



Le rôle adaptatif de l'écorce dans le régime alimentaire des chimpanzés de Budongo (*Pan troglodytes schweinfurthii*)

E. Freymann¹ - G. Badihi² - C. Hobaiter^{2,4} - M. A. Huffman^{3,5} - G. Muhumuza⁴ - S. Orbell¹⁰ - D. Sempebwa^{4,6} - E. Robert Yikii⁴ - K. Zuberbühler^{4,7} - S. Carvalho^{1,8,9}



Reçu : 17 novembre 2023 / Accepté : 1er juin 2024

© Le(s) auteur(s) 2024

Résumé

L'ingestion d'écorce a été observée dans tout le règne animal et est bien documentée chez les chimpanzés en liberté. Jusqu'à présent, l'hypothèse la mieux étayée pour expliquer la fonction adaptative de ce comportement est l'hypothèse de la nourriture de secours, qui affirme que les chimpanzés consomment de l'écorce et du cambium lorsque les aliments préférés sont rares. Cependant, il existe d'autres explications, notamment l'*hypothèse des nutriments essentiels et des minéraux*, l'*hypothèse de l'automédication* et l'*hypothèse de l'arbre stressé*. Nous avons testé si l'hypothèse de la nourriture de repli peut expliquer l'alimentation par écorce dans deux communautés de chimpanzés de l'Est (*Pan troglodytes schweinfurthii*) dans la forêt de Budongo, en Ouganda. Nous avons utilisé 13 ans de données comportementales à long terme du site, 5 ans de données sur la disponibilité de la nourriture et 8 mois d'observations directes et indirectes. Nous avons également réalisé huit transects linéaires de 400 m pour collecter des données sur la distribution des espèces d'arbres dans les domaines vitaux des communautés. Nous avons effectué plusieurs analyses, notamment des tests de corrélation de Pearson, des comparaisons qualitatives de données descriptives et de cartes thermiques, et l'interprétation d'anecdotes comportementales. Nous avons trouvé des modèles variables de saisonnalité de l'alimentation par écorçage parmi les espèces d'arbres, l'alimentation par écorçage de plusieurs espèces ne montrant aucune corrélation avec la rareté de la nourriture. Nous avons également identifié des différences dans les quantités d'écorce ciblées entre les espèces d'arbres et rapporté des preuves anecdotiques de chimpanzés donnant la priorité à l'écorce par rapport à des aliments de grande valeur. Enfin, nous avons constaté que l'écorçage des



Badges obtenus pour les pratiques ouvertes : Badge des données ouvertes. Le matériel et les données de l'expérience sont disponibles dans le dépôt et le matériel supplémentaire à l'adresse <https://github.com/Wild-Minds/Bark-feeding>.

Rédacteur en chef : Addisu Mekonnen

Published online: 05 July 2024

Certaines espèces sont présentes de manière disproportionnée loin des zones centrales de la communauté, malgré l'abondance relative de ces espèces dans leur domaine vital. En conséquence, nous soutenons que l'hypothèse de la nourriture de repli ne peut pas expliquer l'alimentation par écorce chez toutes les espèces d'arbres. Au contraire, nous présentons des preuves à l'appui de plusieurs hypothèses alternatives, y compris l'automédication, remettant ainsi en question la fonction largement acceptée de ce comportement.

Mots clés Alimentation - Aboiement - Automédication - Alimentation de secours - Zoopharmacognosie

Introduction

L'écorçage, un comportement associé à l'exploitation de l'écorce en vue d'une mastication ou d'une ingestion ultérieure, est un terme généralisé caractérisé par l'enlèvement et l'ingestion de l'écorce et/ou du cambium, souvent par dénudage ou pelage (Lapiente *et al.*, 2020). L'écorce constitue la couche protectrice la plus externe de la tige ou du tronc d'une plante et est généralement considérée comme ayant une faible valeur nutritionnelle (Huffman, 1997 ; Krief *et al.*, 2006), composée de plusieurs composés considérés comme indigestes pour de nombreux mammifères. Ces composés comprennent la cellulose, la lignine et les métabolites secondaires des plantes (PSM). Les métabolites secondaires des plantes sont des composés organiques qui jouent divers rôles écologiques, notamment la défense contre les herbivores et les agents pathogènes des plantes, l'attraction des pollinisateurs et l'aide à la concurrence avec d'autres plantes (Erb & Kliebenstein, 2020). Ces composés pouvant être hautement toxiques, l'ingestion de MPS peut avoir des effets délétères sur la santé des consommateurs et peut être fatale en cas de surconsommation (Forbey *et al.*, 2009).

Sous l'écorce, la couche de cambium, qui est cruciale pour la croissance secondaire des plantes ligneuses, n'est généralement pas considérée comme une source de nutrition de haute qualité et peut contenir de fortes concentrations de MPS. Chez certaines espèces d'arbres, la sève du phloème, située dans les tubes du phloème entre l'écorce et le cambium, peut contenir des hydrates de carbone, des vitamines et des minéraux (White, 2012). Toutefois, la production, la valeur nutritionnelle et la palatabilité de la sève du cambium et de la sève du phloème peuvent varier considérablement d'une espèce à l'autre, ce qui a un impact sur leur aptitude à la consommation.

De nombreuses communautés humaines modernes consomment de l'écorce et du cambium à des fins de subsistance (Niklasson *et al.*, 1994 ; Östlund *et al.*, 2009) et de médecine (Gottesfeld, 1992 ; Kokwaro, 1976). Des preuves dans les archives fossiles suggèrent que divers comportements d'enlèvement de l'écorce et d'alimentation ont pu être présents chez les premiers ancêtres des hominines, y compris *Australopithecus sediba* (Henry *et al.*, 2012) et *Homo neanderthalensis* (Sandgathe & Hayden, 2003). Si ces espèces dépendaient principalement de l'écorce comme aliment de repli, cela pourrait avoir façonné leurs stratégies de subsistance et influencé leur capacité à s'adapter à des environnements dynamiques. Comme l'affirment Laden et Wrangham (2005), les changements dans la dépendance alimentaire à l'égard des aliments de repli pourraient même avoir contribué à certains aspects de la divergence morphologique entre notre espèce et les grands singes africains. Les auteurs affirment que le passage d'un régime alimentaire semblable à celui des chimpanzés, composé de feuilles herbacées et de pithaires, à une dépendance à l'égard d'unités de stockage souterraines de repli a conduit à l'émergence de grands muscles de la mâchoire et à des adaptations dentaires que l'on retrouve chez les *australopithèques* et les *paranthropes* (Wood & Strait, 2004). Ces théories de l'évolution soulignent l'impact potentiel de l'alimentation sur la santé.

L'utilisation et la disponibilité des ressources sur l'évolution des hominines. L'étude de la fonction adaptative de l'ingestion d'écorce tout au long de l'histoire de notre espèce ainsi que chez les primates qui nous sont apparentés pourrait nous éclairer davantage sur l'influence plus large de la consommation d'écorce sur l'évolution humaine.

Hypothèses sur la fonction d'adaptation

Plusieurs hypothèses concernant la fonction adaptative de l'alimentation par écorce ont été proposées pour une variété d'espèces non humaines. Chez les primates, l'hypothèse la plus communément acceptée est celle de la *nourriture de repli*, qui classe l'écorce et le cambium parmi les aliments de repli (Harrison & Marshall, 2011 ; Nishida, 1976). Les aliments de repli sont des ressources de subsistance de priorité relativement faible qui sont consommées de manière saisonnière lorsque les ressources préférées sont rares ou indisponibles (Marshall et al., 2009). Les preuves à l'appui de cette hypothèse chez les primates proviennent principalement d'études montrant une correspondance saisonnière entre les périodes d'exploitation accrue de l'écorce et les périodes de pénurie alimentaire (Lapiente et al., 2020 ; Nishida, 1976 ; Pruetz, 2006).

L'alimentation par écorçage a été proposée comme un comportement alimentaire de repli chez plusieurs espèces de singes, notamment les chimpanzés (*Pan troglodytes*) (Nishida, 1976), les gorilles (*Gorilla* spp.) (Rogers et al., 1994), et les orangs-outans de Sumatra (*Pongo abelii*) (Campbell-Smith et al., 2011), ainsi que chez d'autres primates, y compris, mais sans s'y limiter, les macaques japonais (*Macaca fuscata*) (Hanya et al., 2006), les babouins olivâtres (*Papio anu-bis*) (Lapiente et al., 2020) et les singes capucins (*Sapajus* spp et *Cebus* spp) (Falótico et al., 2017). Il s'agit de l'hypothèse la plus fréquemment citée pour expliquer le décapage de l'écorce des primates dans les plantations agricoles (Di Bitetti, 2019). L'hypothèse de la nourriture de repli a été proposée pour expliquer l'écorçage chez de nombreuses espèces de non-primates également (par exemple, le cerf sika (*Cervus nippon*) (Jiang et al., 2005)).

Une hypothèse alternative est l'hypothèse du *besoin nutritionnel ou minéral essentiel*, qui attribue l'ingestion d'écorce à l'acquisition ciblée de nutriments ou de minéraux spécifiques qui sont autrement rares dans l'environnement (Au et al., 2017 ; Ciani et al., 2001 ; Nichols et al., 2016). Cette hypothèse a été proposée pour de nombreuses espèces de primates, notamment les gorilles de montagne (*Gorilla beringei*) (Grueter et al., 2018), les macaques de Barbarie (*Macaca sylvanus*) (Ciani et al., 2001) et les babouins chacma (*Papio ursinus*) (Erasmus, 1993), ainsi que d'autres espèces, notamment les koalas (*Phascolarctos cinereus*) (Au et al., 2017) et les écureuils gris (*Sciurus carolinensis*) (Nichols et al., 2016). Les preuves étayant cette hypothèse proviennent principalement d'études montrant des niveaux accrus de calcium, de sodium, de zinc ou d'eau dans l'écorce des espèces goudronnées (Au et al., 2017 ; Ciani et al., 2001 ; Erasmus, 1993 ; Levia & Herwitz, 2005 ; Nichols et al., 2016).

Le fait de se nourrir d'écorce a également été proposé comme un comportement d'automédication (Huffman, 1997). L'hypothèse de l'automédication postule que l'écorce de certaines espèces possède des propriétés pharmacologiques qui procurent aux consommateurs des avantages thérapeutiques. De nombreuses sources de données soutiennent cette hypothèse, y compris des observations de primates consommant de l'écorce pendant des périodes de maladie (Ghai et al., 2015 ; Krief et al., 2006 ; Ndagurwa, 2013 ; Pebsworth et al., 2006). Par exemple, la consommation d'écorce de pin riche en terpènes chez les babouins chacma (*Papio hamadryas ursinus*) est associée à la consommation d'écorce de pin pendant les périodes de maladie (Ghai et al., 2015 ; Krief et al., 2006).

avec des épisodes saisonniers de toux et d'infections de la gorge (Ndagurwa, 2013). Dans le parc national de Kibale (Ouganda), les singes colobes rouges sauvages (*Procolobus rufomitra-tus tephrosceles*) consomment beaucoup plus d'écorce (du genre *Albizia*) lorsqu'ils perdent des œufs de *trichocéphale* (*Trichuris* sp.) (Ghai *et al.*, 2015). Une autre ligne de preuve citée est que les chimpanzés sélectionnent l'écorce également utilisée dans la médecine humaine traditionnelle (Pebsworth *et al.*, 2006). Des rapports anecdotiques ont documenté des chimpanzés orientaux parasités (*Pan troglodytes schweinfurthii*) consommant de l'écorce d'espèces d'arbres (par exemple, *Alstonia boonei* et *Albizia grandibracteata*) dont les usages ethnomédicaux anthelminthiques sont documentés (Pebsworth *et al.*, 2006). Enfin, des essais pharmacologiques ont permis d'identifier des PSM bioactifs dans l'écorce de plusieurs espèces d'arbres ciblées par les chimpanzés (Krief, 2003). Ces PSMs comprennent des tanins, des alcaloïdes et des composés phénoliques qui peuvent avoir des effets antibactériens, anthelminthiques ou anti-inflammatoires. En dehors des primates, cette hypothèse a récemment été suggérée pour expliquer l'alimentation par écorçage chez l'ours noir d'Asie (*Ursus thibetanus*) (Seryodkin *et al.*, 2017).

Une hypothèse moins bien explorée est celle de *l'arbre stressé* (White, 2019). Selon cette hypothèse, les arbres qui subissent un stress écologique au cours de leur développement en raison de la mauvaise qualité du sol, d'une exposition excessive au soleil, d'un incendie, d'une sécheresse ou d'engrais azotés, produisent des niveaux plus élevés de nutriments et d'acides aminés dans leur phloème, ce qui rend l'écorce riche sur le plan nutritionnel (Brockley & Elmes, 1987 ; Ciani *et al.*, 2001 ; Mori *et al.*, 2016 ; Nichols *et al.*, 2016 ; Pulliainen & Tunkkari, 1987 ; Rousi *et al.*, 1987). Il a été démontré que les arbres stressés produisent des niveaux plus élevés de protéines associées au stress que les arbres non stressés (Eberhardt, 2000 ; Faber, 1996 ; Pakkala *et al.*, 2017 ; Rousi *et al.*, 1987 ; White, 1984). Les preuves comportementales de cette hypothèse comprennent des rapports de pics tridactyles (*Picooides tridactylus*) et de scolytes (Curculionidae : Scolytinae) favorisant les arbres stressés par rapport aux arbres non stressés (White, 2015), et une exploitation accrue de l'écorce par les animaux pendant les périodes de pénurie de protéines (Andreev, 1988 ; Beeson, 1987 ; White, 2019).

L'une des rares évaluations empiriques de la fonction adaptative de l'écorçage chez les chimpanzés en liberté provient du parc national des monts Mahale en Tanzanie (Nishida, 1976). L'écorce a été suggérée comme un aliment de repli ou "d'urgence", en se basant principalement sur le fait que l'exploitation saisonnière de cette ressource correspondait généralement à des périodes de pénurie d'aliments de base sur le site. Dans cette étude, les aliments de base étaient principalement des fruits préférés. Cependant, il n'y a pas eu d'évaluation des tendances saisonnières au niveau des espèces d'arbres, car toutes les espèces d'arbres ont été regroupées pour cette analyse. Depuis cette étude, quelques rapports anecdotiques de Budongo et Kibale ont noté que les chimpanzés se nourrissaient d'écorce dans des contextes potentiellement auto-médicatifs (Pebsworth *et al.*, 2006). Cependant, peu d'autres études ont réévalué l'hypothèse de Nishida, et la fonction alimentaire de l'écorce reste relativement inexplorée dans des contextes spécifiques au site. Nous présentons ci-dessous plusieurs des caractéristiques connues de l'alimentation par écorce chez les chimpanzés.

Comportements d'alimentation par écorce chez les chimpanzés en liberté

Chez les chimpanzés en liberté, des modèles saisonniers d'alimentation par écorçage ont été rapportés sur de nombreux sites de terrain, y compris Mahale (Tanzanie) (Nishida, 1976), Fongoli (Sénégal) (Pruetz, 2006), Gombe (Tanzanie) (Van Lawick-Goodall, 1968), et le parc national de la Comoé (Côte d'Ivoire) (Lapuate *et al.*, 2020). Dans au moins deux de ces

Sur les sites de terrain (Mahale et parc national de la Comoé), l'écorçage a augmenté pendant les périodes de pénurie de fruits de base (Lapiente *et al.*, 2020 ; Nishida, 1976). A Mahale, ces augmentations ont eu lieu au milieu de la saison des pluies et au début de la saison sèche (Nishida, 1976). Dans le parc national de la Comoé, l'écorçage de l'espèce *Ceiba pentandra* n'a augmenté que pendant la saison des pluies (Lapiente *et al.*, 2020).

Dans le parc national de la Comoé, les techniques d'écorçage varient selon les espèces de primates (Lapiente *et al.*, 2020). Les chimpanzés ont utilisé leurs ongles ou leurs dents de devant pour dénuder et gratter longitudinalement le cambium de *C. pentandra*, tandis que les babouins sympatriques ont mordu l'écorce de *C. pentandra* et gratté transversalement le cambium avec leurs dents. Les variations techniques entre ces espèces n'ont pas seulement un aspect différent dans la pratique, mais elles laissent également des dégâts distincts sur les arbres. Cependant, la variation des techniques utilisées pour l'écorçage entre les espèces de primates n'a pas encore été prise en compte au niveau de l'espèce d'arbre.

Bien qu'elles n'aient jamais fait l'objet d'une étude systématique, les techniques d'écorçage des chimpanzés semblent également varier d'un site à l'autre. Les chimpanzés du parc national de Gombe, contrairement à ceux du parc national de la Comoé, ont été observés en train de couper l'écorce avec leurs dents, de tirer de larges bandes d'écorce avec leurs mains, et de gratter horizontalement l'écorce avec leurs dents (Van Lawick-Goodall, 1968). On ne sait toujours pas si la variation de la technique d'écorçage est liée aux caractéristiques morphologiques de l'arbre, à la quantité de matériel ciblé, aux variations culturelles ou aux préférences individuelles.

