



HAL
open science

Interactions bonobos-habitats-humains : habitude, écologie, santé et conservation

Victor Narat

► **To cite this version:**

Victor Narat. Interactions bonobos-habitats-humains : habitude, écologie, santé et conservation. Biodiversité et Ecologie. Muséum National d'Histoire Naturelle, 2014. Français. NNT: . tel-02159268

HAL Id: tel-02159268

<https://hal.science/tel-02159268>

Submitted on 18 Jun 2019

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

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

MUSEUM NATIONAL



D'HISTOIRE NATURELLE

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

Année 2014

N°attribué par la bibliothèque

□□□□□□□□□□

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE

NATURELLE

Spécialité : Eco-éthologie

Présentée et soutenue publiquement par

Victor NARAT

Le 11 décembre 2014

**Interactions bonobos-habitats-humains :
habitation, écologie, santé et conservation**

Sous la direction de :

Bruno SIMMEN, Sabrina KRIEF et Richard DUMEZ

JURY

M. Tetsuro MATSUZAWA	Professeur, Primate Research Institute, Kyoto (Japon)	Rapporteur
Mme Barbara FRUTH	Professeure, Max Planck Institute, Leipzig (Allemagne)	Rapporteuse
Mme Nelly MENARD	Directrice de Recherche, CNRS, Rennes (France)	Présidente
M. Jacques GUILLOT	Professeur, ENV d'Alfort, Maisons-Alfort (France)	Examinateur
M. Richard DUMEZ	Maître de Conférence, MNHN, Paris (France)	Co-directeur
Mme Sabrina KRIEF	Maître de Conférence, MNHN, Paris (France)	Co-directrice
M. Bruno SIMMEN	Directeur de recherche, CNRS, Paris (France)	Directeur

Remerciements

En premier lieu, j'exprime ma profonde gratitude aux Professeurs Tetsuro Matsuzawa et Barbara Fruth pour avoir acceptés d'être rapporteurs de ce travail, c'est un grand honneur qu'ils fassent parties de ce jury.

Sincères remerciements à Nelly Ménard, Directrice de Recherche, pour ses précieux conseils lors des comités de thèse et avoir accepté de faire partie de ce jury en tant qu'examinatrice ainsi qu'au Professeur Jacques Guillot pour ses conseils en parasitologie, pour m'avoir accueilli au département de parasitologie de l'ENVA et avoir accepté d'être examinateur de ce travail.

Je remercie Bruno Simmen pour avoir assuré la direction de cette thèse ainsi que Richard Dumez pour ses conseils en ethnoécologie, en rédaction et avoir accepté de codiriger cette thèse. J'exprime ma plus profonde gratitude à Sabrina Krief pour m'avoir soutenu depuis le début de ce projet, pour sa disponibilité, la qualité de ses nombreux conseils et de son encadrement en tant que co-directrice, et pour son engagement dans la conservation des grands singes.

Je remercie également Patrick Duncan pour ses conseils lors des comités de thèse.

Un très grand merci à Jean Christophe Bokika Ngawolo, président du comité exécutif de Mbou-Mon-Tour, pour son accueil depuis la première mission en RDC en 2008, l'intensité de son engagement pour œuvrer pour la conservation des bonobos et pour tout ce qu'il m'a appris.

Toute ma gratitude à Flora Pennec pour notre collaboration débutée en 2011, pour tout ce qu'elle a apporté à ce travail, qui n'aurait pas eu la même dimension sans elle et pour tous ces moments passés ensemble à Mamuene et ailleurs.

Merci au Ministère de l'Environnement, Conservation, Nature et Tourisme de la RDC pour nous avoir toujours reçu et nous avoir permis d'effectuer nos recherches.

Je remercie le Professeur Luboya pour les échanges que nous avons eu depuis 2008, pour m'avoir permis de présenter mes travaux à ses étudiants et pour son implication dans la formation des vétérinaires congolais en tant que vice-doyen de la faculté vétérinaire de l'Université de Kinshasa.

Je remercie également l'ensemble des membres de Mbou-Mon-Tour et plus particulièrement Collette Bolingo, présidente du comité administratif, Michel, Gustave, Marc, Claude et Claude Keboy. Une mention spéciale pour Dieudonné Mangala, chargé des relations publiques de Mbou-Mon-Tour, expert de Kinshasa sans qui nos séjours dans cette ville n'auraient pas été aussi simples.

Je remercie très sincèrement les chefs de terres coutumiers du Territoire de Bolobo impliqués dans la conservation et particulièrement le chef d'Embirima pour son engagement et nous avoir permis de travailler dans la forêt de Manzano. Aux chefs de Mbee, de Nkala, de Bodzuna, de Mpelu, de Makaa et de Nko pour leur engagement dans la conservation communautaire avec Mbou-Mon-Tour. J'ai également eu l'honneur de pouvoir échanger avec deux chefs importants aujourd'hui disparus : André Mafinsina, chef de Mpelu et Ndunyama, chef de Nko. Ils font partis du socle de ce projet.

J'exprime aussi ma plus grande reconnaissance aux assistants scientifiques Blanchard Bongwana, Debaba Munzi, et particulièrement à Osa Otsiu Epany et à Mozungo Ngofuna pour m'avoir appris tant de choses sur la forêt et qui continuent à collecter les données de long terme. Ce travail n'aurait pas été possible sans leur implication.

Merci également aux pisteurs d'Embirima (Nioka, Beku, Zado, Mavuba, Boba et Wazi) et de Nzi-a-Nzi (Mampuya, Karamba, Montana et Meda) ainsi que ceux des autres sites : Nkala, Mpelu, Bodzuna, Makaa, Mbee et Mbomindzuli.

Je remercie aussi le Préfet de Tshumbiri pour son accueil à chaque mission, sa disponibilité et pour nous avoir régulièrement aidé dans les moments difficiles ainsi que Solange.

Une mention spéciale pour les habitants de Mamuene pour nous avoir si bien accueillis et pour tous ces moments passés ensemble : Bena, Elasa, Susu, Micheline, Joli, Manzo, Anidole, Bodralie, Christophe, Clairette, et à Grewa qui nous a malheureusement quitté beaucoup trop tôt.

Un très grand merci à Djonolo pour avoir toujours été disponible et pour sa bonne cuisine. Les missions n'auraient pas pu se passer si bien sans lui.

Je remercie tous les habitants d'Embirima et particulièrement Ley pour son accueil et pour nous avoir soutenu et aidé tout au long de ce travail, Georges pour m'avoir accompagné en tant que traducteur et pour les nombreux échanges que nous avons eu, Zeliba pour nous avoir accueilli dans sa maison en 2010, Maylord sans qui l'accès au crédit téléphonique et au réseau aurait été plus compliqué, le pasteur et sa femme pour nous avoir toujours accueilli et pour les nombreux fruits que nous avons mangés grâce à eux.

Merci aux habitants de Nkala pour l'accueil qu'ils nous ont toujours faits, et particulièrement à Gaspard, Paulin, Fido et à Jacques qui nous a malheureusement quitté. Merci également à Sam et Felly. Merci au Préfet de Nko pour m'avoir accueilli lors de mes entretiens dans ce village ainsi qu'à l'assistant médical du dispensaire de Nko et son équipe. Je remercie les habitants de Bodzuna pour m'avoir accueilli en 2012 et particulièrement Binama et les pisteurs ainsi que le Directeur Mami pour son accueil et Rigain pour avoir été mon traducteur lors des entretiens dans ce village.

Je remercie sincèrement Sophie Lafosse pour m'avoir aidé et m'avoir formé pour les analyses de biologie moléculaire.

Merci à Claude-Marcel et Annette Hladik pour leurs conseils et le partage de leurs expériences, ainsi qu'à l'ensemble des membres de l'UMR 7206 pour tout ce qu'ils ont pu m'apporter que ce soit lors de séminaires ou des pots en salle Chevalier, sûrement un des hauts lieux de la pratique de l'interdisciplinarité ! Et plus particulièrement à Serge Bahuchet et Evelyne Heyer pour la manière dont ils favorisent tous ces échanges formels ou non. Je remercie aussi Florence et Taouès pour leur disponibilité et m'avoir appris de nombreuses choses indispensables sur l'administration ainsi que Sylvie et Farida.

Merci également à Hélène Pagézy pour les quelques discussions partagées sur le Lac Tumba et la RDC que nous n'avons malheureusement pas pu poursuivre.

Je remercie Jean Michel Krief pour ses nombreux conseils toujours utiles et pour ces bons moments passés ensemble à Paris mais aussi à Sebitoli et à Mamuene.

Merci à Radia Guechi pour son accueil au département de parasitologie de l'ENVA.

Je remercie Coralie Martin, Adélaïde Nieguitsila et Emilie Lefoulon pour leurs conseils en parasitologie.

Sincères remerciements aux personnes ayant soutenu matériellement et financièrement ce travail : Alain Gaulier et l'association Pathologie, Cytologie et Développement pour nous avoir fourni deux microscopes et pour leur engagement dans l'équipement des laboratoires médicaux et la formation du personnel dans de nombreux pays ; la Société des Amis du Muséum, la Société Française d'Ecologie et la Fondation Nature et Découverte. Merci également à la Société Francophone de Primatologie pour m'avoir soutenu en 2009 et en 2013 dans ce projet, pour l'ensemble de ses actions en faveur des échanges entre scientifiques travaillant avec des primates et pour ce merveilleux colloque organisé à Kinshasa en 2013 !

Je remercie également chaleureusement tous les membres de l'association Bonobo Eco pour leur soutien indispensable.

Un grand merci à Shelly pour ses nombreux et précieux conseils qui m'ont été très utiles tout au long de ce travail et pour tous les moments partagés à Paris mais aussi à Mamuene et Hanoi !

Merci à Marie et Sarah pour leur soutien et notre travail d'équipe qui est vraiment passionnant ! Et bien sûr pour tous les moments qui ne sont pas du travail !

Merci à Louis pour ces moments partagés à MMT et à Paris et toutes nos discussions qui ont également nourri ma réflexion.

Merci à Antoine de m'avoir accompagné en RDC en 2010 pour le début de l'étude pilote dans des conditions pas toujours simples, pour son travail de relecture et pour tous les moments passés ensemble.

Je remercie Julien pour nos discussions qui m'ont toujours permis d'avancer dans ma réflexion.

Merci aux amis qui m'ont toujours soutenu : Bram, Stéphane et Carolin, Grand et Nasta, Olivier et Chloé, Mini, Jojo.

Merci à Manu pour les bons moments partagés autour d'une bonne table et pour me faire découvrir Paris différemment.

Je remercie sincèrement Pauline Pauget pour ce que nous avons vécu ensemble et pour ce que nous avons partagé lors de la création de l'association et de la première mission en RDC en 2008.

Merci également à Pauline Cantet pour ce que nous avons partagé et pour m'avoir toujours soutenu dans mes choix professionnels, pas toujours faciles à suivre.

Enfin, tous mes remerciements à mes parents qui m'ont soutenu depuis le début malgré des moments pas toujours faciles lors de mes missions, à ma sœur pour nos discussions et la façon dont à sa manière elle a aussi participé à cette réflexion. A Guillaume pour m'avoir orienté lorsque j'étais au lycée vers les études vétérinaires, ainsi qu'à Antoine, Zélia et Simon pour les bons moments passés ensembles lors des repas de familles. Merci à Martine pour ses corrections en anglais, j'ai encore beaucoup de progrès à faire dans ce domaine... Merci à toute ma famille.

A Flora pour cette rencontre aussi intense qu'inattendue et pour tout ce que nous partageons.

Note au lecteur

Cette thèse comporte quatre chapitres de résultats contenant un article rédigé en anglais. Afin de faciliter la lecture, des résumés détaillés en français sont présentés en début de chapitre suivis (pour les chapitres 2 et 3) de parties complémentaires n'ayant pas fait l'objet d'un article, puis de l'article en anglais. Dans le chapitre 4, le résumé détaillé en français du quatrième article (reproduit intégralement en anglais à la fin du chapitre) est présenté, puis le cinquième et dernier article (rédigé en français) est présenté.

La numérotation des figures et tableau dans les articles a été conservée afin de pouvoir les lire de manière indépendante. Dans le reste du texte, la numérotation est continue.

La mise en forme des articles correspond aux instructions aux auteurs des revues dans lesquelles ils ont été soumis.

La première figure correspond à une carte de situation générale. Elle a été reproduite sur une feuille indépendante plastifiée pour pouvoir la mobiliser plus facilement tout au long de la lecture.

