delà de sa proximité phylogénétique avec l'humain, notre choix s'est porté sur le bonobo en raison de sa représentation mineure dans la littérature, en comparaison du chimpanzé (*Pan troglodytes*) notamment, et de la faible diversité des sites d'étude pour cette espèce. Les caractéristiques socio-écologiques contrastées entre les deux espèces en font également d'excellents modèles pour l'étude de la variabilité interspécifique écologique et comportementale et ses déterminants.

En étudiant deux groupes de bonobos, l'un en milieu naturel de mosaïque forêt-savane et le second hébergé en parc zoologique, nous avons opté pour une approche innovante et pluridisciplinaire, associant dans un même projet deux thématiques de recherche habituellement traitées séparément : l'écologie alimentaire et les capacités de manipulation liées à l'alimentation. La saisie, l'extraction, la stabilisation et/ou la transformation des aliments composent la phase finale de la recherche alimentaire, juste avant la consommation, et font donc partie intégrante des stratégies mises en place pour accéder aux ressources. En

développant ce travail de thèse avec une méthodologie associant écologie forestière (diversité végétale, fructification, saisonnalité), écologie alimentaire (utilisation de l'habitat, variations du régime, sélection alimentaire) et capacités morpho-fonctionnelles (manipulation), nous avons ainsi pu apporter des éléments nouveaux pour la compréhension des dynamiques écologiques existantes au sein du genre *Pan*.

1.1. Le défi de la recherche alimentaire chez les primates non-humains

Des besoins nutritionnels à l'acquisition des ressources

En milieu naturel, l'accès aux ressources alimentaires représente un enjeu majeur pour les espèces animales. L'alimentation est en effet en lien direct avec leur survie, leur reproduction, leur dynamique de population, leurs besoins en matière d'habitat et leurs systèmes sociaux. Les modèles socio-écologiques placent ainsi l'accès aux ressources alimentaires comme l'un des paramètres centraux (conjointement aux facteurs phylogénétiques et démographiques) dans le développement des stratégies socio-écologiques à l'échelle des espèces, des groupes mais également des individus (Robbins & Hohmann, 2006; Schoener, 1971; Snaith & Chapman, 2007; Sterck et al., 1997; Struhsaker, 1969; van Schaik, 1996; van Schaik & van Hooff, 1983; Wrangham, 1980). Si ces modèles sont aujourd'hui fortement remis en question en raison de leur tendance à englober tous les systèmes sociaux dans un modèle unique et minimiser certains facteurs importants (e.g., traits culturels et capacités cognitives), l'influence des caractéristiques environnementales et de la disponibilité alimentaire, présentes et passées, bien que non exclusive, n'est cependant pas contestée (Chapman & Rothman, 2009; Clutton-Brock & Janson, 2012; Dunbar, 1988; Koenig et al., 2013; Thierry, 2008). Les aliments disponibles dépendent fortement de l'habitat occupé et peuvent varier drastiquement selon les paramètres biotiques et abiotiques de l'environnement (formations végétales, altitude, pluviométrie, température, compétition interspécifique, etc.).

La complexité de la dynamique de recherche et de sélection alimentaire a été à l'origine de plusieurs modèles théoriques tentant d'en améliorer la compréhension. La théorie dominante est celle du fourragement optimal (OFT pour *Optimal Foraging Theory*) qui prédit que le choix alimentaire est basé sur un équilibre entre le temps et les efforts nécessaires pour

accéder aux ressources selon leur disponibilité spatio-temporelle et les apports nutritionnels pour l'individu, permettant de maximiser notamment le gain en énergie nette (Barton & Whiten, 1994; Emlen, 1966; Schoener, 1971; Stephens & Krebs, 1986). La sélection alimentaire, selon cette théorie, serait donc le meilleur compromis entre dépense et gain, en composant avec toutes les variables individuelles, sociales et environnementales. La dépense inclut non seulement l'énergie investie dans la localisation et les déplacements mais également dans l'extraction de la ressource. Le gain dépend principalement de la qualité nutritionnelle de l'aliment consommé, en rapport avec les besoins et les capacités digestives de l'individu.

La multiplicité des régimes alimentaires et des systèmes sociaux décrits chez les primates non-humains (PNHs) en font un excellent modèle pour l'étude de la diversification des stratégies écologiques et comportementales et pour tester les modèles socio-écologiques. Ce taxon offre en effet un continuum entre un régime alimentaire spécialisé (au sens d'un type d'aliments unique, végétal ou animal) et l'inclusion d'une grande variété d'aliments dans le régime. Par ailleurs, les niches écologiques occupées par les PNHs sont diverses (e.g., arboricoles *versus* terrestre ; nocturne *versus* diurne ; territorialité *versus* faible fidélité au site). Les systèmes sociaux dans ce taxon présentent eux aussi des caractéristiques très diversifiées : e.g., égalitaire ou despotique ; fission-fusion ou cohésion ; philopatrie des mâles ou des femelles. Ces stratégies socio-écologiques peuvent en partie être influencées par le type de ressources exploité (mais pas seulement : e.g., prédation, taille corporelle, capacités cognitives). Les espèces exploitant des ressources alimentaires réparties en taches (i.e. *patch*) de taille variable (e.g., fruits) se trouvent en compétition intra et intergroupe mais aussi interspécifique, d'intensité plus ou moins grande selon la taille du *patch* exploité et un groupe de plus grande taille exploitera la ressource plus rapidement et devra donc se déplacer plus fréquemment et plus longtemps qu'un groupe de taille réduite (Chapman & Rothman, 2009; Wrangham et al., 1993). Cette compétition peut être renforcée par la présence de plusieurs espèces frugivores sympatriques, parmi les PNHs mais aussi d'autres taxons (e.g., autres mammifères et oiseaux) (e.g., Snodderly et al., 2019; Tutin & Fernandez, 1993; Yamagiwa & Basabose, 2006). La stratégie, tant alimentaire que sociale, adoptée par chacun des groupes semble donc varier selon la distribution, la taille et la densité des ressources consommées.

Variabilité spatio-temporelle des ressources alimentaires

La variabilité spatio-temporelle des ressources alimentaires peut être très importante selon l'habitat occupé. Les stratégies comportementales et écologiques développées pour y faire face sont très variables selon les espèces (e.g., migration, hibernation, changements d'alimentation). Chez les PNHs, la plupart des espèces occupent des habitats dans lesquels la variabilité saisonnière et inter-annuelle de disponibilité des ressources alimentaires est importante (Brockman & Schaik, 2005). Les PNHs principalement frugivores doivent notamment faire face à des périodes durant lesquelles les ressources alimentaires sont présentes en quantité réduite et/ou de façon plus dispersée dans l'habitat (Alberts et al., 2005; Knott, 2005), selon le rythme de fructification des espèces consommées (synchrones ou asynchrones) (Couralet et al., 2013). Cette variabilité limite la prédictibilité de l'environnement et impose des adaptations écologiques et comportementales. Les variations spatio-temporelles de la disponibilité alimentaire complexifient en effet la recherche alimentaire et l'acquisition de ces ressources peut s'avérer coûteuse en énergie investie notamment dans les déplacements. L'une des adaptations décrites chez ces espèces est la mémorisation de la localisation des ressources consommées. Cette stratégie implique alors non seulement une cognition spatiale mais également l'association d'indices (olfactifs, visuels ou sonores) relatifs à la période de disponibilité de chaque ressource (Milton, 2000; Trapanese et al., 2019; Zuberbühler & Janmaat, 2010). Toutefois, en période de raréfaction des ressources, ces stratégies peuvent s'avérer insuffisantes et des adaptations complémentaires doivent être mises en place pour assurer le maintien d'un apport nutritionnel en adéquation avec les besoins. Un changement de régime alimentaire, de rythme d'activité, de métabolisme, d'utilisation de l'habitat ou/et de dynamique sociale peut alors être observé en fonction des espèces (e.g., Doran, 1997; Fan & Jiang, 2008; Harrison & Marshall, 2011; Masi et al., 2015; Pennec et al., 2020; Potts et al., 2011; Trapanese et al., 2019).

Finalement, les stratégies écologiques et comportementales associées à la recherche alimentaire doivent donc permettre aux individus de déterminer quels aliments consommer (**Quoi ?** i.e., nature et qualité nutritionnelle), dans quel type d'habitat ou à quel endroit précis (**Où ?**), à quelle période de l'année et/ou de la journée (variabilité temporelle des ressources) ou à quel moment de leur histoire de vie (variabilité des besoins individuels) (**Quand ?**) et le

moyen d'y accéder (**Comment ?** i.e., extraction, manipulation et locomotion). L'étude des stratégies écologiques des bonobos dans cette thèse abordera ces quatre paramètres.

Les variations intraspécifiques, reflet d'une flexibilité écologique et comportementale

Au sein de son aire de répartition, une même espèce peut rencontrer des habitats variés et/ou hétérogènes (i.e., non uniformes sur l'ensemble de la zone considérée) et ainsi être confrontée à des contraintes de ressources spécifiques à chaque environnement. L'étude d'une même espèce ayant atteint un équilibre de population dans des habitats différents permet non seulement de tester la validité des modèles socio-écologiques (décrits plus haut) mais également d'avoir un aperçu des stratégies écologiques développées selon les environnements et ainsi évaluer la flexibilité écologique et comportementale de cette espèce (Powell, 2000). Les études sur l'écologie alimentaire des PNHs, menées sur des groupes occupant des habitats variables, révèlent l'existence de différences intraspécifiques importantes (e.g., *Alouatta spp.* : Bicca-Marques, 2003 ; *Colobus guereza* : Harris & Chapman, 2007 ; *Cercopithecus spp.* : Chapman et al., 2004 ; *Ateles spp.* : Russo et al., 2005).

Dans ce contexte, les grands singes constituent un modèle d'étude particulièrement intéressant pour plusieurs raisons. Tout d'abord, les stratégies adoptées chez les grands singes varient entre les espèces, les groupes étudiés et les périodes de l'année. Les aliments consommés par une même espèce sont variables entre les habitats et semblent être représentatifs des variations géographiques de la composition forestière pour certains auteurs (Rodman, 2002). Ainsi, le degré de frugivorie au sein d'une même espèce s'avère différent entre les groupes étudiés et les périodes de l'année (e.g., gorilles des montagnes, *Gorilla beringei* : Doran & McNeilage, 2001; Robbins et al., 2006 ; gorilles de l'ouest, *Gorilla gorilla* : Masi et al., 2015; Rogers et al., 2004 ; chimpanzés : Potts et al., 2011). La consommation d'aliments de réserve (i.e., aliments consommés seulement en période de raréfaction des autres ressources, Harrison & Marshall, 2011; Marshall & Wrangham, 2007) ne semble pas être une stratégie uniformément adoptée dans tous les environnements (e.g., orang-outans de Bornéo, *Pongo pygmaeus* : Galdikas et al., 1981; Knott, 1999, 1998 ; chimpanzés : Basabose, 2002; Tutin & Fernandez, 1993) et l'organisation quotidienne de la

recherche alimentaire varie fortement en fonction des conditions climatiques (e.g., chimpanzés en savane : Lindshield et al., 2021; Pruett & Bertolani, 2009; Wessling, Deschner, et al., 2018).

En plus de ces différences de sélection et de recherche alimentaire, les grands singes présentent aussi des différences dans la manière d'accéder aux ressources. Leurs capacités manipulatoires, plus variées et complexes que celle des autres mammifères (e.g., Bardo et al., 2017; Byrne et al., 2001; Christel, 1993; Christel et al., 1998; Crast et al., 2009; Jones-Engel & Bard, 1996; Marzke & Wullstein, 1996; Napier, 1960; Neufuss et al., 2018; Pouydebat et al., 2009, 2011), leur procurent un avantage majeur pour l'extraction d'aliments peu accessibles. L'acquisition de ressources complémentaires, difficilement accessibles sans manipulation mais hautement nutritives (e.g., insectes, noix et miel) représente alors un bénéfice rendu possible grâce à des techniques avancées d'extraction alimentaire, allant même jusqu'à l'utilisation d'objets de l'environnement pour en augmenter l'efficacité (Alcock, 1972; Sanz & Morgan, 2013). Ce comportement d'utilisation d'outils peut être défini comme « [...] l'emploi externe d'un objet environnemental libre pour modifier de façon plus efficace la forme, la position ou la condition d'un autre objet, d'un autre organisme ou de l'utilisateur lui-même lorsque l'utilisateur détient ou transporte l'outil juste avant ou durant son utilisation et est responsable de l'orientation appropriée et efficace de l'outil » (Beck, 1980, p.10). Considéré comme une adaptation fondamentale durant l'évolution des hominidés, ce comportement a fait l'objet d'une grande attention, pour tenter d'en comprendre les déterminants écologiques et morpho-fonctionnels, à travers des études comparatives chez les hominidés actuels (i.e., grands singes et humains). Les processus d'extraction varient d'une espèce à l'autre mais également d'un groupe à l'autre, parfois dans des environnements peu différents, excluant les explications écologiques et génétiques de la variation géographique du comportement et interrogeant la notion de culture chez ces espèces (e.g., Boesch, 2003; Byrne, 2007; Hohmann & Fruth, 2003; Koops et al., 2014).

Finalement, cette diversité écologique et comportementale chez les grands singes en a fait un modèle d'étude incontournable pour de multiples champs scientifiques, d'autant plus qu'il s'agit d'espèces emblématiques au cœur de deux enjeux majeurs : la conservation de la biodiversité et la recherche sur l'évolution humaine.

1.2. Enjeux de conservation et de compréhension de l'évolution des hominidés

Anticiper les adaptations des espèces aux changements environnementaux

Comprendre la dynamique d'utilisation des différents types de milieux par les individus est d'une importance capitale pour identifier les critères de viabilité des habitats et ainsi détecter des zones privilégiées pour la conservation de l'espèce (Sutherland, 1998). En effet, une large majorité des espèces actuellement menacées de disparition occupent des espaces soumis de manière croissante aux perturbations anthropiques et de plus en plus fragmentés. Evaluer la flexibilité écologique et comportementale des espèces peut nous permettre d'anticiper leur capacité d'adaptation face à ces bouleversements anthropiques, nous amenant ainsi à mettre en place des programmes de conservation adaptés et efficaces (McLennan et al., 2017; Strier, 2017).

Les PNHs sont particulièrement concernés par ces problématiques de conservation puisque 60 % des espèces sont actuellement menacées d'extinction (Estrada et al., 2017). Les grands singes en particulier sont des espèces centrales dans les questions de conservation puisqu'il s'agit à la fois d'espèces clefs de voûte (i.e., espèce dont l'activité favorise le développement de nombreuses autres espèces, parfois au-delà de ce qui serait attendu d'après sa biomasse et son abondance), parapluie (i.e., espèce dont la protection engendre celle de nombreuses autres espèces) et porte-drapeaux (i.e., espèce emblématique auprès du grand public et des autorités, dont l'image peut ainsi être utilisée pour les campagnes de conservation) (Simberloff, 1998). Ces espèces, placées en danger critiques d'extinction (gorille de l'est, gorille de l'ouest, orang-outan de Bornéo et orang-outan de Sumatra, *Pongo abelii*) ou en danger (chimpanzé et bonobo) dans la liste rouge de l'UICN (IUCN, 2022), n'éveillent pas seulement la curiosité des populations autochtones (Boesch et al., 2008; Giles-Vernick & Rupp, 2006) et occidentales (Albert et al., 2018; Riley Koenig et al., 2019), mais représentent également un intérêt majeur pour la communauté scientifique, dans les domaines de l'écologie, de l'éthologie et de l'évolution notamment (voir aussi le lien entre intérêts sociétaux et scientifiques, Jarić et al., 2019).

Une meilleure compréhension de l'histoire évolutive

Les indices fossiles des premiers hominins (humains modernes et ancêtres fossiles, e.g., *Australopithecus sediba*, *A. afarensis*, *Orrorin tugenensis*, *Paranthropus robustus*) indiquent que de multiples paramètres anatomiques ressemblaient en partie à ceux observés chez l'humain moderne tandis que d'autres étaient plus proches de ceux des grands singes actuels. La main, par exemple, était composée d'une mosaïque de caractères proches de la main humaine actuelle (e.g., pouce possédant des proportions similaires et la même forme d'articulations) et de caractères proches de celle des grands singes actuels (e.g. phalanges incurvées) (e.g., Almécija et al., 2010; Feix et al., 2015; Kivell, 2015; Kivell et al., 2011; Richmond et al., 2016; Tocheri et al., 2008). Les dents et les caractéristiques des mâchoires (i.e., allométrie, topographie, structure, biomécanisme, micro-abrasion et biochimie) sont aussi autant d'indices sur l'alimentation des premiers hominins et son évolution (Ungar & Sponheimer, 2013).

Pourtant, les caractères morphologiques et anatomiques ne nous informent pas suffisamment sur les volets comportementaux, cognitifs et physiologiques de ces espèces fossiles. L'étude du lien entre aspects morpho-fonctionnels et aspects comportementaux, sur les humains modernes et les grands singes actuels, représente alors un moyen de combler en partie ce manque (mais voir aussi les méthodes impliquant la génomique comparative, la parasitologie et l'écologie microbienne) (Ungar & Sponheimer, 2013; Walker, 2007). Les études comparatives entre l'humain et les grands singes, mais également avec les autres PNHs, nous ont permis d'associer des critères morphologiques avec un type de fonction. En ce qui concerne l'alimentation, la taille des dents (molaires en particulier) et des mâchoires ainsi que l'épaisseur de l'émail ont pu être associées à un type de régime alimentaire (Ungar & Sponheimer, 2013). La saisie d'un objet avec une posture manuelle de précision stable, comme celle employée chez l'humain (i.e., l'utilisation stable du pouce en opposition aux autres doigts et notamment à l'index) est reconnue comme étant associée au développement du muscle long fléchisseur du pouce (Marzke & Wullstein, 1996; Susman, 1998; van Leeuwen et al., 2018). Ces études comparatives entre humains modernes et grands singes actuels permettent en outre de mieux comprendre les déterminants écologiques et morpho-fonctionnels essentiels à l'utilisation d'outils (Bardo et al., 2017; Feix et al., 2015; Pouydebat

et al., 2008, 2011; Susman, 1998), comportement considéré comme une adaptation fondamentale durant l'évolution des hominidés.

Parmi les grands singes, le genre *Pan*, composé de deux espèces, le chimpanzé et le bonobo, est le plus proche phylogénétiquement du genre *Homo* dont l'humain moderne (*Homo sapiens*) est l'unique représentant actuel. D'après les études moléculaires, basées sur l'analyse des génomes et de l'ADN mitochondrial, la divergence entre les deux genres a été estimée entre 4 et 8 millions d'années (e.g., Chen & Li, 2001; Tocheri et al., 2008). Parmi les PNHs, ce genre représente donc un intérêt unique pour les recherches sur l'évolution humaine. Si les études comparatives entre le genre *Pan* et le genre *Homo* permettent d'interpréter les indices fossiles à notre disposition, elles permettent aussi de déterminer quels traits pouvaient déjà être présents chez l'ancêtre commun aux deux genres et quels processus évolutifs ont eu lieu plus tard au cours de l'évolution (Wrangham & Pilbeam, 2002). A plus courte échelle, les similitudes et différences entre le chimpanzé et le bonobo permettent de remonter à l'ancêtre commun entre les deux espèces, il y a environ un million d'années (Lobon et al., 2016; Won & Hey, 2005). Cette recherche de l'origine des traits morphologiques, physiologiques et comportementaux nous aident également à envisager les stratégies développées par les premiers hominidés en réponse aux caractéristiques biotiques et abiotiques de leur environnement et à leur variabilité temporelle, à court terme avec la variabilité saisonnière et inter-annuelle, mais également à plus long terme au cours des changements climatiques (données paléoclimatiques et paléoenvironnementales) (Stringer, 2000). Les chimpanzés ont été le modèle préférentiel pour l'étude de ces questionnements et la diversité des environnements qu'ils occupent et de leurs comportements est bien documentée. La diversité intraspécifique existante chez les bonobos est en revanche moins bien connue.

1.3. Choix du modèle d'étude : le bonobo

Le genre Pan et la dichotomie chimpanzé-bonobo

L'étude des deux espèces du genre *Pan* offre une opportunité précieuse de mieux comprendre les différences intra et interspécifiques existant entre des espèces très proches phylogénétiquement et proches de l'espèce humaine. Les deux espèces ont un régime

alimentaire majoritairement frugivore et leur système social repose sur la fission-fusion (i.e., division temporaire et variable du groupe de base en sous-groupe et réunion après quelques heures ou plusieurs jours) et la dispersion des femelles à l'adolescence (Hohmann & Fruth, 2002; Kano, 1982a; Kuroda, 1979; White, 1988). Néanmoins, malgré cette grande proximité socio-écologique, les chimpanzés et les bonobos présentent des différences de stratégies comportementales et sociales notables. Les différences les plus remarquables portent notamment sur les relations sociales entre les sexes (liens sociaux plus forts entre les femelles et entre les deux sexes chez les bonobos) (Furuichi, 1997), la fréquence des interactions agonistiques, plus réduite chez les bonobos que chez les chimpanzés (Doran, Jungers, et al., 2002) et enfin une taille relative de sous-groupes plus élevée chez les bonobos lors des périodes de fission (Furuichi, 2009). De plus, si bonobos et chimpanzés semblent avoir des capacités de manipulations très proches en captivité, l'utilisation d'outils chez les bonobos en milieu naturel est plus rare que chez les chimpanzés et n'a été mise en évidence que dans un contexte social ou de confort/protection, contrairement aux chimpanzés chez qui elle a souvent lieu en contexte alimentaire (Furuichi et al., 2015; Hohmann & Fruth, 2003; Ingmanson, 1996; Kano, 1982b; Nishida et al., 1999; Samuni et al., 2021).

L'une des hypothèses tentant actuellement d'expliquer ces différences socio-écologiques repose sur une plus grande stabilité des ressources alimentaires disponibles pour les bonobos (particulièrement les fruits et la végétation herbacée terrestre de haute qualité nutritionnelle) et une compétition alimentaire moins forte entre les individus, plus particulièrement chez les femelles (Doran, Jungers, et al., 2002; Sommer et al., 2011; Wrangham, 1986). En effet, selon l'hypothèse dominante de nécessité (*necessity hypothesis*), l'utilisation d'outils apparaîtrait en réponse à une limitation des ressources alimentaires dans la mesure où elle augmenterait l'accès à certaines d'entre elles (Fox et al., 1999; Furuichi et al., 2015; Koops et al., 2014). Il existe néanmoins d'autres hypothèses qui intègrent des éléments contextuels environnementaux (présence des matériaux utilisés comme outils et des ressources qui nécessitent leur utilisation) et sociaux (transmission sociale du comportement) qui favorisent l'émergence des comportements d'utilisation d'outils: l'hypothèse d'opportunité (*opportunity hypothesis*, Fox et al., 1999), l'hypothèse d'une profitabilité relative (*relative profitability hypothesis*, Rutz et al., 2010) et l'hypothèse de

l'invention (*invention hypothesis*, Fox et al., 2004). Nous discuterons nos résultats en regard de ces quatre hypothèses en fin de manuscrit.

Il est important de garder à l'esprit que le chimpanzé possède la plus grande aire de répartition parmi les grands singes (longitude: 15.5°E to 31.9°W; latitude: 13.5°N to 8.5°S (IUCN, 2016b) et a été étudié dans des habitats multiples, allant de la forêt continue (e.g., Boesch, 1996; Newton-Fisher, 2003; Tutin & Fernandez, 1993) à des habitats plus ouverts de savane (e.g., Lindshield et al., 2021; Pruett & Bertolani, 2009; Wessling, Deschner, et al., 2018). Quatre sous-espèces de chimpanzés, avec des répartitions géographiques distinctes, sont à ce jour identifiées : *P. troglodytes verus* en Afrique de l'Ouest, *P. t. troglodytes* en Afrique centrale, et *P. t. schweinfurthii* en Afrique de l'Est, *P. t. vellerosus*, au Nigeria et au Cameroun (Lobon et al., 2016). Leurs effectifs, toutes sous-espèces confondues, sont à ce jour estimés à 172 700 à 299 700 individus (IUCN, 2016b), contre 15 000 à 20 000 individus pour les bonobos (IUCN, 2016a). Le grand nombre d'études réalisées sur les chimpanzés a permis de révéler des variations socio-écologiques importantes entre les groupes étudiés (Doran, Jungers, et al., 2002; Kalan et al., 2020). Certains des groupes de chimpanzés n'ont par exemple jamais été décrits comme utilisant des outils en contexte alimentaire et la fréquence ainsi que les techniques employées varient entre les groupes qui en utilisent (Gruber et al., 2012; Kalan et al., 2020). La dichotomie entre les deux espèces sur l'utilisation des outils n'est donc pas si nette et les variations intraspécifiques sont à prendre en compte.

L'étude des différences entre chimpanzé et bonobo, mais également entre groupes de la même espèce, concernant l'utilisation des outils, nécessite d'étudier les capacités de manipulation, avec et sans outils, lors de la dernière étape de la recherche alimentaire avant consommation. Peu d'études de la manipulation ont été réalisées en condition alimentaire non expérimentale et hors utilisation d'outils chez les PNHs. Ces capacités de manipulation ont encore plus rarement été mises en lien avec les stratégies de recherche alimentaire. Pourtant, considérer la manipulation des aliments comme la phase finale de la recherche alimentaire est essentiel pour avoir une vision d'ensemble des stratégies écologiques mises en place par les groupes étudiés et comprendre où se situent les facteurs à l'origine des différences comportementales et écologiques observées entre les groupes et entre les espèces, particulièrement au sein du genre *Pan*.

Le bonobo, espèce encore peu connue

Si le chimpanzé a été étudié dans de nombreux types d'habitats (plus de 30 sites répartis dans au moins 13 pays : Caldecott & Miles, 2009), nos connaissances actuelles sur le bonobo sont beaucoup plus limitées. En effet, cette espèce est la dernière à avoir été découverte parmi les grands singes (Schwarz 1929, Herzfeld, 2007). Elle est endémique de la République Démocratique du Congo (IUCN, 2016a), son aire de répartition étant délimitée par le fleuve Congo et la rivière Kasai. De plus, la majeure partie de nos connaissances sur les bonobos reposent sur des études réalisées dans seulement quatre sites majeurs : Wamba (e.g. (Furuichi et al., 2012; Kano, 1982b, 1992; Kano & Mulavwa, 1984), Lomako (e.g. Badrian & Malenky, 1984; Fruth & Hohmann, 2003; Hohmann & Fruth, 2002; White, 1992), Luikotale (e.g. Beaune, Bretagnolle, Bollache, Bourson, et al., 2013; Beaune, Bretagnolle, Bollache, Hohmann, et al., 2013; Fruth et al., 2014; Hohmann et al., 2006) et Kokolopori (e.g., Lucchesi et al., 2021; Samuni et al., 2021; Wessling & Surbeck, 2021). Ces sites d'étude sont tous situés en zone de forêt continue associant principalement des forêts mixtes matures, des forêts en régénération et des forêts marécageuses. Si ces habitats sont majoritaires dans l'aire de répartition des bonobos, cette dernière comporte également des zones plus hétérogènes, composées d'une plus grande diversité de types d'habitats, incluant notamment des zones de mosaïques forêt-savane (Narat, Pennec, Simmen, et al., 2015; Pennec et al., 2020; Serckx et al., 2015; Thompson, 2002).

De nombreuses composantes des stratégies de recherche alimentaire restent inconnues chez cette espèce et nos connaissances sur sa flexibilité écologique et comportementale sont très limitées. L'un des manques majeurs dans la littérature est l'absence de description des capacités manipulatoires des bonobos en contexte alimentaire en milieu naturel : à ce jour, seules les études en captivité ont permis de mettre en évidence une grande dextérité manuelle chez cette espèce (Bardo et al., 2015, 2016; Boose et al., 2013; Gruber et al., 2010; Neufuss et al., 2017; Takeshita & Walraven, 1996; Toth et al., 1993; Visalberghi et al., 1995), permettant d'exploiter des ressources alimentaires difficiles d'accès. L'étape de manipulation de l'aliment avant sa consommation revêt pourtant une grande importance pour le succès alimentaire (Sustaita et al., 2013). Une vision complète des stratégies alimentaires développées par les bonobos requiert donc une analyse détaillée de leurs capacités manipulatoires en contexte alimentaire.

Au vu de la grande diversité écologique et comportementale existant entre les populations de chimpanzés, l'étude d'un plus grand nombre de groupes de bonobos, occupant des habitats diversifiés et représentatifs de leur aire de répartition, est nécessaire pour évaluer les différences intraspécifiques existantes et confirmer et compléter les similitudes et différences observées au sein du genre *Pan*. En étudiant les stratégies de recherche et d'acquisition alimentaire des bonobos dans un habitat de mosaïque forêt-savane et en parc zoologique, cette thèse contribue à la compréhension de la flexibilité écologique et comportementale de cette espèce.

2. Objectifs de recherche et hypothèses

Cette thèse se place dans un objectif de compréhension de plusieurs composantes des stratégies de recherche et d'acquisition alimentaire des bonobos en réponse à des contraintes environnementales variées. :

- **Quoi ?** Quels aliments sont recherchés et consommés ? Quelles caractéristiques de ces aliments peuvent expliquer leur sélection parmi les espèces disponibles ?
- **Quand ?** La recherche alimentaire est-elle variable au cours du temps ? Suit-elle une variabilité saisonnière concomitante à la disponibilité de certaines ressources alimentaires ?
- **Où ?** Quel type d'habitat est privilégié pour cette recherche ? Néanmoins, les modalités de déplacement pour la recherche alimentaire, faisant partie intégrante des stratégies de recherche alimentaire, en incluant notamment les thématiques de cartes mentales et de trajets quotidiens ne seront pas explorées ici.
- **Comment ?** Lorsque les aliments sont localisés, comment sont-ils acquis ?

Ces questionnements ont été étudiés sur deux populations de bonobos, l'une en milieu naturel, dans la forêt de Manzano (Territoire de Bolobo) en République Démocratique du Congo et la seconde hébergée en parc zoologique, à La Vallée des Singes (Romagne, France). Le site de Manzano est particulièrement intéressant puisqu'il est composé d'une mosaïque forêt-savane, habitat peu représenté dans la littérature et minoritaire dans l'aire de répartition des bonobos. Un programme de long terme y a été initié en 2010 (Narat, Penneç, Simmen, et al., 2015) en association avec le village d'Embirima (2°34'S 16°22'E, 6

habitants/km²) et l'ONG Mbou-Mon-Tour (MMT). Ce site, relativement récent pour la recherche et plus ouvert que les zones habituelles de forêt continue, est susceptible de présenter une plus grande variabilité saisonnière des ressources alimentaires, comme précédemment décrit dans les habitats ouverts chez le chimpanzé (Lindshield, 2014; Pruett & Bertolani, 2009; Wessling, Kühl, et al., 2018). Le second groupe est hébergé au parc zoologique de La Vallée des Singes, permettant des observations fines, notamment pour la manipulation alimentaire, et offrant la possibilité aux bonobos de sélectionner des aliments dans leur environnement extérieur (accès à de la végétation spontanée). L'étude globale, incluant les questionnements précédemment décrits, a été construite en deux parties :

- Sélection alimentaire des bonobos selon leur environnement (**Première partie**)
- Acquisition et manipulation des ressources alimentaires par les bonobos (**Seconde partie**)

Une troisième partie portant sur l'influence de l'éventuelle variabilité saisonnière de régime alimentaire et de disponibilité des ressources sur les relations sociales dans les groupes de bonobos était initialement prévue. Ce volet, central dans les discussions concernant le genre *Pan*, n'a pas pu être exploré en raison des difficultés d'accès au terrain d'étude lors de la pandémie ayant débuté en 2020. Néanmoins la variabilité saisonnière du régime et des ressources sera analysée dans la première partie.

L'étude de l'écologie alimentaire et des stratégies d'accès aux ressources dans deux environnements très différents en termes de variabilité saisonnière, de diversité écologique et de contraintes nutritionnelles aide ainsi à mieux estimer l'amplitude des variations en fonction du contexte et les facteurs influençant ces variations. Cette étude vise à améliorer notre connaissance des capacités d'adaptation et de la flexibilité comportementale et écologique des bonobos vis-à-vis de la nature des ressources alimentaires disponibles. L'apport de connaissances concernant un type d'habitat différent des sites habituellement étudiés pour cette espèce et la confrontation de nos résultats avec la littérature existante sur le bonobo dans d'autres sites et chez le chimpanzé permettra également d'élargir les connaissances actuelles sur la flexibilité écologique et comportementale existant au sein du genre *Pan*.

La **première partie** de cette étude vise à mieux comprendre les stratégies de sélection alimentaire des bonobos dans des habitats différents de la forêt continue habituellement décrite dans la littérature. Elle se divise en deux objectifs.

Caractériser la diversité et la variabilité du régime alimentaire en mosaïque forêt-savane (1)

Nos sous-objectifs étaient d'identifier les aliments consommés par les bonobos (1a) et de déterminer leur importance dans le régime alimentaire en se basant sur les temps d'alimentation (1b). D'après les premiers résultats sur ce site de long terme (Narat, 2014), complétés au fil du temps grâce à un meilleur suivi des bonobos et une période de temps plus longue (quatre années consécutives), notre hypothèse supposait que la diversité d'aliments consommés était supérieure dans cet habitat particulier, comparée aux zones de forêt continue, en raison de la capacité des individus à exploiter non seulement les ressources présentes en forêt mais également celles disponibles dans les parcelles de savane. Nous nous attendions à observer l'inclusion, dans leur régime alimentaire, d'espèces végétales de savane, non retrouvées dans les autres sites d'étude sur les bonobos. Pour les espèces végétales consommées en forêt, nous nous attendions également à observer des différences par rapport aux régimes alimentaires des bonobos décrits dans les autres sites d'étude, spécifique à chaque site en raison notamment de la composition floristique variable d'un site à l'autre (Badrian & Malenky, 1984; Beaune, Bretagnolle, Bollache, Bourson, et al., 2013; Hohmann et al., 2006; Idani et al., 1994; Kano & Mulavwa, 1984; Sabater Pi & Vea, 1994). Nos sous-objectifs comprenaient également une évaluation de la variabilité temporelle de ce régime alimentaire (1c) et des facteurs environnementaux impliqués (1d). Ainsi, en nous affranchissant de la définition classique des saisons climatiques (i.e., saison sèche, saison des pluies telles que définies grâce aux diagrammes ombro-thermiques ou seulement identifiées par la pluviométrie), nous cherchions à distinguer au sein même des comportements alimentaires, des périodes de variation marquée du régime. Notre hypothèse supposait que ces changements dans la contribution des aliments consommés, étaient liés à la disponibilité de certains aliments particuliers, que nous pourrions alors identifier. D'après la littérature, nous nous attendions également à observer le maintien d'une frugivorie dominante toute l'année mais avec une augmentation de la consommation des herbacées à certaines périodes

(Badrian & Malenky, 1984; Harrison & Marshall, 2011; Hohmann et al., 2006; Kano & Mulavwa, 1984; Malenky & Stiles, 1991; Malenky & Wrangham, 1994). En cas de changements alimentaires, la problématique était de comprendre si ces périodes de changement correspondaient à une baisse de la disponibilité globale en fruits ou seulement en certains fruits particuliers. L'implication des paramètres climatiques, environnementaux et l'utilisation de l'habitat par les bonobos a donc été évaluée en réalisant des comparaisons de la pluviométrie, de la disponibilité alimentaire et de l'utilisation des différents types d'habitats entre ces périodes de changement alimentaire. A défaut d'une variabilité temporelle importante de la disponibilité alimentaire globale, comme le suggère la théorie précédemment décrite pour expliquer la dichotomie chimpanzés-bonobos, nous nous attendions à observer une disponibilité variable pour certains aliments importants qui pourraient mener à des changements alimentaires temporaires. Notre hypothèse, basée sur les résultats précédemment obtenus à Manzano (Pennec et al., 2020) mais également à Wamba (Terada et al., 2015) et dans certains sites d'étude des chimpanzés (e.g., Doran, 1997; Furuichi et al., 2001), supposait qu'un changement de régime alimentaire s'accompagnait d'une modification de l'utilisation de l'habitat par les bonobos.

Caractériser la consommation opportuniste d'aliments autochtones en parc zoologique (2)

Malgré la prédictibilité alimentaire liée aux conditions en parc zoologique (nourrissage quotidien), l'accès des bonobos à un environnement extérieur naturellement végétalisé autorise une consommation opportuniste d'aliments, de façon variable selon les saisons. Notre premier sous-objectif était donc de caractériser la prise alimentaire opportuniste d'un groupe de bonobos hébergé en parc zoologique et ayant accès à des ressources extérieures (2a). Notre hypothèse était que les bonobos sélectionnent une grande diversité d'aliments dans leur enclos extérieur, relativement aux ressources disponibles, à l'instar des bonobos observés en milieu naturel. Néanmoins les conditions de captivité et la stabilité alimentaire fournie par la ration pourraient limiter cette diversification. Les conditions d'accès à l'enclos extérieur et les conditions climatiques étant différentes d'une saison à l'autre, nous nous attendions également à observer une forte variabilité de la nature et de la diversité des aliments consommés au cours des saisons. Le second sous-objectif était de décrire l'apport

nutritionnel de cette consommation opportuniste par rapport à la ration (2b). Nous nous attendions à ce que les aliments consommés soient complémentaires des apports nutritionnels de la ration quotidienne et donc enrichis en certains nutriments par rapport à la ration. Enfin, nous avons cherché à déterminer l'influence des qualités nutritionnelles des aliments consommés et de leur densité dans l'environnement sur la sélection alimentaire (2c). En nous basant sur la littérature décrivant certains macro ou micronutriments comme facteurs de sélection alimentaire selon les espèces (e.g., matières grasses dans Hohmann et al., 2006 ou protéines dans Takemoto, 2003), notre hypothèse supposait que la sélection des aliments consommés de façon spontanée, dépendait non seulement de leur disponibilité relative dans l'environnement mais également de leur teneur en certains macronutriments et/ou micronutriments.

Dans la première partie de cette étude, nous analysons donc la sélection alimentaire par les bonobos et sa variabilité selon les ressources disponibles dans leur environnement. La **seconde partie** de notre étude vise à évaluer la dextérité manuelle des bonobos lors de la phase précédant la consommation des aliments et ainsi combler l'absence de description de cette étape importante de la recherche alimentaire, sans utilisation d'outils, dans la littérature.

Décrire le répertoire de manipulation spontanée en contexte alimentaire (3)

L'objectif était de fournir une première description du répertoire de manipulation des bonobos en contexte alimentaire, en parc zoologique (sous-objectif 3a) et en milieu naturel (sous-objectif 3b), selon les critères morpho-fonctionnels décrits dans la littérature. Elle a ainsi été conçue comme une étape descriptive essentielle, préalable aux analyses comparatives entre les milieux ainsi qu'aux études formes-fonction liées à l'alimentation et à la distinction évolutive des espèces du genre *Pan* en relation avec leur écologie. En raison d'une plus grande diversité de taille et de forme des aliments manipulés, comparé à un contexte expérimental, nous nous attendions à observer un répertoire plus large en contexte spontané que celui décrit en captivité en contexte expérimental et/ou avec utilisation d'outil pour cette espèce (Bardo et al., 2015, 2016; Boose et al., 2013; Christel, 1993; Christel et al., 1998; Gruber et al., 2010; Neufuss et al., 2017; Takeshita & Walraven, 1996; Toth et al., 1993; Visalberghi et al., 1995). En raison de la diversité des aliments manipulés et consommés ainsi que des types d'habitats fréquentés par les bonobos en milieu naturel (de la forêt continue à la mosaïque

forêt-savane), impliquant une variété de supports physiques arboricoles et terrestres, nous nous attendions à observer un répertoire plus diversifié en milieu naturel par rapport au parc zoologique ainsi que des postures manuelles et podales spécifiques à chaque groupe étudié. En effet, il a été montré que le support de manipulation ainsi que les propriétés physiques des objets manipulés influençaient fortement les processus de manipulation (Key et al., 2018; Laird et al., 2022; Pouydebat et al., 2009; Reghem et al., 2012; Toussaint et al., 2015). Nous avons vérifié cette hypothèse en parc zoologique en analysant les différences de manipulation pour des aliments ayant des caractéristiques morphométriques variées et manipulés sur des supports différents (sous-objectif 3c). Nous nous attendions également à décrire une grande variété de postures manuelles, avec une gamme proche de celle décrite chez le chimpanzé (e.g., Jones-Engel & Bard, 1996; Marzke et al., 2015; Marzke & Wullstein, 1996; Pouydebat et al., 2011), mêlant précision et puissance, et apportant ainsi la confirmation en milieu naturel et en parc zoologique de la proximité interspécifique des processus de manipulation au sein du genre *Pan*. En nous basant sur les résultats obtenus chez les chimpanzés en captivité et en milieu naturel (Butterworth & Itakura, 1998; Corp & Byrne, 2002; Pouydebat et al., 2011), nous nous attendions à observer un répertoire plus réduit chez les juvéniles par rapport aux adultes. En revanche, d'après la littérature sur la dextérité manuelle et podale du genre *Pan* en dehors de l'utilisation d'outils (e.g., Jones-Engel & Bard, 1996; Tonooka & Matsuzawa, 1995), nous n'attendions pas d'effet du sexe sur la richesse du répertoire de manipulation.

3. Sites d'étude et méthodologie pluridisciplinaire

3.1. Communauté de bonobos de Manzano (RD Congo)

La première communauté de bonobos étudiée se situe dans la forêt de Manzano, sur le Territoire de Bolobo (Province du Mai-Ndombe) à 250 km au Nord de Kinshasa, en République Démocratique du Congo (RDC) (Figure 1). Cette forêt fait partie d'une aire de conservation communautaire, créée par l'ONG congolaise Mbou-Mon-Tour (MMT) en 2006 et officialisée en 2018 (CFCL-RM : Concession Forestière des Communautés Locales de la Rivière Mbali), qui encourage les activités alternatives de subsistance hors de la forêt afin d'éviter la surexploitation des produits forestiers ainsi que le braconnage des bonobos. Ce dernier est rare car le bonobo fait l'objet d'un interdit alimentaire pour les populations locales (Narat,

Pennec, Krief, et al., 2015) mais le braconnage tend à augmenter depuis les années 90 avec l'arrivée de populations extérieures et l'affaiblissement des coutumes locales. Dans les zones de forêts placées en conservation, certaines activités sont interdites (chasse, pêche au poison, agriculture) tandis que d'autres sont autorisées (e.g., cueillette, pêche classique). Le suivi de long terme des bonobos, initié en 2010 (Narat, Pennec, Simmen, et al., 2015), a lieu en association avec le village d'Embirima (2°34'S 16°22'E, 6 habitants/km²) et l'ONG MMT. Ce site d'étude, situé à la périphérie sud-ouest de l'aire de répartition des bonobos, est composé d'une mosaïque de forêt-savane (58 % de forêt et 42 % de savane) à une altitude située entre 332 et 557 mètres (Pennec et al., 2016). La pluviométrie présente une forte variabilité interannuelle sur ce site, avec néanmoins quatre mois, de juin à septembre, dont la moyenne pluviométrique était inférieure à 100 mm/mois entre 2012 et 2018, et considérés comme correspondant à la saison sèche (Pennec et al., 2020). Les données comportementales et environnementales utilisées pour cette étude ont été collectées sur une période de quatre ans entre mars 2016 et février 2020, par deux assistants scientifiques locaux formés à l'observation des bonobos et à l'identification des plantes depuis 2010 et 2012 respectivement (Osa Otsiu Epany et Mozungo Ngofuna, **Chapitre 1**) puis sur une période de cinq mois entre août et décembre 2021, lors d'une mission de terrain que j'ai effectuée en novembre-décembre 2021 et avec l'aide de trois assistants scientifiques locaux formés aux protocoles depuis 2020 (Dzika Madzia, Beku Kulefa et Rémi N'sele Mpia Mbanga, **Chapitre 4**).

La communauté de bonobos de Manzano est composée de 20 à 30 individus selon la période d'étude, dont 10 à 14 adultes (3 mâles et 7 à 11 femelles). Son domaine vital couvre une surface d'environ 20 km² composée de 72 % de forêt (Pennec et al., 2020). Le groupe est habitué à la présence d'observateurs humains depuis 2015 et les individus sont identifiés, permettant ainsi des observations rapprochées.

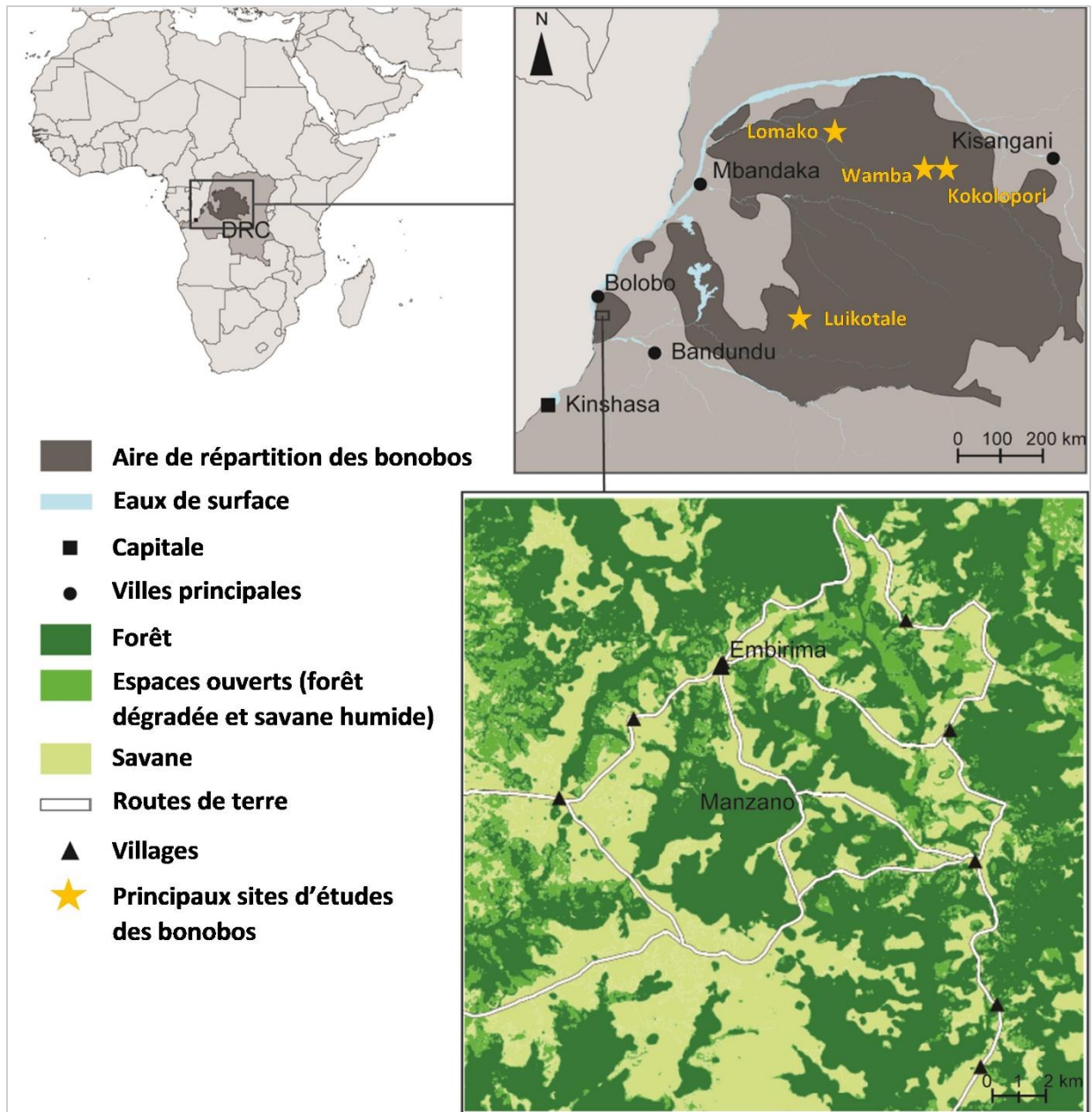


Figure 1 : Localisation des principaux sites d'étude des bonobos et du site de Manzano (adaptée de Pennec et al., 2020)

3.2. Groupe de bonobos hébergé à la Vallée des Singes (Parc zoologique, France)

Le second groupe étudié est hébergé au parc zoologique de la Vallée des Singes (Romagne, France). La collecte des données a été réalisée sur trois saisons, en janvier 2020 (hiver), octobre 2020 (automne) et mai 2021 (printemps). Le groupe de bonobos étudié était composé de 17 individus dont neuf adultes (six femelles entre 16 et 52 ans et trois mâles entre 15 et 24 ans), deux subadultes (une femelle et un mâle, chacun âgés de 10 à 11 ans selon les

périodes d'étude) ainsi que six juvéniles (quatre femelles de 3 à 8 ans et deux mâles de 5 et 8 ans) (d'après les catégories d'âge élaborées par Pontzer & Wrangham, 2006). Le groupe était hébergé dans un bâtiment contenant deux grandes salles reliées l'une à l'autre (98 m² de superficie et 8 m de hauteur chacune), visible par les observateurs, et équipées de structures d'appui ou de suspension diverses en hauteur (plateformes, échelles, cordes, hamacs, etc.). Ils avaient également accès à cinq salles plus petites (de 16 à 24 m²), non visibles. Leur enclos comportait une île extérieure spontanément recouverte de végétation autochtone (0,7 hectare de superficie), accessible uniquement lorsque la température était supérieure à 10°C, avec la possibilité de rentrer ou sortir à leur gré. Les bonobos pouvaient ainsi consommer non seulement des aliments inclus dans la ration et des aliments distribués hors ration par les soigneurs mais aussi des aliments autochtones de façon opportuniste dans l'enclos extérieur.

3.3. Une méthodologie pluridisciplinaire

Chacune des méthodes sera détaillée dans les chapitres correspondants mais nous présentons ici un aperçu de l'ensemble afin d'en souligner la diversité et la complémentarité en fonction des objectifs visés.

Identifier les aliments consommés par les bonobos et leur importance dans le régime alimentaire

- **Observations comportementales**

Dans les deux sites d'étude, des observations de chaque individu du groupe ont été réalisées selon la méthode du *focal individual sampling* (Altmann, 1974), sur des sessions de 10 minutes. La durée et la nature des comportements de l'individu ont alors été relevées en continu (repos, déplacement, interactions sociales, alimentation). Durant les séquences d'alimentation, les aliments consommés (nature et nombre) ont été relevés (sous-objectifs 1a et 2a). Ces observations focales ont permis par la suite d'associer un temps d'alimentation à chaque aliment afin d'en évaluer l'importance dans le régime global (sous-objectifs 1b, 1c et 2a).

Des observations selon la méthode du *ad-libitum sampling* (à Manzano) et du *all occurrence sampling* (à la Vallée des Singes) (Altmann, 1974) ont également été réalisées. Les

comportements d'alimentation et la nature des aliments consommés ainsi que les individus concernés par ce comportement étaient alors relevés (sous-objectifs 1a et 2a).

- **Entretiens semi-directifs**

Afin de compléter les observations directes réalisées à la Vallée des Singes et identifier également les aliments rarement consommés par les bonobos dans l'enclos extérieur (sous-objectif 2a), un entretien semi-directif a été réalisé auprès de chacun des trois soigneurs responsables des bonobos, après validation du projet par la CNIL (Commission Nationale de l'Informatique et des Libertés) et signature d'une fiche de consentement par les participants. Nous avons ainsi répertorié, à partir de leur expérience auprès de ce groupe, les aliments consommés par les bonobos en dehors de leur ration.

Estimer les caractéristiques des aliments consommés

- **Collecte et analyse nutritionnelle**

A la Vallée des Singes, les aliments observés comme étant consommés de façon opportuniste dans l'enclos extérieur par les bonobos ont fait l'objet d'une collecte. Les analyses nutritionnelles ont été ensuite réalisées en collaboration avec le laboratoire du Département de Sciences Vétérinaires et Biosciences de l'Université de Gand (Belgique), suivant les directives européennes officielles standards (European Commission, 2009). En parallèle, une évaluation de la composition nutritionnelle de la ration (logiciel Zootrition™) distribuée par les soigneurs, à partir des directives du parc, basées sur les recommandations de l'association européenne des zoos et aquariums (EAZA) (Stevens, 2020), concernant les quantités et les aliments à distribuer quotidiennement, a été réalisée par Sarah Depauw (Laboratoire de nutrition animale, Faculté de médecine vétérinaire, Université de Gand, Belgique) (sous-objectifs 2b et 2c).

- **Mesures morphométriques**

Les aliments manipulés et consommés par les bonobos à la Vallée des Singes ont été collectés afin de réaliser des mesures morphométriques (dimensions, masse et dureté) et d'évaluer leur influence sur les comportements de manipulation exprimés (sous-objectif 3c).

Evaluer ce qui est présent dans l'habitat, la disponibilité alimentaire et l'utilisation de l'habitat.

- **Localisation géographique**

A Manzano, chaque observation directe des bonobos a fait l'objet d'un relevé de coordonnées géographiques (GPS) ainsi que du type d'habitat, en suivant la classification précédemment déterminée par Flora Pennec (Ingénieure de recherche, UMR 7206 Eco-Anthropologie, CNRS - MNHN - Université de Paris Cité) pour ce site (Pennec et al., 2016) (sous-objectif 1d). Ces données sont essentielles pour évaluer le lien entre consommation alimentaire et utilisation de l'habitat.

- **Recensement botanique**

Un recensement botanique de la zone d'étude a été réalisé par Flora Pennec à Manzano et avec son aide à la Vallée des Singes afin de déterminer la nature et la densité des espèces végétales présentes dans l'environnement (sous-objectifs 1d et 2c).

Le recensement et l'identification botanique grâce à la création d'herbiers dans la forêt de Manzano ont été initiés par Flora Pennec en 2012 (Pennec et al., 2016) : 51 parcelles réparties dans le site d'étude (45 parcelles en forêt, 2 en savane, 4 en lisière). Les densités par espèce ainsi que le DBH moyen utilisé-e-s par la suite sont issu-e-s de cette précédente étude (Pennec et al., 2016).

A la Vallée des Singes, le recensement a été réalisé avec l'aide Flora Pennec dans l'enclos extérieur en mai 2021 (l'une des trois missions de terrain réalisées à la Vallée des Singes durant cette thèse). Les espèces buissonnantes et les arbres présents sur quatre transects ont été relevés et dix parcelles de recensement ont été réparties sur l'île afin de relever le nombre et la couverture au sol des jeunes arbres déjà ligneux (*saplings*), des buissons, des pousses d'arbres non ligneuses (*seedlings*) et des herbacées.

- **Suivi phénologique et disponibilité alimentaire**

Sur le site de Manzano, un suivi phénologique mensuel de la végétation a été réalisé sur quatre ans entre mars 2016 et février 2020 pour les jeunes feuilles (JF), les feuilles matures (FE), les fleurs (FL), les fruits (FR) immatures et mûrs (Bortolamiol et al., 2014; Malenky & Wrangham, 1994) permettant ainsi de calculer des indices mensuels de disponibilité alimentaire (FAI, indice de McLennan, 2013) (sous-objectif 1d).

Ce suivi n'ayant pas pu être réalisé à La Vallée des Singes, seule la densité et l'aire basale de chaque espèce consommée ont été considérées comme indicateurs de la densité relative dans l'environnement (i.e., pas d'évaluation saisonnière) (sous-objectif 2c).

Examiner comment ces aliments sont manipulés

- **Collecte et analyse de vidéos**

Sur les deux sites d'étude, des sessions alimentaires ont été enregistrées en vidéo en suivant un individu focal par enregistrement à partir du moment où il était observé en contact avec un aliment (saisie, manipulation ou consommation) et jusqu'à l'arrêt du comportement alimentaire ou la perte de visibilité par l'observateur. L'analyse des vidéos a été réalisée image par image à l'aide de VLC Media Player (VideoLan, 2020), selon la méthode de l'*individual focal sampling* (Altmann, 1974). Chaque vidéo a été découpée en séquence de manipulation, débutant dès le premier contact entre l'individu et l'aliment et se poursuivant par sa saisie et sa manipulation avant consommation ou abandon (i.e., rupture de contact). Les paramètres relevés pour chaque séquence étaient l'individu focal, l'aliment manipulé, le support sur lequel se trouvait l'individu, les postures manuelles/podales employées, le(s) membre(s) utilisé(s) et la durée de chaque comportement. La totalité des postures manuelles et podales observées dans les séquences de manipulation ont été détaillées et comparées aux descriptions issues des études précédentes sur les grands singes et les humains (Bardo et al., 2016, 2017; Benbow, 1997; Byrne et al., 2001; Jones-Engel & Bard, 1996; Marzke, 1997; Marzke et al., 2015; Marzke & Wullstein, 1996; Napier, 1956; Pouydebat et al., 2011; Wynn-Parry, 1966). Ces analyses avaient pour but de décrire de façon exhaustive le répertoire de manipulation alimentaire de chacun des groupes étudiés (sous-objectifs 3a et 3b).

Première partie

Sélection alimentaire des bonobos selon leur environnement



Consommation des fruits de *Dialium angolense* à Manzano, RD Congo (@C. Gérard)

Chapitre 1

Diversité alimentaire et variabilité des ressources : sélection alimentaire par les bonobos (*Pan paniscus*) en mosaïque forêt-savane

Cette étude a été menée en collaboration avec Flora Pennec (Ingénieure de recherche, UMR 7206 Eco-Anthropologie, CNRS - MNHN - Université de Paris Cité), Marc Allasonnière-Tang (Chargé de recherche, UMR 7206 Eco-Anthropologie, CNRS - MNHN - Université de Paris Cité), Jean-Christophe Bokika Ngawolo (Président de l'ONG Mbou Mon Tour, RD Congo) et Claude Monghiemo (Chargé de recherche, ONG Mbou Mon Tour, RD Congo). Ce chapitre sera adapté, traduit en anglais et soumis au journal *Proceedings of the Royal Society B* en 2023.

Introduction

La couverture des besoins nutritionnels et les modes de sélection alimentaire développés par les espèces sont en lien direct avec leur survie, leur reproduction, leur dynamique de population, leurs besoins en matière d'habitat et leurs systèmes sociaux (Robbins & Hohmann, 2006). Les modèles socio-écologiques placent ainsi l'accès aux ressources alimentaires comme l'un des paramètres centraux (conjointement aux facteurs phylogénétiques et démographiques) dans le développement des stratégies socio-écologiques à l'échelle des espèces, des groupes mais également des individus (Koenig et al., 2013; Schoener, 1971; Snaith & Chapman, 2007; Sterck et al., 1997; Struhsaker, 1969; van Schaik, 1996; van Schaik & van Hooff, 1983; Wrangham, 1980). Ces ressources dépendent fortement de l'habitat occupé et peuvent varier drastiquement selon les paramètres biotiques et abiotiques de l'environnement (types écologiques, altitude, pluviométrie, température, compétition interspécifique, etc.). Au sein de son aire de répartition, une même espèce peut rencontrer des habitats hétérogènes (i.e., non uniformes sur l'ensemble de la zone) et ainsi être confrontée à des contraintes de ressources spécifiques de l'environnement considéré. L'étude d'une même espèce dans des habitats différents permet d'avoir un aperçu des stratégies écologiques développées selon les environnements, et ainsi évaluer la flexibilité écologique et comportementale de cette espèce (Powell, 2000). De plus, comprendre la dynamique d'utilisation de différents types de milieux par les individus est d'une importance capitale pour identifier les critères de viabilité des habitats et ainsi détecter des zones

privilégiées pour la conservation de l'espèce (Sutherland, 1998). En effet, une large majorité des espèces actuellement menacées de disparition occupent des espaces de plus en plus fragmentés et soumis de manière croissante aux perturbations anthropiques. Anticiper la réponse comportementale des espèces face à ces bouleversements écologiques peut donc aider à mettre en place des programmes de conservation adaptés et efficaces (McLennan et al., 2017; Strier, 2017).

Les primates non-humains (PNHs) sont particulièrement concernés par ces problématiques de conservation puisque 60 % des espèces sont actuellement menacées (Estrada et al., 2017). Les études sur l'écologie alimentaire menées sur des groupes occupant des habitats variables, fragmentés par les activités humaines ou non, révèlent l'existence de différences inter et intraspécifiques importantes (e.g., in *Alouatta spp.* : Bicca-Marques, 2003 ; in *Colobus guereza* : Harris & Chapman, 2007 ; in *Cercopithecus spp.* : Chapman et al., 2004 ; in *Ateles spp.* : Russo et al., 2005). L'étude de ces différences et des facteurs impliqués est essentielle pour améliorer, non seulement nos plans de conservation, mais également notre compréhension sur l'évolution des stratégies alimentaires chez les primates humains et non-humains (Jolly, 1970; Strier, 2009). En raison de leur proximité phylogénétique avec le genre *Homo*, les grands singes constituent un modèle particulièrement pertinent pour l'étude des scénarios évolutifs dans la lignée humaine et dans la compréhension des stratégies écologiques développées par les premiers hominidés. La majorité des grands singes sont fortement frugivores (Knott, 2005) et doivent donc faire face à des périodes durant laquelle les ressources alimentaires sont présentes en quantité réduite et/ou deviennent plus dispersées dans l'habitat (Alberts et al., 2005; Knott, 2005), selon le rythme de fructification des espèces consommées (synchrones ou asynchrones) (Couralet et al., 2013).

Pourtant, au sein des espèces de grands singes, des variations majeures du régime alimentaire ont été décrites en fonction du type d'habitat occupé et de la saison, reflétant pour certains auteurs les variations géographiques de la composition forestière (Rodman, 2002). Les gorilles présentent des variations extrêmement importantes de leur régime alimentaire selon les populations étudiées, en lien notamment avec l'altitude. Longtemps considérés comme strictement herbivores et folivores suite aux études sur les populations de montagne (*Gorilla beringei*) (e.g. Fossey & Harcourt, 1977; Watts, 1984), des études plus

récentes ont montré que les populations de plaines intégraient une part substantielle de fruits dans leur régime lorsque ceux-ci étaient disponibles dans l'environnement. Ainsi, les gorilles de l'ouest (*Gorilla gorilla*) et des plaines de l'est (*Gorilla beringei graueri*) présentent les plus forts taux de frugivorie recensés au sein du genre *Gorilla* (Doran & McNeilage, 2001; Rogers et al., 2004), avec des différences parfois importantes entre les populations étudiées (Fuh et al., 2022). Mais des variations importantes du régime alimentaire ont également été montrées entre les différentes populations de gorilles des montagnes (Doran & McNeilage, 2001; Robbins et al., 2006). A ces variations alimentaires entre populations s'ajoutent également des variations inter-annuelles (Robbins et al., 2006) et saisonnières (e.g., Masi et al., 2015; Rogers et al., 2004). Cette variabilité alimentaire a également été montrée entre les espèces d'orang-outans mais également entre les périodes d'étude, avec l'inclusion d'écorces dans le régime alimentaire en période de faible disponibilité en fruits (Galdikas et al., 1981; Knott, 1999, 1998; voir aussi Harrison & Marshall, 2011). Contrairement aux gorilles dont la consommation de fruits semble fortement dépendre de leur disponibilité (Doran, McNeilage, et al., 2002; Rogers et al., 2004), les chimpanzés maintiennent en permanence une forte frugivorie (e.g., Tutin et al., 1991; Yamagiwa & Basabose, 2006), parfois accompagnée d'une augmentation de la consommation d'herbacées terrestres en période de plus faible disponibilité en fruits (Basabose, 2002; Tutin & Fernandez, 1993) avec d'importantes variations entre les populations étudiées (Potts et al., 2011). L'aire de répartition des chimpanzés est la plus large décrite chez les grands singes et contient une grande diversité d'habitats, allant d'espaces ouverts aux forêts tropicales continues, qui diffèrent en termes de végétation, de climat, d'altitude et de contexte socioculturel humain. Dans les habitats extrêmes de savane ou d'altitude dans lesquels la diversité et la productivité en fruits est plus variable que dans les forêts de plaine, la consommation d'herbacées s'accompagne de stratégies de recherche alimentaire différentes : horaires de déplacements décalés et utilisation de l'habitat favorisant des zones plus fraîches ; inclusion d'espèces aux fruits non pulpeux dans le régime alimentaire ; augmentation de la consommation de viande issue de la chasse, etc. (Lindshield et al., 2021; Pruetz & Bertolani, 2009; Wessling, Deschner, et al., 2018).

La deuxième espèce du genre *Pan*, le bonobo, est endémique de la République Démocratique du Congo (longitude: 16.2°E to 25.7°E; latitude: 1.9°N to 4.5°S (IUCN, 2016a) et son aire de répartition est plus réduite et moins variable en termes de types d'habitats que

celle du chimpanzé. Néanmoins, il existe à ce jour peu de sites d'étude et ils sont principalement localisés dans des zones de forêt continue (mais voir Narat, Penneç, Krief, et al., 2015; Narat, Penneç, Simmen, et al., 2015; Penneç et al., 2016, 2020; Serckx et al., 2015; Thompson, 1997). A ce titre, l'environnement des bonobos a longtemps été considéré comme moins hétérogène que celui des chimpanzés, fondant ainsi l'hypothèse principale expliquant les différences socio-écologiques entre les deux espèces du genre *Pan* (Doran, Jungers, et al., 2002). Un environnement aux ressources alimentaires en constante abondance (i.e., haute densité et qualité des herbacées terrestres, parcelles alimentaires de grande taille, faible variabilité saisonnière de la disponibilité en fruits) pourrait induire une pression moindre et ne nécessitant pas de modifications saisonnières des stratégies écologiques comme celles décrites chez le chimpanzé (modification de l'utilisation de l'habitat, inclusion d'aliments de réserve, etc.). Ceci entraînerait alors moins de compétition et des relations sociales plus tolérantes caractérisées par une cohésion sociale plus importante (Doran, Jungers, et al., 2002; Kano, 1992; Sommer et al., 2011). Les études réalisées en forêt continue ont montré une forte frugivorie chez cette espèce (Badrian & Malenky, 1984; Hohmann et al., 2006; Kano & Mulavwa, 1984), avec l'inclusion d'herbacées de haute qualité dont l'aspect saisonnier n'est pas identique entre les populations (e.g., Harrison & Marshall, 2011; Malenky & Stiles, 1991; Malenky & Wrangham, 1994a). Néanmoins, il existe au sein de son aire de répartition des écosystèmes beaucoup moins forestiers que les zones de forêt continue habituellement décrites. Finalement, en raison de la faible diversité de sites d'étude, nous n'avons à ce jour qu'une connaissance partielle des stratégies écologiques développées par cette espèce. Des études de long terme, dans des environnements variés, sont donc nécessaires pour comprendre comment les variations écologiques temporelles peuvent impacter les comportements, notamment alimentaires, de cette espèce (variations intra et interannuelles mais également à plus long terme, afin de mieux comprendre les processus évolutifs dans la lignée des hominidés). De plus, la majeure partie des études réalisées sur le régime alimentaire des bonobos emploient des méthodes indirectes par analyses fécales et de restes alimentaires (e.g., Hohmann et al., 2006; Sommer et al., 2011). Cette méthode, si elle permet d'obtenir une bonne identification des fruits consommés, sous-estime la diversité de feuilles et d'herbacées et finalement la diversité globale (Hickmott et al., 2021). Les analyses effectuées à partir d'observations directes consistent en des points d'alimentation obtenus par observation à des intervalles de temps précis (scan-sampling) ou ad-libitum et donnant

accès à des fréquences de consommation par aliment (e.g., Badrian & Malenky, 1984; Kano & Mulavwa, 1984) et sont donc moins précises que des observations focales pour évaluer l'importance des aliments dans le régime (mais voir Hickmott et al., 2021).

Le but de cette étude était d'évaluer les stratégies alimentaires mises en place par une communauté de bonobos évoluant dans un habitat hétérogène constitué d'une mosaïque forêt-savane, en périphérie de l'aire de répartition de l'espèce. Grâce à des données issues de quatre années d'observations comportementales, le premier objectif était d'identifier les aliments consommés par les bonobos et de déterminer leur importance dans le régime alimentaire en se basant sur les temps d'alimentation. Cette méthode, peu employée dans les études sur l'écologie alimentaire des bonobos, nous a permis d'obtenir une précision supplémentaire sur la contribution de chaque aliment identifié. Notre hypothèse supposait que la diversité d'aliments consommés était supérieure dans cet habitat particulier, comparé aux zones de forêt continue, en raison de la capacité des individus à, non seulement se déplacer entre les parcelles de forêt-savane, mais également exploiter les ressources de chaque milieu. Nous nous attendions à observer l'inclusion, dans leur régime alimentaire, d'espèces végétales de savane, non retrouvées dans les principaux sites d'études sur les bonobos.

Le second objectif de cette étude était d'évaluer la variabilité temporelle de ce régime alimentaire et les facteurs environnementaux impliqués. Ainsi, en nous affranchissant de la définition classique des saisons climatiques (i.e., saison sèche, saison des pluies telles que définies grâce aux diagrammes ombro-thermiques ou seulement identifiées par la pluviométrie), nous cherchions à distinguer au sein même des comportements alimentaires, des périodes de variation du régime. Notre hypothèse supposait que ces changements dans la contribution des aliments consommés, étaient liés à la disponibilité de certains aliments particuliers, que nous pourrions alors identifier. D'après la littérature, nous nous attendions également à observer le maintien d'une frugivorie dominante toute l'année mais avec une augmentation de la consommation des herbacées à certaines périodes. La problématique était alors de comprendre à quoi correspondaient ces périodes de changement, s'il s'agissait notamment d'une baisse de la disponibilité globale des fruits ou seulement de certains fruits particuliers. L'implication des paramètres climatiques, environnementaux et l'utilisation de

l'habitat par les bonobos a donc été évaluée en réalisant des comparaisons de la pluviométrie, de la disponibilité alimentaire et de l'utilisation des différents types d'habitats entre ces périodes de changement alimentaire. A défaut d'une variabilité temporelle importante de la disponibilité alimentaire globale, comme le suggère la théorie précédemment décrite pour expliquer la dichotomie chimpanzés-bonobos, nous nous attendions à observer une disponibilité variable pour certains aliments importants menant à des changements alimentaires temporaires. Notre hypothèse, basée sur les résultats précédemment obtenus à Manzano (Pennec et al., 2020) mais également à Wamba (Terada et al., 2015) et dans certains sites d'étude des chimpanzés (e.g., Doran, 1997; Furuichi et al., 2001), supposait qu'un changement de diversité du régime alimentaire s'accompagnait d'une modification de l'utilisation de l'habitat par les bonobos.

Matériel et méthodes

1. Site et sujets d'étude

Cette étude a été menée dans la forêt de Manzano, sur le territoire de Bolobo (Province du Mai-Ndombe) à 250 km au Nord de Kinshasa, en République Démocratique du Congo (RDC). Cette forêt fait partie d'une aire de conservation communautaire, créée par l'ONG congolaise Mbou-Mon-Tour (MMT) en 2006 et officialisée en 2018 (CFCL-RM : Concession Forestière des Communautés Locales de la Rivière Mbali), qui encourage les activités alternatives de subsistance hors de la forêt afin d'éviter la surexploitation des produits forestiers ainsi que le braconnage des bonobos. Ce dernier est rare car le bonobo fait l'objet d'un interdit alimentaire pour les populations locales (Narat, Pennec, Krief, et al., 2015) mais le braconnage tend à augmenter depuis les années 90 avec l'arrivée de populations extérieures et l'affaiblissement des coutumes locales. Dans les zones de forêts placées en conservation, certaines activités sont interdites (chasse, pêche au poison, agriculture) tandis que d'autres sont autorisées (e.g., cueillette, pêche classique). Le suivi de long terme des bonobos, initié en 2010 (Narat, Pennec, Simmen, et al., 2015), a lieu en association avec le village d'Embirima (2°34'S 16°22'E, 6 habitants/km²) et l'ONG MMT.

