







# Application des analyses de collocation et APRIORI aux régimes alimentaires des chimpanzés : Méthodes d'étude des combinaisons alimentaires non aléatoires dans l'automédication des primates

Elodie Freymann <sup>1</sup> | João d'Oliveira Coelho <sup>1</sup> | Catherine Hobaiter <sup>2,3</sup> | Michael A. Huffman <sup>4</sup> | Geresomu Muhumuza<sup>2</sup> | Klaus Zuberbühler <sup>2,5</sup> | Susana Carvalho <sup>1,6</sup>

<sup>1</sup>Primate Models for Behavioural Evolution Lab, Department of Anthropology and Museum Ethnography, Institute of Human Sciences, University of Oxford, Oxford, UK

<sup>2</sup>Budongo Conservation Field Station, Masindi, Ouganda

<sup>3</sup>Wild Minds Lab, École de psychologie et de neurosciences, Université de St Andrews, St Andrews, Royaume-Uni

<sup>4</sup>Centre de recherche sur la faune sauvage, Campus Inuyama, Université de Kyoto, Inuyama, Japon

<sup>5</sup>Département de cognition comparée, Institut de biologie, Université de Neuchâtel, Neuchâtel, Suisse

<sup>6</sup>Centre interdisciplinaire d'archéologie et d'évolution du comportement humain, Université de l'Algarve, Faro, Portugal Parc national de Gorongosa, Sofala, Mozambique

## Correspondance

Elodie Freymann, Primate Models for Behavioural Evolution Lab, Department of Anthropology and Museum Ethnography, Institute of Human Sciences, University of Oxford, 64 Banbury Rd, Oxford OX2 6PN, UK. Courriel : [elodie.freymann@anthro.ox.ac.uk](mailto:elodie.freymann@anthro.ox.ac.uk)

## Informations sur le financement

British Institute of Eastern Africa ; Keble College, Université d'Oxford ; Clarendon Fund, Université d'Oxford

## Résumé

L'identification de nouvelles ressources médicinales dans le régime alimentaire des chimpanzés a toujours présenté des défis, nécessitant une collecte de données comportementales et un suivi de la santé approfondis, accompagnés d'analyses pharmacologiques coûteuses. Lorsque des comportements d'automédication thérapeutique putatifs sont observés, ces événements sont souvent considérés comme des cas isolés, et peu d'attention est accordée aux autres ressources ingérées en combinaison. Chez les chimpanzés, les combinaisons de ressources médicinales pourraient jouer un rôle important dans le maintien du bien-être en s'attaquant aux différents symptômes d'une maladie, en renforçant chimiquement l'efficacité d'un traitement ou en fournissant des composés prophylactiques qui préviennent les affections futures. Nous appelons ce concept l'hypothèse de la combinaison de ressources auto-médicatives. Cependant, le manque d'approches méthodologiques pour l'étude holistique de l'écologie alimentaire des primates a limité notre capacité à identifier des combinaisons de ressources non aléatoires et à explorer les relations synergiques potentielles entre les ressources médicinales candidates. Nous présentons ici deux outils analytiques qui testent une telle hypothèse et démontrent ces approches sur les données d'alimentation de la communauté de chimpanzés de Sonso dans la forêt de Budongo, en Ouganda. En utilisant 4 mois de données, nous établissons que les analyses de collocation et APRIORI sont des outils exploratoires efficaces pour identifier les combinaisons binaires, et qu'APRIORI est efficace pour les associations de règles multi-éléments. Nous comparons ensuite les résultats des deux méthodes, en constatant une concordance allant jusqu'à 60 %, et proposons APRIORI comme plus efficace pour les études nécessitant un contrôle des intervalles de confiance et pour celles qui étudient les associations non aléatoires entre plus de deux ressources. Ces outils analytiques, qui peuvent être extrapolés à l'ensemble du règne animal, peuvent constituer une méthode rentable et efficace pour cibler les ressources devant faire l'objet d'une étude pharmacologique plus approfondie, ce qui pourrait contribuer à la découverte de nouveaux médicaments.

Abréviations : LHS, côté gauche d'une équation APRIORI ; MDCA, multiple distinctive collocation analysis ; MICA, mutual information collocation analysis ; RHS, côté droit d'une équation APRIORI ; ROI, ressource d'intérêt.

Il s'agit d'un article en libre accès selon les termes de la licence [Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivs](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/), qui permet l'utilisation et la distribution sur tout support, à condition que l'œuvre originale soit correctement citée, que l'utilisation soit non commerciale et qu'aucune modification ou adaptation ne soit faite.  
2024 Les auteurs. *American Journal of Primatology* publié par Wiley Periodicals LLC.

## KEY WORDS

régime alimentaire, écologie alimentaire, combinaisons alimentaires, *Pan troglodytes*, zoopharmacognosie

## 1 | INTRODUCTION

Lorsque les êtres humains tombent malades ou se blessent, nos comportements et nos régimes alimentaires sont souvent affectés de diverses manières (Prather, 2013). Ce que nous faisons pour soigner les maladies ou les blessures et la manière dont nous le faisons dépendent en grande partie de la culture dans laquelle nous avons été élevés, des systèmes médicaux auxquels nous participons, de la disponibilité des ressources médicinales et de nos propres traditions familiales ou culturelles (Kirmayer, 2004). Cependant, indépendamment des pratiques culturelles ou locales, il est peu probable que nous nous appuyions sur une seule technique ou ressource pour traiter nos symptômes (Che et al., 2013 ; Leonti & Casu, 2013 ; Ulrich-Merzenich et al., 2009 ; Verpoorte et al., 2009).

Dans la littérature sur l'automédication animale, l'automédication thérapeutique est considérée comme une forme d'automédication.

Les anecdotes médicinales sont souvent rapportées en mettant l'accent sur l'ingestion d'une seule ressource supposée. Peu d'études s'intéressent aux répertoires alimentaires plus larges des individus malades pendant toute la durée d'une maladie ou cherchent à savoir si d'autres ressources consommées peuvent avoir une valeur curative (voir cependant Krief et al., 2006 ; Struhsaker et al., 1997). De même, malgré l'existence connue de stratégies d'automédication préventive chez de nombreuses espèces de primates, impliquant l'ingestion régulière d'"aliments médicinaux" aux propriétés bioactives (par exemple, Huffman, 1997 ; Huffman et al., 2020 ; Petroni et al., 2017), les avantages prophylactiques de ces ressources, lorsqu'elles sont combinées, restent largement inconnus. Cela est dû en partie à la charge de la preuve élevée pour établir qu'un événement alimentaire est thérapeutiquement auto-médicatif (Huffman, 1997), ou qu'une ressource couramment consommée est un "aliment médicinaux".

Pour commencer à combler cette lacune dans nos connaissances, nous proposons

l'étude d'une nouvelle hypothèse : l'hypothèse de la combinaison de ressources auto-médicatives, qui postule que les chimpanzés, lorsqu'ils sont malades, peuvent se traiter de manière thérapeutique en utilisant une combinaison de ressources qui, cumulées, contribuent au processus de guérison. Cette hypothèse pourrait également s'appliquer à d'autres stratégies d'automédication, y compris la prévention passive, par l'ingestion combinée d'aliments médicinaux. Toutefois, pour des raisons de portée, les stratégies non thérapeutiques ne sont pas examinées plus avant dans le présent document. Cette hypothèse repose en partie sur la proximité évolutive entre les humains et les chimpanzés, ainsi que sur le chevauchement démontré entre les répertoires d'automédication supposés des chimpanzés et les pratiques ethnomédicales rapportées de certaines communautés humaines (par exemple, Huffman & Seifu, 1989 ; Petroni et al., 2017).

Les combinaisons de ressources médicinales pourraient profiter aux consommateurs de multiples façons. Par exemple, différentes ressources thérapeutiques, combinées de manière séquentielle, pourraient agir sur différents aspects d'une maladie ou d'une blessure (soulagement des symptômes ou lutte contre l'infection sous-jacente). Des ressources médicinales consécutives peuvent également avoir des mécanismes opérationnels complémentaires (c'est-à-dire mécaniques ou chimiques) qui s'attaquent au problème de différentes manières (Huffman, 1997). Enfin, les combinaisons de ressources médicinales peuvent catalyser des interactions chimiques synergiques par le biais de différents modes positifs d'interactions combinatoires.

Il s'agit notamment du *renforcement* (lorsque les plantes ont des propriétés similaires qui, ensemble, produisent un effet plus important), de la *potentialisation* (lorsque les plantes ont des propriétés différentes et que l'une renforce la puissance de l'autre), et de la *restriction et de la désintoxication* (lorsque les plantes ont des propriétés différentes et que l'une désintoxique ou annule les effets secondaires négatifs de la plante à action principale) (Che et al., 2013). Si des associations non aléatoires de ressources médicinales sont identifiées et que ces ressources sont combinées intentionnellement par des chimpanzés sauvages, ces mêmes modes d'interaction peuvent également être présents. Cependant, pour démontrer l'intentionnalité de ces combinaisons, les recherches devront d'abord écarter les autres hypothèses. L'une de ces hypothèses alternatives est que les combinaisons alimentaires non aléatoires identifiées sont le résultat d'une stratégie d'automédication opportuniste par essai-erreur (Villalba & Provenza, 2007). Dans ce cas, les modes d'interaction entre les herbes et les plantes peuvent être présents mais non intentionnels.

Nous proposons, à travers l'hypothèse de la combinaison de ressources auto-médicatives, que si les chimpanzés malades utilisent une combinaison de ressources pour aider à leur rétablissement, nous pourrions être en mesure d'identifier de nouvelles ressources auto-médicatives en identifiant des combinaisons de ressources non aléatoires ingérées pendant les périodes d'infection. Ces ressources peuvent avoir des effets mécaniques, chimiques ou synergiques contre la même maladie sous-jacente, d'autres affections présentant des symptômes similaires ou des coïncidences. Bien que la preuve des combinaisons de ressources médicinales nécessite une collecte de données comportementales supplémentaires et des analyses pharmacologiques ciblées, une première étape logique pour commencer à explorer cette hypothèse est d'identifier les combinaisons de ressources non aléatoires qui se produisent au-delà du hasard dans les ensembles de données existants sur l'écologie de l'alimentation. Ces analyses peuvent être réalisées sans qu'il soit nécessaire de procéder à une nouvelle collecte de données coûteuse ou invasive. Cependant, nous avons d'abord besoin de méthodes et d'analyses pour quantifier ces associations. Malgré le vaste potentiel de ce domaine de recherche, à la connaissance des auteurs, aucune méthode n'a été proposée jusqu'à présent pour aider à identifier les combinaisons alimentaires non aléatoires dans les régimes alimentaires des primates.

### 1.1 | L'automédication holistique : Un nouveau paradigme pour l'étude du maintien de la santé animale par les combinaisons alimentaires

La littérature sur les combinaisons d'aliments dans les régimes alimentaires des primates sauvages est étonnamment peu abondante, même chez les espèces bien étudiées comme les chimpanzés. Bien que les régimes alimentaires des chimpanzés sauvages aient été évalués dans de nombreux sites de terrain à long terme (par exemple, Gombe : Wrangham, 1975 ; Budongo : Newton-Fisher, 1999 ; Tweheyo et al., 2004 ; Villioth, 2018 ; Ngogo : Watts et al., 2012 ; Mahale : Itoh & Nakamura, 2015 ; Fongoli : Pruetz, 2006 ; Caiquene-Cadique : Bessa et al. 2015 ; Bossou : Hockings et al., 2009 ; Sugiyama & Koman, 1987 ; Goulougo : Morgan & Sanz, 2006 ; Tai : Goné Bi & Wittig, 2019 ; Bulindi : McLennan, 2013), les combinaisons d'aliments - à usage médicinal ou autre - n'ont pas encore fait l'objet d'études systématiques (voir toutefois Klein et al., 2008 ; Krief et al., 2005 ;

Pebsworth et al., 2019 ; Villalba et al., 2017). Cependant, à mesure que les études sur la bioactivité des ressources médicinales supposées se multiplient, il semble de plus en plus possible que l'ingestion séquentielle de ressources puisse renforcer les avantages médicinaux pour les médecins par le biais d'interactions chimiques synergiques (Krief et al., 2005). Suite à des observations de chimpanzés à Kibale, en Ouganda, combinant de l'argile avec des feuilles de *Trichilia rubescens*, Klein et al. (2008) ont testé si certains types d'argile pouvaient bioactiver des composés botaniques chez cette espèce. Lorsque les interactions entre ces ressources ont été modélisées dans les compartiments gastriques et intestinaux et testées, les auteurs ont constaté que l'argile renforçait les propriétés antipaludiques de *T. rubescens*. Pebsworth et al. (2019) ont en outre constaté que certaines argiles consommées par les chimpanzés de Budongo adsorbent les composés phénoliques, détoxifiant potentiellement le régime alimentaire du consommateur. L'ingestion d'argile peut donc permettre l'ingestion séquentielle de plantes thérapeutiques présentant de fortes concentrations de métabolites secondaires végétaux à des doses plus importantes, sans les coûts élevés associés.