Liste des abréviations

ATM : Action transversale du Muséum
EDG : Edge
GS : Grands singes
ICCN : Institut Congolais pour la Conservation de la Nature
JFP : Juicy fiber pulp
JSP : Juicy soft pulp
MFM : Mixed forest with marantaceae understorey
MFO : Mixed forest with open understorey
MMT : Mbou-Mon-Tour
MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle
MRT : Marantaceae forest without medium stratum
NGO : Non-governmental organisation
ONG : Organisation non gouvernementale
NF : Not fleshy
PI : Periodically inundated forest
PNS : Parc national de la Salonga
PRI : Primate Research Institute
RC : République du Congo
RDC : République Démocratique du Congo
REDD : Reducing emissions from deforestation and degradation
SA : Soft aril
THV : Terrestrial herbaceous vegetation
UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature
UNDP : United Nations Development Programme
VHT : Végétation herbacée terrestre
WWF : Fonds mondial pour la nature

Table des matières

Remerciements	i
Note au lecteur	v
Liste des abréviations	vi
Liste des tableaux	xi
Liste des figures	xiii
INTRODUCTION	1
I. Des relations sociétés humaines-natures aux relations bonobos-habitats-humains ... 3	
I.1 Relations sociétés humaines-natures et conservation de la biodiversité	3
I.2 La conservation des grands singes africains.....	10
I.2.1 Statuts de conservation	10
I.2.2 Déforestation, dégradation et fragmentation de l’habitat	10
I.2.3 Le braconnage.....	13
I.2.4 Risques zoonotiques	15
I.2.5 Gouvernance et conservation.....	16
I.3 De multiples interactions	17
II. Contexte du site d’étude et objectifs de cette thèse	18
II.1 Les bonobos du Territoire de Bolobo.....	18
II.1.1 La RDC : un géant africain aux multiples facettes.....	18
II.1.2 Le Territoire de Bolobo : une région à valoriser	20
II.1.3 L’aire de conservation communautaire de Mbou-Mon-Tour.....	20
II.1.4 Le site de Manzano	22
II.2 Objectifs	24
III. Approche méthodologique interdisciplinaire	26
III.1 Période d’étude et travail en équipe.....	26
III.2 Connaître la forêt et le climat.....	26
III.2.1 Collecte d’herbiers et identifications botaniques.....	26
III.2.2 Suivi phénologique des espèces alimentaires	27
III.2.3 Données météorologiques	27
III.2.4 Recensement de végétation.....	29
III.2.5 Une description rapide de l’habitat.....	29
III.2.6 Caractérisation des pistes.....	30
III.3 Etudier les activités des bonobos et des humains en forêt.....	31

III.3.1 Observation directe des bonobos	31
III.3.2 Collecte d'indices pendant la recherche des bonobos.....	32
III.3.3 Les transects : un relevé d'indices systématique	32
III.3.4 Les entretiens semi-directifs et l'observation	33
III.4 Parasitologie.....	33
III.4.1 Collecte de terrains	34
III.4.2 Microscopie optique.....	34
III.4.3 Biologie moléculaire.....	35
CHAPITRE 1 : Habituation des bonobos en mosaïque forêt-savane: influence de l'espèce, de l'habitat et du contexte socio-culturel.....	37
Introduction.....	38
Résultats et discussion	39
Article 1 : Bonobo habituation in a forest-savanna mosaic habitat: influence of ape species, habitat type and socio-cultural context.....	43
CHAPITRE 2 : Ecologie des bonobos en mosaïque forêt-savane	63
I. Ecologie alimentaire des bonobos en mosaïque forêt-savane : liste alimentaire, aliments de base et aliments de réserve.....	64
Introduction.....	64
Résultats et discussion	65
II. Nature et intensité des activités humaines et influences sur la presence des bonobos : résultats préliminaires.....	68
Introduction.....	68
Méthodes et Résultats	69
Court terme	69
Moyen terme	73
Long terme	73
Discussion.....	75
Article 2 : Bonobo feeding ecology in a forest-savanna mosaic: examination of staple food and filler fallback foods	79
CHAPITRE 3 : Parasitologie intestinale des bonobos en mosaïque forêt-savane et risque de transmission zoonotique	113
I. Helminthes intestinaux des bonobos en mosaïque forêt-savane et évaluation du risque de transmissions avec les populations locales	114

Introduction.....	114
Résultats et discussion	115
II. Saisonnalité des infections parasitaires et utilisation de feuilles rugueuses	119
Introduction.....	119
Matériel et méthodes.....	120
Résultats.....	121
Saisonnalité climatique	121
Saisonnalité de la disponibilité alimentaire	122
Consommation de feuilles rugueuses.....	122
Discussion.....	124
Article 3 : Intestinal Helminths of Wild Bonobos in Forest-Savanna Mosaic: Risk Assessment of Cross-Species Transmission with Local People in the Democratic Republic of the Congo.	127
CHAPITRE 4 : Populations locales et conservation communautaire : quelles influences mutuelles ?	147
I. La conservation des bonobos comme un moyen de développement local : l'ONG Mbou-Mon-Tour	148
Introduction.....	148
Résultats et discussion	149
Emergence et évolution de MMT : du développement à la conservation.....	149
Caractéristiques des forêts protégées : limites, règles, statuts	150
II. Article 5 : Conservation communautaire et changement de statuts du bonobo dans le Territoire de Bolobo : animal juridique, économique et écologique.....	155
Article 4 : Bonobo conservation as a means for local development: an innovative local initiative of community-based conservation in Democratic Republic of Congo.....	173
DISCUSSION	193
I. Contribution aux connaissances sur les bonobos, les grands singes africains et leur conservation.....	195
I.1 Une habitude mutuelle.....	195
I.2 Une plasticité du régime alimentaire des bonobos	197
I.3 Un espace partagé par les bonobos et les hommes.....	201
I.4 Relations hôte-parasites et risques de transmissions parasitaires bonobos-humains.....	203
I.5 Conservation des grands singes : pas de modèle global, des spécificités locales	206

II. Manzano : un nouveau site de recherche de long terme sur les bonobos.....	208
II.1 Une thèse en forme de point de départ d'une étude de long terme	208
II.2 Manzano aujourd'hui et demain.....	212
II.2.1 Une équipe locale et des protocoles de long terme	212
II.2.2 Vers une meilleure collaboration des différents partenaires	213
II.3 Etudier, former, diffuser : quels équilibres ?.....	215
III. Intégration de Manzano dans la recherche au Muséum : travaux en cours et perspectives.....	216
III.1 Archiver, structurer et systématiser : la collaboration avec l'UMS BBEES pour la mise en place d'une base de données.....	216
III.2 Evaluation du stress chez les primates : complémentarité de la captivité et du milieu naturel	216
BIBLIOGRAPHIE.....	219
ANNEXE 1 : Grille des entretiens semi-directifs.....	249
ANNEXE 2 : Questionnaire de santé	253
ANNEXE 3 : Exemple de procès verbal, village d'Embirima	255
Résumé.	261

Liste des tableaux

NB : les tableaux présentés dans les articles sont indiqués dans les encadrés.

Tableau 1: Caractéristiques des différents sites d'études des bonobos en milieu naturel. Les sites en gras indiquent les sites de long terme.	8
Tableau 2 : Résumé des caractéristiques des traits d'histoire de vie, de l'organisation sociale et de l'écologie des bonobos	9
Tableau 3 : Principales étapes de la mise en place du site d'étude entre la première mission et aujourd'hui.....	28

Article 1 : Bonobo habituation in a forest-savanna mosaic habitat: influence of ape species, habitat type and socio-cultural context

Art1-Table 1: Changes in habituation parameters over the study period and comparison between researcher presence (RP) and absence (RA).....	53
Art1-Table 2: Comparison of the local context, habituation effort and the ratio of daily contact time/habituation effort during the last year of habituation in this study and in three studies on chimpanzees.....	58

Tableau 4 : Nombre d'indices par km de transects parcourus dans les zones de Manzano et de Lefiri.	70
Tableau 5 : Comparaison de la diversité d'espèces alimentaires et du nombre d'individus alimentaires total par transects et par parcelle de recensement	77

Article 2 : Bonobo feeding ecology in a forest-savanna mosaic: examination of staple food and filler fallback foods

Art2-Table 1: Monthly consumption score for important food items from May 2012 to October 2013 and for the food categories.....	92
Art2-Table 2: (a) Comparison of the diversity plant families, genera and species included in the bonobo diet between Wamba, Lomako, LuiKotale, Lilungu and Manzano. (b) Jaccard binary coefficients comparing bonobo food species between Wamba, Lomako, LuiKotale, Lilungu and Manzano	95
Art2-Supplementary information 1: Bonobo diet, spatial availability (data from plot census) and habitat specificity (data from trail characterization) in the Manzano forest.	97

Art2-Supplementary information 2: P-value of the statistical test to assess the habitat specificity of the 39 species (classified by alphabetic order) monitored on the 25.7 km of trails.....	106
Art2-Supplementary information 3: Results of ANOVA and Tukey tests to assess the difference of food species diversity between the 5 forest habitats on trails.	108

Tableau 6 : Pourcentage d'échantillons positifs, charges parasitaires corrigées et tailles des œufs observés pour les parasites identifiés chez les humains et les bonobos.....	116
---	-----

Tableau 7 : Comparaison des pourcentages d'échantillons positifs et des charges parasitaires corrigées en fonction de la saison pour les différents parasites observés	123
--	-----

Article 3 : Intestinal Helminths of Wild Bonobos in Forest-Savanna Mosaic: Risk Assessment of Cross-Species Transmission with Local People in the Democratic Republic of the Congo

Art3-Table 1: Positive sample rate, corrected parasitological load (CPL, in eggs per gram) and egg size (μm) in human and bonobo fecal samples (direct smears on formalin)....	135
Art3-Table 2: Number of samples from bonobos and humans (larvae and dried feces) and the type of molecular analysis (DNA extraction, PCR, Sequencing) used for species identification.	138
Art3-Table 3: Percentage of parasite-positive samples obtained from Wamba (Hasegawa et al. 1983), Lomako (Dupain et al. 2009) and this study.....	140
Art3-Table 4: Risk of cross-species transmission of helminths in humans and bonobos.....	142

Article 4 : Bonobo conservation as a mean for local development: an innovative local initiative of community-based conservation in Democratic Republic of Congo

Art4-Table 1: Status of human activities in protected forests before the signature of the minutes ("procès verbal") and status in the minutes. "No status" refers to activities observed on the field but not mentioned in the minutes.	183
--	-----

Tableau 8 : Nombre moyen de <i>Troglodytella</i> sp. par gramme de fèces chez les chimpanzés, les gorilles et les bonobos et différences interspécifiques.	201
---	-----

Tableau 9 : Comparaison des consommations de fibres, de l'anatomie digestive et de la charge en <i>Troglodytella</i> sp. entre chimpanzés, bonobos et gorilles.	201
--	-----

Liste des figures

NB : les figures présentées dans les articles sont indiquées dans les encadrés.

Figure 1 : (a) Aires protégées en RDC, (b) aire de répartition des bonobos et sites d'étude, (c) localisation des forêts communautaires de Mbou-Mon-Tour et (d) domaine vital estimé des bonobos de Manzano, pistes et transects du site	19
Figure 2 : Représentation schématique d'une parcelle de recensement.	30
Figure 3 : Localisation des parcelles de recensements de végétation	31
Figure 4 : Répartition des points de pistes utilisés pour la caractérisation d'habitats	32

Article 1 : Bonobo habituation in a forest-savanna mosaic habitat: influence of ape species, habitat type and socio-cultural context

Art1-Figure 1: Study-site localization and bonobo habituation area in the Manzano Forest. .48	
Art1-Figure 2: Changes in minimal distance (a), observed and fresh-nest party size (b), monthly ratio of ground level contact (c), and monthly ratio of contact to habituation effort.....	52

Figure 5 : Nombre d'indices humains par km de transects en fonction des différentes activités humaines dans les zones de Lefiri et Manzano.....	70
Figure 6 : Répartition des indices d'activités humaines relevés au cours des 18 mois de l'étude de manière <i>ad libitum</i>	71
Figure 7 : Etapes (surveillance, traversée au sol, traversée par saut) lors de la traversée de la route par les bonobos	74
Figure 8 : Localisation du lieu de la traversée de la route par les bonobos, de l'ancien emplacement du villave d'Embirima et du champs en jachère de 5 ha.....	75

Article 2 : Bonobo feeding ecology in a forest-savanna mosaic: examination of staple food and filler fallback foods

Art2-Figure 1: Location of the study area.....	83
Art-2Figure 2: Cumulative number of food species identified during the study.....	87
Art2-Figure 3: Food diversity (number of species) at the different points along the 25.7 km of characterized trails	88

Art2-Figure 4: Temporal changes in Fruit Availability Index and monthly rainfall from September 2012 to October 2013.	89
Art2-Figure 5: Relationship between monthly consumption score of <i>K. gabonensis</i> and the fruit availability index of juicy soft-pulp fruits.....	90

Figure 9 : Pluviométrie et température moyenne mensuelle mesurée à 7h au cours de l'étude.	121
---	-----

Article 3 : Intestinal Helminths of Wild Bonobos in Forest-Savanna Mosaic: Risk Assessment of Cross-Species Transmission with Local People in the Democratic Republic of the Congo	
Art3-Figure 1: Study site location in the bonobo distribution area	131
Art3-Figure 2: Photos of the main helminths found in the bonobo and human samples.....	136
Art3-Figure 3: Box plot of length (μm) of <i>Enterobius</i> sp. and Strongylids from bonobo and human fecal samples	137

Article 5 : Conservation communautaire et changement de statuts du bonobo dans le Territoire de Bolobo : animal juridique, économique et écologique	
Art5-Figure 1 : Localisation du site d'étude	160

Article 4 : Bonobo conservation as a mean for local development: an innovative local initiative of community-based conservation in Democratic Republic of Congo	
Art4-Figure 1: Location of the study area.....	178
Art4-Figure 2 : Results of the participatory mapping managed by MMT.....	182

[Il] n'est en effet qu'un animal, mais un animal très singulier, que l'homme ne peut voir sans entrer en lui-même, sans se reconnoître, sans se convaincre que son corps n'est pas la partie la plus essentielle de sa nature.