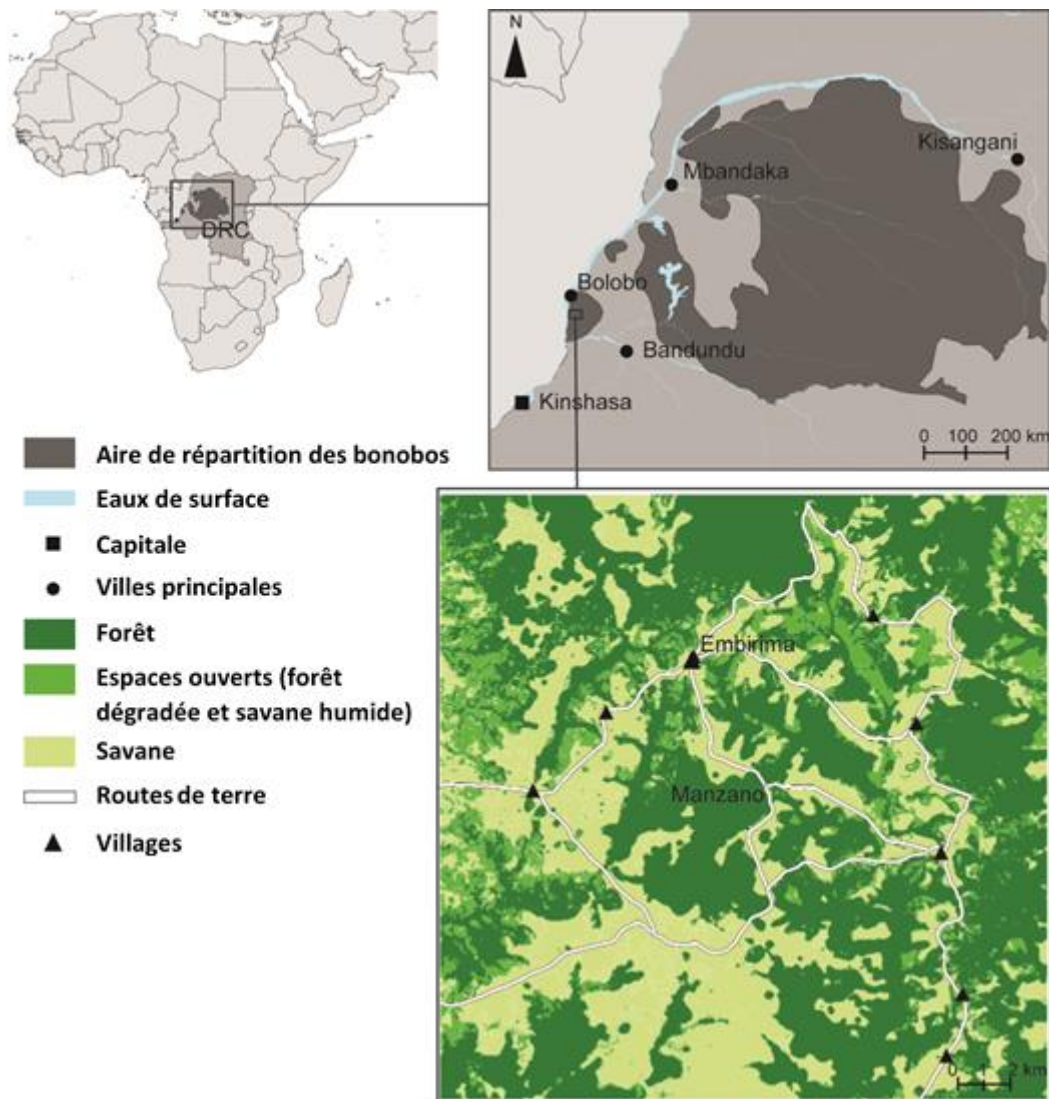


Figure 2 : Localisation du site d'étude de Manzano (Pennecc et al., 2020)

Les données utilisées pour cette étude ont été collectées sur une période de quatre ans entre mars 2016 et février 2020, grâce notamment à la présence de deux assistants scientifiques locaux : Mozungo Ngofuna et Osa Otsiu Epany. Le site d'étude, situé à la périphérie sud-ouest de l'aire de répartition des bonobos, est composé d'une mosaïque de forêt-savane (58 % de forêt et 42 % de savane) à une altitude située entre 332 et 557 mètres (Pennecc et al., 2016). Cet habitat fragmenté constitue un habitat particulier et marginal pour les bonobos et demeure peu étudié à ce jour. La pluviométrie présente une forte variabilité interannuelle sur ce site, avec néanmoins quatre mois, de juin à septembre, dont la moyenne pluviométrique était inférieure à 100mm/mois entre 2012 et 2018, et considérés comme correspondant à la saison sèche (Pennecc et al., 2020). Cependant, certains mois durant la

saison des pluies (février, mars et mai notamment) peuvent présenter des valeurs de pluviométrie inférieures à ce seuil selon les années.

La communauté de bonobos de Manzano était composée de 20 à 25 individus durant la période d'étude, dont au moins 10 adultes (3 mâles et 7 à 9 femelles). Son domaine vital couvrait une surface d'environ 20 km² composée de 72 % de forêt (Pennec et al., 2020). Le groupe était habitué à la présence d'observateurs humains depuis 2015, permettant ainsi des observations fines.

2. Collecte de données

2.1. Paramètres environnementaux

2.1.1. Pluviométrie

La pluviométrie a été relevée chaque jour à 7h et 19h (heure locale UTC+1) grâce à un pluviomètre situé au village d'Embirima. Sur les 48 mois, 5 mois de données pluviométriques étaient manquants. En raison de la variabilité interannuelle importante décrite dans les études précédentes sur ce site (Pennec et al., 2020), la distinction saison sèche-saison des pluies n'a pas été utilisée dans cette étude et la pluviométrie a été considérée de façon mensuelle et non moyennée. La pluviométrie mensuelle relative (total mensuel rapporté au nombre de jours recensés) a ensuite été calculée.

2.1.2. Disponibilité alimentaire

Un suivi phénologique de la végétation a été réalisé au cours des 4 années, sur 9 parcours de 500 mètres de longueur, selon un relevé mensuel. Un score de présence de 0 à 4 (0 correspondant à l'absence du stade scoré et 4 à une concentration maximale connue pour cette espèce) pour les jeunes feuilles, les feuilles matures, les fleurs, les fruits immatures et les fruits mûrs (Bortolamiol et al., 2014; Malenky & Wrangham, 1994) a été appliqué ainsi qu'un contrôle visuel du sol à chaque passage afin de vérifier la présence ou non de fruits mûrs tombés au sol au cas où la phase de maturation aurait été manquée. Au total, 333 individus, de diamètre à hauteur de poitrine (DBH) supérieur à 3 cm, situés le long des parcours et

appartenant à 68 espèces ont été suivis (dont 58 espèces d'arbres : DBH moyen \pm SEM = 37,2 \pm 1,4 et 10 espèces de lianes ligneuses : DBH moyen \pm SEM = 8,1 \pm 1,0) (Annexe 1.1). Durant le suivi phénologique, les scores de fleurs, fruits mûrs et fruits non-mûrs ont été relevés pour deux espèces d'herbacées et une espèce de liane non ligneuse basse et rampante (Annexe 1.1) sur deux des parcours. Sur les 48 mois, quatre mois de données phénologiques étaient manquants.

Un recensement botanique a été effectué par Flora Pennec en 2013 (Pennec et al., 2016) sur 51 parcelles de 20x50m (soit 51 000m² au total) réparties dans le site d'étude (45 parcelles en forêt, 2 en savane, 4 en lisière). La localisation des parcelles a été déterminée par une méthode aléatoire stratifiée basée sur une classification non supervisée à partir des images satellite de Landstat 7 (logiciel ENVI®). Cinq classes de couverture du sol en fonction du signal spectral ont été ainsi identifiées dans les zones forestières et le nombre de parcelles placées dans chacune d'elle était proportionnel à son étendue. Dans chacune des parcelles, tous les arbres de diamètre à hauteur de poitrine (DBH) supérieur à 10 cm et les lianes ont été recensé·e·s. A l'intérieur de ces 51 parcelles, quatre parcelles de 1x1m, situé sur la ligne médiane, ont été utilisées pour recenser les espèces herbacées. Les densités par espèce ainsi que le DBH moyen utilisé·e·s par la suite sont issu·e·s de cette précédente étude (Pennec et al., 2016).

2.2. Données comportementales

2.2.1. Aliments consommés et temps d'alimentation

La collecte des données comportementales a été en partie réalisée selon la méthode du *ad-libitum sampling* (Altmann, 1974) : les comportements d'alimentation, leur durée et la nature des aliments consommés (nom vernaculaire et partie consommée : fruit (FR), fleur (FL), feuille mature (FE), jeune feuille (JF), tige (TG), etc.) ainsi que les individus concernés par ce comportement étaient alors relevés. Sur 48 mois, quatre mois de données ad-libitum étaient manquants en raison de difficultés inhérentes au terrain. Au total, 756h d'observations ad-libitum ont été réalisées.

En parallèle, des observations individuelles ont été effectuées selon la méthode du *focal individual sampling* (Altmann, 1974), sur des sessions de 10 minutes. La durée et la nature des comportements d'un individu ont alors été relevées en continu (repos, déplacements, interactions sociales, alimentation). Le choix de l'individu focal a été établi selon les individus présents au moment de l'observation, en alternant afin d'homogénéiser au maximum le nombre d'observations par individu. Durant les séquences d'alimentation, les aliments consommés (nature et nombre) ont été relevés. Sur 48 mois, sept mois de données focales étaient manquants. Au total, 166,5h d'observations focales (soit 990 sessions focales) ont été réalisées. Tous les mois de janvier à décembre étaient représentés dans les données malgré la présence de seulement un ou deux assistants de terrain, ce qui limitait le succès de recherche des bonobos et la fréquence des observations.

L'identification des espèces alimentaires a été basée sur une étude de long terme, incluant un recensement botanique et une collecte d'herbier, débutée par Flora Pennec en 2012 (Pennec et al., 2016).

2.2.2. Utilisation de l'habitat

Chaque observation directe des bonobos a fait l'objet d'un relevé de coordonnées GPS (coordonnées géographiques Garmin GPSMAP 64) ainsi que du type d'habitat, en suivant la classification précédemment déterminée par Flora Pennec pour ce site. Dix types d'habitats ont ainsi été recensés (Pennec et al., 2016) :

- Forêt mixte à sous-bois ouvert (MFO) : forêt *terra firma* contenant une grande densité d'arbres et de lianes. Le sous-bois est caractérisé par une abondante régénération boisée avec une faible densité de plantes herbacées.
- Forêt mixte à sous-bois de Marantacées (MFM) : structure similaire à MFO mais le sous-bois est caractérisé par une faible régénération boisée et une forte densité de Marantacées.
- Forêt éparse à sous-bois de Marantacées (SFM) : Densité d'arbres plus faible que dans les forêts mixtes avec une sous-représentation des arbres au diamètre à hauteur de poitrine (DBH, pour *Diameter at Breast Height*) inférieur à 30 cm. Le sous-bois est caractérisé par une régénération boisée très faible avec une forte densité de Marantacées.

- Forêt éparsée à sous-bois très dense de Marantacées (SFDM) : structure similaire à SFM mais avec une densité plus forte de Marantacées et une densité d'arbres plus faible.
- Forêt à canopée ouverte (OF) : forte régénération boisée et grande abondance de petits arbres correspondant à des espèces pionnières (i.e., *Musanga cecropioides* et *Trema orientalis*).
- Forêt inondable de façon saisonnière (SIF-GID et SIMF) : forte densité d'arbres (majoritairement inférieurs à 30 cm de DBH) et de lianes. Le sous-bois est inondé de façon saisonnière et est caractérisé par une régénération boisée modérée.
- Savane (S) : savane arbustive (majoritaire), herbeuse ou marécageuse.
- Champs : anciens (majoritaires) ou en jachère
- Lisière
- Route

Au total, 1420 points GPS ont été relevés. Le taux d'occupation (i.e., temps passé dans un type d'habitat/ temps total d'observation) de chaque type d'habitat a ainsi pu être calculé.

3. Analyses des données

3.1. Indices de disponibilité alimentaire mensuelle

A partir des scores obtenus par le suivi phénologique, des indices mensuels de disponibilité alimentaire (FAIm, indice de McLennan, 2013) ont été calculés :

$$FAIm = \sum_{k=1}^n Fk \times Dk \times Sk$$

Où n représente le nombre d'espèces incluses dans le calcul (consommées par les bonobos et recensées dans le suivi phénologique), Fk représente le score moyen de l'aliment considéré (FR, FL, FE, JF, TG) sur les individus de l'espèce k (basé sur le suivi phénologique), Dk représente la densité d'arbres adultes de l'espèce k (en individus/hectare, Pennec et al., 2016) et Sk représente le diamètre moyen à hauteur de poitrine (DBH) des arbres adultes de l'espèce k.

- FAIm par aliment : pour chacun des aliments consommés par les bonobos et recensés dans le suivi phénologique (dans ce cas, n=1 car seule l'espèce de l'aliment considéré est incluse).
- FAIm_{FR} : pour tous les fruits consommés et recensés (incluant les fruits mûrs et non-mûrs)
- FAIm_{TOT} : pour la totalité des aliments consommés et recensés (incluant les fruits mûrs et non-mûrs, les fleurs, les feuilles matures, les jeunes feuilles et les tiges)

Dans le cas des espèces herbacées, l'indice de disponibilité alimentaire a seulement été calculé à partir du score moyen et de la densité par espèce. Ici, l'indice de disponibilité alimentaire total (herbacées, lianes et arbres) est pertinent car l'objectif était d'évaluer la variabilité mensuelle de la disponibilité alimentaire dans un même site (i.e., variabilité relative). En dehors de ce cas, les lianes (DBH inférieur à celui des arbres mais peu représentatif de la productivité en fruits), les arbres et les herbacées (calcul différent) devraient être considéré·e·s séparément.

3.2. Diversité alimentaire et phénologique mensuelle

Afin d'évaluer la variabilité de diversité mensuelle du régime alimentaire des bonobos, un indice de diversité de Shannon (H' ; Shannon, 1948) a été calculé en incluant les proportions de temps d'alimentation de chaque aliment consommé :

$$H' \text{ alim mensuel} = - \sum_{i=1}^N \frac{PTAm_i}{100} \times \log_{10} \frac{PTAm_i}{100}$$

Où $PTAm_i$ représente la proportion du temps d'alimentation (en %) de l'aliment i et N représente le nombre total d'aliments consommés durant le mois considéré.

La variabilité mensuelle de la diversité d'aliments disponibles dans l'environnement a également été évaluée en calculant ce même indice à partir des FAI individuels :

$$H' \text{ phéno mensuel} = - \sum_{i=1}^N \frac{FAIm_i}{FAIm_{TOT}} \times \log_{10} \frac{FAIm_i}{FAIm_{TOT}}$$

Où $FAIm_i$ représente l'indice de disponibilité alimentaire mensuel de l'aliment i , $FAIm_{TOT}$ est l'indice de disponibilité alimentaire mensuel de tous les aliments consommés et recensés et

N représente le nombre total d'aliments consommés et recensés dans le suivi phénologique durant le mois considéré.

3.3. Données comportementales

L'addition des données ad-libitum et des données focales nous a permis de dresser une liste représentative (en dehors des aliments les plus rares probablement) des différents aliments consommés par les bonobos de Manzano. De plus, les données focales nous ont ensuite permis, pour les aliments les plus fréquemment consommés, de calculer les temps d'alimentation mensuels par aliment ainsi que la proportion de chaque aliment dans le régime alimentaire global (PTA_{TOT}) et mensuel (PTA_M).

3.4. Profils alimentaires

En incluant la proportion mensuelle de temps d'alimentation (PTA_M) de chacun des aliments composant le régime alimentaire des bonobos, nous avons pour objectif de rassembler les mois les plus proches dans leur composition alimentaire. Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée, suivie d'une classification ascendante hiérarchique (CAH) avec la méthode de liaison complète (i.e., *complete-linkage method*) (fonction *hclust* du package *stats*, R Core Team 2020). La durée d'observation focale variant d'un mois à l'autre (41 mois, moyenne = $243,7 \pm 174,2$ minutes, min=20, max=680) seuls les mois contenant un minimum de 70 minutes d'observations (i.e. moyenne – SD = 69,5 minutes) ont été inclus dans l'analyse (N=34 mois).

Afin de caractériser les profils alimentaires obtenus, les proportions mensuelles de chaque aliment, les indices de variabilité mensuels de Shannon (H' alim mensuel et H' phéno mensuel), le taux d'occupation mensuel des différents types d'habitats, les indices de disponibilité alimentaire mensuels (FAIm par aliment, FAIm_{FR} et FAIm_{TOT}) et la pluviométrie mensuelle relative (rapportée au nombre de jours recensés) ont été comparé·e·s entre les différents profils. Les comparaisons ont été réalisées à l'aide d'un test de la somme des rangs de Wilcoxon pour chacune des variables.

Des courbes d'accumulation représentant le nombre cumulé d'aliments distincts recensés en fonction du nombre d'observations focales réalisées dans chaque profil ont

également été créées dans le but d'évaluer l'exhaustivité de nos données concernant la diversité des aliments consommés dans chacun des profils.

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

Résultats

1. Régime alimentaire des bonobos en mosaïque forêt-savane

1.1. Composition du régime alimentaire

La totalité des observations comportementales (i.e. focales et ad-libitum) nous ont permis de relever la consommation de 181 aliments différents par les bonobos (172 dans les données ad-libitum (95 %) et 76 dans les données focales (42 %)) (Annexe 1.2). Parmi eux, 144 aliments ont pu être identifiés jusqu'au genre seulement (N=27 aliments) ou jusqu'à l'espèce (N=117 aliments). Au total, 42 familles étaient représentées ainsi que 93 espèces distinctes (70 arbres, 13 lianes et 10 herbacées) dont plusieurs parties étaient parfois consommées : le fruit (en majorité, N=76 spp.), les jeunes feuilles (N=23 spp.), les tiges (N=16 spp.), les feuilles matures (N=12 spp.), les fleurs (N=9 spp.), l'écorce (N=7 spp.) et/ou le pétiole (N=1). Parmi ces espèces identifiées, deux étaient des espèces de savane (*Annona senegalensis* : consommation des fruits et *Hyparrhenia diplandra* : consommation des tiges).

A ces aliments dont le genre au minimum et plus souvent l'espèce est identifié-e s'ajoutent les aliments dont la famille et le nom vernaculaire sont connus mais pas le genre (N=7), ceux dont seul le nom vernaculaire de l'espèce est connu (N=7), les aliments dont le nom vernaculaire est inconnu (non identifié par l'informateur ou non connu) (N=15 aliments dont le bois mort), la consommation de produits d'origine animale (miel, insectes, œufs dans les nids d'oiseaux et écureuils) et la coprophagie (consommation de matières fécales) (Annexe 1.2).

1.2. Importance des aliments en temps d'alimentation

Le temps total d'alimentation représentait 37 % des données focales (i.e. 3717 minutes) et les 76 aliments recensés n'y étaient pas représentés en proportions égales

(Annexe 1.3). Les fruits constituaient 90 % du temps d'alimentation total, suivis des jeunes feuilles à 6 % et des tiges à 2 %. Seuls 22 aliments (de 20 espèces) dont 19 fruits, 2 jeunes feuilles et une tige représentaient individuellement plus de 1 % du temps d'alimentation total sur 4 ans et constituaient à eux seuls 89 % du temps d'alimentation total (Tableau 1). Les genres *Dialium* (dont les fruits et les jeunes feuilles de *D. angolense*) et *Musanga* (fruits et jeunes feuilles de *M. cecropioides*) étaient les plus représentés (respectivement 35 % et 18 % du temps total d'alimentation total). Les arbres étaient majoritaires (N=18) et seules trois espèces de lianes et une espèce d'herbacée étaient représentées parmi ces aliments les plus consommés.

Tableau 1 : Aliments majoritaires dans le régime alimentaire global des bonobos de la communauté de Manzano (RDC) : temps d'alimentation supérieur à 1 % du temps total (A : arbre/arbuste, L : liane, H : herbacée) (FR : fruit, JF : jeune feuille, TG : tige, TA : temps d'alimentation, PTA : proportion du temps d'alimentation).

Forme de vie	Famille	Nom scientifique	Nom vernaculaire	Partie consommée	TA (min)	PTA (%)
A	FABACEAE	<i>Dialium angolense</i>	KUERO	FR	907,6	24,4
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	FR	657,0	17,7
L	VITACEAE	<i>Cissus dinklagei</i>	MUTARA	FR	205,5	5,5
A	FABACEAE	<i>Dialium pachyphyllum</i>	BUU	FR	148,0	4,0
A	FABACEAE	<i>Dialium sp.1</i>	KUU	FR	142,3	3,8
A	MORACEAE	<i>Trilepisium madagascariense</i>	NZIAMA	FR	115,8	3,1
A	SAPINDACEAE	<i>Pancovia laurentii</i>	MOKONKAUN	FR	115,3	3,1
A	FABACEAE	<i>Dialium angolense</i>	KUERO	JF	104,9	2,8
A	EUPHORBIACEAE	<i>Croton haumanianus</i>	MONTELE	FR	104,2	2,8
L	APOCYNACEAE	<i>Landolphia sp.2</i>	MAYOMAYUL	FR	103,7	2,8
A	IRVINGIACEAE	<i>Klainedoxa gabonensis</i> var. <i>oblongifolia</i>	NKURI/NKURI GFR/NKURI PFR	FR	97,6	2,6
A	STERCULIACEAE	<i>Pterygota bequaertii</i>	NSIA 3	FR	69,7	1,9
H	MARANTACEAE	<i>Haumania liebrechtsiana</i>	NZWOMI	TG	68,2	1,8
A	LAURACEAE	<i>Beilschmiedia sp.1</i>	MUSAU 3	FR	64,1	1,7
A	CHRYSOBALANACEAE	<i>Parinari excelsa</i>	MUMPUMA	FR	62,2	1,7
A	OLACACEAE	<i>Strombosia/Strombosiosis spp.</i>	EME/Gfe/ GFe1/GFe2	FR	60,7	1,6

A	MORACEAE	<i>Ficus spp</i>	FICUS/Gfe/GFr /Pfe/Pfr	FR	52,1	1,4
A	ANNONACEAE	<i>Anonidium mannii</i>	MOBE	FR	52,1	1,4
A	URTICACEAE	<i>Myrianthus arboreus</i>	ENTU EYUL	FR	50,1	1,3
L	CELASTRACEAE	<i>Hippocratea myriantha</i>	ZELE	FR	39,3	1,1
A	FABACEAE	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	MUNDIRI	FR	38,5	1,0
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	JF	37,4	1,0
Total					3295,9	88,7

2. Variabilité mensuelle du régime alimentaire

2.1. Profils alimentaires

En nous basant uniquement sur les proportions mensuelles de temps d'alimentation correspondant à chaque aliment, deux profils d'alimentation ont pu être distingués (Figure 3) rassemblant respectivement 23 et 11 mois. Au total, 716 sessions focales ont été réalisées dans le profil 1 (dont 2458 minutes de temps d'alimentation) et 251 dans le profil 2 (dont 1169 minutes de temps d'alimentation). La durée mensuelle d'observation focale ne différait pas entre les deux profils (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $W=159,5$, $p=0,2311$). Le second profil était représenté entre mars et août et majoritaire sur les quatre ans en avril et mai seulement (Figure 4).

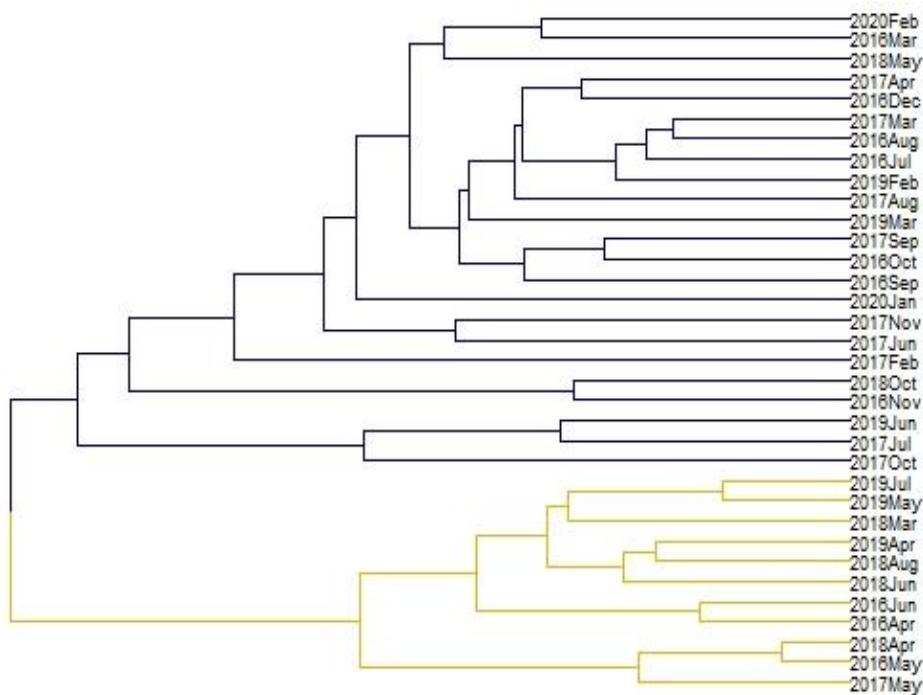


Figure 3 : Dendrogramme représentant les résultats de l'analyse en composantes principales suivie d'une classification ascendante hiérarchique. Seuls les mois supérieurs à 70 minutes d'observations focales ont été intégrés à l'analyse et classés selon les proportions mensuelles de temps d'alimentation pour chaque aliment consommé par les bonobos de la communauté de Manzano entre mars 2016 et février 2020 (bleu : profil alimentaire 1, jaune : profil alimentaire 2).

	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Juin	Juil	Aoû	Sep	Oct	Nov	Déc
2016			1	2	2	2	1	1	1	1	1	1
2017		1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	
2018			2	2	1	2		2		1		
2019		1	1	2	2	1	2					
2020	1	1										

Figure 4 : Calendrier de la répartition des profils alimentaires entre mars 2016 et février 2020 (34 mois intégrés dans l'analyse).

2.2. Changement de régime alimentaire entre chaque profil

2.2.1. Diversité alimentaire

Le nombre d'aliments distincts recensés dans chaque profil différait : N=68 dans le profil 1, N=28 dans le profil 2. La durée d'observation étant différente entre les deux profils, nous avons contrôlé l'exhaustivité du recensement à l'aide de courbes d'accumulation (Figure 5). La courbe du profil 1 n'atteignait pas de plateau, indiquant ainsi que le recensement était incomplet. La courbe du profil 2 en revanche atteignait un premier plateau à 175 focales puis un second à 225 focales.

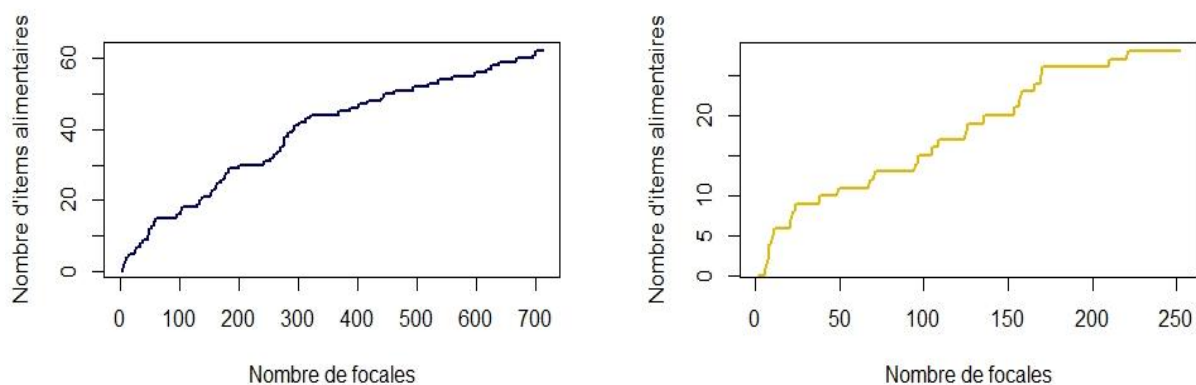


Figure 5 : Courbes de raréfaction du nombre d'aliments en fonction du nombre de focales dans le profil 1 (en bleu à gauche) et le profil 2 (en jaune à droite).

Les indices de diversité de Shannon (H' alim mensuel) étaient significativement supérieurs dans le profil 1 par rapport au profil 2 (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $W=193$, $p<0,05$) (Figure 6).

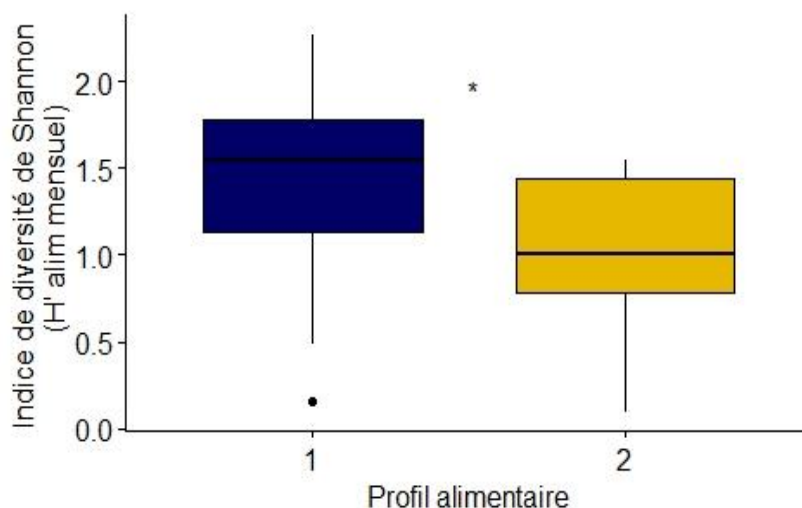


Figure 6 : Boxplot des indices de diversité alimentaires de Shannon (H' alim mensuels) dans chaque profil (test de la somme des rangs de Wilcoxon, * : $p < 0,05$). La ligne noire horizontale correspond à la médiane, la boîte colorée correspond à l'écart entre le 25^e et le 75^e quartile (écart interquartile). La limite inférieure des barres verticales correspond à la plus petite valeur dans un intervalle de 1,5 fois l'écart interquartile sous le 25^e quartile, et la limite supérieure correspond à la plus grande valeur dans 1,5 fois l'écart interquartile au-dessus du 75^e percentile. Les points noirs isolés représentent les valeurs situées en dehors de ces limites.

2.2.2. Aliments dominants chaque profil

Parmi les 68 aliments recensés dans le profil 1 (Figure 7), 23 d'entre eux, correspondant à 20 espèces distinctes, représentaient chacun plus de 1 % du temps total d'alimentation et composaient 88 % du régime alimentaire. On y retrouvait une majorité de fruits ($N=20$) ainsi que des jeunes feuilles de *Dialium* spp. ($N=2$) et la tige de *Haumania liebrechtsiana* qui était significativement plus consommée que dans le second profil (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $W=178$, $p < 0,05$) (Figure 8). Les aliments les plus consommés étaient les fruits de l'arbre *Musanga cecropioides* (24 % du temps d'alimentation, significativement supérieur à la consommation dans le second profil (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $W=194$, $p < 0,05$) (Figure 9) et de la liane *Cissus dinklagei* (10 %). Toutes espèces et parties de la plante cumulées, le genre *Dialium* était bien représenté dans ce profil (3 espèces, 5 aliments, 12 % du temps d'alimentation).

Parmi les 28 aliments recensés dans le profil 2 (Figure 7), seuls 10 d'entre eux représentaient plus de 1 % du temps total d'alimentation et composaient 94 % du régime alimentaire. On y retrouvait 9 fruits et les jeunes feuilles de *Dialium angolense*. Le genre *Dialium* (3 espèces et 4 aliments) était largement majoritaire et composait 76 % du régime. La

consommation des fruits de *Dialium angolense* dominait ce profil avec 60 % du temps total d'alimentation. Son temps de consommation était significativement plus élevé par rapport au premier profil (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $W=1$, $p<0,001$) (Figure 10).

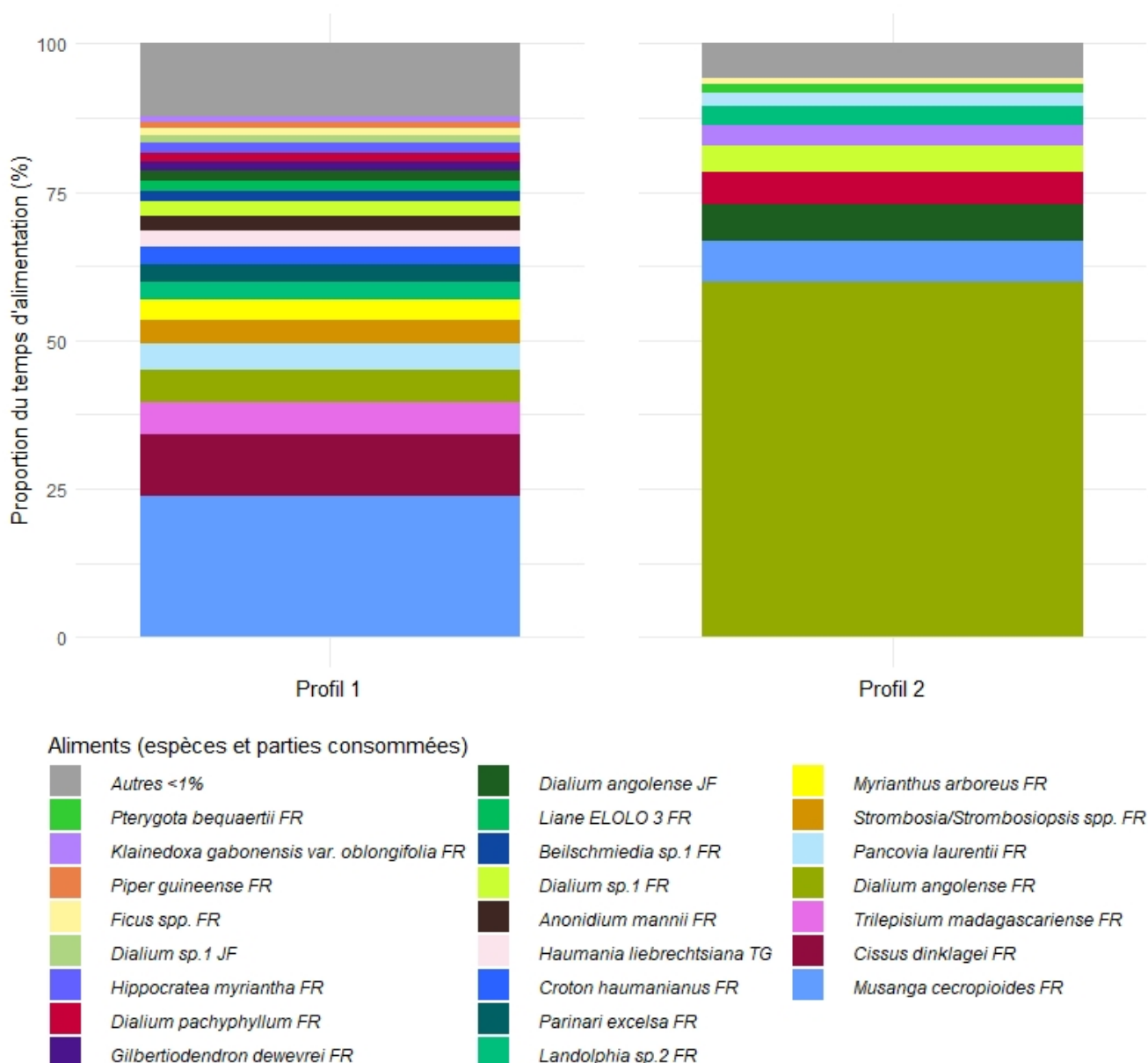


Figure 7 : Contribution de chaque aliment consommé par les bonobos dans les deux profils alimentaires (FR : fruit, JF : jeune feuille, TG : tige)

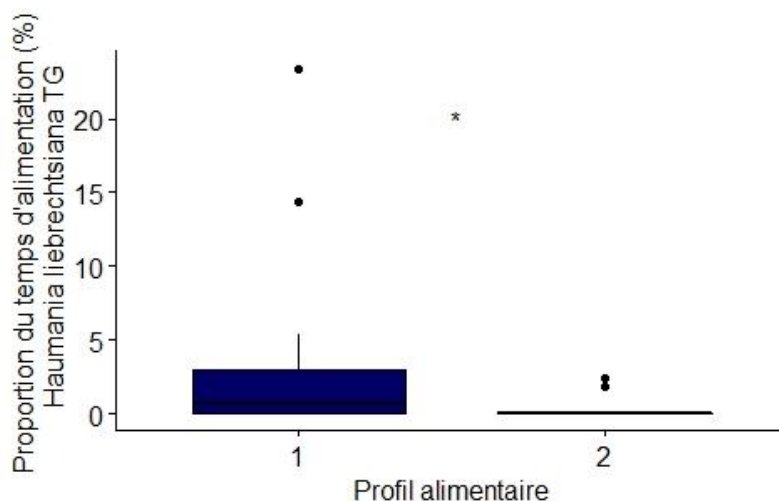


Figure 8 : Boxplot des proportions d'alimentation mensuelles pour la tige d'*Haumania liebrechtsiana* dans les deux profils alimentaires (test de la somme des rangs de Wilcoxon, * : $p < 0,05$). La ligne noire horizontale correspond à la médiane, la boîte colorée correspond à l'écart entre le 25^e et le 75^e quartile (écart interquartile). La limite inférieure des barres verticales correspond à la plus petite valeur dans un intervalle de 1,5 fois l'écart interquartile sous le 25^e quartile, et la limite supérieure correspond à la plus grande valeur dans 1,5 fois l'écart interquartile au-dessus du 75^e percentile. Les points noirs isolés représentent les valeurs situées en dehors de ces limites.

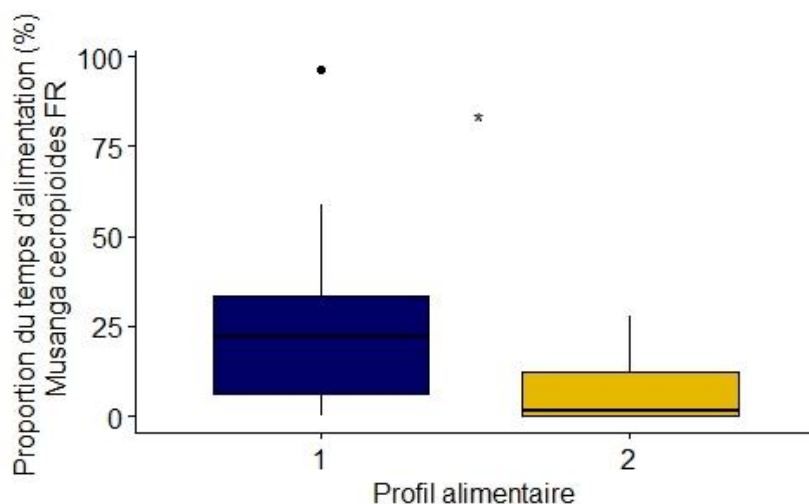


Figure 9 : Boxplot des proportions d'alimentation mensuelles pour le fruit de *Musanga cecropioides* dans les deux profils alimentaires (test de la somme des rangs de Wilcoxon, * : $p < 0,05$). La ligne noire horizontale correspond à la médiane, la boîte colorée correspond à l'écart entre le 25^e et le 75^e quartile (écart interquartile). La limite inférieure des barres verticales correspond à la plus petite valeur dans un intervalle de 1,5 fois l'écart interquartile sous le 25^e quartile, et la limite supérieure correspond à la plus grande valeur dans 1,5 fois l'écart interquartile au-dessus du 75^e percentile. Les points noirs isolés représentent les valeurs situées en dehors de ces limites.

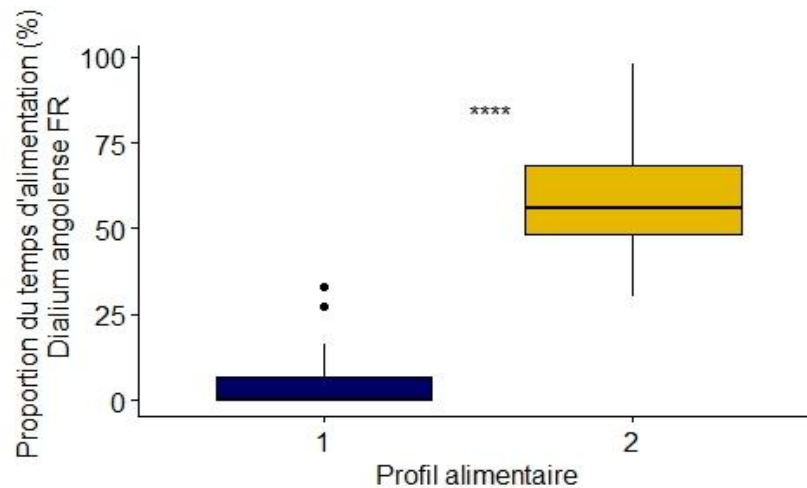


Figure 10 : Boxplot des proportions d'alimentation mensuelles pour le fruit de *Dialium angolense* dans les deux profils alimentaires (test de la somme des rangs de Wilcoxon, *** : $p < 0,001$). La ligne noire horizontale correspond à la médiane, la boîte colorée correspond à l'écart entre le 25^e et le 75^e quartile (écart interquartile). La limite inférieure des barres verticales correspond à la plus petite valeur dans un intervalle de 1,5 fois l'écart interquartile sous le 25^e quartile, et la limite supérieure correspond à la plus grande valeur dans 1,5 fois l'écart interquartile au-dessus du 75^e percentile. Les points noirs isolés représentent les valeurs situées en dehors de ces limites.

3. Changement de régime alimentaire et facteurs environnementaux

3.1. Pluviométrie

La pluviométrie mensuelle relative ne différait pas significativement entre les deux profils alimentaires (Annexe 1.4). Chacun des profils comportait donc des mois à forte pluviométrie et des mois durant lesquels elle diminuait.

3.2. Disponibilité alimentaire

Parmi les 333 individus suivis sur les parcours phénologiques, 310 appartenaient à 62 espèces consommées par les bonobos et 215 individus appartenaient à 39 espèces qui étaient représentées dans les observations focales (Annexe 1.1) (moyenne \pm SEM = 5 individus suivis/espèce \pm 1 ; min=1 ; max=18) et qui correspondaient au total à 46 aliments distincts.

Les FAI totaux et fruits ainsi que les indices mensuels de diversité de Shannon phénologiques (H' phéno mensuel) n'étaient pas significativement différents entre les deux profils. En outre, cet indice présentait des variations faibles tout au long des quatre années (H' phéno mensuel : moyenne \pm SEM = 2,52 \pm 0,02 ; min= 2,12 ; max=2,80). Les FAI individuels

des fruits de *Haumania liebrechtsiana*, *Musanga cecropioides* et *Dialium angolense*, pouvant avoir une influence majeure dans les profils, ne différaient pas significativement entre les deux profils (voir aussi Annexe 1.5) mais l'analyse visuelle de la distribution dans les deux profils des FAI des fruits de *Dialium angolense* révélait une tendance avec la présence de deux mois aux valeurs élevées (i.e. mars 2016 et mai 2018) dans le profil 1 (Figure 11). Le mois de mars correspondait à la période de transition entre les deux profils et le mois de mai se situait dans la période du profil 2. Le classement de ces deux mois dans le profil 1 pourrait correspondre à un artefact et expliquer leurs valeurs extrêmes qui correspondaient plutôt à la distribution des valeurs observées dans le profil 2.

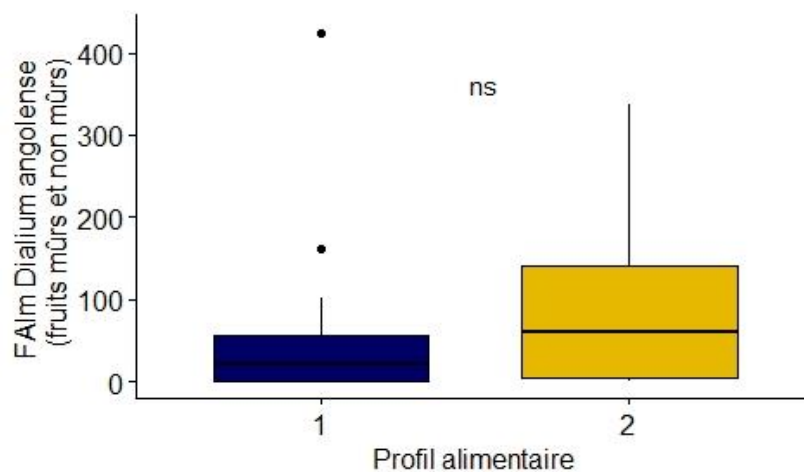


Figure 11 : Boxplot des indices de disponibilité mensuels (FAIm) des fruits mûrs et non mûrs de *Dialium angolense* dans les deux profils alimentaires (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $p > 0,05$). La ligne noire horizontale correspond à la médiane, la boîte colorée correspond à l'écart entre le 25^e et le 75^e quartile (écart interquartile). La limite inférieure des barres verticales correspond à la plus petite valeur dans un intervalle de 1,5 fois l'écart interquartile sous le 25^e quartile, et la limite supérieure correspond à la plus grande valeur dans 1,5 fois l'écart interquartile au-dessus du 75^e percentile. Les points noirs isolés représentent les valeurs situées en dehors de ces limites.

3.3. Utilisation de l'habitat

Les 10 types d'habitats étaient représentés dans les deux profils mais seul le taux de fréquentation des forêts mixtes à sous-bois ouvert (MFO) différait significativement entre les deux. Les bonobos passaient ainsi significativement plus de temps dans cet habitat durant les

mois correspondant au profil 2 (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $W=68$, $p<0,05$) (Figure 12).

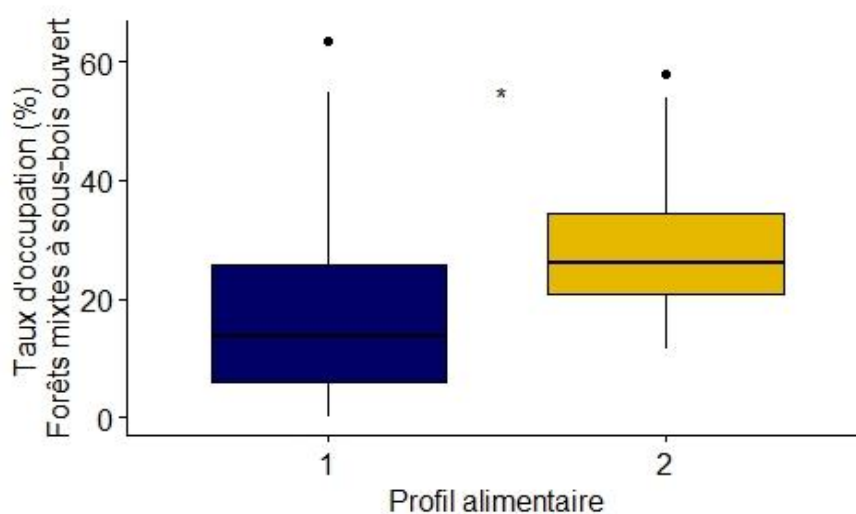


Figure 12 : Taux d'occupation des forêts mixtes à sous-bois ouvert (MFO) dans les deux profils alimentaires (test de la somme des rangs de Wilcoxon, * : $p<0,05$). La ligne noire horizontale correspond à la médiane, la boîte colorée correspond à l'écart entre le 25e et le 75e quartile (écart interquartile). La limite inférieure des barres verticales correspond à la plus petite valeur dans un intervalle de 1,5 fois l'écart interquartile sous le 25e quartile, et la limite supérieure correspond à la plus grande valeur dans 1,5 fois l'écart interquartile au-dessus du 75e percentile. Les points noirs isolés représentent les valeurs situées en dehors de ces limites.

Discussion

Cette étude a permis de montrer la grande diversité du régime alimentaire des bonobos dans un habitat particulier de mosaïque forêt-savane, avec l'inclusion de deux espèces prélevées en savane. Les observations sur quatre années consécutives, avec acquisition des temps d'alimentation pour chaque aliment, ont également mis en évidence des variations intra-annuelles du régime alimentaire, répétées à des périodes similaires chaque année. La disponibilité alimentaire globale présentait de faibles variations au cours de cette étude et ne différait pas lors de ces changements alimentaires. Enfin, l'étude de ces changements alimentaires a souligné l'importance particulière de certains aliments pour les bonobos ainsi que des habitats hébergeant ces espèces végétales en densité importante.

1. Composition du régime alimentaire des bonobos de Manzano

Notre première hypothèse supposait l'existence d'une diversité alimentaire plus importante dans cet habitat mosaïque par rapport à celle relevée pour les blocs forestiers continus, en raison de la capacité des bonobos à exploiter différents habitats et à consommer des espèces de savane. Ces dernières étaient effectivement bien présentes dans le régime alimentaire des bonobos de Manzano (deux espèces de savane), confirmant la flexibilité de cette espèce et sa capacité à adapter son régime alimentaire à un environnement particulier. Parmi les aliments végétaux identifiés, on retrouvait une diversité égale (Lilungu) ou supérieure (Lomako, Wamba et Luikotale) de familles comparée aux sites de forêt continue faisant l'objet d'études de long terme, mais une diversité intermédiaire à l'échelle des espèces consommées : 93 espèces de 42 familles à Manzano contre 79 espèces de 30 familles à Lomako (Badrian & Malenky, 1984), 142 espèces de 35 familles à Wamba (Idani et al., 1994), 128 espèces de 31 familles à Luikotale (Beaune, Bretagnolle, Bollache, Bourson, et al., 2013) et 112 espèces de 42 familles à Lilungu (Sabater Pi & Veà, 1994). Cependant, ces sites ayant été étudiés sur une longue durée, nous nous attendons à observer une augmentation du nombre d'espèces alimentaires recensées à Manzano avec le temps, d'autant plus que certaines espèces observées n'ont pas encore été identifiées. De plus, seuls 42 % des aliments recensés étaient représentés dans les données focales. Cette absence d'exhaustivité a été confirmée par la courbe d'accumulation obtenue pour le profil alimentaire dominant en termes de durée (i.e. profil 1), indiquant que la liste des aliments consommés durant ces périodes demeure incomplète. Cette différence de diversité alimentaire entre les données ad-libitum et les données focales indique qu'un temps d'observation important est nécessaire pour obtenir un meilleur aperçu du régime alimentaire des bonobos. Néanmoins, l'échantillonnage focal nous permet de distinguer les aliments majeurs et mineurs et d'approfondir notre compréhension de la sélection alimentaire des bonobos. Ainsi, tout en gardant à l'esprit que les aliments mineurs sont largement sous-représentés dans ces données, les données focales et le temps d'alimentation sont le seul moyen d'identifier avec précision l'importance des aliments dans le régime alimentaire des bonobos et sa variabilité au cours du temps.

Sur l'ensemble des quatre années d'observations, seules 20 espèces végétales composaient 90 % du régime alimentaire en temps d'alimentation avec une nette dominance

des genres *Dialium* et *Musanga*. Cette dominance d'un nombre réduit d'aliments a été montrée dans les autres sites d'étude mais ce niveau de précision est rarement décrit chez le genre *Pan* en raison des méthodes indirectes (analyses fécales et recensement de restes alimentaires) ou directes par point d'alimentation (*ad libitum* ou *scan sampling*) (mais voir par exemple Potts et al., 2011 chez le chimpanzé). Le caractère hautement frugivore de cette espèce, décrit dans tous les autres sites d'étude, a également été confirmé à Manzano, les fruits représentant 90 % du temps total d'alimentation. Cette étude a donc permis de situer le régime alimentaire des bonobos dans cet habitat mosaïque forêt-savane par rapport aux sites de forêt continue, avec une forte frugivorie, une diversité supérieure ou égale de familles consommées et l'inclusion d'espèces prélevées en savane. La capacité des bonobos à inclure des espèces de savane dans leur régime et la grande diversité des familles et espèces consommées dans tous les sites d'étude révèlent une flexibilité alimentaire en fonction de l'environnement, comme décrite chez le chimpanzé dans des habitats encore plus diversifiés.

2. Variabilité temporelle du régime alimentaire

Notre seconde hypothèse supposait l'existence d'une variabilité temporelle de ce régime alimentaire avec une alternance des aliments dominants et un rôle variable des herbacées selon les périodes. Nos résultats d'analyses, basées uniquement sur l'importance mensuelle de chacun des aliments consommés, ont révélé deux profils alimentaires nettement distincts, mais avec une prédominance de fruits dans les deux cas. Le premier profil, regroupant une majorité de mois (prépondérant entre juillet et mars sur les quatre années), présentait une grande diversité alimentaire parmi laquelle 23 aliments composaient 88 % du régime en temps d'alimentation, avec une dominance du genre *Musanga*. De plus, la consommation des tiges de *Haumania liebrechtsiana* était plus élevée durant ces périodes de grande diversité alimentaire. Le second profil alimentaire (présent principalement entre avril et juin) présentait des caractéristiques très différentes : la diversité alimentaire était significativement plus faible (et basée sur un recensement exhaustif d'après la courbe de raréfaction) et le régime était largement dominé par le genre *Dialium* (76 % du temps d'alimentation), et notamment par les fruits de *Dialium angolense* (60 % du temps d'alimentation).

La grande variabilité de la diversité mensuelle consommée observée dans cette étude est cohérente avec les résultats obtenus dans d'autres sites (Lomako : Hickmott et al., 2021) mais l'augmentation de cette diversité ne coïncidait pas avec une augmentation de la disponibilité en aliments (toutes parties consommées confondues), notamment en fruits. Si la disponibilité de certains aliments pouvait varier de façon importante en fonction des mois, la disponibilité globale était en revanche peu variable (indice de Shannon phénologique). Ce résultat confirme la stabilité des ressources globales dans cet environnement mais souligne également l'importance de considérer la disponibilité spatio-temporelle de chaque aliment consommé (notamment les plus représentés dans le régime alimentaire du groupe étudié), dans chaque site d'étude. Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus à Lomako (Badrian & Malenky, 1984) où les aliments du genre *Dialium* étaient parmi les plus consommés, à Luikotale (Hohmann et al., 2006) où les fruits de *Dialium spp.* dominaient le régime alimentaire des bonobos de mai à septembre sans modification de la diversité ainsi qu'à Wamba (Kano & Mulavwa, 1984), où une période d'augmentation de la consommation des fruits de *Dialium spp.* a été recensée. A Wamba cependant, l'augmentation de consommation de ces fruits coïncidait avec une augmentation de la diversité alimentaire globale. Consommés toute l'année et moins exploités en période de fructification d'autres espèces (e.g., *Landolphia owariensis* et *Pancovia laurentii*), les fruits de *Dialium spp.* ont donc été considérés comme aliments de base à Wamba (i.e., consommé toute l'année en proportion importante dans le régime global) (Rothman et al., 2014). Dans notre étude, cette hypothèse, bien que non réfutable à ce stade, ne semble pas être la plus probable. En effet, outre l'augmentation de diversité associée à la baisse de consommation des fruits de *Dialium angolense*, celle-ci n'est associée ni à une augmentation de la disponibilité des fruits dont la consommation augmente significativement (*Musanga cecropioides* et *Haumania liebrechtsiana*), ni à une augmentation de la disponibilité alimentaire globale et en fruits (toutes espèces consommées confondues). En revanche, les mois correspondant à une augmentation de la consommation des fruits de *Dialium angolense* tendent à présenter une plus forte disponibilité de ces fruits. Si ces résultats nécessitent d'être étayés par un effort d'observation plus intense, régulier et répété sur un plus grand nombre d'années, ils soutiennent néanmoins l'hypothèse que les fruits de *Dialium spp.*, et plus particulièrement *Dialium angolense*, seraient des fruits fortement recherchés par les bonobos et pouvant être considérés comme des fruits préférés si leur consommation est proportionnellement plus importante que leur disponibilité dans

l'environnement (i.e., sur-sélection de la ressource) (Marshall & Wrangham, 2007; Petrides, 1975). Le second profil correspondrait donc à une période de haute sélectivité alimentaire pour les bonobos de Manzano avec une stratégie de recherche alimentaire tournée vers cet aliment, d'où la fréquentation plus importante des forêts mixtes à sous-bois ouvert, habitat présentant la plus grande densité de *Dialium angolense* (Pennec et al., 2016). Ce résultat confirme que l'utilisation de l'habitat varie avec les changements de diversité alimentaire, comme suggéré dans une précédente étude réalisée à Manzano (Pennec et al., 2020). Ce résultat est également cohérent avec une autre étude sur les bonobos à Wamba (Terada et al., 2015) et sur les chimpanzés dans plusieurs sites (Doran, 1997; Furuichi et al., 2001), indiquant qu'un changement d'alimentation s'accompagnait d'une modification de l'utilisation de l'habitat. Cette étude renforce ainsi l'importance des fruits de *Dialium* (aliment au moins de base, sinon préférés) et de la conservation des habitats hébergeant ces espèces (Beaune, Bretagnolle, Bollache, Hohmann, et al., 2013).

Les tiges d'*Haumania liebrechtsiana*, consommées quasi-exclusivement en période de diminution des fruits de *Dialium angolense*, sont alors candidates en tant qu'aliment de réserve (i.e., consommé en période de raréfaction des aliments préférés, Harrison & Marshall, 2011; Marshall & Wrangham, 2007) (comme décrit pour les herbacées chez le chimpanzé (Basabose, 2002) mais différent des résultats chez les bonobos à Lomako (Badrian & Malenky, 1984) où les herbacées étaient consommées toute l'année). Ce résultat doit être considéré avec précaution car la consommation des herbacées terrestres se fait souvent au sol où la végétation est dense, rendant les observations focales difficiles. Il est donc plus probable, en accord avec les restes alimentaires trouvés quotidiennement, que ces tiges soient consommées toute l'année avec une augmentation de leur proportion en période de baisse de consommation des fruits de *Dialium angolense*. Cette hypothèse pourrait être vérifiée en combinant les méthodes d'observations directes (focales) et indirectes (restes alimentaires et analyses fécales) (Matthews et al., 2020).

Les fruits de *Musanga cecropioides*, second aliment le plus consommé dans le premier profil après les fruits de *Dialium angolense* et devenant le plus consommé dans le second profil, peut en revanche d'ores et déjà être considéré comme un aliment de base (comme décrit à Wamba (Kuroda, 1979) (mais voir Serck, 2015 où des observations indirectes placent

plutôt ce fruit comme un aliment de réserve chez les bonobos et Furuichi et al., 2001 où *Musanga cecropioides* est classé également comme aliment de réserve chez les chimpanzés).

3. Limites

La différence de composition du régime alimentaire observée entre les deux périodes annuelles n'a pas pu être reliée ni à la pluviométrie, ni à la disponibilité alimentaire globale et en fruits dans cette étude. D'après nos résultats, ce changement de régime serait plutôt associé au rythme de vie de *Dialium spp.*. La consommation des fruits de cette espèce, présente dans les deux profils donc sur une période très longue (comme décrit dans les autres sites, Beaune, Bretagnolle, Bollache, Hohmann, et al., 2013), implique une asynchronie de fructification. Ce facteur, associé à une variabilité inter-annuelle entraînant une fructification non prévisible dans le temps, expliquerait également l'absence de résultats phénologiques nets, les arbres suivis n'étant pas synchrones et réguliers dans leur production (comme constaté pour plusieurs espèces dans d'autres sites d'étude (e.g., Badrian & Malenky, 1984; Hohmann et al., 2006). Néanmoins, la tendance indiquant une plus forte disponibilité en fruits de *Dialium angolense* lorsqu'ils sont plus consommés indique que la proportion d'arbres en fruits à cette période augmente. Un suivi phénologique plus intense, avec l'ajout d'individus suivis dans chaque espèce et un relevé bimensuel (Hohmann et al., 2006), permettrait d'obtenir une vision plus exhaustive des rythmes de vie des espèces consommées par les bonobos, peu documentés à ce jour, et de confirmer ce résultat.

La variabilité du régime alimentaire mise en évidence dans cette étude pose la question des facteurs impliqués dans la sélection des aliments. En effet, en dehors de la disponibilité des aliments, leur sélection par les bonobos pourrait également se baser sur leur composition nutritionnelle, leur palatabilité et leur facilité d'accès (Kano & Mulavwa, 1984). De plus, la qualité nutritionnelle des plantes pouvant varier d'un site à l'autre, en fonction de la température, l'altitude et la composition forestière, et en fonction de la période, l'étude de la sélection des aliments par les individus ne peut s'affranchir de ce volet nutritionnel qui pourrait améliorer notre compréhension des stratégies alimentaires de l'espèce (Hohmann et al., 2006). Par ailleurs, si les temps d'alimentation représentent une méthode précise et très informative, elle n'apporte à elle seule aucun renseignement sur la quantité de biomasse ingérée et devra être complétée (i.e., recensement du nombre de bouchées). Ce volet

complémentaire sera un atout dans la compréhension du maintien des fonctions physiologiques des individus au cours du temps, malgré ces changements alimentaires répétés.

Enfin, en lien avec ces problématiques de phénologie et de composantes nutritionnelles, cette étude inclut non seulement les fruits mûrs mais également les fruits non-mûrs. En effet, les bonobos consomment les fruits mûrs mais parfois uniquement les fruits non mûrs de certaines espèces (e.g., plusieurs Fabaceae dont *Parkia bicolor*) ou les deux stades de maturité (e.g. fruits de *Dialium spp.*). Ces deux stades sont donc inclus dans nos analyses mais une meilleure précision concernant le type de fruits consommés par espèce et par période serait nécessaire pour comprendre le lien entre le rythme de vie des espèces alimentaires importantes et la sélection alimentaire faite par les bonobos. Cet aspect est également essentiel pour les analyses nutritionnelles puisque la composition des fruits non-mûrs diffère de celle des fruits mûrs, notamment sur les composants secondaires. De plus, pour le genre *Dialium* en particulier, une distinction sera nécessaire entre la consommation du mésocarpe et la consommation de la graine (Beaune, Bretagnolle, Bollache, Hohmann, et al., 2013; Masi & Breuer, 2018).

Conclusion

Les différences de composition observées dans le régime alimentaire des bonobos occupant cet habitat particulier de mosaïque forêt-savane confirment l'importance de considérer les variations temporelles (à court et plus long terme) de sélection alimentaire pour chaque aliment consommé. Du fait des rythmes de vie synchrones ou asynchrones de chaque espèce végétale en forêt, ces variations peuvent ne pas être répétées annuellement, d'où l'intérêt de se détacher de la saisonnalité climatique comme proxy de la disponibilité alimentaire et de considérer chaque mois indépendamment. Malgré une stabilité globale des ressources alimentaires dans l'environnement, cette étude a permis de montrer l'importance de certains aliments particuliers et de leur rythme de vie sur les stratégies écologiques développées par les bonobos. Ainsi, la notion de stabilité des ressources alimentaires, invoquée pour expliquer les différences de pressions de sélection exercées entre bonobos et chimpanzés, est à considérer avec précaution. La flexibilité alimentaire des bonobos leur permettant de s'appuyer sur une grande variété de ressources, y compris en savane, les

individus ne semblent pas faire face à une période de baisse de disponibilité alimentaire globale ou en fruits. L'hypothèse de stabilité de la disponibilité des ressources alimentaires dans l'environnement est donc confirmée à Manzano. Cependant, peu d'aliments constituent la majeure partie du régime et leur disponibilité est, de ce fait, beaucoup plus importante que les autres. Les résultats de cette étude suggèrent qu'une stabilité globale des ressources alimentaires dans l'environnement n'est pas nécessairement synonyme de stabilité alimentaire et que les bonobos rencontrent des périodes de raréfaction de ressources d'importance particulière et adaptent leurs stratégies écologiques en fonction, en augmentant notamment la diversité des aliments consommés. Une évaluation des conséquences physiologiques des changements de régime alimentaire est à présent nécessaire afin d'évaluer la pression exercée par la raréfaction des aliments importants. La connaissance des espèces importantes dans chaque site est également capitale pour orienter les politiques de conservation vers la protection et l'exploitation raisonnée des habitats à forte densité d'espèces consommées.

Dans le premier chapitre, nous avons estimé l'importance de chaque aliment dans le régime alimentaire des bonobos de Manzano grâce aux temps d'alimentation et analysé l'influence de leur disponibilité dans l'environnement sur la sélection alimentaire faite par les bonobos. Dans cet habitat de mosaïque forêt-savane, peu représenté dans la littérature et dans l'aire de répartition de cette espèce, nous avons mis en évidence l'inclusion de deux espèces de savane dans le régime alimentaire ainsi qu'une dominance par 20 espèces végétales représentant 90 % du temps d'alimentation. Malgré une stabilité globale des ressources alimentaires pour cette espèce dans l'environnement, nous avons observé une variabilité temporelle du régime alimentaire qui semble influencée par la disponibilité d'un aliment en particulier : les fruits de *Dialium angolense*. Il semblerait donc que la recherche alimentaire à Manzano soit particulièrement orientée vers cet aliment lorsqu'il est disponible, augmentant alors le temps passé dans les habitats contenant les arbres de *Dialium angolense*, et que la recherche devienne plus opportuniste en période de raréfaction de cette ressource. Cette stratégie écologique et ce mode d'acquisition alimentaire alternant sélection et opportunisme a également été observé chez les chimpanzés, notamment dans des environnements extrêmes de savane dans lesquels il existe des périodes de raréfaction des ressources alimentaires importantes. Cette flexibilité alimentaire, commune aux deux espèces du genre *Pan* en fonction de leur environnement, semble donc avoir évolué avant l'ancêtre commun aux chimpanzés et bonobos.

Dans le second chapitre, nous étudions les facteurs de sélection alimentaire par les bonobos dans un environnement a priori stable en raison d'une ration quotidienne distribuée mais qui offre la possibilité d'une consommation de ressources autochtones dans l'enclos extérieur. Ce comportement, très peu décrit dans la littérature sur les PNHs, offre pourtant la possibilité d'analyser les stratégies adoptées dans cet environnement plus standardisé que le milieu naturel et d'évaluer la différence intraspécifique existant chez les bonobos dans des milieux écologiquement différents.

Chapitre 2

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

Cette étude a été menée en collaboration avec Flora Pennec (Ingénieure de recherche, UMR 7206 Eco-Anthropologie, CNRS - MNHN - Université de Paris Cité, France), Sarah Depauw (Laboratoire de nutrition animale, Faculté de médecine vétérinaire, Université de Gand, Belgique), Geert Janssens et Donna Vanhauteghem (Laboratoire du Département de Sciences Vétérinaires et Biosciences de l'Université de Gand, Belgique) ainsi que Jean-Pascal Guéry (Directeur général adjoint, Parc zoologique de la Vallée des Singes, Romagne, France). Ce chapitre sera adapté et soumis en français à la *Revue de Primatologie* en 2023.

Introduction

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

Les études sur l'écologie alimentaire chez les primates non humains (PNHs) ont montré une grande variabilité interspécifique. Ce taxon affiche en effet un continuum entre un régime alimentaire très spécialisé et l'inclusion d'une grande variété d'espèces végétales dans le régime, liée notamment à la capacité physiologique de chaque espèce à digérer les hydrates de carbone structuraux des aliments (cellulose et hémicellulose notamment). Cependant, que le régime soit spécialisé ou plus diversifié, le choix des aliments fait l'objet d'une sélectivité importante chez de nombreuses espèces. L'influence de la disponibilité spatio-temporelle des ressources et de leurs composantes nutritionnelles sur le choix alimentaire a fait l'objet de nombreuses études qui ont démontré l'aspect plurifactoriel de cette sélection chez les PNHs. Ainsi, la composition forestière (Rodman, 2002), la teneur en macronutriments et plus particulièrement en fibres (Hladik & Simmen, 1996; Remis, 2002; Reynolds et al., 1998), en matières grasses (e.g., Hohmann et al., 2006) et en protéines (e.g., Takemoto, 2003), ainsi que l'évitement des métabolites secondaires comme les tanins (e.g., Takemoto, 2003; Wrangham & Waterman, 1983) apparaissent comme ayant un rôle direct dans cette sélection, plus ou moins important selon les espèces. Les facteurs environnementaux et nutritionnels sont également liés entre eux puisque la composition nutritionnelle d'un même aliment peut varier d'un site à l'autre. En effet des analyses phytochimiques ont montré qu'une température élevée et une diminution de la pluviométrie favorisent l'augmentation de la concentration en fibres et une diminution de la teneur en protéines (Chapman et al., 2003; Rothman et al., 2015). La concentration et l'activité des composants secondaires, dont notamment les tanins, sont également plus élevées en zones extrêmes de savane (Mueller-Harvey & McAllan, 1992).

L'influence variable de ces différents facteurs peut également s'observer entre des espèces ayant un régime alimentaire proche. Au sein du genre *Pan*, une étude comparative entre les deux espèces fortement frugivores que sont les chimpanzés (*Pan troglodytes*) et les bonobos (*Pan paniscus*) a montré que les chimpanzés présentent un comportement d'évitement des métabolites secondaires plus marqué que les bonobos, en lien avec des concentrations en tanins et en phénols plus importantes dans leur habitat (chimpanzés de Gashaka et bonobos de Salonga : Hohmann et al., 2006, voir aussi Beaune et al., 2017; Takemoto, 2003). Pourtant, ce comportement n'est pas observé dans les études expérimentales de choix alimentaire chez les chimpanzés (Remis, 2002) et semble au contraire plus marqué chez les bonobos observés dans un autre site (Lomako), avec un niveau de

métabolites secondaires particulièrement peu élevé dans l'alimentation (Malenky, 1990). Ainsi, les stratégies écologiques et la sélection alimentaire semblent très dépendantes des caractéristiques de l'habitat et des ressources disponibles.