Dans le parc national de la Comoé, Lapiente *et al.* (2020) ont identifié la présence de "points chauds" d'alimentation en écorce dans l'espèce d'arbre *C. pentandra*. Les arbres ont été revisités chaque année par des membres de la même communauté et exploités "durablement", ce qui a permis la régénération de l'écorce. Cependant, à la connaissance des auteurs, il n'y a pas eu d'autres études comparatives systématiques sur la distribution spatiale des événements d'écorçage, et aucune n'a évalué ces schémas spatiaux au niveau de l'espèce d'arbre.

Évaluation des prédictions de l'hypothèse de l'aliment de repli

Afin de réévaluer la fonction adaptative de l'alimentation par écorçage chez les chimpanzés, nous avons cherché à savoir si l'hypothèse de la nourriture de repli pouvait expliquer les observations de ce comportement dans deux communautés de chimpanzés voisines, Sonso et Waibira, dans la forêt de Budongo, en Ouganda. Ces deux communautés se prêtent bien à cette étude car leur proximité spatiale signifie une exposition similaire aux conditions saisonnières et écologiques. Dans cette étude, nous évaluons si l'alimentation par écorce répond aux prédictions suivantes de l'hypothèse de l'alimentation de secours :

Prédiction 1 : *L'alimentation à base d'écorce augmente pendant les périodes de pénurie alimentaire et diminue pendant les périodes de disponibilité de fruits mûrs.* Si l'écorce est un aliment de repli généralisé, nous prédisons que les chimpanzés devraient cibler l'écorce lorsque leurs aliments préférés, de grande valeur, sont saisonnièrement rares, et éviter l'écorce lorsque leurs aliments préférés sont saisonnièrement abondants. Si une saisonnalité est constatée, il est nécessaire de déterminer si les schémas de saisonnalité s'appliquent uniformément à toutes les espèces d'arbres ciblées et d'examiner les facteurs écologiques potentiels de cette saisonnalité.

Prédiction 2 : *La quantité d'écorce ingérée est relativement constante entre les espèces d'arbres.* Comme on pense que l'écorce a peu de valeur nutritionnelle (Krief *et al.*, 2006) et que son exploitation est coûteuse en énergie et en temps par rapport à d'autres aliments (par ex,

figures), nous prévoyons que des quantités relativement importantes d'écorce devraient être ciblées pour que les bénéfices de l'exploitation l'emportent sur les coûts. De plus, si les chimpanzés choisissent au hasard des espèces pour se nourrir d'écorce afin de compléter leurs besoins nutritionnels ou énergétiques pendant les périodes de pénurie alimentaire, nous nous attendons à une variation minimale des quantités de cam- bium ciblées entre les espèces d'arbres, à moins qu'il n'y ait une variation significative de la valeur nutritionnelle entre les espèces. Si cette variation existe, nous prévoyons également qu'en présence de différences nutritionnelles significatives, les chimpanzés donneront la priorité aux écorces de haute valeur par rapport à celles de faible valeur, en supposant une disponibilité égale des espèces.

Prédiction 3 : *Les aliments de grande valeur sont privilégiés par rapport à l'écorce lorsque les deux sont disponibles.* La logique qui sous-tend cette prédiction est également ancrée dans l'hypothèse selon laquelle l'écorce apporte probablement moins de bénéfices et nécessite plus d'énergie pour être exploitée que les aliments de base riches en nutriments. Lorsque des aliments de grande valeur (par exemple, la viande) et de l'écorce sont disponibles à proximité, nous prédisons, sur la base de l'hypothèse de l'aliment de repli, que les chimpanzés devraient consommer en priorité les aliments de grande valeur pour satisfaire efficacement leurs besoins alimentaires.

Prédiction 4 : *Si les espèces d'arbres sont réparties sur l'ensemble du domaine vital, les individus conservent leur énergie et minimisent les risques en exploitant les arbres pour l'écorce à l'intérieur ou à proximité de leurs zones centrales fréquemment utilisées.* Si l'écorce est un aliment de repli qui offre un rendement énergétique minimal et que des espèces d'arbres ciblées sont disponibles dans le domaine vital d'une communauté, nous prédisons que les individus devraient conserver leur énergie et réduire les risques en exploitant l'écorce à l'intérieur ou à proximité des zones centrales fréquentées.

Méthodes

Site de l'étude et sujets

La réserve forestière centrale de Budongo (CFR), située dans le district de Masindi, dans l'ouest de l'Ouganda, couvre une zone de 793 km², dont 482 km² sont constitués de forêts semi-décidues (Eggeling, 1947). Historiquement, la CFR de Budongo connaît deux saisons humides, qui se déroulent généralement entre mars-mai et septembre-novembre (Reynolds *et al.*, 2005). Les précipitations à Budongo varient de 1200 à 2200 mm (moyenne 1600 mm), et les températures restent généralement constantes tout au long de l'année, avec des maxima diurnes allant de 19 °C à 32 °C.

Nous avons mené cette étude dans les communautés de chimpanzés voisines de Sonso et Waibira. Ces communautés sont composées de chimpanzés de l'Est en liberté, habitués pour la recherche à la Budongo Conservation Field Station (BCFS). Sonso, qui comptait environ 68 individus au moment de cette étude, a été étudiée de manière continue depuis 1990 (Reynolds *et al.*, 2005). Waibira, un groupe plus important d'au moins 105 individus, a été habitué plus récemment et la collecte de données a commencé en 2011. Le régime alimentaire des Sonso et la flore environnante ont été intensivement étudiés (Synnott, 1985 ; Tweheyo *et al.*, 2004 ; Villioth, 2018), alors que ces informations sont moins bien étudiées pour Waibira (voir toutefois Villioth, 2018).

Nous définissons le "domaine vital" comme la région géographique spécifique qu'une communauté de chimpanzés utilise pour répondre à ses besoins collectifs sur une période définie (Martínez-Íñigo *et al.*, 2021). Cette définition du domaine vital englobe les zones périphériques que le groupe

peuvent s'y rendre moins fréquemment. Nous utilisons le terme "zone centrale" pour désigner les zones du domaine vital qui sont fortement utilisées ou visitées par la communauté et pour exclure les zones qui sont rarement visitées ou qui peuvent se chevaucher avec les domaines vitaux des communautés voisines (Martínez- Íñigo *et al.*, 2021). En 2022, le domaine vital maximum de Sonso était de 5,33 km², et celui de Waibira de 10,28 km² (Badihi *et al.*, 2022).

À Budongo, un système de pistes est-ouest et nord-sud délimite la zone d'étude principale de chaque communauté, formant deux grilles étiquetées qui couvrent la majorité des deux domaines vitaux (Fig. 1). Bien que certaines parties de chaque domaine vital puissent, dans certains cas, s'étendre au-delà de la grille, les zones centrales des deux communautés sont situées à l'intérieur de leurs grilles respectives. Les déplacements en dehors du réseau sont relativement peu fréquents pour les deux communautés. Les sentiers Sonso sont espacés de 100 m et forment des blocs de 100 m × 100 m. Les zones centrales des deux communautés sont situées à l'intérieur de leur réseau respectif. Dans les régions sud et est de la grille, il y a plusieurs blocs plus grands pour des raisons géographiques ou historiques. Le réseau de Waibira est moins standardisé, avec quelques blocs de 200 m × 500 m, 200 m × 200 m et 100 m × 200 m, car des pistes ont été ajoutées au fil du temps. Pour cette étude, nous avons normalisé la taille des blocs de Waibira afin de faciliter les comparaisons (voir le matériel supplémentaire). Dans les deux communautés, les sentiers font jusqu'à 1,5 m de large. Sur le site, les blocs sont nommés en fonction des pistes qui croisent leur coin sud-ouest. Les noms des blocs sont formés à partir du nom du sentier nord-sud qui les croise, suivi du nom du sentier est-ouest qui les croise. Les noms des sentiers sont composés de chiffres ou de lettres.

Collecte de données

Données à long terme sur les sites

Nous avons utilisé des données de site à long terme pour Sonso entre 2008-2021 et pour Waibira entre 2015-2021. Ces données, collectées par un personnel de terrain qualifié, comprenaient : **a**) des événements d'écorçage collectés lors de suivis comportementaux focaux de 75 individus (Sonso : 41 ; Waibira : 44), **b**) des scans de la composition des groupes (intervalle de 15 minutes), **c**) des données annuelles spécifiques au site sur la composition des groupes (intervalle de 15 minutes), **d**) des données sur la composition des groupes (intervalle de 15 minutes).



Fig. 1 Carte des systèmes de grille Sonso et Waibira (à partir de 2024) dans la forêt Budongo, ouest de l'Ouganda

des mesures de la pluviométrie et de la température, et **d**) des données de l'indice de disponibilité des fruits (IDF) entre 2013 et 2018. Nous avons utilisé des données FAI collectées sur des arbres produisant des fruits dont se nourrissent les deux communautés. Pour plus d'informations sur les méthodes de collecte de données à long terme et les calculs de l'indice de disponibilité des fruits, voir les *documents complémentaires*.

Collecte de données comportementales pendant la période de l'étude

Nous avons mené deux saisons de terrain de 4 mois entre mi-juin et mi-octobre (2021 et 2022). La première de ces périodes d'observation directe s'est déroulée avec la communauté de Sonso, et la seconde avec la communauté de Waibira. Le même observateur a utilisé des méthodes identiques au cours des deux périodes d'étude afin de garantir la comparabilité des données. Au cours des deux saisons de terrain, nous avons utilisé une sélection pseudo-aléatoire des animaux focaux (Hobaiter *et al.*, 2017), où les parties étaient initialement recherchées de manière opportuniste selon un calendrier aléatoire, et les animaux focaux étaient ensuite sélectionnés selon des critères de priorisation (voir *les matériaux supplémentaires*). Nous avons également recueilli des données comportementales et vidéo des individus focaux pour cette étude et avons inclus des observations directes de l'alimentation des écorces filmées par le personnel de terrain formé ou les chercheurs au cours ou entre les périodes d'étude. Comme ces observations ad libitum n'ont pas été systématiquement collectées, nous les avons utilisées uniquement pour établir qualitativement les répertoires d'alimentation des écorces et les avons exclues de l'analyse quantitative.

Preuves indirectes

Pour étudier les techniques d'écorçage, nous avons pris des mesures et des photos d'arbres présentant des traces caractéristiques d'écorçage rencontrées lors des *s u i v i s* focaux et le long des transects. Lorsque cela était possible, nous avons scanné les arbres en 3D sur un iPad Pro à l'aide d'une application 3D Scanner (Laan Labs). Par souci de cohérence, nous n'avons enregistré que les traces accessibles depuis le sol et situées à une hauteur maximale de 2 m. Bien que les babouins sympatriques puissent créer des traces d'aboiement pouvant être *c o m p a r é e s* à celles des chimpanzés, nous n'avons pas directement observé de babouins s'abreuver au cours des deux saisons de terrain, bien que des recherches antérieures suggèrent que cela se produit (Okecha & Newton-Fisher, 2006). De plus, à l'exception des preuves indirectes trouvées sur trois espèces d'arbres, toutes les traces ont été documentées sur des espèces déjà connues pour être utilisées par les chimpanzés pour l'écorçage. Les scans des traces indirectes pour chaque espèce ont été montrés au personnel de terrain formé pour confirmer que les marques correspondaient aux techniques connues pour être utilisées par les chimpanzés à partir d'observations directes antérieures.

Transects forestiers

Pour évaluer la disponibilité des espèces d'arbres dans le domaine vital de chaque communauté, nous avons réalisé huit transects linéaires entre le 1er septembre et le 10 octobre 2022, quatre dans chacun des deux domaines vitaux des communautés (Fig. S1). Chaque transect linéaire mesurait 400 m de long et était situé dans le réseau de sentiers prédécoupés. Quatre transects s'étendaient

Les transects se sont déroulés du nord au sud et quatre de l'est à l'ouest (Hedges & McGrew, 2012). Les transects ont été sélectionnés au hasard à partir d'échantillons stratifiés par direction cardinale dans chaque domaine vital. Les arbres > 12 cm de dbh ont été mesurés des deux côtés du sentier dans un rayon de 5 m autour du centre du sentier (voir le matériel supplémentaire pour plus de détails).

Identification botanique

Toutes les espèces d'arbres mentionnées dans cette étude ont été identifiées par le personnel de terrain du BCFS. Les noms scientifiques les plus récents pour chaque espèce ont été confirmés pour cet article en mai 2023, selon Kew's Plants of the World Online (<https://powo.science.kew.org/>).

Déclaration éthique

Les données utilisées dans cette étude ont été collectées avec l'approbation de l'Uganda Wildlife Authority (permis n° : COD/96/05), et du Uganda National Council for Science and Technology (permis n° : NS257ES). L'étude était observationnelle et a adhéré aux lignes directrices pour les meilleures pratiques en primatologie de terrain (Riley *et al.*, 2014). Toutes les directives internationales et nationales applicables ont été suivies. Les auteurs ne signalent aucun conflit d'intérêts.

Analyse

Saisonnalité

Pour déterminer si la saisonnalité de l'alimentation des écorces est cohérente d'une année à l'autre, nous avons représenté graphiquement le nombre moyen d'événements d'alimentation des écorces, par mois, pour toutes les années des données à long terme (2008-2021), en combinant les données des deux communautés. Nous avons ensuite comparé la saisonnalité de l'alimentation des écorces aux régimes de précipitations et de températures (1993-2022) sur le site afin d'évaluer les corrélations climatiques. Nous avons utilisé les données FAI (2013-2018) comme indicateur de l'abondance générale de la nourriture sur le site, car les fruits mûrs sont les aliments de grande valeur les plus pertinents dans le régime alimentaire des chimpanzés de Budongo. Bien que cet indice ne prenne pas en compte d'autres éléments du régime alimentaire (par exemple, la moelle, la viande, les cultivars agricoles), l'abondance des fruits mûrs fournit la meilleure approximation de l'abondance et de la rareté de la nourriture en général sur ce site. Pour cette analyse, nous avons comparé les données mensuelles de l'IFA pour 2013-2018 avec les événements mensuels d'écorçage pour 2008-2021 en utilisant un test de corrélation de Pearson. Nous avons utilisé toutes les données disponibles pour ces analyses, ce qui signifie que nous avons utilisé différentes périodes pour différentes variables, en partant du principe que les schémas annuels d'abrutissement, les conditions météorologiques et l'IFA sont relativement cohérents, et que la synthèse des données sur le plus grand nombre d'années possible pour chaque variable est plus représentative que la comparaison des variables pour des mois individuels où nous disposons de toutes les variables.

Pour déterminer si les corrélations saisonnières diffèrent selon les espèces d'arbres, nous avons créé des graphiques individuels pour chaque espèce ayant six événements associés ou plus dans les deux communautés, avec une échelle pour montrer les tendances relatives. Nous n'avons tracé que les espèces ayant six événements associés ou plus dans les deux communautés, avec une échelle pour montrer les tendances relatives.

Nous avons ensuite effectué un test de corrélation de Pearson sur chaque ensemble de données au niveau de l'espèce, en comparant les FAI moyens par mois pour toutes les années (2013-2018) et les sommes mensuelles des événements d'écorçage pour chaque espèce d'arbre pour toutes les années (2008-2018). Nous avons ensuite effectué le test de corrélation de Pearson sur chaque ensemble de données au niveau des espèces, en comparant l'indice d'abondance moyen par mois pour toutes les années (2013-2018) et les sommes mensuelles des événements d'écorçage pour chaque espèce d'arbre pour toutes les années (2008-2021). Aucun des ensembles de données FAI ou d'écorçage ne montre de déviation de la normalité en utilisant le test de Shapiro-Wilk comme requis pour le test de corrélation de Pearson (FAI : $z = 0,90$, $p = 0,18$; toutes les données d'écorçage : $z = 0,89$, $p = 0,13$). Les coefficients de corrélation de Pearson (r) vont de -1 à +1, une valeur de +1 indiquant une relation linéaire positive parfaite (corrélée), -1 indiquant une relation linéaire négative parfaite (anticorrélée) et 0 indiquant aucune relation (non corrélée) (Schober *et al.*, 2018). La significativité a été fixée à $\alpha = 0,05$. Si $p < 0,05$, nous avons conclu que les coefficients observés étaient générés par des systèmes corrélés ou anticorrélés.

Variations techniques

Nous avons décrit les variations observées dans les techniques d'écorçage à partir de photographies in situ et de scans 3D d'arbres exploités. Pour comparer la quantité d'écorce/de cambium goudronnée entre les différentes espèces d'arbres, nous avons utilisé des mesures de traces d'écorçage sur le terrain ou pris des mesures post hoc à partir de nos scans 3D d'arbres lorsque cela était nécessaire. En utilisant la plus longue bande de chaque arbre, nous avons calculé la longueur moyenne des bandes pour chaque espèce d'arbre (tous les résultats figurent dans le tableau S1). Nous avons également calculé le diamètre moyen à hauteur de poitrine (dbh) pour les arbres ciblés par l'écorçage dans les données à long terme (lorsque les données étaient disponibles), et le dbh moyen pour les arbres avec des traces d'écorçage signalées le long des tronçons de ligne (tableau S1). Nous avons évalué et quantifié le stade de guérison des traces d'alimentation en utilisant une échelle de 1 à 4 établie par Lapuente *et al.* (2020). Bien que nous n'ayons pas classé le type d'écorce dans cette étude, les arbres de la forêt de Budongo présentent des différences morphologiques notables, y compris le type et la dureté de l'écorce, qui ont probablement un impact sur les techniques d'alimentation des écorces.