Georges Louis Leclerc de Buffon, 1799,
à propos des chimpanzés et orangs-outangs.

INTRODUCTION



Vue aérienne du site d'étude (©S. Bortolamiol)

Cette thèse explore les interactions des bonobos (*Pan paniscus*) avec leur environnement à une échelle spatiale locale et à différentes échelles au sein du socio-écosystème. Ma formation m'a permis d'étudier les interfaces entre les bonobos, les humains et les habitats avec des approches variées et complémentaires pour, à l'issue de ce travail, tenter d'avoir une vision holistique en réunissant et en faisant dialoguer chacune des disciplines mobilisées. Chacun des chapitres offre une lecture relativement disciplinaire et peut être lu indépendamment. L'ensemble de la thèse est le fruit d'une interdisciplinarité individuelle et collective pleinement mobilisée dans la discussion générale.

Cette thèse s'organise en une introduction, quatre chapitres de résultats et une discussion générale. L'introduction contextualise la question des interactions bonobos-habitats-humains dans le cadre général des relations entre sociétés humaines et natures pour ensuite l'ancrer localement, au sein d'un site d'étude particulier. Elle présente également les objectifs et la méthodologie interdisciplinaire mise en place. Le premier chapitre traite de la question des interactions bonobos-habitats-humains à travers le prisme de l'habitation des bonobos aux observateurs humains ; ce sont les interactions observées par **le primatologue** entre son objet d'étude, le bonobo, et sa position de scientifique. Les données collectées pendant ce processus sont analysées dans le deuxième chapitre par le regard de **l'écologue**, en se concentrant sur l'écologie alimentaire des bonobos et les influences humaines sur la répartition des bonobos dans un habitat. La proximité géographique (associée à la proximité phylogénétique) humains-bonobos entraîne des risques sanitaires pour les deux espèces, explorés par **le vétérinaire** dans le troisième chapitre. Enfin, le quatrième chapitre mobilise l'approche de **l'ethnoécologue** en se concentrant sur la manière dont s'organise la conservation communautaire dans la zone d'étude - la conservation comme un outil de développement - et sur les influences des acteurs de la conservation sur les représentations et les pratiques associées aux bonobos et à la forêt. Enfin, la discussion générale synthétise l'ensemble des résultats de ce travail puis les replace dans le cadre des connaissances actuelles sur les bonobos et plus généralement sur les grands singes africains, avant de présenter les perspectives.

I. Des relations sociétés humaines-natures aux relations bonobos-habitats-humains

I.1 Relations sociétés humaines-natures et conservation de la biodiversité

La question des relations entre sociétés humaines et natures est profondément mais implicitement ancrée dans le domaine de la conservation et de la gestion de la biodiversité. En effet conserver la biodiversité consiste à établir des choix (espèces à protéger, stratégies de protection, évaluations de la protection) sur la base d'une expertise utilisant des outils variés principalement liés à l'écologie (suivi et comptage de population, modélisation d'évolution des populations etc) auxquels s'ajoutent des outils relevant des sciences sociales (recueil de données ethnographiques par exemple). Conserver la biodiversité nécessite aussi de prendre en compte une diversité, voire une confrontation, des représentations de la nature. Là où, dans une zone géographique et pour une période donnée, pour certains acteurs une espèce animale ou végétale sera considérée comme une « peste » ou une « espèce invasive », d'autres la verront comme une espèce utile ou à conserver. Les éléphants d'Afrique (*Loxodonta africana*) peuvent être considérés par certains riverains d'aires protégées comme des espèces nuisibles en raison des pillages des cultures qu'ils occasionnent (e.g. Nakandé et al. 2008 ; Opong et al. 2008). Les victimes des pillages considèrent alors que la priorité est la protection de leurs ressources et non pas celle d'une espèce pilleuse. A l'inverse, les institutions nationales et internationales mettent la priorité sur la conservation des éléphants, espèce classée « vulnérable » (Union Internationale de la Conservation de la Nature, UICN, 2014), sans toujours évaluer la dimension locale des enjeux de cette protection et la dynamique du conflit homme-animal. Cette dichotomie est certes caricaturale (des locaux sont sensibles à la protection des espèces et les institutions nationales et internationales tentent fréquemment de régler les conflits homme-animal), mais au-delà de la protection de l'espèce, qui selon les zones géographiques peut être plus ou moins abondante et l'objet de conflits d'intensité variable, l'importance est ici de comprendre comment interagissent les acteurs dans des dimensions multiscalaires (spatiales, temporelles, sociales). Alors que de plus en plus souvent les populations locales sont mises en avant pour mettre en place des projets théoriquement « communautaires », valoriser les « savoirs locaux » ou maintenir des pratiques traditionnelles (comme indiqué dans l'article 8j de la Convention sur la Diversité Biologique, 1992), la réalité sur le terrain montre plutôt qu'elles sont au mieux consultées et

que dans les faits elles ne participent réellement ni au processus décisionnel, ni à la gouvernance (Vikanza 2011).

Toutefois, dans certains cas, des organisations locales utilisent les outils internationaux ou nationaux de la conservation pour affirmer une identité, des savoirs, des pratiques et maintenir les droits de gestion du sol. Par exemple, dans le bassin amazonien, l'ethnie des Surui (premier contact il y a environ 40 ans) combat la déforestation illégale à grande échelle et utilise des outils tels que les projets REDD (Reducing Emissions from Deforestation and Degradation) en se formant à des méthodes de recensement tout en continuant à défendre leurs pratiques et leurs savoirs. Leur objectif est de maîtriser les outils institutionnels pour mieux défendre une gestion locale des ressources (Olander et al. 2010).

Les spécificités locales jouent ainsi un rôle important et il est primordial d'aborder le système dans sa complexité. C'est ce que permet la notion de système socio-écologique (ou socioécosystème, socio-ecological system, SES). Il s'agit de considérer les systèmes en couplant les sociétés et la nature (Liu et al. 2007), au travers d'une approche interdisciplinaire intégrant écologie et sciences sociales. Du fait même de la complexité des systèmes, il est difficile voire impossible de faire des généralités. Il faut d'abord étudier des cas particuliers en profondeur pour tenter de mieux comprendre les relations entre sociétés et systèmes naturels. La notion d'échelle est primordiale car le SES peut être analysé à différentes échelles spatiales, temporelles et sociales et il existe des interactions entre ces échelles (Folke 2007). La résilience est une des propriétés du SES déterminant les réponses aux perturbations (Liu et al. 2007). Ce concept est emprunté à la psychologie et a d'abord été adapté par Holling (1973) aux systèmes écologiques. Il s'agit d'une propriété d'un système à absorber les changements en maintenant les relations à l'intérieur de celui-ci. La résilience est une propriété du système et la persistance ou la probabilité d'extinction (d'une population par exemple) en est le résultat. Cette première définition a évolué et, dans la suite, nous utiliserons le terme résilience dans le sens de l'*ecological resilience* définie par Walker et al. (2004), c'est-à-dire la capacité d'un système d'absorber des perturbations et de se réorganiser pour maintenir l'essentiel de ses fonctions, de sa structure, de son identité et de ses rétroactions. La résilience a quatre dimensions principales :

- 1) la latitude, capacité maximale d'un système à changer avant de perdre ses capacités à maintenir les relations et les fonctions au sein du système,
- 2) la résistance, facilité ou difficulté du système à changer,

- 3) la précarité, proximité du système (à un temps donné) d'une valeur seuil au-delà de laquelle il ne pourra plus se maintenir,
- 4) la panarchie, influence des interactions inter-échelles, des sous-systèmes (contenus dans le système étudié) et des supra-systèmes (contenant celui qui est étudié) sur le système étudié.

Ce concept largement utilisé dans la littérature pour différents objectifs perd parfois de son sens, mais cette appropriation de la définition en fonction des approches en fait aussi un concept intéressant en interdisciplinarité (voir Strunz 2012). C'est au sein du projet sur la « Résilience des grands singes aux modifications de leur habitat » porté par l'équipe « Primates et Environnement » de l'UMR 7206 développé dans le cadre de l'Action Transversale du Muséum (ATM) intitulée « Relation Sociétés-Natures dans le long terme » qu'a été initié ce travail de thèse, en l'axant sur les interactions bonobos-habitats-humains. Le concept de résilience a été un cadre de réflexion initial important pour appréhender la problématique sous des angles différents (écologie, parasitologie, ethnoécologie) sans devenir une grille d'analyse par la suite.

Lorsque l'on s'intéresse aux grands singes (GS), les questions des relations entre sociétés et natures prennent un sens particulier. Que ce soit dans les sociétés humaines vivant dans l'aire de répartition de ces espèces, pour les scientifiques les considérant comme un objet d'étude ou auprès du grand public, les GS sont souvent regardés comme des espèces singulières notamment en raison de leur ressemblance avec l'homme. Parmi les populations humaines vivant à proximité des GS, certaines ne les consomment pas notamment en raison de leur ressemblance avec l'homme (Thompson et al. 2008 ; Lingomo & Kimura 2009). Dans les cas contraires, la viande de GS est souvent associée aux représentations particulières qu'ont ces espèces (animal fort, malin...) et il existe là aussi un lien avec la proximité à l'espèce humaine (*e.g.* Peterson 2003 ; Epelboin et al. 2009).

Pour les scientifiques, les GS sont aussi un modèle d'étude particulier. En écologie, les GS ont un rôle majeur de disperseurs de graines de nombreuses espèces végétales et peuvent ainsi être associés à la notion d'espèce clé de voûte, c'est-à-dire ayant un impact sur de nombreuses espèces de l'écosystème, plus important qu'attendu d'après leur biomasse ou leur abondance (Simberloff 1998). En conservation, les GS sont des espèces porte-drapeaux – emblématiques de la conservation – et parapluies – leur conservation permet la conservation

de nombreuses autres espèces (*op. cit.*). En évolution humaine, les études de génétique, de cognition ou d'éthologie menées sur ces espèces participent à une meilleure compréhension de l'espèce humaine. En biologie médicale, les GS (principalement les chimpanzés) ont longtemps été des modèles largement utilisés en expérimentation animale pour le développement de nouveaux traitements thérapeutiques. Ils le sont de moins en moins aujourd'hui pour des raisons éthiques avec la mise en place de lois interdisant ou restreignant fortement leur utilisation.

Les recherches sur les GS n'ont pas seulement une portée scientifique mais aussi une portée auprès du grand public. Ils occupent une place particulière, grands mammifères emblématiques de la conservation de la biodiversité, espèces de divertissement (cirque, cinéma), espèces d'expérimentation. Mais, c'est toujours leurs proximités morphologiques, comportementales et physiologiques avec l'homme qui intriguent. La vulgarisation de certains articles scientifiques, parfois de manière caricaturale, permet de diffuser les messages sur les points communs entre humains et GS, notamment sur leurs capacités cognitives et sociales, de même nature mais de degrés différents. A Kyoto, l'équipe du professeur Tetsuro Matsuzawa étudie les capacités des chimpanzés à compter et à mémoriser beaucoup plus rapidement que n'importe quel humain une série de chiffres à ordonner sur un écran tactile (Matsuzawa 2010). Ils ont également associé des expérimentations de terrain pour étudier les capacités cognitives des chimpanzés en milieu naturel à Bossou en Guinée et ont montré des similitudes entre le développement de ces capacités entre les chimpanzés de Bossou et ceux en captivité à Kyoto (Hayashi 2010). Les recherches de Frans de Waal sur les primates et notamment sur les bonobos ont apporté de nombreux éléments sur les capacités d'empathie, de réciprocité, d'altruisme, jusque-là considérées comme propres à l'espèce humaine (*e.g.* de Waal 1989, 2008 ; Jaeggi et al. 2010). Les travaux de Sue Savage-Rumbaugh ont quant à eux montré les capacités d'apprentissage et de communication des bonobos (Savage-Rumbaugh et al. 1998). Ces recherches, souvent reprises sous la forme d'articles de presse grand public et diffusant ainsi les messages de proximité entre humains et GS, contribuent « à augmenter la valeur de ces grands singes pour nous » (Lestel & Herzfeld 2006) participant ainsi à leur conservation.