Mais les chimpanzés sont-ils capables d'une automédication intentionnelle séquentielle ou combinatoire ? Janmaat et al. (2014) ont suggéré que les chimpanzés sauvages du parc national de Taï, en Côte d'Ivoire, semblent planifier à l'avance l'heure, le type et l'emplacement de leur petit-déjeuner, proposant que les chimpanzés sauvages puissent préméditer les décisions alimentaires futures et, ce faisant, répondre à leurs besoins nutritionnels. Trapanese et al. (2019) suggèrent dans leur revue que les primates utilisent probablement des cartes mentales pour suivre l'emplacement des ressources de haute qualité et planifier des stratégies de recherche de nourriture favorisant la forme physique. On a également constaté que les chimpanzés parcouraient de grandes distances, en faisant des détours par rapport aux itinéraires de voyage normaux, pour accéder aux plantes médicinales de leur environnement (Huffman, 1997). Il reste cependant à savoir si les chimpanzés peuvent appliquer la planification alimentaire à des pratiques d'automédication à ressources multiples lorsqu'ils sont malades ou blessés. Comme de nombreuses plantes bioactives sont coûteuses à consommer à fortes doses ou si le consommateur est en bonne santé (en raison de la présence de métabolites secondaires végétaux toxiques), les individus en quête de remèdes devraient développer une réponse appropriée à ces coûts et budgets de toxicité (Villalba et al., 2017). Si les chimpanzés utilisent effectivement des combinaisons médicinales à des fins d'automédication, cela ouvrirait de nouvelles questions substantielles dans le domaine de la zoopharmacognosie, fournissant des preuves de l'intentionnalité de l'automédication des primates et accélérant la découverte de nouvelles ressources d'automédication.

## 2 | DESCRIPTION

Nous utilisons deux méthodes, jamais employées auparavant dans des contextes d'automédication, pour explorer les combinaisons alimentaires non aléatoires dans les régimes alimentaires des chimpanzés sauvages, dans le cadre d'une enquête préliminaire sur l'hypothèse de la combinaison des ressources d'automédication. Ces méthodes comprennent l'analyse de collocation (Bosshard et al., 2021 ; Gries, 2014 ; Leroux et al., 2021) et l'analyse APRIORI (Agrawal & Srikant, 1994). L'analyse de collocation recherche les paires binaires qui se produisent plus souvent que par hasard dans un ensemble de données. Comme l'analyse de collocation ne fonctionne qu'avec des paires binaires (ci-après bigrammes), nous avons également utilisé l'analyse APRIORI pour identifier les associations de règles dans l'ensemble de données qui dépassaient deux aliments. Bien que ces analyses

sont généralement utilisés avec des ensembles de données beaucoup plus importants.

4 mois de données sur l'écologie alimentaire de la communauté de chimpanzés de Sonso vivant dans la forêt de Budongo, en Ouganda, comme étude de cas pour identifier les combinaisons de ressources possibles qui justifient une étude plus approfondie. Notre exemple démontre les avantages et les limites de l'application de ces méthodes aux données d'écologie alimentaire. Bien que cette étude vise à démontrer le potentiel de ces analyses dans un contexte nouveau, les études futures bénéficieraient de l'utilisation d'ensembles de données plus importants et à long terme afin de maximiser la taille de l'échantillon, de réduire les biais saisonniers ou méthodologiques et d'augmenter la précision globale.

## 3 | EXEMPLE

### 3.1 | Méthodes

#### 3.1.1 | Site de l'étude et sujets

La Budongo Conservation Field Station, établie par Vernon Reynolds en 1990, couvre 793 km<sup>2</sup>, dont 482 km<sup>2</sup> sont peuplés d'une forêt continue à feuilles semi-décidues (Eggeling, 1947). Cette étude a été menée auprès de la communauté de Sonso, une communauté qui a été étudiée de manière continue depuis 1990 (Reynolds, 2005) et qui comptait ~65 individus au moment de la collecte des données. La petite taille du territoire vital des Sonso (5,33 km<sup>2</sup>) (Badihi et al., 2022) permet des études écologiques efficaces et des suivis focaux et, comme cette communauté a été étudiée de façon continue pendant plus de 30 ans, les âges, les relations sociales et les données démographiques sont bien documentés. Le régime alimentaire de la communauté Sonso est également bien établi (Tweheyo et al., 2004), tout comme la flore disponible dans la réserve (Synnott, 1985).

#### 3.1.2 | Collecte de données

Les données ont été collectées au cours d'une saison de terrain de 4 mois (62 jours de terrain). Les données comportementales, y compris toutes les données sur l'alimentation, ont été collectées entre 07h00 et 16h30 en utilisant des observations, des suivis focaux d'une journée (*sensu* Altmann, 1974), et enregistrées en utilisant le programme Animal Observer, conçu pour l'iPad, en utilisant un système de codage personnalisé (voir Informations complémentaires S1 : Tableaux 1 et 2). Comme les suivis focaux des chimpanzés à Budongo se terminent chaque jour avant que le groupe ne niche, les suivis sur plusieurs jours ne sont pas toujours possibles. Tous les événements de nourrissage ont été filmés avec un Sony Handycam CX250. Nous avons également inclus dans notre analyse les données d'alimentation recueillies par deux pièges photographiques Bushnell Trophy No-Glow pendant la période de collecte des données. Ces caméras étaient situées dans une fosse d'argile et dans un site de bois mort de *Cleistopholis patens* dans le domaine vital de Sonso. Pour surveiller l'état de santé des individus de la communauté, nous avons utilisé la charge parasitaire interne comme mesure, en collectant opportunément des échantillons fécaux et en les analysant au microscope à l'aide de la méthode McMaster (WHO's Bench Aid Protocols, 2019) en suivant les méthodes de Huffman et al. (1993, 1997). Pour plus d'informations sur la "préparation des données d'alimentation pour l'analyse", voir le matériel d'information complémentaire.

## 3.2 | Analyse des données

### 3.2.1 | Analyse de colocalisation distinctive multiple (MDCA) des combinaisons de ressources

L'analyse des collocations a été créée à l'origine par des linguistes pour analyser les caractéristiques lexicales et les structures grammaticales du langage naturel (par exemple, Bartsch, 2004 ; Lehecka, 2015 ; Stefanowitsch & Gries, 2003 ; Xiao & McEnery, 2006). Plus récemment, cette approche a été adoptée par les primatologues (Bosshard et al., 2021 ; Leroux et al., 2021) pour identifier empiriquement des combinaisons non aléatoires de cris de chimpanzés. Dans le cadre de notre étude, nous avons utilisé la colocalisation pour déterminer si certaines combinaisons de ressources dans le régime alimentaire des chimpanzés étaient plus fréquentes que ce à quoi on pourrait s'attendre en supposant une base de référence aléatoire.

L'analyse de collocation est une technique basée sur la construction qui compare la cooccurrence d'éléments spécifiques entre eux (le plus souvent des mots individuels dans les analyses linguistiques) (Gale et al., 1991 ; Gries & Stefanowitsch, 2004 ; Kennedy, 1991 ; Nesselhauf, 2005). Pour comparer les cooccurrences dans l'ensemble des données, l'analyse des collocations identifie et extrait les combinaisons dyadiques exclusives et mesure l'exclusivité relative de leur relation au sein d'un ensemble de données. En d'autres termes, l'analyse quantifie l'attraction relative de chaque bigramme. Leroux et al. (2021) fournissent un exemple utile pour comprendre cette technique : pour tout ensemble de données comportant des éléments A-E, si A et B sont tous deux des éléments susceptibles de se combiner en un bigramme, l'analyse de collocation compare la fréquence du bigramme A-B avec les fréquences de tous les autres bigrammes possibles dans lesquels A et B apparaissent indépendamment dans l'ensemble de données (c'est-à-dire A-C, A-D, A-E, B-C, B-D, B-E).

Il existe deux types d'analyse de colocalisation, la MDCA et l'analyse de colocalisation par information mutuelle (MICA) (voir Bosshard et al., 2021 ; Church & Hanks, 1990 ; Leroux et al., 2021 pour plus d'informations sur la MICA). La MICA n'a pas été utilisée dans cette étude car la taille de l'échantillon est relativement importante pour cette analyse ( $n = 1409$  pour V1 et  $n = 466$  V2). La MDCA teste l'attraction entre les unités à l'aide de tests binomiaux exacts unilatéraux appliqués à chaque combinaison possible de bigrammes (Gries, 2014). Les résultats sont générés sous forme de valeurs log-transformées indiquant à la fois la force et la direction d'une attraction entre deux unités dans le bigramme. Les valeurs positives indiquent une attraction (cooccurrence non aléatoire dans le corpus), tandis que les valeurs négatives indiquent une répulsion (absence non aléatoire de cooccurrence dans le corpus). La valeur absolue des valeurs pbin indique la force de ces relations. Les valeurs de pbin  $>|1,3|$  indiquent une relation non aléatoire : plus la valeur absolue est élevée, plus la relation entre les unités du bigramme est forte (voir Bosshard et al., 2021). De plus amples informations sur l'interprétation des résultats pbin de l'analyse des collocations sont disponibles dans les Supporting Information Materials.

Pour étudier les combinaisons d'aliments à l'aide de cette méthode, nous avons exécuté deux versions de MDCA (appelées V1 et V2). V1 évalue toutes les combinaisons de ressources éligibles à partir des données d'alimentation sur une période de 4 mois (V1 = 1409 bigrammes distincts avec 98 aliments possibles). V2 évalue les combinaisons de cette période qui incluent une ou plusieurs ressources inhabituelles/potentiellement auto-médicatives (V2 = 466 bi-grammes distincts avec  $n = 98$  aliments possibles). Notre objectif étant d'identifier les

En ce qui concerne les cooccurrences alimentaires, nous n'avons extrait que les combinaisons avec des pbins  $>1,3$  :  $p < 0,05$  des résultats des analyses.

#### Collocation Analyse MDCA version 1

Pour créer l'ensemble de données utilisé dans V1 et V2, les données d'alimentation des chimpanzés de l'ensemble du groupe ont d'abord été classées par date. Ensuite, pour chaque groupe de jours, nous avons extrait les données alimentaires disponibles pour chaque individu et les avons compilées dans des listes d'alimentation distinctes, les ressources consommées étant classées par ordre chronologique. Les cas où les individus n'ont consommé qu'un seul aliment au cours d'une journée ont été supprimés, car cela excluait la possibilité de combinaisons d'aliments. Lorsqu'un individu consommait la même ressource dans un ordre consécutif, la deuxième observation était supprimée afin d'éviter de compter deux fois des événements alimentaires qui auraient pu être interrompus et repris par la suite. Nous avons conservé les cas où la même ressource était consommée plusieurs fois au cours d'une journée, si une ou plusieurs ressources différentes étaient consommées entre ces événements. Au total, nous avons exclu 512 événements des 1 324 événements d'alimentation initiaux. Il reste donc 812 événements d'alimentation utilisables provenant de 52 individus différents. Ensuite, nous avons subdivisé l'ensemble des données en deux sous-ensembles distincts pour chaque version de l'analyse (V1 et V2). Pour V1, nous avons calculé toutes les permutations de l'appariement des ressources pour le régime alimentaire quotidien de chaque individu, en conservant l'ordre d'ingestion (voir le tableau 1 à titre d'exemple).