Transects forestiers

Pour calculer l'abondance relative des espèces d'arbres dans le domaine vital de chaque communauté, nous avons divisé le nombre d'arbres par espèce par le nombre total d'arbres signalés dans le domaine vital de chaque communauté.

Cartes de chaleur

Suivant Badihi *et al.* (2022), nous avons utilisé le paquet "adehabitatHR" (Calenge, 2020) dans R (version 4.0.5) pour créer des cartes thermiques pour les événements de nourrissage des écorces rapportés dans les données à long terme. Les cartes thermiques ont été réalisées en utilisant la fonction "heatmap.2" pour cartographier les événements dans le domaine vital de chaque communauté en utilisant le système de grille actuel du site (voir les documents complémentaires pour plus d'informations sur les paramètres de la grille). Chaque bloc a été codé par couleur en fonction du nombre total d'événements de nourrissage d'écorce rapportés pour ce bloc. Lorsque des événements se sont produits en dehors du réseau, appelés "hors réseau" dans le présent document, il était impossible de les attribuer à un bloc particulier. Nous avons donc regroupé les événements hors réseau dans les zones nord, sud, est et ouest, en fonction de l'endroit où ils se sont produits par rapport au réseau. Des cartes thermiques distinctes ont été produites pour chaque communauté et pour chaque espèce d'arbre ciblée.

Pour déterminer les zones centrales des deux communautés, nous avons créé des cartes thermiques d'activité. Ces cartes représentent le nombre proportionnel de balayages totaux au cours desquels des membres du groupe ont été observés dans chaque bloc du système de grille. Pour ce faire, nous avons utilisé les balayages de la composition des groupes à partir des données à long terme du site, prises toutes les 15 minutes pendant les suivis focaux par le personnel de terrain formé. Ces données ont été extraites de Sonso entre 2008 et 2021 et de Waibira entre 2015 et 2021 (voir le matériel supplémentaire pour plus d'informations). Nous avons défini les blocs comme des "zones centrales" si les balayages dans ce bloc étaient $\geq (1/3) * \text{bloc de valeur la plus élevée pour chaque communauté}$. Selon ces critères, nous avons considéré les blocs comme des zones centrales s'ils étaient signalés dans ≥ 1379 balayages d'activités focales à Sonso, et ≥ 451 balayages d'activités focales à Waibira. Les zones centrales de chaque communauté sont représentées en bleu dans les figures S2-S3.

Pour classer les distances entre les événements d'écorçage et les zones centrales, nous avons mesuré la distance minimale entre le bloc où l'événement a eu lieu et le bloc de la zone centrale le plus proche. Si un événement s'est produit en dehors des limites de la grille, nous avons mesuré la distance entre le bord de la grille le plus proche et le bloc de la zone centrale le plus proche. Nous avons classé les blocs ou les régions comme "éloignés" d'une zone centrale s'ils se trouvaient à une distance ≥ 500 m. Les cartes des grilles communautaires, avec le nombre de balayages par bloc, se trouvent dans les figures S2-S3.

Résultats

Espèces utilisées pour l'écorçage

Au total, les données à long terme comprenaient des rapports sur 373 événements d'écorçage de 27 espèces d'arbres dans les deux communautés (tableau I). A Sonso, il s'agissait de 168 événements concernant 24 espèces d'arbres, et à Waibira de 205 événements concernant 18 espèces d'arbres. Parmi les espèces d'arbres ciblées, quatre semblent l'être uniquement pour leur écorce (*Eucalyptus* sp., *Trichilia* sp., *Albizia glaberrima*, *Dombeya kirkii*).

Au cours de notre période d'observation, nous avons directement observé et enregistré 39 événements d'abrouissement, provenant de 16 espèces d'arbres identifiées (Tableau II). A Sonso, nous avons enregistré 13 événements provenant de 7 espèces identifiées, et à Waibira, nous avons enregistré 29 événements provenant de 12 espèces identifiées. Parmi ces espèces, quatre (*Funtumia elastica*, *Croton sylvaticus*, *Scutia myrtina*, *Sterculia dawei*) n'avaient jamais été signalées comme utilisées pour l'abrouissement dans les données à long terme. Nous avons également documenté des preuves indirectes d'écorçage, caractéristiques des chimpanzés, sur 65 arbres individuels pendant la collecte de données de routine, et sur 27 arbres individuels pendant les transects. Nous avons trouvé des traces sur 18 espèces, dont trois (*Ficus polita*, *Albizia zygia*, *Pseudospondias microcarpa*) n'avaient jamais été directement observées comme étant utilisées pour se nourrir d'écorce dans l'une ou l'autre des communautés, à la fois dans les données à long terme et dans notre période d'observation directe.

Saisonnalité de l'écorçage

Lorsque nous avons combiné tous les événements d'écorçage dans les données à long terme, nous avons identifié des pics saisonniers multiples (Fig. 2a). Dans les deux communautés, les écorçages ont atteint leur maximum en octobre. Sonso a connu un pic supplémentaire en février et des pics moins importants en mai et en juillet.

Tableau I Alimentation à l'écorce dans les communautés de chimpanzés de Sonso et Waibira à Budongo, dans l'ouest de l'Ouganda, 2008-2021

Espèces	Family	Lifeform	Totalevents		Présencedans le domaine vital				Événements hors réseau consommées	Autres parties Mois déclarés
			Fils	Wai	Fils	Wai	Fils	Wai		
<i>Broussonetia papyrifera</i>	Moraceae	Arbre	29	0	✓	X	0	0	L, Fl, F	9,10
<i>Cleistopholis patens</i>	Annonaceae	Arbre	34	9	✓	✓	9	0	Dw, F	tous
<i>Eucalyptus</i> sp.	Myrtacées	Arbre	5	0	✓	X	0	0		3,7,10,11
<i>Cynometra alexandri</i>	Fabacées	Arbre	12	72	✓	✓	4	0	L, Fl, S	1,4,5,6,7,8,9,10,11,12
<i>Alstonia boonei</i>	Apocynaceae	Arbre	17	2	✓	✓	8	0	L	1,2,3,4,5,6,7,8,10,11
Arbres non identifiés	n.a	Arbre	11	41	?	?	4	0	n.d.	tous
<i>Ficus variifolia</i>	Moraceae	Arbre	9	0	✓	✓	0	0	L, F	3,5,6,7,8
<i>Ficus sur</i>	Moraceae	Arbre	6	0	✓	✓	1	0	F, L	4,5,11
<i>Syzygium guineense</i>	Myrtacées	Arbre	6	0	✓	X	0	0	F	4,6,9,10,11
Alpinistes non identifiés	n.a	Grimpeur	7	13	?	?	1	0	n.d.	1,2,3,5,7,8,9,10,11,12
<i>Khaya anthotheca</i>	Meliaceae	Arbre	5	0	✓	✓	1	0	R	3,4,9
<i>Cordia millenii</i>	Boraginaceae	Arbre	4	4	✓	✓	1	1	F, Fl	6,9,10,11,12
<i>Raphia farinifera</i>	Arecaceae	Arbre	3	0	✓	✓	2	0	Dw	2,4,12
<i>Antiaris toxicaria</i>	Moraceae	Arbre	3	1	✓	✓	0	0	F, L	2,7
<i>Desplatsia dewevrei</i>	Malvaceae	Arbre	3	1	✓	✓	1	0	F, L	5,7,11
<i>Ficus exasperata</i>	Moraceae	Arbre	4	3	✓	✓	1	0	F, L, R	7,8
<i>Lasiodiscus pervillei</i>	Rhamnaceae	Arbre	2	0	✓	✓	1	0	L, Fl	3,7
<i>Ficus saussureana</i>	Moraceae	Arbre	1	3	✓	✓	0	1	F	5,6,10,12
<i>Trichilia</i> sp.	Meliaceae	Arbre	1	0	✓	✓	0	0		2
Terrestre non identifié plantes herbacées	n.a	Herbe	1	0	?	?	0	0	n.d.	3
<i>Celtis zenkeri</i>	Cannabaceae	Arbre	1	0	✓	✓	0	0	F, L	11
<i>Celtis mildbraedii</i>	Cannabaceae	Arbre	1	1	✓	✓	1	0	F, L	1,8

Tableau I (suite)

Espèces	Family	Lifeform	Totalevents		Présencedans le domaine vital				Événements hors réseau consommées	Autres parties Mois déclarés
			Fils	Wai	Fils	Wai	Fils	Wai		
<i>Psidium guajava</i>	Myrtacées	Arbre	1	0	√	√	0	0	F	10
<i>Celtis gomphophylla</i>	Cannabaceae	Arbre	0	2	√	√	0	0	F, L	9
<i>Cola gigantea</i>	Malvacées	Arbre	0	1	√	√	0	0	F, S, W	7
<i>Albizia glaberrima</i>	Fabacées	Arbre	0	1	√	√	0	0		8
<i>Ficus natalensis</i>	Moraceae	Arbre	0	5	√	√	0	0	F	7,8,9,10
<i>Gambeya albida</i>	Sapotaceae	Arbre	0	1	√	√	0	0	F	8
<i>Dombeya kirkii</i>	Malvacées	Arbre	0	44	X	√	0	0		1,4,5,6,9,10,11,12
<i>Ficus mucuso</i>	Moraceae	Arbre	0	1	√	√	0	0	F, L, Fl	8
Totaux communautaires			168	205			35	2		

√ = Présent dans le domaine vital.

X = Absent ou rare dans le domaine vital.

? = Inconnu au niveau de l'espèce.

F = fruits ; **L** = feuilles ; **Fl** = fleurs ; **Dw** = bois mort ; **S** = graines ; **Son** = sonso ; **Wai** = Waibira.

NB : Les écorces de *Lannea welwitschia* et de *Celtis gomphophylla* ont été signalées comme éléments du régime alimentaire à Sonso par Newton-Fisher (1999), mais restent non signalées dans les données à long terme, et ont donc été omises de l'analyse.

Tableau II Preuves directes et indirectes de l'alimentation par écorçage dans les communautés de chimpanzés de Sonso et Waibira à Budongo, dans l'ouest de l'Ouganda, 2021-2022

Espèces	Famille	Formule de vie	Événements	d'observation directe	Types d'observations				
					Son		Wai		
					Fils	Wai	Direct	Indirect	Direct
<i>Eucalyptus</i> sp.	Myrtacées	Arbre		0	0	X	✓	X	X
<i>Cynometra alexandri</i>	Fabacées	Arbre		1	10	✓	X	✓	✓
<i>Alstonia boonei</i>	Apocynaceae	Arbre		4	1	✓	✓	✓	✓
<i>Ficus varifolia</i>	Moraceae	Arbre		2	0	✓	✓	X	✓ +
<i>Ficus sur</i>	Moraceae	Arbre		0	5	X	✓	✓ +	✓ +
<i>Ficus polita</i> *	Moraceae	Arbre		0	0	X	X	X	✓ +
<i>Funtumia elastica</i> *	Apocynaceae	Arbre		0	1	X	X	✓ +	X
<i>Croton sylvaticus</i> *	Euphorbiaceae	Arbre		0	1	X	X	✓ +	✓ +
<i>Syzygium guineense</i>	Myrtacées	Arbre		2	0	✓	✓	X	X
<i>Cordia millenii</i>	Boraginaceae	Arbre		0	1	X	X	✓	X
<i>Ficus exasperata</i>	Moraceae	Arbre		2	0	✓	✓	X	✓
<i>Lasiodiscus pervillei</i>	Rhamnaceae	Arbre		0	1	X	X	✓ +	X
<i>Scutia myrtina</i> *	Rhamnaceae	Arbrisseau scandé		1	0	✓ +	✓ +	X	✓ +
<i>Grimpeur non identifié</i>	n.d.	Grimpeur		0	1	X	X	✓	X
<i>Ficus saussureana</i>	Moraceae	Arbre		0	4	X	X	✓	✓
<i>Celtis zenkeri</i>	Cannabaceae	Arbre		0	0	X	X	X	✓ +
<i>Celtis mildbraedii</i>	Cannabaceae	Arbre		0	2	X	X	✓	✓
<i>Cola gigantea</i>	Malvacées	Arbre		1	0	✓ +	X	X	X
<i>Albizia glaberrima</i>	Fabacées	Arbre		0	0	X	X	X	✓
<i>Albizia zygia</i> *	Fabacées	Arbre		0	0	X	✓ +	X	✓ +
<i>Ficus natalensis</i>	Moraceae	Arbre		0	0	X	X	X	✓
<i>Dombeya kirkii</i>	Malvacées	Arbre		0	1	X	X	✓	✓
<i>Ficus mucoso</i>	Moraceae	Arbre		0	0	X	✓ +	X	✓
<i>Sterculia dawei</i> *	Malvacées	Arbre		0	1	X	X	✓ +	X
<i>Pseudospondias microcarpa</i> *	Anacardiaceae	Arbre		0	0	X	X	X	✓ +
Communauté Totaux				13	29				

D = observation directe ; **I** = preuve indirecte.

[*] = Premier rapport sur l'utilisation de l'écorce par l'espèce dans l'une ou l'autre des deux communautés.

[+] = Premier rapport d'utilisation de l'espèce pour l'ingestion d'écorce dans la communauté indiquée.

Son = Sonso ; **Wai** = Waibira.

NB : Le terme "événement" fait référence à un épisode de nourrissage qui comprend souvent plusieurs individus se nourrissant en même temps.

Prediction 1 : L'écorçage augmente pendant les périodes de pénurie alimentaire et diminue pendant les périodes de disponibilité de fruits mûrs.

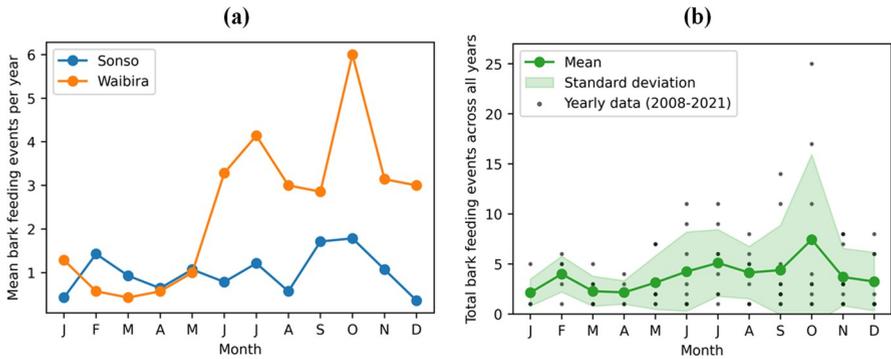


Fig. 2 Événements mensuels d'écorçage par an pour deux communautés de chimpanzés dans la forêt de Budongo, dans l'ouest de l'Ouganda, 2008-2021. (a) Par communauté. (b) Communautés combinées

Les données de Waibira ont indiqué un deuxième pic d'écorçage en juillet. Nous avons également constaté une cohérence maritime relative de l'alimentation par écorce sur toutes les années présentes dans les données à long terme, avec une variabilité notable en octobre, due à des valeurs aberrantes en 2012 et 2018 (Fig. 2b). Lorsque nous avons comparé la saisonnalité de l'alimentation en écorce avec les schémas de précipitations sur le site, nous avons constaté que l'alimentation en écorce se produit le plus fréquemment au cours du mois où les précipitations moyennes sont les plus importantes (octobre) (Fig. 3a). Cette relation ne s'applique toutefois pas de manière aussi évidente aux autres mois au cours desquels la fréquence des écorçages augmente. Alors que les écorçages ont augmenté en février, mai et juillet, ces mois sont historiquement considérés comme des périodes plus sèches ou des mois de transition saisonnière. D'une année à l'autre, nous avons également noté une augmentation de la température maximale et une diminution de la température minimale en février et en décembre (Fig. 3b), alors que le reste de l'année reste relativement stable.