La mobilisation des sciences sociales et notamment l'anthropologie et l'ethnoécologie est primordiale pour prendre du recul sur les orientations de la conservation actuelle et pour comprendre les mécanismes sous-jacents et les jeux d'acteurs à l'œuvre. Ces disciplines

interviennent à toutes les échelles, entre autres pour (1) mieux comprendre les représentations et les pratiques des populations locales vis à vis des GS, (2) analyser les relations de pouvoir et les jeux d'acteurs à l'œuvre dans les projets de conservation des GS, (3) questionner la relation du chercheur à son objet d'étude, en particulier lorsqu'il s'agit d'un GS et (4) étudier la manière dont les GS et notamment leur « intelligence » questionnent l'espèce humaine.

Parmi les GS, le bonobo est la dernière espèce à avoir été décrite (Schwarz 1929). Endémique de République Démocratique du Congo (RDC), cette espèce est encore peu connue en milieu naturel. Il existe aujourd'hui trois sites d'étude de long terme principaux s'appuyant sur des données d'observation de bonobos habitués à la présence d'observateurs humains (auxquels s'ajoutent des sites avec des études plus ponctuelles) : Wamba (*e.g.* Kano 1980 ; Kano & Mulavwa 1984 ; Kano 1992 ; Furuichi et al. 2012), Lomako (*e.g.* Badrian & Susman 1981 ; White 1998 ; Hohmann & Fruth 2002 ; Fruth & Hohmann 2002) et LuiKotale (*e.g.* Hohmann & Fruth 2003 ; Hohmann & Fruth 2008 ; Beaune et al. 2013a ; Fruth et al. 2014) (Figure 1 et Tableau 1). Ces trois sites sont situés dans des habitats forestiers non fragmentés associant forêt mixte mature, forêt marécageuse et forêt en régénération, habitats principaux sur l'aire de distribution des bonobos (environ 565 000 km², UICN/ICCN, 2012). A Wamba, il existe trois communautés habituées à la présence humaine, deux à Lomako et une à LuiKotale (avec une deuxième en cours d'habitué). De fait, les sites d'étude et les communautés de bonobos étudiées sont beaucoup moins nombreux que pour les chimpanzés (une trentaine de sites répartis dans au moins 13 pays, Caldecott & Miles 2009). Le tableau 1 résume les caractéristiques des différents sites d'étude des bonobos.

Comme les chimpanzés (*Pan troglodytes*), les bonobos vivent en communauté multimâles-multifemelles avec une organisation sociale de type fission-fusion, mais sont plus cohésifs (*e.g.* Kuroda 1979 ; Kano 1980, 1992 ; Furuichi et al. 1987 ; White 1998 ; Hohmann & Fruth 2002). Une des différences majeures avec les chimpanzés est aussi relative aux forts liens sociaux entre femelles adultes, liens renforcés par la pratique du frottement génito-génital, caractéristique de l'espèce (Savage-Rumbaugh & Wilkerson 1978 ; Thompson-Handler et al. 1984 ; Furuichi 1987). Plus largement, le sexe a un rôle social central permettant de diminuer les tensions (*e.g.* Parish 1994 ; de Waal 2009).

Tableau 1: Caractéristiques des différents sites d'études des bonobos en milieu naturel. Les sites en gras indiquent les sites de long terme.

	Wamba	Lomako	LuiKotale	Mbou-Mon-Tour**	Lukuru	Yalosidi	Lilungu	Kokolopori	Lac Tumba
Première année d'activité	1973	1974	2002	2006 (2010 pour Manzano)	1994	1973	~ 1988	2006	1972
Nombre de publications (première-dernière)*	> 50 (1979-2014)	> 50 (1977-2014)	> 30 (2003-2014)	6 (2008-2013)	3 (1998-2002)	3 (1983-1990)	5 (1990-2000)	3 (2010-2013)	7 (1972-2013)
Communautés habituées (ou en cours, 2014)	3	2	2	3	0	0	0	5	0
Type d'habitat	Forêt	Forêt	Forêt	Mosaïque forêt-savane	Mosaïque forêt-savane	Forêt et savane humide	Forêt	Forêt	Forêt
Statut de conservation (début)	Réserve scientifique (1990)	Réserve naturelle (2006)	Lisière du PNS*** (1970)	Conservation communautaire non officielle (2001)	Réserve naturelle (1998)	/	/	Réserve de Kokolopori (2009)	Réserve naturelle (2006)
Densité estimée (ind./km ²)	0,49	0,1-2,36	0,73	0,4-2,2	1,04	0,40-0,45	0,43	0,96	0,27
Proximité village (< 10 km)	Oui	Non	Non	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui
Interdit alimentaire local	Oui (diminution)	/	/	Oui	Oui (diminution)	Oui	Oui	Oui	Non
Références pour densités	Hashimoto & Furuichi 2001	Dupain et al. 2000a ; Omasombo et al. 2005	Mohneke & Fruth 2008	Inogwabini et al. 2008 ; Serckx et al. 2014	Thompson 1997	Kano 1983 ; Uehara 1988 ; Thompson 1997	Sabater Pi & Veà 1990	Lokasola 2010	Inogwabini et al. 2008

* le nombre de publications donné est une estimation obtenue à partir d'une recherche via Google Scholar© et des références citées dans les différents articles consultés. Seuls les articles en anglais ont été pris en compte.

** L'aire de Mbou-Mon-Tour compte trois sites d'habitation : Nkala et Mpelu organisés par le Fonds Mondial pour la Nature (WWF) (aussi appelé site de Malebo) et Manzano (cf partie II). Inogwabini et al. (2007, 2008) incluent cette zone dans la partie sud de la région du Lac Tumba mais le socio-écosystème y est bien différent.

*** PNS : Parc national de la Salonga.

L'hypothèse principale suggérée pour expliquer cette particularité sociale - comparativement aux chimpanzés - est une plus grande stabilité de la disponibilité alimentaire dans leur habitat et l'absence de compétition avec les gorilles notamment pour la consommation de la végétation herbacée terrestre (Wrangham 1986 ; Wrangham et al. 1996). Essentiellement frugivores, les bonobos consomment une grande diversité d'aliments incluant des tiges, des feuilles mais aussi des champignons, du miel, des invertébrés et des mammifères (*e.g.* Badrian & Malenky 1984 ; Kano & Mulavwa 1984 ; Ihobe 1992 ; Kano 1992 ; Idani et al. 1994 ; Conklin-Brittain et al. 2001 ; Thompson 2002 ; Hohmann & Fruth 2008 ; Beaune et al. 2013a). Le tableau 2 récapitule les principales informations sur les caractéristiques de l'espèce (traits d'histoire de vie, organisation sociale, écologie).

Tableau 2 : Résumé des caractéristiques des traits d'histoire de vie, de l'organisation sociale et de l'écologie des bonobos

	Caractéristiques	Références (non exhaustives)
Traits d'histoire de vie	Durée de vie : 50 ans	Caldecott & Miles 2009
	Classes d'âge : enfant (0-4) ; juvénile (5-8) ; subadulte (9-14) ; adulte (> 15)	Furuichi 1989
	Durée internaissance : 4,6 ans	Caldecott & Miles 2009
Organisation sociale	Multimâle-multifemelle	Kuroda 1979
	Fission-Fusion, plus cohésifs que les chimpanzés	Hohmann & Fruth 2002 ; Furuichi 2009
	Co-dominance mâle-femelle	Furuichi 1997
	Rôle du sexe dans les coalitions de femelles et dans la diminution des tensions sociales	Furuichi 1987 ; de Waal 2009
Écologie	Fruits consommés majoritairement (~ 60-85 % du temps de consommation)	Kano & Mulavwa 1984 ; Beaune et al. 2013a
	Rôle important de la végétation herbacée terrestre	Malenky & Stiles 1991 ; Malenky & Wrangham 1994
	Essentiellement en forêt, possible en mosaïque forêt-savane	Hickey et al. 2012 ; Thompson 2002
	Domaine vital : ~ 20-60 km ²	Fruth et al. 2008

I.2 La conservation des grands singes africains

I.2.1 Statuts de conservation

Comme les cinq autres espèces de GS - Gorille de l'Est, Gorille de l'Ouest et Chimpanzé en Afrique, Orang-Outang de Bornéo, Orang-Outang de Sumatra en Asie du Sud Est - le Bonobo est inscrit dans la catégorie « en danger d'extinction » sur la liste rouge de l'UICN depuis 1996 (<http://www.iucnredlist.org/details/15932/0>) et est inscrit à l'Annexe I de la convention CITES depuis 1977. Ces espèces sont particulièrement vulnérables en raison de leur cycle de reproduction lent. Une femelle adulte bonobo (>15 ans) mettra au monde 5 à 6 enfants sur l'ensemble de sa vie, environ 50 ans (Caldecott & Miles 2009).

La population totale actuelle de bonobos est estimée à au moins 15 000 individus (UICN/ICCN 2012) mais les estimations sont peu fiables et les chiffres doivent être utilisés avec prudence (*e.g.* Fruth et al. 2008 ; UICN/PACO 2010). En effet, le recensement par comptage de nids implique l'utilisation du taux de dégradation des nids (nombre de jour moyen où un même nid est toujours visible), paramètre très variable en fonction des espèces d'arbres utilisées et de l'ensoleillement. Plusieurs études ont montré que la population de bonobos n'était pas distribuée de manière homogène entraînant des incertitudes sur les estimations de populations obtenues par extrapolation. En revanche, il est certain que la population de bonobos diminue (Fruth et al. 2008).

Comme pour les autres espèces de GS, trois menaces principales sont à l'origine de son statut d'espèce en danger - le braconnage, la perte et la fragmentation de l'habitat, les maladies -, ces trois menaces étant renforcées par la pression démographique dans certaines zones. Or, la conservation des GS, comme celle d'autres espèces frugivores, est aussi nécessaire pour les écosystèmes forestiers dans lesquels ils vivent en raison de leur rôle de disperseurs de graines (Beaune et al. 2013c). Dans leur étude faite à LuiKotale, Beaune et al. (2013c) ont évalué qu'un bonobo disperse en moyenne 172 kg de graines/an, à une distance moyenne de 1,2 km et que 91 espèces étaient dispersées par les bonobos (soit 40 % des espèces végétales recensées).

I.2.2 Déforestation, dégradation et fragmentation de l'habitat

La déforestation est définie comme la perte du couvert forestier (de Wasseige et al. 2012). Dans le bassin du Congo, ce processus est important mais cependant moins rapide et moins

étendu que dans le bassin amazonien et d'Asie du Sud-Est - respectivement 4,5 %, 8,6 % et 12,9 % de perte de surface forestière entre 1990 et 2010 (calculé à partir des données de la FAO & ITTO 2011). Cependant, le maintien d'un couvert forestier ne suffit pas à maintenir des populations de GS, il faut que l'habitat offre des conditions appropriées (*suitable habitat*) assurant une disponibilité en ressources alimentaires suffisantes et diversifiées et avec une présence limitée d'activités humaines perturbatrices (braconnage, exploitation minière, conversion agricole, urbanisation etc) et de leurs conséquences (notamment le risque sanitaire). Entre les années 90 et les années 2000, 29 % des habitats appropriés pour les bonobos ont disparu (Junker et al. 2012). La RDC reste néanmoins le pays avec la plus grande surface d'habitats appropriés pour les GS.

La fragmentation de l'habitat est aussi une menace importante associant à la perte d'habitat, l'augmentation du nombre de fragments, la diminution de leurs tailles et l'augmentation de l'isolement de ces fragments (Fahrig 2003). La complexité de ce processus, englobant de nombreux autres concepts, a entraîné une utilisation abusive de ce terme, parfois réduit à la perte d'habitat ou à l'augmentation du nombre de fragments (Lindenmayer & Fisher 2006). Dans la suite nous utilisons donc le terme de fragmentation de l'habitat tel que défini par Fahrig (2003). C'est bien l'ensemble de ce processus, dans toutes ses composantes, qui est une menace pour les GS et pour les primates non humains en général (*e.g.* Marsh & Chapman 2013 ; Ménard et al. 2014a). Les caractéristiques et les conformations des fragments et de leurs relations (distance, occupation du sol etc) sont critiques pour la conservation de ces espèces - possibilité de traversée ou non entre deux espaces forestiers influençant notamment la migration d'individus et potentiellement la diversité génétique et l'accès à des ressources alimentaires.