Une fois les permutations produites, V1 se composait de 1409 paires de ressources qui ont ensuite été soumises à une analyse de collocation sur R (Gries, 2014). Cela a produit un résultat total de 8352 bigrammes distincts. Parmi ces bigrammes, 208 avaient des pbins non aléatoires  $>1,3$  ( $p < 0,05$ ).

#### Collocation Analyse MDCA version 2

Alors que la V1 incluait toutes les ressources dans le régime alimentaire du groupe, même celles qui sont consommées de manière populaire, la V2 tentait de contrôler les biais liés à la fréquence et à la disponibilité. L'objectif de la V2 était de fournir une méthode plus rationnelle et plus efficace pour identifier d'éventuelles ressources synergiques et/ou de nouvelles ressources médicinales. Seules les combinaisons comprenant une ressource spécifiée, supposée auto-médicative, ci-après dénommée ressource d'intérêt (ROI), ont été incluses. La RCI est spécifiquement définie ici comme une ressource consommée par les chimpanzés de Sonso qui

TABLEAU 1 Exemples de permutations issues du régime alimentaire quotidien d'un individu pour la collocation MDCA V1.

Exemple de régime alimentaire journalier ordonné pour une personne  
*Ficus exasperata* fruit mûr, *F. mucuso* fruit non mûr, *Ficus variifolia* jeunes fruits, et terre de *Cubitermes*

Aliments	1Aliments 2
<i>Ficus exasperata</i> fruit mûr	<i>Ficus mucuso</i> fruit non mûr
<i>Ficus exasperata</i> fruit mûr	<i>Ficus variifolia</i> jeune fruit
<i>Ficus exasperata</i> fruit mûr <i>Cubitermes</i>	Terre de monticule de
<i>Ficus mucuso</i> fruit non mûr	<i>Ficus variifolia</i> jeune fruit
<i>Ficus mucuso</i> fruit non mûr	Terre de <i>Cubitermes</i>
<i>Ficus variifolia</i> jeune fruit	Sol de la butte de <i>Cubitermes</i>

Abréviation : MDCA, multiple distinctive collocation analysis (analyse de collocation distinctive multiple).



possède des propriétés médicinales reconnues, est consommé selon des techniques de transformation alimentaire peu communes et/ou a été ingéré par un individu présentant une charge parasitaire élevée ou diverse. Une comparaison des techniques de transformation courantes et non courantes est présentée dans les informations complémentaires S1 : tableau 3. Pour identifier les aliments ayant des propriétés médicinales connues, nous avons cherché dans la littérature ethnomédicale et bioactive préexistante avant la collecte des données (Iwu, 2013 ; Kokwaro, 2009 ; base de données PROTA4U). Une revue de la littérature des propriétés médicinales connues pour les ROIs sélectionnés se trouve dans l'information complémentaire S1 : tableau 4. Sur la base de ces facteurs, les ressources du tableau 2 ont été sélectionnées en tant que RCI pour cette étude. L'eau a été considérée comme un retour sur investissement en tant que facteur aléatoire, car elle est connue pour se combiner avec un comportement d'"éponge à feuilles" qui a également été codé comme une ressource alimentaire. Bien que les éponges de feuilles ne soient pas ingérées, les composés bioactifs ou nutritionnels des feuilles pourraient être ingérés par les chimpanzés lors de la consommation d'eau. Différents types d'eau (en fonction de la source d'eau) ont également été inclus.

À partir de notre ensemble de données propres, nous n'avons extrait que les données relatives à l'alimentation des jours où un individu a consommé au moins un ROI pour notre sous-ensemble V2. Nous avons

TABLEAU 2 Zones d'intérêt sélectionnées pour la colocalisation MDCA version 2.

Code de ressource	Détails
Terre de termitière	Cubitermes Sol de <i>termites Cubitermes</i> spp.
Moelle d'Afm	Moelle d' <i>Aframomum</i> spp.
Fe écorce	<i>Ficus exasperata</i> écorce
Ab écorce	<i>Alstonia boonei</i> écorce
Fvr écorce	<i>Ficus variifolia</i> écorce
Mrt pith	<i>Marantachloa leucantha</i> moelle
Moelle de Cos	Moelle de <i>Costus</i> spp.
Cp écorce	<i>Cleistopholis patens</i> écorce
Acp pith	Moelle d' <i>Acanthus polystachyus</i>
Argile	Argile Eau argileuseEau argileuse
Fsu fruit non mûr	<i>Ficus sur</i> fruit non mûr
Fsu jeunes fruits	<i>Ficus sur</i> jeune fruit
Wf jeune feuille	<i>Whitefeldia elongata</i> feuille
Lp jeune feuille	<i>Lasiodiscus pervillei</i> feuille
EauUne flaqué d'eau ou un ruisseau.	
Eau <i>mildebredii</i>	CmiDrunk du trou d'arbre de <i>Cordia</i>
Eau Unk	TrrDrunk du trou de l'arbre <i>Trichia rubescens</i> rootUnknown root
Résine Ka	Résine de <i>Khaya anthotheca</i>
Racine de Ptm	<i>Pterygota mildebredii</i> racine
Fleur d'Urc	<i>Scepcarpus trinervis</i> fleur

Abréviations : MDCA, multiple distinctive collocation analysis ; ROI, ressource d'intérêt.

TABLEAU 3 Exemples de permutations avec 1 ROI (*A. polystachyus* pith) pour la collocation MDCA V2.

Exemple de régime alimentaire journalier ordonné pour une personne moelle d' <i>A. polystachyus</i> , fruits mûrs de <i>Ficus sur</i> , fruits mûrs de <i>Cordia millenii</i> , et <i>Saba florida</i> fruits mûrs	
Aliments	1Aliments 2
<i>Acanthus polystachyus</i> moelle	<i>Ficus sur</i> fruit mûr
<i>Acanthus polystachyus</i> moelle	<i>Cordia millenii</i> fruit mûr
<i>Acanthus polystachyus</i> moelle	<i>Saba florida</i> fruit mûr

Abréviations : MDCA, multiple distinctive collocation analysis ; ROI, ressource d'intérêt.

TABLEAU 4 Exemples de permutations avec 2 ROI (*A. polystachyus* pith & *K. anthotheca* resin) pour la colocalisation MDCA V2.

Exemple de régime alimentaire journalier ordonné pour une personne <i>A. polystachyus</i> pith*, <i>Ficus sur</i> ripe fruit, <i>K. anthotheca</i> resin*, et <i>S. florida</i> ripe fruit)	
Ressource 1	Ressource 2
<i>Acanthus polystachyus</i> moelle	<i>Ficus sur</i> fruit mûr
Moelle d' <i>Acanthus polystachyus</i>	Résine de <i>Khaya anthotheca</i>
<i>Acanthus polystachyus</i> moelle	<i>Saba florida</i> fruit mûr
<i>Ficus sur</i> fruit mûr Résine de <i>Khaya anthotheca</i>	Résine d' <i>anthothèque de khaya</i> <i>Saba florida</i> fruit mûr

Abréviations : MDCA, multiple distinctive collocation analysis ; ROI, ressource d'intérêt.

a ensuite généré toutes les paires de ressources comprenant des ROI, en tenant compte de l'ordre d'ingestion (voir le tableau 3 à titre d'exemple).

Les jours où plusieurs ROI ont été consommés par un individu au cours d'une période d'un jour, toutes les combinaisons comprenant au moins un ROI ont été générées. Les bigrammes comprenant deux ROI n'ont été générés qu'une seule fois, dans un ordre séquentiel (voir le tableau 4 à titre d'exemple).

### 3.2.2 | Analyse APRIORI pour les règles et associations de ressources

Nous avons également utilisé l'algorithme APRIORI pour évaluer les combinaisons de ressources alimentaires des chimpanzés (Agrawal & Srikant, 1994). Cette méthode révèle les règles d'association entre les "éléments" d'un grand ensemble de données, en prenant des combinaisons d'éléments et en générant toutes les règles d'association dont le support et la confiance sont supérieurs au support minimum et aux intervalles de confiance minimums spécifiés par l'utilisateur de l'algorithme (Agrawal & Srikant, 1994 ; Al-Maolegi & Arkok, 2014). L'objectif initial de cet algorithme était d'utiliser l'historique des transactions commerciales pour améliorer les processus de marketing basés sur l'information. Sur la base de ces historiques de transactions, l'algorithme extrait des règles d'association et suggère des produits supplémentaires aux clients (Hahsler, 2017 ; Hahsler & Karpjenko, 2017). Outre les applications de commerce électronique, APRIORI a récemment été utilisé pour élucider les associations paléocéologiques entre les espèces disparues dans les archives fossiles de différents pays.

(Bobe et al., 2022) et pour mieux comprendre les systèmes de communication faciale (Mielke et al., 2022). À notre connaissance, APRIORI n'a jamais été utilisé pour analyser le comportement alimentaire des non-humains, ce qui constitue une nouvelle approche pour tester les associations entre les ressources alimentaires.

#### Analyse d'APRIORI

Les données d'alimentation de la période d'observation de 4 mois ont été combinées pour tous les individus et formatées de manière identique au sous-ensemble V1 de l'analyse de collocation, ce qui permet d'exécuter efficacement ces deux analyses en parallèle. À l'aide de la fonction transactions() du progiciel arules (Hornik et al., 2005), l'ensemble de données longues a été transformé en une matrice d'incidence binaire, un format généralement utilisé pour l'extraction d'associations dans les données transactionnelles. L'ensemble des données a ensuite été exécuté par APRIORI sur R (version 4.0.5, R Development Core Team, 2019), et les résultats ont été affichés sur notre plateforme interactive accessible : PANacea <https://osteomics.com/PANacea/>. Sur cette plateforme, la communauté scientifique peut interagir et interpréter les résultats de l'algorithme APRIORI appliqué à notre ensemble de données. PANacea est une application web d'exploration de données en ligne, construite sur les techniques de visualisation des règles d'association sur R en utilisant les packages shiny (Chang et al., 2021), arules (Hahsler et al., 2011 ; Hornik et al., 2005), et arulesViz (Hahsler, 2017). PANacea est disponible sur la plateforme Osteomics.

Pour interpréter les résultats de cette analyse, il faut comprendre les paramètres personnalisables : soutien, confiance et portée (voir Information complémentaire S1 : Figure 1). Le soutien représente le nombre de fois où l'association est présente dans les données et sert de mesure de popularité. Dans les ensembles de données présentant une grande diversité de types d'éléments tels que celui-ci (c'est-à-dire les types de ressources), le soutien a tendance à être faible pour la plupart des associations, car le nombre de fois où chaque combinaison est présente est probablement faible. La confiance (échelonnée entre 0 et 1) peut être interprétée comme des pourcentages (0 = 0 % et 1 = 100 %). Si la confiance peut donner une idée de la force de l'association, elle peut également être affectée par la taille de l'ensemble de données. Par exemple, si une combinaison entre A et B est la seule combinaison apparaissant pour A, la confiance pour cette paire sera très élevée (1). Il est donc essentiel de tenir compte de la métrique de Lift lors de l'interprétation de petits ensembles de données, car elle permet de contrôler la confiance. Si A et B sont peu courants, mais ont tendance à être échantillonnés par paires, l'effet de levier sera plus élevé. Un lift important signifie que la valeur de confiance est supérieure à la valeur attendue et que, par conséquent, cette association n'est probablement pas due au hasard. Le lift doit être >1 pour que la confiance soit considérée comme une mesure utilisable. Le lift peut être utilisé pour contrôler indirectement des facteurs tels que la courte durée de la collecte des données. Il est également utile pour les ensembles de données plus importants qui comportent de nombreuses observations, mais une faible fréquence d'occurrence pour chaque élément ou combinaison. Vous trouverez plus de détails sur l'interprétation des résultats des données APRIORI sur PANacea dans les Supporting Information Materials (documents d'information complémentaires).