Comparaison entre la saisonnalité de l'alimentation de l'écorce et l'abondance des fruits mûrs

La disponibilité des fruits mûrs a atteint son maximum en février et en décembre dans la zone d'étude, avec des périodes de pénurie relative en juillet et en octobre (Fig. 4). Lorsque nous avons comparé les

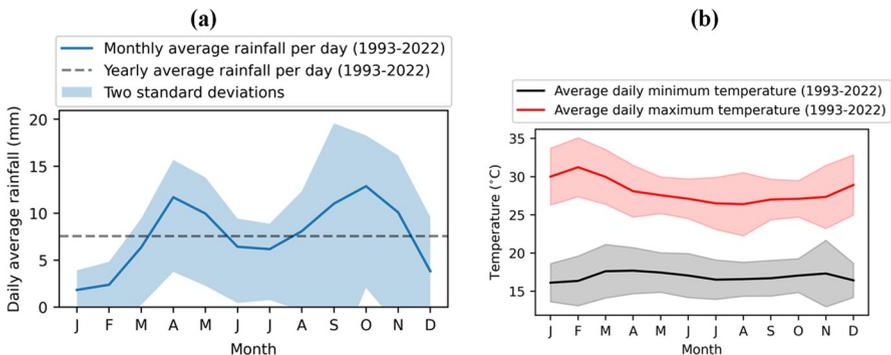


Fig. 3 Conditions météorologiques dans la forêt de Budongo, Ouganda occidentale, 1993-2022. (a) Moyenne des précipitations par jour. (b) Moyenne des températures minimales et maximales quotidiennes. Les régions ombrées représentent deux écarts types

Si l'on compare la saisonnalité de la disponibilité des fruits à la saisonnalité de tous les événements d'écorçage dans les deux communautés, sans tenir compte des variations au niveau des espèces, l'écorçage est plus fréquent pendant les deux mois où la nourriture est la plus rare (juillet et octobre) (Fig. 2b). La corrélation entre l'écorçage général et l'abondance de nourriture était négative, mais non significative ($n = 12$, $r = -0,557$, $p = 0,060$).

Dix espèces d'arbres ont été associées à six événements d'écorçage ou plus dans les deux communautés (Fig. 4). La force de la corrélation entre l'abrutissement et la disponibilité des fruits varie entre ces dix espèces, avec des corrélations négatives significatives pour les espèces suivantes

C. alexandri, et aucune corrélation positive significative (Fig. 5). Les coefficients pour toutes les espèces présentes dans les données à long terme sont présentés dans le tableau S1.

Plusieurs espèces d'arbres semblent être ciblées à des fréquences accrues pendant les périodes où la nourriture est la plus rare (juillet et octobre). L'écorçage de *C. alexandri*, l'essence

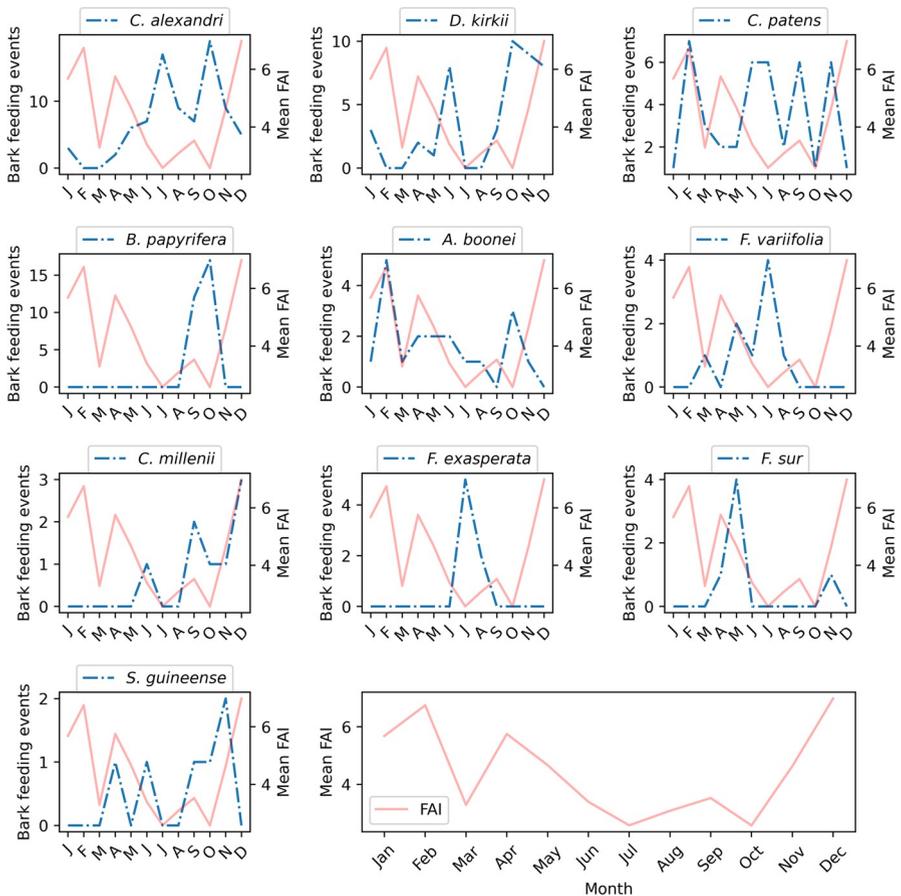


Fig. 4 Comparaison de la disponibilité des fruits mûrs (2013-2018) (ligne rose) avec la saisonnalité de l'alimentation des écorces pour toutes les espèces d'arbres dans les données à long terme du site (2008-2021) (ligne en pointillés bleus). Les espèces incluses dans ce graphique ont été associées à au moins six événements d'abrutissement dans la forêt de Budongo, en Ouganda. Les axes des ordonnées sont mis à l'échelle entre les parcelles pour montrer les tendances relatives.

avec le plus grand nombre d'observations rapportées ($n = 84$), était négativement corrélée avec la disponibilité des fruits mûrs (Fig. 5). L'écorçage de cette espèce a atteint son maximum pendant les mois de pénurie de fruits mûrs (juillet et octobre) et a été rarement observé pendant les mois d'abondance de fruits mûrs ($n = 0$ en février, $n = 5$ en janvier). L'écorçage de *D. kirkii*, signalé 44 fois, a également atteint un pic en octobre, avec un autre pic en juin lorsque la disponibilité des fruits a rapidement diminué. Aucun cas n'a été signalé en février pour cette espèce, mais plusieurs l'ont été en décembre ($n = 8$). Nous n'avons trouvé pratiquement aucune corrélation pour *D. kirkii* (Fig. 5). *Broussonetia papyrifera* a également été la cible principale de l'écorçage en octobre ($n = 17$), avec des cas supplémentaires ($n = 12$) en septembre lorsque les fruits mûrs sont relativement rares (Fig. 5).

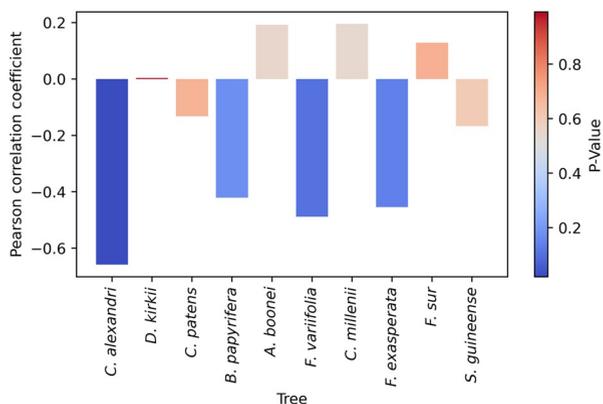
Contrairement à ce que nous avons prédit, l'écorçage de plusieurs espèces a atteint son maximum pendant les mois où les fruits mûrs étaient les plus abondants (février et décembre). La fréquence des écorçages sur la plupart des espèces n'était pas significativement corrélée avec l'IFA, et certaines ont montré des relations faiblement positives et non significatives (Fig. 5). Par exemple, c'est en février que l'aboiement sur *A. boonei* a été le plus fréquent (5/19 observations). L'écorçage de *C. millenii* s'est produit le plus fréquemment en décembre (3/8 observations). L'écorçage de *C. patens* a fluctué tout au long de l'année mais a atteint son maximum en février (7/43 observations) et a été ciblé le moins fréquemment en octobre (1/43 observations).

Prédiction 2 : La quantité d'écorce ciblée est relativement constante d'une espèce d'arbre à l'autre.

Techniques d'écorçage

Nous avons enregistré plusieurs techniques de prélèvement d'écorce au cours de l'étude dans des contextes terrestres et arboricoles. Au cours d'événements d'écorçage terrestres, les chimpanzés ont retiré et ingéré de l'écorce alors qu'ils étaient au sol, sur un contrefort d'arbre ou sur le tronc (< 1 m du sol). Les techniques d'enlèvement dans ces cas impliquent généralement a) de peler l'écorce du tronc ou des contreforts en longues bandes ou b) de mordre le tronc/les contreforts. Dans la plupart des cas, après l'enlèvement, les individus mastiquaient et avalaient l'écorce/le cambium. A plusieurs reprises, nous avons également observé des individus lécher de l'humidité ou de la sève

Fig. 5 Coefficients de corrélation de Pearson et valeurs p pour la comparaison de la saisonnalité entre la somme mensuelle des événements d'abroustissement par espèce (2008-2021) et l'IFA moyen par mois pour toutes les années (2013-2018). Seules les espèces d'arbres avec six ou plus d'événements d'écorçage associés sont représentées.



à partir du cambium exposé sur le tronc après l'enlèvement de l'écorce. Nous n'avons jamais observé de bourrage d'écorce (mastication et compression de l'écorce entre la lèvre inférieure et les dents ou entre la langue et le palais) lors des repas terrestres avec écorce.

L'écorçage arboricole s'est produit hors du sol, alors que les individus étaient assis sur des branches ou dans la canopée. Les techniques de prélèvement comprenaient souvent a) l'arrachage des branches, b) l'arrachage du tronc ou c) le grattage de l'écorce et de la résine. Après le prélèvement, les individus grattent souvent les bandes d'écorce avec leurs dents et enlèvent le cambium. Après le grattage de l'écorce/résine, la résine était ingérée sans bourrage. Au cours de la période d'étude, nous avons observé *C. alexandri*, *F. sur*, *K. anthotheca*, *D. kirkii* et *S. dawei* associés à l'exploitation arboricole de l'écorce. Cependant, comme les preuves indirectes d'écorçage arboricole sont souvent difficiles à identifier et à mesurer en raison de la faible visibilité, nous les avons exclues des analyses suivantes.

Variation des quantités d'écorce ingérées

En utilisant des traces indirectes d'écorçage, nous avons identifié des variations au niveau de l'espèce dans la quantité d'écorce ciblée pendant l'écorçage. Au total, nous avons enregistré 46 arbres de 12 espèces avec des traces mesurables considérées comme caractéristiques de l'exploitation par les chimpanzés. Les plus grandes longueurs de bandes/morsures ont été relevées pour trois espèces de *Ficus*, *F. mucosa*, *F. exasperata*, et *F. sur* (Fig. 6). La plus petite longueur moyenne mesurable de lanière/morsure était celle d'*A. boonei*. Deux espèces du genre *Albizia*, *A. glaberrima* et *A. zygia*, avaient également des longueurs mesurées bien en dessous de la grande moyenne (63,2 cm). Les longueurs moyennes des bandes et des morsures, la taille de l'échantillon et la technique d'exploitation pour chaque espèce sont énumérées dans le tableau S2.

Le dbh d'*A. boonei* ($n = 2$, $\mu = 89,2$ cm), d'*A. glaberrima* ($n = 1$, 95,5 cm) et d'*A. glaberrima* ($n = 2$, $\mu = 89,2$ cm) est plus élevé que le dbh d'*A. boonei*.

Les arbres d'*A. zygia* ($n = 1$, 46,2 cm) le long des transects de ligne avec des traces d'écorçage étaient tous similaires, ou bien plus grands, que le dbh moyen de tous les arbres éligibles ciblés pour l'écorçage dans les données à long terme ($n = 200$, μ dbh = 47,1 cm \pm 22,0 cm).

Les chimpanzés ne semblent donc pas cibler des quantités d'écorce de petite taille. Les espèces de *Ficus* ont toutes été dénudées verticalement le long de leurs contreforts, alors qu'*A. boonei* et les espèces d'*Albizia* ont toutes été mordues soit sur leurs contreforts, soit sur leurs troncs (Fig. 7). Les espèces de *Ficus* présentaient souvent plusieurs bandes au même stade de cicatrisation sur le tronc. Ce schéma d'utilisation pourrait impliquer soit plusieurs bandes par événement par le même individu, soit plusieurs individus se dépouillant en même temps. Les espèces *A. boonei* et *Albizia* présentaient en moyenne moins de traces par arbre, bien que la taille des échantillons soit plus petite. L'utilisation de la longueur des bandes comme mesure de la quantité d'écorce ciblée dans cette analyse, peut donc avoir des conséquences négatives sur la qualité de l'écorce et sur la qualité de la vie. sous-estime la quantité totale ingérée, en particulier pour les espèces de *Ficus*.

Prédiction 3 : Les aliments de grande valeur sont privilégiés par rapport à l'écorce lorsque les deux sont disponibles.

Priorité à l'écorce ou à l'aliment de base

Lors de nos observations directes, nous avons enregistré plusieurs cas où les chimpanzés ciblaient l'écorce alors que des aliments de base hautement nutritifs étaient disponibles et à proximité. Nous avons enregistré un cas entre les saisons de terrain en mars 2022 (Fig. 8 ; Vidéo S1). Un mâle subadulte de Sonso s'est nourri d'écorce/cambium d'*A. boonei*, après une chasse réussie de céphalophe bleu (*Philantomba monticola*). Le frère juvénile de l'individu était assis à 1 m et mangeait

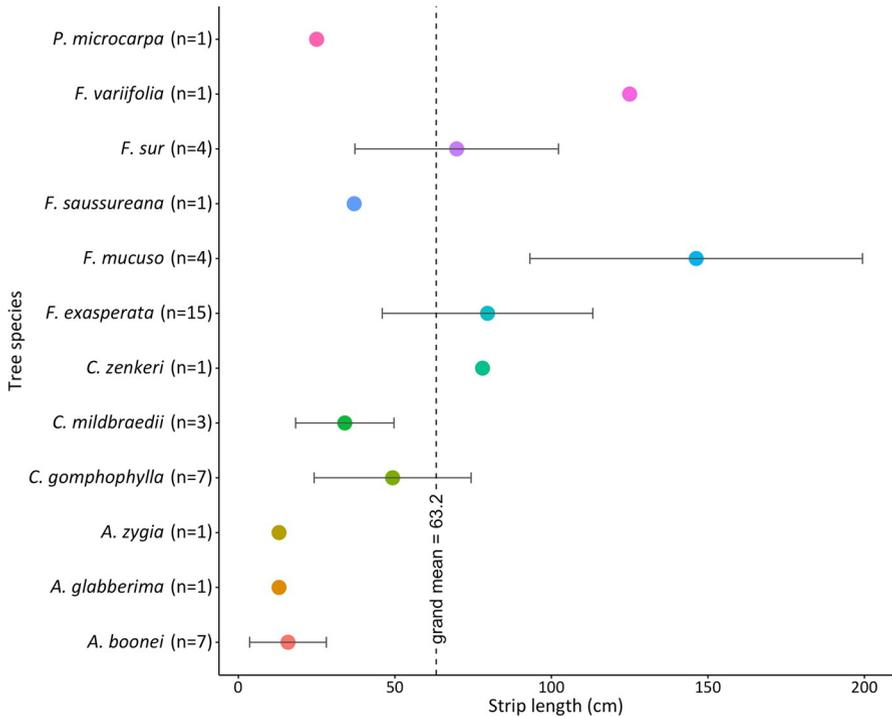


Fig. 6 Moyenne des bandes/morsures des zones d'écorce exploitées sur 46 arbres de 12 espèces dans la forêt de Budongo, en Ouganda. Les barres représentent un écart-type. Lorsque nous n'avons obtenu qu'une seule mesure par espèce, elle apparaît comme un seul point.

la viande de la carcasse (Fig. 8a). Après ~ 1 min, le subadulte a arrêté de se nourrir d'écorce et s'est déplacé hors de vue. Le juvénile a laissé tomber la carcasse, a vérifié son environnement (Fig. 8b), puis s'est dirigé vers l'arbre *A. boonei* pour se nourrir d'écorce (Fig. 8c). Après s'être nourri sur le cambium pendant ~ 4 s (Fig. 8d), le juvénile s'est éloigné de l'arbre, a récupéré la carcasse (Fig. 8e), et a suivi son frère hors de vue (Fig. 8f).

Lors d'une série d'épisodes d'alimentation en groupe au cours de l'étude, nous avons également observé des groupes d'individus Waibira dans la canopée d'un arbre *F. sur*, en train de décaper l'écorce de l'arbre.



Fig. 7 [Gauche] Scan 3D de la bande d'écorce de *Ficus mucuso* (110 cm). [Droite] Numérisation 3D de la morsure d'écorce d'*Alstonia boonei* (8 cm). Forêt de Budongo, Ouganda occidentale, septembre 2024

branches et le tronc, tandis que d'autres mangeaient des fruits mûrs dans le même arbre. Pendant plusieurs jours, les individus sont retournés à cet arbre pour manger à la fois de l'écorce et des fruits mûrs. Nous avons observé des individus de haut et de bas rang se nourrissant d'écorce pendant ces événements, ainsi que des individus des deux sexes et de toutes les classes d'âge. Plusieurs autres arbres fruitiers de base portaient des fruits mûrs pendant cette période.