L'étude de ces influences plurifactorielles ainsi que des différences intra et interspécifiques existantes sont nécessaires pour comprendre les adaptations alimentaires et évaluer la flexibilité écologique et comportementale des espèces. Ces connaissances, nécessaires à l'amélioration des projets de conservation *in situ* sont également importantes pour la conservation des espèces *ex situ*. En effet, les études réalisées en milieu naturel permettent de construire et améliorer nos connaissances sur les besoins nutritionnels et les stratégies alimentaires naturelles des espèces hébergées (e.g., Crissey & Pribyl, 1997; National Research Council, 2003), contribuant ainsi à améliorer leur bien-être physiologique et comportemental en captivité (parcs zoologiques, laboratoires de recherche et sanctuaires). Les études réalisées en captivité permettent de déterminer de façon plus contrôlée les préférences alimentaires et d'en étudier les déterminants proximaux (e.g., Hansell et al., 2020; Remis, 2002; Verspeek & Stevens, 2020). Si ces études sont principalement expérimentales (i.e., choix alimentaire afin de tester la préférence), elles s'appuient sur des conditions d'hébergement en parc zoologique qui proposent un environnement plus stable en ressources alimentaires en raison de la ration distribuée quotidiennement. Dans les cas où les individus ont accès à un espace extérieur végétalisé, la recherche alimentaire et la consommation de certains aliments issus d'espèces autochtones sont observées. Cette consommation sera qualifiée d'opportuniste dans cette étude en raison de son caractère spontané et de son occurrence en dehors de la distribution alimentaire par les soigneurs, les individus profitant de leur environnement pour en tirer des ressources alimentaires additionnelles. Les contraintes liées à la composition en espèces végétales, à la disponibilité des aliments potentiels et à leur qualité nutritionnelle sont alors importantes, dans un espace réduit délimitant la zone de choix alimentaire, notamment dans des régions au climat tempéré où la variabilité saisonnière des ressources végétales est marquée. Cette consommation alimentaire est encore peu connue chez les bonobos et les autres PNHs (mais voir Dierenfeld & McCann, 1999; Jaman et al., 2010; Jaman & Huffman, 2008) chez les macaques, *Macaca spp.* et les maki catta, *Lemur catta* et une liste de quelques aliments rapportés comme consommés par les bonobos dans différents parcs zoologiques dans Stevens, 2020). Le lien

entre la consommation opportuniste de ces aliments, l'apport nutritionnel pour les individus par rapport à la ration et l'enrichissement comportemental qu'elle représente reste donc encore à identifier.

Le but de cette étude était de caractériser la prise alimentaire opportuniste d'une population captive de bonobos ayant accès à des ressources extérieures et d'en étudier les déterminants nutritionnels et écologiques. Notre première hypothèse était que les bonobos sélectionnent une grande diversité d'aliments dans leur environnement, à l'instar des bonobos observés en milieu naturel (voir **chapitre 1** et les références citées). Les conditions d'accès à l'enclos extérieur et les conditions climatiques étant différentes d'une saison à l'autre, nous nous attendions également à observer une forte variabilité de la nature et de la diversité des aliments consommés au cours des saisons. Le second objectif était de décrire l'apport nutritionnel de cette consommation opportuniste. Nous nous attendions à ce que les aliments consommés soient complémentaires des apports nutritionnels de la ration quotidienne et donc enrichis en certains nutriments par rapport à la ration. Enfin, le dernier objectif était de déterminer l'influence des qualités nutritionnelles des aliments consommés et de leur abondance dans l'environnement sur la sélection alimentaire. En nous basant sur la littérature décrivant certains macro ou micronutriments comme facteurs de sélection alimentaire selon les espèces (e.g., matières grasses dans Hohmann et al., 2006 ou protéines dans Takemoto, 2003), notre hypothèse était que la sélection des aliments consommés de façon spontanée à la Vallée des Singes, dépendait non seulement de leur disponibilité relative dans l'environnement mais également de leur teneur en certains macronutriments et/ou micronutriments.

Matériel et méthodes

1. Site et sujets d'étude

Cette étude a été réalisée sur trois saisons, en janvier 2020 (hiver), octobre 2020 (automne) et mai 2021 (printemps), au parc zoologique de la Vallée des Singes (Romagne, Vienne, France). Le groupe de bonobos étudié était composé de 17 individus dont neuf adultes (six femelles entre 16 et 52 ans et trois mâles entre 15 et 24 ans), deux subadultes (une femelle et un mâle, chacun âgés de 10 à 11 ans selon les périodes d'étude) ainsi que six juvéniles

(quatre femelles de 3 à 8 ans et deux mâles de 5 et 8 ans) (d'après les catégories d'âge élaborées par Pontzer & Wrangham, 2006). Le groupe était hébergé dans un bâtiment contenant deux grandes salles reliées l'une à l'autre (98 m² de superficie et 8 m de hauteur chacune), visible par les observateurs, et équipées de structures d'appui ou de suspension diverses en hauteur (plateformes, échelles, cordes, hamacs, etc.). Ils avaient également accès à cinq salles plus petites (de 16 à 24 m²), non visibles. Leur enclos comportait une île extérieure spontanément colonisée par la végétation autochtone (0,7 hectare de superficie), accessible uniquement lorsque la température était suffisamment élevée (à partir de 10°C), avec la possibilité de rentrer ou sortir à leur gré.

Deux abreuvoirs automatiques étaient disponibles en permanence dans les grandes salles et le groupe était nourri de quatre à cinq fois par jour, en intérieur ou extérieur selon les conditions météorologiques. Les bonobos pouvaient ainsi consommer des aliments inclus dans la ration (R), des aliments distribués hors ration par les soigneurs (HR) et des aliments consommés de façon opportuniste (OP), spontanément présents dans l'enclos extérieur.

2. Données comportementales

Chaque individu du groupe a fait l'objet d'observations répétées selon la méthode du *focal animal sampling* (Altmann, 1974), sur des sessions de 10 minutes. La durée et la nature des comportements étaient alors relevées en continu (repos, déplacements, interactions sociales, alimentation). Le temps d'alimentation ainsi évalué incluait les phases de saisie, manipulation, mise en bouche et mastication des aliments. Dans les cas où la recherche alimentaire impliquait un déplacement, ce dernier n'était pas inclus dans le temps d'alimentation. En revanche, le comportement de fourragement par fouille du substrat ou des structures (i.e., plateformes et grilles) avec très peu de déplacement était inclus. Le choix de l'individu focal a été fait selon les individus présents au moment de l'observation, en alternant afin d'homogénéiser au maximum le nombre d'observations par individu ainsi que les périodes d'observations dans la journée. Durant les séquences d'alimentation, les aliments consommés ont été identifiés afin de relever la nature et le temps consacré à chaque aliment. Au total 855 focales complètes ont été réalisées (moyenne par saison \pm SD = 285 \pm 37 focales ; moyenne par individu \pm SD = 50 \pm 2), soit 142,5 heures d'observations focales.

Durant toute la durée des journées d'observation, des données ont été collectées selon la méthode du *all occurrence sampling* (Altmann, 1974) et accompagnées d'un

enregistrement vidéo dans la mesure du possible à chaque observation d'un individu consommant un aliment non distribué par les soigneurs (OP).

3. Entretiens semi-directifs auprès des soigneurs animaliers

Un entretien semi-directif a été réalisé auprès de chacun des trois soigneurs responsables des bonobos, après validation du projet par la CNIL (Commission Nationale de l'Informatique et des Libertés) et signature d'une fiche de consentement par les participants. Nous avons ainsi répertorié, à partir de leur expérience auprès de ce groupe, les aliments consommés par les bonobos en dehors de leur ration (OP et HR). Chaque aliment cité faisait ensuite l'objet d'une précision afin de distinguer si l'aliment avait été vu consommé ou/et si des restes alimentaires avaient été trouvés dans les loges ou s'il s'agissait d'une intuition personnelle basée sur un indice particulier. Seuls les aliments qui ont fait l'objet d'observations directes ou qui ont été retrouvés dans les fécès par les soigneurs ont été conservés dans nos résultats (Tableau 2).

4. Echantillonnage pour analyses nutritionnelles

Les aliments hors ration (HR) ou observés comme étant consommés de façon opportuniste (OP) par les bonobos ont fait l'objet d'une collecte en parallèle. Les échantillons ont été collectés à plusieurs endroits (sur l'île et dans un rayon de 50 mètres autour de l'île) et sur plusieurs sources (N=5 individus végétaux différents par espèce lorsqu'ils étaient présents dans la zone de recherche) afin d'être représentatifs des caractéristiques de la végétation disponible pour la consommation. Chaque échantillon a été pesé (masse fraîche), séché (à 105°C) jusqu'à atteindre un poids constant puis pesé de nouveau (masse sèche). Le stockage à sec a été effectué à température ambiante avec du gel de silice. Au total, 29 échantillons ont été collectés (Annexe 2.1) : huit aliments de cinq espèces différentes en janvier 2020, neuf aliments de six espèces différentes en octobre 2020 et douze aliments de neuf espèces différentes en mai 2021.

Les analyses nutritionnelles ont été ensuite réalisées en collaboration avec le laboratoire du Département de Sciences Vétérinaires et Biosciences de l'Université de Gand (Belgique), suivant les directives européennes officielles standards (European Commission, 2009) : dosage des cendres (Ash) (acide hydrochlorique), des protéines brutes (CP) (méthode de Kjeldahl), des matières grasses brutes (Cfat) (extraction à l'éther de pétrole) et des fibres

brutes (Cfib) (méthode de Weende, par chauffage dans des solutions d'acide sulfurique et d'hydroxyde de potassium). Des analyses de minéraux ont également été réalisées selon les mêmes directives : calcium (Ca), cuivre (Cu), fer (Fe), potassium (K), magnésium (Mg), manganèse (Mn), sodium (Na), phosphore (P), zinc (Zn). En parallèle, une évaluation de la composition nutritionnelle de la ration distribuée par les soigneurs a été réalisée par Sarah Depauw avec l'aide du logiciel Zootrition™ (Graffam & Dierenfeld, 1999). Cette ration théorique (non mesurée) a été évaluée à partir des directives du parc concernant les quantités et les aliments à distribuer quotidiennement, basées sur les recommandations de l'association européenne des zoos et aquariums (EAZA) (Stevens, 2020),

5. Recensement botanique de l'enclos extérieur

Un recensement botanique a été réalisé en mai 2021, avec l'assistance de Flora Pennec, dans l'enclos extérieur afin d'évaluer la nature et la densité des espèces présentes. Quatre transects de 4 mètres de large ont été réalisés et espacés de 25 mètres (Figure 13). Selon la forme de l'île, les transects sont de longueurs différentes : 22, 74, 81 et 120 mètres. Les arbres présents sur ces transects et de diamètre à hauteur de poitrine (DBH) supérieur à 2 cm ont été relevés. Les espèces buissonnantes ont également été recensées. Le recensement des arbres et buissons a donc été réalisé sur une aire totale de 1188 m². Des microhabitats ont été définis à partir d'une évaluation visuelle de la densité et la nature de la végétation présente dans chaque zone et les points GPS de changement de microhabitat ont été relevés le long des transects (GPS portable GARMIN® GPSMAP 66s). Des parcelles de recensement ont ensuite été réparties sur l'île : leur nombre a été déterminé selon la proportion de chaque microhabitat recensé sur les transects afin que les parcelles soient représentatives de la diversité botanique de l'île. Au total, cinq micro-habitats ont été identifiés et 10 parcelles ont été analysées (Figure 13) :

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



Figure 13 : Carte de l'enclos extérieur des bonobos à La Vallée des Singes et disposition des transects et des parcelles de recensement botanique.

Le nombre et la couverture au sol des jeunes arbres déjà ligneux (*saplings*) et buissons ont été recensés sur chaque parcelle de 4x4m, dans laquelle une seconde parcelle réduite de 1x1m a ensuite été créée afin de recenser la couverture au sol des pousses d'arbres non ligneuses (*seedlings*) et des herbacées (Figure 14). La couverture au sol a été recensée d'après l'échelle de Braun-Blanquet (<1 % (+), 1-5 %, 5-25 %, 25-50 %, 50-75 % et 75-100 %) (Braun-Blanquet, 1932).



Figure 14 : Méthode employée pour les parcelles de recensement botanique de l'enclos extérieur des bonobos à La Vallée des Singes

6. Analyses des données

6.1. Temps d'alimentation

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

Un test de corrélation de Spearman a été réalisé pour évaluer le lien entre la proportion de temps passé quotidiennement dans l'enclos extérieur et la proportion de temps d'alimentation (PTA) représentée par les aliments consommés de façon opportuniste (OP). Cette proportion représentée par les aliments OP a également été comparée entre les trois saisons à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis suivi de tests de la somme des rangs de Wilcoxon deux à deux avec correction de Bonferroni.

6.2. Valeurs nutritionnelles des aliments consommés

Afin de comparer la composition nutritionnelle des aliments consommés par les bonobos de façon opportuniste et hors ration (OP et HR) par rapport à la composition nutritionnelle de la ration moyenne, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée. Les treize variables nutritionnelles (Ash, CP, Cfat, Cfib, Ca, Cu, Fe, K, Mg, Mn, Na, P, Zn) obtenues par les analyses des aliments consommés de façon opportuniste (N=22 OP) et hors ration (N=7 HR) et dans la ration moyenne (N=1) ont été centrées et réduites avant analyse (Annexe 2.1).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Résultats

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

La totalité des observations comportementales (i.e., focales et ad-libitum) et des entretiens avec les soigneurs nous ont permis d'identifier 49 aliments consommés par les bonobos en dehors de leur ration habituelle (Tableau 2). Ces aliments appartenait à 15 familles et 26 espèces distinctes (11 arbres, 1 liane, 13 herbacées et 1 champignon) dont les parties consommées étaient les feuilles matures en majorité (N=12), l'écorce (N=6), les fleurs (N=6), les tiges (N=5), les jeunes feuilles (N=5), le/la champignon/plante entier-ère (N=6), les fruits (N=3), les bourgeons (N=3), les brindilles (N=2), et les jeunes pousses (N=1). Parmi eux, huit appartenant à deux espèces (*Corylus sp.* et *Salix caprea*) correspondaient à des aliments

apportés par les soigneurs en enrichissement (branches coupées), hors ration (HR), lorsque les bonobos ne pouvaient pas sortir en raison des conditions météorologiques défavorables.

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

Le temps total des comportements alimentaires représentait 42,3 % des données focales (i.e., 3618 minutes) dont 35,2 % d'alimentation (i.e., isolement et saisie d'un aliment par fourragement et/ou manipulation puis consommation par mastication et ingestion totale ou partielle), le reste du temps correspondant aux comportements de régurgitation-réingestion, coprophagie et tétée par les plus jeunes (Tableau 3). Sur le temps total d'alimentation (i.e., TA = 3012 minutes), 14,3 % (PTA_{tot}) correspondaient aux branches apportées par les soigneurs hors ration (HR) et les aliments consommés de façon opportuniste (OP) représentaient 33,2 % du temps total (PTA_{tot}). Les comportements de fourragement n'ont été observés qu'en intérieur, notamment lors de la distribution de graines, d'avoine ou de riz ou à la suite des repas, lorsque le substrat au sol était fouillé à la recherche de restes alimentaires. En extérieur, les individus se positionnaient sur la ressource avant de débiter une session d'alimentation et ne se déplaçaient qu'à la fin de la session (i.e., changement de comportement).

Les 26 aliments distribués hors ration et consommés de façon opportuniste dans l'enclos extérieur (6 HR et 20 OP) recensés dans les observations focales n'occupaient pas une part égale du régime alimentaire global (Tableau 4). Seuls huit aliments consommés de façon opportuniste (OP) et trois aliments distribués hors ration (HR) représentaient chacun plus de 1 % du régime alimentaire sur les trois saisons (PTA_{tot}). Les parties végétales consommées correspondait, par ordre d'importance, aux écorces (principalement celles des branches distribuées hors ration), jeunes feuilles (uniquement des espèces consommées de façon opportuniste dans l'enclos extérieur), plantes/champignons entier·e·s (aliments consommés de façon opportuniste uniquement), feuilles matures, fleurs, jeunes pousses, tiges, bourgeons et brindilles (Tableau 4). Parmi les aliments consommés de façon opportuniste, les jeunes feuilles de Charme (*Carpinus sp.*) étaient les plus représentées avec 10,2 % du temps total d'alimentation (PTA_{tot}), suivies de l'herbe (i.e., broutage) avec 9,0 % (PTA_{tot}).

Tableau 2 : Aliments consommés par les bonobos de façon opportuniste (OP) ou distribués hors ration par les soigneurs (HR) à La Vallée des Singes (observation directe par CG et/ou les soigneurs) (A : arbre/arbuste ; H : herbacée ; C : champignon) (FE : feuilles matures ; JF : 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	ASTERACEA	<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

Tableau 3 : Proportion des différents comportements d'alimentation des bonobos à la Vallée des Singes selon la période d'étude et contribution de chaque type d'aliments (aliments de la ration : R, aliments hors ration distribués par les soigneurs : HR, aliments consommés de façon opportuniste dans l'enclos extérieur : OP) dans le régime alimentaire global et saisonnier.

	Total (3 saisons)		Janvier 2020		Octobre 2020		Mai 2021	
	Proportion du temps total focal (%)	Proportion du temps de consommation d'aliments (PTA _{tot} %)	Proportion du temps total focal (%)	Proportion du temps de consommation d'aliments (PTA _{jan} %)	Proportion du temps total focal (%)	Proportion du temps de consommation d'aliments (PTA _{oct} %)	Proportion du temps total focal (%)	Proportion du temps de consommation d'aliments (PTA _{mai} %)
R	18,5	52,5	17,1	50,2	17,8	56,8	21,1	50,5
avec fourragement	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 fourragement	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 fourragement	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		0,1	
Coprophagie	2,0		4,5		1,4		2,6	
Total comportements alimentaires	42,3		44,6		38,6		44,5	

Tableau 4 : Contribution des aliments consommés de façon opportuniste (OP) ou distribués hors ration par les soigneurs (HR) dans le régime alimentaire global et saisonnier des bonobos de La Vallée des Singes. (TA : temps d'alimentation, PTA : proportion du temps d'alimentation) (JF: 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)	PTAtot (%)	TA (min)	PTAjan (%)	TA (min)	PTAoct (%)	TA (min)	PTAmaj (%)
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

3. Variabilité saisonnière

La proportion de temps d'alimentation représentée par les aliments consommés dans l'enclos extérieur (OP) était variable selon les saisons : 14,9 % en janvier (PTAjan), 34,4 % en octobre (PTAoct) et 49,5 % en mai (PTAmaj) (Tableau 3). La différence de PTA quotidienne représentée par ces aliments était significative entre janvier et les autres saisons (test de Kruskal-Wallis : $\chi^2=11,245$, $df=2$, $p<0,05$; test de Wilcoxon deux à deux avec correction de Bonferroni : $p<0,05$ entre janvier et mai et $p<0,05$ entre janvier et octobre). La PTA des aliments OP était significativement et positivement corrélée avec l'augmentation du temps passé quotidiennement dans l'enclos extérieur (test de corrélation de Spearman : $\rho=0,83$, $p<0,001$) (Figure 15). Cependant, la plus faible consommation des aliments OP en hiver était compensée par celle des aliments distribués hors ration par les soigneurs (HR), maintenant une proportion totale supérieure à 40 % à chaque saison (PTA aliments OP+HR) (Tableau 3). Le temps d'alimentation était néanmoins supérieur en mai par rapport à janvier et octobre mais la différence sur le temps total de comportements alimentaires était réduite par une prévalence plus importante des comportements de régurgitation-réingestion, rarement observés en mai (Tableau 3).

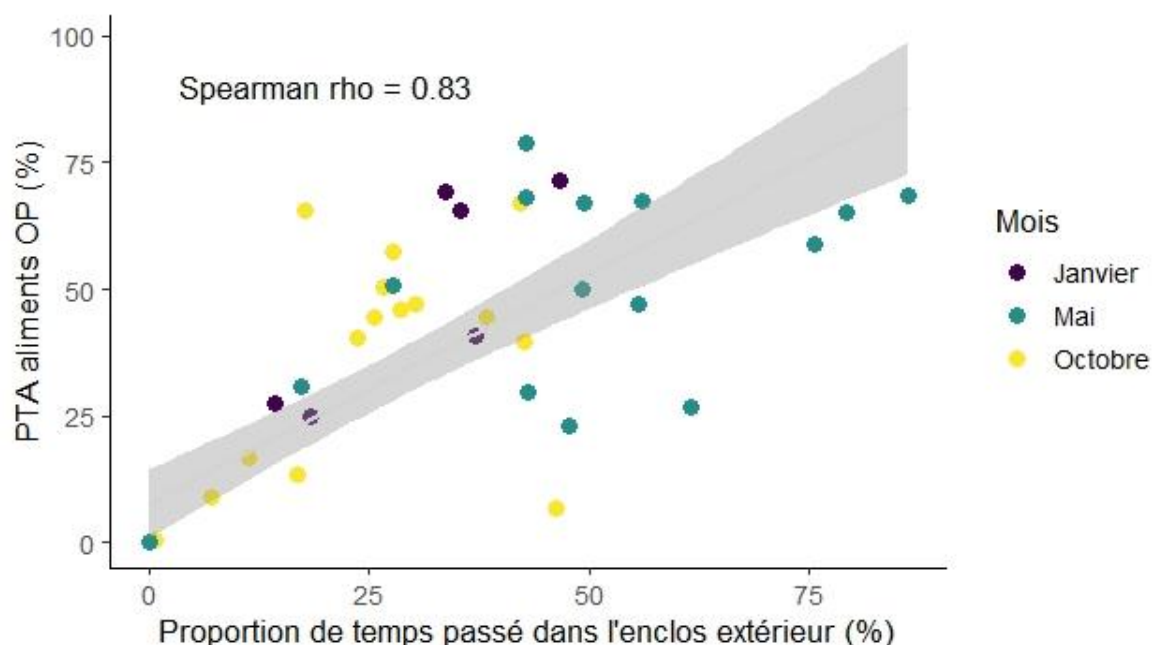


Figure 15 : Proportion du temps d'alimentation (PTA) représenté par les aliments spontanément présents dans l'enclos (OP) en fonction de la proportion (%) de temps passé en extérieur chaque jour et à chaque saison d'observations (test de corrélation de Spearman, $p<0,001$). La zone grise autour de la droite de régression représente l'intervalle de confiance à 95% : [0,66 ; 0,93].

La diversité des aliments consommés de façon opportuniste et hors ration (OP et HR) variait d'une saison à l'autre : 8 aliments en janvier (5 aliments HR et 3 OP), 11 aliments en octobre (2 HR et 9 OP) et 13 aliments en mai (OP seulement) (Tableau 4). Les seuls aliments consommés à chaque saison étaient l'herbe et les feuilles de ronces (*Rubus sp.*). Hormis ces deux aliments, les aliments consommés en octobre n'étaient plus consommés en mai. L'herbe représentait l'aliment le plus important parmi les aliments OP en janvier (12,1 % PTAjan) et octobre (14,0 % PTAoct). En revanche, sa consommation diminuait fortement en mai (1,3 % PTAmai) lorsque d'autres aliments étaient consommés. Les jeunes feuilles de charme (*Carpinus sp.*), bien que consommées en mai seulement, présentaient le plus fort taux de consommation sur l'ensemble de l'étude (29,8 % PTAmai et 10,2 % PTAtot). Le second aliment le plus important était l'écorce de noisetier (*Corylus sp.*), aliment HR (i.e., branches distribuées par les soigneurs) majoritaire en janvier (28,1 % PTAjan et 9,1 % PTAtot). Toutes les feuilles d'arbres consommées en mai étaient des jeunes feuilles, les feuilles matures étant consommées en octobre seulement. Les seules fleurs consommées en dehors du mois de mai étaient les fleurs mâles de noisetier (*Corylus sp.*), présentes sur les branches distribuées par les soigneurs.

4. Composition nutritionnelle des aliments consommés

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

Les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales (Figure 16) expliquaient 44,1 % de la variance totale des treize variables nutritionnelles (Annexe 2.1). La dimension 1 (29,4 %) était corrélée positivement au phosphore (P) (loading = 0,91), aux protéines brutes (CP) (loading = 0,82), au cuivre (Cu) (loading = 0,70), au sodium (Na) (loading = 0,57), aux matières grasses brutes (Cfat) (loading = 0,53), au potassium (K) (loading = 0,49) et au fer (Fe) (loading = 0,40). Elle était aussi corrélée de façon négative aux fibres brutes (Cfib) (loading = -0,60) et au calcium (Ca) (loading = -0,54). La dimension 2 était corrélée positivement au zinc (Zn) (loading = 0,54), au fer (Fe) (loading = 0,49), au calcium (Ca) (loading = 0,48) et négativement aux matières grasses brutes (Cfat) (loading = -0,38), au magnésium (Mg) (loading = -0,39) et aux cendres (Ash) (loading = -0,77). Tous les aliments se situaient dans une gamme de valeurs proches, en dehors de deux aliments particuliers et la ration moyenne. Parmi les aliments consommés de façon opportuniste et ceux distribués hors ration,

seuls le champignon (coprin chevelu, *Coprinus comatus*) (OP) et l'écorce de saule (*Salix caprea*) consommée en janvier (HR) se démarquaient (deux points aux valeurs extrêmes dans la Figure 16). Les fortes teneurs en zinc et en fer du coprin chevelu expliquent sa particularité sur la dimension 1 et sa forte teneur en protéine explique sa position sur la dimension 2 (Annexe 2.1). La position particulière de l'écorce de saule consommée en janvier sur les deux dimensions s'explique par sa forte teneur en calcium. La ration moyenne occupait également une position particulière. On pouvait donc voir que sa composition (Annexe 2.1) était notamment faible en fibres (10,4 % MS), calcium (8400 mg/kg) et manganèse (29,9 mg/kg) et forte en matières grasses brutes (8,8 % MS) par rapport aux aliments consommés de façon opportuniste et aux aliments hors ration distribués par les soigneurs (hors coprin chevelu et écorce de saule consommée en janvier ayant des compositions particulières comme décrit ci-dessus). Les autres composantes nutritionnelles de la ration présentaient des valeurs élevées (Ash, CP, Cu, K, NA, P) à moyennes (Fe, Zn, Mg) par rapports aux autres aliments (Annexe 2.1).

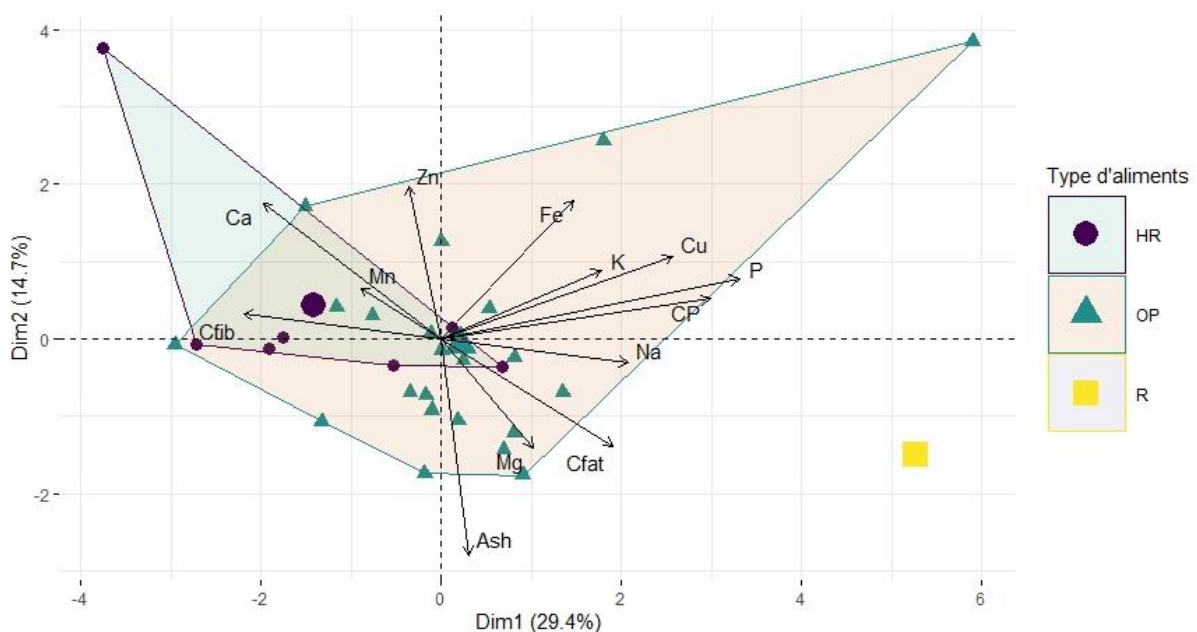


Figure 16 : Analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur treize variables nutritionnelles de la ration moyenne (R), des aliments distribués hors ration (HR) et des aliments consommés de façon opportuniste (OP) par les bonobos durant la période d'étude. (Ash : cendres, CP : protéines brutes, 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)

4.2. Variabilité saisonnière de la composition nutritionnelle des aliments sélectionnés dans l'enclos

Les comparaisons des variables nutritionnelles entre les aliments consommés en octobre et mai ont montré une teneur significativement inférieure en manganèse en octobre par rapport à mai (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $W=11$, $p<0,05$) ainsi qu'une tendance dans le même sens concernant la teneur en fibres brutes (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $W=19,5$, $p=0,063$) (Figure 17). Les autres variables nutritionnelles ne différaient pas significativement (tests de la somme des rangs de Wilcoxon, $p>0,05$).

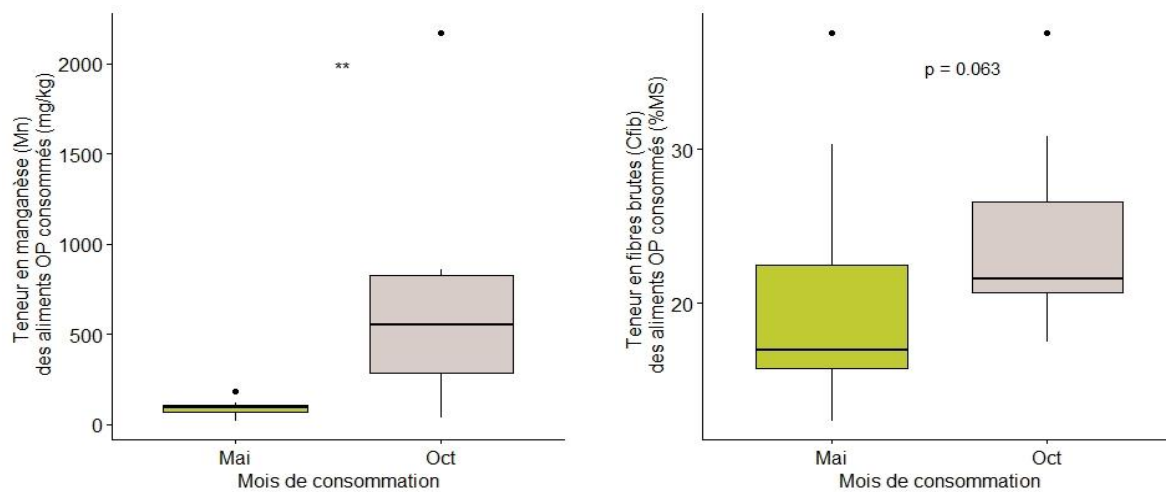


Figure 17 : Boxplot des teneurs en manganèse (mg/kg) (gauche) et en fibres brutes (Cfib) (droite) des aliments consommés de façon opportuniste (OP) en octobre et en mai. La différence est significative (test de la somme des rangs de Wilcoxon, **: $p<0,05$) pour le manganèse et présente une tendance pour les fibres brutes (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $p=0,063$).

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

Sur les 20 aliments recensés dans les données focales comme aliments consommés de façon opportuniste (OP), 10 espèces correspondant à 18 aliments étaient représentées dans le recensement botanique (hormis le Coprin chevelu, non présent en mai et l'herbe dont la composition en espèces est non définie) (Tableau 5). Les arbres représentés avaient une densité plus faible que les buissons mais leur aire basale était importante, celle du châtaignier (*Castanea sativa*) dominant largement les autres espèces. Tous les arbres étaient consommés en octobre mais seul le charme était consommé en mai et les autres espèces d'arbres étaient abandonnées au profit du genêt (*Cytisus scoparius*), très abondant dans l'enclos. L'aubépine et les herbacées consommées en mai étaient en revanche peu représentées dans l'enclos. La

consommation en octobre semblait donc orientée vers des espèces abondantes tandis que la sélection en mai était plus variable, avec sélection d'espèces abondantes (charme et genêt) en parallèle des herbacées et de l'aubépine (*Crataegus sp.*), espèces peu abondantes à rares.

Tableau 5 : Densité (/m²) et aire basale (m²) des arbres et buissons (A) recensés sur les transects et nombre de parcelles de présence et couverture au sol des herbacées sur chaque parcelle de présence (H). Seules les espèces consommées par les bonobos au cours de l'étude sont indiquées. (JF : jeune feuille, FE : feuille mature, 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	2,6	29,8
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				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

Discussion

L'écologie alimentaire des primates en parc zoologique, en dehors de la ration distribuée quotidiennement, a fait l'objet de peu d'études. Lorsque les individus ont accès à un enclos extérieur dans lequel ils peuvent prélever des ressources alimentaires, cette consommation représente pourtant une opportunité de mieux comprendre l'influence des certains facteurs, notamment nutritionnels, sur la sélection alimentaire. Ces connaissances sur l'écologie alimentaire des espèces contribuent à l'amélioration des projets de conservation *in situ* mais sont également importantes pour la conservation des espèces *ex situ* en contribuant notamment à l'ajustement des rations distribuées. Cette étude a permis d'identifier une grande diversité d'aliments consommés de façon opportuniste par le groupe de bonobos hébergé à la Vallée des Singes (France), dans leur enclos extérieur spontanément colonisé par la végétation autochtone. Ces aliments sont complémentaires de la ration quotidienne, en temps d'alimentation et en apports nutritionnels. Les résultats ont également montré que la sélection de ces aliments varie selon les saisons et semble être influencée à la fois par leur densité dans l'environnement et par leur composition nutritionnelle.

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

Notre première hypothèse supposait que les bonobos en parc zoologique consommaient une grande variété d'aliments spontanément présents dans leur environnement extérieur, en supplément de la ration quotidienne. En seulement trois mois d'observations à trois saisons distinctes, nous avons identifié 49 aliments différents. Seules huit des espèces consommées dans cette étude ont déjà été recensées dans la littérature comme aliments végétaux consommés par les bonobos en parc zoologique (Stevens, 2020) : *Acer sp.*, *Carpinus sp.*, *Crataegus sp.*, *Quercus sp.*, *Rubus sp.*, *Phyllostachys sp.*, *Corylus sp.* et *Salix sp.*. Parmi ces 49 aliments, 26 appartenant à 13 espèces étaient représentés dans nos observations focales. Six d'entre eux étaient distribués par les soigneurs et non directement prélevés par les bonobos dans l'enclos extérieur. Outre la diversité des espèces, les parties consommées étaient aussi multiples (feuilles matures, jeunes feuilles, écorces, fleurs, jeunes pousses, tiges, bourgeons, plante entière). Mais certains aliments présentaient une importance supérieure aux autres, les jeunes feuilles de charme (*Carpinus sp.*) allant jusqu'à

occuper 10 % du temps total d'alimentation sur la durée de l'étude. La consommation opportuniste de ces espèces caractéristiques de la zone géographique du parc zoologique souligne la flexibilité écologique et comportementale de cette espèce, capable d'adapter ses stratégies alimentaires en fonction des ressources présentes dans les différents habitats. Ces résultats contribuent à un champ de recherche peu étudié (mais voir Dierenfeld & McCann, 1999; Jaman et al., 2010; Jaman & Huffman, 2008; Stevens, 2020) et sont cohérents avec les études menées chez plusieurs espèces de PNHs démontrant une consommation des espèces végétales autochtones lorsqu'elles sont distribuées par les soigneurs dans l'enclos (Campbell et al., 2001; Nijboer & Dierenfeld, 1996; Smith et al., 2014). Cependant, à l'exception des PNHs principalement folivores pour lesquels les branchages et feuillages autochtones font partie de la ration quotidienne et sont distribués en quantité importante et connue en parc zoologique (Campbell et al., 2001; Smith et al., 2014), la proportion du régime représentée par les aliments consommés de façon opportuniste et les branchages distribués hors ration est peu connue pour la plupart des PNHs hébergés (mais voir Dierenfeld & McCann, 1999; Jaman et al., 2010; Jaman & Huffman, 2008). Cette étude souligne donc la nécessité de prendre en considération la consommation de ces aliments, certains d'entre eux constituant une part importante du régime alimentaire global.

2. Complément nutritionnel et comportemental

Notre seconde hypothèse était que cette consommation opportuniste constituait un complément nutritionnel par rapport à la ration. Les analyses nutritionnelles réalisées sur les aliments consommés de façon opportuniste et sur ceux distribués hors ration par les soigneurs ont montré une composition très différente de celle de la ration moyenne. Par rapport à la ration, ces aliments ont, sauf deux exceptions, une teneur plus forte en fibres, en calcium et en manganèse. Les autres nutriments sont en concentration supérieures dans la ration, notamment les protéines et matières grasses. La teneur en fibre de la ration moyenne se situant dans les limites basses des recommandations chez les PNHs (entre 10 et 30 % selon les sources (Power et al., 2012), 15 à 35 % chez le chimpanzé (Milton & Demment, 1988), voir aussi National Research Council, 2003), cet apport supplémentaire en fibres présente un intérêt nutritionnel. Des études menées sur plusieurs espèces de PNHs ont en effet montré l'intérêt de compléter la ration avec des branchages, y compris pour les espèces majoritairement frugivores, afin de se rapprocher du taux de fibres ingéré en milieu naturel

(Campbell et al., 2001; Nijboer & Dierenfeld, 1996; Smith et al., 2014). En effet, réhausser le taux de fibres trop peu élevé, souvent associé à une haute concentration en sucres solubles dans la ration, a conduit à une réduction des troubles nutritionnels tels que l'obésité et le diabète ainsi que des troubles comportementaux dans plusieurs études menées chez les PNHs (e.g., Cabana et al., 2018; Smith et al., 2014; Strike & Feltrer, 2017). Une perturbation et un appauvrissement du microbiote intestinal suite à une baisse du taux de fibres dans l'alimentation a également été démontré chez plusieurs espèces de PNHs en captivité (Clayton et al., 2016). L'apport supplémentaire en fibres par des branchages et des aliments végétaux consommés en extérieur peut donc représenter un moyen intéressant pour la gestion de l'alimentation des populations hébergées en parc zoologique. L'apport nutritionnel associé à l'importance en temps d'alimentation des aliments consommés de façon opportuniste dans cette étude souligne la nécessité de réaliser des recherches approfondies, notamment pour sélectionner plus précisément les espèces végétales à privilégier en complément de la ration.

De plus, la ration ne représentait que la moitié du temps d'alimentation total sur les trois saisons et l'autre moitié était répartie entre la consommation opportuniste d'aliments spontanément présents dans l'enclos extérieur et celle des branches hors ration distribuées par les soigneurs. Le complément apporté par les soigneurs n'était fourni que durant les saisons où les bonobos ne pouvaient pas sortir suffisamment en raison du climat et permettait de maintenir un temps d'alimentation équivalent entre les saisons et de rééquilibrer le budget temps en rapprochant le temps d'alimentation du temps observé en milieu naturel pour cette espèce (37 %, Chapitre 1). Mais même en hiver, période durant laquelle la disponibilité alimentaire est plus réduite dans l'enclos (observation personnelle), les bonobos pouvaient consommer certains aliments (e.g. herbe, bourgeons). Les aliments spontanément présents en extérieur et distribués hors ration par les soigneurs constituent donc, non seulement un supplément nutritionnel, mais également un moyen d'enrichissement comportemental très efficace, comme démontré chez plusieurs espèces en parc zoologique (e.g., macaques japonais : Jaman & Huffman, 2008, orang-outans : Birke, 2002) puisqu'ils doublent le temps passé à l'alimentation dans le groupe. Enfin, les comportements de régurgitation-réingestion étaient presque inexistants en mai, période durant laquelle les bonobos passaient le plus de temps en extérieur. Ces résultats sont cohérents avec des observations réalisées dans d'autres parc zoologiques chez les bonobos (Stevens, 2020) et les chimpanzés (Struck et al., 2007) où

les comportements de coprophagie et de régurgitation-réingestion diminuaient lorsque des branchages étaient distribués. Mais d'autres facteurs sont également à prendre en compte pour expliquer cette diminution : plus d'espace, moins de tensions sociales, plus de possibilités de fourragement.

3. Variabilité saisonnière et sélection alimentaire

La dernière hypothèse de cette étude supposait que la sélection des aliments consommés dans l'enclos extérieur était influencée par leur densité dans l'environnement et leur composition nutritionnelle. Nos observations au printemps ont montré que les bonobos cessent leur consommation de feuilles matures sur les arbres abondants dans l'enclos (charme, châtaignier, érable, chêne) pour réorienter leur alimentation vers les jeunes feuilles de charme et des buissons (espèces abondantes exceptée l'aubépine qui est rare) et les herbacées (espèces rares) disponibles à cette saison. Ces observations devront être confirmées par un suivi phénologique détaillé mais la faible diversité des aliments présents en octobre semble favoriser une consommation basée sur l'abondance relative tandis que la grande diversité apportée par le printemps autoriserait un degré de sélectivité plus important. Ce degré de sélectivité variable en fonction des saisons et de la disponibilité alimentaire a aussi été observé en milieu naturel (Chapitre 1) avec un changement d'alimentation incluant une modification de la diversité des aliments consommés.

Les résultats nutritionnels obtenus dans cette étude, montrant une teneur en manganèse (significative) et en fibres brutes (tendance) inférieure en moyenne dans les aliments consommés en mai par rapport aux aliments consommés en octobre suggèrent notamment un évitement de ces composants par les bonobos lorsque la disponibilité des ressources le permet. Le manganèse, bien que nécessaire à la croissance, au développement et au maintien d'un bon état de santé peut également devenir neurotoxique à trop forte concentration (Avila et al., 2013; Golub et al., 2005). La concentration recommandée dans l'alimentation chez les PNHs en moyenne est de 20 mg/kg (Power et al., 2012) à 44 mg/kg (seulement 4,1 mg/kg chez les humains) (National Research Council, 2003), or la ration moyenne apporte déjà 29,9 mg/kg. Ce résultat est cohérent avec une étude récente réalisée en parc zoologique chez les bonobos (Verspeek & Stevens, 2020), dans laquelle une corrélation négative entre préférence alimentaire et plusieurs minéraux, incluant le

manganèse, a été décrite. Les résultats sont néanmoins variables selon les études et les espèces (e.g. Laska et al., 2000) et il sera important de contrôler les interactions entre les différents nutriments car cet évitement peut aussi être une conséquence de la sélection d'aliments qui contiennent d'autres nutriments (Laska et al., 2000; Verspeek & Stevens, 2020), dont notamment les sucres solubles qui ne sont pas dosés dans cette étude préliminaire.

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

4. Limites et perspectives

Cette étude des comportements alimentaires en parc zoologique constitue une première approche mettant en évidence des variables d'influence potentielles et montre l'intérêt d'approfondir les analyses nutritionnelles et statistiques et de poursuivre les observations comportementales. Le dosage des sucres solubles facilement digestibles, la précision de la nature et des teneurs en fibres et l'analyse des métabolites secondaires seront nécessaires. Ces derniers ont un effet répulsif pour de nombreux frugivores (Hohmann et al., 2006) mais peuvent aussi faire l'objet d'un choix positif (effets médicinaux et/ou potentialisateur de goût) comme démontré chez le chimpanzé et d'autres espèces de PNHs (e.g., Huffman, 1997; Krief et al., 2005; Masi et al., 2012), une évaluation plus précise du

complément nutritionnel représenté par les aliments consommés de façon opportuniste et ceux distribués par les soigneurs hors ration est nécessaire. Le taux d'ingestion devra notamment être évalué par aliment et selon la période de la journée en dénombrant le nombre de bouchées, converties en masse ingérée, par unité de temps (Barton & Whiten, 1994). Ce protocole devra également être réalisé sur les aliments de la ration afin d'obtenir non plus une valeur moyenne des apports nutritionnels de la ration calculée selon les recommandations de l'association européenne des zoos et aquariums (EAZA) (Stevens, 2020) mais une évaluation des apports en macro et micronutriments basée sur les observations directes d'ingestion individuelle.

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

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

Conclusion

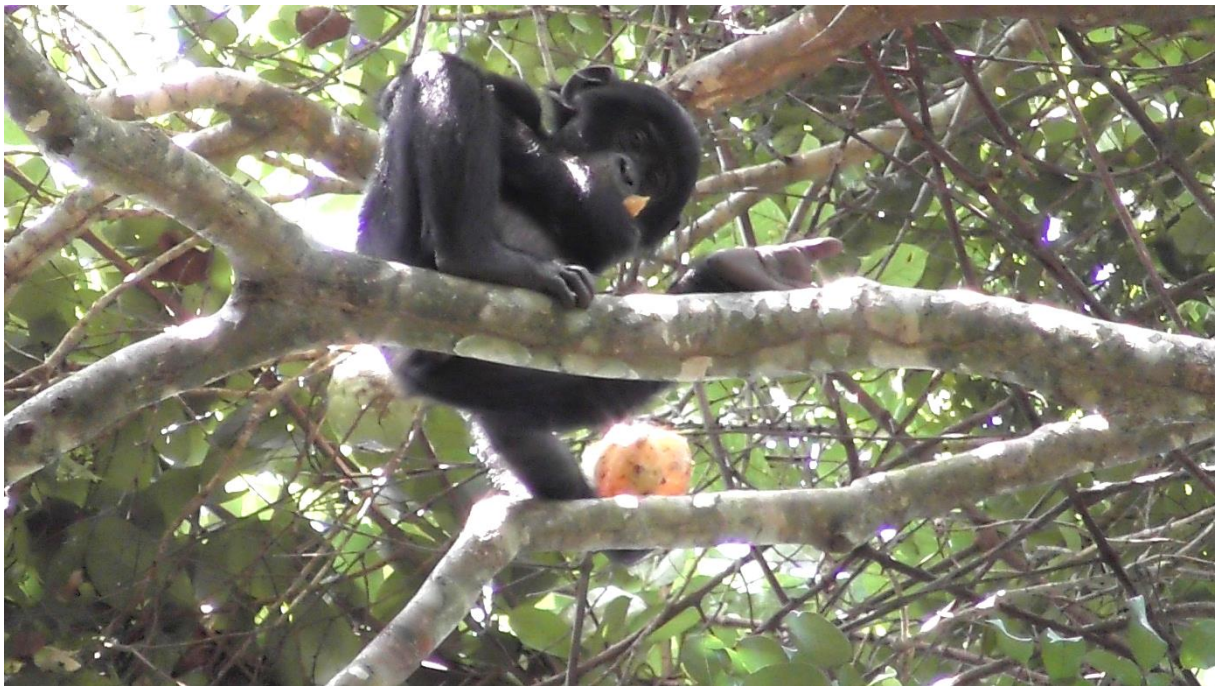
Cette étude sur la consommation opportuniste chez les bonobos hébergés en parc zoologique et ayant accès à un enclos extérieur a permis de montrer l'importance comportementale et nutritionnelle des aliments prélevés dans la végétation autochtone et

complémentaires de la ration. Nos résultats encouragent le maintien et le développement de ce type d'enclos comme enrichissement contribuant au bien-être physiologique et comportemental des espèces captives. Cette étude originale d'un comportement peu représenté dans la littérature sur les PNHs est donc utile pour l'amélioration du bien-être et l'adaptation de la ration en fonction des saisons. L'étude de l'écologie alimentaire des espèces, réalisées en conditions plus contrôlées qu'en milieu naturel, et associée à une évaluation des modalités d'utilisation de l'habitat et des interactions sociales (non traitées ici) permet de mettre en évidence des variables d'influence (facteurs nutritionnels, environnementaux et/ou sociaux) sur les choix alimentaires réalisés. Ces connaissances sont nécessaires à l'amélioration des conditions d'hébergement des espèces en parc zoologique, notamment pour l'aménagement des enclos et l'adaptation des rations quotidiennes. Elles sont également importantes pour affiner les projets de conservation *in situ*. En effet, les différences et similitudes observées entre cet environnement et le milieu naturel nous donne un aperçu unique de la flexibilité écologique et comportementale de cette espèce en fonction de son habitat et améliore notre capacité d'anticipation des réponses écologiques et comportementales des espèces face aux changements environnementaux.

Dans la première partie du manuscrit, nous avons étudié la sélection alimentaire par les bonobos en fonction des ressources présentes dans leur environnement et de leur variabilité temporelle. Nous avons ainsi pu mettre en évidence un degré de sélectivité variable selon les saisons et la disponibilité des ressources. En effet, en milieu naturel (**Chapitre 1**) et en parc zoologique (**Chapitre 2**), nous avons observé un changement des ressources sélectionnées selon les périodes de l'année. La diversité des ressources alimentaires consommées implique une variabilité des méthodes d'acquisition et interroge les compétences nécessaires pour l'accès à ces ressources avant leur consommation. La recherche alimentaire débute par la localisation des ressources et se termine lors de leur consommation. Dans la suite de ce manuscrit, nous nous intéresserons à l'étape précédant la consommation, lors de la saisie des aliments et leur manipulation. Cette étape, peu souvent étudiée dans le champ de recherche de l'écologie alimentaire, est pourtant cruciale pour l'alimentation puisqu'elle détermine les aliments accessibles ou non. Les bonobos utilisent rarement des outils en milieu naturel et presque jamais en contexte alimentaire. L'utilisation d'outils en contexte alimentaire a en revanche été décrite en captivité (parc zoologique et sanctuaire), révélant ainsi leurs capacités morpho-fonctionnelles et cognitives à manipuler des outils avec précision. L'ensemble de leur compétences manipulatoires en contexte alimentaire n'a pourtant été décrit que partiellement, lors de l'utilisation d'outils ou avec des objets de taille et de forme standardisées, limitant ainsi notre perception des modalités d'accès aux nombreuses ressources alimentaires consommées par cette espèce et ayant des caractéristiques morphométriques diversifiées. La **seconde partie** de ce manuscrit, incluant une étude en parc zoologique (**Chapitre 3**) et une étude en milieu naturel (**Chapitre 4**) propose de décrire et caractériser ces capacités, d'en étudier les déterminants environnementaux et d'élargir notre compréhension des stratégies de manipulation développées par cette espèce pour augmenter leur accès aux ressources consommées.

Seconde partie

Acquisition et manipulation des ressources alimentaires par les bonobos



Manipulation et consommation d'un fruit de *Landolphia* sp. à Manzano, RD Congo (©C. Gérard)

Chapitre 3

Répertoire de manipulation spontanée des bonobos (*Pan paniscus*) en contexte alimentaire en parc zoologique : influence des propriétés physiques des aliments et de l'environnement sur les stratégies de manipulation

Cette étude a été menée en collaboration avec Ameline Bardo (Post-doctorante, UMR 7194 Histoire naturelle de l'Homme préhistorique, CNRS - MNHN - Université de Paris Cité, France), Emmanuelle Pouydebat (Directrice de recherche, UMR 7179 Mécanismes adaptatifs et évolution, CNRS - MNHN) et Jean-Pascal Guéry (Directeur général adjoint, Parc zoologique de la Vallée des Singes, Romagne, France).

Un article complet rassemblant les résultats détaillant le répertoire de manipulation et analysant les différences liées à l'âge et au sexe a été publié en mars 2022 dans la revue *American Journal of Primatology* et est présenté à la fin de ce chapitre. La seconde partie des résultats de ce chapitre, portant sur l'influence des propriétés physiques des aliments et de l'environnement sur les stratégies de manipulation alimentaire sera plus détaillée ici (méthodes et résultats). Suite à une proposition de l'éditeur lors de la première soumission de l'article sur le répertoire, ces résultats feront l'objet d'un second article qui sera également soumis à la revue *American Journal of Primatology* en 2023.

Introduction

La main humaine est traditionnellement considérée comme ayant un niveau de dextérité unique comparée à celle des autres primates (Key et al., 2018; Marzke, 2013; Marzke et al., 1992). Elle a notamment la possibilité d'exécuter des manipulations intra-manuelles complexes et précises ainsi que des postures de précision avec une forte pression appliquée entre la dernière phalange du pouce et de l'index (Kivell, 2015; Marzke, 1997, 2013; Marzke et al., 2015; Napier, 1960; Pouydebat et al., 2011). Les indices morphologiques sur les fossiles des premiers hominidés (i.e., grands singes et humains ainsi que leurs ancêtres fossiles, Wood et al., 2011) indiquent que la main a évolué sous forme d'une mosaïque de caractères proches de la main humaine actuelle (e.g., pouce possédant des proportions similaires et la même forme d'articulations) et de caractères proches des mains des grands singes actuels (e.g. phalanges incurvées) (e.g., Almécija et al., 2010; Feix et al., 2015; Kivell, 2015; Kivell et al.,

2011; Richmond et al., 2016; Tocheri et al., 2008). Les études comparatives sur l'utilisation de la main entre les grands singes et l'humain peuvent donc nous aider à mieux comprendre la morphologie fonctionnelles des premiers hominidés (Bardo et al., 2017; Feix et al., 2015; Pouydebat et al., 2008, 2011; Susman, 1998). Les premières descriptions des postures manuelles chez les primates ont été faites chez les chimpanzés et l'humain par Napier (1956, 1960), qui distinguait alors deux catégories : les postures en précision et en puissance. Depuis ce travail pionnier, de nombreuses études ont décrit une plus large variété de postures et de mouvements intra-manuels chez les grands singes et les humains (e.g., Bardo et al., 2017; Byrne et al., 2001; Christel, 1993; Christel et al., 1998; Crast et al., 2009; Jones-Engel & Bard, 1996; Marzke & Wullstein, 1996; Neufuss et al., 2018; Pouydebat et al., 2011), mais également chez les capucins (Byrne & Suomi, 1996; Truppa et al., 2019) et les macaques (Macfarlane & Graziano, 2009; Pal et al., 2018), comparés aux autres mammifères.

L'utilisation d'outils étant considérée comme une adaptation fondamentale durant l'évolution des hominidés, ce comportement a fait l'objet de beaucoup d'attention, pour tenter d'en comprendre les déterminants écologiques et morpho-fonctionnels (e.g., Bardo et al., 2017; Bardo et al., 2018; Osuna-Mascaró et al., 2020). Parmi les grands singes, les chimpanzés (e.g., Boesch & Boesch, 1983, 1990; Goodall, 1964; Inoue-Nakamura & Matsuzawa, 1997; McGrew, 2010; Sanz & Morgan, 2013), les gorilles (*Gorilla spp.*) (Breuer et al., 2005; Grueter et al., 2013; Kinani & Zimmerman, 2015; Wittiger & Sunderland-Groves, 2007) et les orang-outans (*Pongo spp.*) (Fox et al., 1999; Meulman & van Schaik, 2013; van Schaik et al., 1996) utilisent des outils en milieu naturel dans des contextes alimentaires, sociaux et hygiéniques. Chez les bonobos, ce comportement a seulement été observé en contexte social ou hygiénique en milieu naturel (Furuichi et al., 2015; Hohmann & Fruth, 2003; Ingmanson, 1996; Kano, 1982b; Nishida et al., 1999) mais les études en parcs zoologiques (Bardo et al., 2015, 2016; Boose et al., 2013; Takeshita & Walraven, 1996; Toth et al., 1993; Visalberghi et al., 1995) et en sanctuaires (Gruber et al., 2010; Neufuss et al., 2017) ont montré leurs capacités fonctionnelles, comportementales et cognitives à modifier et utiliser différents types d'outils, augmentant ainsi leur accès à certains aliments. De plus, ces études ont révélé une utilisation d'outils différentielle entre les mâles et les femelles, comme précédemment décrit chez le chimpanzé (i.e., McGrew, 1979; Pruett & Bertolani, 2007). Chez les bonobos en parcs zoologiques et sanctuaires, les femelles utilisent en effet une plus grande diversité

d'outils, surtout en contexte de jeu et d'alimentation, et de façon plus fréquente que les mâles (Boose et al., 2013; Gruber et al., 2010). Chez les deux espèces du genre *Pan*, les juvéniles et les individus novices développent leurs comportements d'utilisation d'outils grâce à la fois à un apprentissage individuel et social et il a été démontré que les femelles apprennent ces nouveaux comportements plus vite que les mâles (Biro et al., 2003; Boose et al., 2013; Lonsdorf, 2005; Matsuzawa, 2011; et voir la revue de littérature de Moore, 2013).

Les études menées sur les grands singes autour de l'utilisation des outils ont permis de montrer que ces espèces sont capables d'utiliser des postures manuelles de précision proches de celles employées par l'humain et ont ainsi questionné le caractère unique de la main humaine. Mais ces études sur les capacités de manipulation sont limitées par le fait qu'elles se focalisent sur des objets standardisés, souvent de petite taille et uniformes. Cela permet de faire des comparaisons entre les études et les espèces mais ne fournit qu'une description partielle du répertoire de manipulation de ces espèces. De plus, si l'effet du sexe et de l'âge ont été étudiés dans le genre *Pan* dans un contexte d'utilisation d'outils, peu d'études ont exploré l'importance de ces facteurs individuels sur le répertoire de manipulation dans son ensemble. Chez le chimpanzé, aucune différence n'a été démontrée entre les répertoires de manipulation des mâles et des femelles en dehors de l'utilisation d'outils (i.e., Jones-Engel & Bard, 1996; Tonooka & Matsuzawa, 1995) mais l'âge a été démontré comme étant un facteur important, les jeunes chimpanzés utilisant moins fréquemment les postures en précision que les adultes (Butterworth & Itakura, 1998; Pouydebat et al., 2011). De telles études n'ont jamais été réalisées chez les bonobos, occasionnant un manque de connaissances sur la variabilité des répertoires de manipulation dans cette espèce.

L'utilisation d'outils n'est pas le seul contexte d'intérêt des capacités manipulatoires puisque la main sert aussi à explorer et interagir avec l'environnement dans son ensemble. Les capacités manuelles (et podales) des primates peuvent ainsi être observées lors de comportements manipulatoires plus divers tels que la locomotion, les comportements alimentaires et les interactions sociales. L'une des hypothèses historique sur l'origine des capacités de préhension chez les primates est centrée sur les pressions évolutives concernant les propriétés des aliments et de l'environnement arboricole (Cartmill, 1974; Jones, 1916). Si cette hypothèse est aujourd'hui reconnue comme insuffisante et non-exclusive (voir Sussman

et al., 2013 pour une revue de littérature), de nombreuses études ont montré les effets des propriétés des aliments et des supports arboricoles sur les stratégies de manipulation, et notamment l'augmentation de l'utilisation de la main avec des aliments difficiles à extraire et des environnements arboricoles complexes (selon leur orientation et leur taille) (MacKenzie & Iberall, 1994; Patel et al., 2015; Reghem et al., 2012; Toussaint et al., 2015). Le lien entre la forme et/ou la taille de l'objet manipulé et les postures manuelles employées a déjà été abordé chez l'humain et les PNHs, mettant notamment en évidence que les postures de précision sont préférentiellement employées lors de la manipulation des petits objets (e.g., Key et al., 2018; Pouydebat et al., 2009). Les bonobos expriment à la fois des comportements alimentaires terrestres et arboricoles mais, contrairement aux chimpanzés qui sont étudiés dans ce contexte environnemental complexe depuis les années 1960 (e.g., Jones-Engel & Bard, 1996; Marzke et al., 2015; Marzke & Wullstein, 1996; Pouydebat et al., 2011), peu d'études ont exploré les stratégies de recherche alimentaire et les capacités de manipulation et d'extraction des aliments chez les bonobos. Les études sur les capacités manipulatoires des bonobos se sont plutôt focalisées sur des situations expérimentales impliquant des objets standardisés par l'expérimentateur (Christel, 1993; Christel et al., 1998), ce qui a pu réduire l'amplitude des comportements de manipulation observés. Afin d'améliorer notre compréhension de l'évolution des stratégies de recherche alimentaire chez les primates, et en particulier chez les espèces moins bien connues, l'étude des capacités de manipulation dans des contextes alimentaires variés, avec et sans utilisation d'outils, est nécessaire car le contexte environnemental pourrait avoir une influence non négligeable sur les stratégies développées.

Le premier objectif de cette étude (ayant fait l'objet d'une publication présente à la fin de ce chapitre) était donc de décrire et quantifier le répertoire de manipulation alimentaire des bonobos en parc zoologique, en contexte spontané, avec et sans outils. Elle visait à inclure tous les types d'aliments rencontrés par les bonobos ainsi que les contextes arboricoles et terrestres offerts par l'environnement. Notre hypothèse était que les bonobos utilisent un répertoire plus large que celui décrit uniquement en contexte d'utilisation d'outils, en raison d'une plus grande diversité de tailles et de formes des aliments manipulés, comparé à un contexte expérimental. En raison d'une anatomie de la main très proche entre les deux espèces, nous nous attendions à décrire une variété de postures manuelles aussi grande chez

les bonobos que celle décrite chez les chimpanzés. En nous basant sur la littérature chez le chimpanzé, nous ne nous attendions pas à observer de différence de répertoire entre les mâles et les femelles. En revanche, les précédents résultats chez les bonobos (Boose et al., 2013; Gruber et al., 2010) suggéraient que l'utilisation des outils serait observée plus fréquemment chez les femelles. Nous nous attendions également à observer un répertoire plus limité chez les juvéniles par rapport aux adultes, comme décrit en contexte d'utilisation d'outils chez les chimpanzés.

La manipulation des aliments correspondant à un processus dynamique et séquentiel, le second objectif visait à identifier et caractériser les différents profils de manipulation utilisés par les bonobos afin de mieux comprendre les déterminants et les avantages apportés pour l'accès aux ressources alimentaires par les comportements exprimés. En étudiant les similitudes et différences entre les séquences, nous nous attendions à distinguer plusieurs profils de manipulation avec une utilisation préférentielle de certaines catégories de postures manuelles dans chacun d'entre eux (*postures de précision (PCG)*, *pouce latéral (TL)*, *postures sans le pouce (WT)*, *postures avec la paume (PMG)*, *autres postures (OG)* et *mouvements manipulateurs (MFM)*, voir l'article à la fin du chapitre pour la définition précise des catégories). Nous nous attendions également à observer une association entre l'utilisation de ces profils et les caractéristiques morphométriques des aliments manipulés ainsi que les supports de manipulation (terrestre ou structures en hauteur).

Le troisième objectif de cette étude était d'évaluer la performance de manipulation en fonction de l'aliment manipulé et du support, afin de déterminer si les stratégies d'accès aux aliments étaient équivalentes entre elles et si elles reposaient sur un compromis optimal entre effort et prise alimentaire. Pour développer cette approche méthodologique innovante, nous avons d'abord calculé l'effort de manipulation en utilisant deux paramètres habituellement décrits dans la littérature (Bardo et al., 2016, 2017): le nombre de postures manuelles distinctes utilisées et le nombre de changement de postures manuelles pendant une séquence alimentaire. Puis nous avons défini l'efficacité de manipulation comme le taux d'ingestion rapporté à cet effort. Nous nous attendions à observer une influence des paramètres morphométriques de l'aliment manipulé et du support de manipulation sur l'effort de manipulation et l'efficacité, ainsi que sur le choix du profil de manipulation utilisé.

Méthodes

1. Collecte des données

Cette étude a été réalisée sur le groupe de bonobos hébergé à la Vallée des Singes et composé de 17 individus : neuf adultes (six femelles et trois mâles), deux subadultes (une femelle et un mâle) et six juvéniles (quatre femelles et deux mâles). Les vidéos analysées ont été enregistrées dans l'enclos intérieur durant la distribution de la ration (sur les grilles au plafond, au sol et sur les plateformes en hauteur) ou lors de la consommation d'aliments en dehors de la ration (branches ou riz cuit dans les structures d'enrichissement). Chaque type d'aliment manipulé par les bonobos a été collecté (moyenne \pm SD = 4,0 \pm 2,0 échantillons par type d'aliment) afin de réaliser des mesures morphométriques : longueur (cm), largeur (cm), hauteur/épaisseur (cm), volume (calculé en cm³), masse (g), dureté (à l'aide d'un duromètre, en N) (Annexe 3.1). Le duromètre était appliqué à plusieurs endroits de l'aliment (moyenne \pm SD = 2,0 \pm 1,5 mesures par échantillon) et la moyenne était calculée (McGraw et al., 2014). Le but de ces mesures était de créer des classes composées d'aliments aux caractéristiques morphométriques similaires afin d'évaluer leur influence sur les comportements de manipulation exprimés. Le riz cuit, distribué dans des tubes de plastique ou des rondins de bois, n'a pas été mesuré et a été considéré à part.

Les vidéos ont été analysées par séquence de manipulation, définie comme allant du premier contact entre un individu et un aliment (direct ou par l'intermédiaire d'un outil) jusqu'à la consommation complète de l'aliment ou son abandon après consommation partielle. Les paramètres relevés pour chaque séquence étaient l'individu, l'aliment manipulé, le support de manipulation (grille au plafond, sol ou plateforme en hauteur), les postures manuelles et/ou podales employées, le/les membre(s) utilisé(s) et la durée de chaque comportement. Toutes les postures manuelles et podales observées ont été décrites et classées par catégories (*voir article ci-dessous pour les définitions précises*), en se basant sur la littérature existante chez les grands singes et les humains (Bardo et al., 2016, 2017; Jones-Engel & Bard, 1996; Marzke et al., 2015; Marzke & Wullstein, 1996; Napier, 1956; Parry, 1966; Pouydebat et al., 2011) : *postures de précision* (PCG), *postures en pince latéral* (TL), *postures sans le pouce* (WT), *postures avec la paume* (PMG), *autres postures* (OG) et *mouvements manipulateurs* (MFM). Lors des manipulations bimanuelles, les associations de postures (i.e., posture de chaque main) ont été relevées. Des associations pouvaient également être

réalisées lors de manipulations unimanuelles de plusieurs morceaux d'aliment, correspondant alors à des postures composées (e.g., Jones & Fragaszy, 2020; Neufuss et al., 2018).

2. Analyses des données

2.1. Effet du sexe et de l'âge sur le répertoire de manipulation

La distribution des séquences et le nombre d'associations de postures et de postures seules distinctes dans le répertoire de manipulation ont été comparé-e-s entre les trois classes d'âge et les deux sexes à l'aide d'un test du χ^2 de Pearson ou un test exact de Fisher (si la valeur attendue était inférieure à 5 dans une catégorie). Le nombre d'individus n'étant pas égal dans chaque catégorie d'âge et de sexe (moins de juvéniles que d'adultes et moins de mâles que de femelles) et pouvant induire un biais, nous avons rapporté chaque valeur au nombre d'individus concernés.

Le nombre d'associations de postures et de postures seules utilisées par séquence a été comparé entre les trois classes d'âge à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis et entre les mâles et les femelles avec un test de la somme des rangs de Wilcoxon.

2.2. Classification des aliments

Nous avons observé 44 types d'aliments dans les séquences de manipulation, provenant de 19 espèces alimentaires (Annexe 3.1). Nous avons classé 43 d'entre eux (excepté le riz cuit) selon leurs six mesures morphométriques à l'aide d'une Analyse en Composantes Principales (ACP) et une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) avec la méthode de Ward (fonction *agnes* du package *Cluster*; Maechler, 2013). Nous avons ainsi obtenu deux classes d'aliments (Annexe 3.2) et avons réalisé une comparaison de chaque variable morphométrique afin de déterminer quelles variables caractérisaient les deux classes d'aliments. Chaque variable différait significativement entre les deux classes : la première classe (classe 1) rassemblait les aliments de petite taille, légers et mous et la seconde classe (classe 2) correspondait aux grands aliments, lourds et durs (Annexe 3.3). Pour la suite des analyses, nous avons ajouté le riz cuit correspondant à une classe à part entière (classe 0) (Annexe 3.2).

2.3. Analyses séquentielles et profils de manipulation

Après analyse de chaque posture manuelle et association de postures considérée individuellement, nous avons étudié les comportements de manipulation de façon séquentielle, en observant l'enchaînement des postures manuelles. Grâce à la méthode de l'appariement optimal (*Optimal matching analysis*), les séquences les plus similaires ont été rassemblées en calculant la dissemblance entre deux séquences, comme le nombre minimal de modifications (substitutions, délétions ou insertions) à apporter pour passer de l'une à l'autre (fonction *seq.dist* du package *TraMineR*, Gabadinho et al., 2011). Dérivée de la biologie moléculaire, cette méthode souvent employée en sciences sociales pour analyser des séquences temporelles est particulièrement adaptée pour analyser des séquences catégorielles. A notre connaissance, elle a seulement été utilisée par Borel et al., 2017, pour décrire et quantifier les stratégies dynamiques séquentielles de l'utilisation d'outils sur cinq sujets humains et son utilisation s'avère donc originale dans notre domaine de recherche et utile pour analyser la manipulation en tant que processus dynamique.

Les séquences ont été analysées par Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) avec la méthode de Ward (fonction *agnes* du package *Cluster*, Maechler, 2013) afin de mettre en évidence des profils de manipulation distincts. Un profil additionnel (Profil 0) a été ajouté à la suite des analyses pour inclure les séquences de saisie par la bouche seulement, qui n'impliquaient aucune manipulation manuelle ni podale.

La proportion de chacune des catégories de postures (PCG, PL, WT, PMG, et les postures OG et MFM rassemblées car elles n'impliquaient pas une saisie de l'aliment à proprement parler) a été calculée par séquence avec le nombre de postures de la catégorie divisé par le nombre total de postures utilisées dans la séquence. Ces proportions par séquence ont ensuite été comparées entre les profils de manipulation afin de déterminer la catégorie de postures dominante dans chaque profil.

Afin d'évaluer l'influence des caractéristiques morphométriques des aliments et du support sur le choix du profil de manipulation, nous avons comparé la fréquence d'utilisation de chaque profil de manipulation pour chaque modalité classe d'aliment-support (e.g., aliment de classe 1 manipulé au sol ; aliments de classe 2 manipulés à la grille). En raison du

faible nombre de séquences dans certaines modalités, nous avons réalisé un test exact multinomial puis un test binomial *had hoc*, en comparant la distribution réelle à une distribution homogène (fonctions *multinom.test* et *binom.test* du package *rstatix*, Kassambara, 2020) avec une correction de Bonferroni.

2.4. Effort de manipulation et efficacité

Afin d'évaluer l'effort de manipulation, les variables employées dans la littérature sont le nombre de changement de postures manuelles et podales (C), le nombre de postures manuelles distinctes utilisées dans une séquence (P) et le temps total entre la saisie et la consommation de l'aliment (Bardo et al., 2016, 2017; Neufuss et al., 2017). Cependant, la première variable (C) ne nous permettait pas de distinguer les séquences avec manipulation buccale seulement des séquences avec une seule posture employée. La variable (C) seule ne permettait pas non plus de distinguer les séquences ayant la même longueur mais contenant uniquement des postures distinctes ou incluant une répétition de la même posture. La seconde variable (P) utilisée seule n'incluait pas la répétition de la même posture manuelle dans une séquence et attribuait donc une valeur égale à des séquences de longueur différente. Nous avons donc créé un nouveau score représentant l'effort de manipulation associant les deux variables et plus représentatif de la variabilité des séquences :

$$\text{Effort de manipulation} = P + C$$

Pour évaluer l'efficacité de manipulation (E), nous avons calculé un second score en rapportant l'effort de manipulation au nombre de bouchées consommées par séquence, sans considération énergétique des aliments (pour des raisons mathématiques, nous avons ajouté la valeur de 1 à l'effort de manipulation qui pouvait être égal à 0 en raison des séquences avec saisie par la bouche seulement) :

$$\text{Efficacité (E)} = \frac{N \text{ bouchée(s)}}{P + C + 1}$$

Des comparaisons multiples et deux à deux, de l'effort de manipulation d'une part et du score d'efficacité d'autre part, ont ensuite été réalisées entre les modalités classe d'aliment-support.