## 4 | RÉSULTATS

### 4.1 | Résultats du MDCA version 1

Sur les 1409 permutations possibles de combinaisons de ressources, la collocation MDCA V1 a produit 8352 bigrammes distincts, dont 208 avaient des valeurs de pbin >1,3. Pour interpréter ces données, MDCA produit

ont été classés par valeur pbin. Par souci de concision, nous présentons ci-dessous les 25 bigrammes ayant les valeurs pbin les plus élevées (tableau 5 ; intervalle = 3,01-17,85). La paire ayant l'attraction la plus élevée (17,85) était *F. exasperata* (Fe) fruit non mûr & *F. mucoso* (Fm) fruit mûr, deux aliments populaires qui ont fructifié simultanément au cours de la période d'étude. Un autre résultat qui suggère l'efficacité de cette analyse est la forte attraction de l'éponge de feuille et de l'eau argileuse (pbin = 4,62), la première étant un outil permettant d'accéder à la seconde.

### 4.2 | Résultats de la version 2 du MDCA

Dans ce modèle, créé avec 22 ROI, 466 combinaisons de ressources possibles ont été produites à partir de 812 événements d'alimentation éligibles. Les analyses de collocation ont permis d'obtenir 4480 bigrammes, dont 85

TABLEAU 5 Résultats de l'ACMA (V1) : 25 bigrammes de ressources les plus significatifs de l'ensemble des données (pbins > 1,3).

Ressource 1	Ressource 2	Valeur de la pbin
Fe fruits non mûrs	Fm fruit mûr	17.85
Cgp fruits mûrs	Fvr jeunes fruits	5.53
Fruits mûrs de la Fsu	Cgp fruits mûrs	5.33
Fruits mûrs de la Fsu	Fvr jeunes fruits	4.86
Unk éponge à feuilles	Eau argileuse	4.62
Mie fruits mûrs	Fvr jeune feuille	4.35
Cph jeune feuille	Fe jeune feuille	4.12
Fe jeunes fruits	Fm fruit mûr	4.11
Cph jeune feuille	Fruit mûr Avo	4.03
Racine du Ptm	Dd jeune feuille	3.97
Cph jeune feuille	Cgp fruits mûrs	3.83
Fm fruit mûr	Gpr fruits mûrs	3.73
Myh fruit mûr	Moelle de Mrt	3.62
Graines d'es	Dd fruits mûrs	3.59
Moi fruit mûr	Colobe à viande	3.50
Fruit mûr Avo	Fe jeune feuille	3.32
Fleurs de l'Urc	Mb feuille mature	3.30
Cli jeune feuille	Feuille jeune de Cze	3.27
Cgp fruits mûrs	Fruit mûr Avo	3.15
Éponge à feuilles de Blu	Eau Fe	3.15
Eau Fe	Bourgeon de feuille Fvr	3.15
Fvr fruits mûrs	Afm fruit mûr	3.07
Cli jeune feuille	Cli jeune feuille	3.05
Cinquième fruit mûr	Fruits mûrs de la Fsu	3.03
Bpy feuille mature	Fruits mûrs à point	3.01

Abréviation : MDCA, multiple distinctive collocation analysis (analyse de collocation distinctive multiple).

TABLEAU 6 Résultats de l'AMDC (V2) : 25 bigrammes de ressources les plus significatifs comprenant au moins 1 ROI (pbins &gt; 1,3).

Ressource 1	Ressource 2	Valeur de la pbin
Myh fruit mûr	Moelle de Mrt	4.66
Cph jeune feuille	<i>Cubitermes</i> sol du monticule	4.16
Unk feuille épongeEau d'argile	4.13	
Ptm	racineDd jeune feuille	3.96
<i>Cubitermes</i> monticule	solCgp fruit mûr	3.34
L'eau	Bpy jeune feuille	3.22
Bpy jeune feuille	Eau Trr	3.18
Eau argileuse	Fruit mûr Avo	3.12
Graines d'es	Eau	3.12
<i>Cubitermes</i> monticule	solFsu fruits mûrs	2.99
Cli feuille mature	Cos moelle	2.667
Cli jeune	feuilleCp écorce	2.62
Fm fruit	mûrKa résine	2.58
Fruit mûr Avo	Fruits non mûrs de la Fsu	2.54
Eau Trr	Cgp fruits mûrs	2.52
Dd fruits mûrs	Sol du tumulus de <i>Cubitermes</i>	2.50
Sf fruits mûrs	Résine Ka	2.45
Fruits mûrs à point	Résine Ka	2.41
Psg fruits non mûrs Miè fruits mûrs	Résine Ka Sol du tumulus de <i>Cubitermes</i>	2.41 2.39
Eau	CmiBpy jeune feuille	2.37
<i>Cubitermes</i> monticule solCph	jeune feuille	2.35
	Graines d'EsEau Cmi	2.25
Afm moelle	Fm fruit mûr	2.24

Abréviations : MDCA, multiple distinctive collocation analysis ; ROI, ressource d'intérêt.

ont des valeurs de pbin >1,3 (tableau 6). L'attraction élevée de "leaf sponge" et "clay water" (pbin = 4,13) indique une fois de plus l'efficacité du test, bien qu'elle soit plus faible ici que le pbin pour ce bigramme dans V1 (pbin = 4,62). Ce résultat était prévisible car la V2 a utilisé un ensemble de données plus petit, et les deux ressources sont donc présentes à des taux relatifs plus élevés dans les autres bigrammes de la V2.

#### 4.3 | Résultats de l'APRIORI

Sur PANacea, nous avons attribué les seuils minimaux de soutien = 0,01, de confiance = 0,6 et d'élévation = 1, la longueur de la règle = 2-5, et nous avons extrait uniquement les 25 meilleures règles (sur un total de 96 règles générées). Ces 25 règles sont présentées dans le tableau 7 et affichées sous forme de réseaux de règles dans la figure 1, avec des colonnes pour le soutien, la confiance, l'élévation et le nombre (nombre de règles).

TABLEAU 7 Exemple de résultats "exploration de données", montrant les 25 premiers résultats avec APRIORI (classés par ordre d'ascension).

Règles	Soutien	Confiance	Ascenseur	Compteur
{Avo fruits mûrs, Cgp fruits mûrs fruit, Fsu fruit mûr} ⇒ {Fe jeune feuille}	0.012	0.75	31.38	3
{Fe fruit mûr, Ka résine} ⇒ {Sf fruits mûrs}	0.012	0.75	26.89	3
{Es graines, Fvr fruits mûrs} ⇒ {Dd fruit mûr}	0.012	0.75	20.92	3
{Es graines, Fsu fruits mûrs, Fvr fruit mûr} ⇒ {Dd fruit}	0.012	0.75	20.92	3
{Éponge de feuilles mortes} ⇒ {eau d'argile}	0.012	0.75	17.11	3
{Avo fruit mûr, <i>Cubitermes</i> sol monticule} ⇒ {Cph jeune feuille}	0.012	1	16.73	3
{Avo fruit mûr, Cgp fruit mûr, <i>Cubitermes</i> sol monticule} ⇒ {Cph jeune feuille}	0.012	1	16.73	3
{Avo fruit mûr, <i>Cubitermes</i> motte de terre, Fsu fruit mûr} ⇒ {Cph jeune feuille}	0.012	1	16.73	3
{Avo fruit mûr, Cgp fruit mûr, <i>Cubitermes</i> sol monticule, Fsu fruit mûr} ⇒ {Cph jeune feuille}	0.012	1	16.73	3
{Acp moelle} ⇒ {Myh fruit mûr}	0.012	1	14.76	3
{Fe fruit mûr, Ka résine} ⇒ {Afm pith}	0.012	0.75	14.48	3
{Cgp fruits mûrs, Fe jeunes feuille} ⇒ {Avo fruit mûr}	0.016	1	13.94	4
{Cph jeune feuille, Fe jeune feuille} ⇒ {Avo fruit mûr}	0.012	1	13.94	3
{Afm fruit mûr, Fsu mûr fruit} ⇒ {Fvr fruit mûr}	0.012	1	13.94	3
{Dd fruit mûr, Es graines, Fsu fruit mûr} ⇒ {Fvr fruit mûr}	0.012	1	13.94	3
{Cgp fruit mûr, Cph jeune feuille, Fe jeune feuille} ⇒ {Fruit mûr}	0.012	1	13.94	3
{Cgp fruit mûr, Fsu fruit mûr} ⇒ {Fruit mûr}	0.012	1	13.94	3
{Avo fruits mûrs, Fe jeunes feuille} ⇒ {Cph jeune feuille}	0.012	0.75	12.55	3
{Cgp fruit mûr, Fe jeune feuille} ⇒ {Cph jeune feuille}	0.012	0.75	12.55	3
{Fm fruit mûr, Fvr jeune feuille} ⇒ {Bpy jeune feuille}	0.012	0.75	12.55	3

(Suite)

TABLEAU 7 ( suite)

Règles	Soutien	Confiance	Ascenseur	Compter
{Avo fruit mûr, Cgp fruit mûr, Fe jeune feuille} ⇒ {Cph jeune feuille}	0.012	0.75	12.55	3
{Avo fruits mûrs, Cgp fruits mûrs fruit, Fsu fruit mûr} ⇒ {Cph jeune feuille}	0.012	0.75	12.55	3
{Cgp fruit mûr, <i>Cubitermes monticule de terre</i> } ⇒ {Cgp fruit mûr, <i>Cubitermes</i> (Cph jeune feuille) motte de terre, Fsu fruit mûr} ⇒ {Cph jeune feuille}	0.020	0.625	10.46	5
{Cgp fruit mûr, <i>Cubitermes</i> (Cph jeune feuille) motte de terre, Fsu fruit mûr} ⇒ {Cph jeune feuille}	0.020	0.625	10.46	5
{Dd fruit mûr, Es graines} ⇒ {Fvr fruit mûr}	0.012	0.75	10.46	3

fois que cette combinaison est apparue dans l'ensemble des données). La règle ayant la plus grande portée (31,38) était fruit d'une espèce non identifiée (Avo), fruit mûr de *Celtis gompho-phylla* (Cgp), fruit mûr de *Ficus sur* (Fsu) ⇒ jeune feuille de *F. exasperata* (Fe), qui avait un taux de confiance de 75 %. Cela signifie que pendant toute la période d'étude, lorsque le fruit mûr Avo (un gros fruit d'une espèce d'arbre non identifiée ressemblant au genre *Gambeya*) était consommé en combinaison avec le fruit mûr Cgp et le fruit mûr Fsu, il était extrêmement probable que les jeunes feuilles Fe étaient également consommées. Il s'agit d'un intervalle de confiance élevé pour une association avec la longueur de règle relativement longue de 4, étant donné que les chances de combinaisons aléatoires diminuent à mesure que la longueur de règle augmente (voir la section "Interprétation des résultats des données APRIORI sur PANacea" dans les Supporting Information Materials). Trois de ces espèces (les fruits Cgp, les fruits Fsu et les jeunes feuilles Fe) sont des ressources couramment consommées par les chimpanzés de Sonso. La spp. non identifiée codée "Avo fruit", cependant, n'était pas couramment consommée.

L'algorithme APRIORI peut également être adapté pour générer des règles qui incluent un ROI spécifié, en utilisant la fonction "Find rules by food-item" sous l'onglet "data exploration". Pour approfondir cette question, nous avons sélectionné des règles incluant la moelle d'*A. polystachyus* avec un support = 0,011, une confiance = 0,6, un lift = 1 et une longueur de règle comprise entre 2 et 6. La règle ayant la portée la plus élevée (règle 1) pour cet ensemble de critères est présentée à la figure 2. Cette règle a révélé que si la moelle d'*A. polystachyus* était consommée, le fruit de *M. holstii* l'était également, et que cette association avait un niveau de confiance de 100 % avec une valeur particulièrement élevée de = 14,8.