Plusieurs autres jours, nous avons observé des individus seuls se nourrissant d'écorce, alors que les membres du groupe se nourrissaient d'aliments de base à proximité. A une occasion, un mâle juvénile de Waibira s'est nourri d'écorce de *C. sylvaticus* pendant que d'autres membres du groupe mangeaient des fruits de *C. millenii* dans un grand arbre à portée de vue. A une autre occasion, une femelle juvénile s'est nourrie



Fig. 8 Un chimpanzé juvénile de la communauté de Sonso dans la forêt de Budongo, à l'ouest de l'Ouganda, laisse une carcasse de céphalophe bleu sans surveillance pour se nourrir d'écorce d'*Alstonia boonei* (mars 2022).

sur l'écorce de *F. elastica* pendant que les autres membres du groupe, y compris sa mère, mangeaient des fruits de *C. millenii* mûrissant dans un arbre voisin. Par la suite, le juvénile a rejoint sa mère et s'est nourri de fruits de *C. millenii*. A Waibira, au cours d'un repas collectif dans un grand arbre *S. dawei*, nous avons observé un individu non identifié en train d'éponger l'écorce pendant que tous les autres se nourrissaient de jeunes feuilles. A Sonso, une paire fraternelle juvénile et sub-adulte s'est séparée du groupe après s'être nourrie de deux aliments populaires (fruits mûrs de *F. mucoso* et fruits non mûrs de *F. exasperata*), et a voyagé ensemble jusqu'à une vigne de *S. myrtina* scandent, dont ils se sont tous les deux nourris d'écorce.

Prédiction 4 : Si les espèces d'arbres sont réparties sur l'ensemble du domaine vital, les individus conservent leur énergie et minimisent les risques en exploitant les arbres pour l'écorce à l'intérieur ou à proximité de leurs zones centrales fréquemment utilisées.

Distribution spatiale de l'écorçage

Notre analyse des cartes thermiques a montré que les zones centrales des communautés de Sonso se trouvaient à une distance minimale de 900 m du bord est de la grille de Sonso, de 800 m du bord ouest, de 700 m du bord nord et de 1 700 m du bord sud (Fig. S2). Les zones centrales étaient donc toutes "éloignées" des zones hors réseau selon notre définition opérationnelle. Malgré cela, la carte thermique des événements de nourrissage d'écorces de Sonso montre une forte tendance des événements de nourrissage d'écorces se produisant à l'extérieur du système de grille de la communauté de Sonso, "loin" de leurs zones centrales. Sur les 168 événements d'abrouissement enregistrés par Sonso, 36 (21%) ont eu lieu en dehors du réseau (Fig. 9).

Malgré la preuve que les individus de Sonso se nourrissent d'écorce à des fréquences élevées en dehors de leurs zones centrales, nos données de transects suggèrent que ce schéma n'est pas susceptible d'être motivé par la disponibilité des arbres ciblés. Les espèces ciblées dans les événements d'écorçage de Sonso hors réseau comprennent *A. boonei*, *C. mildbraedii*, *C. millenii*, *C. patens*, *C. alexandri*, *D. dewevreii*, *F. exasperata*, *F. sur*, *K. anthotheca*, *L. pervillei*, et *R. farinifera* (Tableau I). Nous avons documenté toutes ces espèces dans le système de grille Sonso au cours des transects, à l'exception de *C. patens*. En outre, cinq de ces 11 espèces figuraient parmi les 24 espèces les plus abondantes sur l'ensemble des transects de Sonso, ce qui suggère une large distribution au sein du domaine vital (Fig. S4).

Même à l'intérieur du système de quadrillage du territoire de la communauté, l'alimentation par écorce à Sonso s'est souvent produite dans des blocs "éloignés" des zones centrales (Fig. 10). À l'intérieur du domaine vital, mais au sud de la zone centrale de Sonso, l'aboisement s'est également produit à des fréquences relativement élevées dans deux blocs (1-10 et B-11), dans une région de forêt marécageuse. Aucun de ces blocs n'est situé dans une zone centrale, avec seulement 102 et 192 balayages par bloc, respectivement, et tous deux sont situés à au moins 600 m de tout autre bloc de la zone centrale. Des écorces ont été ingérées dans les blocs 1-10 et B-11 provenant de *A. boonei* (n = 4 événements), *C. patens* (n = 2), *F. exasperata* (n = 1), *R. farinifera* (n = 1), ainsi que d'espèces herbacées terrestres non identifiées (n = 1), d'espèces d'arbres non identifiées (n = 3) et d'espèces de plantes grimpantes non identifiées (n = 2).

Les blocs de l'aire centrale de Waibira se trouvaient au minimum à 500 m du bord est du système de grille et à 600 m des bords nord et sud de la grille (Fig. S3). Seul un bloc de la zone centrale se trouvait à moins de 500 m (10-N) du bord ouest. Tous les événements hors réseau, à l'exception de celui de l'ouest, étaient donc "éloignés" des zones centrales. L'écorçage de Waibira

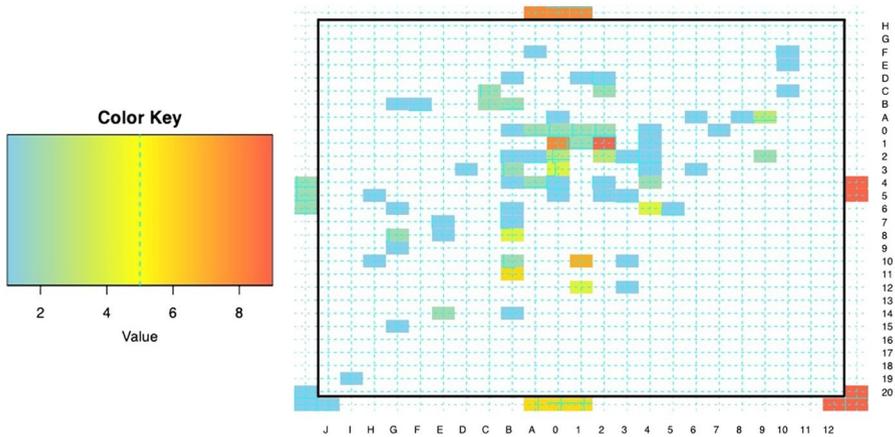


Fig. 9 Carte thermique des événements d'écorçage par la communauté de chimpanzés de Sonso dans la forêt de Budongo, dans l'ouest de l'Ouganda, 2008-2021. Les zones situées à l'intérieur des lignes noires représentent le réseau de la communauté de Sonso. Les blocs colorés en dehors des lignes noires représentent les événements hors réseau. Les blocs blancs représentent les régions où nous n'avons rapporté aucun événement d'écorçage.

La carte thermique de Waibira ne montre pas le même schéma d'événements fréquents en dehors du réseau, mais elle montre quelques cas d'ingestion d'écorce en dehors des zones centrales. Sur les 205 cas d'ingestion d'écorce à Waibira, seuls deux (1%) ont eu lieu en dehors du réseau (Fig. 11).

Les données de transects et d'alimentation de la période d'étude suggèrent également que les écorçages occasionnels hors réseau à Waibira n'ont pas été motivés par la disponibilité des espèces ciblées. Sur les deux événements d'abroustissement hors réseau à Waibira, l'un a ciblé un arbre *C. millenii* hors réseau au nord, et l'autre un arbre *F. saussureana* hors réseau à l'ouest. Bien que nous n'ayons pas identifié de *C. millenii* le long des transects de Waibira, ce qui suggère une relative rareté, cet arbre est présent sur tout le territoire et les fruits de *C. millenii* sont considérés comme un aliment de base pour les deux communautés. Pendant la période d'observation directe, nous avons régulièrement observé des individus de Waibira se nourrissant de fruits de *C. millenii* provenant de plusieurs arbres différents de leur domaine vital, y compris des arbres situés dans les zones centrales. Nous supposons donc que les Waibira

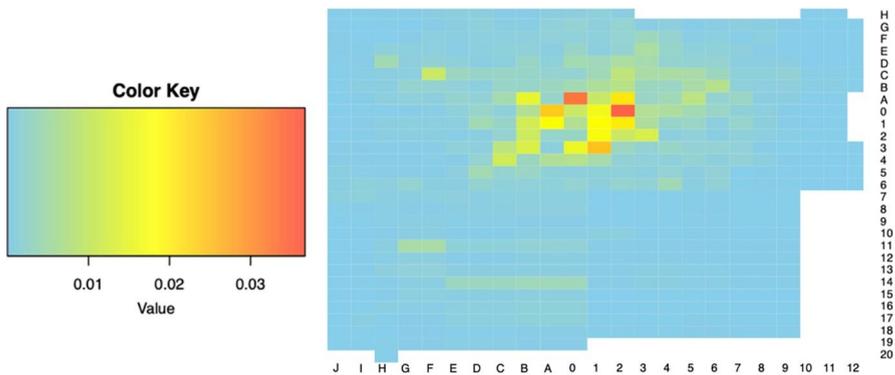


Fig. 10 Carte thermique des scans d'activités focales de la communauté de Sonso dans la forêt de Budongo, en Ouganda occidentale, 2008-2021. Les blocs blancs représentent les régions où le groupe n'a jamais été signalé.

Les chimpanzés connaissent l'emplacement des arbres *C. millenii* accessibles sur leur territoire. Nous avons enregistré *F. saussureana* le long d'un transect à Waibira et les fruits de cette espèce sont également un aliment de base. Nous avons enregistré plusieurs cas de consommation de fruits de *F. saussureana* sur le réseau pendant la période d'observation directe, ce qui suggère une fois de plus que les membres du groupe connaissent l'emplacement des arbres de *F. saussureana*. Malgré cela, l'écorçage hors réseau s'est produit dans le domaine vital de la communauté voisine de Sonso (bloc 5-4), à 1000 m à l'ouest et à 400 m au sud du bloc le plus proche de la zone centrale de Waibira (20-0).

A Waibira, contrairement à Sonso, le nourrissage des écorces semble se produire le plus fréquemment dans les blocs de la zone centrale. La carte thermique des événements d'abroustissement de Waibira montre le plus grand nombre d'événements dans le bloc 30-R, où le groupe principal a passé la plus grande partie de son temps (n = 1353 balayages) (Fig. 12). Les espèces d'arbres ciblées dans ce bloc comprenaient *C. alexandri* (n = 12 événements), *D. kirkii* (n = 3), *C. millenii* (n = 1), des espèces d'arbres non identifiées (n = 4), et *G. albida* (n = 1).

Cartes thermiques par espèce

A Sonso, certaines espèces étaient représentées de manière disproportionnée dans les événements d'abreuvement hors réseau. Il s'agit notamment de *C. patens* (n = 9) et d'*A. boonei* (n = 8). Dans les données à long terme de Son-So, *C. patens* était l'espèce d'arbre la plus souvent ciblée pour le nourrissage des écorces. De tous les cas d'écorçage de *C. patens* enregistrés (n = 34), neuf (26%) ont eu lieu en dehors du système de grille (Fig. 13). De tous les cas d'ingestion d'écorce d'*A. boonei* Sonso (n = 17), huit (47%) ont eu lieu en dehors du réseau (Fig. 14). A l'intérieur du réseau, une concentration relativement élevée d'événements impliquant à la fois *C. patens* et *A. boonei* s'est produite dans le bloc B-11, vers le sud du réseau, loin de toute zone centrale. Nos données de transects suggèrent en outre que les longues distances parcourues par les Sonso

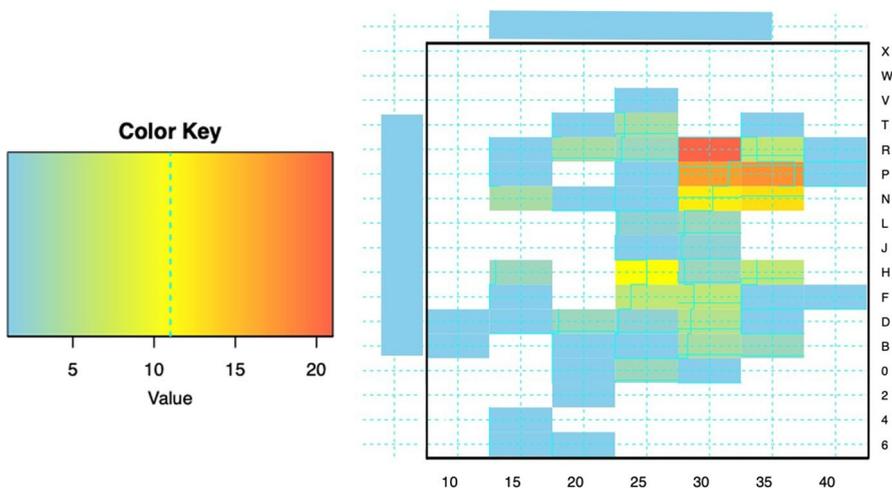


Fig. 11 Carte thermique des événements d'écorçage par les chimpanzés de la communauté de Waibira dans la forêt de Budongo, en Ouganda occidentale, 2015-2021. Les zones situées à l'intérieur des lignes noires représentent le réseau de la communauté de Waibira. Les blocs colorés à l'extérieur des lignes noires représentent les événements hors réseau. Les blocs blancs représentent les régions où nous n'avons signalé aucun événement de nourrissage d'écorces

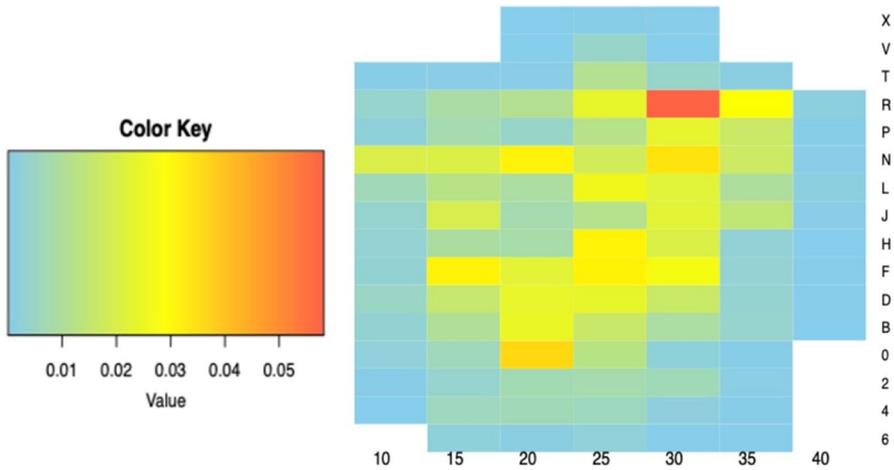


Fig. 12 Carte thermique des balayages d'activités focales pour la communauté de chimpanzés de Waibira dans la Forêt de Budongo, Ouganda occidentale, 2015-2021. Les blocs blancs représentent les régions où le groupe n'a jamais été signalé

Le fait que les individus accèdent à l'écorce d'*A. boonei* ne peut pas être facilement expliqué par la disponibilité de cette espèce, car *A. boonei* était présent le long de tous les transects dans les domaines vitaux de Sonso et de Wai-bira (Fig. S6). Dans l'ensemble, *A. boonei* représentait 1% de la composition totale de la forêt dans les deux communautés. Cette disponibilité, cependant, peut ne pas être vraie pour les espèces de l'aire de répartition de Sonso et de Wai-Bira.

C. patens, qui était absente des transects de Sonso, ce qui suggère une rareté relative dans au moins certaines régions du domaine vital.