Les comparaisons multiples ont été réalisées en utilisant un test de Kruskal-Wallis et les comparaisons deux à deux ont été faites avec un test de la somme des rangs de Wilcoxon et en appliquant une correction de Bonferroni. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel R 3.6.3 (R Core Team 2020).

Résultats et discussion

1. Répertoire de manipulation

(voir l'article à la fin du chapitre pour les résultats détaillés)

Nous avons décrit un large répertoire de manipulation, incluant 22 postures manuelles distinctes et 49 associations et postures employées seules. La diversité des postures décrites, allant de la précision à la puissance, était similaire à celle décrite chez le chimpanzé et dans la littérature sur les grands singes (Bardo et al., 2016, 2017; Jones-Engel & Bard, 1996; Marzke et al., 2015; Marzke & Wullstein, 1996; Napier, 1956; Parry, 1966; Pouydebat et al., 2011). Nous avons également observé une utilisation spontanée d'outils (branches présentes dans l'enclos) avec l'emploi d'associations de postures utilisées uniquement dans ce contexte.

Nous avons aussi identifié des postures composées, rarement décrites dans la littérature chez les PNHs (e.g., *digit role differentiation* et *compound grips* chez les gorilles (*Gorilla gorilla beringei*) respectivement dans Byrne et al., 2001 et Neufuss et al., 2018; *unimanual multitasking* chez les chimpanzés dans Corp & Byrne, 2002; *compound grips* chez les macaques (*Macaca mulatta*) dans Macfarlane & Graziano, 2009 et chez les capucins dans Jones & Fragaszy, 2020), montrant ainsi la capacité des bonobos à manipuler des objets avec un fort niveau de coordination et des mouvements digitaux indépendants.

Enfin, nous avons mis en évidence des postures manuelles préférées : la *pince latérale* et la *posture en puissance avec ou sans le pouce opposé*. Si la première a déjà été identifiée dans de précédentes études chez le bonobos lors de l'utilisation d'outils (Bardo et al., 2016) ou de petits objets (Christel et al., 1998), la seconde n'avait été identifiée que dans une étude sur l'utilisation de pierres comme marteaux (Neufuss et al., 2017). Ce résultat est donc cohérent avec les observations chez les chimpanzés qui préfèrent cette *posture en puissance* pour la manipulation des grands objets (Pouydebat et al., 2011).

2. Influence de l'âge et du sexe sur le répertoire de manipulation

(voir l'article à la fin du chapitre pour les résultats détaillés)

Les juvéniles et les adultes partageaient les mêmes préférences de postures manuelles mais les juvéniles employaient moins de *postures en précision* que les adultes. Le répertoire de manipulation était significativement plus diversifié chez les adultes par rapport aux juvéniles (test du χ^2 de Pearson, $p < 0,05$). Ce résultat est cohérent avec les études menées chez le chimpanzé (Butterworth & Itakura, 1998; Pouydebat et al., 2011) où les jeunes utilisaient moins de *postures en précision* que les adultes, mais ceci n'avait pas été décrit chez les bonobos.

Nous n'avons pas observé de différence entre les répertoires des mâles et des femelles dans cette étude mais l'utilisation d'outils étaient significativement plus fréquente chez les femelles (test du χ^2 de Pearson, $p < 0,05$), comme montré dans des études précédentes chez le bonobo (Boose et al., 2013; Gruber et al., 2010) et le chimpanzé (e.g., Lonsdorf, 2005; McGrew, 1979). Ces résultats suggèrent que ce biais comportemental chez les femelles, présent dans les deux espèces du genre *Pan*, existait déjà chez l'ancêtre commun.

3. Profils de manipulation

(résultats originaux qui seront inclus dans l'article soumis en 2023)

La classification (CAH) des séquences de manipulation complètes (N=638) a permis d'identifier six profils de manipulation distincts (Annexe 3.4). Deux d'entre eux n'incluaient qu'une ou deux séquences et étaient donc trop rares pour pouvoir les considérer comme des profils généraux. Les quatre autres profils de manipulation étaient caractérisés par une ou deux catégories dominante(s) de postures manuelles (Figure 18) : le profil 1 était associé aux *postures en précision* (PCG) (test de Kruskal-Wallis : $\chi^2=169,88$, $df=3$, $p < 0,001$; tests de Wilcoxon deux à deux, $p < 0,001$), le profil 2 était associé aux *postures sans le pouce* (WT) (test de Kruskal-Wallis : $\chi^2=418,78$, $df=3$, $p < 0,001$; tests de Wilcoxon deux à deux, $p < 0,001$), le profil 3 était associé à la *pince latérale* (TL) (test de Kruskal-Wallis : $\chi^2=401,52$, $df=3$, $p < 0,001$; tests de Wilcoxon deux à deux, $p < 0,001$) et le profil 4 était associé les *postures avec la paume* (PMG) (Kruskal-Wallis test: $\chi^2=254,25$, $df=3$, $p < 0,001$; tests de Wilcoxon deux à deux, $p < 0,001$) et les *autres postures/mouvements manipulatoires digitaux* (OG/MFM) (test de Kruskal-Wallis test: $\chi^2=125,74$, $df=3$, $p < 0,001$; tests de Wilcoxon deux à deux, $p < 0,001$).

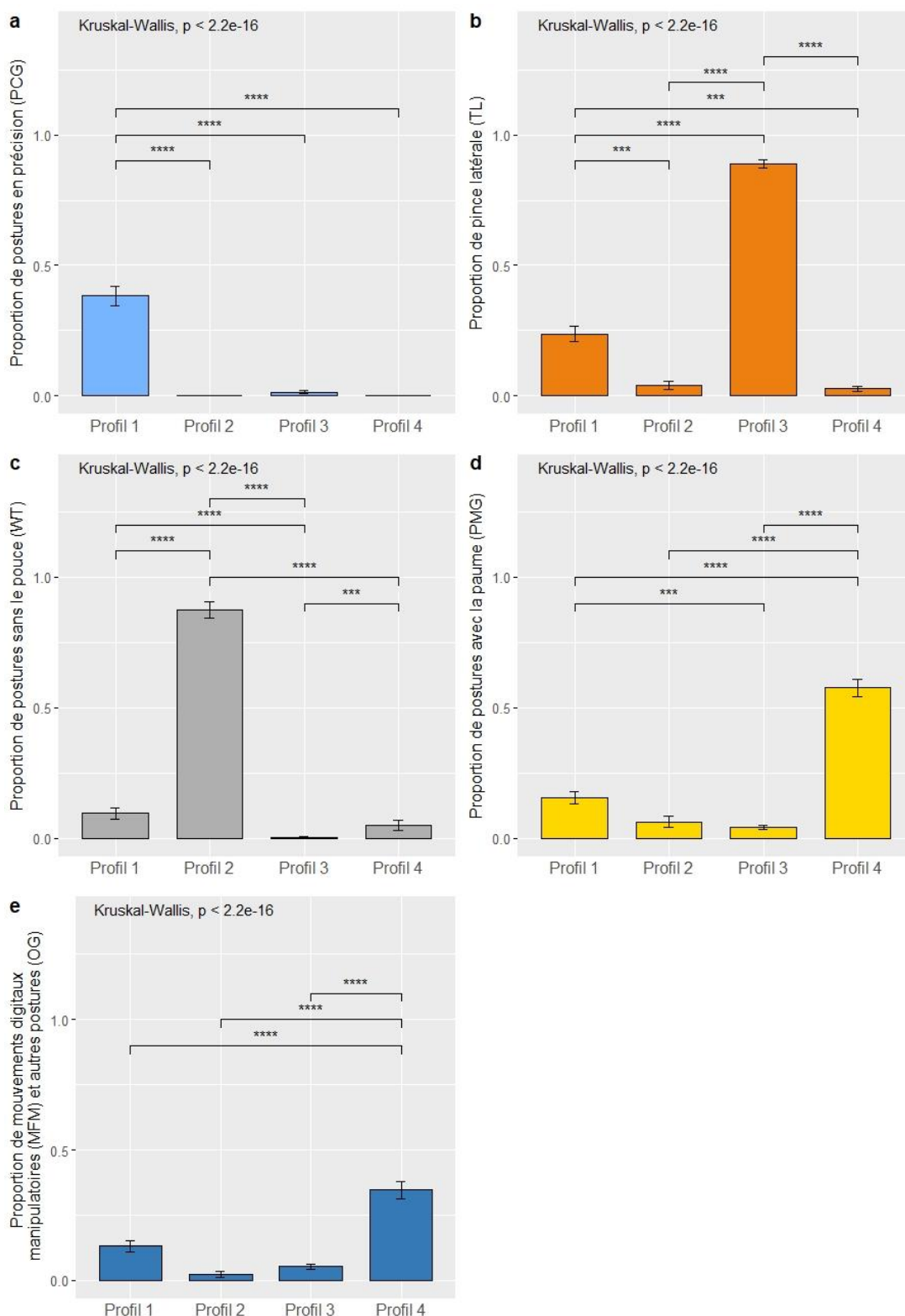


Figure 18 : Diagrammes en barres représentant la moyenne des proportions de chaque catégorie de postures dans les profils de manipulation (test de la somme des rangs de Wilcoxon avec correction de Bonferroni : ***: $p < 0,001$, ****: $p < 0,0001$). La barre d'erreur représente l'erreur standard à la moyenne (SEM).

Ces quatre profils de manipulation n'étaient pas employés de façon homogène entre les différentes modalités classe d'aliment-support (Tests exacts multinomial, $p < 0,05$), exceptés les aliments manipulés au sol (Tableau 6). Ainsi, le riz cuit était plus fréquemment manipulé avec les profils 1 (PCG) (à la grille) et 4 (PMG) (à la grille et sur les plateformes), les grands aliments étaient préférentiellement manipulés avec le profil 3 (TL) (à la grille et sur les plateformes) et les petits aliments étaient plutôt manipulés avec le profil 0 (bouche) (sur les plateformes) et le profil 3 (TL) sur tous les supports.

Ces résultats confirment la variété des stratégies de manipulation chez les bonobos en parc zoologique, employées différemment en fonction des caractéristiques environnementales et interroge les facteurs de choix de la stratégie employée. En effet, les caractéristiques environnementales ne suffisaient pas à expliquer la totalité de la variabilité observée dans cette étude et des stratégies différentes pouvaient être utilisées pour un même aliment manipulé sur un même support. Ceci peut être lié au processus de prise de décision alimentaire qui nécessite d'intégrer une grande quantité d'informations, à la fois environnementales et sociales (Garber et al., 2009; Rosati & Hare, 2012). De plus, les paramètres individuels (sexe, âge, besoins nutritionnels et statut hiérarchique notamment) peuvent influencer ces décisions. Il sera donc nécessaire d'étudier l'influence de ces paramètres sociaux et individuels pour aller plus loin dans la compréhension de ces stratégies alimentaires.

Tableau 6 : Distribution des profils de manipulation dans chaque modalité classe d'aliment-support (Test exact multinomial et test binomial *had hoc* : les nombres en rouge sont significativement supérieurs par rapport à une distribution homogène, les nombres en bleu sont significativement inférieurs, $p < 0,05$).

Aliment-support	Test multinomial	Profil 0 (bouche)	Profil 1 (PCG)	Profil 2 (WT)	Profil 3 (TL)	Profil 4 (PMG)	Total
riz-grille	$p < 0,001$	1	48	0	7	12	68
riz-plateforme	$p < 0,001$	0	44	2	3	38	87
riz-sol	ns	0	3	2	1	1	7
petits-grille	$p < 0,001$	0	13	13	40	10	76
petits-plateforme	$p < 0,001$	128	14	12	140	1	295
petits-sol	ns	1	56	29	89	1	176
grands-grille	$p < 0,001$	1	4	5	21	14	45
grands-plateforme	$p < 0,05$	0	0	1	5	2	8
grands-sol	ns	0	1	0	3	0	4
Total		131	183	64	309	79	766

4. Effort de manipulation et efficacité

(résultats originaux qui seront inclus dans l'article soumis en 2023)

La figure 19A montre la variation d'effort de manipulation entre les modalités aliment-support (test de Kruskal-Wallis : $\chi^2=328,15$, $df=8$, $p<0,001$). La manipulation des grands aliments à la grille demandait plus d'effort que pour les autres aliments : la différence était significative comparée au riz cuit manipulé à la grille (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $p<0,05$) et aux petits aliments manipulés sur les plateformes (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $p<0,001$). Leur manipulation sur les plateformes demandait aussi plus d'effort que la manipulation des petits aliments sur le sol (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $p<0,05$).

Le riz cuit était le second type d'aliments qui demandait le plus d'effort de manipulation : la différence était significative sur les trois supports comparés aux petits aliments manipulés sur les plateformes (tests de la somme des rangs de Wilcoxon, $p<0,001$) et au sol (tests de la somme des rangs de Wilcoxon, $p<0,001$). L'effort de manipulation de ces aliments était significativement plus élevé à la grille comparée aux plateformes (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $p<0,05$).

Finalement, les petits aliments étaient manipulés avec moins d'effort que les autres aliments. Le support jouait néanmoins un rôle important pour ces aliments, leur manipulation à la grille demandant plus d'effort comparée au sol et aux plateformes (tests de la somme des rangs de Wilcoxon, $p<0,001$). L'effort était également supérieur au sol comparé aux plateformes (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $p<0,001$).

La figure 19B montre la variation d'efficacité en fonction des modalités aliment-support (test de Kruskal-Wallis: $\chi^2=254,94$, $df=8$, $p<0,001$). L'efficacité était significativement plus faible pour le riz cuit sur les trois supports comparé aux petits aliments sur les plateformes et au sol (tests de la somme des rangs de Wilcoxon, $p<0,001$). L'efficacité était néanmoins supérieure sur les plateformes comparées à la grille (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $p<0,05$).

Aucune différence d'efficacité n'a été montrée pour la manipulation des grands aliments sur les trois supports. Mais l'efficacité était significativement inférieure pour les grands aliments manipulés à la grille par rapport aux petits aliments sur les plateformes.

Finalement, la manipulation des petits aliments était la plus efficace, surtout sur les plateformes (grille comparée aux plateformes et au sol : tests de la somme des rangs de Wilcoxon, $p < 0,001$ et plateforme comparée au sol : test de la somme des rangs de Wilcoxon, $p < 0,001$).

Ces résultats montrent que plus l'effort de manipulation est important, plus l'efficacité diminue. Cependant, l'effort peut être compensé par une grande quantité de nourriture ingérée en nombre de bouchées, comme dans le cas des aliments de grande taille. Cela suggère l'existence d'un compromis entre l'effort de manipulation et la prise alimentaire dans la mesure où il pourrait être tout aussi intéressant de saisir et consommer une grande quantité de petits aliments ou des aliments de grande taille en faible nombre.

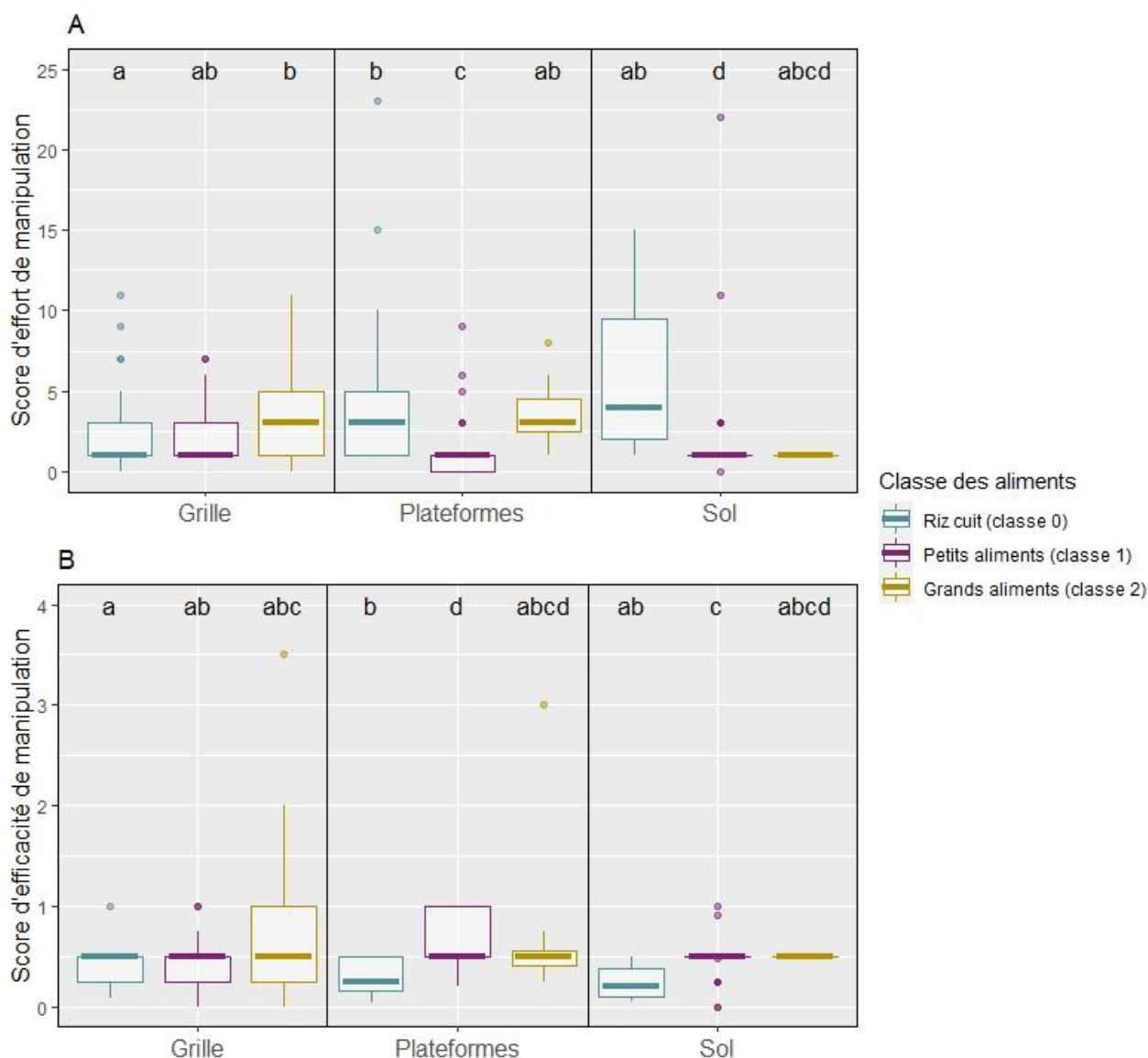


Figure 19 : Boxplot représentant l'effort de manipulation (A) et le score d'efficacité (B) des séquences de manipulation dans chaque modalité classe d'aliment-support (test de la somme des rangs de Wilcoxon avec correction de Bonferroni : les modalités qui ne partagent pas une lettre commune diffèrent significativement, $p < 0,05$). La ligne noire horizontale correspond à la médiane, la boîte blanche correspond à l'écart entre le 25e et le 75e quartile (écart interquartile). La limite inférieure des barres verticales correspond à la plus petite valeur dans un intervalle de 1,5 fois l'écart interquartile sous le 25e quartile, et la limite supérieure correspond à la plus grande valeur dans 1,5 fois l'écart interquartile au-dessus du 75e percentile. Les points colorés isolés représentent les valeurs situées en dehors de ces limites.

Article

Manipulative repertoire of bonobos (*Pan paniscus*) in spontaneous feeding situation

Short title: Repertoire of food manipulation in zoo-housed bonobos

Cet article a été publié en mars 2022 dans American Journal of Primatology.

Authors :

Caroline Gérard^a, Ameline Bardo^{b,c}, Jean Pascal Guéry^d, Emmanuelle Pouydebat^e, Bruno Simmen^{a*}, Victor Narat^{a*}

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

^b *Histoire Naturelle de l'Homme Préhistorique (HNHP)*, Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Université de Paris, Musée de l'Homme 17 place du Trocadéro 75016 Paris, France.

^c *Skeletal Biology Research Centre, School of Anthropology and Conservation, University of Kent, Canterbury CT2 7NR, UK.*

^d *La Vallée des Singes, Romagne, France.*

^e *Mécanismes adaptatifs et Evolution (MECADEV)*, Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, 57 rue Cuvier CP 55 75005 Paris, France.

* *B. Simmen and V. Narat should be considered joint senior author*

Corresponding author:

Caroline Gérard, Eco-anthropologie (EA), Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Université de Paris, Musée de l'Homme 17 place du Trocadéro 75016 Paris, France.

Mail : caroline.gerard@mnhn.fr/caroline.gerard.vet@gmail.com

Abstract

Comparative behavioral studies of hand use amongst primate species, including humans, have been central in research on evolutionary mechanisms. In particular, the manipulative abilities of our closest relatives, the chimpanzee (*Pan troglodytes*), have been widely described in various contexts, showing a high level of dexterity both in zoo and in natural conditions. In contrast, the study of bonobos' manipulative abilities has almost exclusively been carried out in experimental contexts related to tool use. The objective of the present study is to describe the richness of the manipulative repertoire of zoo-housed bonobos, in a spontaneous feeding context including various physical substrates to gain a larger insight into our evolutionary past. Our study describes a great variety of grasping postures and grip associations in bonobos, close to the range of manipulative repertoire in chimpanzees, confirming that the two species are not markedly different in terms of cognitive and morphological constraints associated with food manipulation. We also observed differences in manipulative behaviors between juveniles and adults, indicating a greater diversity in grip associations and grasping postures used in isolation with age, and a sex-biased use of tools with females using tools more often than males. These results are consistent with the previous results in the *Pan* genus and reinforce the hypothesis that the evolutionary mechanisms underlying the flexibility of manipulative behaviors are shared by both species and that these ecological strategies would have already evolved in their common ancestor.

Keywords: *Pan paniscus*, food manipulation, grasping posture, tool-use

Introduction

Grasping ability is defined as “movements in which an object is seized and held securely partly or wholly within the hand [or the foot]” (Napier, 1956, p.902) and more broadly manual dexterity implies “the ability to make coordinated hand and finger movements to grasp and manipulate objects” (Makofske, 2011, p.1522). Manipulative abilities in hominids (i.e., great apes and humans and their extinct relatives (Wood et al., 2011)) has been an important subject of interest in evolutionary studies. The human hand is traditionally considered as having a uniquely high degree of dexterity compared to other primates (Key et al., 2018; Marzke, 2013; Marzke et al., 1992), such as forceful precision grips between the pad of the thumb and the pads of the fingers and complex intra-manual precision manipulative movements (Kivell, 2015; Marzke, 1997, 2013; Marzke et al., 2015; Napier, 1960; Pouydebat et al., 2011). Morphological evidence from fossils shows that early hominin (i.e., modern humans, and their extinct relatives) hands were characterized by a combination of ape-like and human-like features (e.g., Almécija et al., 2010; Feix et al., 2015; Kivell, 2015; Kivell et al., 2011; Richmond et al., 2016; Tocheri et al., 2008). Comparative behavioral studies of hand use in our closest living relatives, in zoo and free-ranging conditions, can improve our understanding of the functional morphology in early hominins as well as fossil apes (Bardo et al., 2017; Feix et al., 2015; Pouydebat et al., 2008, 2011; Susman, 1998). Since the pioneering work conducted by Napier (1956, 1960), who distinguished only two categories (i.e., power and precision grips) when describing manual grips in primates, many advances have been made. More diverse types of grasping postures and in-hand movements have been described in apes and humans (but see also in capuchins, *Sapajus* spp: Byrne and Suomi, 1996; Truppa et al., 2019; and macaques, *Macaca* spp : Macfarlane and Graziano, 2009; Pal et al., 2018), including a wider range of manipulative behaviors compared to other mammals, both in zoo and in natural conditions (e.g., Bardo et al., 2017; Byrne et al., 2001; Christel, 1993; Christel et al., 1998; Crast et al. , 2009; Jones-Engel and Bard, 1996; Marzke and Wullstein, 1996; Neufuss et al., 2018; Pouydebat et al., 2011).

Tool use in particular is thought to have been a crucial adaptation during human evolution and the potential of tool use behavior in great apes has been central in functional studies of grasping (e.g., Bardo et al., 2017; Bardo et al., 2018; Osuna-Mascaró et al., 2020). The definition of tool use has been revisited many times (see Bentley-Condit and Smith, 2010 for a review) but an inclusive one could be “[...] the external employment of an unattached

environmental object to alter more efficiently the form, position, or condition of another object, another organism, or the user itself when the user holds or carries the tool during or just prior to use and is responsible for the proper and effective orientation of the tool” (Beck, 1980, p.10). Among great apes, chimpanzees (e.g., Boesch and Boesch, 1983, 1990; Goodall, 1964; Inoue-Nakamura and Matsuzawa, 1997; McGrew, 2010; Sanz and Morgan, 2013), gorillas (*Gorilla gorilla* sp.) (Breuer et al., 2005; Grueter et al., 2013; Kinani and Zimmerman, 2015; Wittiger and Sunderland-Groves, 2007) and orangutans (*Pongo* sp.) (Fox et al., 1999; Meulman and van Schaik, 2013; van Schaik et al., 1996) use tools in natural conditions, for social, feeding or hygienic (cleaning and protection) purposes. In free-ranging bonobos (*Pan paniscus*), it has only been observed in social (communication and play) and hygienic contexts (Furuichi et al., 2015; Hohmann and Fruth, 2003; Ingmanson, 1996; Kano, 1982b; Nishida et al., 1999; Samuni et al., 2021). However, studies in zoos and laboratories (Bardo et al., 2015, 2016; Boose et al., 2013; Takeshita and Walraven, 1996; Toth et al., 1993; Visalberghi et al., 1995) or semi free-ranging conditions (i.e, sanctuary) (Gruber et al., 2010; Neufuss et al., 2017) have shown their functional, behavioral and cognitive abilities to modify and use objects as tools to enhance food accessibility. Furthermore, these studies have shown a differential tool use behavior between males and females. Females in bonobos use more diverse kinds of tools, especially in play and feeding contexts (e.g., sticks to dig in the mud) and they use them more frequently than males (Boose et al., 2013; Gruber et al., 2010). Similar sex differences were also observed in chimpanzees (i.e., McGrew, 1979; Pruetz and Bertolani, 2007). In chimpanzees and bonobos, juveniles and novice individuals (regardless of their age) learn tool-use behaviors through both individual and social learning, and it has been shown that females acquire these behaviors more quickly than males (Biro et al., 2003; Boose et al., 2013; Lonsdorf, 2005; Matsuzawa, 2011; and see the review of Moore, 2013).

Studies about tool use have brought many clarifications on the ability of monkeys and great apes to use precision grips similar to those used by humans, bringing into question what aspects of the human hand are unique. But one limitation is that these studies often involve standardized objects of small size or of uniform shape, which enables cross-species or cross-study comparisons but offers only a partial description of the full manipulative repertoire of the species. Moreover, although the effect of gender and age has been well studied for tool-use in *Pan*, few studies have explored the importance of these individual factors on the detailed manipulative repertoire. In the few studies in chimpanzees, no difference has been

found between male and female manipulative repertoires without tool-use (i.e., Jones-Engel and Bard, 1996; Tonooka and Matsuzawa, 1995) but age has been shown to be an important factor by influencing the use of grasping postures, with young chimpanzees performing a lower frequency of precision grips than adults (Butterworth and Itakura, 1998; Pouydebat et al., 2011). Such studies are not available in bonobos leading to a lack of knowledge on the influence of these two factors in this species' manipulative repertoire.

More generally, tool use is not the only interest of non-human primate manual abilities as the hand serves to explore and interact with the environment as a whole. Manual, but also pedal, skills in primates can be observed during more diverse grasping and manipulative behaviors, such as locomotion, feeding behavior and social interactions. Bonobos express arboreal and terrestrial feeding behaviors and although this environmental context has been well-studied in chimpanzees since 1960s (e.g., Jones-Engel and Bard, 1996; Marzke et al., 2015; Marzke and Wullstein, 1996; Pouydebat et al., 2011), few studies have investigated the foraging strategies, food processing skills and manipulation abilities in bonobos. Furthermore, previous studies with bonobos have focused on precise experimental procedures with selected kinds and sizes of foods (Christel, 1993; Christel et al., 1998) which may have constrained the range of manipulative behavior observed. For a better understanding of the evolution of feeding strategies in primates, further research on manipulation in various feeding contexts (i.e., with and without tools, with diverse manipulated food and in both terrestrial and arboreal environments) is needed, particularly for this lesser-known species.

The aim of this study was to describe and quantify the manipulative repertoire in spontaneous feeding situations, with and without tools, in zoo-housed bonobos, with a variety of food they could encounter in different ecological contexts, both terrestrial and on structures inducing suspended positional activities. Our hypothesis was that bonobos could use a much wider range of manipulative behaviors than those described previously in a tool-use context because of a greater variety of shapes and sizes found in consumed food than in experimental settings. We also expected to describe a similar variety of manual postures to that documented in chimpanzees given their similar hand anatomy. Based on the literature in chimpanzees, we did not expect to observe a sex difference in this repertoire but, based on previous studies about tool use in bonobos (Boose et al., 2013; Gruber et al., 2010) we expected to observe a more frequent use of tools in females. We also considered the range of these manipulative behaviors in juveniles, subadults and adults. We expected to observe a more limited

repertoire in juveniles, expanding with growing age and social or individual learning, as described in tool-use situations in young chimpanzees.

Methods

This research adhered to the legal requirements of France and all the experiments were carried out following the principles of laboratory animal care in accordance with the CNRS guidelines. It complies with the American Society of Primatologists (ASP) Principles for the Ethical Treatment of Non-Human Primates and conforms to Directive 2010/63/EU of the European Parliament and of the Council of 22 September 2010 on the protection of animals used for scientific purposes.

1. Subjects and housing

The study was conducted from January 27, 2020 to January 31, 2020 at the zoological park “la Vallée des singes” (France). This park houses a group of seventeen bonobos composed of nine adults (six females from 16- to 52-years old and three males from 15- to 23-years old), two subadults (one female and one male, both 10-years old) and six juveniles (four females from 3- to 7-years old and two males of 5- and 7-years old). We used the Pontzer and Wrangham (2006) method for the determination of age categories. In total, observations were made on N=11 females and N=6 males.

The bonobos were observed during the day in an indoor building where two large cages, connected to each other (98m² and 8 m height each), were visible. They also had access to five smaller cages (from 16 to 24 m²) and to a naturally vegetated outdoor island (0.7 ha) that was accessible to the group according to the weather. Many climbing structures, made of platforms, ladders and ropes, were available in the cages.

At least two water taps were available *ad libitum* and the group was fed four times a day. Their food ration included mainly vegetables and one fruit (i.e., apple). It was complemented by commercial pellets, seeds, eggs, chicken necks and a homemade mix containing cereals, vitamins and vegetal oils. The food was distributed on the top of the cages (i.e, ceiling grid) or inside the cages, on the floor and the platforms (Figure 1). Daily enrichment was provided with tree branches (i.e, hazel or willow tree) and cooked rice placed inside tubes or wooden logs.

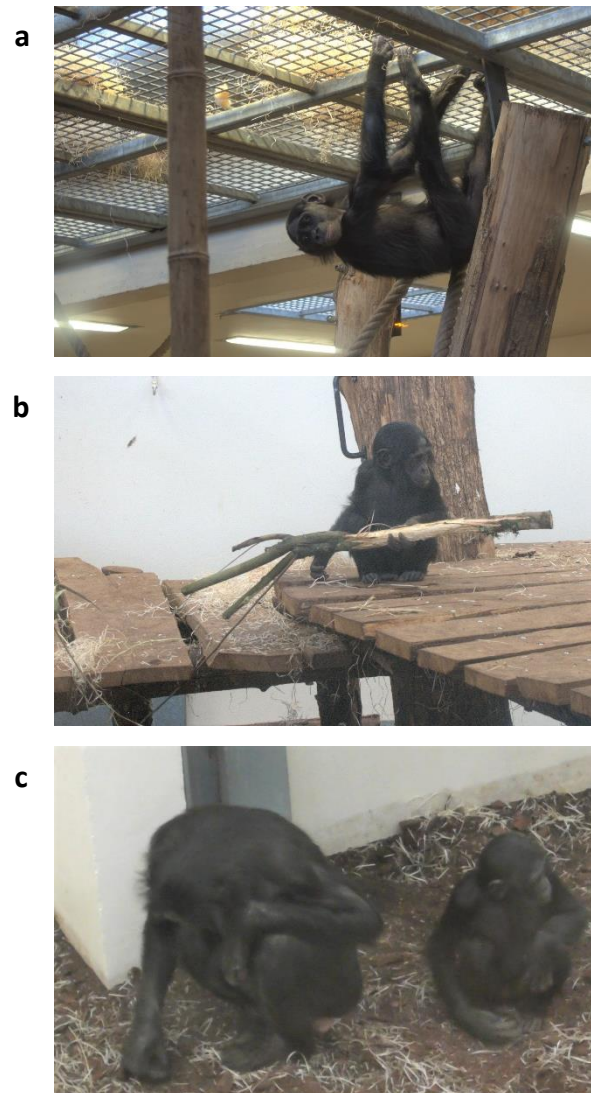


Figure 1. The three substrates of food manipulation in the bonobos' indoor enclosure in La Vallée des Singes (France): a. the ceiling grid, b. the platforms, c. the ground. (©C. Gérard)

2. Data collection

2.1. Video recording

One or several individuals were followed throughout a feeding session, balancing the distribution of records for each individual between observation days and periods of the day. The selection of focal subjects was made according to a daily list (based on the cumulative previous observation days) and visibility of individuals to the observer. One handheld camera (PANASONIC® HC-V380) was used to record the simultaneous movements of the hands, feet

and mouth. At the end of the feeding sessions and between the meals, the foraging behavior and the feeding on enrichments were video recorded using the same balance of distribution between focal individuals. The recordings were performed at 50 frames/sec.

2.2. Video scoring

2.2.1. Manipulative sequences

Video recordings were analyzed frame by frame with VLC Media Player (VideoLan, 2020), using the individual focal sampling method (Altmann, 1974). Videos were divided according to our definition of a “manipulative sequence”, including contact, grasping and manipulation of the food items. It began with the first contact between an individual and an item (direct or through the use of a tool) and ended when the food was consumed in its entirety (whole fruit/vegetable, bunch, branch previously sectioned, bark, buds, etc.) or abandoned before total consumption (partially or not consumed). A total of 3h30 of recorded sequences (N=792) were analyzed. The parameters recorded during the sequence were the individual, the food item (details of food items are available in Appendix 1), the manual/pedal grip adopted, the hand(s)/foot used and the duration of each behavior. We recorded data with the frequencies technique, in which every sequence was considered and not only the first of a series of similar actions (i.e., bout technique) (e.g., Bardo et al., 2016; Hopkins, 1995).

2.2.2. Grasping postures

Every encountered grasping posture involving the hands or the feet was described and linked to the existing literature on humans and apes (Bardo et al., 2016, 2017; Jones-Engel and Bard, 1996; Marzke et al., 2015; Marzke and Wullstein, 1996; Napier, 1956; Parry, 1966; Pouydebat et al., 2011). To name the grasping postures, we used Marzke’s grasping typology (Marzke et al., 2015; Marzke and Wullstein, 1996) and we divided manual postures into six grip categories (Table 2):

- Precision grips (PCG): contact between distal phalanges of the thumb and the index finger. This category corresponds to the category also called “precision grip” in Jones-Engels and Bard (1996), “Thumb-index grips” in Pouydebat et al. (2011) and “Category 1” in Bardo et al. (2016).

- Thumb lateral (TL): contact between the distal phalanx of the thumb, the lateral side of the middle, proximal phalanxes of the index finger and the item. This category includes the grasping postures also called “thumb lateral” in Pouydebat et al. (2011) and “Category 2” in Bardo et al. (2016).
- Without thumb: contact between one or several fingers, except the thumb, and the item, also called “without thumb” in Pouydebat et al. (2011) and “Category 3” in Bardo et al. (2016). We distinguished two variants of the “scissor hold”: the “dorsal scissor hold” and the “palmar scissor hold” as the hand is respectively systematically oriented dorsally and palmary relative to the item, and fingers 2 and 3 are always flexed in the dorsal grip and not in the palmar grip.
- Palm grips (PMG): contact involving the palm, the thumb and one or several part of other fingers and the item, involving the power grasping posture (Napier, 1956; Jones-Engels and Bard, 1996), and also called “palm grips” in Pouydebat et al. (2011) and “Category 4” in Bardo et al. (2016).
- Other grips (OG): contact types which fell outside the above categories, called “other grips” in Jones-Engels and Bard (1996) and “Category 5” in Bardo et al. (2016). In our study, it only involves one grasping posture.
- Manipulative finger movements (MFM): contact types without real grasping (i.e., contact for moving or stabilizing the item and probe for sticking food to the finger) and involving the fingers (including the thumb) only. This category includes the “Manipulative finger movement” in Marzke et al. (2015) and these contacts are called “non-prehensile movements” in Jones and Lederman (2006).

During the same sequence, the passage from one grip to another, without a change of hand, involved in-hand movements but this part of the sequence was not described and quantified in our study.

2.2.3. Grip associations and compound grips

The grip associations included the cases of bimanual manipulation where the grasping posture of each hand was recorded and compiled. In the case of asymmetric coordinated bimanual movements, individuals held or maintained the food or the enrichment with one hand and extracted or picked up the food with the other hand.

We also included the compound grips (e.g., Jones and Fragaszy, 2020; Neufuss et al., 2018) in which several pieces of the same item were held in one hand. Compound grips could be used when the item broke during the course of manipulation.

3. Data analyses

3.1. Dataset evaluation

To assess the extent to which our observations included the whole manipulative repertoire, we plotted two accumulation curves (Colwell et al., 2004) of the number of grip associations and grasping postures used in isolation (i.e., only one grasping posture used during unimanual manipulation) as a function of the number of sequences and as a function of the number of food items.

3.2. Age and sex effects

All the means were calculated with the standard error of the mean (SEM). The distribution of sequences and the number of distinct grip associations and grasping postures used in isolation in the manipulative repertoire were compared between the three age categories and between males and females using a Pearson's Chi-squared test or a Fisher's exact test (if the expected test values were less than 5). The different number of individuals in categories (fewer juveniles and subadults than adults and fewer males than females) could have induced an important bias. So, in every contingency table, we weighted the distribution by the proportion of individuals in the sample: males (N=6/17), females (N=11/17), adults (N=9/17), subadults (N=2/17) or juveniles (N=6/17) according to the test.

Multiple comparisons of the mean number of grip associations and grasping postures used in isolation observed per individual between age categories were performed using the Kruskal-Wallis test and we used the Wilcoxon rank sum test for the comparisons between males and females.

All statistics were computed using the R 3.6.3 statistical environment (R Core Team 2020).

Results

1. Dataset evaluation

The two accumulation curves plateaued (Figure 2), which meant that there was little benefit in carrying out additional sampling to extend our evaluation of the manipulative repertoire (Colwell et al., 2004).

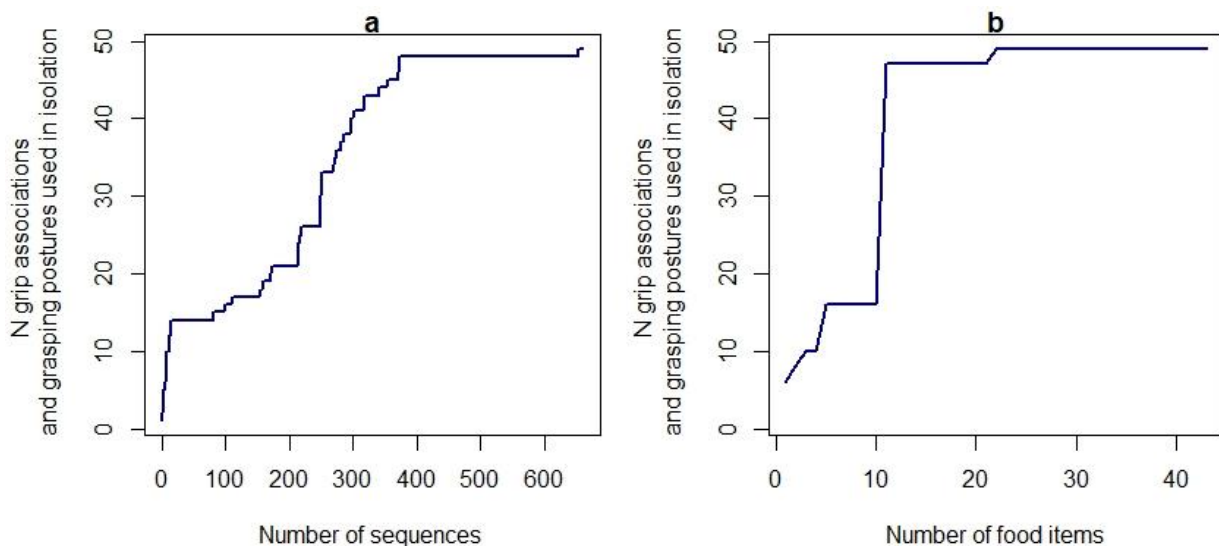


Figure 2. Accumulation curves representing the cumulative number of grip associations and grasping postures used in isolation observed as a function of the number of sequences (a) and number of food items (b). The 17 individuals of the group are represented in this sample (mean \pm SEM=47 \pm 5 sequences per individual; min=19; max=89).

2. Grasping postures

Manual manipulations appeared in 83.5% of all sequences recorded (N=661/792; Table 1), and the remaining 16.5% are for the use of the mouth only (N=131/792; Table 1). Every individual (N=17) was represented in the sequences (mean \pm SEM=47 \pm 5 sequences per individual, including mean \pm SEM=39 \pm 6 sequences with manual manipulation per individual). We found 22 distinct grasping postures (Table 2): the most frequent was the “lateral thumb-index grip” (N=325/792 or 41% of the sequences) and the second most frequent were the power grips (with thumb (N=158/792 or 20% of the sequences) and without thumb (N=49/792 or 6% of the sequences).

Every age category was represented in the sample with N=416/792 (or 53%) sequences involving adults, N=135/792 (or 17%) with subadults and N=241/792 (or 30%) sequences with





juveniles (Table 3). Manual manipulation occurred in 80.0% (N=333/416) of the sequences in adults, 78.5% (N=106/135) in subadults and 92.1% (N=222/241) in juveniles, and the remaining 20.0% for adults, 21.5% for subadults and 7.9% for juveniles were for the use of the mouth only (respectively N=83/416, N=29/135 and N=19/241; Table 3). Both males and females were also represented in the sample with N=530/792 (or 67%) sequences involving females and N=262/792 (or 33%) sequences with males.






We detected a very limited use of the feet, always with an alternating use of the hands, in 1.1% of the sequences (N=9/792), involving only one foot at a time and with only two different postures (Table 4). These foot grips were used for storage only, not to grasp the item or carry it to the mouth and occurred in both adults and juveniles (Tables 3 and 4). There was no significant difference between the two age categories in the sequence distribution involving the feet (Fisher's exact test, $p>0.05$) nor between males and females (Fisher's exact test, $p>0.05$).








Table 1. Distribution and characteristics of the sample of manipulative sequences.

	N sequences	Proportion of the sample (%)	ID
Total	792	100	17
With manual manipulation	661	83.46	17
With unimanual manipulation	615	77.65	17
With bimanual manipulation	115	14.52	12
With pedal manipulation	9	1.14	4
With the mouth <u>only</u>	131	16.54	10
Without tool	711	89.77	17
With tool	81	10.23	6
Complete	769	97.10	17
Incomplete	23	2.90	NA

Table 2. Variability of grasping postures involving the hands: occurrence in isolation or in grip associations (number of sequences) and individuals using them in isolation or in grip associations.

Grip category	Name in the literature	Reference(s)	Name	Description	Occurrence in N sequences (/792)			Used by N individuals (/17)			Illustration
					Total	In isolation	In grip associations	Total	In isolation	In grip associations	
Precision grips (PCG)	Two-jaw chuck pad-to-pad/Two-jaw chuck tip-to-tip/Two-jaw chuck pad-to-pad side	Marzke and Wullstein 1996; Bardo et al. 2017	Palmar thumb-index grip	Item held between the distal phalanges of the thumb and the index finger.	60	59	1	11	11	1	
	Thumb tip/pad to any part of distal phalanx of middle finger	Jones-Engel 1996	Thumb-middle grip	Item held between the distal phalanges of the thumb and the middle finger.	18	18	0	3	3	0	
	Dynamic tripod grip	Wynn-Parry 1966	Dynamic tripod grip	Item held between radial side of third finger and thumb pulp, with index pulp on top of the item.	10	9	9	3	3	3	
Thumb lateral (TL)	Two-jaw chuck tip-to-side/Two-jaw chuck pad-to-side	Marzke and Wullstein 1996; Bardo et al. 2017	Lateral thumb-index grip	Item held between the thumb and side of the pad of the index finger.	375	325	54	17	17	7	

Without thumb (WT)	Scissor held	Marzke et al. 2015	Scissor hold (palmar)	Item held between the index and middle fingers, and grasped with the hand oriented palmar relative to the item. The index and middle fingers can be lightly flexed or not.	72	71	4	15	15	4	
			Scissor hold (dorsal)	Item held between the index and middle fingers, and grasped with the hand oriented dorsally relative to the item. The index and middle fingers are flexed.	10	10	0	5	5	0	
	Fingers hook	Marzke and Wullstein 1996	Fingers hook	Item enclosed by 2 or 3 flexed fingers.	20	15	6	12	11	5	
	Index finger hook		Index finger hook	Item enclosed by the flexed index.	7	4	3	5	3	2	
Palm grips (PMG)	Cup held	Marzke and Wullstein 1996	Cup hold	Item held with the palm of the supinated hand and the lightly flexed joined 4 fingers, except the thumb.	6	4	2	3	2	2	

			Cup hold with thumb	Item held with the palm of the supinated hand and the lightly flexed joined 4 fingers and with a pressure applied by the opposed thumb.	2	2	0	2	2	0	
	Brush grasp	Bardo et al. 2017	Brush grasp	The 5 fingers are gathered along the item with the object end against the palm.	9	9	0	8	8	0	
	Power grip	Bardo et al. 2017	Power grip	Item held in opposition between the palm and flexed fingers, except the thumb.	49	32	18	9	9	2	
			Power grip with thumb	Item held in opposition between the palm and flexed fingers with a pressure applied by the opposed thumb.	158	138	69	16	16	12	
Other grips (OG)	V pocket	Marzke et al. 2015	V pocket	Item held in web between full thumb and index finger, other fingers are flexed but not in contact with the item.	34	28	7	11	10	3	
Manipulative finger movements (MFM)	Finger probe	Marzke and Wullstein 1996	Index finger probe	Item probed by the extended index finger.	38	13	26	8	2	7	
			Thumb probe	Item probed by the extended thumb.	12	2	10	5	1	4	


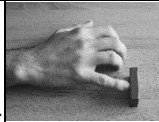
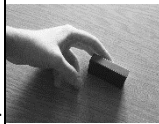



		Middle finger probe	Item probed by the extended middle finger.	3	3	0	1	1	0	
		Fifth finger probe	Item probed by the extended fifth finger.	20	0	20	1	0	1	
		Fingers contact	Item moved by the distal phalanges of 2 or 3 fingers.	12	11	1	7	6	1	
		Index finger contact	Item moved by the distal phalange of the index finger.	43	41	8	8	8	4	
		Middle finger contact	Item moved by the distal phalange of the middle finger.	3	3	0	3	3	0	
Finger tips support	Bardo et al. 2017	Finger tips support	Item maintained by the tips of 4 or 5 fingers, but not held.	34	1	34	2	1	2	

Table 3. Distribution and characteristics of the sample of manipulative sequences in every age category (adults, subadults and juveniles).

Age category	Adults	Subadults	Juveniles
N total sequences (/792)	416	135	241
N sequences with manual manipulation	333	106	222
N sequences with the mouth only	83	29	19
N sequences with pedal manipulation	3	0	6
N sequences with tool use	55	3	23

Table 4. Variability of grasping postures involving the feet: occurrence (number of sequences) and number of individuals using them in the whole sample (total) and in every age category (adults, subadults and juveniles).

Name	Description	Occurrence in N sequences				Used by N individuals			
		Adults (/416)	Subadults (/135)	Juveniles (/241)	Total (/792)	Adults (/9)	Subadults (/2)	Juveniles (/6)	Total (/17)
Power grip with first toe	Item held in opposition between the sole and flexed toes with a pressure applied by the first toe.	3	0	6	9	2	0	2	4
Foot V pocket	Item held in web between full first and second toes, other toes are not in contact with the item.	0	0	1	1	0	0	1	1

3. Grip associations and compound grips

The whole repertoire of the group included 28 distinct grip associations (bimanual manipulation or compound grips) and 21 grasping postures used in isolation (Table 5). One of the grasping postures was never used in isolation (i.e., the “fifth finger probe” is always used in association with “power grips”) and only 28 grip associations out of the 484 possible ones ($N=22^2$) were actually observed. The number of distinct grip associations and grasping postures used in isolation per sequence ranged from 1 to 8 (mean \pm SEM= 1.46 ± 0.04) and each individual used between 3 and 19 distinct grip associations and grasping postures used in isolation (mean \pm SEM= 11 ± 1 or $23.3 \pm 2.4\%$ of the recorded grip associations and grasping postures used in isolation).

The bimanual manipulations represented the large majority of the grip associations while only two cases of compound grips were observed. The first one was the “Palmar scissor hold + Power grip with thumb” that occurred in one sequence involving an adult female during the prehension of an item that broke into two pieces. The second one was the “Power grip with thumb + Lateral thumb-index grip” in one sequence involving a subadult female in the same context (i.e., prehension of one item broken into two pieces).

The manipulative repertoire was significantly larger in adults with 43 grip associations and grasping postures used in isolation compared with 24 in juveniles (Pearson's Chi-squared test, $p < 0.05$). We also detected 21 grip associations and grasping postures used in isolation in the two subadult individuals. But the number of distinct grip associations and grasping postures used in isolation observed per individual was not significantly different between the three age categories (mean_{adults} \pm SEM= 13 ± 1 ; mean_{subadults} \pm SEM= 14 ± 6 ; mean_{juveniles} \pm SEM= 9 ± 2 ;) (Kruskal-Wallis test: $\chi^2=2.8006$, $df=2$, $p > 0.05$). The most frequent grip associations or grasping postures used in isolation were the same in the three age categories: “lateral thumb-index grip” ($N=145/416$ or 35% of the sequences in adults, $N=58/135$ or 43% of the sequences in subadults and $N=122/241$ or 51% of the sequences in juveniles; Table 5) and “power grip with thumb” ($N=62/416$ or 16% of the sequences in adults, $N=25/135$ or 19% of the sequences in subadults and $N=48/241$ or 20% of the sequences in juveniles; Table 5). The major differences between adults and juveniles was the use of the fifth finger for probing in adults and the middle finger in juveniles. Unlike the adults, the juveniles did not use the “cup hold” grip and the “lateral thumb index” in grip associations. Furthermore, juvenile individuals only

used the “palmar scissor hold” grip and never used the other variant (i.e., “dorsal scissor hold” grip). They also did not use the “finger tips support” to maintain the food item.

The number of distinct grip associations and grasping postures used in isolation per individual was not significantly different between males (N=6/17 individuals; mean \pm SEM=12 \pm 1) and females (N=11/17 individuals; mean \pm SEM=11 \pm 2) (Wilcoxon test, W=31, $p>0.05$). The manipulative repertoire was slightly larger in females with 42 grip associations and grasping postures used in isolation compared with 35 in males but this difference was not significant when weighted by the number of individuals (Fisher's Exact Test, $p>0.05$).

4. Tool use

Branches were used as tools to reach food in about 10% of the sequences (N=81/792; Table 1). Sequences with tool use included 27 grip associations and grasping postures used in isolation (i.e., 55.1% of the whole repertoire) of which 8 (i.e., 16.5% of the repertoire) are not found in sequences without tools (Table 5).

We observed tool use in the three age categories (4/9 individuals in adults, 1/2 in subadults and 1/6 in juveniles) and there was no significant difference in frequencies between these categories (Fisher's exact test, $p>0.05$) (Table 3).

The use of tools occurred significantly more frequently in female (N=77/530 or 15% of the sequences in 11 individuals) than in males (N=4/262 or 2% of the sequences in 6 individuals) (Pearson's chi-squared test, $p<0.05$).

Table 5. Variability of grip associations (in bimanual manipulation or compound grips) and grasping postures used in isolation: occurrence (number of sequences) with and without tool and number of individuals using them in the whole sample (total) and in every age category (adults, subadults and juveniles).

Grip associations and grasping postures in isolation	Occurrence in N sequences				N sequences with tool (/81)	N sequences without tool (/580)	Used by N individuals			
	Adults (/333)	Subadults (/106)	Juveniles (/222)	Total (/631)			Adults (/9)	Subadults (/2)	Juveniles (/6)	Total (/17)
Brush grasp	5		4	9	1	8	5		3	8
Cup hold	1		3	4		4	1		1	2
Cup hold + Power grip with thumb	2			2		2	2			2
Cup hold with thumb	2			2		2	2			2
Dorsal scissor hold	8	2		10	1	9	4	1		5
Dynamic tripod grip	1	7	1	9	1	8	1	1	1	3
Dynamic tripod grip + Dynamic tripod grip	1			1	1		1			1
Dynamic tripod grip + V pocket			1	1		1			1	1
Fifth finger probe + Power grip	17			17		17	1			1
Fifth finger probe + Power grip with thumb	20			20		20	1			1

Finger tips support	1			1	1		1			1
Finger tips support + Lateral thumb-index grip	33			33	33		1			1
Finger tips support + Power grip with thumb	1			1		1	1			1
Finger tips support + V pocket	1			1	1		1			1
Fingers contact	6	2	3	11	2	9	2	1	3	6
Fingers contact + Index finger contact	1			1		1	1			1
Fingers hook	8	1	6	15	2	13	7	1	3	11
Fingers hook + Palmar thumb-index grip	1			1	1		1			1
Fingers hook + Power grip with thumb	2		3	5	1	4	2		2	4
Index finger contact	31	6	4	41	1	40	6	1	1	8
Index finger contact + Index finger contact	6	1		7		7	3	1		4
Index finger hook	3	1		4		4	2	1		3
Index finger hook + Index finger probe			2	2		2			1	1
Index finger hook + Power grip with thumb	1		2	3		3	1		1	2

Index finger probe	1		12	13		13	1		1	2
Index finger probe + Dynamic tripod grip	1	3		4	1	3	1	1		2
Index finger probe + Lateral thumb-index grip	1			1		1	1			1
Index finger probe + Power grip with thumb		14	4	18	1	17		2	2	4
Index finger probe + V pocket	2			2	2		1			1
Lateral thumb-index grip	145	58	122	325	9	316	9	2	6	17
Lateral thumb-index grip + Lateral thumb-index grip	2			2	1	1	2			2
Lateral thumb-index grip + Thumb probe	1			1		1	1			1
Middle finger contact	3			3	1	2	3			3
Middle finger probe			3	3		3			1	1
Palmar scissor hold	48	9	14	71		71	9	2	4	15
Palmar scissor hold + Power grip with thumb	4			4		4	4			4
Palmar thumb-index grip	42	1	16	59	2	57	6	1	4	11
Power grip	6	1	25	32	20	12	4	1	4	10

Power grip + Power grip with thumb	1			1	1		1			1
Power grip with thumb	62	25	48	135	15	120	8	2	1	16
Power grip with thumb + Dynamic tripod grip	2			2	2		1			1
Power grip with thumb + Lateral thumb-index grip	15	4	1	20	16	4	4	2	1	6
Power grip with thumb + Power grip with thumb	4	1		5	3	2	2	1		3
Power grip with thumb + Thumb probe	2	3	1	6		6	1	1	1	3
Power grip with thumb + V pocket	1	1	2	4	1	3	1	1	1	3
Thumb probe			2	2		2			1	1
Thumb probe + Dynamic tripod grip		3	1	4		4		1	1	2
Thumb-middle grip	14	4		18		18	2	1		3
V pocket	11	5	12	28	8	20	5	2	3	10

Discussion

Despite the long-recognized importance of hand functionality in hominid evolution (Almécija et al., 2015; Harrison and Rein, 2016; Kivell, 2015; Pouydebat et al., 2008), little is known about the manipulative repertoire of bonobos, either in natural conditions or in zoos. Our study provides the first description of the manipulative repertoire spontaneously used by zoo-housed bonobos in a feeding context and is the first to include diverse foods and physical environments. Our analyses show a large manipulative repertoire, including precision and power grips. This study also shows the enrichment of this manipulative repertoire from juveniles to adult individuals. The following discussion details the implications of our findings with regard to the evolution of manual abilities in hominids.

1. A large manipulative repertoire and preferred grasping postures

The aim of our study was to provide a first description of the spontaneous repertoire used by bonobos in a feeding context, under zoo conditions. Our hypothesis was that bonobos could use a much wider range of manipulative behaviors than those described previously in a tool-use context because of a greater variety of consumed food and environments than in experimental settings. We also expected to observe a similar variety of manual postures to that documented in chimpanzees given their similar hand anatomy. Our results confirm these predictions with a wide variety of grip categories, from precision to power grips. This species has proportionally longer fingers and shorter thumb than humans, and lacks a true flexor pollicis longus muscle (FPL) (Marzke and Wullstein, 1996; Susman, 1998; van Leeuwen et al., 2018), all of which constrain the use of powerful opposition of the thumb to the other digits in comparison to human hands. The use of precision grips, close to those used by humans, confirms the results of previous studies in bonobos for both tool use (Bardo et al., 2016) and for grasping small items (Christel, 1993; Christel et al., 1998). Our study supports the general capacities of great apes to manipulate items with a great variety of grasping postures since we have identified 22 distinct grasping postures used in 49 grip associations and grasping postures used in isolation. All the grasping postures of the repertoire were already described in the literature on apes and humans (Bardo et al., 2016, 2017; Jones-Engel and Bard, 1996; Marzke et al., 2015; Marzke and Wullstein, 1996; Napier, 1956; Parry, 1966; Pouydebat et al., 2011) but these new data enrich our knowledge on grasping postures and grip associations variety in bonobos.

In our study a focus has been made on the compound grips as there is a lack of their description in bonobos and more broadly, few studies have taken them into account in non-human primates (e.g., "digit role differentiation" and "compound grips" in gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) in respectively Byrne et al., 2001 and Neufuss et al., 2018; "unimanual multitasking" in chimpanzees in Corp and Byrne, 2002; "compound grips" in macaques (*Macaca mulatta*) in Macfarlane and Graziano, 2009 and in capuchins in Jones and Fragaszy, 2020) (and see the review of Fragaszy and Crast (2016)). Only two cases were recorded in our study because of our consideration of one item in a time according to our definition of a manipulative sequence. These two cases correspond to one item broken into two pieces but we suspect that the study of storage behavior, especially in a competitive environment like in zoo, including the manipulation of several items at the same time, would have led to many more observations of compound grips. As described in the literature (and named "the one-handed storage grip" in Macfarlane and Graziano, 2009), the two compound grips were an association between a power grip ("power grip with thumb") used to store the first piece against the palm and a more precise grip (respectively "lateral thumb index grip" and "palmar scissor hold") involving two digits. These compound grips involve a high level of coordination with independent digit movements. So, despite the low frequency of these behaviors in our study, our results confirm this ability in bonobos, as previously shown in chimpanzees. Furthermore, although present, the in-hand movements have not been considered in this study. But, the passage from one grip to another, without a change of hand, are "transfer movements" (Fragaszy and Crast ,2016). These would be interesting to describe in the manipulative behavior as a dynamic process in further studies (Bardo et al., 2016).

The existence of preferred grasping postures in bonobos is consistent with previous results in human and other great apes (e.g., Christel, 1993; Pouydebat et al., 2011; Bardo et al., 2016). In our study, the most frequent grasping posture is the "lateral thumb index grip", as also reported in the literature, whether it involves tools (Bardo et al., 2016) or to grasp small objects (Christel et al., 1998). The second preferred grasping postures used by the bonobos were the power grips involving the thumb and without the thumb. This strong preference for powerful postures has been described in stone hammer tasks in sanctuary (Neufuss et al., 2017) but these postures were not as frequent in previous studies focusing on tool use (Bardo et al., 2016) or small object manipulation (Christel et al., 1998). Thus, this is the first report showing a high prevalence of the powerful postures used by bonobos coping

with a wide range of food items (in size, shape and hardness) not exclusively in a tool use context. This result is also consistent with the manipulation of large objects in chimpanzees, in which the preferred grasping postures are the “power grips” (Pouydebat et al., 2011). Our results highlight the importance of considering the size and shape of manipulated objects in studies addressing manipulation of food/objects/tools, in non-human primates as well as humans, to better understand the evolution of these behaviors (e.g., Key et al., 2018; Pouydebat et al., 2009).

Despite their marked differences in whether or not to use tools in natural conditions (but see Hohmann and Fruth, 2003), chimpanzees and bonobos are very similar not only in their hand morphology (Diogo et al., 2017; Druelle et al., 2018; van Leeuwen et al., 2018), but also in their manipulative abilities. However, some differences appear when comparing our findings to the literature on apes, specifically the preference for the “palmar thumb index” grip in human and chimpanzees with small object manipulation (including both “tip-to-tip” and “pad-to-pad” grips) (Christel, 1993; Pouydebat et al., 2011). Nevertheless, our findings confirm the ability of bonobos to execute this grip. Our observations suggest that bonobos are not markedly different from chimpanzees in terms of morphological constraints associated with food manipulation. This supports the hypothesis that the functional mechanisms underlying flexible manipulation are shared by both species and would have already been present in their common ancestor.

2. Sex and age influence on the manipulative repertoire

Based on the literature in chimpanzees, our predictions were a more limited manipulative repertoire in juveniles and no significant differences between sexes. These are confirmed by our results showing that juveniles used less diverse grip associations and grasping postures used in isolation than adults, and that males and females used the same diversity of grip associations and grasping postures used in isolation.

While sharing the same preference for the “lateral thumb index grip” in adults and juveniles, juvenile individuals also used the precision grips as the “palmar thumb-index grip” and the “dynamic tripod grip”, showing the same ability as the adults to use precision in their manipulative behavior. These results are consistent with the previous studies in young chimpanzees where they used the two categories (i.e., precise and unprecise grips) but more often “the unprecise grip category” (Pouydebat et al., 2011) including the use of the lateral

side of the index finger. But the third precision grip of our study, the “middle-thumb grip”, has not been observed in juveniles. This result suggests that this grip could be an additional manipulative strategy developed by individuals later in ontogeny. A study focusing on mother-juvenile pairs would be useful to evaluate the resemblance between mother and juvenile manipulative repertoire and to better understand the developmental processes of the manipulative behaviors in bonobos, especially the influence of individual and social learning (Hayashi et al., 2006). Indeed, young chimpanzees are particularly observant of their mother’s behavior while they use tools (Biro et al., 2003; Lonsdorf, 2005).

Besides sex and age, additional individual parameters also could be important in the range of the manipulative repertoire and the preference for grasping postures, as suggested by the inter-individual differences found in previous manipulative studies in zoo and sanctuary bonobos (Bardo et al., 2016; Neufuss et al., 2017) and chimpanzees (Pouydebat et al., 2011). Social status could be particularly important (Garber et al., 2009) in bonobos since dominant females are less impacted by intra-group feeding competition and can spend more time manipulating food compared to males. So, it is needed, especially in complex social structures such as bonobo communities, to incorporate not only the ecological context but also the individual and social parameters in a further study.

3. Tool-use

Our prediction about tool-use was that this context offers only a partial description of the full manipulative repertoire. Based on previous studies about tool-use in bonobos (Boose et al., 2013; Gruber et al., 2010), our second hypothesis was a more frequent use of tools in females. First, we observed a spontaneous use of tools (i.e., branches) to enhance the access to food, confirming the morphological and cognitive abilities of this species to use tools, as shown previously in zoo and semi-free ranging conditions (Bardo et al., 2015, 2016; Boose et al., 2013; Takeshita and Walraven, 1996; Visalberghi et al., 1995). During tool-use, bonobos used only the half of the whole manipulative repertoire described in this study. Eight grip associations and grasping postures used in isolation of the repertoire were specific to this context of tool-use and never observed in sequences without tool. This result confirms our hypothesis that the description of the manipulative repertoire in a tool-use context is not representative of the full manipulative abilities but it also highlights the need not to exclude it to avoid missing grasping postures. Nevertheless, some grips observed in previous studies

on tool use in bonobos (e.g., Bardo et al., 2016; Neufuss et al., 2017) were not observed. This may be due to the differences in the size and shape of the tools (e.g., stone hammer in Neufuss et al., 2017) or in the tasks (labyrinths in Bardo et al., 2016). The difference between males and females in the frequency of using tools, observed in our study is consistent with the results of previous studies. Females used tools significantly more frequently than males although this result needs to be confirmed with a larger number of individuals of both sexes. In the previous studies, female bonobos were quicker to learn, attempt and be successful at using tools (Boose et al., 2013) and used tools in a larger range of contexts than males (Gruber et al., 2010). These results are similar to those described in chimpanzees (e.g., Lonsdorf, 2005; McGrew, 1979) suggesting that this sex-biased behavior was already present in the Pan common ancestor, around 1 million years ago (Won and Hey, 2005). From an evolutionary perspective, the socio-ecological models suggest that the “key strategy” for females is the feeding strategy in contrast to males who are more limited by their access to reproduction (Wrangham, 1980). Thus, this greater tool-use propensity in females could have evolved to enhance the access to their limiting factor: feeding resources (Gruber et al., 2010).

Finally, in an evolutionary context, research on tool use behavior of nonhuman primates has contributed to development of theories of evolution of human language, brain and tool-using (Greenfield, 1991; Parker and Gibson, 1979; Washburn, 1960) but all kind of manipulative skills are instructive. An extensive knowledge about manipulation in different ecological contexts is needed to improve our understanding of evolution of foraging behaviors and ecological strategies.

Conclusion

Manipulating food is part of the foraging strategies. In this context, knowing the differences and/or similitudes between humans and our closest living relatives, especially chimpanzees and bonobos, is of critical importance for our understanding of the evolutionary origins of hominid patterns of foraging strategies. In our study, we revealed a range of manipulative abilities in bonobos similar to that previously described in chimpanzees, from precision to power grips. The comparison of our results with data on free-ranging bonobos in further studies is now essential to have an insight into the flexibility of manipulative behaviors in bonobo. More broadly, the investigation of manipulative behavior as a more complete

dynamic process and including a consideration of the socio-ecological context is needed to go further into our understanding of the mechanisms underlying bonobos manipulative strategies.

Acknowledgements

We thank the “Vallée des Singes” (France), the general director Y. Decker for his hospitality, for allowing us to implement our protocols in his park. We also thank the animal keepers of the bonobos, C. Michelet, F. Alexieff, and M. Lebrun. We also thank the “Action Transversale du Muséum National d’Histoire Naturelle” (ATM2020-MNHN) for their funding as part of the MALBO project. C. Gérard thanks the doctoral school “Sciences de la Nature et de l’Homme : écologie et évolution” for the PhD funding. Finally, we thank T.L. Kivell, one anonymous reviewer and the associate editor M. Huffman for their useful comments and corrections.

Author Contribution: Conceived and designed the experiments: CG, VN, BS, AB, EP. Performed the experiments: CG. Analyzed the data: CG. Wrote the manuscript: CG, AB, VN, BS.

The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon reasonable request. All authors have no conflict of interest (any potential sources of conflict of interest that could inappropriately influence their work and objectivity) to declare.