#### 4.4 | Comparaison des analyses de collocation et d'APRIORI

Nous avons démontré ci-dessus comment la collocation et APRIORI peuvent être utilisés pour analyser et évaluer les combinaisons d'aliments dans les régimes alimentaires des chimpanzés sauvages. Pour déterminer si ces méthodes produisent des résultats similaires, nous avons à nouveau exécuté l'algorithme APRIORI, cette fois avec une longueur de règle de 2, pour produire des bigrammes qui pourraient être comparés aux bigrammes issus de l'analyse de collocation V1. Nous avons exécuté APRIORI avec support = 0,011, confiance = 0,6, et lift = 1, longueur de règle = 2, et

a trouvé qu'il ne produisait que 17 bigrammes (tableau 6), bien qu'il faille noter que ce seuil de confiance minimum crée un biais en faveur des événements rares. Les bigrammes issus des deux analyses ont été classés et ordonnés séparément, puis comparés afin d'évaluer la concordance globale entre les méthodes.

Lorsque les 17 paires APRIORI ont été comparées aux 17 bigrammes de collocation V1 les plus fréquents, il y a eu quatre correspondances exactes entre les résultats des deux algorithmes, ce qui montre une concordance de seulement 23 % (Informations complémentaires S1 : Tableau 5). Cependant, comme ces deux modèles ont des mécanismes différents pour classer les combinaisons, une meilleure évaluation de la concordance était le nombre de correspondances exactes entre les 17 paires APRIORI et toutes les sorties V1 de collocation non aléatoire avec une attraction positive.

$$\text{Accord} = \frac{\text{(nombre total de correspondances exactes entre les méthodes)}}{\text{(nombre total de paires APRIORI)}}$$

Lorsque nous avons comparé toutes les correspondances exactes produites par les deux méthodes, la concordance était nettement plus élevée (53 %) (Supporting Information S1 : tableau 6). Les associations de règles regroupées de ces paires APRIORI sont visualisées dans la figure 3, qui affiche les associations de règles pour les 17 sorties de bigrammes qui répondaient à nos critères métriques.

Nous voulions également déterminer le rôle du niveau de confiance sur le pourcentage de paires appariées entre les deux algorithmes, car cette métrique est modifiable dans APRIORI mais pas dans les analyses de collocation. L'intervalle de confiance a été abaissé de 0,6 à 0,011 pour PANacea, et les résultats ont été réinterprétés. En utilisant ce nouveau niveau de confiance minimal, PANacea a produit 249 paires, dont les 25 premières ont été comparées aux 25 premiers résultats de l'analyse de collocalisation, montrant une concordance de 28 % (Informations complémentaires S1 : Tableau 7). Pour mieux évaluer la concordance indépendamment du rang, nous avons à nouveau trouvé le nombre total de correspondances exactes entre les 25 premières paires APRIORI et tous les résultats de collocalisation non aléatoires avec une attraction positive (pbin >1,3) (Informations complémentaires S1 : Tableau 8). Cela a permis d'obtenir une concordance de 60 % entre les modèles, supérieure à la concordance trouvée dans le modèle à intervalle de confiance de 0,6. Étant donné que les 25 paires APRIORI les plus importantes sélectionnées représentent un petit échantillon de toutes les paires APRIORI produites ( $n = 249$ ), l'accord ici est probablement une sous-estimation.

## 5 | DISCUSSION

### 5.1 | MDCA version 1

Le MDCA V1 a exploré toutes les combinaisons d'aliments du régime Sonso pendant une période d'observation de quatre mois, ce qui a donné lieu à des paires de ressources non aléatoires qui pourraient donner lieu à des interprétations pertinentes pour de futures recherches. Par exemple, V1 a produit un seul bigramme contenant deux fois la même ressource : Cli young leaf & Cli young leaf (pbin = 3,05). Comme les événements alimentaires en double étaient exclus lorsque la même ressource était consommée consécutivement, cela signifie que les jours où les individus ingéraient des feuilles de plantes grimpanes, ils recherchaient à nouveau cette ressource de manière non aléatoire plus tard dans la même journée. Des résultats de ce type pourraient à l'avenir fournir des informations précieuses sur les décisions alimentaires des primates et sur leurs modes d'alimentation dans l'espace.



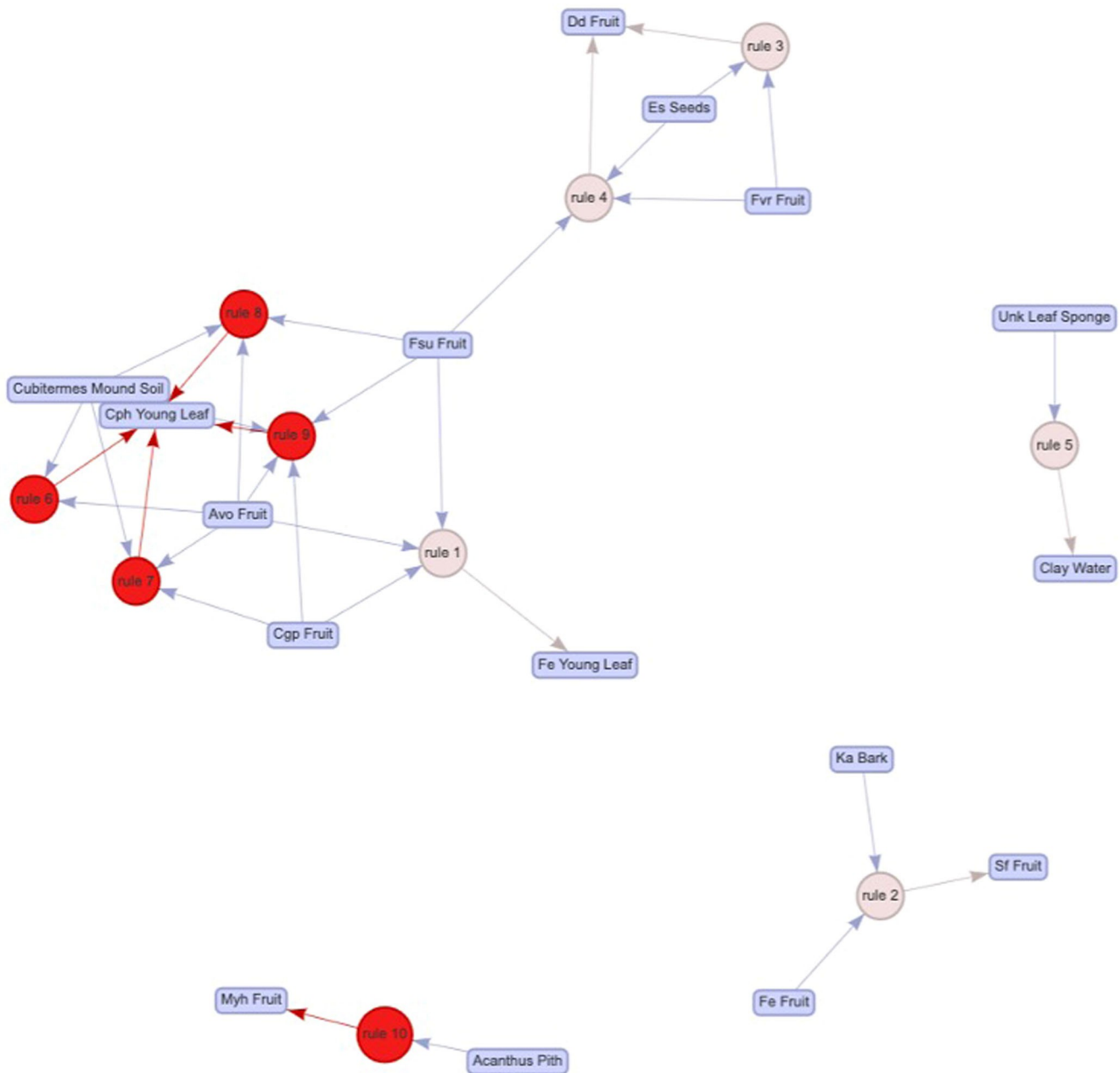


FIGURE 1 Exemple de résultat d'un réseau médicinal sur PANacea montrant les 10 premiers résultats d'APRIORI (classés par ordre d'élévation) avec support = 0,011, confiance = 0,6 et élévation = 1, longueur de règle = 2-5. NB : Les cercles de règles sont gradués en rouge en fonction du degré de confiance. Les flèches bleues pointant vers les cercles de règles indiquent les ressources du côté gauche (LHS) de chaque équation. Les flèches rouges s'éloignant des cercles de règles indiquent les ressources du côté droit (RHS). Lorsque le "fruit" n'est pas modifié, on peut supposer qu'il est mûr.

Un autre bigramme notable est celui des fleurs d'*U. trinervis* (Urc) et des feuilles matures de *M. bpterygocaulos* (Mb) (pbin = 3,30). Tout au long de la période d'étude, seuls deux chimpanzés (les frères maternels MB et MZ) ont été observés en train de manger des fleurs d'Urc, avec des événements d'alimentation se produisant deux jours consécutifs. MZ a été le seul individu observé en train de manger les feuilles de Mb, ces événements se produisant également les deux mêmes jours. Le deuxième jour d'ingestion, les frères ont quitté le groupe pour parcourir une longue distance avant de consommer les ressources de ce bigramme. L'échantillon fécal de MZ présentait une charge parasitaire intense et diversifiée. MZ a également consommé plusieurs autres espèces médicinales supposées ce jour-là.

Bien qu'il s'agisse pour l'instant d'une simple anecdote, au cours de cet événement, MZ a démontré tous les critères d'automédication de Huffman, sauf un (Huffman, Gotoh, et al., 1997).

La collocation MDCA V1 peut fournir une vue d'ensemble des ressources consommées en combinaison non aléatoire dans un ensemble donné de données alimentaires provenant d'un groupe d'étude. Lorsque les chercheurs ont des hypothèses concernant la fonction ou les avantages d'une ressource particulière, les bigrammes produits peuvent être recherchés pour la ressource ciblée. Cela permet de déterminer facilement quelles autres ressources peuvent être combinées avec la ressource ciblée à des fréquences supérieures à celles attendues par le hasard. Pour les études sur l'automédication,

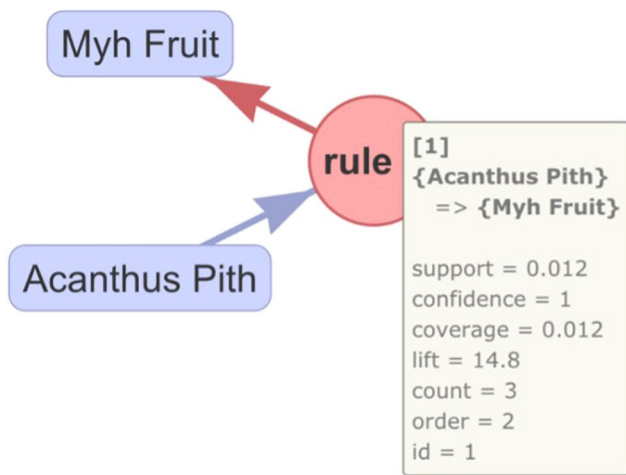


FIGURE 2 Principaux résultats de la recherche "Rule by food-item" ciblant *A. polystachyus* (classés par ordre d'élévation) avec support = 0,011, confiance = 0,6, élévation = 1, et longueur des règles = 2-6.

cela pourrait permettre une identification préliminaire des ressources auto-médicatives putatives qui pourraient ensuite être évaluées de manière plus approfondie. Cependant, pour produire des résultats plus concluants sur les choix alimentaires concernant les ressources alimentaires dans le régime général, cette analyse devrait être réexécutée sur des ensembles de données à long terme pour tenir compte du biais de saisonnalité. Des enquêtes supplémentaires devraient également être menées pour contrôler la disponibilité écologique et la distribution spatiale des ressources.