Dans le bassin du Congo, la déforestation et la fragmentation de l'habitat ont des causes multiples en lien avec les activités des populations locales (bois de chauffe, agriculture itinérante sur brûlis) mais aussi les exploitations agro-industrielles et minières (de Wasseige et al. 2012). L'accès à l'énergie se fait principalement par le bois de chauffe avec 80 % de la source énergétique pour les habitants de cette région. L'agriculture itinérante sur brûlis contribue à la déforestation essentiellement dans les zones à forte densité de population humaine comme à l'Est de la RDC, à proximité du Parc national de Kahuzi-Biega, où la densité humaine est de 300 hab./km². Il est maintenant admis que cette activité, lorsqu'elle est pratiquée de manière traditionnelle (petite surface, conservation de certains arbres, temps

de jachère long) et dans des zones de faible densité humaine, permet un renouvellement de la forêt (e.g. Fimbel 1994 ; Karthik et al. 2009). Toute activité humaine agricole en forêt n'est donc pas forcément incompatible avec la présence de GS et la population locale ne constitue pas toujours la première menace. Il est primordial de distinguer cette agriculture traditionnelle et essentiellement de subsistance d'une agriculture commerciale monospécifique produite sur de grandes surfaces (palmier à huile, maïs, coton, cacao et café dans le cas de la RDC¹). Alors que dans le premier cas, la déforestation est directement liée à la subsistance des populations locales et peut être limitée par la mise en place d'activités alternatives, il s'agit dans le second de produire des richesses par l'exploitation de la terre (et souvent des populations locales). L'exploitation du sous-sol contribue aussi à la déforestation que ce soit pour les minerais ou le pétrole. Le prix du coltan, minéral utilisé dans de nombreuses technologies actuelles (téléphones, ordinateurs, tablettes...) et concentré à l'Est de la RDC, a été multiplié par 10 en 2000-2001, 15 000 personnes ont alors pénétré le Parc national de Kahuzi-Biega pour exploiter cette ressource fortement demandée (Yamagiwa et al. 2012). Enfin, les mouvements de populations liés aux conflits, toujours dans l'Est du pays, sont aussi une cause importante de dégradation de l'habitat.

Ces menaces sur l'habitat touchent plusieurs aspects des besoins des bonobos. En effet, chaque communauté de bonobos a un grand domaine vital (environ 20-60 km²), nécessaire pour trouver les ressources alimentaires et maintenir l'organisation sociale en fission-fusion de l'espèce (Hohmann & Fruth 2002). Les bonobos, consomment plus d'une centaine d'espèces alimentaires, ainsi la perte d'habitat pourrait entraîner la diminution des ressources nécessaires au maintien de la population. Outre la diminution de la taille des fragments, la perte de continuité est une menace importante à moyen terme. En effet, les femelles bonobos émigrent de leur communauté de naissance à l'adolescence (7-9 ans, Furuichi 1989) contrairement aux mâles qui restent toute leur vie dans leur communauté (espèce mâle philopatrise). La fragmentation de l'habitat peut conduire à l'isolement de petites populations non viables génétiquement. En 2013, Kawamoto et al. ont mis en évidence des différences génétiques entre les bonobos situés à l'Ouest, au centre et à l'Est de l'aire de répartition. Leurs analyses suggèrent un effet des rivières dans la diffusion des gènes entre la partie est et la partie centrale mais l'hypothèse principale pour expliquer cette différenciation serait des variations climatiques et de couverts forestiers créant des refuges au Pléistocène.

¹ www.investindrc.cd, consulté le 15 octobre 2014.

Face aux modifications et aux perturbations de l'habitat (d'origine anthropique ou non), les GS ont une certaine capacité de résilience, qui peut être étudiée à différentes échelles d'espace et de temps. En Ouganda, les chimpanzés de la communauté de Sebitoli peuvent adapter leurs comportements en modifiant leur rythme d'activité jusqu'alors décrit comme uniquement diurne et piller pendant les nuits les plus sombres les champs de maïs situés en lisière du Parc national de Kibale, trompant ainsi la vigilance des agriculteurs (Krief et al. 2014). Sur une échelle de temps plus longue, les chimpanzés de savane au Sénégal ont adapté leurs comportements à cet environnement plus chaud - en utilisant des grottes malgré le risque de prédation et en s'immergeant dans des flaques d'eau dans les périodes les plus chaudes - et avec moins de ressources alimentaire disponibles - en étendant spatialement et temporellement les activités de recherche de nourriture (Pruetz & Bertolani 2009 ; Boyer-Ontl & Pruetz 2014).

A travers la menace de la déforestation et de la fragmentation de l'habitat, ce sont les interactions écologiques reliant GS, habitats et humains qui sont mises en avant. Il est indispensable de mieux comprendre ces capacités de résilience qui sont variables en fonction des espèces, des contextes socio-écologiques et de la dynamique de perturbation (une fragmentation brutale n'a pas les mêmes effets qu'une fragmentation progressive). Ce sont ces différents effets de seuil qu'il faut chercher à mieux connaître. Il est aujourd'hui urgent d'étudier localement comment humains et GS cohabitent dans un même milieu et de réhabiliter le rôle des populations humaines pour améliorer la conservation de ces espèces menacées tout en respectant les savoirs et les pratiques locaux.

1.2.3 Le braconnage

Le braconnage des bonobos - chasser cette espèce est illégal en RDC - est considéré comme la première cause de diminution de la population de bonobos (UICN/ICCN 2012). Les bonobos sont consommés traditionnellement dans de nombreuses régions mais c'est surtout la forte demande dans les milieux urbains qui conduit à une chasse intense de nombreux mammifères dont les bonobos (*op. cit.*). Cette dernière est particulièrement préjudiciable car d'une part, l'organisation multimâle-multifemelle des bonobos permet d'avoir accès à un grand nombre d'individus rapidement et, d'autre part le cycle de reproduction lent de l'espèce la rend particulièrement vulnérable à des perturbations démographiques brutales (Wich et al. 2004 ; UICN/ICCN 2012). A cette activité cynégétique s'ajoute un important

trafic international d'orphelins servant d'animaux de compagnie dont les principaux marchés sont les expatriés, les riches nationaux, puis l'Europe, le Moyen-Orient et l'Asie (Stiles et al. 2013). De 2005 à 2011, les extrapolations issues des données de terrain estiment à plus de 22 000 le nombre de GS capturés ou tués dont plus de 1000 bonobos (*op. cit.*). Pour les bonobos et les chimpanzés, on estime que pour obtenir un orphelin vivant les braconniers tuent 5 à 10 individus.

Le braconnage est un problème majeur en raison de son aspect commercial et intégré à des filières nationales et internationales. Les populations locales peuvent être des remparts à ce braconnage. Alors que le Parc national de la Salonga (PNS) est considéré comme un haut lieu du braconnage (Steel 2008), une étude a montré qu'il y avait une densité de bonobos plus élevée à proximité des villages Iyaelimas, ethnie qui respecte un interdit alimentaire sur les bonobos et évite sa rencontre en forêt (Thompson et al. 2008). Ainsi, la présence des Iyaelimas est probablement un facteur positif pour la conservation des bonobos. De même, le plus ancien site de recherche sur les bonobos, Wamba, est localisé dans une zone où populations humaines et bonobos co-existent depuis longtemps, notamment en raison d'un interdit alimentaire (Kano 1992), même si aujourd'hui cet interdit est de moins en moins respecté (Idani et al. 2008 ; Lingomo & Kimura 2009).

La chasse non sélective, utilisant des collets métalliques (illégale en RDC mais tolérée) peut également être préjudiciable aux GS notamment dans les zones où elle est pratiquée intensément. En général, ces pièges ne tuent pas directement les individus mais peuvent entraîner de graves mutilations (Photo 1). Dans le cas des chimpanzés de Sebitoli dans le Parc national de Kibale en Ouganda, 40 % des individus la communauté (72 individus identifiés) ont été victimes de piégeage par collet et sont mutilés (Krief et al. 2014).

Face à la chasse et aux braconnages, des premiers éléments montrent certaines capacités de résilience des GS à l'échelle des communautés et des individus. Au Nord de la RDC, une étude a montré que les chimpanzés réduisaient le niveau des vocalisations longues distances dans les zones à forte pression de chasse, révélant ainsi une flexibilité comportementale en fonction du contexte (Hicks et al. 2013). A Wamba, les données de long terme indiquent que suite à la période de conflits armés en RDC (fin des années 90), bien que certaines communautés de bonobos aient probablement disparu, d'autres ont modifié leurs domaines vitaux pour s'éloigner des zones les plus risquées (Idani et al. 2008). A Bossou (Guinée), où les chimpanzés vivent très proches des humains, Ohashi et Matsuzawa (2010) ont observé

des chimpanzés cherchant à désactiver des pièges à collet à six reprises (deux ont été réussies). Ce comportement pourrait être à l'origine du faible taux de mutilation observé dans ce site d'étude. Enfin, au niveau individuel, un chimpanzé de la forêt de Budongo (Ouganda) avec une paralysie quasi-totale des deux mains a développé une technique pour se gratter le dos à l'aide d'une liane (Hobaiter & Byrne 2010).



Photo 1 : AG un mâle chimpanzé de Sebitoli mutilé au pied gauche. (©J.M. Krief).

1.2.4 Risques zoonotiques

Les maladies constituent également une menace importante pour les GS. Le filovirus Ebola a déjà conduit à des diminutions importantes de populations de chimpanzés et de gorilles (Formenty et al. 1999 ; Walsh et al. 2003 ; Huijbregts et al. 2003 ; Bermejo et al. 2006 ; Caillaud et al. 2006). Sur l'aire de répartition des bonobos, la menace liée aux maladies est considérée comme préoccupante et de plus en plus importante en raison de la fragmentation de l'habitat et de l'augmentation des contacts entre bonobos et populations locales (UICN/ICCN 2012).

La proximité génétique entre humains et GS rend ces derniers particulièrement sensibles aux maladies humaines. Plusieurs cas de transmission de pathogènes de l'homme aux GS ont déjà été mis en évidence notamment dans les zones d'éco-tourisme (e.g. Graczyk et al. 1999 ;

Ferber 2000 ; Woodford et al. 2002 ; Chapman et al. 2005a ; Goldberg et al. 2007 ; Köndgen et al. 2008 ; Krief et al. 2010). Le risque sanitaire existe également pour les populations humaines. Le bassin du Congo est considéré comme l'un des points chauds des maladies infectieuses émergentes (Pedersen & Davis 2010). Il est donc primordial de considérer ce risque avec attention pour les bonobos en réalisant un suivi sanitaire des populations de bonobos et des populations humaines riveraines. Plus largement, l'approche *One health* (WCS 2004), considérant l'aspect des circulations de pathogènes au sein d'un écosystème, permet de prendre en compte les aspects sanitaires dans l'évaluation de la dégradation d'un écosystème. Par exemple, *Ecohealth* (www.ecohealth.net) est une association internationale ayant pour objectif de promouvoir cette approche avec des recherches interdisciplinaires sur l'écologie et la santé afin d'améliorer les connaissances sur les mécanismes de transmission des différents pathogènes et les implications pour la faune sauvage, sa conservation et la santé publique.

Des éléments d'observation mettent en évidence certaines capacités de résilience des GS face aux risques sanitaires. Suite à une épidémie d'Ebola survenue en 2004 et affectant des gorilles de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*) en République du Congo (RC), aucune perte de diversité génétique n'a été identifiée (Le Gouar et al. 2009) mais des différences de dynamiques sociales ont été décrites pendant l'épidémie. Six ans après l'épidémie, les paramètres sociaux et démographiques sont revenus à leur niveau initial (Genton et al. 2012, 2014). En Ouganda, les chimpanzés de Bulindi vivant dans un habitat fragmenté (mosaïque forêt-culture) - entraînant une forte proximité avec les activités humaines - consomment au moins 2,5 à 25 fois plus de feuilles rugueuses, utilisées comme vermifuge mécanique, par rapport à des communautés vivant dans un milieu moins anthropisé (McLennan & Huffman, 2012), suggérant ainsi un ajustement du comportement d'automédication face aux risques sanitaires, ici parasitaires.

1.2.5 Gouvernance et conservation

La dernière menace majeure, qui n'est pas toujours mise en avant est liée à la gestion et à la gouvernance des aires protégées existantes. Il s'agit plutôt d'une menace indirecte mais pouvant avoir des effets particulièrement néfastes. Définir une zone comme aire protégée et y interdire l'accès aux populations locales ou les exclure de leurs terres coutumières sous l'argument de protéger la biodiversité peut en effet être contre-productif. Le PNS, créé en 1984 a entraîné l'exclusion de nombreux villages de la zone (Thompson et al. 2008 ;

Tshikengela 2009 ; UICN/PACO 2010). En 2010, le personnel affecté au parc comptait 198 personnes dont 180 éco-gardes pour couvrir les 36 000 km² du parc (UICN/PACO 2010). En raison de son immensité, du manque d'infrastructures et de personnels humains, cette aire protégée est extrêmement difficile à contrôler. Dès lors, la menace provient d'une zone identifiée comme riche en animaux avec peu de contrôles, permettant aux braconniers organisés de prélever d'importantes quantités de viande de brousse. Dans une zone de 50 000 km² incluant le PNS, une étude estime que neuf tonnes de viande de brousse sont prélevées chaque jour (UICN/ICCN 2012). De plus, en seulement quatre mois de terrain, la mort de 13 bonobos et le commerce de trois orphelins ont été mis en évidence (*op. cit.*).