References:

- Almécija, S., Moyà-Solà, S., & Alba, D. M. (2010). Early origin for human-like precision grasping: A comparative study of pollical distal phalanges in fossil hominins. *PLoS ONE*, 5(7), e11727. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011727>
- Almécija, S., Smaers, J. B., & Jungers, W. L. (2015). The evolution of human and ape hand proportions. *Nature Communications*, 6(1), 7717. <https://doi.org/10.1038/ncomms8717>
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, 49(3/4), 227–267. <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>
- Bardo, A., Borel, A., Meunier, H., Guéry, J.-P., & Pouydebat, E. (2016). Behavioral and functional strategies during tool use tasks in bonobos. *American Journal of Physical Anthropology*, 161(1), 125–140. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23015>
- Bardo, A., Cornette, R., Borel, A., & Pouydebat, E. (2017). Manual function and performance in humans, gorillas, and orangutans during the same tool use task. *American Journal of Physical Anthropology*, 164(4), 821–836. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23323>

- Bardo, A., Pouydebat, E., & Meunier, H. (2015). Do bimanual coordination, tool use, and body posture contribute equally to hand preferences in bonobos? *Journal of Human Evolution*, 82, 159–169. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.02.015>
- Bardo, A., Vigouroux, L., Kivell, T. L., & Pouydebat, E. (2018). The impact of hand proportions on tool grip abilities in humans, great apes and fossil hominins: A biomechanical analysis using musculoskeletal simulation. *Journal of Human Evolution*, 125, 106–121. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.10.001>
- Beck, B. B. (1980). *Animal tool behavior*. Garland STPM Pub.
- Bentley-Condit, V. & Smith. (2010). Animal tool use: Current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour*, 147(2), 185–32A. <https://doi.org/10.1163/000579509X12512865686555>
- Biro, D., Inoue-Nakamura, N., Tonooka, R., Yamakoshi, G., Sousa, C., & Matsuzawa, T. (2003). Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: Evidence from field experiments. *Animal Cognition*, 6(4), 213–223. <https://doi.org/10.1007/s10071-003-0183-x>
- Boesch, C., & Boesch, H. (1983). Optimisation of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees. *Behaviour*, 83(3–4), 265–286. <https://doi.org/10.1163/156853983X00192>
- Boesch, C., & Boesch, H. (1990). Tool use and tool making in wild chimpanzees. *Folia Primatologica*, 54(1–2), 86–99. <https://doi.org/10.1159/000156428>
- Boose, K. J., White, F. J., & Meinelt, A. (2013). Sex differences in tool use acquisition in bonobos (*Pan paniscus*): Bonobo sex differences in tool use. *American Journal of Primatology*, 75(9), 917–926. <https://doi.org/10.1002/ajp.22155>
- Breuer, T., Ndoundou-Hockemba, M., & Fishlock, V. (2005). First observation of tool use in wild gorillas. *PLoS Biology*, 3(11), e380. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030380>
- Butterworth, G., & Itakura, S. (1998). Development of precision grips in chimpanzees. *Developmental Science*, 1(1), 39–43. <https://doi.org/10.1111/1467-7687.00010>
- Byrne, G., & Suomi, S. J. (1996). Individual differences in object manipulation in a colony of tufted capuchins. *Journal of Human Evolution*, 31(3), 259–267. <https://doi.org/10.1006/jhev.1996.0060>
- Byrne, R. W., Corp, N., & Byrne, J. M. (2001). Manual dexterity in the gorilla: Bimanual and digit role differentiation in a natural task. *Animal Cognition*, 4(3–4), 347–361. <https://doi.org/10.1007/s100710100083>
- Christel, M. (1993). Grasping techniques and hand preferences in Hominoidea. In H. Preuschoft & D. J. Chivers (Eds.), *Hands of Primates* (pp. 91–108). Springer Vienna. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6914-8_7
- Christel, M., Kitzel, S., & Niemitz, C. (1998). How precisely do bonobos (*Pan paniscus*) grasp small objects? 30. <https://doi.org/10.1023/A:1020319313219>
- Colwell, R. K., Mao, C. X., & Chang, J. (2004). Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85(10), 2717–2727. <https://doi.org/10.1890/03-0557>

- Corp, N., & Byrne, R. W. (2002). The ontogeny of manual skill in wild chimpanzees: Evidence from feeding on the fruit of *Saba florida*. *Behaviour*, 137–168.
- Crast, J., Fragaszy, D., Hayashi, M., & Matsuzawa, T. (2009). Dynamic in-hand movements in adult and young juvenile chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology*, 138(3), 274–285. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20925>
- Diogo, R., Molnar, J. L., & Wood, B. (2017). Bonobo anatomy reveals stasis and mosaicism in chimpanzee evolution, and supports bonobos as the most appropriate extant model for the common ancestor of chimpanzees and humans. *Scientific Reports*, 7(1), 608. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00548-3>
- Druelle, F., Schoonaert, K., Aerts, P., Nauwelaerts, S., Stevens, J. M. G., & D’Août, K. (2018). Segmental morphometrics of bonobos (*Pan paniscus*): Are they really different from chimpanzees (*Pan troglodytes*)? *Journal of Anatomy*, 233(6), 843–853. <https://doi.org/10.1111/joa.12894>
- Feix, T., Kivell, T. L., Pouydebat, E., & Dollar, A. M. (2015). Estimating thumb–index finger precision grip and manipulation potential in extant and fossil primates. *Journal of The Royal Society Interface*, 12(106), 20150176. <https://doi.org/10.1098/rsif.2015.0176>
- Fox, E. A., Sitompul, A. F., & van Schaik, C. P. (1999). Intelligent tool use in wild Sumatran orangutans. In S. T. Parker, R. W. Mitchell, & H. L. Miles (Eds.), *The Mentalities of Gorillas and Orangutans* (1st ed., pp. 99–116). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542305.005>
- Fragaszy, D. M., & Crast, J. (2016). Functions of the hand in primates. In *The evolution of the primate hand* (pp. 313–344). Springer.
- Furuichi, T., Sanz, C., Koops, K., Sakamaki, T., Ryu, H., Tokuyama, N., & Morgan, D. (2015). Why do wild bonobos not use tools like chimpanzees do? *Behaviour*, 152(3–4), 425–460. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003226>
- Garber, P. A., Bicca-Marques, J. C., & Azevedo-Lopes, M. A. de O. (2009). Primate cognition: Integrating social and ecological information in decision-making. In P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann, & K. B. Strier (Eds.), *South American Primates* (pp. 365–385). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-3_14
- Goodall, J. (1964). Tool-using and aimed throwing in a community of free-living chimpanzees. *Nature*, 201(4926), 1264–1266. <https://doi.org/10.1038/2011264a0>
- Greenfield, P. M. (1991). Language, tools and brain: The ontogeny and phylogeny of hierarchically organized sequential behavior. *Behavioral and Brain Sciences*, 14(4), 531–551. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00071235>
- Gruber, T., Clay, Z., & Zuberbühler, K. (2010). A comparison of bonobo and chimpanzee tool use: Evidence for a female bias in the *Pan* lineage. *Animal Behaviour*, 80(6), 1023–1033. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.09.005>
- Grueter, C. C., Robbins, M. M., Ndagijimana, F., & Stoinski, T. S. (2013). Possible tool use in a mountain gorilla. *Behavioural Processes*, 100, 160–162. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.09.006>

- Harrison, T., & Rein, T. R. (2016). The hands of fossil non-hominoid anthropoids. *The Evolution of the Primate Hand*, 455–483.
- Hayashi, M., Takeshita, H., & Matsuzawa, T. (2006). Cognitive development in apes and humans assessed by object manipulation. In *Cognitive development in chimpanzees* (pp. 395–410). Springer.
- Hohmann, G., & Fruth, B. (2003). Culture in Bonobos? Between-Species and Within-Species Variation in Behavior. *Current Anthropology*, 44(4), 563–571. <https://doi.org/10.1086/377649>
- Hopkins, W. D. (1995). Hand preferences for a coordinated bimanual task in 110 chimpanzees (*Pan troglodytes*): Cross-sectional analysis. *Journal of Comparative Psychology*, 109(3), 291–297. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.109.3.291>
- Ingmanson, E. J. (1996). Tool-using behavior in wild *Pan paniscus*: Social and ecological considerations. In A. E. Russon, K. A. Bard, & S. T. Parker (Eds.), *Reaching into thought: The minds of the great apes* (pp. 190–210). Cambridge University Press.
- Inoue-Nakamura, N., & Matsuzawa, T. (1997). Development of stone tool use by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 111(2), 159–173. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.111.2.159>
- Jones, C. E., & Fragaszy, D. M. (2020). Compound grips in tufted capuchin monkeys (*Sapajus* spp and *Sapajus libidinosus*). *American Journal of Primatology*, 82(6). <https://doi.org/10.1002/ajp.23133>
- Jones, L. A., & Lederman, S. J. (2006). *Human hand function*. Oxford university press.
- Jones-Engel, L. E., & Bard, K. A. (1996). Precision Grips in Young Chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 39(1), 15.
- Kano, T. (1982). The use of leafy twigs for rain cover by the pygmy chimpanzees of Wamba. *Primates*, 23(3), 453–457. <https://doi.org/10.1007/BF02381327>
- Key, A., Merritt, S. R., & Kivell, T. L. (2018). Hand grip diversity and frequency during the use of Lower Palaeolithic stone cutting-tools. *Journal of Human Evolution*, 125, 137–158. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.08.006>
- Kinani, J.-F., & Zimmerman, D. (2015). Tool use for food acquisition in a wild mountain gorilla (*Gorilla beringei beringei*): Tool Use in a Mountain Gorilla. *American Journal of Primatology*, 77(3), 353–357. <https://doi.org/10.1002/ajp.22351>
- Kivell, T. L. (2015). Evidence in hand: Recent discoveries and the early evolution of human manual manipulation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1682), 20150105. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0105>
- Kivell, T. L., Kibii, J. M., Churchill, S. E., Schmid, P., & Berger, L. R. (2011). *Australopithecus sediba* hand demonstrates mosaic evolution of locomotor and manipulative abilities. *Science*, 333(6048), 1411–1417. <https://doi.org/10.1126/science.1202625>
- Lonsdorf, E. V. (2005). Sex differences in the development of termite-fishing skills in the wild chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*, of Gombe National Park, Tanzania. *Animal Behaviour*, 70(3), 673–683.

- Macfarlane, N. B. W., & Graziano, M. S. A. (2009). Diversity of grip in *Macaca mulatta*. *Exp Brain Res*, 14. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1909-z>
- Makofske, B. (2011). Manual Dexterity. In J. S. Kreutzer, J. DeLuca, & B. Caplan (Eds.), *Encyclopedia of Clinical Neuropsychology* (pp. 1522–1523). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-79948-3_1460
- Marzke, M. W. (1997). Precision grips, hand morphology, and tools. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 102(1), 91–110. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199701\)102:1<91::AID-AJPA8>3.0.CO;2-G](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199701)102:1<91::AID-AJPA8>3.0.CO;2-G)
- Marzke, M. W. (2013). Tool making, hand morphology and fossil hominins. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1630), 20120414. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0414>
- Marzke, M. W., Marchant, L. F., McGrew, W. C., & Reece, S. P. (2015). Grips and hand movements of chimpanzees during feeding in Mahale Mountains National Park, Tanzania: Chimpanzee Feeding Grips and Hand use in Mahale. *American Journal of Physical Anthropology*, 156(3), 317–326. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22651>
- Marzke, M. W., & Wullstein, K. L. (1996). Chimpanzee and human grips: A new classification with a focus on evolutionary morphology. *International Journal of Primatology*, 17(1), 117–139. <https://doi.org/10.1007/BF02696162>
- Marzke, M. W., Wullstein, K. L., & Viegas, S. F. (1992). Evolution of the power (“squeeze”) grip and its morphological correlates in hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 89(3), 283–298. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330890303>
- Matsuzawa, T. (2011). Education by master-apprenticeship. In *The Chimpanzees of Bossou and Nimba* (pp. 201–208). Springer.
- McGrew, W. (1979). Evolutionary implications of sex differences in chimpanzee predation and tool use. *The Great Apes*.
- McGrew, W. C. (2010). Chimpanzee Technology. *Science*, 328(5978), 579–580. <https://doi.org/10.1126/science.1187921>
- Meulman, E. J. M., & van Schaik, C. P. (2013). Orangutan tool use and the evolution of technology. In C. Sanz, J. Call, & C. Boesch (Eds.), *Tool Use in Animals* (pp. 176–202). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511894800.012>
- Moore, R. (2013). Social learning and teaching in chimpanzees. *Biology & Philosophy*, 28(6), 879–901.
- Napier, J. R. (1956). The prehensile movements of the human hand. *The Journal of Bone and Joint Surgery. British Volume*, 38(4), 902–913. <https://doi.org/10.1302/0301-620X.38B4.902>
- Napier, J. R. (1960). Studies of the hands of living primates. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 134(4), 647–657. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1960.tb05606.x>
- Neufuss, J., Humle, T., Cremaschi, A., & Kivell, T. L. (2017). Nut-cracking behaviour in wild-born, rehabilitated bonobos (*Pan paniscus*): A comprehensive study of hand-preference,

- hand grips and efficiency. *American Journal of Primatology*, 79(2), e22589. <https://doi.org/10.1002/ajp.22589>
- Neufuss, J., Robbins, M. M., Baeumer, J., Humle, T., & Kivell, T. L. (2018). Manual skills for food processing by mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*) in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *Biological Journal of the Linnean Society*, 127(3), 543–562. <https://doi.org/10.1093/biolinlean/bly071>
- Nishida, T., Kano, T., Goodall, J., McGrew, W. C., & Nakamura, M. (1999). Ethogram and ethnography of Mahale chimpanzees. *Anthropological Science*, 107(2), 141–188. <https://doi.org/10.1537/ase.107.141>
- Osuna-Mascaró, A. J., Ortiz, C., Stolz, C., Musgrave, S., Sanz, C. M., Morgan, D. B., & Fragaszy, D. M. (2020). Dexterity and technique in termite fishing by chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) in the Goualougo Triangle, Republic of Congo. *American Journal of Primatology*, 83(1), e23215. <https://doi.org/10.1002/ajp.23215>
- Pal, A., Kumara, H. N., Mishra, P. S., Velankar, A. D., & Singh, M. (2018). Extractive foraging and tool-aided behaviors in the wild Nicobar long-tailed macaque (*Macaca fascicularis umbrosus*). *Primates*, 59(2), 173–183. <https://doi.org/10.1007/s10329-017-0635-6>
- Parker, S. T., & Gibson, K. R. (1979). A developmental model for the evolution of language and intelligence in early hominids. *Behavioral and Brain Sciences*, 2(3), 367–381. <https://doi.org/10.1017/S0140525X0006307X>
- Parry, C. W. (1966). *Rehabilitation of the Hand*. Butterworth.
- Pouydebat, E., Gorce, P., Coppens, Y., & Bels, V. (2009). Biomechanical study of grasping according to the volume of the object: Human versus non-human primates. *Journal of Biomechanics*, 42(3), 266–272. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2008.10.026>
- Pouydebat, E., Laurin, M., Gorce, P., & Bels, V. (2008). Evolution of grasping among anthropoids. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(6), 1732–1743. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01582.x>
- Pouydebat, E., Reghem, E., Borel, A., & Gorce, P. (2011). Diversity of grip in adults and young humans and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behavioural Brain Research*, 218(1), 21–28. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.11.021>
- Pruetz, J. D., & Bertolani, P. (2007). Savanna Chimpanzees, *Pan troglodytes* versus, Hunt with Tools. *Current Biology*, 17(5), 412–417. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.042>
- Richmond, B. G., Roach, N. T., & Ostrofsky, K. R. (2016). Evolution of the early hominin hand. In *The evolution of the primate hand* (pp. 515–543). Springer.
- Samuni, L., Lemieux, D., Lamb, A., Galdino, D., & Surbeck, M. (2021). Tool use behavior in three wild bonobo communities at Kokolopori. *American Journal of Primatology*, e23342.
- Sanz, C. M., & Morgan, D. B. (2013). Ecological and social correlates of chimpanzee tool use. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1630), 20120416. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0416>
- Susman, R. L. (1998). Hand function and tool behavior in early hominids. *Journal of Human Evolution*, 35(1), 23–46. <https://doi.org/10.1006/jhev.1998.0220>

- Takeshita, H., & Walraven, V. (1996). A comparative study of the variety and complexity of object manipulation in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*) and bonobos (*Pan paniscus*). *Primates*, 37(4), 423–441. <https://doi.org/10.1007/BF02381377>
- Tocheri, M. W., Orr, C. M., Jacofsky, M. C., & Marzke, M. W. (2008). The evolutionary history of the hominin hand since the last common ancestor of *Pan* and *Homo*. *Journal of Anatomy*, 212(4), 544–562. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2008.00865.x>
- Tonooka, R., & Matsuzawa, T. (1995). Hand preferences of captive chimpanzees (*Pan troglodytes*) in simple reaching for food. *International Journal of Primatology*, 16(1), 17–35. <https://doi.org/10.1007/BF02700151>
- Toth, N., Schick, K. D., Savage-Rumbaugh, E. S., Sevcik, R. A., & Rumbaugh, D. M. (1993). *Pan* the tool-maker: Investigations into the stone tool-making and tool-using capabilities of a bonobo (*Pan paniscus*). *Journal of Archaeological Science*, 20(1), 81–91. <https://doi.org/10.1006/jasc.1993.1006>
- Truppa, V., Carducci, P., & Sabbatini, G. (2019). Object grasping and manipulation in capuchin monkeys (genera *Cebus* and *Sapajus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 127(3), 563–582. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly131>
- van Leeuwen, T., Vanhoof, M. J. M., Kerkhof, F. D., Stevens, J. M. G., & Vereecke, E. E. (2018). Insights into the musculature of the bonobo hand. *Journal of Anatomy*, 233(3), 328–340. <https://doi.org/10.1111/joa.12841>
- van Schaik, C. P., Fox, E. A., & Sitompul, A. F. (1996). Manufacture and use of tools in wild sumatran orangutans: Implications for human evolution. *Naturwissenschaften*, 83(4), 186–188. <https://doi.org/10.1007/s001140050271>
- Videolan. (2020). VLC media player-3.0.8 Vetinari. <https://www.videolan.org/vlc/releases/3.0.8.html>
- Visalberghi, E., Fragaszy, D. M., & Savage-Rumbaugh, S. (1995). Performance in a tool-using task by common chimpanzees (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*), an orangutan (*Pongo pygmaeus*), and capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(1), 52–60. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.109.1.52>
- Washburn, S. L. (1960). Tools and human evolution. *Scientific American*, 203(3), 62–75.
- Wittiger, L., & Sunderland-Groves, J. L. (2007). Tool use during display behavior in wild cross river gorillas. *American Journal of Primatology*, 69(11), 1307–1311. <https://doi.org/10.1002/ajp.20436>
- Won, Y.-J., & Hey, J. (2005). Divergence population genetics of chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution*, 22(2), 297–307. <https://doi.org/10.1093/molbev/msi017>
- Wood, B., Henry, A., Baker, J., & others. (2011). *Wiley-Blackwell Encyclopedia of Human Evolution*. Wiley-Blackwell Encyclopedia of Human Evolution, Wiley-Blackwell, Chichester, West Sussex, UK, Pp. 852pp.
- Wrangham, R. W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 262–300.

Dans le troisième chapitre nous avons décrit et analysé le répertoire de manipulation spontanée d'un groupe de bonobos hébergé en parc zoologique. Cette étude est la première à s'intéresser aux capacités manipulatoires de cette espèce en contexte alimentaire, avec et sans utilisation d'outils, en intégrant la diversité des aliments manipulés spontanément par les bonobos dans leur environnement ainsi que la diversité des supports. Le répertoire décrit inclut une grande variété de postures, avec une diversité supérieure à celle précédemment décrite dans un contexte de manipulation d'outils ou d'objets standardisés, combinant précision et puissance, et proche de celle décrite chez le chimpanzé. Ces résultats montrent l'importance d'inclure une grande variété de tailles et de formes d'objets dans les études sur la manipulation chez les PNHs et l'humain, et de ne pas se limiter aux outils, pour avoir une vision globale des potentialités manipulatoires du bonobo et mieux comprendre l'évolution de ces comportements. Nous avons également mis en évidence un effet du sexe dans la fréquence d'utilisation spontanée d'outils, et de l'âge pour la diversité des postures manuelles utilisées, ces deux résultats ayant déjà été démontrés chez le chimpanzé. Ainsi, les multiples similitudes entre les capacités de manipulation des deux espèces du genre *Pan* et leur développement confirme la proximité de leurs capacités cognitives et morpho-fonctionnelles et suggère l'existence de ces traits comportementaux chez leur ancêtre commun, il y a environ un million d'années.

Notre analyse originale des comportements manipulatoires en tant que processus dynamique et séquentiel nous a également permis d'identifier plusieurs stratégies de manipulation dont l'utilisation varie selon les caractéristiques morphométriques de l'aliment manipulé et le support de manipulation. Bien que la totalité de la variabilité ne soit pas expliquée par ces facteurs, cette étude confirme l'influence des paramètres environnementaux dans le choix des stratégies mises en place pour accéder aux ressources alimentaires mais souligne également la nécessité de prendre en compte les paramètres individuels (sexe, âge et statut social notamment) afin de mieux comprendre les modalités de ce choix. L'utilisation de cette méthode innovante nous a ainsi permis d'élargir notre approche des capacités de manipulation chez cette espèce. Le compromis entre effort de manipulation et taux d'ingestion suggéré par nos résultats devra néanmoins être complété par une estimation de la prise alimentaire quantitative (masse ingérée) et qualitative (composition nutritionnelle des aliments) afin d'affiner notre évaluation de ce compromis. La méthodologie

employée dans ce chapitre est originale et pourra s'avérer utile pour de nombreuses études en éthologie en considérant le comportement de façon séquentielle.

Une première analyse du répertoire et des stratégies de manipulation utilisé·e·s par les bonobos en milieu naturel (**Chapitre 4**), dans un environnement plus diversifié en termes de ressources et de supports arboricoles, nous permet de compléter et d'approfondir notre compréhension de ces stratégies d'accès aux ressources et de l'influence de l'environnement sur ces stratégies.

Chapitre 4

Répertoire de manipulation alimentaire des bonobos (*Pan paniscus*) en milieu naturel : mise en évidence de différences avec une population captive

Cette étude a été menée en collaboration avec Ameline Bardo (Post-doctorante, UMR 7194 Histoire naturelle de l'Homme préhistorique, CNRS - MNHN - Université de Paris Cité, France), Emmanuelle Pouydebat (Directrice de recherche, UMR 7179 Mécanismes adaptatifs et évolution, CNRS - MNHN) et Jean-Christophe Bokika Ngawolo (Président de l'ONG Mbou Mon Tour, RD Congo). Ce chapitre sera complété, adapté et traduit en anglais pour être soumis à *Journal of Human Evolution*.

Introduction

La dextérité manuelle est définie comme la « capacité à exécuter des mouvements manuels et digitaux coordonnés pour saisir et manipuler les objets » (Makofske, 2011, p.1522). Cette aptitude, particulièrement développée chez l'humain (Key et al., 2018; Marzke, 2013; Marzke et al., 1992; Marzke & Wullstein, 1996; Napier, 1956), est également centrale dans l'écologie des primates non-humains (PNHs) puisqu'elle détermine les comportements de saisie et de manipulation impliqués dans la locomotion, l'alimentation ainsi que les interactions sociales (jeu, toilettage, etc.). Si des capacités particulières de préhension et de manipulation ont été décrites dans des taxons divers, avec ou sans l'utilisation des mains (Iwaniuk & Whishaw, 2000; Sugawara et al., 2021; Sustaita et al., 2013) (mammifères : e.g., Iwaniuk et al., 1998; Lefeuvre, 2020, amphibiens : e.g., Anzeraey et al., 2017; Manzano et al., 2008, oiseaux : e.g., Brunon et al., 2014; Kenward et al., 2005), les PNHs présentent une gamme de comportements manipulatoires, manuels et podaux, plus vaste que celle des autres mammifères avec l'emploi de postures manuelles de précision, proches de celles décrites chez l'humain (e.g., Bardo et al., 2017; Byrne et al., 2001; Christel, 1993; Christel et al., 1998; Crast et al., 2009; Jones-Engel & Bard, 1996; Marzke & Wullstein, 1996; Napier, 1960; Neufuss et al., 2018; Pouydebat et al., 2009, 2011). Qu'elle ait évolué à travers une adaptation spécifique à la recherche de nourriture (e.g., Godinot, 2007; Sussman, 1991) ou à d'autres paramètres environnementaux, comme l'arboricole (e.g., Reghem et al., 2012; Toussaint et al., 2013,

2015), cette gamme large de comportements manipulateurs offre une potentialité de combinaisons étendue et adaptable selon les contraintes environnementales. Une telle flexibilité manipulateur offre donc un avantage non négligeable pour l'accès aux ressources alimentaires, avec la possibilité de sélectionner et d'extraire des aliments, parfois difficilement accessibles, et caractérisées par des formes, des tailles et des textures variées.

Chez certaines espèces, cette capacité d'extraction et d'exploitation des ressources alimentaires peut aller jusqu'à l'utilisation d'objets de l'environnement (i.e., outils) pour en augmenter l'efficacité (Alcock, 1972). Ce comportement d'utilisation d'outils peut être défini comme « [...] l'emploi externe d'un objet environnemental libre pour modifier de façon plus efficace la forme, la position ou la condition d'un autre objet, d'un autre organisme ou de l'utilisateur lui-même lorsque l'utilisateur détient ou transporte l'outil juste avant ou durant son utilisation et est responsable de l'orientation appropriée et efficace de l'outil » (Beck, 1980, p.10). Considéré comme une adaptation fondamentale durant l'évolution des hominidés (i.e., grands singes et humains ainsi que leurs ancêtres fossiles, Wood et al., 2011), ce comportement a fait l'objet de beaucoup d'attention, pour tenter d'en comprendre les déterminants écologiques et morpho-fonctionnels, à travers des études comparatives chez les grands singes actuels (e.g., Bardo et al., 2017, 2018; Marzke & Wullstein, 1996; Pouydebat et al., 2009). Les répertoires de manipulation des chimpanzés (*Pan troglodytes*, e.g., Boesch & Boesch, 1983, 1990; Goodall, 1964; Inoue-Nakamura & Matsuzawa, 1997; McGrew, 2010; Sanz & Morgan, 2013), gorilles (*Gorilla gorilla sp.*, e.g., Breuer et al., 2005; Grueter et al., 2013; Kinani & Zimmerman, 2015; Masi et al., 2022; Wittiger & Sunderland-Groves, 2007), et orang-outans (*Pongo sp.*, e.g., Fox et al., 1999; Meulman & van Schaik, 2013; van Schaik et al., 1996) (voir aussi les singes capucins (*Sapajus spp*), e.g., Byrne & Suomi, 1996; Truppa et al., 2019), espèces utilisant le plus d'outils en contexte alimentaire en milieu naturel, ont donc été décrits et ont révélé des capacités morpho-fonctionnelles, comportementales et cognitives remarquables (e.g., Bardo et al., 2017; Crast et al., 2009; Jones-Engel & Bard, 1996; Marzke et al., 2015; Neufuss et al., 2018; Osuna-Mascaró et al., 2020; Pouydebat et al., 2011). En revanche, les espèces n'utilisant pas ou peu d'outils en milieu naturel et en contexte alimentaire ont fait l'objet d'une attention moindre (mais voir les études chez les macaques en lien avec la neurobiologie, *Macaca spp.*, Macfarlane & Graziano, 2009).

Parmi les grands singes, le bonobo (*Pan paniscus*) est un cas particulier car il a été décrit comme utilisant des outils en milieu naturel mais seulement en contexte hygiénique et social (Furuichi et al., 2015; Hohmann & Fruth, 2003; Ingmanson, 1996; Kano, 1982b; Nishida et al., 1999; Samuni et al., 2021). Pourtant sa capacité à utiliser des outils en contexte alimentaire en captivité en a fait un modèle d'étude comparative incontournable (e.g., Bardo et al., 2016 ; Neufuss et al., 2017), au même titre que le chimpanzé. En effet, les deux espèces du genre *Pan* étant très proches de l'humain phylogénétiquement, l'étude des similitudes et différences entre les bonobos, les chimpanzés et les humains nous aident à mieux comprendre les processus adaptatifs ayant eu lieu au cours de l'évolution et à avoir un aperçu des traits déjà présents chez l'ancêtre commun aux deux genres, il y a quatre à huit millions d'années (Tocheri et al., 2008) ou commun au genre *Pan*, il y a environ un million d'années (Won & Hey, 2005). Ainsi, les capacités manipulatoires des bonobos en parc zoologique, en centre de recherche (Bardo et al., 2015, 2016; Boose et al., 2013; Gérard et al., 2022, **Chapitre 3**; Takeshita & Walraven, 1996; Toth et al., 1993; Visalberghi et al., 1995) ainsi qu'en sanctuaire (Gruber et al., 2010; Neufuss et al., 2017), dans un contexte expérimental, mêlant tâches cognitives et fonctionnelles, ou en contexte spontané, ont été décrites. Leur capacité à utiliser des outils de façon appropriée est comparable à celle du chimpanzé (Gruber et al., 2010; Takeshita & Walraven, 1996) et leur répertoire de manipulation comporte la même diversité de postures manuelles et podales, allant des postures de précision jusqu'aux postures en puissance (Christel, 1993; Christel et al., 1998; Gérard et al., 2022, **Chapitre 3**; Takeshita & Walraven, 1996).

Ces études ont aussi montré un effet du sexe et de l'âge sur ce répertoire. Les femelles ont ainsi une capacité d'apprentissage de l'utilisation des outils en contexte alimentaire en captivité plus rapide que les mâles et les femelles expriment ce comportement plus fréquemment et de façon plus diversifiée (Boose et al., 2013; Gérard et al., 2022, **Chapitre 3**; Gruber et al., 2010). Des différences entre classes d'âge existent aussi dans le répertoire de manipulation, indépendamment de l'utilisation d'outils, les jeunes individus ayant un répertoire de manipulation plus réduit que celui des adultes chez les bonobos en captivité (Gérard et al., 2022, **Chapitre 3**), à l'instar des jeunes chimpanzés qui emploient moins fréquemment des postures de précision que les adultes (Butterworth & Itakura, 1998; Corp & Byrne, 2002; Pouydebat et al., 2011). En revanche, en milieu naturel, le répertoire de

manipulation des bonobos est à ce jour inconnu, tout comme les effets des paramètres individuels tels que l'âge, le sexe ou le statut social sur les capacités de manipulation. La variabilité du répertoire de manipulation chez cette espèce et sa flexibilité comportementale pour accéder aux différentes ressources de l'environnement sont encore inconnues et représentent pourtant un volet majeur dans l'étude de l'évolution de la dextérité manuelle, y compris sans outils, dans la lignée des hominidés. Outre la compréhension de l'évolution morpho-fonctionnelle des membres préhenseurs, la connaissance des différentes stratégies de manipulation développées au sein du genre *Pan* et chez l'humain permettent de mieux appréhender les adaptations comportementales développées au cours de l'évolution face aux contraintes environnementales et sociales (e.g., Feix et al., 2015; Key et al., 2018; Susman, 1998).

Cette étude avait pour objectif de fournir une première description du répertoire de manipulation des bonobos en milieu naturel et en contexte alimentaire, selon les descriptions et la typologie utilisées dans la littérature. Elle a ainsi été conçue comme une étape descriptive essentielle du répertoire de manipulation en milieu naturel, préalable aux analyses comparatives entre des groupes occupant des milieux écologiquement différents ainsi qu'aux études formes-fonctions liées à l'alimentation et à la distinction des espèces du genre *Pan* en relation avec leur écologie. En raison de la diversité des aliments manipulés et consommés ainsi que des types d'habitats fréquentés par les bonobos (de la forêt continue à la mosaïque forêt-savane), impliquant une variété de supports physiques arboricoles et terrestres, nous nous attendions à observer des différences intraspécifiques, avec notamment un répertoire plus diversifié en milieu naturel que celui décrit en parc zoologique (Gérard et al., 2022, **Chapitre 3**). En effet, il a été montré que le support de manipulation ainsi que les propriétés physiques des objets manipulés influençaient fortement les processus de manipulation (Key et al., 2018; Laird et al., 2022; Pouydebat et al., 2009; Reghem et al., 2012; Toussaint et al., 2015). Nous nous attendions également à observer un répertoire large et incluant une grande variété de postures manuelles, avec une gamme proche de celle décrite chez le chimpanzé, mêlant précision et puissance, et apportant ainsi la confirmation en milieu naturel de la proximité interspécifique des processus de manipulation alimentaire sans outils au sein du genre *Pan*. En nous basant sur de précédents résultats obtenus chez les bonobos captifs (Gérard et al., 2022, **Chapitre 3**) et chez les chimpanzés en captivité et en milieu naturel

(Butterworth & Itakura, 1998; Corp & Byrne, 2002; Pouydebat et al., 2011), nous avons émis l'hypothèse d'un répertoire plus réduit chez les juvéniles par rapport aux adultes. En revanche, d'après la littérature sur la dextérité manuelle et podale du genre *Pan* en dehors de l'utilisation d'outils (e.g., Jones-Engel & Bard, 1996; Tonooka & Matsuzawa, 1995), nous n'attendions pas d'effet du sexe sur la richesse du répertoire de manipulation.

Matériel et méthodes

1. Site et sujets d'étude

Cette étude a été menée dans la forêt de Manzano, sur le Territoire de Bolobo (Province du Mai-Ndombe) à 250 km au Nord de Kinshasa, en République Démocratique du Congo. Cette forêt fait partie d'une aire de conservation communautaire, créée par Mbou-Mon-Tour (MMT) en 2006, et officialisée en 2018 (CFCL-RM : Concession Forestière des Communautés Locales de la Rivière Mbali), qui encourage les activités alternatives de subsistance hors de la forêt afin d'éviter la surexploitation des produits forestiers ainsi que le braconnage des bonobos. Ce dernier fait l'objet d'un interdit alimentaire pour les populations locales (Narat, Pennec, Krief, et al., 2015) mais le braconnage tend à augmenter depuis les années 90 avec l'arrivée de populations extérieures et l'affaiblissement des coutumes locales. Dans les zones de forêts placées en conservation, certaines activités sont interdites (chasse, pêche au poison, agriculture) tandis que d'autres sont autorisées (e.g., cueillette, pêche classique). Le suivi de long terme des bonobos, initié en 2010 (Narat, Pennec, Simmen, et al., 2015), a lieu en association avec le village d'Embirima (2°34'S 16°22'E, 6 habitants/km²) et l'ONG MMT. Ce site d'étude, situé à la périphérie sud-ouest de l'aire de répartition des bonobos, est composé d'une mosaïque de forêt-savane (58 % de forêt et 42 % de savane) à une altitude située entre 332 et 557 mètres (Pennec et al., 2016). Les données utilisées pour cette étude ont été collectées entre août et décembre 2021 par CG et Dzika Madzia, l'un des assistants scientifiques locaux.

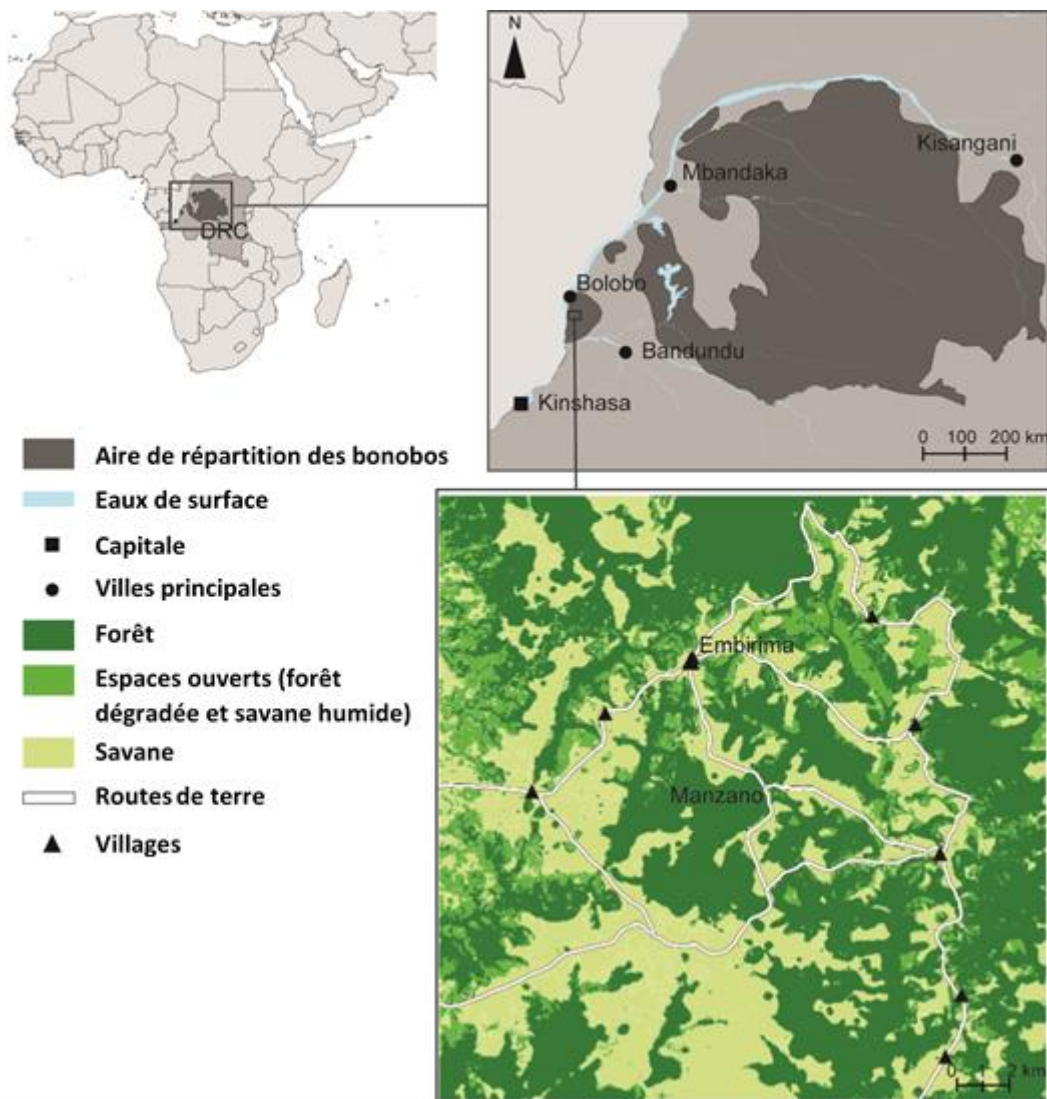


Figure 20 : Localisation du site d'étude de Manzano (Pennec et al., 2020)

La communauté de bonobos de Manzano était composée d'une trentaine d'individus durant la période d'étude, dont au moins 14 adultes (trois mâles et 11 femelles), trois subadultes (deux mâles et une femelle), dix juvéniles (quatre mâles et six femelles) et deux jeunes âgés de moins de deux ans, d'après les catégories d'âge élaborées par Pontzer & Wrangham (2006). Son domaine vital couvre une surface d'environ 20 km² composée de 72 % de forêt (Pennec et al., 2020). Les bonobos de Manzano sont habitués à la présence d'observateurs humains depuis 2015, permettant ainsi des observations fines.

Les données issues d'une étude précédente (Gérard et al., 2022, **Chapitre 3**) réalisée sur un groupe de bonobos hébergé à la Vallée des Singes, en France, (N=17 individus) ont été utilisées afin de comparer les répertoires de manipulation des deux groupes.

2. Collecte de données

2.1. Enregistrement vidéos

Des sessions alimentaires ont été enregistrées par CG et Dzika Madzia en suivant un individu focal dès qu'il était observé en contact avec un aliment (saisie, manipulation ou consommation) et jusqu'à l'arrêt du comportement alimentaire ou la perte de visibilité par l'observateur. Le choix de l'individu focal a été établi selon les individus présents et s'alimentant au moment de l'observation, en alternant lorsque l'individu précédent changeait de comportement ou n'était plus visible, afin d'homogénéiser au maximum le nombre d'observations par individu. L'identification des individus et des aliments consommés a été réalisée avec l'aide de Mozungo Ngofuna, l'un des assistants scientifiques locaux. Une caméra portable (PANASONIC® HC-V380) a été utilisée pour enregistrer simultanément les mouvements des mains, des pieds et de la bouche. Les enregistrements vidéos ont été réalisés à 50 images/seconde.

2.2. Analyses des vidéos

L'analyse des vidéos a été réalisée image par image à l'aide de VLC Media Player (VideoLan, 2020), selon la méthode de *l'individual focal sampling* (Altmann, 1974). Chaque vidéo a été découpée en séquences de manipulation, débutant dès le premier contact entre l'individu et l'aliment et se poursuivant par sa saisie et sa manipulation avant consommation ou abandon (i.e., rupture de contact). Un item alimentaire était défini comme la partie de la plante saisie par l'individu : le fruit, la feuille, la tige ou encore la branche de l'arbre. Si l'individu saisissait une branche et y consommait plusieurs fruits, la séquence se terminait seulement lorsque la branche était relâchée. En revanche, si l'individu saisissait directement le fruit sans toucher la branche, chaque fruit constituait une séquence (perte de contact avec l'item alimentaire entre deux séquences). Les paramètres relevés pour chaque séquence étaient : l'individu focal, l'item alimentaire manipulé, les postures manuelles/podales employées, le(s) membre(s) utilisé(s) et la durée de chaque comportement. Les données ont été collectées selon la méthode des fréquences dans laquelle chaque séquence était considérée dans le cas de séquences successives (et non seulement la première, comme dans la *bout technique*) (e.g., Bardo et al., 2016; Gérard et al., 2022; Hopkins, 1995). Une durée totale de 2h36 de séquences alimentaires complètes et clairement détaillées (N=174) a été

analysée pour cette étude. Parmi les 29 individus du groupe, 19 étaient représentés dans les séquences (moyenne \pm SEM = 7 ± 2 séquences par individu) dont 12 adultes (3 mâles et 9 femelles), 3 subadultes (2 mâles et 1 femelle) et 4 juvéniles (1 mâle et 3 femelles).

2.3. Postures manuelles et podales

Comme pour la précédente étude sur une population captive (Gérard et al., 2022, **Chapitre 3**), la totalité des postures manuelles et podales observées dans les séquences de manipulation ont été détaillées et comparées aux descriptions issues des études précédentes sur les grands singes et les humains (Bardo et al., 2016, 2017; Benbow, 1997; Byrne et al., 2001; Jones-Engel & Bard, 1996; Marzke, 1997; Marzke et al., 2015; Marzke & Wullstein, 1996; Napier, 1956; Pouydebat et al., 2011; Wynn-Parry, 1966). Chaque posture a été nommée d'après la typologie de Marzke (Marzke et al., 2015; Marzke & Wullstein, 1996) et classée en six catégories distinctes (Bardo et al., 2016; Gérard et al., 2022; Pouydebat et al., 2011) (Tableau 8) :

- *Postures en précision* : item tenu entre les phalanges distales du pouce et de l'index, avec intervention éventuelle du majeur.
- *Pince latérale* : item tenu entre la phalange distale du pouce et la face latérale des phalanges proximale ou intermédiaire de l'index.
- *Postures sans le pouce* : item tenu avec un ou plusieurs doigts, excepté le pouce, avec intervention éventuelle de la paume.
- *Postures avec la paume* : item tenu avec la paume, le pouce et une ou plusieurs parties des autres doigts, dont la *posture en puissance* (Jones-Engel & Bard, 1996; Napier, 1956).
- *Autres postures* : postures non incluses dans les catégories précédentes.
- *Mouvements manipulateurs* : contacts sans réelle préhension de l'item (*non-prehensile movements* dans l'étude de Jones & Lederman, 2006) : l'item est déplacé ou stabilisé à l'aide des doigts (*manipulative finger movement* dans l'étude de Marzke et al., 2015), de la main (paume ou dos), du poignet ou de la face médiale du bras. Cette catégorie inclut également le *sondage* à l'aide d'un doigt tendu.

2.4. Associations de postures

Les associations de postures incluaient les cas de manipulations impliquant plusieurs membres en même temps ainsi que les cas de postures composées. Elles ont été décrites lorsque deux ou trois postures, manuelles et/ou podales, étaient employées simultanément. Les postures composées (e.g., Jones & Fragaszy, 2020; Neufuss et al., 2018) correspondaient aux cas où plusieurs items ou plusieurs morceaux d'un même item étaient manipulés dans une seule main, nécessitant alors l'emploi de plusieurs postures simultanément avec la même main.

3. Analyse des données

3.1. Evaluation du jeu de données collecté

L'objectif étant de décrire un répertoire de manipulation complet pour le groupe étudié, deux courbes d'accumulation (Colwell et al., 2004) ont été réalisées afin de vérifier l'exhaustivité des données collectées. La première représentait le nombre cumulé d'associations de postures et postures seules en fonction du nombre de séquences observées et la seconde en fonction du nombre d'items alimentaires.

3.2. Effet de l'âge et du sexe

Afin d'évaluer l'influence du sexe et de la classe d'âge sur le répertoire de manipulation, nous avons tout d'abord contrôlé la représentativité des données par rapport à la composition du groupe étudié. Nous avons donc comparé la distribution des séquences de manipulation obtenue dans les classes d'âges avec la distribution théoriquement obtenue selon le nombre d'individus par classe à l'aide d'un test du χ^2 de Pearson. Le même test a été réalisé sur la distribution des séquences entre mâles et femelles. Le nombre d'associations de postures et de postures seules dans le répertoire a ensuite été comparé entre les trois classes d'âge (i.e., adultes, subadultes et juvéniles) et entre les mâles et les femelles avec un test du χ^2 de Pearson (correction de Bonferroni appliquée pour comparer les trois classes d'âge deux à deux). Le nombre différent d'individus dans chaque catégorie (moins de juvéniles et de subadultes que d'adultes et moins de mâles que de femelles) pouvait induire un biais important. Ainsi, dans chaque tableau de contingence, la distribution a été pondérée par la proportion d'individus correspondante : mâles (N=6/19), femelles (N=13/19), adultes

(N=12/19), subadultes (N=3/19) ou juvéniles (N=4/19) selon le test. La fréquence d'utilisation du pied a également été comparée entre les classes d'âge et entre les mâles et les femelles avec un test exact de Fisher car les effectifs théoriques en cas d'indépendance des variables étaient inférieurs à 5 (correction de Bonferroni appliquée pour comparer les trois classes d'âge deux à deux). Des comparaisons multiples des moyennes du nombre d'associations de postures et postures seules relevées par individu ont été réalisées entre les trois classes d'âge avec un test de Kruskal-Wallis et entre les deux sexes avec des tests de la somme des rangs de Wilcoxon. Toutes les moyennes ont été calculées avec l'erreur standard de la moyenne (SEM).

3.3. Comparaison des répertoires de manipulation entre parc zoologique (Vallée des Singes) et milieu naturel (RD Congo)

Afin de comparer les répertoires en milieu naturel (Manzano) et en parc zoologique (Vallée des Singes), nous avons comparé la fréquence des manipulations podales ainsi que le nombre de postures manuelles, podales et associations de postures utilisées par chacun des groupes, rapporté au nombre d'individus, avec un test du chi² de Pearson. Enfin, les moyennes des durées des séquences dans les deux groupes, le nombre d'associations de postures et postures seules utilisées par individu et le nombre de séquences par individu ont été comparées à l'aide d'un test de la somme des rangs de Wilcoxon.

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

Résultats

1. Evaluation du jeu de données

Les deux courbes d'accumulation n'atteignaient pas de plateau (Figure 20), indiquant que le répertoire présenté est incomplet, bien que proche de l'asymptote dans le cas de l'effort d'observation. Une analyse de vidéos supplémentaires devra être réalisée pour compléter ce répertoire préliminaire.

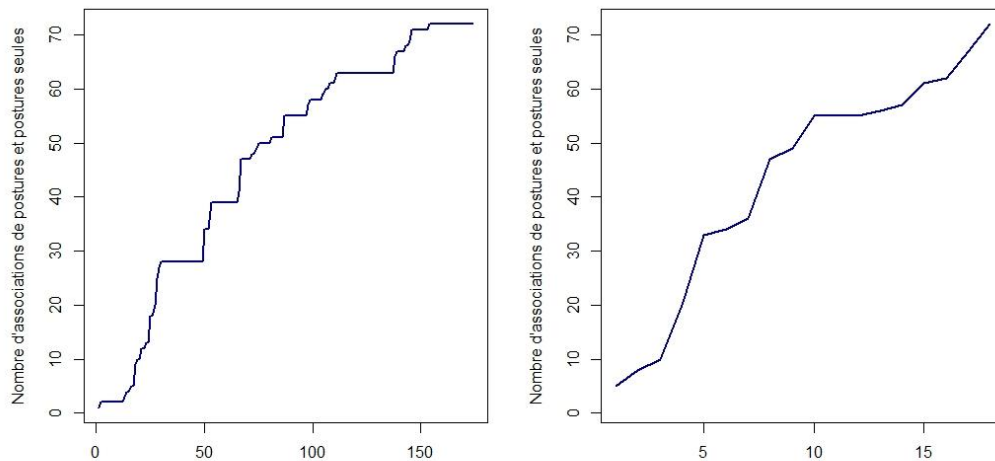


Figure 21 : Courbes d'accumulation représentant le nombre cumulé de postures manuelles seules et en association en fonction du nombre de séquences (gauche) et du nombre d'items alimentaires (droite).

Les 174 séquences incluaient 18 aliments distincts manipulés (Annexe 4.1) (moyenne \pm SEM = 10 ± 2 séquences par item). Les trois classes d'âge étaient représentées, avec 83 % des 174 séquences impliquant un individu adulte, 7 % impliquant un individu subadulte et 10 % impliquant un individu juvénile. La différence entre la distribution réelle et théorique des séquences selon le nombre d'individus dans chaque classe d'âge était significative (test du χ^2 de Pearson, $p < 0,001$). Les adultes représentant 63 % des individus, les données induisaient un biais vers cette classe d'âge et les deux autres étaient sous-représentées. Les deux sexes étaient représentés dans l'échantillon : 25 % des 174 séquences impliquaient un mâle et 75 % impliquaient une femelle. La différence entre la distribution réelle et théorique des séquences selon le nombre d'individus de chaque sexe n'était pas significative (test du χ^2 de Pearson, $p > 0,05$). Les individus manipulaient l'aliment au sol dans seulement six séquences sur les 174 analysées, les autres étant dans les arbres ou en suspension sur des lianes.

2. Manipulations manuelles et podales

Les manipulations manuelles et podales apparaissaient respectivement dans 99 % ($N=172/174$) et 9 % ($N=16/174$) des séquences (Tableau 7). Les deux pieds n'étaient jamais employés simultanément. Aucune saisie avec la bouche uniquement n'a été observée, l'item alimentaire était toujours en contact avec au moins un des membres. Les pieds étaient

employés pour la saisie, la manipulation ou le stockage des items alimentaires. Leur utilisation était significativement plus fréquente chez les juvéniles (53 % des séquences) par rapport aux adultes (3 % des séquences) (test exact de Fisher avec correction de Bonferroni, $p < 0,05$). La différence entre adultes et subadultes (7 % des séquences) ainsi qu'entre subadultes et juvéniles n'était pas significative (tests exacts de Fisher avec correction de Bonferroni, $p > 0,05$).

3. Postures manuelles et podales

Nous avons recensé et décrit 28 postures manuelles (Tableau 8). La plus fréquemment employée était la *pince latérale* (63 % des 174 séquences) suivie de la *posture en puissance avec le pouce* (45 % des séquences). Deux des postures de ce répertoire n'ont été décrites que chez l'humain : la *posture en puissance avec trois doigts*, où l'item est tenu entre la face palmaire du pouce, de l'index et du majeur avec contact possible de la partie médiale de la paume (*baseball grip* dans l'étude de Marzke, 1997) et la *pince ciseaux*, où l'item est tenu entre le pouce et la face palmaire de l'index (phalanges distales) avec un maintien entre la face latérale de l'index et la face médiale du majeur (phalanges proximales) (*adapted tripod* dans Benbow, 1997).

Cinq postures n'ont, à notre connaissance, jamais été décrites dans la littérature chez les humains, les grands singes ou les autres PNHs. Deux d'entre elles ne correspondent pas à des postures manuelles à proprement parler, ce qui pourrait expliquer leur absence dans la littérature. Elles ont néanmoins un rôle direct dans la manipulation des items alimentaires. Il s'agit du *maintien de l'item entre le poignet et un autre support* et du *maintien sous le bras*. L'une des trois autres postures manuelles nouvellement décrites est la *posture en ciseaux avec le pouce* où l'item est tenu entre les phalanges proximales de l'index et du majeur avec la phalange distale du pouce en appui. La seconde est la *posture en V support* où l'item est placé dans le creux entre le pouce et l'index, comme dans la posture en V, mais avec l'ajout d'un appui sur la face palmaire de l'index tendu et la face dorsale des autres doigts fléchis. Enfin, la dernière posture nouvellement décrite est la *posture en support*, où l'item est posé sur la face médiale ou le dos de la main.



Quatre postures podales ont été observées et décrites (Tableau 9). La plus fréquente était la *posture en puissance avec le gros orteil*. Les autres postures podales n'ont été






observées qu'une seule fois et chacune d'entre d'elle n'a été employée que par un seul individu (deux adultes et une subadulte femelles respectivement).


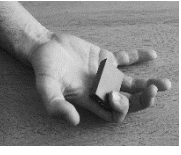



Tableau 7 : Nombre de séquences par catégorie d'âge et de sexe avec manipulations manuelles et avec manipulations podales.


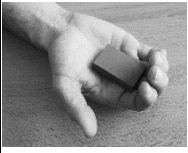


Classe d'âge	Adultes			Subadultes			Juvéniles			Total N=19
	Mâles (N=3)	Femelles (N=9)	Total (N=12)	Mâles (N=2)	Femelles (N=1)	Total (N=3)	Mâles (N=1)	Femelles (N=3)	Total (N=4)	
N séquences	30	115	145	3	9	12	6	11	17	174
N séquences avec manipulation manuelle	30	115	145	3	7	10	6	11	17	172
N séquences avec manipulation unimanuelle	28	114	142	3	6	9	6	11	17	168
N séquences avec manipulation bimanuelle	12	20	32	0	2	2	1	2	3	37
N séquences avec manipulation podale	2	2	4	0	3	3	6	3	9	16
N séquences avec manipulation unipodale	2	1	3	0	3	3	2	2	4	10
N séquences avec manipulation à une main et un pied	1	1	2	0	1	1	6	2	8	11
N séquences avec manipulation à deux mains et un pied	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2






Tableau 8 : Description des postures manuelles utilisées par les bonobos en contexte alimentaire à Manzano (RD Congo) : fréquence d'utilisation et nombre d'individus les utilisant, seules ou dans une association de postures.

Catégorie	Nom littérature	Référence(s)	Nom	Description	Observée dans N séquences (/174)			Utilisée par N individus (/19)			Illustration
					Total	Seule	En association	Total	Seule	En association	
Précision	Two-jaw chuck pad-to-pad/Two-jaw chuck tip-to-tip/Two-jaw chuck pad-to-pad side	Marzke & Wullstein 1996 ; Bardo et al. 2017	Pince fine	Item tenu entre le pouce et l'index (face palmaire des phalanges distales).	24	15	10	10	7	7	
	Adapted tripod	Benbow, 1997 (chez l'humain)	Pince ciseaux	Item tenu entre le pouce et la face palmaire de l'index (phalanges distales) et maintenu entre la face latérale de l'index et la face médiale du majeur (phalanges proximales).	2	2	1	2	2	1	

	None	None	Ciseaux pouce	Item tenu entre l'index et le majeur (phalange proximale) avec le pouce en appui (phalange distale).	1	1	0	1	1	0	
	Dynamic tripod grip	Wynn-Parry 1966	Tripode	Item tenu entre la face palmaire du pouce et de l'index (phalanges distales) et maintenu par la face latérale du majeur.	5	3	2	4	4	2	
Pince latérale	Two-jaw chuck tip-to-side/Two-jaw chuck pad-to-side	Marzke & Wullstein 1996 ; Bardo et al. 2017	Pince latérale	Item tenu entre le pouce et la face latérale de l'index.	110	83	43	19	17	16	
Sans le pouce	Scissor hold	Marzke et al. 2015	Ciseaux	Item tenu entre l'index et le majeur.	5	4	2	4	4	1	
	Grip 34: Object grasped between lateral aspects of middle and ring fingers	Jones-Engel & Bard 1996	Ciseaux annulaire	Item tenu entre le majeur et l'annulaire.	2	0	2	1	0	1	

	Fingers hook	Marzke & Wullstein 1996	Crochet	Item tenu en face palmaire de deux ou trois doigts fléchis.	1	1	0	1	1	0	
	Index finger hook		Crochet index	Item tenu en face palmaire de l'index fléchi.	3	2	1	3	2	1	
	Hook 3	Byrne et al., 2001	Crochet majeur	Item tenu en face palmaire du majeur fléchi.	3	2	1	3	2	1	
	Grip 44: Object gripped between ring finger tip and palm	Jones-Engel & Bard 1996	Crochet annulaire	Item tenu en face palmaire de l'annulaire fléchi.	1	1	1	1	1	1	
	Interdigital 2/3 finger hook	Bardo et al. 2017	Crochet index ciseaux	Item tenu en face palmaire de l'index et maintenu entre la face latérale de l'index et la face médiale du majeur.	1	0	1	1	0	1	

	Transverse hook	Marzke & Wullstein 1996 ; Bardo et al. 2017	Crochet transverse	Item tenu en face palmaire des quatre doigts fléchis, contact possible avec la partie distale de la paume (=extended transverse hook).	14	13	5	6	6	3	
Avec la paume	Cup hold	Marzke & Wullstein 1996	En cuillère	Item tenu sur la face palmaire des 4 doigts légèrement fléchis, contact avec la paume de la main en supination.	8	6	2	5	4	2	
			En cuillère pouce	Item tenu sur la face palmaire des quatre doigts légèrement fléchis, contact avec la paume de la main en supination et pression appliquée par le pouce opposé.	9	7	2	6	5	2	
	Brush grasp	Bardo et al. 2017	En pinceau	Les cinq doigts sont autour de l'item, l'extrémité de l'item touche la paume.	3	1	2	3	1	2	

	En puissance	Bardo et al. 2017	En puissance	Item tenu entre les quatre doigts fléchis et la paume, avec le pouce en adduction.	19	14	7	10	7	4	
			En puissance pouce	Item tenu entre les quatre doigts fléchis et la paume, avec une pression appliquée par le pouce opposé aux quatre doigts.	78	73	42	17	17	13	
	3-jaw full finger pad-to-pad (baseball grip)	Marzke 1997 (chez l'humain)	En puissance 3 doigts	Item tenu entre la face palmaire du pouce, de l'index et du majeur, contact possible avec la partie médiale de la paume.	4	4	1	3	3	1	
Autres	V pocket	Marzke et al. 2015	En V	Item placé dans le creux entre le pouce et l'index.	16	13	3	7	7	2	
	None	None	En V support	Item placé dans le creux entre le pouce et l'index et soutenu par la face palmaire de l'index tendu et le dos du majeur, de l'annulaire et du 5e doigt fléchis.	1	1	0	1	1	0	



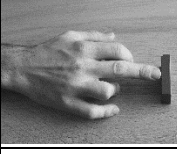



Mouvements manipulatoires	Main	Finger probe	Marzke & Wullstein 1996	Sondage index	Item sondé par l'index tendu.	12	4	9	8	3	6	
				Sondage pouce	Item sondé par le pouce tendu.	9	3	6	6	3	4	
				Sondage majeur	Item sondé par le majeur tendu.	1	0	1	1	0	1	
		Finger tips support	Bardo et al. 2017	Maintien doigts	Item maintenu du bout des doigts (N=4 ou 5) (non saisi).	1	1	0	1	1	0	
		None	None	Support	Item soutenu par la face médiale ou le dos de la main passive (non sais).	2	0	2	2	0	2	
		Bras	None	None	Maintien poignet	Item maintenu entre le poignet et un autre support (partie du corps, tronc, etc.) (non saisi).	2	1	2	2	1	2
	None		None	Maintien bras	Item maintenu sous le bras.	1	1	0	1	1	0	

Tableau 9 : Description des postures podales (P) employées par les bonobos en contexte alimentaire à Manzano (RD Congo) : fréquence d'utilisation et nombre d'individus les utilisant, seules ou dans une association de postures.

Nom	Description	Observée dans N séquences (/174)			Utilisée par N individus (/19)		
		Total	Seule	En association	Total	Seule	En association
En puissance (P)	Item tenu entre les 4 orteils fléchis et la paume avec le gros orteil opposé	12	7	8	5	4	3
En V (P)	Item tenu dans le creux entre le gros orteil et le deuxième orteil.	1	0	1	1	0	1
Ciseaux (P)	Item tenu entre le deuxième et le troisième orteil.	1	1	0	1	1	0
Tripode (P)	Item tenu entre la face palmaire du gros orteil et du deuxième orteil et maintenu par la face latérale du troisième orteil	1	1	0	1	1	0

4. Associations de postures et postures composées

Le répertoire incluait 45 associations de postures (i.e., manipulations d'un même item avec plusieurs membres et postures composées pour plusieurs items ou morceaux d'items simultanés) et 27 postures utilisées seules (i.e., manipulations unimanuelles) (Tableau 10). Les postures préférées étaient la *pince latérale* (N=86/174 séquences) et la *posture en puissance avec le pouce* (N=73/174) ainsi que deux de leurs combinaisons (*posture en puissance bimanuelle* (N=21/174) et *posture en puissance avec la pince latérale* (N=27/174)).

Seules quatre postures manuelles n'étaient jamais employées seules : la *posture en ciseaux annulaire*, la *posture en crochet index ciseaux*, la *posture en support* et le *sondage avec le majeur* étaient toujours utilisées en association avec la *posture en puissance avec le pouce*. Inversement, cinq postures n'étaient jamais employées en association : les *ciseaux avec le pouce*, le *crochet à deux ou trois doigts*, la *posture en V support*, la *posture de maintien avec les doigts* et la *posture de maintien avec le bras*. Le nombre d'associations de postures et de postures seules employées par séquence se situait entre 1 et 12 (moyenne \pm SEM = $2,3 \pm 0,2$) et chaque individu employait entre 2 et 15 associations de postures et postures seules (moyenne \pm SEM = $7,9 \pm 0,8$ soit $11,0 \pm 1,1$ % du répertoire total). Le pied était intégré dans dix associations de postures : sept impliquant un pied et une main et trois impliquant un pied et les deux mains. Une seule posture podale n'était jamais employée seule : la *posture en V*. Inversement, deux postures podales n'étaient jamais utilisées en association : les *ciseaux* et le *tripode*.

Les associations de postures comprenaient une majorité de manipulations bimanuelles (N=36 soit 80 % des associations de postures) et seulement six postures composées. Cinq d'entre elles associaient la *posture en puissance (avec ou sans le pouce)* avec la *pince latérale*, le *sondage avec le pouce* ou *l'index* et les *ciseaux annulaire*. La dernière posture composée associait le *crochet annulaire* avec la *pince latérale*. Cette dernière association n'a été observée que dans des cas de manipulation unimanuelle, tout comme la *posture en puissance avec le pouce* associée aux *ciseaux annulaire* (Tableau 11). Au total, les postures composées ont été observées chez 10 individus (6 adultes, dont 3 mâles et 3 femelles ; 2 subadultes, dont un mâle et une femelle ; 2 juvéniles, dont un mâle et une femelle).

Tableau 10 : Postures manuelles et podales employées seules et en associations (manipulations avec plusieurs membres et postures composées unimanuelles) : nombre de séquences avec occurrence et nombre d'individus les employant par catégorie d'âge.

Associations de postures et postures employées seules	Occurrence dans N séquences				Utilisées par N individus			
	Adultes (/145)	Subadultes (/12)	Juveniles (/17)	Total (/174)	Adultes (/12)	Subadultes (/3)	Juveniles (/4)	Total (/19)
Maintien bras	1	0	0	1	1	0	0	1
Ciseaux	3	0	1	4	3	0	1	4
Ciseaux (P)	0	1	0	1	0	1	0	1
Ciseaux annulaire + En puissance pouce	2	0	0	2	1	0	0	1
Ciseaux pouce	0	1	0	1	0	1	0	1
Crochet	1	0	0	1	1	0	0	1
Crochet annulaire	1	0	0	1	1	0	0	1
Crochet annulaire + Pince latérale	1	0	0	1	1	0	0	1
Crochet index	1	1	0	2	1	1	0	2
Crochet index ciseaux + En puissance pouce	1	0	0	1	1	0	0	1
Crochet majeur	1	1	0	2	1	1	0	2
Crochet majeur + Pince latérale	1	0	0	1	1	0	0	1
Crochet transverse	9	4	0	13	5	1	0	6
Crochet transverse + En cuillère pouce	1	0	0	1	1	0	0	1
Crochet transverse + En puissance	1	0	0	1	1	0	0	1
Crochet transverse + En puissance pouce	1	1	0	2	1	1	0	2
Crochet transverse + Pince fine	1	0	0	1	1	0	0	1
Crochet transverse + Pince latérale	3	0	0	3	2	0	0	2
En cuillère	5	1	0	6	3	1	0	4
En cuillère + En puissance pouce	0	0	1	1	0	0	1	1
En cuillère + Pince latérale	1	0	0	1	1	0	0	1

En cuillère pouce	5	1	1	7	3	1	1	5
En cuillère pouce + En puissance pouce	0	0	1	1	0	0	1	1
Sondage index	3	0	1	4	2	0	1	3
Sondage index + En puissance	1	0	0	1	1	0	0	1
Sondage index + En puissance pouce	4	1	2	7	3	1	2	6
Sondage index + Maintien poignet	0	0	1	1	0	0	1	1
Sondage majeur + En puissance pouce	0	0	1	1	0	0	1	1
Maintien doigts	0	1	0	1	0	1	0	1
En pinceau	0	0	1	1	0	0	1	1
En pinceau + En puissance pouce	1	0	0	1	1	0	0	1
En pinceau + En puissance 3 doigts	1	0	0	1	1	0	0	1
En puissance	11	2	1	14	4	2	1	7
En puissance + En puissance pouce	3	0	0	3	3	0	0	3
En puissance + Pince fine	1	0	0	1	1	0	0	1
En puissance + Pince latérale	2	0	0	2	2	0	0	2
En puissance pouce	55	7	11	73	11	3	3	17
En puissance (P)	1	2	4	7	1	1	2	4
En puissance (P) + Ciseaux	0	0	2	2	0	0	1	1
En puissance (P) + Crochet index	1	0	0	1	1	0	0	1
En puissance (P) + En puissance pouce	1	0	5	6	1	0	2	3
En puissance (P) + En puissance pouce + Pince latérale	0	0	1	1	0	0	1	1
En puissance (P) + Pince fine	0	0	1	1	0	0	1	1
En puissance (P) + Pince latérale	0	0	4	4	0	0	1	1
En puissance (P) + Pince latérale + Pince latérale	0	0	1	1	0	0	1	1
En puissance (P) + Pince latérale + En V	1	0	0	1	1	0	0	1
En puissance (P) + En V	1	0	0	1	1	0	0	1
En puissance pouce + En puissance pouce	16	1	4	21	7	1	2	10
En puissance pouce + Pince fine	4	1	2	7	2	1	2	5
En puissance pouce + Pince latérale	23	1	3	27	9	1	2	12

En puissance pouce + Sondage pouce	3	0	3	6	2	0	2	4
En puissance pouce + Maintien poignet	1	0	1	2	1	0	1	2
En puissance pouce + Support	1	1	0	2	1	1	0	2
En puissance pouce + Tripode	0	0	1	1	0	0	1	1
En puissance pouce + En V	2	0	0	2	2	0	0	2
En puissance 3 doigts	3	1	0	4	2	1	0	3
En puissance 3 doigts + Pince latérale	1	0	0	1	1	0	0	1
En puissance 3 doigts + Tripode	1	0	0	1	1	0	0	1
Pince fine	14	0	1	15	5	0	1	6
Pince fine + Pince latérale	2	0	0	2	2	0	0	2
Pince ciseaux	0	2	0	2	0	2	0	2
Pince ciseaux + Pince latérale	0	1	0	1	0	1	0	1
Pince latérale	75	4	7	86	12	2	3	17
Pince latérale + Pince latérale	6	0	0	6	3	0	0	3
Pince latérale + Sondage pouce	1	0	0	1	1	0	0	1
Sondage pouce	3	0	0	3	3	0	0	3
Maintien poignet	0	0	1	1	0	0	1	1
Tripode	3	1	0	4	2	1	0	3
Tripode(P)	1	0	0	1	1	0	0	1
En V	11	1	1	13	5	1	1	7
En V (P) + Pince latérale	1	0	0	1	1	0	0	1
En V support	0	1	0	1	0	1	0	1

Tableau 11 : Associations de postures manuelles correspondant à des postures composées (manipulations unimanuelles) uniquement ou également observées lors de manipulation bimanuelles.

Association de postures	Manipulation bimanuelle (N séquences)	Postures composées (N séquences)
Ciseaux annulaire + En puissance pouce	0	2
Crochet annulaire + Pince latérale	0	1
Sondage index + En puissance pouce	5	3
En puissance + Pince latérale	1	1
En puissance pouce + Pince latérale	24	3
En puissance pouce + Sondage pouce	2	4

Le répertoire était significativement plus diversifié chez les adultes, avec 53 associations de postures (N=34) et postures employées seules (N=20) (soit 75 % du répertoire), comparé à 24 (7 associations et 17 postures seules) (soit 33 % du répertoire) chez les subadultes (test du χ^2 de Pearson avec correction de Bonferroni, $p < 0,05$) et à 28 (17 associations et 9 postures seules) (soit 36 % du répertoire) chez les juvéniles (test du χ^2 de Pearson avec correction de Bonferroni, $p < 0,05$). En revanche, le nombre d'associations de postures et postures seules employées par individu n'était pas significativement différent entre les classes d'âge (moyenne_{adultes} \pm SEM = $9,1 \pm 0,8$; moyenne_{subadultes} \pm SEM = $6,5 \pm 0,5$; moyenne_{juvéniles} \pm SEM = $5,3 \pm 2,3$ (test de Kruskal-Wallis: $\chi^2=3.8142$, $df=2$, $p > 0,05$), confirmant le trop faible nombre de séquences par individu pour obtenir le répertoire à l'échelle individuelle.

Les postures préférées étaient inversées chez les juvéniles par rapport aux adultes, la *posture en puissance* occupant la première place, suivie de la *pince latérale*. Sur les 72 associations et postures seules du répertoire, 30 (42 %) d'entre elles n'étaient employées que par les adultes. Les juvéniles n'employaient jamais deux des *postures en précision* : la *posture en ciseaux avec le pouce* et la *posture en pince ciseaux*. De plus, dans les associations de postures incluant une posture manuelle en précision (*pince fine* ou *tripode*), elle était toujours associée à la *posture en puissance avec le pouce*. En revanche, les juvéniles étaient les seuls à employer cinq des associations impliquant le pied (soit 50 %) dont deux sur les trois impliquant le pied et les deux mains.

Le nombre d'associations de postures et postures seules employées par individu n' était pas significativement différent entre les mâles et les femelles (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $W=25$, $p>0,05$). La taille du répertoire était similaire entre les deux sexes avec 52 associations et postures seules employées chez les mâles et 48 chez les femelles (test du χ^2 de Pearson, $p>0,05$).

5. Comparaison des répertoires de manipulation entre milieu naturel (Manzano, RD Congo) et parc zoologique (Vallée des Singes, France)

5.1. Manipulations manuelles et podales

Le groupe de bonobos étudié à la Vallée des Singes (Gérard et al., 2022) était composé de 17 individus (11 femelles et 6 mâles ; 9 adultes, 2 subadultes et 6 juvéniles). La distribution des séquences entre les mâles et les femelles étaient similaires dans les deux études et correspondait aux distributions théoriques selon le nombre d'individus de chaque sexe (test du χ^2 de Pearson, $p>0,05$). En revanche, la distribution des classes d'âge différait entre les deux sites avec les adultes sur-représentés dans les séquences alimentaires à Manzano tandis que les juvéniles étaient sur-représentés à la Vallée des Singes (test du χ^2 de Pearson, $p<0,05$ à la Vallée des Singes) (Annexe 4.2).

Les séquences alimentaires observées à Manzano étaient significativement plus longues que celles de la Vallée des Singes (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $W=105273$, $p<0,001$, $moyenne_{RDC} = 54$ secondes, $moyenne_{VDS} = 15$ secondes). Aucune séquence avec manipulation buccale uniquement n'a été observée à Manzano tandis qu'elles représentaient 16,5 % des séquences à la Vallée des Singes. La fréquence des manipulations podales était significativement supérieure à Manzano comparée à la Vallée des Singes (test du χ^2 de Pearson, $p<0,001$) (1,1 % des séquences à la Vallée des Singes et 9,2 % à Manzano). De plus l'utilisation du pied se faisait toujours seule à la Vallée des Singes, les cas de manipulation impliquant un pied et une ou deux mains n'ont été observés qu'à Manzano. La saisie et le port à la bouche avec le pied n'ont également été observés qu'à Manzano. Enfin, les manipulations podales à la Vallée des Singes étaient indépendantes de la classe d'âge et du sexe tandis qu'elles étaient significativement plus fréquentes chez les juvéniles à Manzano.

5.2. Postures manuelles, podales et associations

D'après les courbes d'accumulation, le répertoire de manipulation décrit à la Vallée des Singes (Gérard et al., 2022), issu de 792 séquences (temps total : 3h30) et 42 items alimentaires manipulés, était complet contrairement à celui de Manzano (174 séquences, temps total : 2h36 et 18 items alimentaires) (Annexe 4.3). Malgré cela, le nombre d'associations de postures et de postures seules employées à Manzano était significativement supérieur à celui de la Vallée des Singes (test du chi² de Pearson, $p < 0,05$) ($N=2$ à Manzano, $N=49$ à la Vallée des Singes). Le nombre de postures manuelles employées par individu était significativement supérieur à la Vallée des Singes (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $W=87$, $p < 0,05$) mais ce résultat est à mettre en parallèle avec un nombre de séquences par individu significativement supérieur (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $W=3$, $p < 0,001$). Le répertoire des juvéniles était moins diversifié que celui des adultes dans les deux milieux : -39 % du répertoire chez les juvéniles dans les deux milieux (Manzano : 75 % chez les adultes et 36 % chez les juvéniles, Vallée des Singes : 88 % chez les adultes et 49 % chez les juvéniles).