## 5.2 | MDCA version 2

L'analyse MDCA V2 par collocation a ciblé les ressources supposées automédicatives et a visé à identifier d'autres ressources consommées en combinaison. Les résultats de cette analyse ont montré que la terre de *Cubitermes* était ingérée en combinaison non aléatoire avec plusieurs autres ressources. Les bigrammes pertinents sont les suivants : *C. philippensis* (Cph) jeune feuille & sol de la butte de *Cubitermes* (pbin = 4,16) ; sol de la butte de *Cubitermes* & *C. gomphophylla* (Cgp) fruit mûr (pbin = 3,34) ; sol de *Cubitermes* & *F. sur* (Fsu) fruit mûr (pbin = 2,99) ;

*D. dewevrii* (Dd) fruit mûr & sol de butte de *Cubitermes* (pbin = 2,50) ; *Mildbraediendron excelsum* (Mie) fruit mûr & sol de butte de *Cubitermes* (pbin = 2,39) ; sol de butte de *Cubitermes* & *C. philippensis* (Cph) jeune feuille (pbin = 2,35). L'ordre des aliments peut être pertinent pour le sol de la butte de *Cubitermes*, car le pbin de Cph jeune feuille & sol de la butte de *Cubitermes* (pbin = 4,16) ( $n = 7$  occurrences) diffère du pbin du sol de la butte de *Cubitermes* & Cph jeune feuille (pbin = 2,35) ( $n = 5$  occurrences). Le nombre de bigrammes non aléatoires qui incluent la terre de *Cubitermes* dans la V2 suggère que les jours où les individus ont consommé cette ressource, leur régime alimentaire était plus prévisible que les jours où ils ont consommé d'autres ROIs. En d'autres termes, l'ingestion de terre de termites chez les chimpanzés de Sonso n'est probablement pas purement opportuniste. Il y a plusieurs interprétations possibles de ce schéma, l'une étant que les chimpanzés peuvent cibler la terre de termitière pendant les périodes de détresse gastro-intestinale (comme cela a été observé par Mahaney et al., 1996 à Mahale), potentiellement causée par

l'ingestion d'autres ressources dans ces bigrammes. Les recherches futures devraient explorer plus avant les explications de ces modèles observés.

L'interprétation de la force collocationnelle étant relativement subjective dans la V2, il est crucial que les résultats soient contextualisés avec des observations comportementales. Par exemple, nous avons observé des individus consommant *A. polystachyus* à trois reprises au cours de la période d'étude de 4 mois. A chaque fois, le consommateur avait une charge parasitaire élevée. Dans un cas, un individu a consommé la moelle d'*A. polystachyus* immédiatement avant d'avaler la feuille, l'un des deux comportements d'automédication confirmés (Huffman & Caton, 2001 ; Huffman et al., 1996). Dans un autre cas, un individu consommant de l'*A. polystachyus* a été observé en train de bourrer la moelle de cette plante avec du bois mort de *C. patens* (Cp), suite à l'ingestion d'un autre ROI (sol de monticule de *Cubitermes*). Immédiatement après, l'individu a consommé une séquence de RCI supplémentaires (par exemple, la résine de *K. anthotheca* et les feuilles de *M. bpterygo-caulos*) et l'écorce de *S. myrtina*.

*A. polystachyus* a déjà été suggérée comme ressource auto-médicative candidate à Kibale (Krief et al., 2005) et est connue pour être utilisée en médecine traditionnelle pour traiter les infections cutanées, la dermatose et la stérilité à Burindi (Krief et al., 2005 ; Pebsworth et al., 2006). Une décoction de feuilles de cette espèce est utilisée pour traiter les problèmes de foie et de rate et les tiges sont pilées avec leurs feuilles pour traiter la psychose dépressive (Kokwaro, 2009). L'analyse MDCA V2 par collocation peut être utilisée pour identifier les ressources qui feront l'objet d'une étude plus approfondie de leur valeur médicinale, lorsque des preuves comportementales ou ethnomédicales ont déjà été obtenues.

## 5.3 | APRIORI

L'analyse APRIORI offre la possibilité d'explorer des associations plus complexes entre plus de deux ressources à la fois, et de prendre en compte la densité et la représentativité des données en ajustant la confiance et d'autres facteurs. L'un des résultats les plus intéressants est l'élévation élevée (16,73) et l'intervalle de confiance de 100 % de l'association de la règle Avo ripe fruit, *Cubitermes* mound soil  $\Rightarrow$  Cph young leaf. Cette règle a conservé la même portée et le même degré de confiance lorsque deux ressources supplémentaires ont été ajoutées au côté gauche de cette équation (c'est-à-dire Avo fruit mûr, Cgp fruit mûr, *Cubitermes* sol de butte  $\Rightarrow$  Cph jeune feuille ; Avo fruit mûr, *Cubitermes* sol de butte, Fsu fruit mûr  $\Rightarrow$  Cph jeune feuille). Cette constatation corrobore les résultats de la Collocation MDCA V2, selon lesquels le sol de la butte de *Cubitermes* se combine avec plusieurs autres espèces de manière non aléatoire.

De tous les bigrammes produits par APRIORI, la paire ayant le lift le plus élevé (14,76) était *A. polystachyus* (Acp)  $\Rightarrow$  *M. holstii* (Myh) (confiance = 1). Ce résultat, lorsqu'il est interprété en conjonction avec les résultats de la collocation MDCA V2, constitue un argument solide en faveur d'une étude plus approfondie de la relation synergique entre *A. polystachyus* et *M. holstii*.

## 6 | COMPARAISON ET CRITIQUE

Bien que notre ensemble de données ait été efficace pour tester ces méthodes, la collocation et APRIORI sont plus généralement appliqués à des ensembles de données plus importants (tels que des corpus linguistiques ou des historiques de transactions de commerce électronique), et les méthodes d'analyse de la collocation et d'APRIORI sont plus faciles à mettre en œuvre.

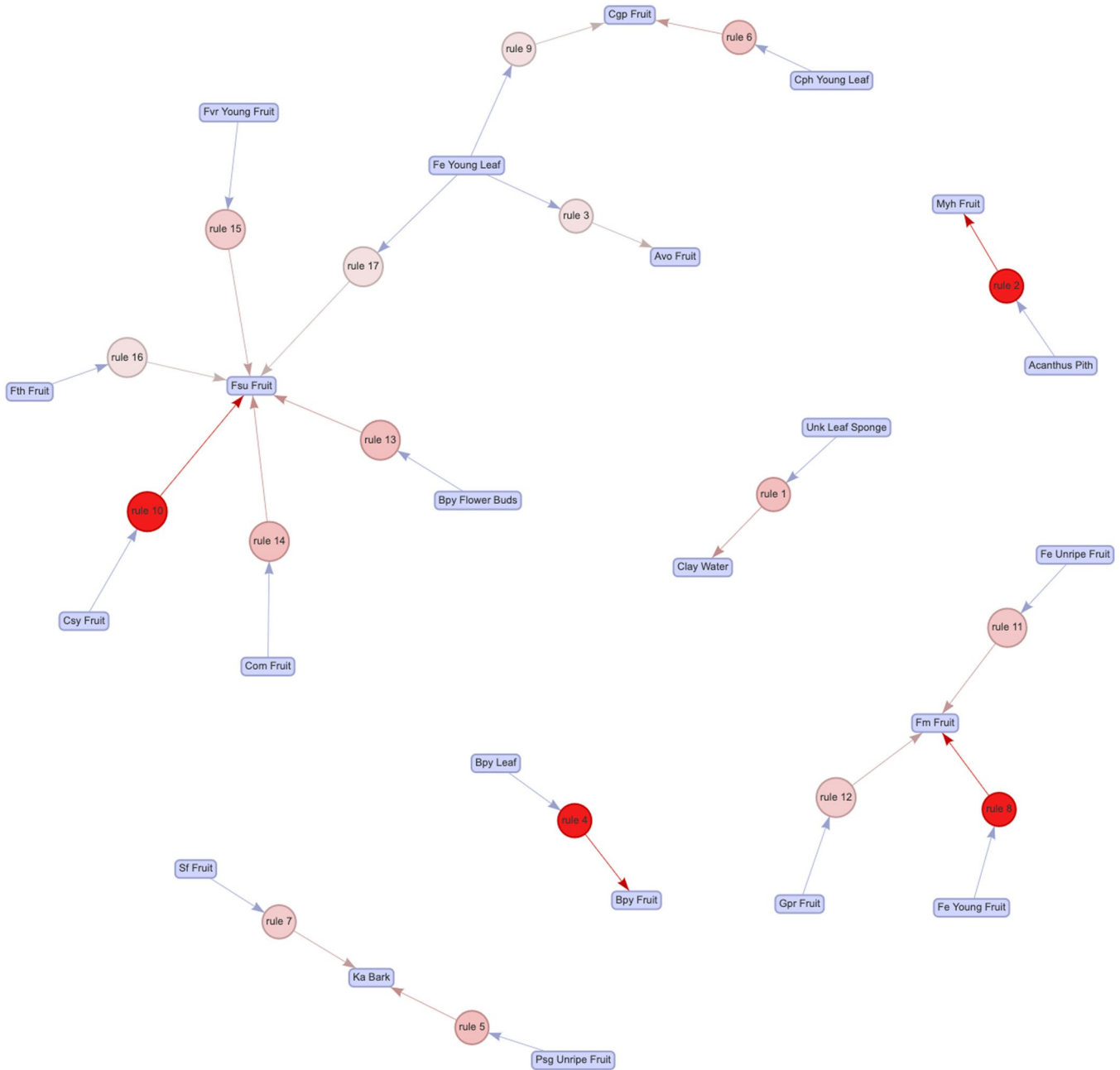


FIGURE 3 Visualisation du réseau médicinal APRIORI de 17 bigrammes (ordonnés par lift) avec support = 0,011, confiance = 0,6, et lift = 1, longueur de règle = 2.

notre étude a été de courte durée et biaisée par les saisons. Les exemples spécifiques de combinaisons de ressources fournis ici bénéficieraient maintenant d'analyses de suivi utilisant un ensemble de données pluriannuelles pour la communauté Sonso. Les données comportementales à long terme devraient toutefois être complétées par des données écologiques et spatiales afin de déterminer la proximité des ressources et la synchronisation de la fructification. Les analyses qui intègrent l'ensemble du régime alimentaire de chaque individu (p. ex. collocation MDCA V1) bénéficieraient de données supplémentaires sur les lieux d'alimentation pour chaque ressource, afin de contrôler les facteurs spatiaux et temporels. Bien que la collocation MDCA V2 permette dans une certaine mesure de contrôler le bruit écologique et les biais de popularité en faveur de certaines espèces, les espèces et la quantité de ROIs utilisés

influencera considérablement les résultats et leur stabilité. Par conséquent, les retours sur investissement devraient être établis à partir d'études comportementales à plus long terme.

La collocation MDCA V1 et APRIORI nécessite également des données subjectives.

Il faut faire preuve de discernement lors de l'interprétation des résultats, en particulier lorsqu'il s'agit de différencier les associations de ressources non aléatoires causées par les combinaisons médicinales de celles causées par la fréquence/disponibilité des aliments, le synchronisme saisonnier ou la proximité géographique. Par exemple, pendant la collecte des données, nous avons observé le groupe se nourrir dans un arbre fruitier *F. mucuso* (Fm) mûr chaque jour pendant presque un mois entier. La plupart du temps, le groupe quittait cet arbre pour se nourrir sur un *F. exasperata* (Fe) voisin qui portait des fruits non mûrs. Probablement en raison

En raison de la proximité et du synchronisme de ces ressources, un bigramme Fe & Fm est sans surprise présent dans les 25 premiers résultats de collocation, en huitième position. Alors que ce bigramme ne figure pas parmi les 25 premiers résultats d'APRIORI lorsque la longueur des règles est fixée entre 2 et 5 (avec un niveau de confiance de 0,6), la combinaison est présente dans les premiers résultats d'APRIORI lorsque la longueur des règles est ajustée à 2 (avec un niveau de confiance de 0,6). Dans ces conditions, le bigramme Fe & Fm a également été classé huitième dans APRIORI (Informations complémentaires S1 : Tableau 6). Il est donc nécessaire d'effectuer des contrôles écologiques et spatiaux dans les deux analyses afin de distinguer le "bruit" écologique des combinaisons médicinales potentielles.

Le format similaire de l'ensemble de données requis pour l'exécution de la collocation et d'APRIORI rend cette approche comparative facile et efficace. Cependant, les différences dans les résultats doivent être prises en compte. Par exemple, nous avons constaté que le niveau d'accord entre les méthodes augmente lorsque la confiance minimale est réduite dans APRIORI (ce qui augmente le nombre de résultats générés par APRIORI). Lors de l'exécution d'APRIORI avec des métriques de longueur de règle ajustées pour produire des bigrammes, nos résultats différaient des bigrammes produits lors de l'analyse de collocation V1. Cette variation n'est pas surprenante car les algorithmes et les analyses utilisés sont différents. Malgré les variations, les algorithmes ont montré jusqu'à 60 % de concordance entre les bigrammes générés, ce qui suggère que les deux modèles peuvent et doivent être pris en compte et comparés lors de l'élaboration d'interprétations robustes. La comparaison des résultats des deux méthodes peut mettre en évidence certains bigrammes non aléatoires qui méritent d'être étudiés plus en détail.