I.3 De multiples interactions

L'examen rapide des grandes menaces pesant sur les GS en général et les bonobos en particulier, met en évidence la complexité des interactions en jeu. Alors que les populations locales peuvent être considérées comme la principale menace (dégradation de l'habitat, braconnage, maladies), elles peuvent dans certains cas constituer une des protections majeures, comme c'est le cas dans les zones où un interdit alimentaire et parfois même un évitement des rencontres sont respectés.

Les analyses à petite échelle² (*large scale*) des facteurs influençant la répartition d'une espèce sont indispensables pour orienter les politiques de conservation mais les spécificités locales doivent également être prises en compte pour adapter ces politiques au contexte socio-écologique. En effet, comme nous l'avons vu précédemment, alors que des grandes tendances existent, des contre-exemples sont toujours disponibles et permettent d'aborder différemment les questions de conservation.

Dans cette thèse, nous avons étudié les interactions entre bonobos, habitats et humains à une échelle locale, dans un socio-écosystème particulier. Ainsi, avant de préciser les objectifs de ce travail, le site d'étude est présenté de manière détaillée afin de mettre en évidence les caractéristiques qui en font un site unique et qui, de fait, orientent les questions posées.

² Nous rappelons ici qu'en français la notion de « petite échelle » renvoie à une grande surface d'analyse (*large scale* en anglais) et à l'inverse, celle de « grande échelle » renvoie à une petite surface d'analyse (*fine scale* en anglais).

II. Contexte du site d'étude et objectifs de cette thèse

II.1 Les bonobos du Territoire de Bolobo

Nous présentons ici les caractéristiques nationales, régionales puis locales du site d'étude.

II.1.1 La RDC : un géant africain aux multiples facettes

La République Démocratique du Congo est le deuxième plus grand pays d'Afrique avec 2,3 millions de km². Sa population est estimée à 67,5 millions d'habitants (UNDP 2014) dont 35 % vivent en milieu urbain (près de la moitié des urbains vivant dans la capitale, Kinshasa). Ce pays, aux frontières issues de la période coloniale de la fin du XIX^{ème} siècle (Bruneau 2009), comporte plusieurs centaines d'ethnies. La RDC est située au 186^{ème} rang mondial (sur 187) pour l'indice de développement humain (UNDP 2014).

Connu pour ses richesses minières à l'Est du pays et pour son instabilité politique, sources des conflits répétés depuis de nombreuses années, notamment dans la région du Kivu (Montague 2002 ; Bannister 2008), la RDC est aussi le cinquième pays mondial pour sa biodiversité (animale et végétale) et le premier en terme de diversité mammalienne avec un fort taux d'endémisme (de Wasseige et al. 2012 ; Debroux et al. 2007). Le pays est couvert à 67 % de forêt équatoriale, où la déforestation progresse moins rapidement qu'au Brésil et en Indonésie (respectivement -4,1 %, -10 % et -21 % entre 1990 et 2011, UNDP 2014) notamment en raison du manque d'infrastructures. Les aires protégées représentent environ 11 % de la surface du pays (UICN/PACO 2010). Les problématiques de conservation de la biodiversité en RDC sont surtout connues par les Congolais vivant dans la moitié est du pays entraînant des conflits entre populations locales et gestionnaires des parcs. La répartition des aires protégées existantes dans le pays indique une dissymétrie (Figure 1, carte amovible). Trois des grands parcs nationaux (Virunga, Kahuzi-Biega, Maiko) de la RDC abritent des gorilles de l'Est (*Gorilla beringei beringei* ou *G. b. graueri*) tandis que le PNS abrite des bonobos. En revanche, la moitié ouest du pays n'a que peu d'aires protégées alors même que des espèces menacées telles que le bonobo sont présentes.



Figure 1 : (a) Aires protégées en RDC, (b) aire de répartition des bonobos et sites d'étude, (c) localisation des forêts communautaires de Mbou-Mon-Tour et (d) domaine vital estimé des bonobos de Manzano, pistes et transects du site. Fond de carte : Google Earth 2014 ©. Limite des aires protégées : World Resource Institute (<http://www.wri.org/>). Aire de répartition des bonobos : UICN 2014 (<http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=15932>).

II.1.2 Le Territoire de Bolobo : une région à valoriser

Le Territoire de Bolobo est situé à l'Ouest de la RDC, dans le District Mai-Ndombe, Province du Bandundu à seulement 300 km au Nord de Kinshasa. D'ailleurs le terme occidental de *bonobo* proviendrait de la déformation du nom de la ville de Bolobo (Thompson 1997). Plus précisément, le site est situé dans le groupement Mbe Nkuru, Chefferie des Batéké Nord, qui compte environ 93 000 habitants, essentiellement de l'ethnie Téké, répartis sur 3500 km² (ISCO 2010). La densité humaine moyenne dans l'ensemble du groupement est d'environ 25 hab./km² mais peut être beaucoup plus faible (<5) dans certaines parties du Territoire.

Dans cette région, située à l'extrême périphérie sud-ouest de l'aire de répartition des bonobos, l'habitat est composé d'une mosaïque forêt-savane et l'agriculture sur brûlis est répandue sur l'ensemble du Territoire (ISCO 2010). La proximité au fleuve Congo, axe de communication majeur, et aux deux capitales (300 km) Kinshasa (RDC) et Brazzaville (RC) implique une forte demande locale en produits agricoles (ISCO 2010), notamment en maïs et en manioc, mais aussi en produits forestiers (feuilles de *Gnetum africanum*, escargots de forêt, viande de brousse, charbon de bois). Ceci conduit à une augmentation des surfaces défrichées et à une conversion des forêts en terres agricoles, notamment le long du fleuve (ISCO 2010). Cette conversion est moins intense à l'intérieur des terres.

Le Territoire est aussi marqué par la présence d'une grande société d'élevage extensif bovin, destiné à l'approvisionnement de Kinshasa (ISCO 2010), qui occupe une grande partie des savanes et empêche l'accès à certaines forêts. Ceci réduit les surfaces accessibles pour les activités de subsistance (agriculture, chasse, cueillette) et entraîne une intensification de celles-ci sur les forêts restant accessibles.

II.1.3 L'aire de conservation communautaire de Mbou-Mon-Tour

Les éléments nécessaires à la contextualisation du site sont apportés ici mais l'analyse de la dynamique de conservation associée fait l'objet d'un chapitre à part entière (chapitre 4).

En 1997, suite à la constatation de la raréfaction du gibier et du poisson par des villageois, l'ONG Mbou-Mon-Tour (MMT) a été créée afin de trouver des activités alternatives de subsistance et d'améliorer les conditions de vies locales. Jean Christophe Bokika Ngawolo, juge à Kinshasa et fils de chef coutumier du village de Nkala en est le fédérateur et le

président du comité exécutif. La ferme de MMT, située à 2 km du village de Nkala a été construite dans le but d'avoir un lieu d'expérimentation des différentes activités alternatives et de formation locale. Cette ONG est constituée de villageois, principalement du village de Nkala au départ, et de personnes vivant à Kinshasa originaires du même village ou des villages alentour.

Constatant une érosion de l'interdit alimentaire traditionnel concernant le bonobo et un braconnage de plus en plus présent, MMT a sensibilisé la population à la protection des bonobos à partir de 2001 sur la base des lois coutumières, nationales et internationales. C'est à ce moment que la première forêt de conservation communautaire a été créée par le village de Nkala. Malgré des demandes répétées auprès d'organismes de conservation et d'institutions pour venir confirmer la présence de bonobos dans la zone et apporter un soutien à l'action de MMT, ce n'est qu'en 2005 qu'un acteur de la conservation (le Fond mondial pour la nature, WWF) est venu confirmer cette présence mettant ainsi fin aux accusations d'impostures et de mensonges jusque-là portées à l'encontre de cette initiative locale. Progressivement, plusieurs villages ont rejoint cette initiative de conservation et aujourd'hui six villages ont consacré une partie de leur forêt à la conservation des primates, totalisant 175 km² de surfaces protégées. D'abord centrées sur le développement local, puis la sensibilisation et la conservation des bonobos, les activités de MMT incluent aujourd'hui la recherche scientifique en collaboration avec des institutions comme le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN, France) et l'Université de Kinshasa (Unikin, RDC).

Dans cette région située dans le bloc ouest de l'aire de répartition des bonobos, l'analyse des menaces faites par l'UICN et l'Institut Congolais pour la Conservation de la Nature (ICCN) (2012) indique que contrairement aux autres blocs de population (nord, sud et est), ce n'est pas la chasse qui est la menace la plus importante, mais la perte d'habitat et les risques de transmission zoonotiques.

En plus de la présence de bonobos, les forêts abritent d'autres espèces de primates : des cercopithèques (*Cercopithecus ascanius*, *C. wolfi*, *C. neglectus*) et quelques groupes de colobes (*Colobus angolensis angolensis*, *Piliocolobus tholloni*) et de mangabeys (*Lophocebus aterrimus*), en très forte diminution.

II.1.4 Le site de Manzano

En 2008, j'ai effectué mon premier voyage à Nkala en tant qu'étudiant vétérinaire. J'étais alors le premier étranger à venir pour travailler avec MMT. A cette occasion, j'ai co-fondé une association (Up To Save, aujourd'hui nommée Bonobo Eco) afin d'avoir une structure juridique et administrative en France pour soutenir l'action de MMT. Ainsi, j'ai eu dès le départ un rôle multiple associant partenaire de conservation (même si cette association est une très petite structure) et partenaire scientifique. Suite à cette première mission puis à un stage vétérinaire encadré par Sabrina Krief en 2009, une collaboration scientifique avec MMT a été mise en place. Plusieurs villages étaient déjà impliqués dans la conservation et souhaitaient développer des activités pour valoriser cet engagement. MMT nous a alors proposés de commencer nos recherches dans la forêt de Manzano à proximité du village d'Embirima (Figure 1), dont l'implication dans la conservation des bonobos avait débuté en 2006. Une équipe de quatre pisteurs (puis six à partir de 2010) allait en forêt à tour de rôle, environ deux fois par semaine, afin de créer un réseau de pistes pour le suivi des bonobos. Une étude pilote a été effectuée (juillet-août 2010, février-avril 2011) pour évaluer les possibilités de mise en place d'un site d'étude. Les premières données collectées concernant l'habitation des bonobos, les activités humaines, les types de forêts et les risques sanitaires (Narat 2011), ont permis de mieux définir la surface d'étude et les axes de recherches pour cette thèse.

Sous le nom générique de forêt de Manzano, utilisé ici par commodité en relation avec la communauté de bonobos étudiée, plusieurs zones de forêts sont identifiées par des noms vernaculaires différents (Figure 1). Dans la suite, le terme de forêt de Manzano renvoie à l'ensemble de la forêt fréquentée par la communauté de bonobos suivis et l'emploi de noms vernaculaires pour désigner des parties particulières de cette forêt est explicitement précisé. Au total, l'aire de suivi des bonobos fait aujourd'hui environ 20 km² alors qu'en 2010, le réseau de piste couvrait environ 12 km² (Narat 2011). La taille de la communauté de bonobos de Manzano est aujourd'hui estimée à 25-30 individus.

C'est lors de la mission de 2011 que la surface d'étude a été agrandie en incluant la forêt de Lefiri, alors considérée comme exclue de la zone protégée. L'étude pilote a montré que très peu de bonobos étaient présents dans cette partie de la forêt et nous l'avons utilisée pour faire une comparaison de la présence des bonobos et des activités humaines à partir de recensements par transects.

Lors des missions, nous logions dans une ferme traditionnelle (la ferme Mamuene), à environ 6 km du village d'Embirima et proche de la forêt de Manzano. Progressivement, des équipements de base ont été amenés. Aujourd'hui, les assistants disposent de talkie-walkies, d'une caméra, d'équipements de forêt (sac à dos, jumelles, GPS, boussole, décamètre, DBH-mètre) et d'un « laboratoire » de terrain (Photo 2) permettant le conditionnement des matières fécales (cf III.4). L'accès à l'énergie est limité au village d'Embirima (groupe électrogène ou panneau solaire). Le réseau téléphonique existe mais de manière aléatoire.



Photo 2 : le laboratoire de terrain. (©F. Penne)

Ce site d'étude est donc très particulier car :

- **situé à la périphérie sud-ouest de l'aire de répartition des bonobos,**
- **situé à seulement 300 km de Kinshasa (et Brazzaville),**
- **composé d'un habitat de mosaïque forêt-savane, rarement rencontré sur l'aire de répartition des bonobos,**
- **habité par des Batéké³ respectant un interdit alimentaire sur les bonobos,**
- **siège d'une initiative de conservation communautaire originale.**

Ces caractéristiques locales ont influencé les orientations de ce travail. En s'appuyant sur ce contexte local, nous allons maintenant présenter les objectifs de l'étude.

³ Nous avons fait le choix d'utiliser le terme « Batéké » pour désigner les personnes de l'ethnie Téké, le préfixe « Ba » correspondant au pluriel en lingala.