Cinq postures manuelles observées à la Vallée des Singes n'étaient pas présentes dans le répertoire de Manzano : la *pince majeur*, le *sondage avec l'auriculaire* et les trois *postures de déplacement de l'item (deux ou trois doigts et index ou majeur)*. Inversement, deux des postures podales et 12 postures manuelles, dont les *mouvements manipulateurs avec le poignet et le bras*, observées à Manzano, n'ont jamais été observées à la Vallée des Singes. Au total, 26 des associations de postures et postures seules étaient communes aux deux répertoires (sur un total de 72 à Manzano et 49 à la VDS). Parmi les 46 associations de postures et postures seules non observées à la Vallée des Singes (Annexe 4.4), on trouvait deux postures podales employées seules ainsi que toutes les associations impliquant le pied ($N=10$) et neuf postures manuelles employées seules ainsi que les associations impliquant ces postures ($N=16$). Les neuf autres associations absentes du répertoire à la Vallée des Singes impliquaient pourtant des postures manuelles utilisées par le groupe. Trois d'entre elles impliquaient l'utilisation de la *pince fine*. De la même façon, parmi les associations non observées à Manzano mais présentes à la Vallée des Singes ($N=18$), 14 d'entre elles étaient composées de postures manuelles existantes dans le répertoire de Manzano. Cinq d'entre elles étaient spécifiques à l'utilisation d'outils. Ainsi, trois postures manuelles parmi les huit spécifiquement utilisées dans un contexte d'utilisation d'outils à la Vallée des Singes étaient

présentes dans le répertoire en milieu naturel, malgré l'absence d'utilisation d'outils en contexte alimentaire : la *posture de maintien*, l'association entre les deux *postures en puissance (avec et sans le pouce)* et l'association entre la *posture en puissance avec le pouce* et le *tripode*.

Les postures préférées étaient identiques dans les deux sites : *pince latérale* et *posture en puissance*. En revanche, la troisième posture préférée à Manzano était la *pince fine*, ce qui différait de la Vallée des Singes où la *posture en ciseaux* occupait cette place, la *pince fine* étant la suivante. Les postures composées, dans les cas où l'item était séparé en deux morceaux, étaient plus fréquentes et diversifiées à Manzano (N=8/174 avec six associations de postures) qu'à la Vallée des Singes (N=2/792 avec deux associations de postures).

Discussion

Les capacités manipulatoires du bonobo ont été peu étudiées en milieu naturel malgré des capacités morpho-fonctionnelles et cognitives équivalentes à celles du chimpanzé, comme l'ont démontré les études menées en captivité (Bardo et al., 2015, 2016; Gruber et al., 2010; Neufuss et al., 2017; Visalberghi et al., 1995). Cette étude apporte donc une première description du répertoire de manipulation de cette espèce en milieu naturel, en contexte alimentaire, sans utilisation d'outil et en incluant la diversité observable des aliments et des supports de manipulation (branches de diamètre variable, lianes, sol, etc.) rencontrés dans leur environnement à la saison étudiée. Nous avons ainsi pu détailler un répertoire large et varié, incluant les postures manuelles en précision et en puissance habituellement décrites chez les chimpanzés et les bonobos en captivité mais également des postures manuelles n'ayant jamais été décrites ou uniquement chez l'humain. Malgré son caractère incomplet qui devra être enrichi de données supplémentaires, ce répertoire était plus diversifié qu'en captivité, avec une utilisation de postures podales plus fréquentes et plus nombreuses. Néanmoins, des similitudes ont été mises en évidence entre les deux groupes, avec notamment la diversification du répertoire de manipulation avec l'âge dans les deux milieux et des postures préférées identiques malgré les contraintes du milieu différentes.

1. Un répertoire plus large en milieu naturel

En raison d'un environnement naturel plus riche, incluant une grande diversité d'aliments manipulés et des supports variés, nous nous attendions à observer des différences intraspécifiques avec notamment des postures plus diversifiées que celles employées en captivité. Le répertoire décrit dans cette étude a permis de confirmer cette hypothèse malgré son caractère incomplet et une diversité d'aliments moins large (N=18) que celle étudiée en parc zoologique (N=43). De plus, les conditions d'arboriculture étant plus présentes en milieu naturel et faisant l'objet d'un biais dans nos observations, le répertoire obtenu risque d'être peu représentatif des manipulations au sol. Il devra donc être complété en analysant une plus grande quantité de séquences alimentaires et d'aliments manipulés, y compris au sol. Néanmoins, nous avons déjà pu décrire 28 postures manuelles employées dans 72 combinaisons (i.e., utilisées seules ou en association). Le passage d'une posture manuelle à une autre (i.e., mouvements intramanuels) n'a pas été analysé en parc zoologique (**Chapitre 3**) et en milieu naturel mais feront l'objet d'une future étude.

Comparé aux 22 postures et 49 combinaisons décrites à la Vallée des Singes (Gérard et al., 2022), le répertoire en milieu naturel est donc plus diversifié et inclut cinq postures manuelles n'ayant jamais été décrites chez les grands singes dont deux seulement ont été décrites chez l'humain : *baseball grip* (Benbow, 1997) et *adapted tripod* (Marzke, 1997). L'utilisation de ces deux postures par les bonobos souligne leur aptitude à manipuler des objets avec une grande précision malgré une morphologie manuelle différente de celle de la main humaine. Parmi les trois postures qui n'ont jamais été décrites dans la littérature, deux ont été seulement observées avec un item alimentaire particulier, le fruit de *Musanga cecropioides* (Annexe 4.1). Ce fruit est de taille moyenne (11x5 cm en moyenne) et est semi-rigide donc se tord et se rompt facilement (observations personnelles). L'absence de description de ces postures dans la littérature souligne l'importance de l'étude des variations intraspécifiques entre les groupes étudiés et pourrait suggérer un processus de manipulation développé en réponse aux contraintes environnementales (variété des supports de manipulation et des caractéristiques morphométriques des aliments). Cependant, l'absence d'utilisation de ces postures avec d'autres aliments pourrait être lié au faible nombre d'aliment inclus dans cette étude (N=18 mais ces aliments représentent 69 % du temps d'alimentation, **Chapitre 1**) et cette hypothèse devra être explorée en évaluant le lien entre

les caractéristiques morphométriques des aliments, le support et le processus de manipulation (données à compléter et analyser).

Enfin, la dernière posture nouvellement décrite est la *posture en support*, où l'item est posé sur la face médiale ou le dos de la main. Cette posture passive, avec laquelle l'item n'est pas réellement saisi, n'a pas été observée à la Vallée des Singes et n'a pas été décrite dans les précédentes études. L'emploi du pied était également plus fréquent en milieu naturel, et était inclus dans des associations avec manipulations uni et bimanuelles. Aucune saisie directe avec la bouche n'a été observée à Manzano. Ces trois résultats peuvent être liés à une longueur de séquence alimentaire plus élevée en milieu naturel et à une compétition intragroupe plus réduite. La sécurisation rapide des ressources n'étant, de ce fait, pas nécessaire à Manzano lors de nos observations, l'emploi de postures passives et du pied ainsi qu'une manipulation plus longue des items alimentaires étaient possibles sans risque élevé de vol alimentaire par des congénères. Cette interprétation est néanmoins à confirmer en évaluant plus précisément la compétition alimentaire intragroupe dans chaque milieu (e.g., Staes et al., 2022). L'ensemble de ces résultats confirme l'importance de prendre en compte le contexte environnemental et social dans les études sur les processus de manipulation, avec ou sans outils et sur les stratégies de recherche alimentaire dans leur ensemble. Ces facteurs sont en effet essentiels à la compréhension des variations intra et interspécifiques observées et permettent d'améliorer la construction des scénarios sur l'évolution des hominidés en réponse aux contraintes environnementales et sociales (Byrne, 2007; Heldstab et al., 2016; Schuppli et al., 2012; van Schaik et al., 1999).

2. Postures préférées et similitudes au sein du genre Pan

Comme décrit en captivité et chez le chimpanzé, notre hypothèse proposait l'existence d'un répertoire large et incluant une grande variété de postures manuelles, incluant précision et puissance. Nous avons en effet retrouvé la même diversité de catégories de postures manuelles que celles décrites chez le chimpanzé et le bonobo en captivité. Malgré des différences importantes entre les répertoires en milieu naturel et en captivité, les postures préférées par les bonobos étaient les mêmes : la *pince latérale* et la *posture en puissance avec sans le pouce opposé*. Ces résultats sont cohérents avec de précédentes études dans lesquelles les bonobos utilisent plus fréquemment la *pince latérale* dans des cas d'utilisation

d'outils fins (Bardo et al., 2016) ou de manipulation de petits objets (Christel et al., 1998). L'emploi de la *posture en puissance* semble associé à la manipulation d'objets de grande taille, comme décrit chez le chimpanzé (Pouydebat et al., 2011), car elle n'est pas ou peu présente dans les études focalisées sur de petits objets. Ce résultat souligne donc l'importance d'inclure dans les études sur la dextérité manuelle (expérimentales notamment) des objets de tailles aussi diverses que ceux rencontrés naturellement dans l'environnement pour obtenir un aperçu le plus exhaustif possible des capacités manipulatoires de l'espèce et en comprendre l'évolution. La troisième posture préférée différait entre les deux groupes : la *posture en ciseaux* à la Vallée des Singes et la *pince fine* à Manzano. La *pince fine* étant la posture la plus précise du répertoire et la posture préférée chez les chimpanzés et les humains pour la manipulation d'objets de petite taille (Christel, 1993; Pouydebat et al., 2011), ce résultat confirme la capacité des bonobos à employer cette *posture de précision*, comme décrit dans de précédentes études (Bardo et al., 2016; Christel, 1993; Christel et al., 1998), proche de celle décrite chez l'humain, malgré des contraintes morphologiques différentes. En effet, les doigts des bonobos sont proportionnellement plus longs et le pouce plus court que chez l'humain et leur muscle long fléchisseur du pouce est réduit (Marzke & Wullstein, 1996; Susman, 1998; van Leeuwen et al., 2018). L'utilisation de cette posture de façon aussi fréquente en milieu naturel souligne également la proximité des contraintes morphologiques et des capacités manipulatoires entre les deux espèces du genre *Pan*. Ce résultat confirme le fait que l'absence de description d'une utilisation d'outil en contexte alimentaire par les bonobos n'est pas en lien avec des capacités morpho-fonctionnelles différentes et que leur flexibilité manipulatoire semble suffire à exploiter les ressources alimentaires rencontrées dans leur milieu. Cette affirmation est renforcée par le fait que des associations de postures manuelles exclusivement utilisées lors de l'utilisation d'outils à La Vallée des Singes ont été observées à Manzano.

L'emploi de postures composées dans les deux groupes confirme également la capacité de cette espèce à effectuer des mouvements de haute coordination avec différenciation de chacun des doigts (Fragaszy & Crast, 2016), comme décrit chez plusieurs espèces de PNHs (e.g., *digit role differentiation* et *compound grips* chez les gorilles (*Gorilla gorilla beringei*) respectivement dans Byrne et al., 2001 et Neufuss et al., 2018; *unimanual multitasking* chez les chimpanzés dans Corp & Byrne, 2002; *compound grips* chez les macaques (*Macaca mulatta*) dans Macfarlane & Graziano, 2009 et chez les capucins dans

Jones & Fragaszy, 2020). Ainsi, la proximité du répertoire entre les deux espèces du genre *Pan* et leur capacité commune à effectuer des manipulations en précision, proches de celle employées chez l'humain, suggèrent l'existence de ce trait morphologique et comportemental chez l'ancêtre commun au genre *Homo* et au genre *Pan* il y a environ quatre à huit millions d'années (Tocheri et al., 2008).

3. Une diversification du répertoire avec l'âge mais pas avec le sexe

Notre dernière hypothèse était l'existence d'un répertoire plus diversifié chez les adultes que chez les juvéniles et l'absence de différence entre les sexes. Nos résultats ont confirmé ces hypothèses dans les deux groupes, le sexe n'ayant pas d'effet et le répertoire de manipulation des juvéniles était moins diversifié que celui des adultes. Ces résultats doivent néanmoins être confirmés après acquisition de nouvelles séquences alimentaires impliquant des subadultes et des juvéniles à Manzano, sous-représentées dans cette étude. En effet, le biais vers les adultes dans les données actuelles pourrait sous-estimer la taille du répertoire chez ces deux classes d'âges, malgré nos précautions pour pondérer les résultats par le nombre d'individus. Cependant, une sur-représentation des juvéniles dans les données de la Vallée des Singes a également conduit à ce résultat. A ce stade, nos observations ont montré que, malgré leur capacité à utiliser des postures manuelles en précision dans les deux groupes (la *pince fine* et le *tripode*), les juvéniles n'employaient pas la totalité des *postures de précision* utilisées par les adultes. De plus, les *postures de précision* étaient toujours associées à la *posture en puissance* lors des manipulations bimanuelles. Ainsi, la coordination bimanuelle pour des manipulations en précision avec les deux mains, comme dans le cas de la *pince fine* associée à la *pince latérale* chez les adultes, semble se développer plus tardivement durant l'ontogénèse. L'utilisation du pied, pouvant être associée à des manipulations uni ou bimanuelles, était également plus fréquente chez les juvéniles. Ces résultats confirment la complexité des manipulations en précision comparativement aux postures en puissance et sont en accord avec de précédentes études sur le chimpanzé qui ont montré une maturation de la dextérité manuelle avec l'âge, notamment sur les manipulations en précision, la coordination bimanuelle et la différenciation de chaque doigt (Butterworth & Itakura, 1998; Corp & Byrne, 2002; Pouydebat et al., 2011). L'acquisition de ces nouvelles postures par les jeunes et les mécanismes d'apprentissage de ces comportements (Corp & Byrne, 2002; Hayashi et al., 2006) restent à explorer, sur le modèle des études réalisées chez les jeunes

chimpanzés sur l'apprentissage de l'utilisation des outils par observation de la mère (Biro et al., 2003; Lonsdorf, 2005). Cette compréhension des stratégies sociales associées au développement des compétences écologiques est nécessaire pour améliorer notre vision globale des mécanismes socio-écologiques en jeu dans les groupes sociaux actuel et fossiles, y compris humains (Schuppli et al., 2012).

Conclusion

Une grande dextérité manuelle et une variabilité importante des comportements de manipulation, avec ou sans utilisation d'outils, offrent une possibilité d'accès à des ressources alimentaires diversifiées et augmente ainsi le potentiel de flexibilité alimentaire des espèces. L'étude de l'étape de manipulation de l'aliment avant sa consommation est donc nécessaire pour améliorer notre compréhension des stratégies de recherche alimentaire et de leur évolution chez les hominidés actuels et fossiles. Cette étude est complémentaire avec le répertoire de manipulation décrit précédemment en parc zoologique (Gérard et al., 2022, **Chapitre 3**), et révèle un répertoire plus vaste et diversifié en milieu naturel avec des postures manuelles non décrites dans la littérature et spécifiques à la manipulation de certains aliments. Ces résultats soulignent l'importance d'étudier les différences intraspécifiques existant chez cette espèce afin d'évaluer la flexibilité des comportements manipulateurs des bonobos, en fonction des groupes étudiés et de leur environnement. L'inclusion d'aliments supplémentaires et l'étude du lien entre les caractéristiques morphométriques des aliments manipulés et les stratégies de manipulation adoptées seront nécessaires pour compléter cette étude. La manipulation des aliments devra alors être considérée comme un processus dynamique et séquentiel afin d'identifier des stratégies distinctes, évaluer l'existence d'un compromis entre effort de manipulation et efficacité, et réaliser un comparatif avec les résultats obtenus en parc zoologique (**Chapitre 3**). Cette méthode pourra également être complétée par une analyse de la biomasse ingérée (masse par bouchée) et des apports nutritionnels obtenus par l'individu grâce à chaque séquence de manipulation. L'objectif de la manipulation étant d'acquérir des aliments afin de répondre aux besoins nutritionnels, ce lien direct entre écologie alimentaire et manipulation est important et a été prévu au début du projet (collecte d'aliments et analyses nutritionnelles en RD Congo) mais n'a pas pu aboutir en raison de la crise sanitaire.

Discussion générale



Savane arbustive à Manzano, RD Congo (©C. Gérard)

La disponibilité des ressources est un paramètre central pour comprendre les stratégies socio-écologiques mises en place par les espèces dans leur environnement. Pour les espèces du genre *Pan* en particulier, la différence de stabilité des ressources entre les environnements occupés par les bonobos et les chimpanzés est l'une des hypothèses principales pour expliquer les différences de relations sociales et de comportements d'utilisation d'outils en milieu naturel. En effet, malgré des capacités de manipulation d'outils très proches en captivité (parcs zoologiques et sanctuaires), les bonobos en utilisent très peu en milieu naturel et pas en contexte alimentaire. Cependant, cette dichotomie entre les deux espèces est limitée par le fait qu'il existe une grande variabilité de ces comportements chez le chimpanzé en milieu naturel et que notre connaissance actuelle de la variation intraspécifique chez le bonobo est très réduite. En effet, en raison d'un nombre réduit de groupes étudiés et de la faible diversité des habitats dans les principaux sites d'étude, peu d'informations sont disponibles sur la flexibilité écologique et comportementale de cette espèce. Pourtant, ces connaissances sont nécessaires pour la compréhension des mécanismes évolutifs ayant eu lieu dans la lignée des hominidés, le genre *Pan* étant le taxon phylogénétique le plus proche de l'espèce humaine et possédant des traits morphologiques retrouvés dans les indices fossiles des premiers hominidés. Ces informations participent aussi à l'amélioration des projets de conservation *in situ* pour ces deux espèces en danger d'extinction en permettant d'anticiper la réponse écologique et comportementale des individus aux modifications environnementales. Elles ont également un rôle majeur pour la conservation *ex situ* en améliorant notre connaissance des besoins physiologiques et comportementaux des espèces hébergées.

Ce travail de thèse avait pour objectif d'explorer les stratégies de recherche et d'acquisition alimentaire chez les bonobos dans deux environnements très différents en termes de variabilité saisonnière et de diversité écologique des ressources disponibles. Quatre questionnements ont été étudiés de façon complémentaire en milieu naturel et en parc zoologique :

- **Quoi ?** Quels aliments sont recherchés et consommés ? Quelles caractéristiques de ces aliments peuvent expliquer leur sélection parmi les espèces disponibles ?

- **Quand ?** La recherche alimentaire est-elle variable au cours du temps ? Suit-elle une variabilité saisonnière concomitante à la disponibilité de certaines ressources alimentaires ?
- **Où ?** Quel type d'habitat est privilégié pour cette recherche ?
- **Comment ?** Lorsque les aliments sont localisés, comment sont-ils acquis ?

L'originalité de notre approche tenait au fait d'étudier de manière transversale deux thématiques de recherche habituellement traitées séparément : l'écologie alimentaire et les capacités de manipulation. La saisie, l'extraction, la stabilisation et/ou la transformation des aliments composent la phase finale de la recherche alimentaire, juste avant la consommation, et font donc partie intégrante des stratégies mises en place pour accéder aux ressources. Cette étape d'acquisition est particulièrement décisive chez les grands singes dont les capacités de manipulation, plus variées et complexes que celle des autres mammifères (e.g., Bardo et al., 2017; Byrne et al., 2001; Christel, 1993; Christel et al., 1998; Crast et al., 2009; Jones-Engel & Bard, 1996; Marzke & Wullstein, 1996; Napier, 1960; Neufuss et al., 2018; Pouydebat et al., 2009, 2011), leur procurent un avantage majeur pour l'extraction d'aliments peu accessibles. Le développement des capacités de manipulation augmente ainsi la diversité des aliments potentiellement consommables et constitue un facteur non négligeable dans la sélection alimentaire. Ces capacités, bien que présentes dans la littérature concernant l'utilisation d'outils chez les grands singes (e.g., Bardo et al., 2017, 2018; Marzke & Wullstein, 1996; Pouydebat et al., 2009) (voir aussi chez les capucins : e.g., Byrne & Suomi, 1996; Truppa et al., 2019), ne sont que peu décrites en dehors de ce contexte d'utilisation d'outils (mais voir Butterworth & Itakura, 1998; Jones-Engel & Bard, 1996; Pouydebat et al., 2011; Tonooka & Matsuzawa, 1995) et apparaissent comme une pièce manquante dans les études sur l'écologie alimentaire car le lien direct avec les stratégies de recherche alimentaire est rarement réalisé. Nous avons donc choisi une approche innovante et pluridisciplinaire associant dans un même projet des concepts et des méthodologies relevant de l'écologie fondamentale et l'anatomie fonctionnelle. Ces ponts encore très peu existants entre écologie forestière (diversité végétale, fructification, saisonnalité), écologie alimentaire (utilisation de l'habitat, variations du régime, sélection alimentaire) et capacités morpho-fonctionnelles pour la préhension/manipulation de ces aliments avant consommation sont essentiels pour avoir une vue d'ensemble des stratégies écologiques mises en place, depuis la localisation des aliments

jusqu'à leur acquisition (saisie, manipulation et transformation éventuelle) puis leur consommation.

L'ensemble de ce travail a permis de mettre en évidence une grande amplitude de variations écologiques et comportementales chez les bonobos. Les résultats de chaque chapitre ayant déjà été discutés en détails dans les parties correspondantes, ils seront abordés dans la suite de cette discussion en regard des deux enjeux majeurs dans lesquels cette étude s'inscrit, à savoir la conservation (*in et ex situ*) de cette espèce menacée et la compréhension de l'évolution des hominidés, sans néanmoins proposer de plan de gestion ou de scénario évolutif à proprement parler. Nous verrons comment les nouvelles informations apportées sur les stratégies de recherche alimentaire de cette espèce peuvent y contribuer, principalement à l'échelle du bonobo mais également à l'échelle du genre *Pan*, en comparant nos résultats avec ceux de la littérature sur le chimpanzé dans des habitats variés. Nous soulignerons notamment l'émergence de questionnements complémentaires qui pourront être explorés ultérieurement.

Une capacité d'adaptation aux ressources présentes dans l'environnement (Quoi ?)

Plus une espèce est spécialisée dans son régime alimentaire, plus son adaptabilité à différents environnements est limitée. Parmi les primates, l'espèce humaine est la moins spécialisée sur le plan écologique (Hladik, 1975) et est capable de collecter, transformer et consommer une large gamme d'aliments (Southgate, 1991; Ungar & Teaford, 2002). Or, la grande diversité, principalement en fruits mais également en feuilles, tiges, fleurs, écorces, insectes et autres produits d'origine animale, également incluse dans le régime alimentaire des deux espèces du genre *Pan*, offre *a priori* une large possibilité de combinaisons alimentaires. L'étude de cette flexibilité chez les grands singes modernes est intéressante pour comprendre l'évolution des stratégies de recherche alimentaire dans la lignée des hominidés, contribuer à l'identification du régime des hominidés fossiles et rechercher les déterminants physiologiques, écologiques, sociaux et culturels ayant menés au régime généraliste, et variable d'une population à l'autre, observé chez l'humain moderne (Conklin-Brittain et al., 2002; Milton, 1993; Rodman, 2002).

Nos études menées dans un environnement de mosaïque forêt-savane, peu représenté dans l'aire de répartition des bonobos et dans la littérature, ont montré la capacité des bonobos à s'adapter et à exploiter des ressources alimentaires présentes dans des milieux différents des forêts continues majoritairement fréquentées par l'espèce. Deux espèces de savane ont en effet été identifiées dans le régime alimentaire des bonobos et la diversité des aliments consommés sur quatre années consécutives se situait dans la fourchette décrite dans les différents sites de blocs forestiers (**Chapitre 1**). Néanmoins, seules 20 espèces végétales composaient 90 % du régime alimentaire en temps d'alimentation avec une nette dominance des genres *Dialium* et *Musanga*. Ces résultats obtenus en milieu naturel entre 2016 et 2020 complètent la première liste alimentaire obtenue sur ce site entre 2010 et 2014 (Narat, 2014) et permettent d'approfondir notre compréhension des stratégies de recherche alimentaire par les bonobos de Manzano. La variabilité des ressources consommées par les bonobos dans les différents sites d'étude indiquent une flexibilité écologique et alimentaire proche de celle décrite chez les chimpanzés occupant des habitats très diversifiés (Badrian & Malenky, 1984). Cette flexibilité est à la fois écologique et comportementale et le fruit de *Musanga cecropioides* en est une parfaite illustration. Cette espèce pionnière caractéristique des milieux en transition (dégradés ou non-matures) (Gourlet-Fleury et al., 2013; Maley & Brenac, 1998) est fortement consommée par les bonobos de Manzano. Son fruit présente des caractéristiques morphologiques très particulières et nos résultats ont montré que certaines postures manuelles présentes dans le répertoire de manipulation des bonobos de Manzano n'étaient employées que pour la manipulation de cet aliment. Ces résultats seront à étayer avec des données complémentaires mais cet aliment typique du milieu étudié, fréquemment consommé et associé au développement de nouvelles postures pour le manipuler révèle une remarquable adaptabilité écologique et comportementale des bonobos à l'environnement.

Cette flexibilité a également été confirmée en parc zoologique avec la mise en évidence d'une consommation opportuniste d'espèces autochtones naturellement présentes dans l'enclos, en complément de la ration quotidiennement distribuée (**Chapitre 2**). La capacité des bonobos à exploiter des ressources *a priori* peu répandues dans leur aire de répartition (espèces de savane), voire absentes (espèces autochtones du Poitou), est un résultat majeur pour plusieurs raisons. Il confirme la flexibilité comportementale et alimentaire de cette espèce, capable d'étendre ou de développer ses stratégies écologiques face à des

environnements diversifiés. Cette propension à adapter leur régime alimentaire aux ressources disponibles a été montrée chez le chimpanzé, notamment dans des habitats mosaïque forêt-savane (voir Lindshield et al., 2021 pour une revue de littérature). La faculté des deux espèces du genre *Pan* à modifier leur régime alimentaire en fonction des ressources disponibles pourrait constituer l'un des moyens de limiter la compétition intragroupe (parallèlement à la dynamique sociale de fission-fusion notamment) et intergroupe mais également la compétition interspécifique en limitant le chevauchement des niches écologiques entre les espèces (e.g., entre chimpanzés et gorilles sympatriques : Tutin et al., 1991; Tutin & Fernandez, 1993; Yamagiwa & Basabose, 2006).

Les délais d'apprentissage qui ont mené à l'exploitation de ces ressources restent néanmoins à explorer. En effet, la composante temporelle est importante dans la définition de la flexibilité comportementale : la modification comportementale est supposée rapide, réversible et apporter un avantage dans un contexte immédiat, sans nécessairement être conservé dans le temps (Chevin et al., 2010). Ce critère est particulièrement important dans le contexte de changement environnemental rapide rencontré actuellement et dans lequel les espèces pourraient être confrontées à des environnements de plus en plus éloignés écologiquement de leur habitat optimal (Chevin et al., 2010).

La conservation *ex situ* est également concernée par nos résultats, et le parc zoologique de la Vallée des Singes qui a accueilli ces travaux avec enthousiasme est très demandeur de ces études éco-éthologiques précieuses pour l'amélioration des méthodes zootechniques mises en place pour les espèces hébergées. L'importance de la contribution nutritionnelle et comportementale des aliments consommés de façon opportuniste dans l'enclos extérieur encourage à renforcer le comportement actuel d'enrichissement de l'enclos intérieur avec des branches d'espèces autochtones lorsque les conditions climatiques limitent le temps passé en extérieur. L'évaluation quantitative des apports nutritionnels représentés par ces aliments peut également contribuer de manière importante à l'ajustement de la ration chez les différentes espèces hébergées et à la sélection des aliments distribués. De façon plus générale, la composante nutritionnelle des aliments consommés par les bonobos en parc zoologique et en milieu naturel et les facteurs de sélection impliqués restent encore à explorer (Hohmann et al., 2006).

Un régime alimentaire flexible dans le temps (Quand ?)

La disponibilité alimentaire dans un environnement donné est souvent étudiée de façon générale, en rassemblant l'ensemble des ressources consommées par l'espèce étudiée dans un indice unique afin d'évaluer sa variabilité dans le temps ou la différence de disponibilité alimentaire globale entre deux sites distincts. Pourtant, tous ces aliments ne sont pas équivalents, d'un point de vue qualitatif (i.e., valeur nutritionnelle et gustative) ou quantitatif (i.e., proportion dans le régime global). La réponse écologique et comportementale de l'espèce aux variations spatio-temporelles de chaque aliment est donc susceptible de différer selon l'importance de chacun d'entre eux dans le régime. Nos résultats ont ainsi montré que la variabilité temporelle des stratégies alimentaires adoptées par les bonobos en mosaïque forêt-savane, semble plutôt suivre le cycle de fructification de quelques aliments particulièrement sélectionnés (i.e., *Dialium angolense* en particulier) et non la disponibilité alimentaire globale dans l'habitat (**Chapitre 1**). Ces résultats devront néanmoins être confirmés avec un suivi phénologique plus exhaustif à Manzano. Les études en forêt continue ont également montré l'importance de certains aliments (dont le genre *Dialium*) dominant le régime alimentaire des bonobos à des périodes précises (Badrian & Malenky, 1984; Hohmann et al., 2006; Kano & Mulawwa, 1984). L'importance du genre *Dialium* et le caractère saisonnier de sa consommation ont précédemment été démontrés chez les chimpanzés et certaines populations humaines sympatriques (e.g., Goné Bi & Wittig, 2019; Hockings et al., 2020; Krief et al., 2004) ainsi que chez les gorilles (Rogers et al., 1998). La sélection intensive des fruits du genre *Dialium* lorsqu'ils sont disponibles pourrait être associée à sa forte teneur en protéines et en sucres solubles (Beaune, Bretagnolle, Bollache, Hohmann, et al., 2013) mais cette hypothèse devra être testée à Manzano, en comparaison des autres aliments disponibles.

Un suivi phénologique approfondi et ciblé sur ces espèces majeures dans chaque site d'étude est donc primordial pour aller plus loin dans notre compréhension des modalités de sélection alimentaire par les bonobos et des stratégies alternatives mises en place en période de raréfaction de ces ressources particulières. L'intégration d'aliments de réserve, décrite chez les autres espèces de grands singes (Furuichi et al., 2001; Harrison & Marshall, 2011; Lambert, 2007; Marshall & Wrangham, 2007) a déjà été suggérée mais non démontrée dans de précédentes études sur les bonobos (Harrison & Marshall, 2011; Serckx et al., 2015). Nos résultats à Manzano ont montré une augmentation de la diversité alimentaire lors de la baisse

de consommation des fruits de *Dialium angolense* (**Chapitre 1**). Cette différence entre les deux périodes pourrait alors correspondre à des stratégies de recherche alimentaire différentes : l'une serait orientée vers la recherche d'une ressource en particulier (i.e., *Dialium angolense* serait alors un aliment préféré) et l'autre, plus opportuniste, serait compatible avec l'inclusion d'aliments de réserve, notamment des herbacées terrestres (tiges d'*Haumania liebrechtsiana*), comme décrit chez plusieurs groupes de chimpanzés (Basabose, 2002; Tutin & Fernandez, 1993). La confirmation de ces hypothèses à Manzano nécessitera néanmoins un effort d'observation plus intense, régulier et répété sur un plus grand nombre d'années. Le biais d'arboricole pour les observations en milieu naturel, concernant aussi bien le régime alimentaire que le répertoire de manipulation, peut également être important et il sera nécessaire de le limiter lors des futures observations et de le prendre en compte dans les analyses. La faible consommation des tiges d'*Haumania liebrechtsiana* lors des périodes de consommation des fruits de *Dialium angolense* pourra alors être vérifiée ainsi que la représentativité du répertoire de manipulation alimentaire au sol. Une stratégie de recherche alimentaire similaire a été observée à la Vallée des Singes, avec la consommation des espèces les plus abondantes en période de raréfaction des ressources alimentaires (automne) et une consommation plus diversifiée et probablement plus sélective au printemps. La confirmation de ces résultats à Manzano et à La Vallée des Singes pourrait indiquer que les mécanismes de sélection alimentaire seraient maintenus entre les environnements (consommation des ressources abondantes en période de raréfaction des aliments préférés et sélection d'aliments préférés ayant une composition nutritionnelle spécifique). Ces mécanismes seraient alors suffisamment généralisables pour s'adapter à des ressources de nature différente (espèces de forêt tropicale, de savane ou milieu tempéré) entre les environnements.

Les conséquences physiologiques des changements d'alimentation seront à explorer en regard des différences éventuelles d'apports nutritionnels de chaque régime. En effet, les temps d'alimentation représentent une méthode plus précise que les analyses fécales et très informative quant à l'importance des différents aliments mais elle n'apporte à elle seule aucun renseignement sur la quantité de biomasse ingérée et devra être complétée par un protocole permettant d'estimer cette biomasse (i.e., recensement du nombre de bouchées). Ce volet complémentaire sera un atout dans la compréhension du maintien des fonctions physiologiques des individus au cours du temps, malgré ces changements alimentaires

répétés. L'enjeu principal est de savoir si les bonobos maintiennent un apport nutritionnel constant tout au long de l'année ou si l'un ou l'autre des régimes alimentaires leur impose une période de carence nutritionnelle et/ou de stress physiologique, comme chez le chimpanzé où le niveau de cortisol urinaire, indicateur du stress aigu et/ou chronique chez un individu, semble inversement corrélé à la disponibilité alimentaire tandis que le niveau de peptide C, dérivé de la proinsuline et indicateur de la balance énergétique d'un individu, y est positivement corrélé (Conklin-Brittain, 2006; Emery Thompson et al., 2009; Muller & Wrangham, 2004; Wessling, Deschner, et al., 2018). Ce complément est nécessaire pour préciser le type de ressources et d'habitats dont dépendent les bonobos et attirer l'attention sur des zones géographiques spécifiques pour les projets de conservation. Ces protocoles devront également être mis en place à la Vallée des Singes pour permettre de confirmer la dynamique de sélection des aliments opportunistes et d'évaluer l'apport nutritionnel de ces aliments pour les bonobos hébergés afin d'affiner les rations alimentaires.

Une possibilité d'adaptation à des habitats sub-optimaux (Où ?)

Les bonobos semblent donc capables d'adapter leurs stratégies de recherche alimentaire aux ressources disponibles dans l'environnement. Ces résultats sont extrêmement intéressants pour les enjeux de conservation car ils suggèrent une possibilité d'adaptation à des environnements plus diversifiés et fragmentés que les habitats de forêt continue. La capacité d'adaptation d'une espèce est actuellement centrale pour les problématiques de conservation puisqu'elle détermine sa réponse comportementale et écologique face aux perturbations environnementales imposées par les activités anthropiques (Beever et al., 2017). La fragmentation de l'habitat étant l'une des menaces les plus importantes actuellement pour la majorité des PNHs (Marsh & Chapman, 2013), dont les bonobos (IUCN, 2016a), l'apport d'informations sur cette espèce dans un habitat fragmenté et sur les paramètres modulables dans leurs stratégies écologiques est prioritaire.

Certaines espèces végétales ont été identifiées comme majeures dans le régime alimentaire des bonobos en milieu naturel (dont *Dialium angolense*, **Chapitre 1**), dans plusieurs sites d'étude, augmentant ainsi la fréquence d'occupation des zones les hébergeant (i.e., forêts mixtes à sous-bois ouvert à Manzano, **Chapitre 1**) et rendant ces espaces prioritaires pour les stratégies de protection de l'espèce. De plus, une précédente étude

réalisée sur la même communauté de bonobos à Manzano a révélé une utilisation préférentielle des habitats forestiers les moins fragmentés (Pennec et al., 2020), comme précédemment décrit chez les chimpanzés dans des environnements similaires de mosaïque forêt-savane (McGrew et al., 1988; Pruett & Bertolani, 2009). Ainsi, si ces habitats en mosaïque peuvent héberger des bonobos, il est probable que le niveau de fragmentation doit rester limité pour assurer leur survie, mais ce seuil reste encore peu connu (McGrew et al., 1988). Une différence saisonnière d'utilisation de l'habitat entre la saison sèche et la saison humide a également été montrée à Manzano, la saison sèche étant associée à une réduction de la diversité en fruits consommés et de la distribution spatiale ainsi qu'à un taux de fréquentation supérieur des forêts éparses à sous-bois de Marantacées par les bonobos (Pennec et al., 2020). Cette précédente étude et celle menée au cours de cette thèse (**Chapitre 1**) montrent une modification d'utilisation de l'habitat associée à un changement alimentaire mais les résultats diffèrent probablement en raison des périodes de temps étudiées qui ne sont pas similaires : l'une fait la distinction entre saison sèche et saison des pluies, sur la base des relevés pluviométriques, tandis que notre étude se concentre directement sur les périodes de changement alimentaire, sur la base des observations comportementales directes et durant lesquelles la pluviométrie ne diffère pas significativement (**Chapitre 1**). Néanmoins, ces deux études confirment le lien entre alimentation et utilisation de l'habitat, les deux variant conjointement dans le temps.

Le site de Manzano représente un intérêt majeur dans la mesure où il apporte une diversité d'habitat dans le champ d'études sur les bonobos (voir aussi Serckx et al., 2015; Thompson, 1997) et contribue ainsi à explorer les différences intraspécifiques, notamment concernant l'alimentation et l'utilisation de l'habitat, chez cette espèce. Les capacités d'adaptation des deux espèces du genre *Pan* à des environnements plus ouverts que la forêt continue constitue une information essentielle pour les études sur l'évolution des hominidés (Lindshield et al., 2021). En effet, les études paléanthropologiques ont révélé qu'une partie au moins des premiers hominidés occupaient des environnements de mosaïque forêt-savane (*savanna hypothesis*, voir Domínguez-Rodrigo, 2014 pour une revue de littérature). Ainsi l'occupation de cet habitat par les grands singes actuels représente une occasion unique d'explorer les possibilités écologiques et comportementales offertes aux hominidés par ce type d'environnement ainsi que les contraintes auxquelles ils ont pu faire face. La

compréhension des stratégies développées actuellement par les chimpanzés et les bonobos dans des environnements similaires à ceux des premiers hominidés peuvent ainsi aider à reconstruire les scénarios évolutifs depuis ces ancêtres lointains.

Des capacités morpho-fonctionnelles et cognitives offrant de larges possibilités (Comment ?)

Ce travail a souligné l'importance de ne pas limiter les études sur la dextérité manuelle à l'utilisation d'outils ou au contextes expérimentaux mais au contraire à considérer les différentes techniques de manipulation et d'extraction alimentaire spontanées comme des composantes à part entière des stratégies de recherche alimentaire. Dans deux contextes écologiques aussi différents qu'un parc zoologique (**Chapitre 3**) et une mosaïque forêt-savane (**Chapitre 4**), les comportements de manipulation exprimés pour parvenir à la consommation des ressources varient, avec une diversité supérieure en milieu naturel et l'emploi de postures manuelles spécifiques à chaque groupe. De nombreux paramètres pourraient entrer en jeu dans cette variabilité, dont notamment les caractéristiques des aliments manipulés, des supports de manipulation ou encore la dynamique sociale et la compétition alimentaire dans chaque groupe étudié. Cette première description du répertoire de manipulation de l'espèce dans deux environnements différents et de la variabilité de ces comportements ouvre donc un champ de recherche très large et encore peu exploré.

Le chimpanzé est actuellement l'espèce vivante majeure pour l'étude de l'évolution technologique humaine, en raison de sa proximité phylogénique avec l'humain mais également de son répertoire d'utilisation d'outil large et diversifié, employant des techniques variables selon les groupes étudiés, relevant d'une flexibilité cognitive probablement comparable à celle des premiers hominidés (Almeida-Warren et al., 2022). Mais cette flexibilité cognitive s'est aussi révélée existante chez les bonobos, autre espèce du genre *Pan* et tout aussi proche de l'espèce humaine phylogénétiquement. Leurs capacités morpho-fonctionnelles et cognitives sont en effet comparables à celles décrites chez le chimpanzé et bien que seulement 13 types d'utilisation d'outils aient été recensés en milieu naturel, en contexte social et hygiénique (Furuichi et al., 2015; Samuni et al., 2021), les bonobos en captivité et en sanctuaire montrent les mêmes capacités que les chimpanzés dans un contexte

alimentaire (Bardo et al., 2015, 2016; Boose et al., 2013; Gruber et al., 2010; Neufuss et al., 2017; Takeshita & Walraven, 1996; Toth et al., 1993; Visalberghi et al., 1995). De plus, ce travail a permis de montrer que le répertoire de manipulation présente une diversité similaire chez les deux espèces, avec notamment l'emploi de postures de précision identiques (**Chapitres 3 et 4**). L'absence d'utilisation d'outils en contexte alimentaire en milieu naturel n'est donc ni liée à des compétences cognitives différentes ni à des capacités morpho-fonctionnelles divergentes. Elle trouve donc probablement son origine dans les mêmes facteurs environnementaux, sociaux et/ou culturels que ceux expliquant l'absence d'utilisation d'outils dans certains groupes de chimpanzés. De plus, il est possible que le faible nombre de populations de bonobos étudiées en milieu naturel ne nous ait pas encore permis de décrire ce comportement (Gruber et al., 2010).

Vers une considération du genre Pan dans son ensemble

La confirmation de la proximité des stratégies écologiques et des compétences manipulatoires entre les bonobos et les chimpanzés en milieu naturel et la mise en évidence de différences de répertoire de manipulation existant entre deux populations de la même espèce vivant dans des environnements différents souligne l'importance de ne pas s'arrêter à cette dichotomie entre les deux espèces et d'étudier ces comportements de façon plus générale au niveau du genre. En effet, peu d'études comparatives directes ont été réalisées entre des groupes de bonobos et de chimpanzés occupant des habitats proches écologiquement (mais voir Hohmann et al., 2006; Sommer et al., 2011). Pourtant, ces études sont essentielles pour évaluer la valeur des facteurs phylogéniques, environnementaux, sociaux et culturels comme déterminants des stratégies écologiques et des différences observées entre les groupes. De plus, il est probable que le régime alimentaire actuel des bonobos et chimpanzés, principalement frugivore et complété par des feuilles et des herbacées ainsi qu'une faible proportion de produits d'origine animale (insecte, miel, viande), soit très proche de celui des premiers hominidés (Panger et al., 2003), faisant du genre *Pan* un modèle de choix pour les études des adaptations écologiques développées au cours de l'évolution face aux contraintes environnementales et sociales (e.g., Feix et al., 2015; Key et al., 2018; Susman, 1998).

L'origine des différences comportementales entre chimpanzés et bonobos a fait l'objet de nombreuses hypothèses, parmi lesquelles la stabilité des ressources alimentaires (en fruits et en herbacées terrestres de haute qualité) est prépondérante (Wrangham, 1986). Cette hypothèse de stabilité, qui affranchirait les bonobos d'une période de raréfaction alimentaire et diminuerait ainsi la compétition intragroupe et particulièrement entre les femelles, s'appuie sur le constat d'une faible variabilité de disponibilité alimentaire dans les sites d'étude des bonobos, de patchs alimentaires de plus grande taille et d'une large répartition des herbacées terrestres de haute qualité (e.g., Malenky & Stiles, 1991; Malenky & Wrangham, 1994; White, 1996). Cette faible variabilité de disponibilité alimentaire a en effet été également retrouvée à Manzano (**Chapitre 1**), confirmant ainsi la stabilité des ressources alimentaires, et particulièrement des fruits, dans l'environnement des bonobos. La pression de sélection imposée par la disponibilité des ressources semble donc faible dans cet habitat. Cependant, nos résultats montrant une variabilité du régime alimentaire et l'importance de certains aliments, soulignent la nécessité de ne pas considérer uniquement la stabilité globale des ressources consommables par les bonobos. En effet, la raréfaction de certains aliments ayant une contribution nutritionnelle importante pourrait représenter une contrainte majeure pour les bonobos. Ainsi, la vérification de cette hypothèse nécessite une évaluation précise de la variabilité du statut nutritionnel et de la compétition intragroupe dans les groupes d'études, ainsi qu'une comparaison de l'amplitude de ces variations entre les deux espèces. En effet, une variabilité importante de la disponibilité alimentaire, de la taille des patchs alimentaires et de la compétition intragroupe a été montrée entre les multiples sites d'étude chez les chimpanzés (Doran, Jungers, et al., 2002; White, 1996).

Cette hypothèse d'abondance permanente des ressources est également centrale pour expliquer la différence d'utilisation d'outils entre chimpanzés et bonobos : l'hypothèse de nécessité (*necessity hypothesis*, Fox et al., 1999) suggère que l'utilisation d'outils apparaîtrait en réponse à une limitation des ressources alimentaires dans la mesure où elle augmenterait l'accès à certaines ressources et l'hypothèse d'opportunité (*opportunity hypothesis*, Fox et al., 1999) propose que l'émergence de ce comportement serait favorisé par la répétition d'un contexte favorable, avec la présence des ressources dont l'accès est facilité par l'utilisation des outils, et des matériaux appropriés dans l'environnement (Fox et al., 1999; Furuichi et al., 2015; Koops et al., 2014). Les premières études sur les différences d'utilisation

d'outils entre les groupes de chimpanzés ont effectivement révélé une grande importance du contexte environnemental (Almeida-Warren et al., 2022; Koops et al., 2014). Pour le craquage de noix par exemple, la présence des arbres à noix et des matériaux utilisés par les chimpanzés ne suffisent pas à prédire l'émergence de ce comportement à un endroit et son maintien. La présence d'autres ressources alimentaires et la proximité d'un site favorable à la construction des nids sont également corrélées (Almeida-Warren et al., 2022). En revanche, la présence des herbacées terrestres en quantité importante n'avait pas de lien avec le site d'utilisation d'outils. De plus, aucune corrélation n'a été trouvée entre la saisonnalité et l'utilisation d'outils dans les différents sites d'étude des chimpanzés (Koops et al., 2014; Sanz & Morgan, 2013) et la comparaison entre le site d'étude des bonobos de Wamba et des chimpanzés de Goualougo a révélé que la fluctuation saisonnière en production de fruits était semblable (Furuichi et al., 2015).

Une compétition plus faible et une disponibilité alimentaire suffisante pour subvenir aux besoins localement pourrait en partie expliquer l'absence d'utilisation d'outils en contexte alimentaire chez les bonobos étudiés et dans certains groupes de chimpanzés (Almeida-Warren et al., 2022). Ainsi, comme suggéré par les modèles socio-écologiques, l'émergence et le maintien de ces comportements d'utilisation d'outils seraient liés à l'association entre des paramètres phylogénétiques (capacités morpho-fonctionnelles et cognitives), similaires dans les deux espèces du genre *Pan*, démographiques (compétition alimentaire) et écologiques (disponibilité des ressources alimentaires). Cette importance de la compétition dans l'évaluation de la disponibilité alimentaire pourrait expliquer en partie l'émergence de l'utilisation d'outils chez les bonobos en parcs zoologiques et sanctuaires, (mais voir aussi la possibilité d'enculturation liée à la l'observation permanente de comportements humains, Bandini et al., 2022).

En dehors de la disponibilité des ressources, deux autres hypothèses ont récemment été proposées quant à l'émergence de l'utilisation d'outils : l'hypothèse d'une profitabilité relative (*relative profitability hypothesis*) propose que le comportement ait émergé lorsqu'il représentait un avantage supérieur à la méthode classique d'acquisition des ressources (Rutz et al., 2010) et l'hypothèse de l'invention (*invention hypothesis*) précise que ce comportement émerge rarement et doit être entretenu socialement pour se maintenir (Fox et al., 2004). La

vérification de ces deux dernières hypothèses requiert d'une part une évaluation approfondie des stratégies d'acquisition alimentaire sans utilisation d'outils et de leur efficacité, dans un but de comparaison, et d'autre part une exploration des modalités de transmission sociale des comportements de manipulation en général. L'exploration de ces différentes hypothèses est actuellement extrêmement importante pour les projets de conservation dans la mesure où identifier les déterminants de l'émergence du comportement d'utilisation d'outils, en réponse ou non à une raréfaction des ressources, permettra d'anticiper la réponse comportementale de ces espèces aux changements environnementaux rapides induits par les activités anthropiques et d'orienter les actions de protection vers des environnements ciblés.

La compréhension des modalités d'évolution des comportements de recherche alimentaire et de manipulation, y compris avec utilisation d'outils, ainsi que les conditions de leur maintien et leur expansion (Almeida-Warren et al., 2022) nous permettra d'avoir une meilleure visibilité de l'évolution des stratégies alimentaires depuis les premiers hominidés. Ainsi, si cette première étude a permis de confirmer la proximité morpho-fonctionnelle et cognitive entre chimpanzés et bonobos, une recherche approfondie des facteurs expliquant la diversité intra et interspécifique des techniques d'extraction alimentaire, avec et sans outils, au sein du genre *Pan* dans son ensemble est nécessaire et pourrait représenter un meilleur modèle d'étude que chaque espèce considérée séparément (Bandini et al., 2022). L'aspect environnemental, démographique, social et culturel devra ainsi être exploré à l'échelle du genre *Pan*, afin d'aller plus loin dans notre compréhension des stratégies développées autour de la recherche alimentaire dans la lignée des hominidés.

Comprendre les modalités d'apprentissage pour explorer la variabilité intergroupe

Les capacités d'exploitation de ressources nouvelles et de techniques de manipulation particulières observées dans nos résultats interrogent les déterminants de ces comportements. En particulier, les facteurs individuels et sociaux n'ont pas été explorés et doivent faire l'objet de futures études, tant sur les facteurs de sélection alimentaire que sur les stratégies de manipulation employées et les modalités d'apprentissage au cours de l'ontogénèse. Si les facteurs environnementaux et sociaux jouent probablement un rôle non

négligeable, la variabilité durant l'ontogénèse et la transmission des comportements, y compris culturels, semblent également importantes pour expliquer la variabilité entre les groupes. Les résultats de ce travail et les études sur le développement du répertoire de manipulation chez les jeunes chimpanzés ont montré une maturation de la dextérité manuelle avec l'âge, notamment sur les manipulations en précision, la coordination bimanuelle et la différenciation de chaque doigt (Butterworth & Itakura, 1998; Corp & Byrne, 2002; Pouydebat et al., 2011). L'acquisition de ces nouvelles postures par les jeunes et les mécanismes d'apprentissage de ces comportements (Corp & Byrne, 2002; Hayashi et al., 2006) restent à explorer, sur le modèle des études réalisées chez les jeunes chimpanzés sur l'apprentissage de l'utilisation des outils par observation de la mère (Biro et al., 2003; Lonsdorf, 2005). En effet, des études sur la variation interindividuelle ainsi que les ressemblances entre les différents individus d'un même groupe et particulièrement entre les jeunes et leur mère, pourraient révéler des informations précieuses sur l'ontogénèse des comportements alimentaires et manipulatoires.

La consommation opportuniste observée en parc zoologique pourrait ainsi être un bon point de départ pour étudier les mécanismes d'apprentissage de l'exploitation de nouvelles ressources chez le chimpanzé et le bonobo. La consommation de ces aliments nouveaux à l'échelle de l'évolution interroge notamment les mécanismes de néophobie chez les bonobos. Selon la théorie de Greenberg (1990), plus une espèce est flexible écologiquement, moins elle est néophobique. Les PNHs affichent des réponses prudentes face aux nouveaux aliments (Visalberghi & Fragaszy, 1995), ce comportement leur permettant à la fois d'étendre leur régime tout en diminuant le risque d'empoisonnement (Gustafsson et al., 2014; Milton, 1993). Chez les chimpanzés et d'autres espèces de PNHs (e.g., orang-outans, gorilles et capucins), l'observation sociale, la synchronisation des régimes alimentaires au sein des groupes sociaux et le transfert de nourriture de la mère au jeune semblent néanmoins modérer cette néophobie et favoriser ainsi l'apprentissage des nouveaux aliments par les jeunes et les nouveaux arrivants, contrairement au mécanisme d'apprentissage individuel par essai-erreur qui comporte plus de risque (e.g., Addessi & Visalberghi, 2001; Boesch & Boesch-Achermann, 2000; Galef & Giraldeau, 2001; Masi et al., 2012; Matsuzawa, 2011). D'un point de vue évolutif, la connaissance de ces mécanismes d'apprentissage des nouveaux aliments par les deux espèces du genre *Pan* permettra de mieux comprendre les étapes d'adaptation des

premiers hominidés à des environnements mosaïque forêt-savane, plus saisonniers et offrant des ressources différentes (Milton, 1993).

Les études expérimentales impliquant de nouveaux aliments et de nouvelles tâches manipulatoires ont d'ores et déjà montré une composante d'apprentissage social, dont l'imitation, chez les chimpanzés. Mais elles ont également souligné le fait que le développement de nouveaux comportements peut également être une variation de comportements pré-existants et étendus à une nouvelle situation en combinant les actions pour répondre à une nouvelle configuration de contraintes environnementales (Whiten et al., 1996). De la naissance à l'âge adulte, les individus sont confrontés à des changements dans leurs besoins nutritionnels, leurs capacités cognitives et morpho-fonctionnelles et leurs opportunités de développement des comportements (Russon, 2006). Si les juvéniles acquièrent déjà des stratégies de recherche et de manipulation alimentaire, avec ou sans outils, suffisamment efficaces à ce stade de développement, ils peuvent les ajuster par la suite pour atteindre un niveau fonctionnel en accord avec les contraintes rencontrées à l'âge adulte (Russon, 2006). De plus, de nombreuses études ont montré que les juvéniles accomplissent des tâches alimentaires de complexité graduelle pour développer leurs compétences en matière de recherche de nourriture, en augmentant le niveau de complexité et l'efficacité des techniques, et en explorant des alternatives pour extraire la nourriture avec un meilleur compromis entre la vitesse, la précision et l'investissement énergétique (Biro et al., 2003; Boesch & Boesch-Achermann, 2000).

Cette question de l'apprentissage des techniques d'acquisition d'un aliment (i.e., comment ?) a été documentée, principalement autour de l'utilisation des outils et des tâches de manipulation complexes (i.e., manipulation bimanuelle avec plusieurs étapes de transformation pour extraire la partie consommable d'un aliment ; e.g., Corp & Byrne, 2002) chez plusieurs espèces de PNHs (voir Galef & Giraldeau, 2001 pour une revue de littérature sur les vertébrés en général) et devrait maintenant être étendue à l'acquisition générale du répertoire de manipulation. D'autre part, l'apprentissage concernant la nature des aliments à consommer (i.e., quoi ?) a également fait l'objet de plusieurs études, avec notamment la description des comportements de partage alimentaire, décrit chez plusieurs espèces de PNHs incluant les bonobos et les chimpanzés (Galef & Giraldeau, 2001; Hohmann, 2009; Hohmann

& Fruth, 1996; Kuroda, 1984) et l'observation rapprochée de la mère et des autres congénères par les juvéniles (voir Rapaport & Brown, 2008 pour une revue de littérature). Mais la part de causalité de ces comportements d'apprentissage dans la variabilité intraspécifique observée dans chaque étape de la recherche alimentaire reste encore à explorer. Cette compréhension de la variabilité dans l'ontogénèse des comportements alimentaires, peu explorée chez le genre *Pan* en dehors de l'utilisation des outils, est pourtant essentielle pour comprendre les variations de stratégie observées entre les groupes étudiés et améliorer notre perception des processus de transmission comportementale qui ont pu se développer au cours de l'évolution des hominidés.

De façon plus générale, de nombreuses études chez les PNHs ont montré que la dynamique sociale est en lien direct avec les stratégies de recherche alimentaire, à travers la compétition pour les ressources, la taille des groupes, les relations de dominance pour la priorité d'accès aux ressources, le partage alimentaire ou l'apprentissage social. Ce volet, qui n'a pas pu être exploré dans cette thèse en raison des contraintes imposées par la crise sanitaire et notamment les difficultés d'accès au terrain, sera nécessaire pour compléter notre approche. L'ensemble des paramètres écologiques et sociaux pourra ainsi être considéré pour comprendre les déterminants de la variabilité au sein du genre *Pan*, anticiper les capacités d'adaptation de ces deux espèces aux changements environnementaux et contribuer à la construction de scénarios pour l'évolution des hominidés.

Références bibliographiques

- Addressi, E., & Visalberghi, E. (2001). Social facilitation of eating novel food in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*) : Input provided by group members and responses affected in the observer. *Animal Cognition*, 4(3-4), 297-303.
<https://doi.org/10.1007/s100710100113>
- Albert, C., Luque, G. M., & Courchamp, F. (2018). The twenty most charismatic species. *PLOS ONE*, 13(7), e0199149. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199149>
- Alberts, S. C., Hollister-Smith, J. A., Mututua, R. S., Sayialel, S. N., Muruthi, P. M., Warutere, J. K., & Altmann, J. (2005). Seasonality and long-term change in a savanna environment. In D. K. Brockman & C. P. van Schaik (Éds.), *Seasonality in Primates* (p. 157-196). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542343.007>
- Alcock, J. (1972). The evolution of the use of tools by feeding animals. *Evolution*, 26(3), 464-473. <https://doi.org/10.2307/2407020>
- Almécija, S., Moyà-Solà, S., & Alba, D. M. (2010). Early origin for human-like precision grasping: A comparative study of pollical distal phalanges in fossil hominins. *PLoS ONE*, 5(7), e11727. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011727>
- Almeida-Warren, K., Camara, H. D., Matsuzawa, T., & Carvalho, S. (2022). Landscaping the Behavioural Ecology of Primate Stone Tool Use. *International Journal of Primatology*, 43(5), 885-912. <https://doi.org/10.1007/s10764-022-00305-y>
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior : Sampling methods. *Behaviour*, 49(3-4), 227-267. <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>
- Anzeraey, A., Aumont, M., Decamps, T., Herrel, A., & Pouydebat, E. (2017). The effect of food properties on grasping and manipulation in the aquatic frog *Xenopus laevis*. *The Journal of Experimental Biology*, 220(23), 4486-4491.
<https://doi.org/10.1242/jeb.159442>
- Avila, D. S., Puntel, R. L., & Aschner, M. (2013). Manganese in health and disease. *Interrelations between essential metal ions and human diseases*, 199-227.
https://doi.org/10.1007/978-94-007-7500-8_7
- Badrian, N., & Malenky, R. K. (1984). Feeding Ecology of *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaire. In R. L. Susman (Éd.), *The Pygmy Chimpanzee* (p. 275-299). Springer US.

- https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0082-4_11
- Bandini, E., Harrison, R. A., & Motes-Rodrigo, A. (2022). Examining the suitability of extant primates as models of hominin stone tool culture. *Humanities and Social Sciences Communications*, 9(1), 74. <https://doi.org/10.1057/s41599-022-01091-x>
- Bardo, A., Borel, A., Meunier, H., Guéry, J.-P., & Pouydebat, E. (2016). Behavioral and functional strategies during tool use tasks in bonobos. *American Journal of Physical Anthropology*, 161(1), 125-140. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23015>
- Bardo, A., Cornette, R., Borel, A., & Pouydebat, E. (2017). Manual function and performance in humans, gorillas, and orangutans during the same tool use task. *American Journal of Physical Anthropology*, 164(4), 821-836. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23323>
- Bardo, A., Pouydebat, E., & Meunier, H. (2015). Do bimanual coordination, tool use, and body posture contribute equally to hand preferences in bonobos? *Journal of Human Evolution*, 82, 159-169. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.02.015>
- Bardo, A., Vigouroux, L., Kivell, T. L., & Pouydebat, E. (2018). The impact of hand proportions on tool grip abilities in humans, great apes and fossil hominins: A biomechanical analysis using musculoskeletal simulation. *Journal of Human Evolution*, 125, 106-121. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.10.001>
- Barton, R. A., & Whiten, A. (1994). Reducing complex diets to simple rules: Food selection by olive baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35(4), 283-293. <https://doi.org/10.1007/BF00170709>
- Basabose, A. K. (2002). Diet composition of chimpanzees inhabiting the Montane Forest of Kahuzi, Democratic Republic of Congo. *American Journal of Primatology*, 58(1), 1-21. <https://doi.org/10.1002/ajp.10049>
- Beaune, D., Bretagnolle, F., Bollache, L., Bourson, C., Hohmann, G., & Fruth, B. (2013). Ecological services performed by the bonobo (*Pan paniscus*): Seed dispersal effectiveness in tropical forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29(5), 367-380. <https://doi.org/10.1017/S0266467413000515>
- Beaune, D., Bretagnolle, F., Bollache, L., Hohmann, G., Surbeck, M., Bourson, C., & Fruth, B. (2013). The Bonobo- *Dialium* Positive Interactions: Seed Dispersal Mutualism: Bonobo- *Dialium* Interactions. *American Journal of Primatology*, 75(4), 394-403. <https://doi.org/10.1002/ajp.22121>

- Beaune, D., Hohmann, G., Serckx, A., Sakamaki, T., Narat, V., & Fruth, B. (2017). How bonobo communities deal with tannin rich fruits: Re-ingestion and other feeding processes. *Behavioural Processes*, *142*, 131-137. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.06.007>
- Beck, B. B. (1980). *Animal tool behavior*. Garland STPM Pub.
- Beever, E. A., Hall, L. E., Varner, J., Loosen, A. E., Dunham, J. B., Gahl, M. K., Smith, F. A., & Lawler, J. J. (2017). Behavioral flexibility as a mechanism for coping with climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *15*(6), 299-308. <https://doi.org/10.1002/fee.1502>
- Benbow, M. (1997). *Neurokinesthetic approach to hand function and handwriting. Workshop handhout*.
- Bicca-Marques, J. C. (2003). How do Howler Monkeys Cope with Habitat Fragmentation? In L. K. Marsh (Éd.), *Primates in Fragments* (p. 283-303). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3770-7_18
- Birke, L. (2002). Effects of Browse, Human Visitors and Noise on the Behaviour of Captive Orang Utans. *Animal Welfare*, *11*(2), 189-202.
- Biro, D., Inoue-Nakamura, N., Tonooka, R., Yamakoshi, G., Sousa, C., & Matsuzawa, T. (2003). Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: Evidence from field experiments. *Animal Cognition*, *6*(4), 213-223. <https://doi.org/10.1007/s10071-003-0183-x>
- Boesch, C. (1996). Social grouping in Tai chimpanzees. In W. C. McGrew, L. F. Marchant, & T. Nishida (Éds.), *Great ape societies* (p. 101-113). Cambridge University Press.
- Boesch, C. (2003). Is culture a golden barrier between human and chimpanzee? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *12*(2), 82-91. <https://doi.org/10.1002/evan.10106>
- Boesch, C., & Boesch, H. (1983). Optimisation of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees. *Behaviour*, *83*(3-4), 265-286. <https://doi.org/10.1163/156853983X00192>
- Boesch, C., & Boesch, H. (1990). Tool use and tool making in wild chimpanzees. *Folia Primatologica*, *54*(1-2), 86-99. <https://doi.org/10.1159/000156428>
- Boesch, C., & Boesch-Achermann, H. (2000). *The chimpanzees of the Tai Forest : Behavioural ecology and evolution*. Oxford University Press.

- Boesch, C., Gnakouri, C., Marques, L., Nohon, G., Herbinger, I., Lauginie, F., Boesch, H., Kouamé, S., Traoré, M., & Akindes, F. (2008). Chimpanzee conservation and theatre: A case study of an awareness project around the Tai National Park, Côte d'Ivoire. In *Conservation in the 21st century: Gorillas as a case study* (p. 128-135). Springer.
- Boose, K. J., White, F. J., & Meinelt, A. (2013). Sex differences in tool use acquisition in bonobos (*Pan paniscus*) : Bonobo sex differences in tool use. *American Journal of Primatology*, 75(9), 917-926. <https://doi.org/10.1002/ajp.22155>
- Borel, A., Chèze, L., & Pouydebat, E. (2017). Sequence analysis of grip and manipulation during tool using tasks : A new method to analyze hand use strategies and examine human specificities. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 24(3), 751-775. <https://doi.org/10.1007/s10816-016-9284-0>
- Bortolamiol, S., Cohen, M., Potts, K., Pennec, F., Rwaburindore, P., Kasenene, J., Seguya, A., Vignaud, Q., & Krief, S. (2014). Suitable Habitats for Endangered Frugivorous Mammals: Small-Scale Comparison, Regeneration Forest and Chimpanzee Density in Kibale National Park, Uganda. *PLoS ONE*, 9(7), e102177. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102177>
- Braun-Blanquet, J. (1932). Plant sociology. Mac Graw-Hill Book Co. Inc. New York, 18, 439.
- Breuer, T., Ndoundou-Hockemba, M., & Fishlock, V. (2005). First observation of tool use in wild gorillas. *PLoS Biology*, 3(11), e380. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030380>
- Brockman, D. K., & Schaik, C. P. (Éds.). (2005). *Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates*. Cambridge University Press.
- Brunon, A., Bovet, D., Bourgeois, A., & Pouydebat, E. (2014). Motivation and manipulation capacities of the blue and yellow macaw and the tufted capuchin: A comparative approach. *Behavioural Processes*, 107, 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.06.006>
- Butterworth, G., & Itakura, S. (1998). Development of precision grips in chimpanzees. *Developmental Science*, 1(1), 39-43. <https://doi.org/10.1111/1467-7687.00010>
- Byrne, G., & Suomi, S. J. (1996). Individual differences in object manipulation in a colony of tufted capuchins. *Journal of Human Evolution*, 31(3), 259-267. <https://doi.org/10.1006/jhev.1996.0060>

- Byrne, R. W. (2007). Culture in great apes: Using intricate complexity in feeding skills to trace the evolutionary origin of human technical prowess. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 577-585.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1996>
- Byrne, R. W., Corp, N., & Byrne, J. M. (2001). Manual dexterity in the gorilla: Bimanual and digit role differentiation in a natural task. *Animal Cognition*, 4(3-4), 347-361.
<https://doi.org/10.1007/s100710100083>
- Cabana, F., Jasmi, R., & Maguire, R. (2018). Great ape nutrition: Low-sugar and high-fibre diets can lead to increased natural behaviours, decreased regurgitation and reingestion, and reversal of prediabetes. *International Zoo Yearbook*, 52(1), 48-61.
<https://doi.org/10.1111/izy.12172>
- Caldecott, J., & Miles, L. (2009). *Atlas mondial des grands singes et de leur conservation*. UNESCO.
- Campbell, J. L., Glenn, K. M., Grossi, B., & Eisemann, J. H. (2001). Use of local North Carolina browse species to supplement the diet of a captive colony of folivorous primates (*Propithecus* sp.). *Zoo Biology*, 20(6), 447-461. <https://doi.org/10.1002/zoo.10007>
- Cartmill, M. (1974). Rethinking primate origins. *Science*, 184(4135), 436-443.
<https://doi.org/10.1126/science.184.4135.436>
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., Cords, M., Gathua, J. M., Gautier-Hion, A., Lambert, J. E., Rode, K., Tutin, C. E., & White, L. J. (2004). Variation in the diets of *Cercopithecus* species: Differences within forests, among forests, and across species. In M. E. Glenn & M. Cords (Éds.), *The guenons: Diversity and adaptation in African monkeys* (p. 325-350). Springer.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., Rode, K. D., Hauck, E. M., & McDowell, L. R. (2003). Variation in the Nutritional Value of Primate Foods: Among Trees, Time Periods, and Areas. *International Journal of Primatology*, 24(2), 317-333.
<https://doi.org/10.1023/A:1023049200150>
- Chapman, C. A., & Rothman, J. M. (2009). Within-species differences in primate social structure: Evolution of plasticity and phylogenetic constraints. *Primates*, 50(1), 12-22.
<https://doi.org/10.1007/s10329-008-0123-0>

- Chen, F.-C., & Li, W.-H. (2001). Genomic Divergences between Humans and Other Hominoids and the Effective Population Size of the Common Ancestor of Humans and Chimpanzees. *The American Journal of Human Genetics*, 68(2), 444-456.
<https://doi.org/10.1086/318206>
- Chevin, L.-M., Lande, R., & Mace, G. M. (2010). Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory. *PLoS Biology*, 8(4), e1000357.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000357>
- Christel, M. (1993). Grasping techniques and hand preferences in Hominoidea. In H. Preuschoft & D. J. Chivers (Éds.), *Hands of Primates* (p. 91-108). Springer Vienna.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6914-8_7
- Christel, M., Kitzel, S., & Niemitz, C. (1998). How precisely do bonobos (*Pan paniscus*) grasp small objects? *International Journal of Primatology*, 19, 165-194.
<https://doi.org/10.1023/A:1020319313219>
- Clayton, J. B., Vangay, P., Huang, H., Ward, T., Hillmann, B. M., Al-Ghalith, G. A., Travis, D. A., Long, H. T., Tuan, B. V., Minh, V. V., Cabana, F., Nadler, T., Toddes, B., Murphy, T., Glander, K. E., Johnson, T. J., & Knights, D. (2016). Captivity humanizes the primate microbiome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(37), 10376-10381.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1521835113>
- Clutton-Brock, T., & Janson, C. (2012). Primate socioecology at the crossroads: Past, present, and future. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 21(4), 136-150.
<https://doi.org/10.1002/evan.21316>
- Colwell, R. K., Mao, C. X., & Chang, J. (2004). Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85(10), 2717-2727.
<https://doi.org/10.1890/03-0557>
- Conklin-Brittain, N. L. (2006). Energy intake by wild chimpanzees and orangutans: Methodological considerations and a preliminary comparison. In G. Hohmann, M. M. Robbins, & C. Boesch (Éds.), *Feeding ecology in apes and other primates* (p. 445-471). Cambridge University Press.
- Conklin-Brittain, N. L., Wrangham, R. W., & Smith, C. C. (2002). A two-stage model of increased dietary quality in early hominid evolution: The role of fiber. In P. S. Ungar & M. F. Teaford (Éds.), *Human diet: Its origin and evolution* (p. 61-76). Bergin & Garvey.