Malgré l'efficacité des deux approches, APRIORI est mieux adapté aux études qui souhaitent personnaliser des mesures spécifiques.

Bien que ces méthodes soient actuellement insuffisantes pour répondre de manière concluante à l'hypothèse de la combinaison des ressources d'automédication, elles constituent une première étape exploratoire importante qui pourrait inciter à de futures recherches. Après l'étude préliminaire, l'étape suivante consisterait à intégrer les données de surveillance de la santé dans ces analyses en séparant les individus "sains" des individus "malsains", puis en comparant statistiquement la différence entre les groupes. Dans les sites où les ressources d'automédication ont été préalablement établies et systématiquement enregistrées, les données d'alimentation peuvent également être extraites des jours où les individus ont adopté un comportement d'automédication avéré (par exemple, avaler des feuilles) et comparées aux jours où ces comportements n'ont pas été observés et où les individus étaient en bonne santé. Les études futures devraient également porter sur le rôle des combinaisons d'aliments dans le régime alimentaire normal des chimpanzés en bonne santé, et sur le rôle que les combinaisons d'aliments médicinaux bioactifs peuvent jouer dans les stratégies de prévention passive. Bien que ces méthodes quantitatives puissent aider à établir des combinaisons de ressources médicinales significatives, l'incorporation de données comportementales, spatiales et sanitaires fournira un contexte supplémentaire essentiel avant la mise en œuvre d'analyses pharmaco-écologiques coûteuses.

## 7 | CONCLUSION

Nous soutenons que la MDCA et l'algorithme APRIORI peuvent être utilisés pour détecter efficacement les combinaisons de ressources potentielles et les règles d'association dans les régimes alimentaires des primates sauvages. Ces méthodes permettent d'obtenir une

La recherche sur l'hypothèse de la combinaison de ressources auto-médicatives et la possibilité de modifier la façon dont nous analysons et interprétons les données d'alimentation à long terme sur les sites de terrain. Si des combinaisons médicinales non aléatoires sont identifiées dans les régimes alimentaires des primates, cela pourrait avoir des implications importantes pour la découverte de nouveaux comportements d'automédication chez les primates. En tant que stratégie rentable de sélection des ressources naturelles pour des tests de bioactivité ciblés, elle pourrait un jour conduire à la découverte de composés synergiques efficaces dans le traitement des agents pathogènes humains. Dans l'ensemble, l'utilisation de méthodes interdisciplinaires, telles que celles-ci, pour étudier systématiquement les écologies alimentaires non humaines, semble susceptible de produire bientôt des résultats fructueux. Les futures études sur l'automédication des chimpanzés et l'écologie alimentaire des primates en général devraient s'efforcer de considérer les comportements alimentaires d'un point de vue plus holistique, en restant ouvertes à l'idée que les régimes alimentaires médicinaux des nonhumains peuvent être plus planifiés que ce que l'on pensait jusqu'à présent.

## CONTRIBUTIONS DES AUTEURS

Eodie Freymann : Conceptualisation (chef de file) ; conservation des données (chef de file) ; analyse formelle (chef de file) ; acquisition de fonds (chef de file) ; investigation (chef de file) ; méthodologie (chef de file) ; administration de projet (chef de file) ; ressources (chef de file) ; logiciels (chef de file) ; visualisation (chef de file) ; rédaction - version originale (chef de file) ; rédaction - révision et édition (chef de file). João d'Oliveira Coelho : Analyse formelle (soutien) ; méthodologie (soutien) ; logiciels (égalité) ; rédaction-relecture et édition (soutien). Geresomu Muhumuza : Investigation (à part égale) ; administration du projet (à part égale). Catherine Hobaiter : Ressources (soutien) ; supervision (égal) ; rédaction-relecture et édition (égal). Michael A. Huffman : Supervision (égale) ; rédaction-relecture et édition (égale). Klaus Zuberbühler : Ressources (soutien) ; rédaction-relecture et édition (soutien). Susana Carvalho : Supervision (principale) ; rédaction-relecture et édition (égale).

## REMERCIEMENTS

Nous sommes reconnaissants au personnel de terrain du BCFS travaillant avec les communautés de Sonso et Waibira, qui a fourni des instructions et des conseils inestimables sur le terrain, notamment Chandia Bosco, Monday Mbotella Gideon, Adué Sam, Asua Jackson, Eguma Robert Yikii, Steven Mugisha, Atayo Gideon, Kizza Vincent. Daniel Sempebwa a effectué toutes les analyses parasitologiques et a procédé à un suivi sanitaire systématique, essentiel pour cette étude. La direction de BCFS, notamment Walter Akankwasa et David Eryenyu, ainsi que les autres chercheurs travaillant à la station ont apporté leur aide et leur soutien. Nous tenons également à exprimer notre gratitude à Vernon Reynolds, fondateur de BCFS, et à la Royal Zoological Society of Scotland, qui fournit le financement de base. Nous sommes reconnaissants à l'Uganda Wildlife Authority et au Uganda National Council for Science and Technology de nous avoir autorisés à travailler en Ouganda. Enfin, nous tenons à remercier sincèrement Maël Leroux pour sa contribution à l'utilisation de l'analyse de collocation et pour ses précieux commentaires sur cet article, ainsi que Joon Kim, Gabrielle Melli et Andrew Foerder pour leur aide dans le nettoyage des données.

## DÉCLARATION DE CONFLIT D'INTÉRÊTS

Les auteurs ne déclarent aucun conflit d'intérêt.

## DÉCLARATION DE DISPONIBILITÉ DES DONNÉES

Les données de cette étude sont disponibles auprès de l'auteur correspondant sur demande raisonnable. Les résultats d'APRIORI sont accessibles sur l'application web interactive PANacea à l'adresse <https://osteomics.com/PANacea/>.

## DÉCLARATION D'ÉTHIQUE

Les données utilisées dans cette étude ont été collectées par EF avec l'approbation de l'Uganda Wildlife Authority (Uganda Wildlife Authority permit no. COD/96/05), le Uganda National Council for Science and Technology (permit no. NS257ES). L'étude était purement observationnelle et a adhéré au Code des meilleures pratiques en primatologie de terrain (Riley et al., 2014). Toutes les directives internationales et nationales applicables ont été suivies.

## ORCID

Elodie Freymann  <https://orcid.org/0000-0002-5484-8643>

João d'Oliveira Coelho  <https://orcid.org/0000-0003-0871-1926> Catherine

Hobaïter  <https://orcid.org/0000-0002-3893-0524> Michael A. Huffman 

<https://orcid.org/0000-0003-2115-7923> Klaus Zuberbühler 

<https://orcid.org/0000-0001-8378-088X> Susana Carvalho 

<https://orcid.org/0000-0003-4542-3720>

## RÉFÉRENCES

- Agrawal, R. et Srikant, R. (1994). Fast algorithms for mining association rules in large databases, *Proceedings of the 20th International Conference on Very Large Data Bases* (pp. 487-499). Morgan Kaufmann Publishers Inc.
- Al-Maolegi, M. et Arkok, B. (2014). Un algorithme Apriori amélioré pour les règles d'association. ArXiv Preprint ArXiv:1403.3948.
- Altmann, J. (1974). L'étude observationnelle du comportement : Méthodes d'échantillonnage. *Behaviour*, 49(3/4), 227-266.
- Badihi, G., Bodden, K., Zuberbühler, K., Samuni, L. et Hobaïter, C. (2022). Flexibility in the social structure of male chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo Forest, Uganda (Flexibilité dans la structure sociale des chimpanzés mâles (*Pan troglodytes schweinfurthii*) dans la forêt de Budongo, Ouganda). *Royal Society Open Science*, 9(9), 220904. <https://doi.org/10.1098/rsos.220904>
- Bartsch, S. (2004). *Structural and functional properties of collocations in English : A corpus study of lexical and pragmatic constraints on lexical co-occurrence*. Gunter Narr Verlag.
- Bessa, J., Sousa, C., & Hockings, K. J. (2015). Écologie alimentaire des chimpanzés (*Pan troglodytes verus*) habitant une matrice forêt-mangrove-savane-agriculture à Caiquene-Cadique, Parc national de Cantanhez, Guinée-Bissau. *American Journal of Primatology*, 77(6), 651-665. <https://doi.org/10.1002/ajp.22388>
- Bobe, R., d'Oliveira Coelho, J., Carvalho, S. et Leakey, M. (2022). Early hominins and paleoecology of the Koobi Fora Formation, Lake Turkana Basin, Kenya. In S. C. Reynolds & R. Bobe (Eds.), *African paleoecology and human evolution*. Cambridge University Press.
- Bosshard, A. B., Leroux, M., Lester, N. A., Bickel, B., Stoll, S. et Townsend, S. W. (2021). From collocations to call-ocations : Utilisation de méthodes linguistiques pour quantifier les combinaisons d'appels d'animaux. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2021.06.16.448679>
- Chang, W., Cheng, J., Allaire, J. J., Sievert, C. et Schloerke, B. (2021). *Shiny : Web application framework for R. R package version 1.7.1*. <https://CRAN.R-project.org/package=shiny>
- Che, C.-T., Wang, Z., Chow, M. et Lam, C. (2013). Combinaison d'herbes et de plantes médicinales pour l'amélioration et le progrès thérapeutiques : Theory, practice and future perspectives. *Molecules*, 18(5), 5125-5141. <https://doi.org/10.3390/molecules18055125>
- Church, K. et Hanks, P. (1990). Word association norms, mutual information, and lexicography. *Computational Linguistics*, 16(1), 22-29.
- Eggeling, W. J. (1947). Observations sur l'écologie de la zone pluviale de Budongo forêt, Ouganda. *The Journal of Ecology*, 34, 20-87.
- Gale, W., Church, K., Hanks, P. et Hindle, D. (1991). Using statistics in lexical analysis. In *Lexical Acquisition : Exploiting on-Line Resources to Build a Lexicon* (115-164).
- Goné Bi, Z. B., & Wittig, R. (2019). Régime alimentaire à long terme des chimpanzés (*Pan troglodytes verus*) du parc national de Taï : Variations interannuelles de la consommation. In C. Boesch, R. Wittig, C. Crookford, L. Vigilant, T. Deschner, & F. Leendertz, (Eds.), *The chimpanzees of Taï forest 40 years of research* (pp. 242-260). Cambridge University Press.
- Gries, S. T. (2014). *Coll.analysis 3.5. Un script pour R permettant de réaliser des analyses collosturcturelles*.
- Gries, S. T. et Stefanowitsch, A. (2004). Extending collocation analysis : A corpus-based perspective on 'alternations'. *International Journal of Corpus Linguistics*, 9(1), 97-129.
- Hahsler, M. (2017). arulesViz : Interactive visualization of association rules with R. *The R Journal*, 9(2), 163.
- Hahsler, M., Chelluboina, S., Hornik, K. et Buchta, C. (2011). L'écosystème du paquet R arules : Analyzing interesting patterns from large transaction data sets. *The Journal of Machine Learning Research*, 12, 2021-2025.
- Hahsler, M. et Karpieńko, R. (2017). Visualiser les règles d'association dans les groupes hiérarchiques. *Journal of Business Economics*, 87(3), 317-335.
- Hockings, K. J., Anderson, J. R., & Matsuzawa, T. (2009). Utilisation d'aliments sauvages et cultivés par les chimpanzés à Bossou, République de Guinée : Feeding dynamics in a human-influenced environment. *American Journal of Primatology*, 71, 636-646.
- Hornik, K., Grün, B. et Hahsler, M. (2005). arules-A computational environment for mining association rules and frequent item sets. *Journal of Statistical Software*, 14(15), 1-25.
- Huffman, M. A. (1997). Preuves actuelles de l'automédication chez les primates : A multidisciplinary perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 104(S25), 171-200.
- Huffman, M. A. et Caton, J. M. (2001). Self-induced increase of gut motility and the control of parasitic infections in wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 22(3), 329-346.
- Huffman, M. A., Gotoh, S., Izutsu, D., Koshimizu, K. et Kalunde, M. S. (1993). Further observations on the use of the medicinal plant, *Vernonia amygdalina* (Del.) by a wild chimpanzee, its possible effect on parasite load, and its phytochemistry. *African Study Monographs*, 14(4), 227-240.
- Huffman, M. A., Gotoh, S., Turner, L. A., Hamai, M. et Yoshida, K. (1997). Seasonal trends in intestinal nematode infection and medicinal plant use among chimpanzees in the Mahale Mountains Tanzania. *Primates*, 38(2), 111-125.
- Huffman, M. A., Page, J. E., Sukhdeo, M. V. K., Gotoh, S., Kalunde, M. S., Chandrasiri, T. et Towers, G. H. N. (1996). Leaf-swallowing by chimpanzees : A behavioral adaptation for the control of strongyle nematode infections. *International Journal of Primatology*, 17, 475-503.
- Huffman, M. A. et Seifu, M. (1989). Observations on the illness and consumption d'une plante probablement médicinale *Vernonia amygdalina* (Del.), par un chimpanzé sauvage dans le parc national des monts Mahale, Tanzanie. *Primates*, 30, 51-63. <https://doi.org/10.1007/BF02381210>
- Huffman, M. A., Sun, B.-H. et Li, J.-H. (2020). Medicinal properties in the diet of Tibetan Macaques at Mt. Huangshan : A case for self-medication, 223-248. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-27920-2\\_12](https://doi.org/10.1007/978-3-030-27920-2_12)
- Itoh, N. et Nakamura, M. (2015). Régime alimentaire et comportement alimentaire. In M. Nakamura, K. Hosaka, N. Itoh, & K. Zamma (Eds.), *Mahale*