II.2 Objectifs

Cette thèse s'intéresse aux interactions bonobos-habitats-humains dans un socio-écosystème particulier : périphérie de l'aire de répartition, habitat de mosaïque forêt-savane, activités humaines et interdit alimentaire, dynamique de conservation communautaire.

Cette question des interactions est traitée à travers différentes approches :

- représentations locales du bonobo et réponse de l'espèce au processus d'habituation,
- écologie des bonobos dans un habitat de mosaïque forêt-savane avec des activités humaines,
- risque de transmission de parasites digestifs entre bonobos et humains dans cet habitat partagé par les deux espèces,
- émergence et évolution d'une dynamique de conservation des bonobos dans une société protégeant traditionnellement cette espèce.

En considérant les caractéristiques du site d'étude, les premiers objectifs formulés ont été associés à une démarche hypothético-déductive conduisant à la formulation d'hypothèses de travail, tandis que les deux derniers ont plutôt été associés à une démarche inductive, plus utilisée en ethnoécologie et basée sur l'observation sans hypothèse préalable.

Objectif 1 : Habituer une communauté de bonobos et analyser l'évolution du processus d'habituation à la lumière des caractéristiques du socio-écosystème. En raison de la plus grande cohésion des bonobos par rapport aux chimpanzés (Hohmann & Fruth 2002), de l'interdit alimentaire sur les bonobos et de la présence d'une initiative de conservation communautaire, nous nous attendons à ce que le processus d'habituation réussisse et soit relativement rapide (en comparaison avec celui des chimpanzés).

Objectif 2 : Collecter des données de référence sur le régime alimentaire des bonobos en mosaïque forêt-savane et sur les variations temporelles de consommation des différents items. Cet habitat est plus diversifié qu'un habitat de forêt continue en raison d'une représentation des habitats de savane et de forêt (eux mêmes hétérogènes) et de la végétation de lisière qui est par définition plus fréquente que dans un habitat forestier continu. La présence d'activités humaines traditionnelles depuis des siècles (agriculture sur brûlis) et la présence ponctuelle d'exploitation forestière entraînent la création régulière de milieux ouverts pouvant être colonisés par des espèces pionnières, connues pour avoir une croissance

rapide (*e.g.* Swaine et Withmore 1988). Nous nous attendons à ce que les bonobos aient un régime alimentaire incluant des espèces absentes dans les sites de forêt continue (espèces de savane, de lisière) et utilisent particulièrement des espèces pionnières.

Objectif 3 : Etudier la manière dont les activités humaines se répartissent dans l'habitat et leurs influences éventuelles sur les bonobos. Contrairement aux parcs nationaux, où la présence humaine est en générale totalement interdite, la présence humaine en forêt ici ne signifie pas forcément une activité de braconnage. Ainsi, depuis des siècles, les humains ont des activités traditionnelles en forêt ne ciblant pas les bonobos. Nous nous attendons à ce que l'influence des activités humaines dépendent de leur nature et de leur intensité et puisse être « positive » pour certaines (par exemple en lien avec la régénération de certaines plantes alimentaires des bonobos) et « négative » pour d'autres (entraînant l'évitement de certaines zones par les bonobos).

Objectif 4 : Evaluer les risques de transmissions parasitaires entre humains et bonobos et obtenir des données de référence sur la parasitologie intestinale des bonobos en mosaïque forêt-savane. En raison du partage d'habitat par les humains et les bonobos, et de leur proximité phylogénétique, nous nous attendons à trouver des espèces de parasites digestifs communes aux bonobos et aux humains. Cependant, l'évitement traditionnel des bonobos par les humains pourrait limiter ces risques.

Objectif 5a : Evaluer les conditions d'émergence et d'évolution du projet de conservation communautaire et son lien éventuel avec les savoirs locaux liés aux bonobos et à la forêt.

Objectif 5b : Evaluer l'influence de la dynamique de conservation sur les changements de représentations et de pratiques liées aux bonobos et à la forêt

III. Approche méthodologique interdisciplinaire

Les différentes méthodes sont détaillées dans les parties concernées. Nous présentons ici une revue rapide de chaque méthode afin de montrer leur diversité et leur complémentarité pour répondre aux objectifs de recherches.

III.1 Période d'étude et travail en équipe

La période d'étude de la thèse s'étend de mai 2012 à octobre 2013 avec une prise de données continue. Lors de l'étude pilote menée sur deux missions de terrain en 2010-2011 sur le site de Manzano (Narat 2011), la mise en place d'une équipe d'assistants scientifiques recrutés parmi les pisteurs travaillant bénévolement pour MMT a débuté. Sur la période d'étude de la thèse, une équipe de quatre assistants a travaillé durant les 12 premiers mois, puis deux ont poursuivi les six derniers mois (ils continuent toujours de collecter les données de long terme). Sur cette période, trois missions de terrain ont été réalisées (mai-juillet 2012 ; février-mai 2013 ; octobre-novembre 2013), en collaboration avec Flora Pennec, ingénieure en technique d'étude des milieux naturels et ruraux au sein de l'UMR 7206 Eco-anthropologie et ethnobiologie. Cette collaboration a permis d'enrichir grandement les données obtenues principalement par les identifications botaniques, le recensement de végétation et la caractérisation d'habitats. Le tableau 3 reprend les différentes étapes de l'étude (objectifs des missions, collaborations, collecte de données par les assistants).

III.2 Connaître la forêt et le climat

Dans les méthodes liées à l'étude de l'habitat, ma contribution s'est faite au niveau de la conception des protocoles, de la participation à la collecte des données de phénologie et à leur analyse. F. Pennec a participé à la conception des protocoles, collecté et analysé les données de caractérisation d'habitats et a réalisé les identifications botaniques.

III.2.1 Collecte d'herbiers et identifications botaniques

La connaissance botanique est un préalable indispensable à la caractérisation de l'habitat et à la connaissance du régime alimentaire. C'est le seul moyen pour mener des comparaisons entre sites et entre espèces. Dès l'étude pilote, une première collecte d'herbiers a été effectuée afin de réaliser les premières identifications botaniques avec Annette Hladik (MNHN). Sur la période d'étude, F. Pennec a collecté environ 350 échantillons d'herbiers et a formé un des assistants à la collecte et au conditionnement d'herbier pour s'assurer de

collecter le plus possible d'échantillons fertiles tout au long de l'année. Les déterminations ont été faites par F. Pennec en collaboration avec le Professeur Constantin Lubini (Université de Kinshasa, RDC) et A. Hladik.

III.2.2 Suivi phénologique des espèces alimentaires

Les données de variations temporelles de production des fruits et des feuilles sont essentielles pour mieux comprendre les variations de la disponibilité alimentaire et ses influences éventuelles sur l'organisation sociale, l'utilisation d'items alimentaires de réserve et les déplacements dans l'habitat.

Au total, 16 transects de 500 mètres ont été créés et répartis sur une surface de 25 km² afin de faire un relevé phénologique (Figure 1). Dès qu'une nouvelle espèce alimentaire était connue, elle était ajoutée autant que possible sur les transects. Les transects ont été parcourus une fois par mois en notant un score de présence (0-4) pour les jeunes feuilles, les feuilles, les fleurs, les fruits immatures et les fruits matures (Malenky & Wrangham 1994; Bortolamiol et al. 2014). Seuls les 14 derniers mois (septembre 2012 - octobre 2013) de données phénologiques ont été utilisés dans cette thèse afin de garder un nombre stable d'espèces suivies. Au total, les données phénologiques de 204 individus appartenant à 26 espèces (2 lianes et 24 arbres) ont été analysées.

III.2.3 Données météorologiques

Les données météorologiques sont nécessaires pour évaluer les périodes de saison sèche et de saison des pluies et les mettre en parallèle avec la production des fruits (suivi phénologique). A partir de mai 2012, la température et l'hygrométrie ont été relevées chaque jour à 7h et à 19h grâce à un capteur situé à la ferme Mamuene. La pluviométrie était également relevée chaque matin à 7h.

Tableau 3 : Principales étapes de la mise en place du site d'étude entre la première mission et aujourd'hui.

Année	2008	2010		2011	2012		2013			2014
Mois	Juil. – Août	Juil. – Août	Sept. – Oct.	Fév. – Avril	Mai – Juil.		Fév. – Avril		Octobre	
Statut académique	Etudiant vétérinaire	Etudiant vétérinaire et Master 2 MNHN Encadrement Sabrina Krief, Richard Dumez			Doctorant MNHN Encadrement Sabrina Krief, Richard Dumez, Bruno Simmen					
Objectifs	Conservation Etat des lieux MMT	Etude pilote (Thèse vétérinaire et Master 2)			Thèse de doctorat					
Missions	Nkala	Manzano		Manzano	Manzano		Manzano		Manzano	
Collectes de données par assistants										...
Collaborations		Antoine Goubin		Louis Ledo-Bisson	Flora Pennec					
Habituations		Etude de faisabilité			Début du processus de long terme					...
Indices humains et bonobos <i>ad libitum</i>										...
Prélèvements fécaux de bonobos										...
Prélèvements fécaux humains										
Collecte herbiers et identification										...
Phénologie et indices de présence		6 transects		12 transects	16 transects					...
Parcelles de recensement										
Caractérisation de pistes										
Observation participante										
Questionnaires		Santé/ Ethnoécol.			Santé					
Entretiens semi-directifs										
Evènements particuliers				Malle pédagogique	Premier terrain thèse				Colloque SFDP	Fin thèse

III.2.4 Recensement de végétation

Toutes les espèces végétales composant l'habitat ne sont pas consommées par les bonobos. En revanche, la connaissance la plus précise possible de la diversité floristique permet de caractériser l'habitat du point de vue de sa structure (densité d'arbre, diamètre à hauteur de poitrine moyen, aires basales...) et de sa composition (association d'espèces) et de mieux comprendre la sélection alimentaire des bonobos. Lors de la deuxième mission de terrain (février-mai 2012), F. Pennec et trois assistants ont réalisé le recensement de 51 parcelles de végétation (45 en forêt, 6 en savane) de 50x50 m afin de faire un relevé le plus précis possible des arbres présents ayant un diamètre à hauteur de poitrine (DBH) >10cm, des lianes et des herbacées (Potts et al. 2009 ; Bortolamiol et al. 2014) (Figure 2). La localisation des parcelles a été faite de manière aléatoire stratifiée à partir d'une image satellite (Landsat 7 ETM+). A partir des réflectances de chaque pixel de la zone d'étude, une classification non supervisée à sept classes (sur une zone de 224 km²), effectuée avec le logiciel ENVI®, a permis de différencier spectralement deux classes de savanes et cinq classes de forêt. Les parcelles de recensement ont ensuite été placées aléatoirement (sur une surface de 40 km²) en respectant les proportions des différentes classes spectrales obtenues (*i.e.* une classe représentant 10 % de l'habitat recevra 10 % des parcelles de recensement). Ayant peu d'informations sur les habitats présents au début de l'étude, nous avons fait le choix de faire des parcelles de recensement dans les forêts de Manzano et de Lefiri pour couvrir une plus grande surface de forêt (Figure 3).

III.2.5 Une description rapide de l'habitat

Pour compléter ce recensement de végétation précis, un protocole de caractérisation rapide de l'habitat a été mis en place dès mai 2012. Il a été utilisé pour l'ensemble des informations enregistrées en forêt. En effet, au départ, il n'était pas simple de désigner de manière précise les types de forêts (sauf pour la lisière et les forêts périodiquement inondables). Nous avons alors mis en place un protocole permettant de décrire la structure de la forêt en assignant un score de densité (0-3) pour les paramètres suivants :

- Strate basse (0-3 m) : densité en Marantacées, en jeunes arbres < 1m,
- Strate moyenne (5-15 m) : densité en arbres et en lianes,
- Strate haute (canopée) : hauteur estimée (en m) et ouverture de la canopée (ouverte, semi-ouverte, fermée).

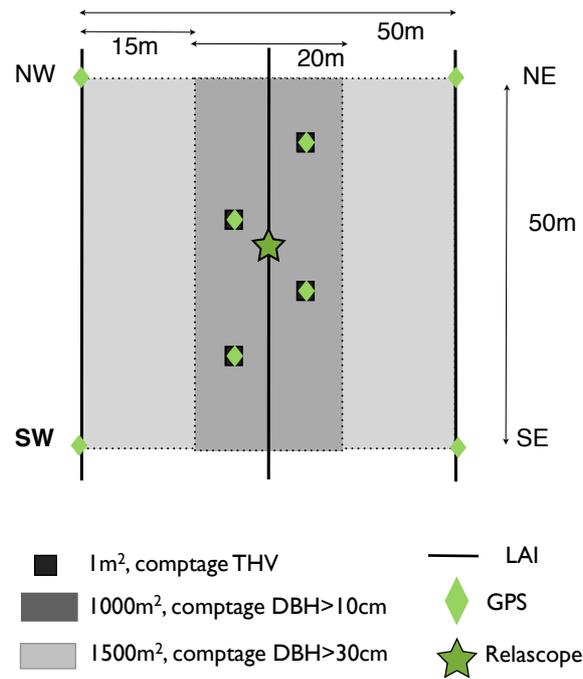


Figure 2 : Représentation schématique d'une parcelle de recensement. Les mesures issues du LAI mètre (Leaf Area Index) et du relascope à chaînette (mesure indirecte de la surface terrière) ne sont pas utilisées ici. THV : végétation herbacée terrestre.