- Corp, N., & Byrne, R. W. (2002). The ontogeny of manual skill in wild chimpanzees: Evidence from feeding on the fruit of *Saba florida*. *Behaviour*, *139*(1), 137-168.
<https://doi.org/10.1163/15685390252902328>
- Couralet, C., Van den Bulcke, J., Ngoma, L., Van Acker, J., & Beeckman, H. (2013). Phenology in functional groups of central African rainforest trees. *Journal of Tropical Forest Science*, *35*(3), 361-374.
- Crast, J., Fragaszy, D., Hayashi, M., & Matsuzawa, T. (2009). Dynamic in-hand movements in adult and young juvenile chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology*, *138*(3), 274-285. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20925>
- Crissey, S. D., & Pribyl, L. S. (1997). Utilizing wild foraging ecology information to provide captive primates with an appropriate diet. *Proceedings of the Nutrition Society*, *56*(3), 1083-1094. <https://doi.org/0.1079/PNS19970112>
- Dierenfeld, E. S., & McCann, C. M. (1999). Nutrient composition of selected plant species consumed by semi free-ranging lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) and ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) on St. Catherines Island, Georgia, U.S.A. *Zoo Biology*, *18*(6), 481-494. [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)
- Domínguez-Rodrigo, M. (2014). Is the "Savanna Hypothesis" a Dead Concept for Explaining the Emergence of the Earliest Hominins? *Current Anthropology*, *55*(1), 59-81.
<https://doi.org/10.1086/674530>
- Doran, D. (1997). Influence of seasonality on activity patterns, feeding behavior, ranging, and grouping patterns in Tai chimpanzees. *International Journal of Primatology*, *18*(2), 183-206. <https://doi.org/10.1023/A:1026368518431>
- Doran, D. M., Jungers, W. L., Sugiyama, Y., Fleagle, J. G., & Heesy, C. P. (2002). Multivariate and phylogenetic approaches to understanding chimpanzee and bonobo behavioral diversity. In C. Boesch, G. Hohmann, & L. Marchant (Éds.), *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos* (1^{re} éd., p. 14-34). Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511606397.004>
- Doran, D. M., & McNeillage, A. (2001). Subspecific variation in gorilla behavior : The influence of ecological and social factors. In M. M. Robbins, P. Sicotte, & K. J. Stewart (Éds.), *Mountain Gorillas* (1^{re} éd., p. 123-150). Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511661631.006>

- Doran, D. M., McNeilage, A., Greer, D., Bocian, C., Mehlman, P., & Shah, N. (2002). Western lowland gorilla diet and resource availability: New evidence, cross-site comparisons, and reflections on indirect sampling methods. *American Journal of Primatology*, *58*(3), 91-116. <https://doi.org/10.1002/ajp.10053>
- Dunbar, R. I. M. (1988). Socio-ecological Systems. In R. I. M. Dunbar, *Primate Social Systems* (p. 262-291). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-6694-2_12
- Emery Thompson, M., Muller, M. N., Wrangham, R. W., Lwanga, J. S., & Potts, K. B. (2009). Urinary C-peptide tracks seasonal and individual variation in energy balance in wild chimpanzees. *Hormones and Behavior*, *55*(2), 299-305. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.11.005>
- Emlen, J. M. (1966). The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*, *100*(916), 611-617. <https://doi.org/10.1086/282455>
- Estrada, A., Garber, P. A., Rylands, A. B., Roos, C., Fernandez-Duque, E., Di Fiore, A., Nekaris, K. A.-I., Nijman, V., Heymann, E. W., Lambert, J. E., Rovero, F., Barelli, C., Setchell, J. M., Gillespie, T. R., Mittermeier, R. A., Arregoitia, L. V., de Guinea, M., Gouveia, S., Dobrovolski, R., ... Li, B. (2017). Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter. *Science Advances*, *3*(1), e1600946. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600946>
- European Commission. (2009). Commission Regulation (EC) No 152/2009 of 27 January 2009 laying down the methods of sampling and analysis for the official control of feed. *Official Journal of the European Union*, *54*(1; p. 2–54). <http://data.europa.eu/eli/reg/2009/152/oj>
- Fan, P.-F., & Jiang, X.-L. (2008). Effects of food and topography on ranging behavior of black crested gibbon (*Nomascus concolor jingdongensis*) in Wuliang Mountain, Yunnan, China. *American Journal of Primatology*, *70*(9), 871-878. <https://doi.org/10.1002/ajp.20577>
- Feix, T., Kivell, T. L., Pouydebat, E., & Dollar, A. M. (2015). Estimating thumb–index finger precision grip and manipulation potential in extant and fossil primates. *Journal of The Royal Society Interface*, *12*(106), 20150176. <https://doi.org/10.1098/rsif.2015.0176>
- Fossey, D., & Harcourt, A. H. (1977). Feeding Ecology of Free-ranging Mountain Gorilla (*Gorilla gorilla beringei*). In T. Clutton-Brock (Éd.), *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behavior in Lemurs, Monkey and Apes* (p. 415-447). Elsevier.

- <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-176850-8.50019-6>
- Fox, E. A., Sitompul, A. F., & van Schaik, C. P. (1999). Intelligent tool use in wild Sumatran orangutans. In S. T. Parker, R. W. Mitchell, & H. L. Miles (Éds.), *The Mentalities of Gorillas and Orangutans* (1^{re} éd., p. 99-116). Cambridge University Press.
- <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542305.005>
- Fox, E. A., van Schaik, C. P., Sitompul, A., & Wright, D. N. (2004). Intra- and interpopulational differences in orangutan (*Pongo pygmaeus*) activity and diet: Implications for the invention of tool use. *American Journal of Physical Anthropology*, *125*(2), 162-174.
- <https://doi.org/10.1002/ajpa.10386>
- Fragaszy, D. M., & Crast, J. (2016). Functions of the hand in primates. In T. L. Kivell, P. Lemelin, B. G. Richmond, & D. Schmitt (Éds.), *The evolution of the primate hand: Anatomical, Developmental, Functional, and Paleontological Evidence* (p. 313-344). Springer.
- Fruth, B., & Hohmann, G. (2003). Intra- and Inter-Sexual Aggression by Bonobos in the Context of Mating. *Behaviour*, *140*(11-12), 1389-1413.
- <https://doi.org/10.1163/156853903771980648>
- Fruth, B., Ikombe, N. B., Matshimba, G. K., Metzger, S., Muganza, D. M., Mundry, R., & Fowler, A. (2014). New evidence for self-medication in bonobos: *Manniophyton fulvum* leaf- and stemstrip-swallowing from LuiKotale, Salonga National Park, DR Congo: Bonobo Self-Medication. *American Journal of Primatology*, *76*(2), 146-158.
- <https://doi.org/10.1002/ajp.22217>
- Fuh, T., Todd, A., Feistner, A., Donati, G., & Masi, S. (2022). Group differences in feeding and diet composition of wild western gorillas. *Scientific Reports*, *12*(1), 9569.
- <https://doi.org/10.1038/s41598-022-13728-7>
- Furuichi, T. (1997). Agonistic Interactions and Matrifocal Dominance Rank of Wild Bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International Journal of Primatology*, *18*(6), 855-875.
- <https://doi.org/10.1023/A:1026327627943>
- Furuichi, T. (2009). Factors underlying party size differences between chimpanzees and bonobos: A review and hypotheses for future study. *Primates*, *50*(3), 197-209.
- <https://doi.org/10.1007/s10329-009-0141-6>
- Furuichi, T., Hashimoto, C., & Tashiro, Y. (2001). Fruit availability and habitat use by chimpanzees in the Kalinzu Forest, Uganda: Examination of fallback foods. *International Journal of Primatology*, *22*(6), 929-945.

- <https://doi.org/10.1023/A:1012009520350>
- Furuichi, T., Idani, G., Ihobe, H., Hashimoto, C., Tashiro, Y., Sakamaki, T., Mulavwa, M. N., Yangozene, K., & Kuroda, S. (2012). Long-Term Studies on Wild Bonobos at Wamba, Luo Scientific Reserve, D. R. Congo: Towards the Understanding of Female Life History in a Male-Philopatric Species. In P. M. Kappeler & D. P. Watts (Éds.), *Long-Term Field Studies of Primates* (p. 413-433). Springer Berlin Heidelberg.
- https://doi.org/10.1007/978-3-642-22514-7_18
- Furuichi, T., Sanz, C., Koops, K., Sakamaki, T., Ryu, H., Tokuyama, N., & Morgan, D. (2015). Why do wild bonobos not use tools like chimpanzees do? *Behaviour*, 152(3-4), 425-460.
- <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003226>
- Gabadinho, A., Ritschard, G., Müller, N. S., & Studer, M. (2011). Analyzing and Visualizing State Sequences in R with TraMineR. *Journal of Statistical Software*, 40(4).
- <https://doi.org/10.18637/jss.v040.i04>
- Galdikas, B. M., Teleki, G., Coelho Jr, A. M., Eckhardt, R. B., Fleagle, J. G., Hladik, C., Kelso, A., McGrew, W., Nash, L. T., Nishida, T., & others. (1981). Variations in subsistence activities of female and male pongids : New perspectives on the origins of hominid labor division [and comments]. *Current Anthropology*, 22(3), 241-256.
- Galef, B. G., & Giraldeau, L.-A. (2001). Social influences on foraging in vertebrates: Causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour*, 61(1), 3-15.
- <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1557>
- Garber, P. A., Bicca-Marques, J. C., & Azevedo-Lopes, M. A. de O. (2009). Primate cognition : Integrating social and ecological information in decision-making. In P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann, & K. B. Strier (Éds.), *South American Primates* (p. 365-385). Springer New York.
- https://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-3_14
- Gérard, C., Bardo, A., Guéry, J. P., Pouydebat, E., Simmen, B., & Narat, V. (2022). Manipulative repertoire of bonobos (*Pan paniscus*) in spontaneous feeding situation. *American Journal of Primatology*, 84(7), e23383. <https://doi.org/10.1002/ajp.23383>
- Giles-Vernick, T., & Rupp, S. (2006). Visions of Apes, Reflections on Change: Telling Tales of Great Apes in Equatorial Africa. *African Studies Review*, 49(1), 51-73.
- <https://doi.org/10.1353/arw.2006.0067>

- Godinot, M. (2007). Primate origins: A reappraisal of historical data favoring tupaiid affinities. In M. J. Ravosa & M. Dagosto (Éds.), *Primate origins: Adaptations and evolution* (p. 83-142). Springer New-York.
- Golub, M. S., Hogrefe, C. E., Germann, S. L., Tran, T. T., Beard, J. L., Crinella, F. M., & Lonnerdal, B. (2005). Neurobehavioral evaluation of rhesus monkey infants fed cow's milk formula, soy formula, or soy formula with added manganese. *Neurotoxicology and Teratology*, 27(4), 615-627. <https://doi.org/10.1016/j.ntt.2005.04.003>
- Goné Bi, Z. B., & Wittig, R. (2019). Long-term diet of the chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in Tai National Park : Interannual variations in consumption. In C. Boesch, R. Wittig, C. Crockford, L. Vigilant, T. Deschner, & F. Leendertz (Éds.), *The Chimpanzees of the Tai Forest* (1^{re} éd., p. 242-260). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108674218.016>
- Goodall, J. (1964). Tool-using and aimed throwing in a community of free-living chimpanzees. *Nature*, 201(4926), 1264-1266. <https://doi.org/10.1038/2011264a0>
- Gourlet-Fleury, S., Beina, D., Fayolle, A., Ouédraogo, D.-Y., Mortier, F., Bénédet, F., Closset-Kopp, D., & Decocq, G. (2013). Silvicultural disturbance has little impact on tree species diversity in a Central African moist forest. *Forest Ecology and Management*, 304, 322-332. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.021>
- Graffam, W. S., & Dierenfeld, E. S. (1999). Zootrition: Windows compatible dietary management software. *EAZA: Zoo Nutrition News*, 12-13. <https://www.eaza.net/assets/Uploads/Nutrition/Nutrition-old-site-docs/EAZA-Zoo-Nutrition-News-1-99.pdf>
- Greenberg, R. (1990). Feeding neophobia and ecological plasticity: A test of the hypothesis with captive sparrows. *Animal Behaviour*, 39(2), 375-379. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80884-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80884-X)
- Gruber, T., Clay, Z., & Zuberbühler, K. (2010). A comparison of bonobo and chimpanzee tool use: Evidence for a female bias in the Pan lineage. *Animal Behaviour*, 80(6), 1023-1033. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.09.005>
- Gruber, T., Potts, K. B., Krupenye, C., Byrne, M.-R., Mackworth-Young, C., McGrew, W. C., Reynolds, V., & Zuberbühler, K. (2012). The influence of ecology on chimpanzee (*Pan troglodytes*) cultural behavior: A case study of five Ugandan chimpanzee communities. *Journal of Comparative Psychology*, 126(4), 446-457.

- <https://doi.org/10.1037/a0028702>
- Grueter, C. C., Robbins, M. M., Ndagijimana, F., & Stoinski, T. S. (2013). Possible tool use in a mountain gorilla. *Behavioural Processes*, *100*, 160-162.
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.09.006>
- Gustafsson, E., Saint Jalme, M., Bomsel, M.-C., & Krief, S. (2014). Food Neophobia and Social Learning Opportunities in Great Apes. *International Journal of Primatology*, *35*(5), 1037-1071. <https://doi.org/10.1007/s10764-014-9796-y>
- Hansell, M., Åsberg, A., & Laska, M. (2020). Food preferences and nutrient composition in zoo-housed ring-tailed lemurs, *Lemur catta*. *Physiology & Behavior*, *226*, 113125.
<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2020.113125>
- Harris, T. R., & Chapman, C. A. (2007). Variation in diet and ranging of black and white colobus monkeys in Kibale National Park, Uganda. *Primates*, *48*(3), 208-221.
<https://doi.org/10.1007/s10329-006-0036-8>
- Harrison, M. E., & Marshall, A. J. (2011). Strategies for the Use of Fallback Foods in Apes. *International Journal of Primatology*, *32*(3), 531-565.
<https://doi.org/10.1007/s10764-010-9487-2>
- Hayashi, M., Takeshita, H., & Matsuzawa, T. (2006). Cognitive development in apes and humans assessed by object manipulation. In T. Matsuzawa, M. Tomonaga, & M. Tanaka (Éds.), *Cognitive development in chimpanzees* (p. 395-410). Springer Tokyo.
<https://doi.org/10.1007/4-431-30248-4>
- Heldstab, S. A., Kosonen, Z. K., Koski, S. E., Burkart, J. M., van Schaik, C. P., & Isler, K. (2016). Manipulation complexity in primates coevolved with brain size and terrestriality. *Scientific Reports*, *6*(1), 24528. <https://doi.org/10.1038/srep24528>
- Herzfeld, C. (2007). L'invention du bonobo. *Bulletin d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie*, *Volume 14*(2), 139-162. Cairn.info. <https://doi.org/10.3917/bhesv.142.0139>
- Hickmott, A. J., Waller, M. T., Wakefield, M. L., Malone, N., Brand, C. M., & White, F. J. (2021). A Test of Foraging Models Using Dietary Diversity Indices for the Lomako Forest Bonobos. *Folia Primatologica*, *92*(4), 211-226. <https://doi.org/10.1159/000519722>
- Hladik, C. M. (1975). Ecology, Diet, and Social Patterning in Old and New World Primates. In R. H. Tuttle (Éd.), *Socioecology and Psychology of Primates* (p. 3-36). De Gruyter Mouton.
<https://doi.org/10.1515/9783110803839.3>

- Hladik, C. M., & Simmen, B. (1996). Taste perception and feeding behavior in nonhuman primates and human populations. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews.*, 5(2), 58-71.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(1996\)5:2<58::AID-EVAN5>3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1996)5:2<58::AID-EVAN5>3.0.CO;2-S)
- Hockings, K. J., Parathian, H., Bessa, J., & Frazão-Moreira, A. (2020). Extensive Overlap in the Selection of Wild Fruits by Chimpanzees and Humans: Implications for the Management of Complex Social-Ecological Systems. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00123>
- Hohmann, G. (2009). The Diets of Non-human Primates: Frugivory, Food Processing, and Food Sharing. In J.-J. Hublin & M. P. Richards (Éds.), *The Evolution of Hominin Diets* (p. 1-14). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9699-0_1
- Hohmann, G., Fowler, A., Sommer, V., & Ortmann, S. (2006). Frugivory and gregariousness of Salonga bonobos and Gashaka chimpanzees: The influence of abundance and nutritional quality of fruit. In G. Hohmann, M. M. Robbins, & C. Boesch (Éds.), *Feeding ecology in Apes and other Primates* (p. 123-159). Cambridge University Press.
- Hohmann, G., & Fruth, B. (1996). Food sharing and status in unprovisioned bonobos. In P. Wiessner (Éd.), *Food and the status quest; an interdisciplinary perspective* (p. 47-67). Berghahn Books.
- Hohmann, G., & Fruth, B. (2002). Dynamics in social organization of bonobos (*Pan paniscus*). In C. Boesch, G. Hohmann, & L. Marchant (Éds.), *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos* (1^{re} éd., p. 138-150). Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511606397.014>
- Hohmann, G., & Fruth, B. (2003). Culture in Bonobos? Between-Species and Within-Species Variation in Behavior. *Current Anthropology*, 44(4), 563-571.
<https://doi.org/10.1086/377649>
- Hopkins, W. D. (1995). Hand preferences for a coordinated bimanual task in 110 chimpanzees (*Pan troglodytes*) : Cross-sectional analysis. *Journal of Comparative Psychology*, 109(3), 291-297. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.109.3.291>
- Huffman, M. A. (1997). Current evidence for self-medication in primates: A multidisciplinary perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 104(S25), 171-200.
[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)

- Idani, G., Kuroda, S., Kano, T., & Asato, R. (1994). Floral Lists from Five Study Sites of Apes in the African Tropical Forests. Flora and Vegetation of Wamba Forest, Central Zaire with Reference to Bonobo (*Pan paniscus*) Foods. *Tropics*, 3(3-4), 309-332.
<https://doi.org/10.3759/tropics.3.309>
- Ingmanson, E. J. (1996). Tool-using behavior in wild *Pan paniscus*: Social and ecological considerations. In A. E. Russon, K. A. Bard, & S. T. Parker (Éds.), *Reaching into thought: The minds of the great apes* (p. 190-210). Cambridge University Press.
- Inoue-Nakamura, N., & Matsuzawa, T. (1997). Development of stone tool use by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 111(2), 159-173.
<https://doi.org/10.1037/0735-7036.111.2.159>
- IUCN. (2016a). *IUCN, Pan paniscus: Fruth, B., Hickey, J.R., André, C., Furuichi, T., Hart, J., Hart, T., Kuehl, H., Maisels, F., Nackoney, J., Reinartz, G., Sop, T., Thompson, J. & Williamson, E.A.: The IUCN Red List of Threatened Species 2016: E.T15932A102331567* [Data set]. International Union for Conservation of Nature.
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T15932A17964305.en>
- IUCN. (2016b). *IUCN, Pan troglodytes: Humle, T., Maisels, F., Oates, J.F., Plumptre, A. & Williamson, E.A.: The IUCN Red List of Threatened Species 2016: E.T15933A129038584* [Data set]. International Union for Conservation of Nature.
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T15933A17964454.en>
- IUCN. (2022). *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1.*
<https://www.iucnredlist.org>.
- Iwaniuk, A. N., Nelson, J. E., Ivanco, T. L., Pellis, S. M., & Whishaw, I. Q. (1998). *Reaching, grasping and manipulation of food objects by two tree kangaroo species, Dendrolagus lumholtzi and Dendrolagus matschiei*, 46(3), 235-248.
<https://doi.org/10.1071/ZO98004>
- Iwaniuk, A. N., & Whishaw, I. Q. (2000). On the origin of skilled forelimb movements. *Trends in Neurosciences*, 23(8), 372-376. [https://doi.org/10.1016/S0166-2236\(00\)01618-0](https://doi.org/10.1016/S0166-2236(00)01618-0)
- Jaman, M. F., & Huffman, M. A. (2008). Enclosure environment affects the activity budgets of captive Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*, 70(12), 1133-1144. <https://doi.org/10.1002/ajp.20612>
- Jaman, M. F., Huffman, M. A., & Takemoto, H. (2010). The foraging behavior of Japanese macaques *Macaca fuscata* in a forested enclosure: Effects of nutrient composition,

- energy and its seasonal variation on the consumption of natural plant foods. *Current Zoology*, 56(2), 198-208. <https://doi.org/10.1093/czoolo/56.2.198>
- Jarić, I., Correia, R. A., Roberts, D. L., Gessner, J., Meinard, Y., & Courchamp, F. (2019). On the overlap between scientific and societal taxonomic attentions—Insights for conservation. *Science of The Total Environment*, 648, 772-778. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.198>
- Jolly, C. J. (1970). The Seed-Eaters: A New Model of Hominid Differentiation Based on a Baboon Analogy. *Man*, 5(1), 5-26. <https://doi.org/10.2307/2798801>
- Jones, C. E., & Fragaszy, D. M. (2020). Compound grips in tufted capuchin monkeys (*Sapajus* spp and *Sapajus libidinosus*). *American Journal of Primatology*, 82(6), e23133. <https://doi.org/10.1002/ajp.23133>
- Jones, F. W. (1916). *Arboreal man* (Edward Arnold). E. Arnold.
- Jones, L. A., & Lederman, S. J. (2006). *Human hand function*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195173154.001.0001>
- Jones-Engel, L. E., & Bard, K. A. (1996). Precision Grips in Young Chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 39(1), 1-15. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1996\)39:1<1::AID-AJP1>3.0.CO;2-2](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1996)39:1<1::AID-AJP1>3.0.CO;2-2)
- Kalan, A. K., Kulik, L., Arandjelovic, M., Boesch, C., Haas, F., Dieguez, P., Barratt, C. D., Abwe, E. E., Agbor, A., Angedakin, S., Aubert, F., Ayimisin, E. A., Bailey, E., Bessone, M., Brazzola, G., Buh, V. E., Chancellor, R., Cohen, H., Coupland, C., ... Köhl, H. S. (2020). Environmental variability supports chimpanzee behavioural diversity. *Nature Communications*, 11(1), 4451. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18176-3>
- Kano, T. (1982a). The social group of pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Wamba. *Primates*, 23(2), 171-188. <https://doi.org/10.1007/BF02381159>
- Kano, T. (1982b). The use of leafy twigs for rain cover by the pygmy chimpanzees of Wamba. *Primates*, 23(3), 453-457. <https://doi.org/10.1007/BF02381327>
- Kano, T. (1992). *The last ape: Pygmy chimpanzee behavior and ecology*. Stanford University Press.
- Kano, T., & Mulawwa, M. (1984). Feeding ecology of the pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Wamba. In R. L. Susman (Éd.), *The Pygmy Chimpanzee* (p. 233-274). Springer New York.
- Kassambara, A. (2020). *rstatix: Pipe-friendly framework for basic statistical tests*. <https://CRAN.R-project.org/package=rstatix>

- Kenward, B., Weir, A. A., Rutz, C., & Kacelnik, A. (2005). Tool manufacture by naive juvenile crows. *Nature*, 433(7022), 121. <https://doi.org/10.1038/433121a>
- Key, A., Merritt, S. R., & Kivell, T. L. (2018). Hand grip diversity and frequency during the use of Lower Palaeolithic stone cutting-tools. *Journal of Human Evolution*, 125, 137-158. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.08.006>
- Kinani, J.-F., & Zimmerman, D. (2015). Tool use for food acquisition in a wild mountain gorilla (*Gorilla beringei beringei*): Tool Use in a Mountain Gorilla. *American Journal of Primatology*, 77(3), 353-357. <https://doi.org/10.1002/ajp.22351>
- Kivell, T. L. (2015). Evidence in hand: Recent discoveries and the early evolution of human manual manipulation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1682), 20150105. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0105>
- Kivell, T. L., Kibii, J. M., Churchill, S. E., Schmid, P., & Berger, L. R. (2011). Australopithecus sediba hand demonstrates mosaic evolution of locomotor and manipulative abilities. *Science*, 333(6048), 1411-1417. <https://doi.org/10.1126/science.1202625>
- Knott, C. (1999). Orangutan behavior and ecology. In P. Dolhinow & A. Fuentes (Éds.), *The nonhuman primates* (Vol. 5, p. 50-57). Mayfield Press.
- Knott, C. D. (1998). Changes in orangutan caloric intake, energy balance, and ketones in response to fluctuating fruit availability. *International Journal of Primatology*, 19(6), 1061-1079. <https://doi.org/10.1023/A:1020330404983>
- Knott, C. D. (2005). Energetic responses to food availability in the great apes: Implications for hominin evolution. In D. K. Brockman & C. P. van Schaik (Éds.), *Seasonality in Primates* (p. 351-378). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542343.013>
- Koenig, A., Scarry, C. J., Wheeler, B. C., & Borries, C. (2013). Variation in grouping patterns, mating systems and social structure: What socio-ecological models attempt to explain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618), 20120348. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0348>
- Koops, K., Visalberghi, E., & van Schaik, C. P. (2014). The ecology of primate material culture. *Biology Letters*, 10(11), 20140508. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0508>
- Krief, S., Hladik, C. M., & Haxaire, C. (2005). Ethnomedicinal and bioactive properties of plants ingested by wild chimpanzees in Uganda. *Journal of Ethnopharmacology*, 101(1-3), 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2005.03.024>

- Krief, S., Jamart, A., & Hladik, C.-M. (2004). On the possible adaptive value of coprophagy in free-ranging chimpanzees. *Primates*, *45*(2), 141-145.
<https://doi.org/10.1007/s10329-003-0074-4>
- Kuroda, S. (1979). Grouping of the pygmy chimpanzees. *Primates*, *20*(2), 161-183.
<https://doi.org/10.1007/BF02373371>
- Kuroda, S. (1984). Interaction over Food among Pygmy Chimpanzees. In R. L. Susman (Éd.), *The Pygmy Chimpanzee* (p. 301-324). Springer US.
https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0082-4_12
- Laird, M. F., Punjani, Z., Oshay, R. R., Wright, B. W., Fogaça, M. D., Casteren, A., Izar, P., Visalberghi, E., Fragazy, D., Strait, D. S., Ross, C. F., & Wright, K. A. (2022). Feeding postural behaviors and food geometric and material properties in bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). *American Journal of Biological Anthropology*, *178*(1), 3-16. <https://doi.org/10.1002/ajpa.24501>
- Lambert, J. (2007). Primate Nutritional Ecology. In C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. A. Panger, & S. Bearder (Éds.), *Primates in perspective* (2nd Edition). Oxford University Press. https://www.academia.edu/264687/Primate_Nutritional_Ecology
- Laska, M., Hernandez Salazar, L. T., & Rodriguez Luna, E. (2000). Food preferences and nutrient composition in captive spider monkeys, *Ateles geoffroyi*. *International Journal of Primatology*, *21*(4), 671-683. <https://doi.org/10.1023/A:1005517421510>
- Lefeuvre, M. (2020). Behavioural variability among captive African elephants in the use of the trunk while feeding. *PeerJ*, *8*, e9678. <https://doi.org/10.7717/peerj.9678>
- Lindshield, S., Hernandez-Aguilar, R. A., Korstjens, A. H., Marchant, L. F., Narat, V., Ndiaye, P. I., Ogawa, H., Piel, A. K., Pruetz, J. D., Stewart, F. A., Leeuwen, K. L., Wessling, E. G., & Yoshikawa, M. (2021). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) in savanna landscapes. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *30*(6), 399-420.
<https://doi.org/10.1002/evan.21924>
- Lindshield, S. M. (2014). *Multilevel analysis of the foraging decisions of western chimpanzees (Pan troglodytes verus) and resource scarcity in a savanna environment at Fongoli, Senegal*. <https://doi.org/10.31274/etd-180810-3786>
- Lobon, I., Tucci, S., de Manuel, M., Ghirotto, S., Benazzo, A., Prado-Martinez, J., Lorente-Galdos, B., Nam, K., Dabad, M., Hernandez-Rodriguez, J., Comas, D., Navarro, A., Schierup, M. H., Andres, A. M., Barbujani, G., Hvilsom, C., & Marques-Bonet, T. (2016).

- Demographic History of the Genus *Pan* Inferred from Whole Mitochondrial Genome Reconstructions. *Genome Biology and Evolution*, 8(6), 2020-2030.
<https://doi.org/10.1093/gbe/evw124>
- Lonsdorf, E. V. (2005). Sex differences in the development of termite-fishing skills in the wild chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*, of Gombe National Park, Tanzania. *Animal Behaviour*, 70(3), 673-683. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.12.014>
- Lucchesi, S., Cheng, L., Wessling, E. G., Kambale, B., Lokasola, A. L., Ortmann, S., & Surbeck, M. (2021). Importance of subterranean fungi in the diet of bonobos in Kokolopori. *American Journal of Primatology*, 83(9). <https://doi.org/10.1002/ajp.23308>
- Macfarlane, N. B. W., & Graziano, M. S. A. (2009). Diversity of grip in *Macaca mulatta*. *Experimental Brain Research*, 197, 255-268.
<https://doi.org/10.1007/s00221-009-1909-z>
- MacKenzie, C. L., & Iberall, T. (1994). *The grasping hand*. North-Holland.
- Maechler, M. (2013). Cluster analysis extended Rousseeuw et al. *R CRAN*.
- Makofske, B. (2011). Manual Dexterity. In J. S. Kreutzer, J. DeLuca, & B. Caplan (Éds.), *Encyclopedia of Clinical Neuropsychology* (p. 1522-1523). Springer New York.
https://doi.org/10.1007/978-0-387-79948-3_1460
- Malenky, R. (1990). *Ecological factors affecting food choice and social organization in Pan paniscus*. State University of New York at Stony Brook.
- Malenky, R. K., & Stiles, E. W. (1991). Distribution of terrestrial herbaceous vegetation and its consumption by *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaire. *American Journal of Primatology*, 23(3), 153-169. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350230303>
- Malenky, R. K., & Wrangham, R. W. (1994). A quantitative comparison of terrestrial herbaceous food consumption by *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaire, and *Pan troglodytes* in the Kibale Forest, Uganda. *American Journal of Primatology*, 32(1), 1-12.
<https://doi.org/10.1002/ajp.1350320102>
- Maley, J., & Brenac, P. (1998). Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of western Cameroon during the last 28,000 years B.P. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99(2), 157-187.
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(97\)00047-X](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(97)00047-X)

- Manzano, A. S., Abdala, V., & Herrel, A. (2008). Morphology and function of the forelimb in arboreal frogs: Specializations for grasping ability? *Journal of Anatomy*, *213*(3), 296-307. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2008.00929.x>
- Marsh, L. K., & Chapman, C. A. (Éds.). (2013). *Primates in fragments: Complexity and resilience*. Springer.
- Marshall, A. J., & Wrangham, R. W. (2007). Evolutionary Consequences of Fallback Foods. *International Journal of Primatology*, *28*(6), 1219-1235. <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9218-5>
- Marzke, M. W. (1997). Precision grips, hand morphology, and tools. *American Journal of Physical Anthropology*, *102*(1), 91-110. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199701\)102:1<91::AID-AJPA8>3.0.CO;2-G](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199701)102:1<91::AID-AJPA8>3.0.CO;2-G)
- Marzke, M. W. (2013). Tool making, hand morphology and fossil hominins. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *368*(1630), 20120414. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0414>
- Marzke, M. W., Marchant, L. F., McGrew, W. C., & Reece, S. P. (2015). Grips and hand movements of chimpanzees during feeding in Mahale Mountains National Park, Tanzania: Chimpanzee Feeding Grips and Hand use in Mahale. *American Journal of Physical Anthropology*, *156*(3), 317-326. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22651>
- Marzke, M. W., & Wullstein, K. L. (1996). Chimpanzee and human grips: A new classification with a focus on evolutionary morphology. *International Journal of Primatology*, *17*(1), 117-139. <https://doi.org/10.1007/BF02696162>
- Marzke, M. W., Wullstein, K. L., & Viegas, S. F. (1992). Evolution of the power (“squeeze”) grip and its morphological correlates in hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, *89*(3), 283-298. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330890303>
- Masi, S., & Breuer, T. (2018). *Dialium* seed coprophagy in wild western gorillas: Multiple nutritional benefits and toxicity reduction hypotheses. *American Journal of Primatology*, *80*(4), e22752. <https://doi.org/10.1002/ajp.22752>
- Masi, S., Gustafsson, E., Saint Jalme, M., Narat, V., Todd, A., Bomsel, M.-C., & Krief, S. (2012). Unusual feeding behavior in wild great apes, a window to understand origins of self-medication in humans: Role of sociality and physiology on learning process. *Physiology & Behavior*, *105*(2), 337-349. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2011.08.012>

- Masi, S., Mundry, R., Ortmann, S., Cipolletta, C., Boitani, L., & Robbins, M. M. (2015). The Influence of Seasonal Frugivory on Nutrient and Energy Intake in Wild Western Gorillas. *PLOS ONE*, *10*(7), e0129254. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129254>
- Masi, S., Pouydebat, E., San-Galli, A., Meulman, E., Breuer, T., Reeves, J., & Tennie, C. (2022). Free hand hitting of stone-like objects in wild gorillas. *Scientific reports*, *12*(1), 1-10. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-15542-7>
- Matsuzawa, T. (2011). Education by master-apprenticeship. In T. Matsuzawa, T. Humle, & Y. Sugiyama (Éds.), *The Chimpanzees of Bossou and Nimba* (p. 201-208). Springer Tokyo.
- Matthews, J. K., Ridley, A., Kaplin, B. A., & Grueter, C. C. (2020). A comparison of fecal sampling and direct feeding observations for quantifying the diet of a frugivorous primate. *Current Zoology*, *66*(4), 333-343. <https://doi.org/10.1093/cz/zoz058>
- McGraw, W. S., Vick, A. E., & Daegling, D. J. (2014). Dietary variation and food hardness in sooty mangabeys (*Cercocebus atys*): Implications for fallback foods and dental adaptation: Seasonality of Feeding In Sooty Mangabeys. *American Journal of Physical Anthropology*, *154*(3), 413-423. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22525>
- McGrew, W. (1979). Evolutionary implications of sex differences in chimpanzee predation and tool use. In D. A. Hamburg & E. R. McCown (Éds.), *The great apes* (p. 441-463). The Benjamin/Cummings Publishing Company.
- McGrew, W. C. (2010). Chimpanzee Technology. *Science*, *328*(5978), 579-580. <https://doi.org/10.1126/science.1187921>
- McGrew, W. C., Baldwin, P. J., & Tutin, C. E. G. (1988). Diet of wild chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Mt. Assirik, Senegal: I. Composition. *American Journal of Primatology*, *16*(3), 213-226. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350160304>
- McLennan, M. R. (2013). Diet and Feeding Ecology of Chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Bulindi, Uganda: Foraging Strategies at the Forest–Farm Interface. *International Journal of Primatology*, *34*(3), 585-614. <https://doi.org/10.1007/s10764-013-9683-y>
- McLennan, M. R., Spagnoletti, N., & Hockings, K. J. (2017). The Implications of Primate Behavioral Flexibility for Sustainable Human–Primate Coexistence in Anthropogenic Habitats. *International Journal of Primatology*, *38*(2), 105-121. <https://doi.org/10.1007/s10764-017-9962-0>

- Meulman, E. J. M., & van Schaik, C. P. (2013). Orangutan tool use and the evolution of technology. In C. Sanz, J. Call, & C. Boesch (Éds.), *Tool Use in Animals* (p. 176-202). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511894800.012>
- Milton, K. (1993). Diet and Primate Evolution. *Scientific American*, 269(2), 86-93.
- Milton, K. (2000). Quo vadis? Tactics of food search and group movement in primates and other animals. In S. Boinski & P. A. Garber (Éds.), *On the move: How and why animals travel in groups* (p. 375-417). University of Chicago Press.
- Milton, K. (2006). Introduction: Nutritional ecology. In G. Hohmann, M. M. Robbins, & C. Boesch (Éds.), *Feeding ecology in apes and other primates* (p. 381-396). Cambridge University Press.
- Milton, K., & Demment, M. W. (1988). Digestion and passage kinetics of chimpanzees fed high and low fiber diets and comparison with human data. *The Journal of nutrition*, 118(9), 1082-1088. <https://doi.org/10.1093/jn/118.9.1082>
- Moore, R. (2013). Social learning and teaching in chimpanzees. *Biology & Philosophy*, 28(6), 879-901. <https://doi.org/10.1007/s10539-013-9394-y>
- Mueller-Harvey, I., & McAllan, A. (1992). Tannins: Their biochemistry and nutritional properties. *Advances in plant cell biochemistry and biotechnology*, 1, 151-217.
- Muller, M. N., & Wrangham, R. W. (2004). Dominance, cortisol and stress in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55(4), 332-340. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0713-1>
- Napier, J. R. (1956). The prehensile movements of the human hand. *The Journal of bone and joint surgery. British volume*, 38(4), 902-913. <https://doi.org/10.1302/0301-620X.38B4.902>
- Napier, J. R. (1960). Studies of the hands of living primates. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 134(4), 647-657. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1960.tb05606.x>
- Narat, V. (2014). *Interactions bonobos-habitats-humains : Habituation, écologie, santé et conservation* (p. 261) [Thèse de Doctorat en Sciences de la Nature et de l'Homme, Spécialité Eco-éthologie]. Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Narat, V., Pennec, F., Krief, S., Ngawolo, J. C. B., & Dumez, R. (2015). Conservation communautaire et changement de statuts du bonobo dans le Territoire de Bolobo :

- Animal juridique, économique et écologique. *Revue d'ethnoécologie*, 7.
<https://doi.org/10.4000/ethnoecologie.2206>
- Narat, V., Pennec, F., Simmen, B., Ngawolo, J. C. B., & Krief, S. (2015). Bonobo habituation in a forest–savanna mosaic habitat: Influence of ape species, habitat type, and sociocultural context. *Primates*, 56(4), 339-349.
<https://doi.org/10.1007/s10329-015-0476-0>
- National Research Council. (2003). *Nutrient requirements of nonhuman primates: Second Revised Edition*. National Academies Press. <https://doi.org/10.17226/9826>.
- Neufuss, J., Humle, T., Cremaschi, A., & Kivell, T. L. (2017). Nut-cracking behaviour in wild-born, rehabilitated bonobos (*Pan paniscus*): A comprehensive study of hand-preference, hand grips and efficiency. *American Journal of Primatology*, 79(2), e22589.
<https://doi.org/10.1002/ajp.22589>
- Neufuss, J., Robbins, M. M., Baeumer, J., Humle, T., & Kivell, T. L. (2018). Manual skills for food processing by mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*) in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *Biological Journal of the Linnean Society*, 127(3), 543-562.
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly071>
- Newton-Fisher, N. E. (2003). The home range of the Sonso community of chimpanzees from the Budongo Forest, Uganda. *African Journal of Ecology*, 41(2), 150-156.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.2003.00408.x>
- Nijboer, J., & Dierenfeld, E. S. (1996). Comparison of diets fed to southeast Asian colobines in North American and European zoos, with emphasis on temperate browse composition. *Zoo Biology*, 15(5), 499-507.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2361\(1996\)15:5<499::AID-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)
- Nishida, T., Kano, T., Goodall, J., McGrew, W. C., & Nakamura, M. (1999). Ethogram and ethnography of Mahale chimpanzees. *Anthropological Science*, 107(2), 141-188.
<https://doi.org/10.1537/ase.107.141>
- Osuna-Mascaró, A. J., Ortiz, C., Stolz, C., Musgrave, S., Sanz, C. M., Morgan, D. B., & Fragaszy, D. M. (2020). Dexterity and technique in termite fishing by chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) in the Goulougo Triangle, Republic of Congo. *American Journal of Primatology*, 83(1), e23215. <https://doi.org/10.1002/ajp.23215>

- Pal, A., Kumara, H. N., Mishra, P. S., Velankar, A. D., & Singh, M. (2018). Extractive foraging and tool-aided behaviors in the wild Nicobar long-tailed macaque (*Macaca fascicularis umbrosus*). *Primates*, *59*(2), 173-183. <https://doi.org/10.1007/s10329-017-0635-6>
- Panger, M. A., Brooks, A. S., Richmond, B. G., & Wood, B. (2003). Older than the Oldowan ? Rethinking the emergence of hominin tool use. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *11*(6), 235-245. <https://doi.org/10.1002/evan.10094>
- Patel, B. A., Wallace, I. J., Boyer, D. M., Granatosky, M. C., Larson, S. G., & Stern, J. T. (2015). Distinct functional roles of primate grasping hands and feet during arboreal quadrupedal locomotion. *Journal of Human Evolution*, *88*, 79-84. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.09.004>
- Penec, F., Gérard, C., Meterreau, L., Monghiemo, C., Ngawolo, J.-C. B., Laurent, R., & Narat, V. (2020). Spatiotemporal Variation in Bonobo (*Pan paniscus*) Habitat Use in a Forest–Savanna Mosaic. *International Journal of Primatology*, *41*(6), 775-799. <https://doi.org/10.1007/s10764-020-00180-5>
- Penec, F., Krief, S., Hladik, A., Lubini Ayingweu, C., Bortolamiol, S., Bokika Ngawolo, J.-C., & Narat, V. (2016). Floristic and structural vegetation typology of bonobo habitats in a forest-savanna mosaic (Bolobo Territory, D.R.Congo). *Plant Ecology and Evolution*, *149*(2), 199-215. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2016.1157>
- Petrides, G. A. (1975). Principal foods versus preferred foods and their relations to stocking rate and range condition. *Biological Conservation*, *7*(3), 161-169. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(75\)90012-9](https://doi.org/10.1016/0006-3207(75)90012-9)
- Pontzer, H., & Wrangham, R. W. (2006). Ontogeny of Ranging in Wild Chimpanzees. *International Journal of Primatology*, *27*(1), 295-309. <https://doi.org/10.1007/s10764-005-9011-2>
- Potts, K. B., Watts, D. P., & Wrangham, R. W. (2011). Comparative Feeding Ecology of Two Communities of Chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, *32*(3), 669-690. <https://doi.org/10.1007/s10764-011-9494-y>
- Pouydebat, E., Gorce, P., Coppens, Y., & Bels, V. (2009). Biomechanical study of grasping according to the volume of the object: Human versus non-human primates. *Journal of Biomechanics*, *42*(3), 266-272. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2008.10.026>

- Pouydebat, E., Laurin, M., Gorce, P., & Bels, V. (2008). Evolution of grasping among anthropoids. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(6), 1732-1743.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01582.x>
- Pouydebat, E., Reghem, E., Borel, A., & Gorce, P. (2011). Diversity of grip in adults and young humans and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behavioural Brain Research*, 218(1), 21-28. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.11.021>
- Powell, R. A. (2000). Animal home ranges and territories and home range estimators. In L. Boitani & T. K. Fuller (Éds.), *Research techniques in animal ecology: Controversies and consequences* (Vol. 442, p. 65-110). Columbia University Press.
- Power, M. L., Todd, B., & Koutsos, L. (2012). Nutrient requirements and dietary husbandry principles for captive nonhuman primates. In C. R. Abee, K. Mansfield, S. Tardif, & T. Morris (Éds.), *Nonhuman Primates in Biomedical Research: Biology and Management* (p. 269-286). Academic Press; Elsevier. DOI:10.1016/B978-0-12-381365-7.00010-8
- Prache, S., Gordon, I. J., & Rook, A. J. (1998). Foraging behaviour and diet selection in domestic herbivores. *Annales de Zootechnie*, 47(5-6), 335-345.
<https://doi.org/10.1051/animres:19980502>
- Pruetz, J., & Bertolani, P. (2009). Chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) Behavioral Responses to Stresses Associated with Living in a Savannah-Mosaic Environment: Implications for Hominin Adaptations to Open Habitats. *PaleoAnthropology*, 2009, 252-262.
<https://doi.org/10.4207/PA.2009.ART33>
- Pruetz, J. D., & Bertolani, P. (2007). Savanna Chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, Hunt with Tools. *Current Biology*, 17(5), 412-417. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.042>
- Rapaport, L. G., & Brown, G. R. (2008). Social influences on foraging behavior in young nonhuman primates: Learning what, where, and how to eat. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 17(4), 189-201.
<https://doi.org/10.1002/evan.20180>
- Reghem, E., Byron, C., Bels, V., & Pouydebat, E. (2012). Hand posture in the grey mouse lemur during arboreal locomotion on narrow branches: Manual grasping during locomotion in *Microcebus murinus*. *Journal of Zoology*, 288(1), 76-81.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00926.x>

- Remis, M. (2002). Food preferences among captive western gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology*, 23(2), 231-249. <https://doi.org/10.1023/A:1013837426426>
- Reynolds, V., Plumptre, A., Greenham, J., & Harborne, J. (1998). Condensed tannins and sugars in the diet of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo Forest, Uganda. *Oecologia*, 115(3), 331-336. <https://doi.org/10.1007/s004420050524>
- Richmond, B. G., Roach, N. T., & Ostrofsky, K. R. (2016). Evolution of the early hominin hand. In T. L. Kivell, P. Lemelin, B. G. Richmond, & D. Schmitt (Éds.), *The Evolution of the Primate Hand: Anatomical, Developmental, Functional, and Paleontological Evidence* (p. 515-543). Springer.
- Righini, N. (2017). Recent advances in primate nutritional ecology. *American Journal of Primatology*, 79(4), <https://doi.org/10.1002/ajp.22634>
- Riley Koenig, C. M., Koenig, B. L., & Sanz, C. M. (2019). Overrepresentation of flagship species in primate documentaries and opportunities for promoting biodiversity. *Biological Conservation*, 238, 108188. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.07.033>
- Robbins, M. M., & Hohmann, G. (2006). Primate feeding ecology: An integrative approach. In G. Hohmann, C. Boesch, & M. M. Robbins (Éds.), *Feeding ecology in apes and other primates* (p. 1-13). Cambridge University Press.
- Robbins, M. M., Nkurunungi, J. B., & McNeilage, A. (2006). Variability of the feeding ecology of eastern gorillas. In G. Hohmann, M. M. Robbins, & C. Boesch (Éds.), *Feeding ecology in apes and other primates* (p. 25-48). Cambridge University Press.
- Rodman, P. S. (2002). Plants of the Apes: Is There a Hominoid Model for the Origins. In P. S. Ungar & M. F. Teaford (Éds.), *Human diet: Its origin and evolution* (p. 77-109). Bergin & Garvey, WestPoint, CT.
- Rogers, M. E., Abernethy, K., Bermejo, M., Cipolletta, C., Doran, D., Mcfarland, K., Nishihara, T., Remis, M., & Tutin, C. E. G. (2004). Western gorilla diet: A synthesis from six sites. *American Journal of Primatology*, 64(2), 173-192. <https://doi.org/10.1002/ajp.20071>
- Rogers, M. E., Voysey, B. C., McDonald, K. E., Parnell, R. J., & Tutin, C. E. G. (1998). Lowland gorillas and seed dispersal: The importance of nest sites. *American Journal of Primatology*, 45(1), 45-68. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1998\)45:1<45::AID-AJP5>3.0.CO;2-W](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1998)45:1<45::AID-AJP5>3.0.CO;2-W)

- Rosati, A. G., & Hare, B. (2012). Decision making across social contexts : Competition increases preferences for risk in chimpanzees and bonobos. *Animal Behaviour*, *84*(4), 869-879. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.07.010>
- Rothman, J. M., Chapman, C. A., Struhsaker, T. T., Raubenheimer, D., Twinomugisha, D., & Waterman, P. G. (2015). Long-term declines in nutritional quality of tropical leaves. *Ecology*, *96*(3), 873-878. <https://doi.org/10.1890/14-0391.1>
- Rothman, J. M., Raubenheimer, D., Bryer, M. A. H., Takahashi, M., & Gilbert, C. C. (2014). Nutritional contributions of insects to primate diets: Implications for primate evolution. *Journal of Human Evolution*, *71*, 59-69. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.02.016>
- Russo, S. E., Campbell, C. J., Dew, J. L., Stevenson, P. R., & Suarez, S. A. (2005). A Multi-Forest Comparison of Dietary Preferences and Seed Dispersal by *Ateles spp.* *International Journal of Primatology*, *26*(5), 1017-1037. <https://doi.org/10.1007/s10764-005-6456-2>
- Russon, A. E. (2006). Acquisition of Complex Foraging Skills in Juvenile and Adolescent Orangutans (*Pongo pygmaeus*): Developmental Influences. *Aquatic Mammals*, *32*(4), 500-510. <https://doi.org/10.1578/AM.32.4.2006.500>
- Rutz, C., Bluff, L. A., Reed, N., Troscianko, J., Newton, J., Inger, R., Kacelnik, A., & Bearhop, S. (2010). The Ecological Significance of Tool Use in New Caledonian Crows. *Science*, *329*(5998), 1523-1526. <https://doi.org/10.1126/science.1192053>
- Sabater Pi, J., & Veà, J. (1994). Comparative inventory of foods consumed by the wild pygmy chimpanzee (*Pan paniscus*; *Mammalia*) in the Lilungu-Lokofe region of the Republic of Zaire. *Journal of African Zoology*, *108*(4), 381-396.
- Samuni, L., Lemieux, D., Lamb, A., Galdino, D., & Surbeck, M. (2021). Tool use behavior in three wild bonobo communities at Kokolopori. *American Journal of Primatology*, *84*, e23342. <https://doi.org/10.1002/ajp.23342>
- Sanz, C. M., & Morgan, D. B. (2013). Ecological and social correlates of chimpanzee tool use. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *368*(1630), 20120416. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0416>
- Schoener, T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual review of ecology and systematics*, *2*(1), 369-404. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101>

- Schuppli, C., Isler, K., & van Schaik, C. P. (2012). How to explain the unusually late age at skill competence among humans. *Journal of Human Evolution*, 63(6), 843-850.
<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.08.009>
- Serckx, A., Kühl, H. S., Beudels-Jamar, R. C., Poncin, P., Bastin, J.-F., & Huynen, M.-C. (2015). Feeding ecology of bonobos living in forest-savannah mosaics: Diet seasonal variation and importance of fallback foods: Bonobo Diet in Forest-Savannah Mosaics. *American Journal of Primatology*, 77(9), 948-962. <https://doi.org/10.1002/ajp.22425>
- Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell system technical journal*, 27(3), 379-423.
- Simberloff, D. (1998). Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation*, 83(3), 247-257.
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00081-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00081-5)
- Smith, B. K., Remis, M. J., & Dierenfeld, E. S. (2014). Nutrition of the captive western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*): A dietary survey. *Zoo Biology*, 33(5), 419-425.
<https://doi.org/10.1002/zoo.21158>
- Snaith, T. V., & Chapman, C. A. (2007). Primate group size and interpreting socioecological models: Do folivores really play by different rules? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 16(3), 94-106. <https://doi.org/10.1002/evan.20132>
- Snodderly, D. M., Ellis, K. M., Lieberman, S. R., Link, A., Fernandez-Duque, E., & Di Fiore, A. (2019). Initiation of feeding by four sympatric Neotropical primates (*Ateles belzebuth*, *Lagothrix lagotricha poeppigii*, *Plecturocebus (Callicebus) discolor*, and *Pithecia aequatorialis*) in Amazonian Ecuador: Relationships to photic and ecological factors. *PLOS ONE*, 14(1), e0210494. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210494>
- Sommer, V., Bauer, J., Fowler, A., & Ortmann, S. (2011). Patriarchal Chimpanzees, Matriarchal Bonobos: Potential Ecological Causes of a Pan Dichotomy. In V. Sommer & C. Ross (Éds.), *Primates of Gashaka* (p. 469-501). Springer New-York.
https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7403-7_12
- Southgate, D. A. T. (1991). Nature and variability of human food consumption. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 334(1270), 281-288. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0117>

- Staes, N., Vermeulen, K., van Leeuwen, E. J., Verspeek, J., Torfs, J. R., Eens, M., & Stevens, J. M. (2022). Drivers of Dyadic Cofeeding Tolerance in Pan: A composite measure approach. *Biology*, *11*(5), 713. <https://doi.org/10.3390/biology11050713>
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton university press.
- Sterck, E. H., Watts, D. P., & van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral ecology and sociobiology*, *41*(5), 291-309. <https://doi.org/10.1007/s002650050390>
- Stevens, D. J. (2020). *EAZA Best Practice Guidelines Bonobo (Pan paniscus)* (p. 287).
- Strier, K. B. (2009). Seeing the Forest through the Seeds: Mechanisms of Primate Behavioral Diversity from Individuals to Populations and Beyond. *Current Anthropology*, *50*(2), 213-228. <https://doi.org/10.1086/592026>
- Strier, K. B. (2017). What does variation in primate behavior mean? *American Journal of Physical Anthropology*, *162*(S63), 4-14. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23143>
- Strike, T. B., & Feltrer, Y. (2017). Long-term management of type 2 diabetes mellitus in callitrichids with oral anti-hyperglycaemic medication. *International Zoo Yearbook*, *51*(1), 258-268. <https://doi.org/10.1111/izy.12154>
- Stringer, C. (2000). Human evolution: How an African primate became global. In S. J. Culver & P. F. Rawson (Éds.), *Biotic Response to Global Change: The Last* (p. 379-390). Cambridge University Press.
- Struck, K., Videan, E. N., Fritz, J., & Murphy, J. (2007). Attempting to reduce regurgitation and reingestion in a captive chimpanzee through increased feeding opportunities: A case study. *Lab Animal*, *36*(1), 35-38. <https://doi.org/10.1038/labon0107-35>
- Struhsaker, T. T. (1969). Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. *Folia primatologica*, *11*(1-2), 80-118. <https://doi.org/10.1159/000155259>
- Sugasawa, S., Webb, B., & Healy, S. D. (2021). Object manipulation without hands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *288*(1947), 20203184. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.3184>
- Susman, R. L. (1998). Hand function and tool behavior in early hominids. *Journal of Human Evolution*, *35*(1), 23-46. <https://doi.org/10.1006/jhev.1998.0220>
- Sussman, R. W. (1991). Primate origins and the evolution of angiosperms. *American Journal of Primatology*, *23*(4), 209-223. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350230402>

- Sussman, R. W., Tab Rasmussen, D., & Raven, P. H. (2013). Rethinking primate origins again. *American Journal of Primatology*, 75(2), 95-106. <https://doi.org/10.1002/ajp.22096>
- Sustaita, D., Pouydebat, E., Manzano, A., Abdala, V., Hertel, F., & Herrel, A. (2013). Getting a grip on tetrapod grasping: Form, function, and evolution. *Biological Reviews*, 88(2), 380-405. <https://doi.org/doi:10.1111/brv.12010>
- Sutherland, W. J. (1998). The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal behaviour*, 56(4), 801-809. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0896>
- Takemoto, H. (2003). Phytochemical determination for leaf food choice by wild chimpanzees in Guinea, Bossou. *Journal of Chemical Ecology*, 29(11), 2551-2573. <https://doi.org/10.1023/A:1026366119705>
- Takeshita, H., & Walraven, V. (1996). A comparative study of the variety and complexity of object manipulation in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*) and bonobos (*Pan paniscus*). *Primates*, 37(4), 423-441. <https://doi.org/10.1007/BF02381377>
- Terada, S., Nackoney, J., Sakamaki, T., Mulavwa, M. N., Yumoto, T., & Furuichi, T. (2015). Habitat use of bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba: Selection of vegetation types for ranging, feeding, and night-sleeping: Habitat Use of Bonobos at Wamba. *American Journal of Primatology*, 77(6), 701-713. <https://doi.org/10.1002/ajp.22392>
- Thierry, B. (2008). Primate socioecology, the lost dream of ecological determinism. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 17(2), 93-96. <https://doi.org/10.1002/evan.20168>
- Thompson, J. (2002). The status of bonobos in their southernmost geographic range. In B. M. F. Galdikas, N. E. Briggs, L. K. Sheeran, G. L. Shapiro, & J. Goodall (Éds.), *All apes great and small. Volume 1: African Apes* (p. 75-81). Springer. https://doi.org/10.1007/0-306-47461-1_7
- Thompson, M. (1997). *The history, taxonomy and ecology of the bonobo (Pan paniscus Schwarz, 1929) with a first description of a wild population living in a forest/savanna mosaic habitat (Congo, Zaire)*.
- Tocheri, M. W., Orr, C. M., Jacofsky, M. C., & Marzke, M. W. (2008). The evolutionary history of the hominin hand since the last common ancestor of Pan and Homo. *Journal of Anatomy*, 212(4), 544-562. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2008.00865.x>

- Tonooka, R., & Matsuzawa, T. (1995). Hand preferences of captive chimpanzees (*Pan troglodytes*) in simple reaching for food. *International Journal of Primatology*, *16*(1), 17-35. <https://doi.org/10.1007/BF02700151>
- Toth, N., Schick, K. D., Savage-Rumbaugh, E. S., Sevcik, R. A., & Rumbaugh, D. M. (1993). Pan the tool-maker: Investigations into the stone tool-making and tool-using capabilities of a bonobo (*Pan paniscus*). *Journal of Archaeological Science*, *20*(1), 81-91. <https://doi.org/10.1006/jasc.1993.1006>
- Toussaint, S., Herrel, A., Ross, C. F., Aujard, F., & Pouydebat, E. (2015). Substrate diameter and orientation in the context of food type in the gray mouse lemur, *Microcebus murinus*: Implications for the origins of grasping in primates. *International Journal of Primatology*, *36*(3), 583-604. <https://doi.org/10.1007/s10764-015-9844-2>
- Toussaint, S., Reghem, E., Chotard, H., Herrel, A., Ross, C., & Pouydebat, E. (2013). Food acquisition on arboreal substrates by the grey mouse lemur: Implication for primate grasping evolution. *Journal of Zoology*, *291*(4), 235-242. <https://doi.org/10.1111/jzo.12073>
- Trapanese, C., Robira, B., Tonachella, G., di Gristina, S., Meunier, H., & Masi, S. (2019). Where and what? Frugivory is associated with more efficient foraging in three semi-free ranging primate species. *Royal Society Open Science*, *6*(5), 181722. <https://doi.org/10.1098/rsos.181722>
- Truppa, V., Carducci, P., & Sabbatini, G. (2019). Object grasping and manipulation in capuchin monkeys (genera *Cebus* and *Sapajus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, *127*(3), 563-582. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly131>
- Tutin, C. E., Fernandez, M., Rogers, M. E., Williamson, E. A., & McGrew, W. C. (1991). Foraging profiles of sympatric lowland gorillas and chimpanzees in the Lope Reserve, Gabon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *334*(1270), 179-186. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0107>
- Tutin, C. E. G., & Fernandez, M. (1993). Composition of the diet of chimpanzees and comparisons with that of sympatric lowland gorillas in the Lopé reserve, Gabon. *American Journal of Primatology*, *30*(3), 195-211. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350300305>
- Ungar, P. S., & Sponheimer, M. (2013). Hominin Diets. In D. R. Begun (Éd.), *A Companion to Paleoanthropology* (p. 165-182). Blackwell Publishing Ltd.

- <https://doi.org/10.1002/9781118332344.ch9>
- Ungar, P. S., & Teaford, M. F. (2002). Perspectives on the Evolution of Human Diet. In P. S. Ungar & M. F. Teaford (Éds.), *Human diet: Its origin and evolution* (p. 1-6). Bergin & Garvey.
- van Leeuwen, T., Vanhoof, M. J. M., Kerkhof, F. D., Stevens, J. M. G., & Vereecke, E. E. (2018). Insights into the musculature of the bonobo hand. *Journal of Anatomy*, 233(3), 328-340. <https://doi.org/10.1111/joa.12841>
- van Schaik, C. (1996). Social evolution in primates: The role of ecological factors and male behavior. *Proceedings of the British Academy*, 88, 9-31.
- van Schaik, C. P., Deaner, R. O., & Merrill, M. Y. (1999). The conditions for tool use in primates: Implications for the evolution of material culture. *Journal of Human Evolution*, 36(6), 719-741. <https://doi.org/10.1006/jhev.1999.0304>
- van Schaik, C. P., Fox, E. A., & Sitompul, A. F. (1996). Manufacture and use of tools in wild sumatran orangutans: Implications for human evolution. *Naturwissenschaften*, 83(4), 186-188. <https://doi.org/10.1007/s001140050271>
- van Schaik, C. P., & van Hooff, J. A. R. A. M. (1983). On the Ultimate Causes of Primate Social Systems. *Behaviour*, 85(1-2), 91-117. <https://doi.org/10.1163/156853983X00057>
- Verspeek, J., & Stevens, J. M. (2020). Food preference and nutrient composition in captive bonobos (*Pan paniscus*). *Primates*, 61(5), 661-671. <https://doi.org/10.1007/s10329-020-00813-6>
- VideoLan. (2020). *VLC media player-3.0.8 Vetinari*. <https://www.videolan.org/vlc/releases/3.0.8.html>
- Visalberghi, E., & Fragaszy, D. (1995). The behaviour of capuchin monkeys, *Cebus apella*, with novel food: The role of social context. *Animal Behaviour*, 49(4), 1089-1095. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0137>
- Visalberghi, E., Fragaszy, D. M., & Savage-Rumbaugh, S. (1995). Performance in a tool-using task by common chimpanzees (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*), an orangutan (*Pongo pygmaeus*), and capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(1), 52-60. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.109.1.52>
- Walker, A. (2007). Early hominin diets: Overview and historical perspectives. In P. S. Ungar (Éd.), *Evolution of the human diet. The known, the unknown, and the unknowable*. Oxford University Press (p. 3-10). Oxford University Press.

- Watts, D. P. (1984). Composition and variability of mountain gorilla diets in the Central Virungas. *American Journal of Primatology*, 7(4), 323-356.
<https://doi.org/10.1002/ajp.1350070403>
- Wessling, E. G., Deschner, T., Mundry, R., Pruetz, J. D., Wittig, R. M., & Kühl, H. S. (2018). Seasonal Variation in Physiology Challenges the Notion of Chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) as a Forest-Adapted Species. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00060>
- Wessling, E. G., Kühl, H. S., Mundry, R., Deschner, T., & Pruetz, J. D. (2018). The costs of living at the edge: Seasonal stress in wild savanna-dwelling chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 121, 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.03.001>
- Wessling, E. G., & Surbeck, M. (2021). Failure to account for behavioral variability significantly compromises accuracy in indirect population monitoring. *BioRxiv*.
<https://doi.org/10.1101/2021.12.22.473935>
- White, F. J. (1988). Party composition and dynamics in *Pan paniscus*. *International Journal of Primatology*, 9(3), 179-193. <https://doi.org/10.1007/BF02737400>
- White, F. J. (1992). Activity budgets, feeding behavior, and habitat use of pygmy chimpanzees at Lomako, Zaire. *American Journal of Primatology*, 26(3), 215-223.
- White, F. J. (1996). Comparative socio-ecology of *Pan paniscus*. In W. C. McGrew, L. F. Marchant, & T. Nishida (Éds.), *Great ape societies* (p. 29-41). Cambridge University Press.
- Whiten, A., Custance, D. M., Gomez, J.-C., Teixidor, P., & Bard, K. A. (1996). Imitative learning of artificial fruit processing in children (*Homo sapiens*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 110(1), 3-14.
<https://doi.org/10.1037/0735-7036.110.1.3>
- Wittiger, L., & Sunderland-Groves, J. L. (2007). Tool use during display behavior in wild cross river gorillas. *American Journal of Primatology*, 69(11), 1307-1311.
<https://doi.org/10.1002/ajp.20436>
- Won, Y.-J., & Hey, J. (2005). Divergence population genetics of chimpanzees. *Molecular biology and evolution*, 22(2), 297-307. <https://doi.org/10.1093/molbev/msi017>
- Wood, B., Henry, A., Baker, J., & others. (2011). *Wiley-Blackwell Encyclopedia of Human Evolution*. Wiley-Blackwell.

- Wrangham, R., & Pilbeam, D. (2002). African apes as time machines. In *All apes great and small* (p. 5-17). Springer.
- Wrangham, R. W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75(3-4), 262-300. <https://doi.org/10.1163/156853980X00447>
- Wrangham, R. W. (1986). Ecology and Social Relationships in Two Species of Chimpanzee. In D. I. Rubenstein & R. W. Wrangham (Éds.), *Ecological aspects of social evolution* (p.352-378). Princeton University Press.
- Wrangham, R. W., Gittleman, J. L., & Chapman, C. A. (1993). Constraints on group size in primates and carnivores: Population density and day-range as assays of exploitation competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32(3), 199-203. <https://doi.org/10.1007/BF00173778>
- Wrangham, R., & Waterman, P. (1983). Condensed tannins in fruits eaten by chimpanzees. *Biotropica*, 15(3), 217-222. <https://doi.org/10.2307/2387832>.
- Wynn-Parry, C. B. (1966). *Rehabilitation of the Hand*. London: Butterworth.
- Yamagiwa, J., & Basabose, A. K. (2006). Diet and seasonal changes in sympatric gorillas and chimpanzees at Kahuzi–Biega National Park. *Primates*, 47(1), 74-90. <https://doi.org/10.1007/s10329-005-0147-7>
- Zuberbühler, K., & Janmaat, K. (2010). Foraging cognition in non-human primates. In M. L. Platt & A. A. Ghazanfar (Éds.), *Primate neuroethology* (p. 64-83). Oxford University Press.

Annexes du chapitre 1

Annexe 1.1 : Individus inclus dans le suivi phénologique entre mars 2016 et février 2020, recensés comme aliments consommés par les bonobos de Manzano durant cette période (oui ou non, O/N) et représentés dans les observations focales (oui ou non, O/N).