A Waibira, les événements d'écorçage de *C. alexandri* représentaient 35% (n = 72) de tous les événements d'écorçage dans les données à long terme. La plupart de ces événements se sont produits dans le bloc 30-R, le bloc le plus fréquenté dans le domaine vital (Fig. S5). Nos transects suggèrent que ce modèle au niveau de l'espèce peut être expliqué par la disponibilité, car *C. alexandri* est

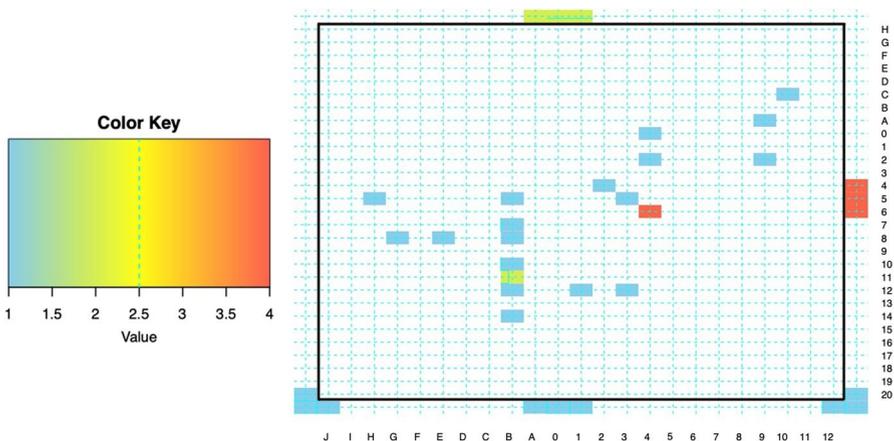


Fig. 13 Événements d'écorçage de *Cleistopholis patens* par les chimpanzés de la communauté de Sonso dans la forêt de Budongo, dans l'ouest de l'Ouganda, 2008-2021. Les zones situées à l'intérieur des lignes noires représentent le réseau de la communauté de Sonso. Les blocs colorés situés à l'extérieur des lignes noires représentent les événements hors réseau

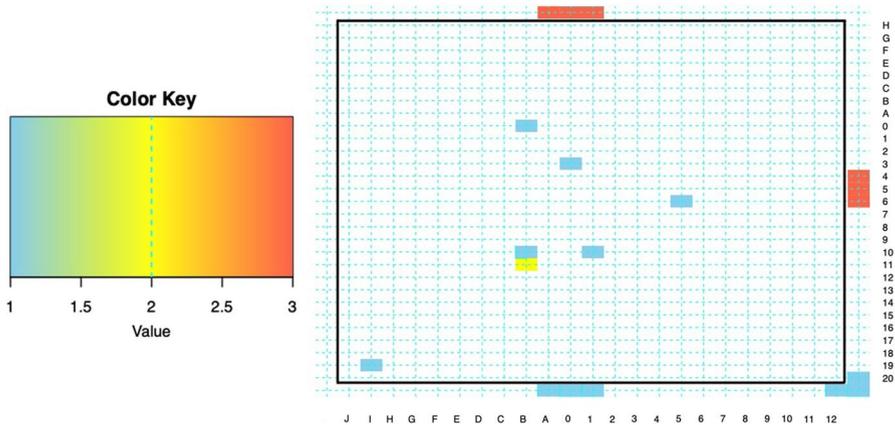


Fig. 14 Événements d'écorçage d'*Alstonia boonei* par les chimpanzés de la communauté de Sonso dans la forêt de Budongo, dans l'ouest de l'Ouganda, 2008-2021. Les zones situées à l'intérieur des lignes noires représentent le réseau de la communauté de Sonso. Les blocs colorés à l'extérieur des lignes noires représentent les événements hors réseau.

C. alexandri est la quatrième espèce la plus abondante dans le réseau de Waibira, représentant ~ 6% de la composition forestière de la communauté. La généralisation de ce schéma est cependant remise en question par la découverte que *C. alexandri* comprend également ~ 5% de la composition de la forêt dans le système de grille de Sonso, bien qu'il ne soit ciblé que dans 7% des événements de nourrissage d'écorce de Sonso.

Observations directes de cas d'ingestion d'écorce en dehors de la zone centrale

Au cours de l'étude, nous avons directement observé des individus se nourrissant d'écorce loin des blocs de l'aire centrale, à la fois à la limite du système de grille et dans d'autres domaines vitaux de la communauté. A Sonso, nous avons observé trois individus ingérant de l'écorce de *F. exasperata* à la frontière orientale Sonso-Waibira (bloc 9-4) lors d'une patrouille de groupe, avant de se rendre immédiatement à Waibira avec le reste du groupe. Lors d'un événement d'écorçage décrit précédemment, deux mâles de Sonso se sont rendus à la périphérie de la grille de Sonso (bloc 9-A), pour exploiter l'écorce de *S. myrtina*, malgré les appels de Waibira à proximité. Nous avons également observé un mâle subadulte à Waibira qui se nourrissait de l'écorce d'un arbre de Sonso.

Contrefort de *C. millenii* dans le bloc 30-F, juste avant de se rendre à l'est, hors réseau, avec son groupe.

Discussion

En utilisant des données provenant de deux communautés de chimpanzés de l'Est, nous avons découvert que plusieurs espèces d'arbres ciblées pour l'écorçage ne répondent pas à une ou plusieurs des prédictions de l'hypothèse de la nourriture de repli. Ce schéma suggère la présence de fonctions adaptatives multiples et non mutuellement exclusives pour ce comportement. Contrairement aux résultats obtenus par Nishida à Mahale (Nishida, 1976), la consommation d'écorce à Budongo n'augmente pas de manière uniforme pendant les périodes de pénurie alimentaire pour toutes les espèces d'arbres, et ne répond pas aux prédictions de l'hypothèse de la nourriture de repli.

soutiennent la **prédiction 1** de l'hypothèse de la nourriture de repli. Alors que l'écorçage de certaines espèces (*C. alexandri*, *D. kirkii* et *B. papyrifera*) a atteint son maximum pendant les périodes de pénurie de fruits de base, l'écorçage d'autres espèces (*A. boonei*, *C. patens*, *C. millenii*) a plutôt atteint son maximum pendant les périodes d'abondance de fruits de base. Pour la plupart des espèces d'arbres, la saisonnalité de l'écorçage n'était pas significativement corrélée avec la saisonnalité de la rareté de la nourriture. Seule l'alimentation par écorce de *C. alexandri* a montré une corrélation négative significative avec la disponibilité de fruits mûrs, ce qui en fait un aliment de repli possible. Etant donné que *C. alexandri* était l'espèce la plus fréquemment ciblée pour l'alimentation par écorçage à Budongo, sa prévalence peut avoir faussé le modèle de saisonnalité présenté lorsque tous les événements d'alimentation par écorçage ont été combinés, soulignant l'importance des investigations spécifiques à l'espèce. Un biais similaire peut avoir affecté les schémas saisonniers d'écorçage détectés sur d'autres sites (Nishida, 1976). Dans cette étude, comme les points de données appariés dans notre analyse de corrélation ont été collectés au cours de différentes périodes d'échantillonnage, nous partons de l'hypothèse que l'abondance saisonnière de la nourriture est relativement cohérente d'une année à l'autre dans l'ensemble de données sur l'alimentation par écorçage. Cela peut signifier que les changements dans la disponibilité des fruits pour les années où les données FAI ne sont pas disponibles pourraient ne pas être entièrement pris en compte dans cette étude.

Pourquoi les chimpanzés consomment-ils l'écorce de certaines espèces d'arbres pendant les périodes d'abondance de fruits de base ?

La fréquence accrue de la consommation d'écorce de certaines espèces pendant les périodes d'abondance relative des fruits, aussi bien pendant les saisons sèches que pendant les saisons humides, implique que les précipitations ou la température ne sont peut-être pas les principaux moteurs de ce comportement. De plus, si les chimpanzés ciblent préférentiellement les écorces d'arbres individuels qui ont été améliorés sur le plan nutritionnel par le stress du développement, comme le prévoit l'hypothèse de l'arbre stressé, l'alimentation par écorçage devrait encore augmenter pendant les périodes de pénurie de fruits de base, lorsque des ressources riches sur le plan nutritionnel sont nécessaires. Par ailleurs, si ces écorces étaient d'une qualité suffisamment élevée, on pourrait s'attendre à ce que les individus se nourrissent d'écorces d'arbres stressés de manière constante tout au long de l'année.

Nos schémas saisonniers d'écorçage au niveau des espèces peuvent être compatibles avec l'hypothèse des nutriments et minéraux essentiels, car certaines écorces pourraient fournir de manière saisonnière des nutriments et minéraux qui sont difficiles d'accès pendant certaines périodes de l'année, indépendamment de l'abondance des fruits de base. Pour vérifier cela, des analyses nutritionnelles et minérales devraient être effectuées sur l'écorce de chaque espèce d'arbre ciblée, en utilisant des méthodes standardisées tout au long de l'année. Bien que nous n'ayons pas évalué la teneur en eau de l'écorce pour chaque espèce d'arbre (Klich, 2017), l'alimentation par écorçage s'est produite le plus souvent en octobre, le mois où les précipitations moyennes sont les plus élevées. Il est donc peu probable que l'acquisition d'eau soit à l'origine de ce comportement.

La saisonnalité de l'écorçage sur plusieurs espèces d'arbres dans cette étude s'aligne avec l'hypothèse de l'automédication. Les écorçages sont plus fréquents pendant la saison humide ou pendant les périodes de transition saisonnière, qui correspondent à des augmentations de la charge parasitaire interne associées à des conditions humides ou de basses températures (Huffman, 1997 ; Kaur et al., 2008). Parmi ces espèces, *C. patens* et *A. boonei* méritent une attention particulière, car les chimpanzés ont ciblé leurs aboiements surtout en février, lorsque les fruits mûrs étaient les plus abondants. Ces dernières années, des infections respiratoires sévères ont eu lieu à plusieurs reprises en février-mars à Budongo (C. Hobaiter, communication personnelle), suggérant une relation possible entre l'ingestion d'écorces de ces espèces et la présence d'infections virales saisonnières. L'ingestion de ces écorces pourrait donc,

La maladie peut être un comportement d'automédication adaptatif pour lutter contre la maladie de manière thérapeutique ou prophylactique pendant les périodes de susceptibilité accrue.

Nos résultats ne confirment pas non plus la **prédiction 2** de l'hypothèse de la nourriture de repli, selon laquelle la quantité d'écorce ciblée pour l'alimentation des écorces devrait être relativement constante entre les espèces d'arbres. Lorsque nous avons comparé les quantités d'écorce ciblées entre les espèces d'arbres, nous avons identifié des différences au niveau des espèces d'arbres, non seulement dans les quantités ciblées mais aussi dans les techniques utilisées pour l'exploitation. En plus de l'utilisation de techniques d'effeuillage et de pelage (Lapuenta *et al.*, 2020), nous avons identifié la présence de morsures sur le tronc et le contrefort chez les chimpanzés de Budongo. Plus précisément, nous avons constaté que ces deux communautés exploitent plusieurs espèces d'arbres en quantités probablement trop faibles pour justifier les coûts énergétiques et temporels de l'exploitation.

Pourquoi les chimpanzés dépendent-ils de l'énergie pour ingérer de petites quantités d'écorce

? Les différences nutritionnelles ou minéralogiques au niveau de l'espèce peuvent affecter la quantité d'écorce ciblée par les consommateurs, ce qui soutient l'hypothèse des nutriments et minéraux essentiels. Si c'était le seul facteur, nous nous attendrions à ce que l'écorce soit retirée en petites quantités uniquement si l'espèce possède de fortes concentrations du composé ciblé, ou si ces espèces sont capables de satisfaire les besoins alimentaires en petites quantités. D'autres recherches visant à évaluer le contenu nutritionnel et minéral de l'écorce chez toutes les espèces ciblées permettront d'affiner notre compréhension de ces résultats.

Conformément à l'hypothèse de l'automédication, les chimpanzés peuvent également cibler sélectivement les quantités d'écorce en fonction de la présence et de la densité des MPS médicinaux. Alors que les MPS peuvent avoir un impact négatif sur le bien-être des individus sains s'ils sont ingérés en grandes quantités (Forbey *et al.*, 2009), en quantités appropriées, certaines espèces peuvent apporter des bénéfices médicinaux au consommateur. Si c'est le cas, les personnes qui ciblent les écorces bioactives doivent le faire à la bonne dose - un contexte Boucles d'Or dans lequel ils ont besoin d'une quantité suffisante pour obtenir des avantages pharmacologiques tout en évitant les effets secondaires toxiques. L'écorce de plusieurs espèces ingérées par les chimpanzés (par exemple *A. boonei* et *A. toxicaria*) est traditionnellement considérée comme toxique par les habitants des villages autour de Budongo, mais elle est aussi couramment utilisée à petites doses comme médicament (E. Freymann, données non publiées). L'hypothèse de l'automédication est étayée par les tests de goût effectués sur les écorces mentionnées dans cette étude. Les espèces ayant les plus grandes quantités d'écorce ciblée (*F. mucoso*, *F. exasperata*, *F. variifolia*) avaient une saveur douce ou neutre, tandis que les espèces ayant les plus faibles quantités d'écorce ciblée (*A. boonei*, *A. zygia*, *A. glaberrima*) avaient un goût amer. L'amertume est un proxy couramment cité pour la densité de PSM et l'activité pharmacologique (Behrens *et al.*, 2018 ; Dragoş *et al.*, 2022 ; Ntie-Kang, 2019). Pour approfondir l'hypothèse de l'automédication, des tests systématiques de bioactivité devraient être menés sur des espèces sélectionnées afin de déterminer les propriétés pharmacologiques et les niveaux de toxicité à des quantités ciblées.

L'utilisation de la taille des bandes d'écorce et des morsures comme mesure de la matière ingérée présente des limites. De toute évidence, des facteurs morphologiques tels que le type d'écorce, son épaisseur ou sa propension à se déchirer en bandes intactes peuvent influencer les techniques nécessaires à l'exploitation de l'écorce, ce qui affecte les quantités ciblées. Cependant, si les caractéristiques morphologiques déterminent à elles seules les quantités d'écorce exploitées parmi les espèces d'arbres, en supposant que les avantages nutritifs, minéraux et médicinaux sont les mêmes, nous pourrions nous attendre à ce que les types d'écorce plus difficiles à déchirer soient évités au profit de ceux qui sont plus faciles à exploiter. Ce schéma serait

particulièrement prononcée si les types d'écorces les plus faciles à exploiter sont abondants dans le domaine vital. Comme les chimpanzés de Budongo semblent cibler les écorces difficiles à arracher comme *A. boonei*, nous suggérons que les différences dans les composés ciblés entre les espèces d'arbres doivent être une raison sous-jacente de la variation au niveau de l'espèce. D'autres études sont cependant nécessaires pour évaluer dans quelle mesure la taille de la morsure reflète la quantité réelle de composés consommés. Nous encourageons également les études de terrain sur les caractéristiques techniques de l'enlèvement de l'écorce par les chimpanzés et sur les traces indirectes laissées après l'utilisation de différentes techniques. Ces données seront importantes pour garantir la reproductibilité entre les sites.

Contrairement à la **prédiction 3**, les observations directes de l'alimentation par écorce révèlent que certaines écorces d'arbres sont prioritaires par rapport à des ressources de haute qualité. Nos observations d'individus donnant la priorité à certaines écorces par rapport à des fruits de base sont remarquables étant donné les techniques de traitement relativement énergivores requises pour la consommation d'écorces par rapport à celle de fruits. Le cas d'un juvénile de Sonso préférant l'écorce d'*A. boonei* à une ressource riche en protéines et en graisses comme la viande est également remarquable. L'ensemble de ces observations suggère que l'écorce n'est probablement pas ciblée uniquement pour les calories ou les protéines, ce qui remet en question les hypothèses de l'alimentation de secours et de l'arbre stressé.

Pourquoi les chimpanzés privilégient-ils parfois l'écorce par rapport à d'autres ressources précieuses? Nos observations suggèrent que la fonction adaptative de l'alimentation par écorce n'est pas toujours liée à la nutrition. Les écorces sélectionnées apportent probablement aux chimpanzés d'autres minéraux essentiels ou des bienfaits médicinaux que l'on ne trouve pas dans la viande ou les fruits.

Contrairement à la **prédiction 4**, les individus de Sonso se sont souvent aventurés bien au-delà de leur zone centrale pour ingérer de l'écorce. 21% de tous les cas d'ingestion d'écorce par les Sonso se sont produits en dehors du réseau, malgré la disponibilité des espèces ciblées dans le domaine vital et la zone centrale de la communauté. Cette tendance était particulièrement prononcée pour des espèces spécifiques telles que *C. patens* et *A. boonei*. L'importance de cette constatation est renforcée si l'on considère les faibles quantités d'*A. boonei* exploitées par bout (µ15,8 cm). Il semble peu plausible que les avantages nutritionnels de l'ingestion de quantités d'écorce d'*A. boonei* de la taille d'une bouchée l'emportent sur les coûts de déplacement associés ou justifient le risque de rencontres intergroupes, en particulier lorsque les fruits de base sont saisonnièrement abondants dans la zone de sécurité de l'aire centrale. Cette découverte remet encore plus en question la généralisation de l'hypothèse de la nourriture de repli pour expliquer l'alimentation par écorce chez toutes les espèces d'arbres, soulignant la nécessité d'une exploration espèce par espèce d'hypothèses alternatives.

A Waibira, les événements d'écorçage ne suivaient pas le même schéma spatial, la plupart des événements se produisant dans les blocs de la zone centrale fréquemment visités. Alors que nos premiers résultats suggèrent que les membres du groupe de Waibira ciblent de manière opportuniste les espèces d'arbres (par exemple, *C. alex-andri*) en fonction de l'abondance des espèces dans les blocs fréquentés, nous ne pouvons pas exclure la possibilité que le groupe fréquente ces blocs *en raison de* l'abondance des espèces d'écorces préférées. Une autre possibilité est que les événements d'écorçage hors réseau soient sous-estimés à Waibira, car les fourrés denses et les vallées le long des limites du réseau rendent les suivis focaux plus difficiles.