- chimpanzés : 50 ans de recherche (pp. 227-245). Cambridge University Press.
- Iwu, M. M. (2013). *Manuel des plantes médicinales africaines* (2e éd.). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b16292>
- Janmaat, K. R., Leo, P., Dagui, B. S., & Christophe, B. (2014). Les chimpanzés sauvages planifient l'heure, le type et le lieu de leur petit-déjeuner. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(46), 16343-16348. <https://doi.org/10.1073/pnas.1407524111>
- Kennedy, G. (1991). Entre et à travers : The company they keep and the functions they serve. *English Corpus Linguistics*, 95-110.
- Kirmayer, L. J. (2004). La diversité culturelle de la guérison : Meaning, métaphore et mécanisme. *British Medical Bulletin*, 69(1), 33-48. <https://doi.org/10.1093/bmb/dh006>
- Klein, N., Fröhlich, F. et Krief, S. (2008). Geophagy : Soil consumption enhances the bioactivities of plants eaten by chimpanzees. *Naturwissenschaften*, 95(4), 325-331. <https://doi.org/10.1007/s00114-007-0333-0>
- Kokwaro, J. O. (2009). *Medicinal plants of East Africa*. <https://books.google.co.uk/books?id=msyHLY0dhPwC>
- Krief, S., Hladik, C. M., & Haxaire, C. (2005). Ethnomedicinal and bioactive properties of plants ingested by wild chimpanzees in Uganda (Propriétés ethnométriques et bioactives des plantes ingérées par les chimpanzés sauvages en Ouganda). *Journal of Ethnopharmacology*, 101, 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2005.03.024>
- Krief, S., Huffman, M. A., Sévenet, T., Hladik, C. M., Grellier, P., Loiseau, P. M., & Wrangham, R. W. (2006). Bioactive properties of plant species ingested by chimpanzees (*Pan troglodytes* schweini-furthii) in the Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology*, 68(1), 51-71. <https://doi.org/10.1002/ajp.20206>
- Lehecka, T. (2015). Collocation et colligation, *Manuel de pragmatique en ligne*. Benjamins.
- Leonti, M. et Casu, L. (2013). Les médecines traditionnelles et la mondialisation : Current and future perspectives in ethnopharmacology. *Frontiers in Pharmacology*, 4, 92. <https://doi.org/10.3389/fphar.2013.00092>
- Leroux, M., Bosshard, A. B., Chandia, B., Manser, A., Zuberbühler, K. et Townsend, S. W. (2021). Les chimpanzés combinent des hullements de pantalon avec des appels de nourriture dans des structures plus grandes. *Animal Behaviour*, 179, 41-50. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.06.026>
- Mahaney, W. C., Hancock, R. G. V., Aufreiter, S. et Huffman, M. A. (1996). Geochemistry and clay mineralogy of termite mound soil and the role of geophagy in chimpanzees of the Mahale Mountains, Tanzania. *Primates*, 37, 121-134.
- 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, 585-614. <https://doi.org/10.1007/s10764-013-9683-y>
- Mielke, A., Waller, B. M., Pérez, C., Rincon, A. V., Duboscq, J. et Micheletta, J. (2022). NetFACS : Using network science to understand facial communications systems. *Behavior Research Methods*, 54(4), 1912-1927. <https://doi.org/10.3758/s13428-021-01692-5>
- Morgan, D. et Sanz, C. M. (2006). Chimpanzee feeding ecology and comparisons with sympatric gorillas in the Goulougo Triangle, République de Congo. In G. Hohmann, M. M. Robbins, & C. Boesch (Eds.), *Feeding ecology in apes and other primates* (pp. 97-122). Cambridge University Press.
- Nesselhauf, N. (2005). *Collocations in a learner corpus* (Vol. 14). John Benjamins Publishing.
- Newton-Fisher, N. E. (1999). The diet of chimpanzees in the Budongo Forest Reserve, Uganda. *African Journal of Ecology*, 37, 344-354. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.1999.00186.x>
- Pebsworth, P., Krief, S., & Huffman, M. A. (2006). The role of diet in self-medication among chimpanzees in the Sonso and Kanyawara communities, Uganda. *Primates of western Uganda* (pp. 105-133). Springer.
- Pebsworth, P. A., Hillier, S., Wendler, R., Glahn, R., Ta, C. A. K., Arnason, J. T., & Young, S. L. (2019). Géophagie chez les chimpanzés d'Afrique de l'Est : Les sols consommés fournissent une protection contre les plantes et le fer biodisponible. *Environmental Geochemistry and Health*, 41(6), 2911-2927. <https://doi.org/10.1007/s10653-019-00366-8>
- Petroni, L. M., Huffman, M. A., & Rodrigues, E. (2017). Plantes médicinales dans le régime alimentaire des singes-araignées laineux (*Brachyteles arachnoides*, E. Geoffroy, 1806)-Un bio-rationnel pour la recherche de nouveaux médicaments à usage humain ? *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 27(2), 135-142. <https://doi.org/10.1016/j.bjp.2016.09.002>
- Prather, A. A. (2013). Sickness behavior. Dans M. D. Gellman & J. R. Turner (eds), *Encyclopedia of behavioral medicine*. Springer.
- PROTA4U. Consulté le 1er décembre 2022 sur <https://prota.prota4u.org/> Pruetz, J. D. (2006). Écologie alimentaire des chimpanzés de savane (*Pan troglodytes verus*) à Fongoli, Sénégal. *Feeding Ecology in Apes and Autres primates*, 326-364.
- Équipe de base pour le développement de R. (2019). *R : un langage et un environnement pour le calcul statistique*. Fondation R pour l'informatique statistique.
- Reynolds, V. (2005). *Les chimpanzés de la forêt de Budongo*. Oxford University Press.
- Riley, E. P., MacKinnon, K. C., Fernandez-Duque, E., Setchell, J. M., & Garber, P. A. (2014). Code de bonnes pratiques pour la primatologie de terrain. 1-18. <https://doi.org/10.13140/2.1.2889.1847>
- Stefanowitsch, A. et Gries, S. T. (2003). Collostructions : Investigating the interaction of words and constructions. *International Journal of Corpus Linguistics*, 8(2), 209-243.
- Struhsaker, T. T., Cooney, D. O., & Siex, K. S. (1997). Charcoal consumption by zanzibar red colobus monkeys : Its function and its ecological and demographic consequences. *International Journal of Primatology*, 18, 61-72.
- Sugiyama, Y., & Koman, J. A. (1987). Une liste préliminaire de l'alimentation des chimpanzés à Bossou, Guinée.
- Synnott, T. (1985). A checklist of the flora of Budongo Forest Reserve, Uganda, with notes on ecology and phenology (Liste de contrôle de la flore de la réserve forestière de Budongo, Ouganda, avec des notes sur l'écologie et la phénologie). Institut forestier du Commonwealth, Université d'Oxford.
- Trapanese, C., Meunier, H. et Masi, S. (2019). Quoi, où et quand : Décisions spatiales de recherche de nourriture chez les primates. *Biological Reviews*, 94(2), 483-502. <https://doi.org/10.1111/brv.12462>
- Tweheyo, M., Lye, K. A., & Weladji, R. B. (2004). Chimpanzee diet and sélection de l'habitat dans la réserve forestière de Budongo, Ouganda. *Forest Ecology and Management*, 188(1-3), 267-278. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.028>
- Ulrich-Merzenich, G., Panek, D., Zeitler, H., Wagner, H. et Vetter, H. (2009). Nouvelles perspectives pour la recherche de synergies avec les technologies "omiques". *Phytomedicine*, 16, 495-508. <https://doi.org/10.1016/j.phymed.2009.04.001>
- Verpoorte, R., Crommelin, D., Danhof, M., Gilissen, L. J. W. J., Schuitmaker, H., Van der Greef, J., & Witkamp, R. F. (2009). Commentaire : "Une vision systémique de l'avenir de la médecine : Inspiration de la médecine chinoise ? *Journal of Ethnopharmacology*, 121(3), 479-481.
- Villalba, J. J., Costes-Thiré, M. et Ginane, C. (2017). Les produits phytochimiques en santé animale : Choix du régime alimentaire et compromis entre coûts et bénéfices. *Proceedings of the Nutrition Society*, 76(2), 113-121. <https://doi.org/10.1017/S0029665116000719>
- Villalba, J. J. et Provenza, F. D. (2007). Automédication et comportement homéostatique chez les herbivores : Learning about the benefits of nature's pharmacy. *Animal*, 19, 1360-1370.
- Villioth, J. (2018). L'écologie de la recherche de nourriture de deux communautés voisines de chimpanzés de la forêt de Budongo. Thèse de doctorat en philosophie (PhD), Université du Kent/Université de Neuchâtel. Université du Kent/Université de Neuchâtel.
- Watts, D. P., Potts, K. B., Lwanga, J. S., & Mitani, J. C. (2012). Diet of chimpanzees (*Pan troglodytes* schweinfurthii) at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. 1. Diet composition and diversity. *American Journal of Primatology*, 74(2), 114-129.
- Protocoles d'aide à l'étalonnage de l'OMS. (2019). *Protocoles de référence pour le diagnostic des parasites intestinaux* (2e éd.). Organisation mondiale de la santé.

- Wrangham, R. W. (1975). Behavioural ecology of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania (Écologie comportementale des chimpanzés dans le parc national de Gombe, Tanzanie). Université de Cambridge.
- Xiao, R. et McEnery, T. (2006). Collocation, semantic prosody, and near synonymy : A cross-linguistic perspective. *Applied Linguistics*, 27(1), 103-129.

#### INFORMATIONS COMPLÉMENTAIRES

Des informations complémentaires sont disponibles en ligne dans la section Informations complémentaires à la fin de cet article.

Comment citer cet article : Freymann, E., d'Oliveira Coelho, J., Muhumuza, G., Hobaiter, C., Huffman, M. A., Zuberbühler, K., & Carvalho, S. (2024). Application de la collocation et des analyses APRIORI aux régimes alimentaires des chimpanzés : Methods for investigating nonrandom food combinations in primate self-medication. *American Journal of Primatology*, 86, e23603.  
<https://doi.org/10.1002/ajp.23603>