Forme de vie	Famille	Nom scientifique	Nom vernaculaire	N individus	Consommation (O/N)	Focales (O/N)
A	ACHARIACEAE	<i>Caloncoba welwitschii</i>	MONKAMA	5	O	O
A	ANACARDIACEAE	<i>Trichoscypha arborescens</i>	ID1	7	O	N
A	ANACARDIACEAE	<i>Sorindeia juglandifolia</i>	MUKARU	9	O	O
A	ANACARDIACEAE	<i>Pseudospondias microcarpa</i>	MUSAU 4	1	O	N
A	ANNONACEAE	<i>Annona senegalensis</i> var. <i>oulotricha</i>	ELOLO	27	O	N
A	ANNONACEAE	<i>Anonidium mannii</i>	MOBE	18	O	O
A	ANNONACEAE	<i>Xylopi aethiopica</i>	NSIA BIONTERE	5	O	N
A	ANNONACEAE	<i>Xylopi staudtii</i>	NSIA GFr/PFr	6	O	N
A	ANNONACEAE	UK	NZINI GFr	2	O	O
A	ANNONACEAE	<i>Greenwayodendron suaveolens</i>	NZINI PFr	15	O	O
A	APOCYNACEAE	<i>Tabernanthe iboga</i>	IBOGA	3	O	N
A	BURSERACEAE	<i>Dacryodes edulis</i>	MUSAU AMUFURU	5	N	N
A	BURSERACEAE	<i>Canarium schweinfurthii</i>	MUTSHII	3	N	N
A	CHRYSOBALANACEAE	<i>Parinari excelsa</i>	MUMPUMA	2	O	O
A	CHRYSOBALANACEAE	<i>Maranthes glabra</i>	NKURBEDZU	2	O	N
A	CLUSIACEAE	<i>Symphonia globulifera</i>	BOLUU	1	O	N
A	CLUSIACEAE	<i>Allanblackia</i> sp.	MUPANPAN	1	O	N
A	EUPHORBIACEAE	<i>Uapaca</i> sp.	ESIASIA	12	O	N
A	EUPHORBIACEAE	<i>Croton haumanianus</i>	MONTELE	2	O	O
A	EUPHORBIACEAE	<i>Macaranga</i> sp.1	MUKIE	2	O	O
A	FABACEAE	<i>Dialium pachyphyllum</i>	BUU	4	O	O
A	FABACEAE	<i>Pentaclethra eetveldeana</i>	ESSILI	3	O	O
A	FABACEAE	<i>Dialium angolense</i>	KUERO	8	O	O

A	FABACEAE	<i>Dialium sp. 1</i>	KUU	6	O	O
A	FABACEAE	<i>Pentaclethra macrophylla</i>	MOBALA	6	O	O
A	FABACEAE	<i>Daniellia pynaertii</i>	MUMEYON	3	O	N
A	FABACEAE	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	MUNDIRI	15	O	O
A	FABACEAE	<i>Parkia bicolor</i>	PARKIA	4	O	O
A	FLACOURTIACEAE	<i>Oncoba mannii</i>	EBIE	12	O	N
A	IRVINGIACEAE	<i>Klainedoxa gabonensis var. oblongifolia</i>	NKURI/GFR/PFR	8	O	O
A	LAURACEAE	<i>Beilschmiedia sp. 1</i>	MUSAU 3	1	O	O
A	MALVACEAE	<i>Cola griseiflora</i>	BONKOLO	1	O	N
A	MALVACEAE	<i>Cola sp.1</i>	MOBILU MATERE	3	N	N
A	MALVACEAE	<i>Cola sp.3</i>	MOBILU NKEAN 3 /MUBILANKEON 3	1	N	N
A	MALVACEAE	<i>Cola sp.2</i>	MOBILU NKEAN /MUBILANKEON	1	O	N
A	MALVACEAE	<i>Grewia IOSii</i>	MUMBAL NGA	1	O	O
A	MORACEAE	<i>Ficus spp</i>	FICUS/GFr	4	O	O
A	MORACEAE	<i>Trilepisium madagascariense</i>	NZIAMA	4	O	O
A	MORACEAE	<i>Treculia africana</i>	TRECULIA	1	O	N
A	MYRISTICACEAE	<i>Pycnanthus angolensis</i>	MOKILANKIMA	11	O	O
A	MYRISTICACEAE	<i>Staudtia kamerunensis var. gabonensis</i>	staudtia	12	O	O
A	OLACACEAE	<i>Strombosia/ Strombosiopsis spp.</i>	EME GFe1/Rouge	18	O	O
A	OLACACEAE	<i>Heisteria parvifolia</i>	EME Pfe/vert	2	O	O
A	OLACACEAE	<i>Aptandra zenkeri</i>	LEBAIN	6	O	N
A	PERACEAE	<i>Chaetocarpus africanus</i>	ETION TSA	1	O	N
A	PHYLLANTACEAE	<i>Hymenocardia acida</i>	EWERE	4	N	N
A	RUBIACEAE	<i>Fleroya stipulosa</i>	EBUN EMUFURU	5	N	N
A	RUBIACEAE	<i>Nauclea sp.1</i>	EBUNU	1	O	N
A	RUBIACEAE	<i>Colletocema sp. 1</i>	MUMBIENE	1	O	O

A	SAPINDACEAE	<i>Pancovia laurentii</i>	MOKONKAUN	18	O	O
A	SAPINDACEAE	<i>Chrythranthus macrobotrys</i>	NSIMU	1	O	N
A	SAPOTACEAE	<i>Omphalocarpum procerum</i>	MAKAKUMA	1	O	N
A	SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum lacourtianum</i>	MUBAMU	1	O	O
A	STERCULIACEAE	<i>Pterygota bequaertii</i>	NSIA 3	1	O	O
A	UK	UK	ID2	1	O	N
A	ULMACEAE	<i>Celtis tessmannii</i>	NGWONI	4	O	O
A	URTICACEAE	<i>Myrianthus arboreus</i>	ENTU EYUL	3	O	O
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	6	O	O
L	ANNONACEAE	<i>Artabotrys sp.1</i>	ELOLO LIANE	3	O	O
L	ANNONACEAE	UK	ELOLO LIANE 4	1	O	N
L	APOCYNACEAE	UK	BANYANKIMA	1	N	N
L	APOCYNACEAE	<i>Landolphia sp.1</i>	MASIYAN	1	O	O
L	APOCYNACEAE	<i>Landolphia sp.2</i>	MAYOMAYUL/Pfe/ PFr	8	O	O
L	CELASTRACEAE	<i>Hippocratea myriantha</i>	LIANE ZELE	2	O	O
L	LOGANIACEAE	<i>Strychnos densiflora</i>	MAYEKE	1	N	N
L	MENISPERMACEAE	<i>Triclisia dictyophylla</i>	LENKAL/GFr	2	O	O
L	PIPERACEAE	<i>Piper guineense</i>	BANKERE	1	O	O
L	VITACEAE	<i>Cissus dinklagei</i>	MUTARA	2	O	O
H	MARANTACEAE	<i>Haumania liebrechtsiana</i>	NZWOMI	NA	O	O
H	ZINGIBERACEAE	<i>Aframomum sp.1</i>	NTONDOLO	NA	O	N
L	APOCYNACEAE	<i>Landolphia owariensis</i>	MAYON	NA	N	N

Annexe 1.2 : Aliments recensés entre mars 2016 et février 2020 dans la communauté de bonobos de Manzano (RDC) (AL : données ad-libitum ; F : données focales) (A : arbre/arbuste ; H : herbacée ; L : liane) (FR : fruit ; FE : feuille mature ; JF : jeune feuille ; TG : tige ; FL : fleur ; EC : écorce/obier ; PE : pétiole ; BM : bois mort)

FORME DE VIE	FAMILLE	NOM SCIENTIFIQUE	NOM VERNACULAIRE	PARTIE CONSOMMEE	ORIGINE (AL/F)
A	ACHARIACEAE	<i>Caloncoba welwitschii</i>	MONKAMA	FR	AL,F
A	ANACARDIACEAE	<i>Sorindeia juglandifolia</i>	MUKARU	FR	AL,F
A	ANACARDIACEAE	<i>Trichoscypha arborescens</i>	ID1	FR	AL
A	ANACARDIACEAE	<i>Trichoscypha arborescens</i>	ID1	JF	AL
A	ANACARDIACEAE	<i>Pseudospondias microcarpa</i>	MUSAU 4	FR	AL
A	ANNONACEAE	<i>Annona senegalensis</i> var. <i>oulotricha</i>	ELOLO	FR	AL
A	ANNONACEAE	<i>Anonidium mannii</i>	MOBE	FR	AL,F
A	ANNONACEAE	UK	NZINI GFr	FR	AL,F
A	ANNONACEAE	<i>Greenwayodendron suaveolens</i>	NZINI PFr	FR	AL,F
A	ANNONACEAE	<i>Xylopia staudtii</i>	NSIA/NSIA GFR	EC	AL
A	ANNONACEAE	<i>Xylopia aethiopica</i>	NSIA BIONTERE	FR	AL
A	ANNONACEAE	<i>Xylopia staudtii</i>	NSIA/NSIA GFR	FR	AL
A	ANNONACEAE	<i>Polyalthia suaveolens</i>	NZINI	FR	AL
A	ANNONACEAE	<i>Polyalthia suaveolens</i>	NZINI	TG	AL
A	APOCYNACEAE	Tabernanthe iboga	IBOGA	FR	AL
A	APOCYNACEAE	Tabernanthe iboga	IBOGA	TG	AL
A	APOCYNACEAE	<i>Picralima nitida</i>	LUO	FR	AL
A	APOCYNACEAE	<i>Picralima nitida</i>	LUO	EC	AL
A	APOCYNACEAE	<i>Alstonia congensis</i>	MUPFU	FR	F
A	ARECACEAE	<i>Elaeis guineensis</i>	PALMIER	FL	AL,F
A	ARECACEAE	<i>Elaeis guineensis</i>	PALMIER	FR	AL
A	BURSERACEAE	<i>Santiria trimera</i>	MUSAU 2	FR	AL
A	CHRYSOBALANACEAE	<i>Parinari excelsa</i>	MUMPUMA	FR	AL,F
A	CHRYSOBALANACEAE	<i>Maranthes glabra</i>	NKURBEDZU	FR	AL
A	CHRYSOBALANACEAE	<i>Maranthes glabra</i>	NKURBEDZU	FL	AL
A	CLUSIACEAE	<i>Symphonia globulifera</i>	BOLUU	FL	AL
A	CLUSIACEAE	<i>Allanblackia sp.</i>	MUPANPAN	FR	AL

A	CLUSIACEAE	<i>Garcinia kola</i>	NGADIADIA/NZIALI	FR	AL
A	EUPHORBIACEAE	<i>Uapaca sp.</i>	ESIASIA	FR	AL
A	EUPHORBIACEAE	<i>Croton haumanianus</i>	MONTELE	FR	AL,F
A	EUPHORBIACEAE	<i>Macaranga sp.1</i>	MUKIE	FR	AL,F
A	EUPHORBIACEAE	<i>Croton haumanianus</i>	MONTELE	JF	AL
A	EUPHORBIACEAE	<i>Macaranga sp. 1</i>	MUKIE	JF	AL
A	EUPHORBIACEAE	<i>Macaranga spinosa</i>	MUKIE EP	FR	AL
A	EUPHORBIACEAE	<i>Sapium cornutum</i>	MUNGANGA 2	JF	AL
A	EUPHORBIACEAE	<i>Maprounea membranacea</i>	MUSEON/NTSEON(JF)	FR	AL
A	EUPHORBIACEAE	<i>Maprounea membranacea</i>	MUSEON/NTSEON(JF)	JF	AL
A	FABACEAE	UK	AB Grosses gousses	FR	AL
A	FABACEAE	<i>Piptadeniastrum africanum</i>	BOBFU	FR	AL
A	FABACEAE	<i>Millettia laurentii</i>	EBABI	FR	AL
A	FABACEAE	<i>Dialium angolense</i>	KUERO	EC	F
A	FABACEAE	<i>Dialium angolense</i>	KUERO	FE	AL
A	FABACEAE	<i>Dialium sp. 1</i>	KUU	FE	AL
A	FABACEAE	<i>Dialium sp. 1</i>	KUU	EC	AL
A	FABACEAE	<i>Dialium pachyphyllum</i>	BUU	FR	AL,F
A	FABACEAE	<i>Dialium pachyphyllum</i>	BUU	JF	AL,F
A	FABACEAE	<i>Pentaclethra eetveldeana</i>	ESSILI	FR	AL,F
A	FABACEAE	<i>Pentaclethra eetveldeana</i>	ESSILI	FL	AL,F
A	FABACEAE	<i>Dialium angolense</i>	KUERO	FR	AL,F
A	FABACEAE	<i>Dialium angolense</i>	KUERO	JF	AL,F
A	FABACEAE	<i>Dialium sp. 1</i>	KUU	FR	AL,F
A	FABACEAE	<i>Dialium sp. 1</i>	KUU	JF	AL,F
A	FABACEAE	<i>Pentaclethra macrophylla</i>	MOBALA	FR	AL,F
A	FABACEAE	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	MUNDIRI	FR	AL,F
A	FABACEAE	<i>Pentaclethra macrophylla</i>	MOBALA	FL	AL
A	FABACEAE	<i>Pentaclethra macrophylla</i>	MOBALA	FE	AL
A	FABACEAE	<i>Parkia bicolor</i>	PARKIA/MOLU	FR	AL,F
A	FABACEAE	<i>Daniellia pynaertii</i>	MUMEYON	FR	AL
A	FLACOURTIACEAE	<i>Oncoba mannii</i>	EBIE	FR	AL

A	IRVINGIACEAE	<i>Klainedoxa gabonensis</i> <i>var. oblongifolia</i>	NKURI/NKURI GFR/NKURI PFR	FR	AL,F
A	IRVINGIACEAE	<i>Irvingia grandiflora</i>	NKURI ALEPIPA	FR	AL
A	LAMIACEAE	<i>Vitex sp. 1</i>	ESSOYIL EMUFURU	FR	AL
A	LAURACEAE	<i>Beilschmiedia sp. 1</i>	MUSAU 3	FR	AL,F
A	MALVACEAE	<i>Cola griseiflora</i>	BONKOLO	FR	AL
A	MALVACEAE	<i>Grewia louisii</i>	MUMBAL NGA	FR	AL,F
A	MALVACEAE	<i>Cola sp.2</i>	MUBILANKEON	FR	AL
A	MALVACEAE	<i>Cola sp.2</i>	MUBILANKEON	FE	AL
A	MALVACEAE	<i>Grewia pinnatifida</i>	MUMBAL NGA 2	JF	F
A	MALVACEAE	<i>Grewia pinnatifida</i>	MUMBAL NGA 2	EC	AL
A	MALVACEAE	<i>Desplatsia dewevrei</i>	SIU	FR	AL
A	MELIACEAE	<i>Trichilia sp.1</i>	NSIABONKONO	FR	AL
A	MORACEAE	<i>Ficus spp</i>	FICUS/Gfe/GFr/Pfe/Pfr	FR	AL,F
A	MORACEAE	<i>Trilepisium</i> <i>madagascariense</i>	NZIAMA	FR	AL,F
A	MORACEAE	<i>Treculia africana</i>	TRECUA	FR	AL
A	MUSACEAE	<i>Musa sp.1</i>	BANANIER	TG	AL
A	MYRISTICACEAE	<i>Pycnanthus angolensis</i>	MOKILANKIMA	FL	AL
A	MYRISTICACEAE	<i>Pycnanthus angolensis</i>	MOKILANKIMA	FR	AL,F
A	MYRISTICACEAE	<i>Staudtia kamerunensis</i> <i>var. gabonensis</i>	STAUDTIA	FR	AL,F
A	OLACACEAE	<i>Aptandra zenkeri</i>	LEBAIN	FR	AL
A	OLACACEAE	<i>Heisteria parvifolia</i>	EME vert	FR	AL,F
A	OLACACEAE	<i>Strombosia/</i> <i>Strombosiopsis spp.</i>	EME/Gfe/GFe1/GFe2	FR	AL,F
A	PASSIFLORACEAE	<i>Barteria fistulosa</i>	MUKUMANKUMA	EC	F
A	PASSIFLORACEAE	<i>Barteria fistulosa</i>	MUKUMANKUMA	FR	AL
A	PERACEAE	<i>Chaetocarpus</i> <i>africanus</i>	ETIONSA	FR	AL
A	PHYLLANTACEAE	<i>Cleistanthus inundatus</i>	ESAU	JF	AL,F
A	RUBIACEAE	<i>Nauclea sp.1</i>	EBUNU	FR	AL
A	RUBIACEAE	<i>Colletoecema sp. 1</i>	MUMBIENE	FR	AL,F
A	SAPINDACEAE	<i>Pancovia laurentii</i>	MOKONKAUN	JF	AL
A	SAPINDACEAE	<i>Pancovia laurentii</i>	MOKONKAUN	TG	AL
A	SAPINDACEAE	<i>Pancovia laurentii</i>	MOKONKAUN	FR	AL,F
A	SAPINDACEAE	<i>Chytranthus</i> <i>macrobotrys</i>	NSIMU	FR	AL

A	SAPOTACEAE	<i>Omphalocarpum procerum</i>	MAKAKUMA	FR	AL
A	SAPOTACEAE	<i>Omphalocarpum procerum</i>	MAKAKUMA	FL	AL
A	SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum lacourtianum</i>	MUBAMU	FL	AL
A	SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum lacourtianum</i>	MUBAMU	FR	AL,F
A	STERCULIACEAE	<i>Pterygota bequaertii</i>	NSIA 3	FR	AL,F
A	ULMACEAE	<i>Celtis tessmannii</i>	NGWONI	FE	AL
A	ULMACEAE	<i>Celtis tessmannii</i>	NGWONI	TG	AL
A	ULMACEAE	<i>Celtis tessmannii</i>	NGWONI	FR	AL,F
A	ULMACEAE	<i>Celtis tessmannii</i>	NGWONI	JF	AL,F
A	URTICACEAE	<i>Myrianthus arboreus</i>	ENTU EYUL	JF	F
A	URTICACEAE	<i>Myrianthus arboreus</i>	ENTU EYUL	FR	AL,F
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	FE	AL
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	FR	AL,F
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	FL	AL,F
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	JF	AL,F
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	TG	AL,F
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	PE	AL,F
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	EC	AL,F
A	UK	UK	EPO	FR	F
A	UK	UK	ID2	JF	AL
A	UK	UK	MUNKINKA	EC	AL
A	UK	UK	LEPIPA	FR	AL,F
A	UK	UK	UK AB	BM	AL,F
A	UK	UK	UK AB	JF	F
A	UK	UK	UK AB	EC	AL
A	UK	UK	UK AB	FR	AL
H	AMARANTHACEAE	<i>Amaranthus sp. 1</i>	BOMBA	JF	AL,F
H	AMARANTHACEAE	<i>Amaranthus sp. 1</i>	BOMBA	FE	AL
H	ARECACEAE	<i>Raphia sp.1</i>	NDELE	JF	AL
H	ARECACEAE	<i>Raphia sp.1</i>	NDELE	TG	AL
H	COMMELINACEAE	<i>Palisota brachythyrsa</i>	MATILATILI	TG	AL
H	COSTACEAE	<i>Costus lucanusianus</i>	MUKAUN	TG	AL
H	MARANTACEAE	<i>Hypselodelphys scandens</i>	BEKANU	TG	AL

H	MARANTACEAE	UK	MAKUNU/MPUBA	FR	AL
H	MARANTACEAE	<i>Megaphrynium macrostachyum</i>	MEKUU/NKUU	FR	AL
H	MARANTACEAE	<i>Megaphrynium macrostachyum</i>	MEKUU/NKUU	JF	AL
H	MARANTACEAE	<i>Megaphrynium macrostachyum</i>	MEKUU/NKUU	TG	AL
H	MARANTACEAE	<i>Sarcophrynium schweinfurthianum</i>	MPUMPOLO	TG	AL,F
H	MARANTACEAE	<i>Sarcophrynium schweinfurthianum</i>	MPUMPOLO	FE	AL
H	MARANTACEAE	<i>Sarcophrynium schweinfurthianum</i>	MPUMPOLO	JF	AL
H	MARANTACEAE	<i>Haumania liebrechtsiana</i>	NZWOMI	FR	AL,F
H	MARANTACEAE	<i>Haumania liebrechtsiana</i>	NZWOMI	JF	AL,F
H	MARANTACEAE	<i>Haumania liebrechtsiana</i>	NZWOMI	TG	AL,F
H	POACEAE	<i>Hyparrhenia diplandra</i>	MOLIE	TG	AL
H	ZINGIBERACEAE	<i>Aframomum sp.1</i>	NTONDOLO (FR)/MOTUNA (TG)	FR	AL
H	ZINGIBERACEAE	<i>Aframomum sp.1</i>	NTONDOLO (FR)/MOTUNA (TG)	TG	AL
L	ANNONACEAE	<i>Artabotrys sp.1</i>	ELOLO Liane	FR	AL,F
L	ANNONACEAE	UK	ELOLO LIANE 2	FR	AL,F
L	ANNONACEAE	UK	ELOLO LIANE 2	FL	AL
L	ANNONACEAE	UK	ELOLO LIANE 3	FR	AL
L	ANNONACEAE	UK	ELOLO LIANE 4	FR	AL
L	APOCYNACEAE	<i>Clitandra cymulosa</i>	MANYON	FR	AL,F
L	APOCYNACEAE	<i>Landolphia sp.1</i>	MASIYAN	FR	AL,F
L	APOCYNACEAE	<i>Landolphia sp.2</i>	MAYOMAYUL	FR	AL,F
L	ARECACEAE	<i>Laccosperma secundiflorum</i>	EKABA	TG	AL,F
L	CELASTRACEAE	<i>Hippocratea myriantha</i>	LIANE ZELE	FR	AL,F
L	CELASTRACEAE	<i>Hippocratea myriantha</i>	LIANE ZELE	JF	F
L	EUPHORBIACEAE	<i>Manniophyton fulvum</i>	LEKWIYA/NKUYA	FE	AL,F
L	EUPHORBIACEAE	<i>Manniophyton fulvum</i>	LEKWIYA/NKUYA	JF	AL
L	GNETACEAE	<i>Gnetum africanum</i>	NFUMI	FE	AL
L	GNETACEAE	<i>Gnetum africanum</i>	NFUMI	JF	AL
L	LOGANIACEAE	<i>Strychnos sp.1</i>	LIANE N°002	FE	AL
L	MENISPERMACEAE	<i>Triclisia louisii</i>	LENKAL PFr	FR	AL,F
L	MENISPERMACEAE	<i>Triclisia dictyophylla</i>	LENKAL/LENKAL GFr	FR	AL,F

L	PIPERACEAE	<i>Piper guineense</i>	BANKERE	FE	AL
L	PIPERACEAE	<i>Piper guineense</i>	BANKERE	JF	AL
L	PIPERACEAE	<i>Piper guineense</i>	BANKERE	FR	AL,F
L	VITACEAE	<i>Cissus dinklagei</i>	MUTARA	FR	AL,F
L	UK	<i>UK</i>	LIANE MUSSIN'A NGOLI	FR	AL
L	UK	<i>UK</i>	LIANE NKWINKWI	FR	AL,F
L	UK	<i>UK</i>	UK LIANE	JF	AL,F
L	UK	<i>UK</i>	UK LIANE	FR	AL,F
L	UK	<i>UK</i>	UK LIANE	FE	AL,F
L	UK	<i>UK</i>	UK LIANE	EC	AL
L	UK	<i>UK</i>	UK LIANE	FL	AL
UK	UK	<i>UK</i>	LAPOENE	FR	AL
UK	UK	<i>UK</i>	UK	FR	AL,F
UK	UK	<i>UK</i>	UK	TG	F
UK	UK	<i>NA</i>	UK	FL	AL
UK	UK	<i>UK</i>	UK	FE	AL
UK	UK	<i>UK</i>	UK	JF	AL
NA	NA	<i>NA</i>	ANIMAL	UK	AL
NA	NA	<i>NA</i>	ANIMAL	ECUREUIL	AL
NA	NA	<i>NA</i>	ANIMAL	TERMITIERE	AL
NA	NA	<i>NA</i>	ANIMAL	INTESTIN UK	AL
NA	NA	<i>NA</i>	ANIMAL	NID OISEAU UK	AL
NA	NA	<i>NA</i>	ANIMAL	FOURMILLIERE	AL
NA	NA	<i>NA</i>	ANIMAL	INSECTE UK	AL
NA	NA	<i>NA</i>	NA	MIEL	AL
NA	NA	<i>NA</i>	NA	CO	AL

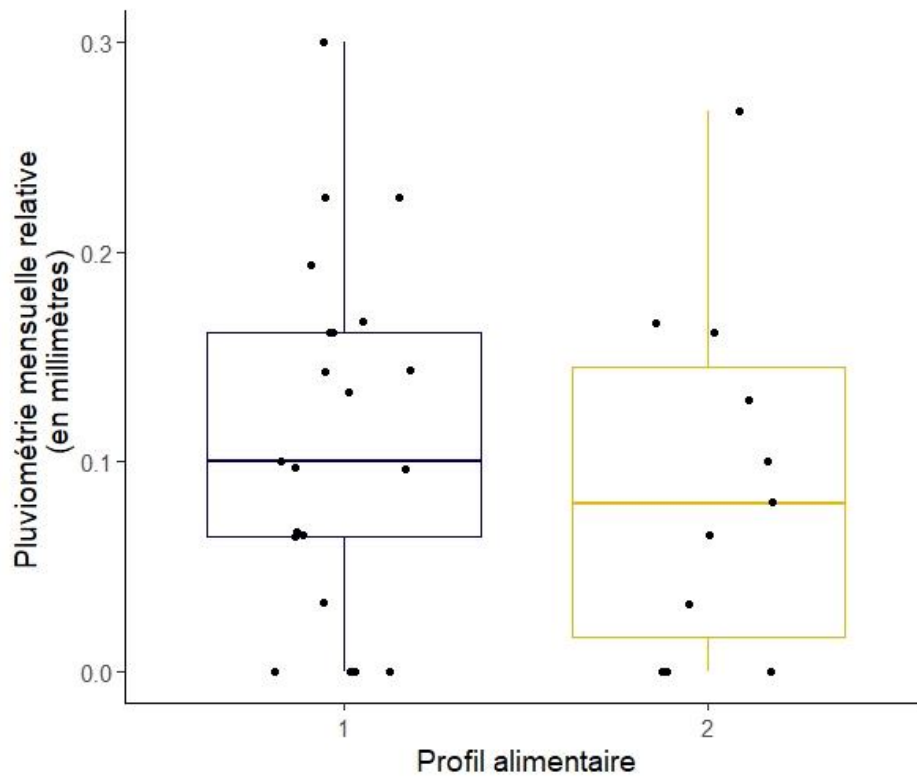
Annexe 1.3 : Aliments consommés par la communauté de bonobos de Manzano et observés lors des observations focales, temps d'alimentation (TA) et proportion du temps d'alimentation total sur quatre ans (PTAtot).

Forme de vie	Famille	Nom scientifique	Nom vernaculaire	Partie consommée	TA (min)	PTAtot (%)
A	ACHARIACEAE	<i>Caloncoba welwitschii</i>	MONKAMA	FR	4,28	0,12
A	ANACARDIACEAE	<i>Sorindeia juglandifolia</i>	MUKARU	FR	1,68	0,05
A	ANNONACEAE	<i>Anonidium mannii</i>	MOBE	FR	52,05	1,40
A	ANNONACEAE	<i>Greenwayodendron suaveolens</i>	NZINI Pfr	FR	8,43	0,23
A	ANNONACEAE	UK	NZINI GFr	FR	2,78	0,07
A	CHRYSOBALANACEAE	<i>Parinari excelsa</i>	MUMPUMA	FR	62,20	1,67
A	EUPHORBIACEAE	<i>Croton haumanianus</i>	MONTELE	FR	104,18	2,80
A	EUPHORBIACEAE	<i>Macaranga sp. 1</i>	MUKIE	FR	2,97	0,08
A	FABACEAE	<i>Dialium angolense</i>	KUERO	FR	907,57	24,42
A	FABACEAE	<i>Dialium angolense</i>	KUERO	JF	104,88	2,82
A	FABACEAE	<i>Dialium angolense</i>	KUERO	EC	2,37	0,06
A	FABACEAE	<i>Dialium pachyphyllum</i>	BUU	FR	148,02	3,98
A	FABACEAE	<i>Dialium pachyphyllum</i>	BUU	JF	1,50	0,04
A	FABACEAE	<i>Dialium sp.1</i>	KUU	FR	142,33	3,83
A	FABACEAE	<i>Dialium sp.1</i>	KUU	JF	23,82	0,64
A	FABACEAE	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	MUNDIRI	FR	38,47	1,03
A	FABACEAE	<i>Parkia bicolor</i>	PARKIA	FR	10,27	0,28
A	FABACEAE	<i>Pentaclethra eetveldeana</i>	ESSILI	FL	16,33	0,44
A	FABACEAE	<i>Pentaclethra eetveldeana</i>	ESSILI	FR	1,25	0,03
A	FABACEAE	<i>Pentaclethra macrophylla</i>	MOBALA	FR	13,72	0,37
A	IRVINGIACEAE	<i>Klainedoxa gabonensis var. oblongifolia</i>	NKURI/NKURI GFR/NKURI PFR	FR	97,64	2,63
A	LAURACEAE	<i>Beilschmiedia sp.1</i>	MUSAU 3	FR	64,08	1,72
A	MALVACEAE	<i>Grewia louisii</i>	MUMBAL NGA	FR	5,00	0,13

A	MALVACEAE	<i>Grewia pinnatifida</i>	MUMBAL NGA 2	JF	6,88	0,19
A	MORACEAE	<i>Ficus spp.</i>	FICUS/Gfe/GFr/Pfe /Pfr	FR	52,05	1,40
A	MORACEAE	<i>Trilepisium madagascariense</i>	NZIAMA	FR	115,80	3,12
A	MYRISTICACEAE	<i>Pycnanthus angolensis</i>	MOKILANKIMA	FR	0,78	0,02
A	MYRISTICACEAE	<i>Staudtia kamerunensis var. gabonensis</i>	STAUDTIA	FR	12,13	0,33
A	OLACACEAE	<i>Heisteria parvifolia</i>	EME vert	FR	5,68	0,15
A	OLACACEAE	<i>Strombosia/ Strombosiopsis spp.</i>	EME/Gfe/GFe1 /GFe2	FR	60,67	1,63
A	PASSIFLORACEAE	<i>Barteria fistulosa</i>	MUKUMANKUMA	EC	0,42	0,01
A	PHYLLANTACEAE	<i>Cleistanthus inundatus</i>	ESAU	JF	0,70	0,02
A	RUBIACEAE	<i>Colletocema sp. 1</i>	MUMBIENE	FR	18,53	0,50
A	SAPINDACEAE	<i>Pancovia laurentii</i>	MOKONKAUN	FR	115,30	3,10
A	SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum lacourtianum</i>	MUBAMU	FR	15,42	0,41
A	STERCULIACEAE	<i>Pterygota bequaertii</i>	NSIA 3	FR	69,67	1,87
A	UK	UK	AB UK	BM	9,73	0,26
A	UK	UK	AB UK	JF	3,03	0,08
A	UK	UK	LEIPA	FR	0,72	0,02
A	UK	UK	EPO	FR	0,27	0,01
A	ULMACEAE	<i>Celtis tessmannii</i>	NGWONI	FR	15,28	0,41
A	ULMACEAE	<i>Celtis tessmannii</i>	NGWONI	JF	0,60	0,02
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	FR	656,95	17,67
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	JF	37,35	1,00
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	PE	5,45	0,15
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	TG	1,42	0,04
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	FL	0,68	0,02
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	EC	0,60	0,02
A	URTICACEAE	<i>Myrianthus arboreus</i>	ENTU EYUL	FR	50,07	1,35
A	URTICACEAE	<i>Myrianthus arboreus</i>	ENTU EYUL	JF	2,17	0,06
A	APOCYNACEAE	<i>Alstonia congensis</i>	MUPFU	FR	2,27	0,06
H	AMARANTHACEAE	<i>Amaranthus sp. 1</i>	BOMBA	JF	12,38	0,33

H	MARANTACEAE	<i>Haumania liebrechtsiana</i>	NZWOMI	TG	68,18	1,83
H	MARANTACEAE	<i>Haumania liebrechtsiana</i>	NZWOMI	FR	12,35	0,33
H	MARANTACEAE	<i>Haumania liebrechtsiana</i>	NZWOMI	JF	10,00	0,27
H	MARANTACEAE	<i>Sarcophrynium schweinfurthianum</i>	MPUMPOLO	TG	1,30	0,03
L	ANNONACEAE	<i>Artabotrys sp.1</i>	Liane ELOLO	FR	2,67	0,07
L	ANNONACEAE	UK	Liane ELOLO 3	FR	26,30	0,71
L	APOCYNACEAE	<i>Clitandra cymulosa</i>	MANYON	FR	3,02	0,08
L	APOCYNACEAE	<i>Landolphia sp.1</i>	MASIYAN	FR	20,00	0,54
L	APOCYNACEAE	<i>Landolphia sp.2</i>	MAYOMAYUL	FR	103,65	2,79
L	APOCYNACEAE	<i>Landolphia sp.2</i>	MAYOMAYUL	UK	10,60	0,29
L	ARECACEAE	<i>Laccosperma secundiflorum</i>	EKABA	TG	9,08	0,24
L	CELASTRACEAE	<i>Hippocratea myriantha</i>	ZELE	FR	39,26	1,06
L	CELASTRACEAE	<i>Hippocratea myriantha</i>	ZELE	JF	3,82	0,10
L	EUPHORBIACEAE	<i>Manniophyton fulvum</i>	LEKWIYA/NKU YA	FE	9,87	0,27
L	MENISPERMACEAE	<i>Triclisia dictyophylla</i>	LENKAL GFr	FR	20,00	0,54
L	MENISPERMACEAE	<i>Triclisia louisii</i>	LENKAL PFr	FR	8,17	0,22
L	PIPERACEAE	<i>Piper guineense</i>	BANKERE	FR	19,65	0,53
L	UK	UK	Liane NKWINKWI	FR	16,97	0,46
L	UK	UK	LIANE UK	JF	11,37	0,31
L	UK	UK	LIANE UK	FR	4,75	0,13
L	UK	UK	LIANE UK	FE	0,38	0,01
L	VITACEAE	<i>Cissus dinklagei</i>	MUTARA	FR	205,48	5,53
UK	UK	UK	UK	FR	10,65	0,29
UK	UK	UK	UK	TG	7,18	0,19
UK	UK	UK	UK	UK	3,50	0,09
Total					3717,02	100,00

Annexe 1.4 : Pluviométrie mensuelle relative (rapportée au nombre de jours d'observation par mois) dans les deux profils (test de la somme des rangs de Wilcoxon, $p > 0,05$). La ligne colorée horizontale correspond à la médiane, la boîte blanche correspond à l'écart entre le 25e et le 75e quartile (écart interquartile). La limite inférieure des barres verticales correspond à la plus petite valeur dans un intervalle de 1,5 fois l'écart interquartile sous le 25e quartile, et la limite supérieure correspond à la plus grande valeur dans 1,5 fois l'écart interquartile au-dessus du 75e percentile.



Annexe 1.5 : Variables comparées entre les deux profils alimentaires et p-value obtenues avec un test de la somme des rangs de Wilcoxon (en gras et bleu : significativement supérieur dans le profil 1 ; en gras et jaune : significativement supérieur dans le profil 2; *: p<0,05; **: p<0,01) (H' : index de diversité de Shannon ; TF : taux de fréquentation ; FAI : indice de disponibilité mensuel ; PTA : proportion du temps d'alimentation mensuel ; MFO : forêt mixte à sous-bois ouvert ; MFM : forêt mixte à sous-bois de Marantacées ; SFM : forêt éparsée à sous-bois de Marantacées ; SFDM : forêt éparsée à sous-bois très dense de Marantacées ; OF : forêt à canopée ouverte ; SIMF/SIF-GID : forêt inondable de façon saisonnière ; S : savane ; FR : fruit ; BM : bois mort ; EC : écorce ; FE : feuille mature ; JF : jeune feuille ; TG : tige ; UK : non identifié). Les noms scientifiques correspondant aux noms vernaculaires ci-dessous sont disponibles dans l'Annexe 3.

Variable testée	p-value	Variable testée	p-value
Durée d'observation mensuelle	0,2311	FAI MOKONKAUN FR	0,9818
H' alim mensuel*	0,0134	PTA MONKAMA FR	0,5295
H' phéno mensuel	0,4513	FAI MONKAMA FR*	0,0100
Pluviométrie par jour (mensuelle)	0,4723	PTA MONTELE FR	0,2321
TF MFO mensuel*	0,0312	FAI MONTELE FR	0,7887
TF MFM mensuel	0,6635	PTA MUBAMU FR	0,3433
TF SFM mensuel	0,1759	FAI MUBAMU FR	0,3175
TF SFDM mensuel	0,8436	PTA MUKARU FR	0,5295
TF OF mensuel	0,7231	FAI MUKARU FR	0,6601
TF SIMF/SIF-GID mensuel	0,5434	PTA MUKIE FR	0,5295
TF S mensuel	0,1814	FAI MUKIE FR	0,8479
TF Champs mensuel	0,8899	PTA MUMBAL NGA FR	0,5295
TF Lisière mensuel	0,8333	FAI MUMBAL NGA FR	0,2940
TF ROUTE mensuel	0,4178	FAI MUMBIENE FR	0,7490
FAI FR	0,3843	FAI MUMPUMA FR	0,5314
FAI total	0,1137	PTA MUNDIRI FR	0,5295
PTA AB UK BM	0,5295	PTA MUPFU FR	0,1666
PTA UK BM	0,1666	PTA MUSAU 3 FR	0,2313
PTA KUERO EC	0,1666	PTA MUSIO FR*	0,0127
PTA MUKUMANKUMA EC	0,5295	FAI MUSIO FR	0,4205
PTA MUSIO EC	0,5295	PTA MUTARA FR	0,1648
PTA LEKWIYA/NKUYA FE	0,5295	FAI MUTARA FR	0,1531
PTA LIANE UK FE	0,5295	FAI NGWONI FR	0,2548
PTA ESSILI FL	0,3433	PTA NKURI/GFR/PFR FR	0,3188
FAI ESSILI FL	0,4663	FAI NKURI/GFR/PFR FR	0,7087
PTA MUSIO FL	0,9779	PTA NSIA 3 FR	0,9404
FAI MUSIO FL	0,7339	PTA NZIAMA FR	0,0718
PTA BANKERE FR	0,2313	FAI NZIAMA FR	0,6068
FAI BANKERE FR*	0,0348	PTA NZINI GFr FR	0,5295
PTA BUU FR	0,1309	PTA NZINI Pfr FR	0,5882
FAI BUU FR	0,4349	FAI NZINI Pfr FR	0,3955
PTA EME vert FR	0,5295	PTA NZWOMI FR	0,3433
FAI EME vert FR	0,1835	FAI NZWOMI FR	0,2481
FAI EME ROUGE/Gfe/GFe1/GFe2 FR*	0,0447	PTA PARKIA FR	0,3433

PTA ENTU EYUL FR	0,2313	FAI STAUDTIA FR*	0,0393
FAI ENTU EYUL FR	0,3505	PTA UK FR	0,1573
PTA EPO FR	0,5295	PTA ZELE FR	0,7422
PTA ESSILI FR	0,5295	PTA AB UK JF	0,1666
FAI ESSILI FR	0,3001	PTA BOMBA JF	0,5295
PTA FICUS/Gfe/GFr/Pfe/Pfr FR	0,4494	PTA BUU JF	0,1666
FAI FICUS FR	0,8269	FAI BUU JF	0,7976
PTA KUERO FR**	2,1e-6	PTA ENTU EYUL JF	0,5295
FAI KUERO FR	0,2053	FAI ENTU EYUL JF	0,3438
PTA KUU FR	0,7200	PTA ESAU JF	0,5295
FAI KUU FR	0,4904	PTA KUERO JF	0,1202
PTA LENKAL GFr FR	0,5295	FAI KUERO JF	0,3875
FAI LENKAL GFr FR	0,7645	PTA KUU JF	0,4898
PTA LENKAL PFr FR	0,5295	FAI KUU JF	0,2963
PTA LEPIPA FR	0,1666	PTA LIANE UK JF	0,3433
PTA Liane ELOLO FR	0,5295	PTA MUMBAL NGA 2 JF	0,5295
FAI Liane ELOLO FR	0,3804	PTA MUSIO JF	0,1067
PTA Liane ELOLO 3 FR	0,3433	FAI MUSIO JF	0,6629
PTA Liane NKWINKWI FR	0,5295	PTA NGWONI JF	0,1666
PTA LIANE UK FR	0,3433	FAI NGWONI JF	0,1573
PTA MANYON FR	0,5295	PTA NZWOMI JF	0,5295
PTA MAYOMAYUL FR	0,5908	PTA ZELE JF	0,5295
FAI MAYOMAYUL FR	0,3622	PTA EKABA TG	0,1666
PTA MOBALA FR	0,5295	PTA MPUMPOLO TG	0,5295
FAI MOBALA FR	0,6381	PTA MUSIO TG	0,3433
PTA MOBE FR	0,2313	PTA NZWOMI TG*	0,0388
FAI MOBE FR*	0,0290	PTA UK TG	0,5295
PTA MOKILANKIMA FR	0,5295	PTA MAYOMAYUL UK	0,5295
FAI MOKILANKIMA FR*	0,0227	PTA UK UK	0,3433
PTA MOKONKAUN FR	0,5111		

Annexes du chapitre 2

Annexe 2.1 : Variables nutritionnelles utilisées pour l'analyse en composantes principales (ACP) de la ration moyenne (R), des aliments distribués hors ration (HR) et des aliments opportunistes (OP) consommés par les bonobos durant les trois saisons de l'étude et ayant fait l'objet d'une collecte. (MS : matière sèche, 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) (EC : écorce, FL : fleur, FE : feuille mature, JF : jeune feuille, TG : tige)

Type	Aliment	Mois	Ash (%MS)	CP (%MS)	Cfat (%MS)	Cfib (%MS)	Ca (mg/kg)	Cu (mg/kg)	Fe (mg/kg)	K (mg/kg)	Mg (mg/kg)	Mn (mg/kg)	Na (mg/kg)	P (mg/kg)	Zn (mg/kg)
HR	Noisetier Brindilles	Janvier	6,0	7,6	1,6	36	13300	9,7	97,8	5060	1060	164	593	1560	37
HR	Noisetier EC	Janvier	5,8	6,8	0,6	35,2	16600	7,2	89,7	2580	747	229	360	620	9,3
HR	Noisetier FL	Janvier	5,3	9,8	0,8	19,6	9750	12,1	51,3	9090	1900	221	504	1790	16,9
HR	Noisetier Bourgeons	Janvier	4,3	11,6	4,6	19,8	9910	18,5	47,4	4110	1790	51,8	331	2130	35,3
HR	Saule EC	Janvier	14,1	5,1	0,7	24,7	47000	3,9	19,7	5450	1140	35,6	155	964	145
OP	Charme Bourgeons	Janvier	3,9	11,1	2,6	16,3	7510	12,1	37,2	5000	1590	134	348	2130	28,1
OP	Ronces FE	Janvier	5,1	14,1	2,6	15,8	11800	6,4	70,8	5560	2770	112	189	1730	26,4
OP	Herbe Plante entière	Janvier	14,5	17,9	1,7	18,2	7080	10,3	1470	14900	1680	143	442	3130	28,4
OP	Chêne pédonculé FE	Octobre	7,3	12,9	3,5	20,7	14000	5,7	138	9340	1200	856	239	2780	22
OP	Chêne pédonculé EC	Octobre	5,4	5,6	0,8	37,5	15000	6,2	44,5	3320	1090	550	119	845	17,6
OP	Charme FE	Octobre	10,9	10,3	3	21,6	26050	6,2	94	8035	1705	2170	217	2910	28,2
OP	Charme Bourgeons	Octobre	3,6	11,5	2,3	30,8	7520	14,4	30,2	4340	1420	353	89,1	1920	27,9
HR	Saule FE	Octobre	7,1	14	3,1	18,3	11500	7,9	66,9	14900	1500	447	365	2730	87,1
HR	Saule EC	Octobre	6,9	8,3	2,8	26,7	18100	4,3	59,1	6490	748	42,9	141	1090	55,7
OP	Châtaignier FE	Octobre	24,5	11,3	2,9	22,4	26000	4,3	129	11500	2080	213	179	1710	24,9
OP	Erable champêtre FE	Octobre	3,9	11,5	2,7	20,7	8480	7,9	74,9	15500	1830	802	438	2670	24,9

OP	Coprin chevelu Pied et chapeau	Octobre	15,6	30,8	1,6	17,5	5630	33,7	621	41800	1360	33,9	927	8290	56,2
OP	Aubépine JF	Mai	7,9	13	2,3	12,8	13000	7,8	89,3	15700	2640	71	273	3200	23,3
OP	Aubépine FL	Mai	7,7	12,4	2,4	21	9790	11,9	82,7	18500	2800	58,5	721	2840	30,5
OP	Iris jaune TG	Mai	19,0	9,1	2,4	30,3	18400	3,7	78,9	59800	1080	104	1420	2670	20,2
OP	Genêt pousse	Mai	5,2	24,1	2,3	15,3	8810	8,9	72,3	10800	1490	183	125	2080	17,5
OP	Genêt FL	Mai	4,9	20,2	5,2	16	4060	6,8	44,6	14600	1080	117	182	2920	25,2
OP	Charme JF	Mai	5,8	13,4	2,5	12,4	13800	8	76,8	7340	1660	103	104	1770	18,2
OP	Erable champêtre JF	Mai	6,2	15,4	3,3	17,1	11800	7	67,2	11000	1860	106	158	2060	20,6
OP	Chêne pédonculé JF	Mai	4,1	15,9	2,6	17,2	6850	9,8	37	8660	1480	84,4	171	2130	19,6
OP	Marguerite FL	Mai	13,7	9,3	2,6	16,2	5750	6,5	62,3	24100	1560	38,5	453	3770	20,5
OP	Ronces FE-Mai	Mai	7,3	12,7	2,3	16,8	9040	9,2	88,4	16300	4010	97,6	140	3080	28,1
OP	Ronces TG	Mai	7,8	13,5	3,3	37,5	3280	7	43	18500	2220	19,9	108	2310	21,9
OP	Dactyle aggloméré TG	Mai	7,0	4,5	1,2	26,9	1730	2,9	21,6	21600	727	86,5	662	1835	12,1
R	Ration théorique	NA	8,9	18	6,82	10,4	8400	15,1	154,8	19300	1800	29,9	4700	6700	43,2

Annexes du chapitre 3

Annexe 3.1 : Mesures morphométriques (six variables) des 43 aliments manipulés par les bonobos de la Vallée des Singes dans les vidéos analysées. Les catégories correspondent à la taille de découpe (décroissante de cat 1 à cat 6) par les soigneurs avant distribution aux bonobos. (Moy : Moyenne, SEM : Ecart standard à la moyenne)

Aliment	N échantillons	Masse (g)		Dureté (N)		Longueur (cm)		Largeur (cm)		Hauteur (cm)		Volume (cm ³)	
		Moy	SEM	Moy	SEM	Moy	SEM	Moy	SEM	Moy	SEM	Moy	SEM
Radis noir Cat2	3	27,0	3,6	10,5	0,8	6,0	0,0	5,5	0,0	1,0	0,0	33,0	0,0
Brocolis Cat1	3	42,0	6,1	23,5	0,6	14,5	0,3	6,0	0,0	5,0	0,3	435,0	30,9
Brocolis Cat2	3	18,0	2,5	20,5	0,5	6,0	0,3	6,0	0,0	5,0	0,0	180,0	8,7
Brocolis Cat3	6	3,0	0,6	0,0	0,0	2,5	0,3	2,0	0,4	1,5	0,0	7,5	2,6
Cake	3	110,0	3,0	0,0	0,0	15,0	0,0	4,0	0,0	4,0	0,0	240,0	0,0
Carotte Cat2	5	53,0	12,7	37,5	0,9	10,5	0,6	4,0	0,5	3,5	0,4	147,0	33,3
Carotte Cat3	2	41,0	1,0	31,0	1,2	17,5	2,0	3,5	0,0	2,0	0,0	122,5	14,0
Carotte Cat4	3	22,0	2,5	31,0	1,2	14,0	0,0	2,0	0,4	2,0	0,0	56,0	8,1
Carotte Cat5	2	11,0	5,0	31,0	1,2	6,0	0,0	2,5	0,7	2,5	0,0	37,5	7,5
Chou-fleur Cat1	3	122,0	5,3	14,0	0,4	13,0	1,5	8,0	0,7	4,0	0,5	416,0	54,6
Chou-fleur Cat2	3	78,0	4,0	26,0	0,6	17,0	1,2	8,5	1,1	2,0	0,3	289,0	54,6
Chou-fleur Cat3	4	50,0	9,5	14,0	0,4	7,0	0,4	6,0	0,6	3,0	0,4	126,0	36,4
Chou-fleur Cat4	3	17,0	4,0	8,5	0,5	6,0	0,3	3,0	0,7	1,5	0,0	27,0	6,2
Chou-fleur Cat5	2	10,0	1,0	26,0	0,6	4,0	0,0	3,0	0,0	1,0	0,0	12,0	0,0
Chou-fleur Cat6	9	2,0	0,6	0,0	0,0	2,0	0,3	2,0	0,3	1,0	0,1	4,0	1,8
Céleri branche Cat1	2	63,0	12,0	14,5	1,0	14,0	0,0	6,0	0,0	6,0	0,5	504,0	42,0

Céleri branche Cat2	7	19,0	2,6	14,5	1,0	21,5	1,7	6,5	1,4	1,0	0,0	139,8	35,1
Céleri branche Cat3	3	9,0	1,5	14,5	1,0	7,0	0,0	1,5	0,0	1,5	0,0	15,8	0,0
Céleri branche Cat4	5	2,0	0,0	0,0	0,0	13,5	0,7	6,0	0,8	0,5	0,0	40,5	7,2
Concombre Cat1	3	32,0	1,0	11,5	0,4	11,0	0,0	3,0	0,4	2,0	0,0	66,0	6,4
Concombre Cat3	4	21,0	3,0	11,5	0,4	7,0	1,1	3,0	0,5	2,0	0,2	42,0	14,1
Endive Cat3	1	11,0	NA	8,7	0,4	13,0	NA	5,5	NA	0,5	NA	35,8	NA
Endive Cat4	2	3,0	0,0	8,7	0,4	9,5	0,5	5,0	0,0	0,5	0,0	23,8	1,3
Chou vert Cat1	3	167,0	11,5	34,5	0,4	19,5	0,0	9,5	1,3	6,0	0,9	1111,5	308,3
Chou vert Cat2	5	34,0	2,9	26,0	0,9	24,0	0,9	19,0	0,7	0,5	0,0	228,0	16,3
Chou vert Cat3	1	37,0	NA	34,5	0,4	7,5	NA	6,5	NA	6,0	NA	292,5	NA
Chou vert Cat4	3	7,0	1,7	0,0	0,0	13,5	0,9	7,5	0,5	0,2	0,0	20,3	2,5
Chou vert Cat5	5	1,0	0,0	0,0	0,0	6,0	0,5	3,5	0,4	0,2	0,0	4,2	0,6
Ecorce de noisetier	3	1,0	0,0	16,0	0,9	8,5	0,5	1,0	0,0	0,1	0,0	0,9	0,1
Chatons de noisetier	10	0,2	0,0	0,0	0,0	3,0	0,2	0,5	0,0	0,5	0,0	0,8	0,0
Poireau Cat1	3	52,0	5,9	17,5	0,6	19,5	0,8	3,0	0,4	3,0	0,3	175,5	36,5
Poireau Cat2	2	10,0	2,0	8,0	0,3	3,5	0,5	2,0	0,0	2,0	0,0	14,0	2,0
Poireau Cat3	3	15,0	3,1	0,0	0,0	30,0	1,2	3,0	0,9	0,2	0,0	18,0	5,4
Poireau Cat4	5	2,0	0,5	0,0	0,0	14,0	0,2	1,0	0,0	0,1	0,0	1,4	0,3
Laitue Cat2	4	10,0	0,6	0,0	0,0	10,5	0,7	10,0	1,6	1,0	0,0	105,0	10,9
Laitue Cat3	4	3,0	0,6	0,0	0,0	9,0	0,6	7,0	0,8	0,5	0,0	31,5	5,1
Salade feuille de chêne Cat4	7	1,5	0,1	0,0	0,0	7,0	0,7	5,0	1,0	0,1	0,0	3,5	0,8
Oignon Cat2	2	20,0	1,0	15,0	0,0	8,0	0,0	3,5	0,7	2,0	1,0	56,0	36,0

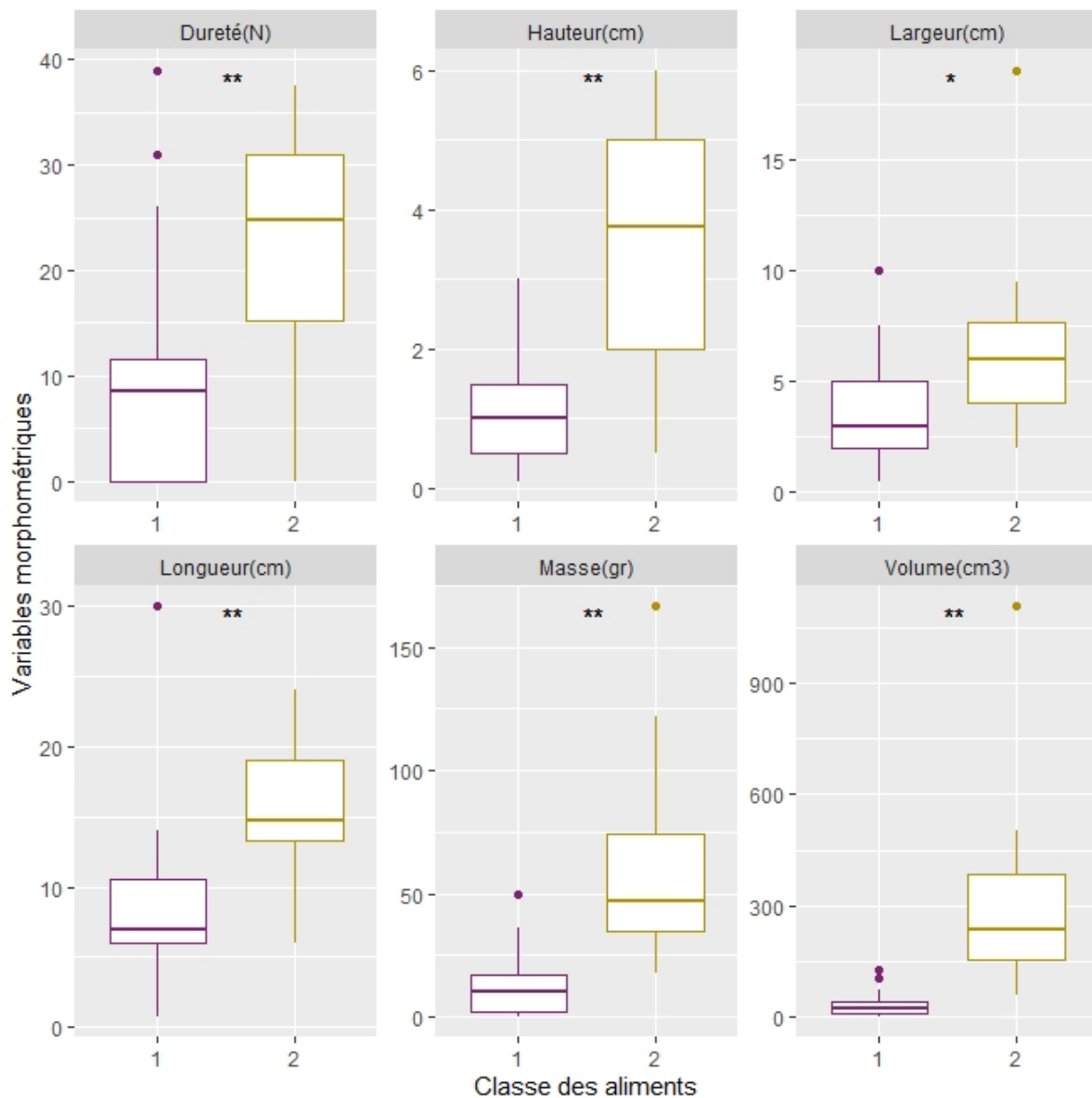
Oignon Cat3	3	4,0	1,2	5,5	0,0	6,0	0,0	2,0	0,0	0,5	0,0	6,0	0,0
Poivron Cat3	3	36,0	7,6	8,5	0,8	10,5	0,3	4,5	0,0	1,5	0,3	70,9	13,1
Poivron Cat4	4	14,0	1,6	8,5	0,8	8,5	1,2	4,0	0,7	1,0	0,2	34,0	9,1
Graines	10	0,2	0,0	39,0	0,4	0,8	0,1	0,5	0,1	0,2	0,0	0,1	0,0
Courgette Cat2	3	18,0	4,5	7,5	0,5	4,4	0,2	4,5	0,4	1,0	0,0	19,8	1,9

Annexe 3.2 : Classification des aliments selon une Classification Ascendante Hiérarchique avec la méthode de Ward. Trois classes se distinguent : Classe 1 (petits aliments légers et mous), Classe 2 (grands aliments, lourds et durs) et Classe 0 ajoutée pour le riz cuit.

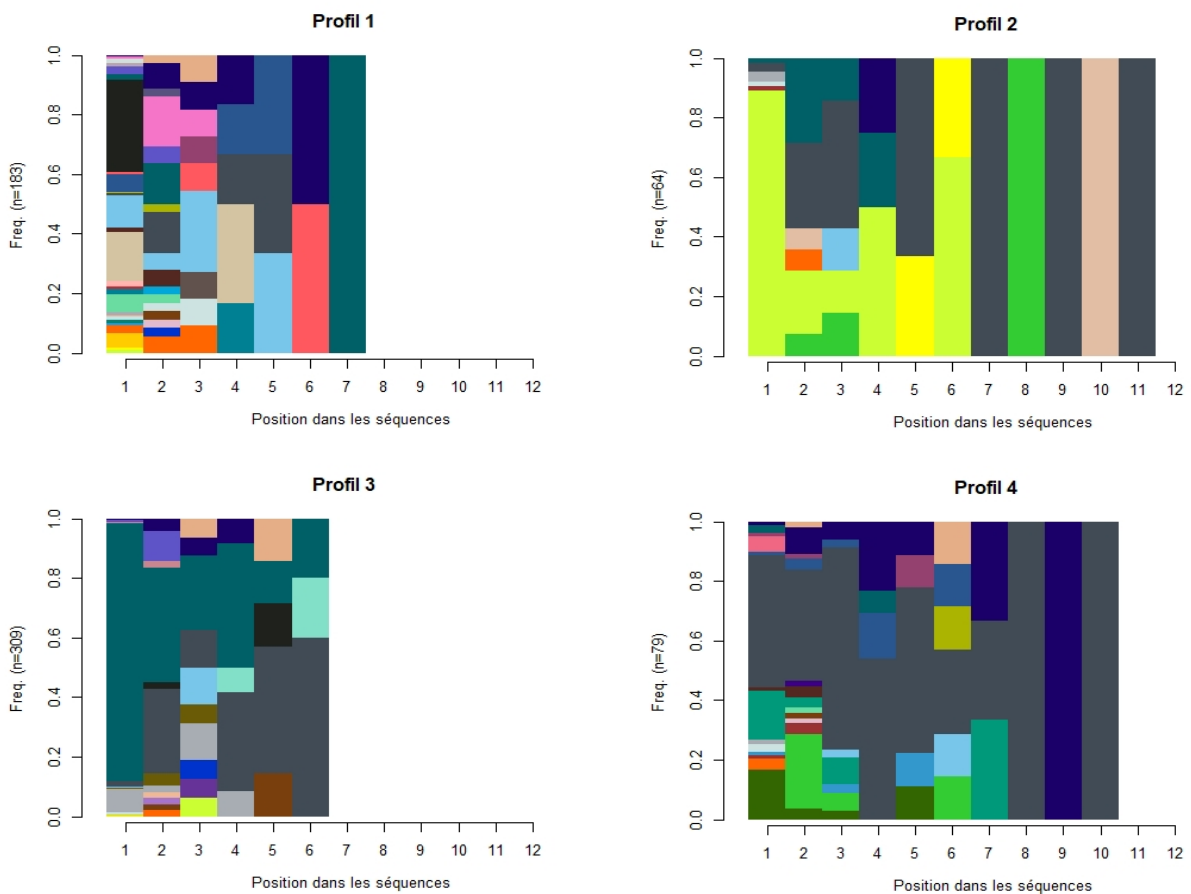
Classe des aliments	Classe 0	Classe 1	Classe 2
Dureté (N) (Moy ± SEM)	NA	8,7 ± 1,8	23,2 ± 2,8
Hauteur (cm) (Moy ± SEM)	NA	1,0 ± 0,2	3,6 ± 0,5
Longueur (cm) (Moy ± SEM)	NA	8,2 ± 1,0	15,3 ± 1,4
Masse (g) (Moy ± SEM)	NA	11,8 ± 2,3	61,3 ± 11,7
Largeur (cm) (Moy ± SEM)	NA	3,7 ± 0,4	6,6 ± 1,1
Volume (cm³) (Moy ± SEM)	NA	29,6 ± 5,7	309,8 ± 70,7
Aliments	Riz cuit	Brocolis Cat3	Brocolis Cat1
		Radis noir Cat2	Brocolis Cat2
		Carotte Cat5	Cake
		Chou-fleur Cat3	Carotte Cat2
		Chou-fleur Cat4	Carotte Cat3
		Chou-fleur Cat5	Carotte Cat4
		Chou-fleur Cat6	Chou-fleur Cat1
		Céleri branche Cat3	Chou-fleur Cat2
		Céleri branche Cat4	Céleri stalk Cat1
		Concombre Cat1	Céleri stalk Cat2
		Concombre Cat3	Chou vert Cat1
		Endive Cat3	Chou vert Cat2
		Endive Cat4	Chou vert Cat3
		Chou vert Cat4	Poireau Cat1
		Chou vert Cat5	
		Ecorce de noisetier	
		Chatons de noisetier	
		Poireau Cat2	
		Poireau Cat3	
Poireau Cat4			

		Laitue Cat2	
		Laitue Cat3	
		Salade Feuille de chêne Cat4	
		Oignon Cat2	
		Oignon Cat3	
		Poivron Cat3	
		Poivron Cat4	
		Graines	
		Courgette Cat2	

Annexe 3.3 : Box-plots représentant les six variables morphométriques des aliments dans les classes 1 (N=29) et 2 (N=14) obtenues par Classification Ascendant hiérarchique (tests de la somme des rangs de Wilcoxon avec correction de Bonferroni, *: $p < 0,05$, **: $p < 0,001$). La ligne colorée horizontale correspond à la médiane, la boîte blanche correspond à l'écart entre le 25e et le 75e quartile (écart interquartile). La limite inférieure des barres verticales correspond à la plus petite valeur dans un intervalle de 1,5 fois l'écart interquartile sous le 25e quartile, et la limite supérieure correspond à la plus grande valeur dans 1,5 fois l'écart interquartile au-dessus du 75e percentile. Les points colorés isolés représentent les valeurs situées en dehors de ces limites.



Annexe 3.4 : Fréquence des associations de postures et postures seules pour chaque position dans les séquences de manipulation de chaque profil. Le nombre de séquences dans chaque profil est indiqué en ordonnées. Les séquences se lisent à l'horizontale, les abscisses correspondant à la position dans la séquence. Chaque couleur correspond à une association de postures ou posture seule spécifique. Par exemple, dans le profil 2, l'association de postures représentée en vert clair à la première position de la séquence (1 en abscisses) (i.e., première posture employée pour saisir l'aliment) est la posture en ciseaux palmaire utilisée seule, et occupe la première position dans 90 % (0,9 en ordonnées) des séquences de ce profil. Ainsi, les distributions très hétérogènes des couleurs indiquent des enchaînements de postures différents entre chaque profil.



Annexe de l'article : Supporting information

Appendix 1. List of the 43 food items handled by the bonobos of the group in the scored videos. Vegetables were distributed in their whole or cut by the zookeepers before being distributed, with different cutting sizes (N) (from the whole vegetable to a small stick).

Food	N cutting sizes
Black radish	1
Broccoli	3
Cake	1
Carrot	4
Cauliflower	6
Celery	4
Cucumber	2
Endive	2
Green cabbage	5
Hazel bark	1
Hazel catkins	1
Leek	4
Lettuce	2
Oak leaf	1
Onion	2
Pepper	2
Seeds	1
Zucchini	1

Annexes du chapitre 4

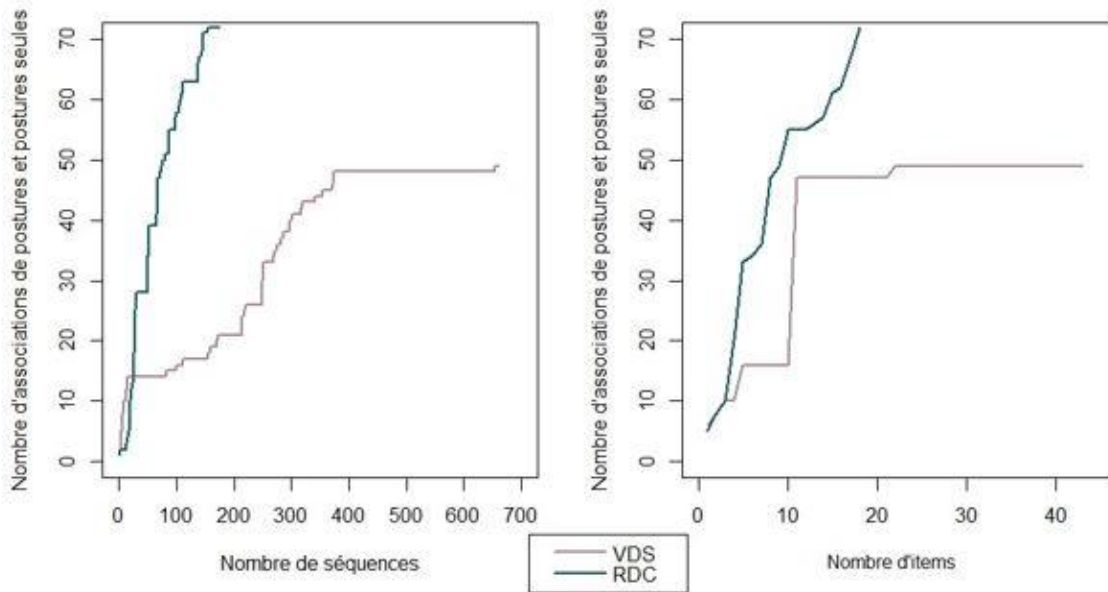
Annexe 4.1 : Liste des 18 items inclus dans les séquences de manipulation alimentaires enregistrées et analysées à Manzano (RD Congo) (FR : fruit, TG : tige).

Forme de vie	Famille	Nom scientifique	Nom vernaculaire	Item
A	ANNONACEAE	<i>Annona senegalensis var. oulotricha</i>	ELOLO	FR
A	ANNONACEAE	<i>Anonidium mannii</i>	MOBE	FR
A	ANNONACEAE	UK	NZINI PFr	FR
L	APOCYNACEAE	<i>Landolphia sp.1</i>	MASIYAN	FR
A	EUPHORBIACEAE	<i>Uapaca sp.</i>	ESIASIA	FR
A	FABACEAE	<i>Dialium angolense</i>	KUERO	FR
A	FABACEAE	<i>Dialium pachyphyllum</i>	BUU	FR
A	FABACEAE	<i>Dialium sp. 1</i>	KUU	FR
A	FABACEAE	<i>Parkia bicolor</i>	PARKIA gousse	FR
A	IRVINGIACEAE	<i>Klainedoxa gabonensis var. oblongifolia</i>	NKURI GFr/PFr	FR
H	MARANTACEAE	<i>Haumania liebrechtsiana</i>	NZWOMI	TG
L	MENISPERMACEAE	<i>Triclisia louisii</i>	LENKAL PFr	FR
A	MORACEAE	<i>Trilepisium madagascariense</i>	NZIAMA	FR
A	STERCULIACEAE	<i>Pterygota bequaertii</i>	NSIA 3	FR
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	FR
A	URTICACEAE	<i>Musanga cecropioides</i>	MUSIO	TG
A	URTICACEAE	<i>Myrianthus arboreus</i>	ENTU EYUL	FR
L	VITACEAE	<i>Cissus dinklagei</i>	MUTARA	FR

Annexe 4.2 : Composition des groupes de bonobos de Manzano (RD Congo) et de la Vallée des Singes (France) et distribution des séquences alimentaires étudiées.

	Manzano (RD Congo)		Vallée des Singes (France)	
	Individus (N=19)	Séquences (N=174)	Individus (N=17)	Séquences (N=792)
Adultes	12 (63 %)	145 (83 %)	9 (53 %)	416 (53 %)
Subadultes	3 (16 %)	12 (7 %)	2 (12 %)	135 (17 %)
Juvéniles	4 (21 %)	17 (10 %)	6 (35 %)	241 (30 %)
Mâles	6 (32 %)	43 (25 %)	6 (35 %)	263 (33 %)
Femelles	13(68 %)	131 (75 %)	11 (65 %)	530 (66 %)

Annexe 4.3 : Courbes de raréfaction représentant le nombre cumulé de postures manuelles seules et en association en fonction du nombre de séquence (gauche) et du nombre d'items alimentaires (droite) pour chacun des groupes étudiés



Annexe 4.4 : Postures manuelles employées seules et en associations dans les répertoires de manipulation du groupe de bonobos de Manzano (RDCongo) et/ ou de la Vallée des Singes (VDS, France).

	Postures manuelles employées seules	Associations de postures manuelles	Postures podales employées seules	Associations de postures podales
Commun VDS et Manzano	Ciseaux	En cuillère + En puissance pouce	En puissance (P)	
	Crochet	En puissance + En puissance pouce		
	Crochet index	En puissance pouce + En puissance pouce		
	En cuillère	En puissance pouce + En V		
	En cuillère pouce	En puissance pouce + Pince latérale		
	En puissance	En puissance pouce + Sondage pouce		
	En puissance pouce	En puissance pouce + Tripode		
	En V	Pince latérale + Pince latérale		
	Maintien doigts	Pince latérale + Sondage pouce		
	Pince fine	Sondage index + En puissance pouce		
	Pince latérale			
	Pinceau			
	Sondage index			
	Sondage pouce			
Tripode				
Manzano seulement	Maintien bras	Ciseaux annulaire + En puissance pouce	Ciseaux (P)	En puissance (P) + Ciseaux
	Ciseaux pouce	Crochet annulaire + Pince latérale	Tripode (P)	En puissance (P) + Crochet index
	Crochet annulaire	Crochet index ciseaux + En puissance pouce		En puissance (P) + En puissance pouce
	Crochet majeur	Crochet majeur + Pince latérale		En puissance (P) + En puissance pouce + Pince latérale
	Crochet transverse	Crochet transverse + En cuillère pouce		En puissance (P) + Pince fine
	En puissance 3 doigts	Crochet transverse + En puissance		En puissance (P) + Pince latérale
	En V support	Crochet transverse + En puissance pouce		En puissance (P) + Pince latérale + Pince latérale
	Maintien poignet	Crochet transverse + Pince fine		En puissance (P) + Pince latérale + En V
	Pince ciseaux	Crochet transverse + Pince latérale		En puissance (P) + En V
		En cuillère + Pince latérale		En V (P) + Pince latérale
		En cuillère pouce + En puissance pouce		

		Sondage index + En puissance		
		Sondage index + Maintien poignet		
		Sondage majeur + En puissance pouce		
		En pinceau + En puissance pouce		
		En pinceau + En puissance 3 doigts		
		En puissance + Pince fine		
		En puissance + Pince latérale		
		En puissance pouce + Pince fine		
		En puissance pouce + Maintien poignet		
		En puissance pouce + Support		
		En puissance 3 doigts + Pince latérale		
		En puissance 3 doigts + Tripode		
		Pince fine + Pince latérale		
		Pince ciseaux + Pince latérale		
VDS seulement	Pince majeur	Sondage auriculaire + En puissance	En V(P)	
	Sondage auriculaire	Sondage auriculaire + En puissance pouce		
	Contact doigts	Ciseaux + En puissance pouce		
	Contact index	Crochet + En puissance pouce		
	Contact majeur	Crochet + Pince fine		
	Sondage majeur	Crochet index + Sondage index		
		Crochet index + En puissance pouce		
		Contact doigts + Contact index		
		Contact index + Contact index		
		Sondage index + Pince latérale		
		Sondage index + Tripode		
		Sondage index + En V		
		Maintien doigts + En puissance pouce		
		Maintien doigts + Pince latérale		
		Maintien doigts + En V		
		Sondage pouce + Tripode		
	Tripode + Tripode			
	Tripode + En V			

Abstract - According to the socio-ecological models developed for non-human primates, the spatio-temporal availability of resources in environment has an important influence on their ecological and social strategies. The variability of foraging strategies adopted by individuals of the same species in ecologically different habitats represents a valuable source of information to assess their flexibility. The study of this ecological and behavioral flexibility as well as the biotic and abiotic factors that influence the strategies developed in species closely related to humans phylogenetically is essential to improve our understanding of evolutionary mechanisms in the hominid lineage (great apes and humans as well as their fossil ancestors). It also contributes to optimizing conservation projects for these endangered species and to anticipating the ecological and behavioral responses of individuals facing environmental changes linked to anthropogenic activities. Such studies are necessary in bonobos (*Pan paniscus*) because this species, endemic to the Democratic Republic of Congo and classified as Endangered (IUCN), remains poorly studied and the majority of study sites are located in continuous forest, limiting our perception of existing intraspecific differences. The objective of this study was therefore to explore the foraging strategies of bonobos in a habitat poorly represented in their range (forest-savanna mosaic), and in an environment that offers a priori a high degree of food stability (zoo), by integrating the food acquisition stage before consumption through the evaluation of the manipulative abilities of this species. We have thus developed an innovative and multidisciplinary approach, combining in the same project concepts and methodologies from fundamental ecology and functional anatomy. This study allowed us to show a large variation in the diet of bonobos, depending on the resources present in their environment and their temporal variability. In the natural forest-savanna mosaic environment, despite the selection of a large diversity of foods, including savanna species, some of them periodically dominate the diet (*Dialium angolense* in particular) and influence habitat use. In zoos, opportunistic consumption of selected native species in the enclosure represents a significant portion of feeding time in addition to the daily ration with significant seasonal variability. In both environments, during food prehension and manipulation, we described for the first time a repertoire of manual and pedal postures as large and diverse as that described in chimpanzees (*Pan troglodytes*). Morpho-functional and cognitive abilities are thus similar in both species and are not sufficient to explain the emergence of tool use in the wild, which is rare in bonobos. This study also showed that in two ecological contexts as different as a forest-savanna mosaic and a zoo, the manipulation behaviors expressed in order to consume the food resources vary. The evidence for intraspecific variability in manipulative behaviors and food resources selection is consistent with that described in chimpanzees for tool use and more generally for foraging strategies. These results contribute to the knowledge of this underrepresented species, confirm the behavioral and ecological flexibility existing within the genus *Pan* as a whole and raise questions about the determinants of this intra- and inter-specific variability.

Keywords: feeding ecology, manipulation, *Pan paniscus*, behavioral flexibility, forest-savanna mosaic, zoo

Résumé - Selon les modèles socio-écologiques développés pour les primates non-humains, la disponibilité spatio-temporelle des ressources dans l'environnement a une influence importante sur leurs stratégies écologiques et sociales. La variabilité des stratégies de recherche de nourriture adoptées par les individus d'une même espèce dans des habitats différents écologiquement représente une source d'informations précieuse pour évaluer leur flexibilité. L'étude de cette flexibilité écologique et comportementale ainsi que des facteurs biotiques et abiotiques influençant les stratégies développées chez les espèces les plus proches de l'humain phylogénétiquement est essentielle pour améliorer notre compréhension des mécanismes évolutifs dans la lignée des hominidés (grands singes et humains ainsi que leurs ancêtres fossiles). Elle contribue également à optimiser les projets de conservation de ces espèces menacées d'extinction et à anticiper les réponses écologiques et comportementales des individus aux changements environnementaux liés aux activités anthropiques. De telles études sont nécessaires chez les bonobos (*Pan paniscus*) car cette espèce endémique de la République Démocratique du Congo et classée *En danger* d'extinction (IUCN) reste encore peu étudiée et la majorité des sites d'étude sont situés en forêt continue, limitant ainsi notre perception des différences intraspécifiques existantes. Cette étude avait donc pour objectif d'explorer les stratégies de recherche alimentaire des bonobos dans un habitat peu représenté dans leur aire de répartition (mosaïque forêt-savane), et dans un environnement offrant *a priori* une grande stabilité alimentaire (parc zoologique), en intégrant l'étape d'acquisition des aliments avant leur consommation à travers l'évaluation des capacités de manipulation de cette espèce. Nous avons ainsi développé une approche innovante et pluridisciplinaire associant dans un même projet des concepts et des méthodologies relevant de l'écologie fondamentale et de l'anatomie fonctionnelle. Cette étude nous a permis de montrer une grande amplitude de variation du régime alimentaire chez les bonobos, en fonction des ressources présentes dans leur environnement et de leur variabilité temporelle. En milieu naturel de mosaïque forêt-savane, malgré la sélection d'une grande diversité d'aliments, incluant des espèces de savane, certains d'entre eux prédominent périodiquement le régime (*Dialium angolense* notamment) et influencent alors l'utilisation de l'habitat. En parc zoologique, la consommation opportuniste d'espèces autochtones sélectionnées dans l'enclos représente une part importante du temps d'alimentation en complément de la ration quotidienne avec une variabilité saisonnière importante. Dans les deux milieux, lors de la saisie et de la manipulation des aliments, nous avons décrit pour la première fois un répertoire de postures manuelles et podales aussi large et diversifié que celui décrit chez le chimpanzé (*Pan troglodytes*). Les capacités morpho-fonctionnelles et cognitives sont donc similaires chez les deux espèces et ne suffisent pas à expliquer l'émergence de l'utilisation d'outils en milieu naturel, rare chez le bonobo. Cette étude a également permis de montrer que dans deux contextes écologiques aussi différents qu'une mosaïque forêt-savane et un parc zoologique, les comportements de manipulation exprimés pour parvenir à la consommation des ressources varient. La mise en évidence de cette variabilité intraspécifique pour les comportements manipulatoires et pour la sélection des ressources alimentaires est cohérente avec celle décrite chez le chimpanzé pour l'utilisation d'outils et plus généralement pour les stratégies de recherche alimentaire. Ces résultats enrichissent les connaissances sur cette espèce sous-représentée, confirment la flexibilité comportementale et écologique existant au sein du genre *Pan* dans son ensemble et contribuent à interroger les déterminants de cette variabilité intra et interspécifique.

Mots clés : écologie alimentaire, manipulation, *Pan paniscus*, flexibilité comportementale, mosaïque forêt-savane, parc zoologique