Les types d'habitat peuvent également avoir un impact sur la disponibilité et la croissance des espèces d'arbres. Par exemple, *A. boonei* et *C. patens* préfèrent tous deux les biomes tropicaux humides que l'on trouve généralement le long des rivières ou dans les marécages (POWO, 2023). Bien que cela puisse suggérer que les individus de Sonso se rendent dans des habitats spécifiques à la recherche de ces espèces, les données des transects ont révélé que les arbres d'*A. boonei* sont uniformément répartis dans la zone centrale de Sonso, s'étendant sur plusieurs hectares.

types d'habitats et d'altitudes. Bien qu'*A. boonei* puisse pousser à des densités plus élevées dans les régions forestières humides, l'accessibilité s'étend aux régions sèches et centrales dans le domaine vital de la communauté, et à proximité des zones centrales. La distribution de *C. patens* est moins bien établie car elle n'a pas été signalée le long des transects de Sonso. Néanmoins, il reste à établir si les chimpanzés montrent une préférence au sein des espèces d'arbres pour des arbres spécifiques, ou des arbres qui poussent dans des habitats spécifiques.

Pourquoi les chimpanzés de Sonso ont-ils une tendance disproportionnée à se nourrir d'écorce sur c e r t a i n e s espèces loin de leurs zones centrales ? L'hypothèse des nutriments et minéraux essentiels peut expliquer les schémas spatiaux d'écorçage de certaines espèces d'arbres. Des paysages ou des substrats spécifiques peuvent produire des plantes avec des concentrations accrues de certains minéraux (Reynolds *et al.*, 2009), ce qui a un impact sur les schémas de répartition des primates. Par exemple, les gorilles moun- tains (*gorilla beringei*) du Rwanda se rendent dans des zones subalpines et alpines éloignées pour accéder à deux espèces de plantes dont les noyaux sont riches en sodium (Grueter *et al.*, 2018). La même étude a révélé que les communautés de gorilles voisines risquent de se rendre dans des zones peuplées d'humains pour accéder à des écorces d'eucalyptus riches en sodium (*Eucalyptus* sp.).

Selon l'hypothèse de l'arbre stressé, l'histoire de vie d'un arbre, y compris le type d'habitat et le substrat dans lequel il pousse, peut modifier la composition chimique de son écorce (White, 2019). Les chimpanzés de Sonso peuvent donc également parcourir de longues distances pour se nourrir sélectivement d'arbres individuels qui ont été soumis à certaines conditions environnementales rares ou absentes dans leurs zones centrales. Par exemple, dans la communauté de Sonso, les événements d'écorçage sur le réseau impliquant *A. boonei* et *A. boonei* sont des exemples de la façon dont les chimpanzés de Sonso se nourrissent.

C. patens étaient fortement concentrés dans le bloc B-11, désigné comme une région marécageuse. Le sol argileux, caractéristique des habitats marécageux, est relativement rare dans le domaine vital de Sonso. Alors que l'hypothèse de l'arbre stressé soutient spécifiquement que le stress écologique, tel que le substrat, augmente la production de protéines des arbres (White, 2019), il est possible qu'il favorise également une production accrue de PSM médicinaux (par exemple, Ramakrishna & Rav- ishankar, 2011 ; Selmar, 2008 ; Selmar & Kleinwächter, 2013) améliorant la valeur médicinale de l'écorce. Si c'est le cas, le schéma spatial de l'alimentation des écorces pourrait également être expliqué par l'hypothèse de l'automédication.

Pour approfondir l'étude des schémas spatiaux de l'alimentation des écorces, il est essentiel de comparer la composition nutritionnelle, minéralogique et pharmacologique des échantillons prélevés dans divers types d'habitats. Les études futures devraient également chercher à déterminer si les incursions hors réseau sont spécifiquement entreprises pour se nourrir d'écorces ou si ce comportement s'aligne de manière opportuniste sur d'autres activités (par exemple, les patrouilles de délimitation ou l'exploitation d'autres ressources).

Dans l'ensemble, notre étude a identifié plusieurs espèces d'arbres qui ne répondent pas à une ou plusieurs des prédictions ci-dessus de l'hypothèse de la nourriture de secours. Il s'agit notamment d'*A. glaberrima*,

A. zygia, *C. millenii*, *F. saussureana*, *F. sur*, *S. myrtina*, *C. sylvaticus*, *C. patens*, et *A. boonei*. Nous proposons que l'alimentation par écorce d'*A. boonei*, qui ne répond pas à toutes les prédictions de l'hypothèse de la nourriture de repli, peut être mieux expliquée par l'hypothèse de l'automédication. Cette proposition est soutenue par plusieurs études in vitro et in vivo, passées en revue par Adotey *et al.* (2012), qui ont rapporté une forte activité pharmacologique chez les animaux de l'espèce *A. boonei*.

L'écorce d'*A. boonei*. Cette espèce est également connue pour ses usages ethnomédicaux répandus en Afrique de l'Est, traditionnellement utilisés pour traiter les infections bactériennes, les problèmes gastro-intestinaux, le paludisme, les morsures de serpent, l'asthme et les vertiges (Adotey *et al.*, 2012 ; Burkill *et*

al., 1995 ; Kokwaro, 2009). Cependant, l'identification des pathogènes ou des affections spécifiques à l'origine de l'ingestion de ces espèces par les chimpanzés de Budongo nécessite une étude plus approfondie. Les comportements de consommation d'écorce des chimpanzés peuvent fournir des informations précieuses sur le rôle joué par l'écorce et le cambium dans le régime alimentaire des premiers hominés. Grâce aux progrès rapides des méthodes zooarchéologiques, paléanthropologiques et paléobotaniques, nous pouvons désormais identifier des traces d'écorçage remontant au début de l'Holocène (Edvardsson *et al.*, 2021).

Les progrès des méthodologies morphométriques et d'apprentissage automatique, comme l'ont montré Luncz *et al.* (2022), pourraient également permettre d'identifier des techniques spécifiques d'exploitation de l'écorce dans les archives fossiles. Une étude plus approfondie des propriétés pharmacologiques des écorces consommées par les chimpanzés actuels pourrait également fournir des indications sur l'utilisation potentielle des plantes médicinales par nos ancêtres hominés. Cependant, nos découvertes soulignent la nécessité de faire preuve de prudence lors de l'interprétation des comportements d'écorçage des premiers hominés dans les archives fossiles. D'après les résultats obtenus dans deux communautés de chimpanzés et les rapports provenant d'autres sites et espèces de primates, il est probable que nos ancêtres se nourrissaient d'écorce pour diverses raisons, en particulier certaines écorces en des saisons, des quantités et des lieux spécifiques.

Conclusions

Nous avons réalisé un examen complet du rôle de l'écorce et du cambium dans le régime alimentaire des chimpanzés dans la forêt de Budongo en Ouganda. Nos résultats remettent en question l'hypothèse selon laquelle l'écorce des arbres, quelle que soit l'espèce, est un aliment de secours généralisé pour les chimpanzés en liberté. Nous préconisons plutôt une approche spécifique à l'espèce pour évaluer la fonction adaptative de l'alimentation par écorce et suggérons que cette approche pourrait être renforcée en étudiant les différences d'alimentation par écorce entre les arbres individuels ou entre les différents habitats. Plus généralement, nous proposons un changement dans la manière dont les primatologues évaluent la fonction adaptative de certains comportements alimentaires. Plutôt que de regrouper les aliments en fonction de la partie de la plante ou de la technique de transformation, nous soulignons l'importance d'étudier ces comportements au niveau de l'espèce, en tenant compte des caractéristiques taxonomiques, morphologiques, pharmacologiques et de l'histoire de la vie de l'espèce consommée. La poursuite de l'exploration de la fonction adaptative de l'écorçage sera cruciale pour la survie des primates qui nous sont apparentés. Alors que le climat se réchauffe et que les arbres autrefois communs se raréfient ou sont soumis à un stress écologique, une meilleure compréhension de la manière dont les chimpanzés exploitent les arbres de leurs habitats et des raisons qui les poussent à le faire pourrait permettre d'élaborer des stratégies de conservation. Nous encourageons donc vivement les collaborations avec les organismes de conservation et les agences gouvernementales pour veiller à ce que les espèces d'arbres utilisées pour l'écorçage soient protégées et restent disponibles dans les domaines vitaux des chimpanzés.

Informations complémentaires La version en ligne contient des informations complémentaires disponibles sur <https://doi.org/10.1007/s10764-024-00445-3>.

Remerciements Nous sommes reconnaissants à tous les collègues de terrain et au personnel travaillant avec les communautés Sonso et Wai-bira, notamment Chandia Bosco, Monday Mbotella Gideon, Adué Sam, Asua Jackson, Steven Mugisha, Atayo Gideon et Kizza Vincent, qui nous ont fourni des instructions et des conseils inestimables sur le terrain. Nous tenons également à remercier Moses Businge, chef de l'équipe de phénologie du BCFS, pour son aide dans les transects forestiers et l'identification des arbres. Nous remercions également la direction du BCFS et les autres chercheurs travaillant sur le site pour leur soutien, notamment David Eryenyu qui a facilité la collecte des données.

des données FAI, et Vernon Reynolds qui a fondé la station de terrain. Nous aimerions également remercier la Royal Zoological Society of Scotland, qui fournit le financement de base permettant à la station de fonctionner, ainsi que l'Uganda Wildlife Authority et l'Uganda National Council for Science and Technology, qui nous ont accordé une permission pour travailler dans le pays. Enfin, nous aimerions remercier Arran Davis et Sophie Berdugo pour leur aide dans la visualisation des données, Derry Taylor pour son soutien lors de la collecte des données, ainsi que les réviseurs et les éditeurs de l'IJP qui ont offert une vision importante et des commentaires sur le manuscrit. EF a été financée par le Keble College, Oxford, le Clarendon Fund, le British Institute of Eastern Africa et l'Explorers Club. CH et GB ont reçu un financement du 8e programme-cadre de l'Union européenne, Horizon 2020, dans le cadre de l'accord de subvention n° 802719.

Contribution de l'auteur L'étude a été conceptualisée, développée, conçue et mise en place par EF. Les données ont été collectées pendant la période d'étude par EF avec le soutien de GM, ERY et DS. Les données à long terme ont été collectées par le personnel de terrain de la station de recherche entre 2008 et 2021. L'analyse des données a été réalisée par EF, avec l'aide de GB pour l'analyse spatiale et de SO pour le test de corrélation de Pearson. La rédaction et la préparation du projet original ont été effectuées par EF. Le manuscrit a été revu et corrigé par EF, SC, MAH, CH, GB et KZ. EF a obtenu un financement par le biais de bourses de recherche. EF a été supervisée par SC, MAH et CH. Tous les auteurs ont lu et approuvé le manuscrit final.

Disponibilité des données Les données sur l'alimentation des écorces utilisées dans cette étude sont disponibles sur GitHub (<https://github.com/Wild-Minds/Bark-feeding>). D'autres données vidéo sont disponibles auprès de l'auteur correspondant sur demande raisonnable.

Déclarations

Conflit d'intérêts Les auteurs déclarent ne pas avoir de conflit d'intérêts.

Déclaration d'inclusion et de diversité Plusieurs auteurs de cette étude sont originaires du lieu géographique où la recherche a été entreprise et ont participé activement à la conception, à l'élaboration, à la collecte des données, à l'analyse et/ou à l'interprétation des résultats de l'étude.

Libre accès Cet article est placé sous licence Creative Commons Attribution 4.0 International License, qui permet l'utilisation, le partage, l'adaptation, la distribution et la reproduction sur tout support ou dans tout format, à condition de mentionner les auteurs originaux et la source, de fournir un lien vers la licence Creative Commons et d'indiquer si des modifications ont été apportées. Les images ou autres éléments de tiers figurant dans cet article sont inclus dans la licence Creative Commons de l'article, sauf indication contraire dans la ligne de crédit de l'élément. Si le matériel n'est pas inclus dans la licence Creative Commons de l'article et que l'usage que vous souhaitez en faire n'est pas autorisé par la loi ou dépasse l'usage autorisé, vous devez obtenir l'autorisation directement auprès du détenteur des droits d'auteur. Pour consulter une copie de cette licence, visitez le site <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

Références

- Adotey, J. P., Adukpo, G. E., Opoku Boahen, Y., & Armah, F. A. (2012). Une revue de l'ethnobotanique et de l'importance pharmacologique d'*Alstonia boonei* De Wild (Apocynaceae). *ISRN Pharmacol*, 2012, 587160. <https://doi.org/10.5402/2012/587160>
- Andreev, A. (1988). Le cycle décennal du tétras des saules de la basse Kolyma. *Oecologia*, 76, 261-267. <https://doi.org/10.1007/BF00379960>
- Au, J., Youngentob, K. N., Clark, R. G., Phillips, R. et Foley, W. J. (2017). La mastication de l'écorce révèle une limitation nutritive des feuilles pour un folivore spécialisé. *Journal of Mammalogy*, 98(4), 1185-1192. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx045>
- Badihi, G., Bodden, K., Zuberbühler, K., Samuni, L. et Hobaiter, C. (2022). Flexibility in the social structure of male chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo Forest Uganda. *Royal Society Open Science*, 9(9), 220904. <https://doi.org/10.1098/rsos.220904>

- Beeson, M. (1987). The origins of bark-stripping by blue monkeys (*Cercopithecus mitis*) : Implications for management. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 91(3), 265-291. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1987.tb01511.x>
- Behrens, M., Gu, M., Fan, S., Huang, C. et Meyerhof, W. (2018). Les substances amères des plantes utilisées dans la médecine traditionnelle chinoise exercent une activation biaisée des récepteurs humains du goût amer. *Chemical Biology & Drug Design*, 91(2), 422-433. <https://doi.org/10.1111/cbdd.13089>
- Brockley, R. P. et Elmes, E. (1987). Barking damage by red squirrels in juvenile-spaced lodgepole pine stands in south-central British Columbia. *The Forestry Chronicle*, 63(1), 28-31. <https://doi.org/10.5558/tfc63028-1>
- Burkill, H. M., Dalziel, J. M., & Hutchinson, J. (1995). The useful plants of west tropical Africa. Dans *The useful plants of west tropical Africa, Vols. 1-3* (2e éd.). Jardins botaniques royaux, Kew.
- Calenge, C. (2020). *adehabitator* (p. Version 0.4.18.). p. Version 0.4.18.
- Campbell-Smith, G., Campbell-Smith, M., Singleton, I. et Linkie, M. (2011). Raiders of the lost bark : Orangutan foraging strategies in a degraded landscape (Stratégies de recherche de nourriture des orangs-outans dans un paysage dégradé). *PLoS ONE*, 6(6), e20962. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020962>
- Ciani, A. C., Martinoli, L., Capiluppi, C., Arahou, M. et Mouna, M. (2001). Effects of water availability and habitat quality on bark-stripping behavior in barbary macaques. *Conservation Biology*, 15(1), 259-265. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.99019.x>
- Di Bitetti, M. S. (2019). Primates écorçant les arbres dans les plantations forestières - Une revue. *Forest Ecology and Management*, 449, 117482. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117482>
- Dragoş, D., Petran, M., Gradinaru, T.-C., & Gilca, M. (2022). Phytochemicals and Inflammation : Is Bitter Better ? *Plants*, Vol. 11. <https://doi.org/10.3390/plants11212991>
- Eberhardt, L. S. (2000). Use and selection of sap trees by Yellow-bellied Sapsuckers. *The Auk*, 117(1), 41-51. <https://doi.org/10.1093/auk/117.1.41>
- Edvardsson, J., Magnell, O., Hansson, A., Linderson, H., Sjöström, A. et Nilsson, B. (2021). Early Holocene bark-stripping damages as an indicator of large herbivores : Evidence from a submerged Mesolithic landscape in the Haväng area, southern Baltic basin. *The Holocene*, 31(11-12), 1670-1680. <https://doi.org/10.1177/09596836211033213>
- Eggeling, W. J. (1947). Observations on the ecology of the Budongo rain forest, Uganda. *The Journal of Ecology*, 20-87.
- Erasmus, D. (1993). *Damage by baboons to pine plantations in South Africa : with special reference to the ecology of three troops of baboons in the Western Cape* (Stellenbosch : Stellenbosch University). <http://hdl.handle.net/10019.1/57890>
- Erb, M. et Kliebenstein, D. J. (2020). Les métabolites secondaires des plantes en tant que défenses, régulateurs et métabolites primaires : The Blurred Functional Trichotomy. *Plant Physiology*, 184(1), 39-52. <https://doi.org/10.1104/pp.20.00433>
- Faber, W. E. (1996). Bark stripping by moose on young *Pinus sylvestris* in south-central Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 11(1-4), 300-306. <https://doi.org/10.1080/02827589609382939>
- Falótico, T., Siqueira, J. O., & Ottoni, E. B. (2017). Digging up food : Excavation stone tool use by wild des singes capucins. *Scientific Reports*, 7(1), 6278. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06541-0>
- Forbey, J. S., Harvey, A. L., Huffman, M. A., Provenza, F. D., Sullivan, R. et Tasdemir, D. (2009). Exploitation des métabolites secondaires par les animaux : Une réponse aux défis homéostatiques. *Integrative and Comparative Biology*, 49(3), 314-328. <https://doi.org/10.1093/icb/046>
- Ghai, R. R., Fugère, V., Chapman, C. A., Goldberg, T. L., & Davies, T. J. (2015). Sickness behaviour associated with non-lethal infections in wild primates (Comportement de maladie associé à des infections non mortelles chez les primates sauvages). *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 282(1814), 1-8. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1436>
- Gottesfeld, L. M. J. (1992). The importance of bark products in the aboriginal economies of northwestern British Columbia, Canada. *Economic Botany*, 148-157. <https://doi.org/10.1007/BF02930629>
- Grueter, C. C., Wright, E., Abavandimwe, D., Ortmann, S., Mudakikwa, A., Musana, A., ... Robbins, M. M. (2018). Going to extremes for sodium acquisition : use of community land and high-altitude areas by mountain gorillas *Gorilla beringei* in Rwanda. *Biotropica*, 50(5), 826-834. <https://doi.org/10.1111/btp.12598>
- Hanya, G., Kiyono, M., Yamada, A., Suzuki, K., Furukawa, M., Yoshida, Y. et Chijiwa, A. (2006). La densité des macaques japonais est déterminée non seulement par l'abondance de la nourriture annuelle, mais aussi par la qualité de la nourriture de repli : Evidence from seasonal variations in home range size. *Primates*, 47(3), 275-278. <https://doi.org/10.1007/s10329-005-0176-2>
- Harrison, M. E. et 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>

- Hedges, S. McGrew, W. C. (2012). Aspects écologiques de l'insectivorie des chimpanzés dans la forêt de Budongo, Ouganda : *Pan Africa News, Vol.19*(1). Consulté sur le site <http://hdl.handle.net/2433/157937>
- Henry, A. G., Ungar, P. S., Passey, B. H., Sponheimer, M., Rossouw, L., Bamford, M., ... Berger, L. (2012). Le régime alimentaire d'*Australopithecus sediba*. *Nature, 487*(7405), 90-93. <https://doi.org/10.1038/nature11185>
- Hobaiter, C., Samuni, L., Mullins, C., Akankwasa, W. J., & Zuberbühler, K. (2017). Variation in hunting behaviour in neighbouring chimpanzee communities in the Budongo forest Uganda (Variation du comportement de chasse dans des communautés de chimpanzés voisins dans la forêt de Budongo). *Plos One, 12*(6), e0178065-e0178065. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178065>
- Huffman, M. A. (1997). Preuves actuelles de l'automédication chez les primates : A multidisciplinary perspective. *American Journal of Physical Anthropology, 104*(S25), 171-200. [https://doi.org/10.1002\(sici\)1096-8644\(1997\)25+%3c171::aid-ajpa%3e3.3.co;2-k](https://doi.org/10.1002(sici)1096-8644(1997)25+%3c171::aid-ajpa%3e3.3.co;2-k)
- Jiang, Z., Ueda, H., Kitahara, M. et Imaki, H. (2005). Bark stripping by sika deer on veitch fir related to stand age, bark nutrition, and season in northern Mount Fuji district, central Japan. *Journal of Forest Research, 10*(5), 359-365. <https://doi.org/10.1007/s10310-005-0155-x>
- Kaur, T., Singh, J., Tong, S., Humphrey, C., Clevenger, D., Tan, W., ... Nishida, T. (2008). Descriptive epidemiology of fatal respiratory outbreaks and detection of a human-related metapneumovirus in wild chimpanzees (Pan troglodytes) at Mahale Mountains National Park, Western Tanzania. *American Journal of Primatology, 70*(8), 755-765. <https://doi.org/10.1002/ajp.20565>
- Klich, D. (2017). Décapage sélectif de l'écorce de diverses espèces d'arbres par des chevaux polonais en relation avec la détachabilité de l'écorce. *Forest Ecology and Management, 384*, 65-71. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.019>
- Kokwaro, J. O. (1976). *Medicinal plants of East Africa (Plantes médicinales d'Afrique de l'Est)*. Extrait de <https://books.google.co.uk/books?id=msyHLY0dhPwC>
- Krief S. (2003). *Métabolites secondaires des plantes et comportement animal : surveillance sanitaire et observations de l'alimentation de chimpanzés (pan troglodytes schweinfurthii) en ouganda : activités biologiques et étude chimique de plantes consommées* (Museum national d'histoire naturelle). Extrait de <https://theses.hal.science/tel-00006170>
- Krief, S., Wrangham, R. W. et Lestel, D. (2006). Diversity of items of low nutritional value ingested by chimpanzees from Kanyawara, Kibale National Park, Uganda : Un exemple de l'étho-éthnologie des chimpanzés. *Social Science Information, 45*(2), 227-263. <https://doi.org/10.1177/0539018406063642>
- Laden, G., & Wrangham, R. (2005). The rise of the hominids as an adaptive shift in fallback foods : Plant underground storage organs (USOs) and australopithecine origins. *Journal of Human Evolution, 49*(4), 482-498. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.05.007>
- Lapuenta, J., Arandjelovic, M., Kühn, H., Dieguez, P., Boesch, C., & Linsenmair, K. E. (2020). Sustainable Peeling of Kapok Tree (Ceiba pentandra) Bark by the Chimpanzees (Pan troglodytes verus) of Comoé National Park, Ivory Coast. *International Journal of Primatology, 41*(1), 1-15. <https://doi.org/10.1007/s10764-020-00152-9>
- Levia, D. F. et Herwitz, S. R. (2005). Interspecific variation of bark water storage capacity of three deciduous tree species in relation to stemflow yield and solute flux to forest soils. *CATENA, 64*(1), 117-137. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2005.08.001>
- Luncz, L. V., Braun, D. R., Marreiros, J., Bamford, M., Zeng, C., Pacome, S. S., ... Carvalho, S. (2022). L'analyse des outils en bois des chimpanzés fait progresser l'identification de la technologie percussive. *IScience, 25*(11), 105315. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.105315>
- MacKinnon, K., Riley, E., Garber, P., Setchell, J., & Fernandez-Duque, E. (2014). *Code de bonnes pratiques pour la primatologie de terrain*. <https://doi.org/10.13140/2.1.2889.1847>
- Marshall, A. J., Boyko, C. M., Feilen, K. L., Boyko, R. H. et Leighton, M. (2009). Defining fallback foods and assessing their importance in primate ecology and evolution (Définir les aliments de repli et évaluer leur importance dans l'écologie et l'évolution des primates). *American Journal of Physical Anthropology, 140*(4), 603-614. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21082>
- Martínez-Íñigo, L., Baas, P., Klein, H., Pika, S. et Deschner, T. (2021). Home range size in central chimpanzees (Pan troglodytes troglodytes) from Loango National Park, Gabon. *Primates : Journal of Primatology, 62*(5), 723-734. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00927-5>
- Mori, E., Mazzoglio, P. J., Rima, P. C., Aloise, G., & Bertolino, S. (2016). Dégâts d'écorçage par *Callosciurus finlaysonii* introduit en Italie. *Mammalia, 80*(5), 507-514. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2015-0107>
- Ndagurwa, H. G. T. T. (2013). Bark stripping by chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*) as a possible prophylactic measure in a pine plantation in eastern Zimbabwe. *African Journal of Ecology, 51*(1), 164-167. <https://doi.org/10.1111/aje.12001>

- Newton-Fisher, N. E. (1999). The diet of chimpanzees in the Budongo Forest Reserve Uganda. *African Journal of Ecology*, 37(3), 344-354. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.1999.00186.x>
- Nichols, C. P., Drewe, J. A., Gill, R., Goode, N. et Gregory, N. (2016). Un nouveau mécanisme causal pour l'écorçage de l'écureuil gris : The Calcium Hypothesis. *Forest Ecology and Management*, 367, 12-20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.02.021>
- Niklasson, M., Zackrisson, O., & Östlund, L. (1994). A dendroecological reconstruction of use by Saami of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) inner bark over the last 350 years at Sädvajaure N. Sweden. *Veg- etation History and Archaeobotany*, 3, 183-190. <https://doi.org/10.1007/BF00202025>
- Nishida, T. (1976). The bark-eating habits in primates, with special references to their status in the diet of wild chimpanzees (Les habitudes alimentaires des primates en matière d'écorce, avec des références spéciales à leur statut dans le régime alimentaire des chimpanzés sauvages). *Folia Primatologica ; International Journal of Primatology*, 25(4), 277-287. <https://doi.org/10.1159/000155720>
- Ntie-Kang, F. (2019). *Rôle mécaniste des principes amers d'origine végétale et prédiction de l'amertume pour les études de produits natu- ral II : outils de prédiction et études de cas.* 4(8). <https://doi.org/10.1515/psr-2019-0007>
- Okecha, A. A., & Newton-Fisher, N. E. (2006). *The Diet of Olive Baboons (Papio anubis) in the Budongo Forest Reserve, Uganda BT - Primates of Western Uganda* (N. E. Newton-Fisher, H. Notman, J. D. Paterson, & V. Reynolds, Eds.). https://doi.org/10.1007/978-0-387-33505-6_4
- Östlund, L., Ahlberg, L., Zackrisson, O., Bergman, I. et Arno, S. (2009). Bark-peeling, Food Stress and Tree Spirits - the Use of Pine Inner Bark for Food in Scandinavia and North America (Écorçage, stress alimentaire et esprits des arbres - l'utilisation de l'écorce intérieure du pin pour l'alimentation en Scandinavie et en Amérique du Nord). *Journal of Ethnobiology*, 29(1), 94-112. <https://doi.org/10.2993/0278-0771-29.1.94>
- Pakkala, T., Kouki, J., Piha, M. V. et Tiainen, J. (2017). La sève du phloème dans les pins sylvestres endommagés par le feu fournit des opportunités instantanées de recherche de nourriture pour les pies tridactyles *Picoides tridactylus* : Sav i floemet hos brandskadade tallar ger omedelbart tillgång till föda för tretåiga hackspettar *Picoides tridactylus*. *Ornis Svecica*. <https://doi.org/10.34080/os.v27.19568>
- Pebsworth, P., Krief, S. et Huffman, M. A. (2006). The Role of Diet in Self-Medication Among Chim- panzees in the Sonso and Kanyawara Communities, Uganda. *Primates of Western Uganda*, 105-133. https://doi.org/10.1007/978-0-387-33505-6_7
- Plantes du monde en ligne. (2023). Consulté le 4 juillet 2023 sur le site web des Jardins botaniques royaux de Kew : <http://www.plantsoftheworldonline.org>
- Pruetz, J. D. (2006). Feeding ecology of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Sen- egal. In C. Boesch, G. Hohmann, & M. M. Robbins (Eds.), *Feeding Ecology in Apes and Other Primates*. Cambridge : Cambridge University Press Cambridge.
- Pulliainen, E. et Tunkkari, P. S. (1987). Winter diet, habitat selection and fluctuation of a mountain hare *Lepus timidus* population in Finnish Forest Lapland. *Ecography*, 10(4), 261-267. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1987.tb00767.x>
- Ramakrishna, A. et Ravishankar, G. A. (2011). Influence des signaux de stress abiotique sur les métabolites secondaires des plantes. *Plant Signaling & Behavior*, 6(11), 1720-1731. <https://doi.org/10.4161/psb.6.11.17613>
- Reynolds, L. B. A. F. V., Reynolds, V., Goodall, J., & Press, O. U. (2005). *Les chimpanzés de la forêt de Budongo : Ecology, Behaviour and Conservation*. Extrait de <https://books.google.co.uk/books?id=NnwSDAAAQBAJ>
- Reynolds, V., Lloyd, A. W., Babweteera, F. et English, C. J. (2009). Decaying *Raphia farinifera* palm trees provide a source of sodium for wild chimpanzees in the budongo forest Uganda. *Plos ONE*, 4(7), 1-5. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006194>
- Rogers, M. E., Tutin, C. E. G., Williamson, E. A., Parnell, R. J., Voysey, B. C., & Fernandez, M. (1994). Seasonal feeding on bark by gorillas : An unexpected keystone food ? In B. Thierry, J. R. Anderson, J. J. Roeder, & N. Herrenschmidt (Eds.), *Current primatology* (pp. 37-43). Université Louis Pasteur. Rousi, M., Häggman, J., & Bryant, J. P. (1987). The effect of bark phenols upon mountain hare barking of winter-dormant Scots pine. *Ecography*, 10(1), 60-64. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1987.tb00739.x>
- Sandgathe, D. M. et Hayden, B. (2003). Les Néandertaliens mangeaient-ils de l'écorce interne ? *Antiquity*, 77(298), 709-718. <https://doi.org/10.1017/S0003598X00061652>
- Schober, P., Boer, C., & Schwarte, L. A. (2018). Coefficients de corrélation : Utilisation et interprétation appropriées. *Anesthesia & Analgesia*, 126(5). Consulté sur https://journals.lww.com/anesthesia-analgesia/fulltext/2018/05000/correlation_coefficients_appropriate_use_and.50.aspx.
- Selmar, D. (2008). Potentiel du stress salin et de la sécheresse pour augmenter les composés secondaires pharmaceutiques significatifs dans les plantes. *Landbauforschung Volkenrode*, 58(1/2), 139.
- Selmar, D. et Kleinwächter, M. (2013). Le stress augmente la synthèse des produits secondaires des plantes : The Impact of Stress-Related Over-Reduction on the Accumulation of Natural Products. *Plant and Cell Physiology*, 54(6), 817-826. <https://doi.org/10.1093/pcp/ptc054>

- Seryodkin, I. V., Zakharenko, A. M., Dmitrenok, P. S., & Golokhvast, K. S. (2017). Biochemical Content of Cambium of *Abies nephrolepis* Eaten by Bears on the Far East of Russia (Contenu biochimique du cambium d'*Abies nephrolepis* mangé par les ours dans l'Extrême-Orient de la Russie). *Biochemistry Research International*, 2017, 3020571. <https://doi.org/10.1155/2017/3020571>
- Synnott, T. (1985). *A checklist of the flora of Budongo For ; Uganda ; with notes on ecology and phenology*. Dept. of Forestry, Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford.
- Tweheyo, M., Lye, K. A., & Weladji, R. B. (2004). Chimpanzee diet and habitat selection in the Budongo Forest Reserve Uganda (Régime alimentaire des chimpanzés et sélection de l'habitat dans la réserve forestière de Budongo, Ouganda). *Forest Ecology and Management*, 188(1), 267-278. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.028>
- Van Lawick-Goodall, J. (1968). The Behaviour of Free-living Chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour Monographs*, 1, 161-192. [https://doi.org/10.1016/S0066-1856\(68\)80003-2](https://doi.org/10.1016/S0066-1856(68)80003-2)
- Villioth, J. (2018). *L'écologie de la recherche de nourriture de deux communautés voisines de chimpanzés de Budongo*. Forest (Université du Kent / Université de Neuchâtel). Extrait de <https://kar.kent.ac.uk/id/eprint/77551>
- White, P. J. (2012). Long-distance Transport in the Xylem and Phloem. In P. Marschner (Ed.), *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants (Third Edition)* (pp. 49-70). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384905-2.00003-0>
- White, T. C. R. (1984). The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63(1), 90-105. <https://doi.org/10.1007/BF00379790>
- White, T. C. R. (2015). Les épidémies de coléoptères mangeurs de cambium sont-elles générées par le phloème amélioré sur le plan nutritionnel des arbres stressés par la sécheresse ? *Journal of Applied Entomology*, 139(8), 567-578. <https://doi.org/10.1111/jen.12195>
- White, T. C. R. (2019). La cause du décapage de l'écorce des jeunes arbres de plantation. *Annales des sciences forestières*, 76(4), 105. <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0888-x>
- Wood, B. et Strait, D. (2004). Patterns of resource use in early Homo and Paranthropus. *Journal of Human Evolution*, 46(2), 119-162. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2003.11.004>

Auteurs et affiliations

E. Freymann¹  - G. Badihi²  - C. Hobaiter^{2,4}  - M. A. Huffman^{3,5}  - G. Muhumuza⁴ - S. Orbell¹⁰  - D. Sempebwa^{4,6}  - E. Robert Yikii⁴ - K. Zuberbühler^{4,7}  - S. Carvalho^{1,8,9} 

✉ E. Freymann elodie.freymann@anthro.ox.ac.uk

¹ Primate Models for Behavioural Evolution Lab, Institute of Human Sciences, Department of Anthropology and Museum Ethnography, University of Oxford, 64 Banbury Road, Oxford OX2 6PN, UK

² Wild Minds Lab, École de psychologie et de neurosciences, Université de St Andrews, St Andrews, Royaume-Uni

³Centre de recherche sur la faune sauvage, Campus Inuyama, Université de Kyoto, Inuyama, Japon

⁴ Budongo Conservation Field Station, Masindi, Ouganda

⁵ Institut de médecine tropicale, Université de Nagasaki, Nagasaki, Japon

⁶Université tchèque des sciences de la vie de Prague, Prague, République tchèque

⁷ Département de cognition comparée, Institut de biologie, Université de Neuchâtel, Neuchâtel, Suisse

⁸Centre interdisciplinaire d'archéologie et d'évolution du comportement humain, Université de l'Algarve, Faro, Portugal

⁹Parc national de Gorongosa, Sofala, Mozambique

¹⁰ Département des matériaux, Université d'Oxford, Oxford, Royaume-Uni