Ces paramètres nous ont permis une description rapide des habitats par des observateurs différents (formés ensemble à l'utilisation de ces paramètres descripteurs). Après avoir réalisé les parcelles de recensement, nous disposions d'une idée plus précise de la diversité des habitats présents. Ces paramètres nous ont alors permis de différencier les habitats qui nous semblaient pertinents et d'assigner à chaque point de description un type d'habitat à partir de la combinaison des différents paramètres.

III.2.6 Caractérisation des pistes

La connaissance précise de l'habitat (structure, composition) à partir des parcelles de recensements étaient nécessaires mais ne permettaient pas d'extrapoler les données. En effet, une classification supervisée (*i.e.* en fixant les pixels ayant un habitat connu) a été réalisée sur l'ensemble du site d'étude. Les résultats obtenus n'étaient pas pertinents et ne correspondaient pas à la distribution des habitats connus sur place. Ainsi, afin d'obtenir rapidement une connaissance non extrapolée de la distribution des habitats présents dans la zone d'étude, nous avons mis en place un protocole de caractérisation des pistes. Lors de la dernière mission de terrain (octobre 2013), F. Pennec et un assistant ont caractérisé 25,7 km

de pistes (Figure 4). Tous les 50 mètres, l'habitat était décrit (par les mêmes paramètres descripteurs) et les 39 espèces alimentaires considérées à ce moment-là comme régulièrement consommées étaient recensées dans un rayon de 10 m.

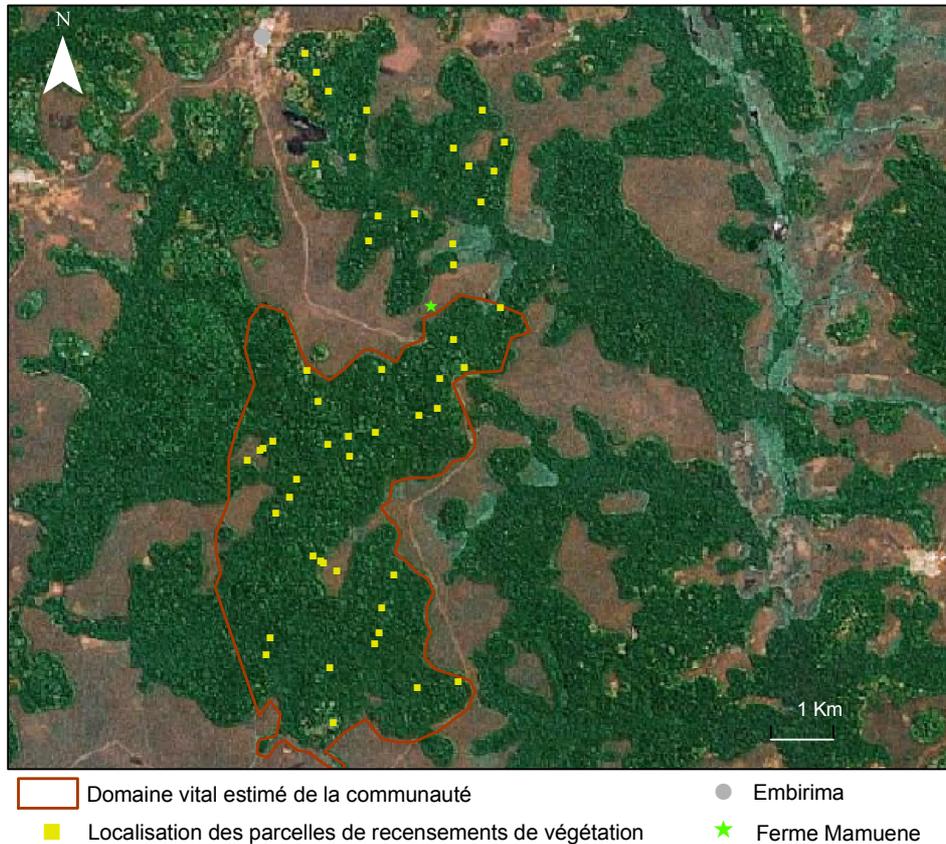


Figure 3 : Localisation des parcelles de recensements de végétation.

III.3 Etudier les activités des bonobos et des humains en forêt

III.3.1 Observation directe des bonobos

Tout au long du processus d'habituation des bonobos, des données comportementales, de taille et de composition de groupes ont été collectées de manière *ad libitum* (Altmann 1974) ainsi que des données sur le contexte de l'observation (nombre d'observateurs, durée du contact, distance minimale). Ces observations ont permis d'avoir des données sur l'évolution du processus d'habituation mais aussi sur l'alimentation des bonobos (plantes consommées, processus de consommation) et les interactions sociales. C'est aussi pendant ces observations que l'identification des individus était possible. Cette partie d'identification, indispensable pour mener des recherches de long terme, a été une activité importante lors des missions de

terrain.

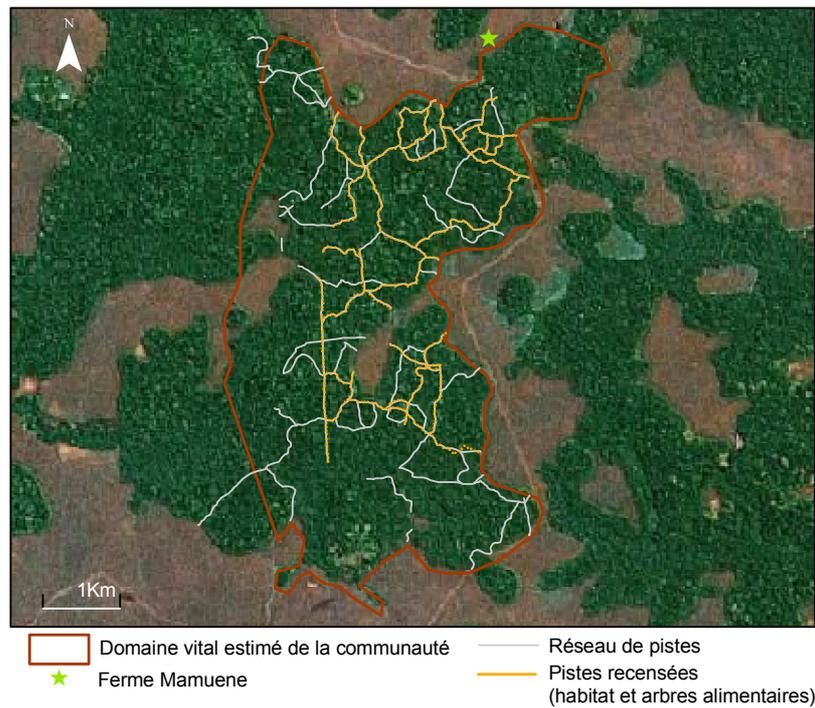


Figure 4 : Répartition des points de pistes utilisés pour la caractérisation d'habitats.

III.3.2 Collecte d'indices pendant la recherche des bonobos

Chercher les bonobos en forêt prend beaucoup de temps et nécessite de parcourir des distances importantes. Ce temps a été valorisé par l'enregistrement *ad libitum* (GPS, nature et âge de l'indice, type d'habitat) de tous les indices de présence indirects des bonobos (restes alimentaires, nids, empreintes, crottes) et des humains (pêche, feux, pièges, cartouches, restes alimentaires, empreintes...). Pour les humains, tous les indices directs (humains croisés en forêt, voix, coups de machette, de hache ou de fusil...) ont également été enregistrés (GPS, nature de l'activité, distance estimée, orientation).

III.3.3 Les transects : un relevé d'indices systématique

Les 16 transects de phénologie ont aussi été utilisés pour faire un relevé systématique des nouveaux indices de présence des humains, des bonobos et des cercopithèques (nature, âge, distance perpendiculaire, nombre). Chaque transect a été divisé en 10 sections de 50 mètres (habitat caractérisé pour chaque section) et chaque indice était assigné à une section. Les 16 transects ont été répartis entre les forêts de Lefiri (considérée comme non protégée au début du projet) et de Manzano (forêt protégée) permettant de faire une comparaison quantitative des indices de présence des espèces de primates non humains et de la nature et de l'intensité

des activités humaines entre les deux zones de forêts.

III.3.4 Les entretiens semi-directifs et l'observation

La démarche ethnoécologique vise à étudier « les relations qui lient une société humaine au milieu naturel qui l'entoure [...en se basant] d'une part sur la perception que peuvent avoir les individus eux-mêmes de ce milieu naturel et de leurs actes, d'autre part sur une analyse extérieure du milieu et des actions des hommes » (Bahuchet 1986). Cette approche a été mobilisée pour étudier en premier lieu la répartition des activités humaines et leurs perceptions et connaissances associées aux bonobos et à la forêt, par des entretiens semi-directifs (Olivier De Sardan 2008) avec des villageois d'Embirima, de Nkala, de Bodzuna et de Nko (Figure 1, carte amovible) et des observations participantes (*op. cit.*) lors d'activités quotidiennes, de fêtes traditionnelles et d'évènements liés à la venue de « visiteurs de marques ». La grille des entretiens semi-directifs (Annexe 1) était d'abord axée sur la nature et la fréquence des activités humaines en forêt et sur les connaissances liées à la conservation. Ces entretiens ont été enrichis de nombreuses discussions informelles ayant notamment permis de mieux comprendre les connaissances locales liées aux bonobos, l'interdit alimentaire et de mieux étudier les questions liées à la conservation. En effet, la manière dont les humains perçoivent les bonobos et la forêt est directement liée au statut de la conservation localement et aux définitions et limites données aux forêts protégées. Ces approches ethnoécologiques nous ont aussi permis de faire une première analyse de la dynamique de conservation et des influences des différents acteurs sur les perceptions et les pratiques locales liées aux bonobos et à la forêt.

III.4 Parasitologie

La parasitologie a été un outil complémentaire essentiel pour faire une première évaluation de l'état de santé de la communauté de bonobos de Manzano et évaluer les risques de transmission avec les populations locales. Ces données servent de données de référence, puisque les collectes ont débuté en 2010 en même temps que l'étude pilote et le processus d'habituation et permettent d'approfondir nos connaissances sur la parasitologie intestinale des bonobos étudiée ponctuellement dans seulement deux sites (Wamba : Hasegawa et al. 1983 ; Lomako : Dupain et al. 2009) et jusque-là jamais étudiée en milieu fragmenté.

III.4.1 Collecte de terrains

Les crottes fraîches de bonobos (<12h) ont été collectées soit sous les nids de la nuit (au maximum une crotte collectée par nid) après le réveil des bonobos, soit lors du suivi des bonobos pendant la journée. En forêt, une analyse macroscopique était réalisée, puis la crotte était emballée dans un sac de congélation identifié (GPS, date, heure, individu ou sexe le cas échéant). Au retour à la ferme, chaque crotte était doublement conditionnée :

- 2 g dans 18 ml de formol à 10 % (pour les analyses microscopiques),
- 3 g dans de l'éthanol 96 % pendant 24h puis séchage sur billes de silicagel (Nsubuga et al. 2004).

En dehors des missions, un assistant collectait et conditionnait les crottes de la même manière, permettant des collectes régulières sur les 18 mois de l'étude.

Les prélèvements de matière fécale humaine ont été réalisés dans les villages autour de la zone d'étude. Après avoir expliqué les objectifs de l'étude, un questionnaire de santé rapide (Annexe 2) était fait et, si le volontaire acceptait de donner un prélèvement, un pot lui était donné. Une fois que le prélèvement m'était rendu, un premier examen microscopique qualitatif (lecture directe) était réalisé sur place dans les 24 heures afin d'informer le volontaire de la présence ou non de nématodes intestinaux. Etant donné qu'un examen de selle négatif ne signifie pas l'absence d'infections (excrétions des œufs discontinues, Roberts & Janovy 2009), un traitement antiparasitaire oral était proposé à chaque volontaire (Levamisol TM). Ensuite, le conditionnement du prélèvement était fait de la même manière que pour les bonobos (formol et éthanol-silicagel).

Lors de la mission de mai à juillet 2012, l'ensemble des échantillons de bonobos et d'humains a été examiné au microscope une première fois sur place. Les échantillons positifs en strongles ont été mis en coproculture puis les larves ont été récupérées par la technique de Baerman (*e.g.* Greiner & McIntosh 2009) et conditionnées dans de l'éthanol 96 % pour des analyses de biologie moléculaire.

III.4.2 Microscopie optique

De retour en France, j'ai analysé l'ensemble des échantillons de matières fécales formolées de bonobos et d'humains au service de Parasitologie de l'Ecole nationale vétérinaire d'Alfort. Pour chaque échantillon, deux lames de 50 µl de solutions homogénéisées étaient entièrement

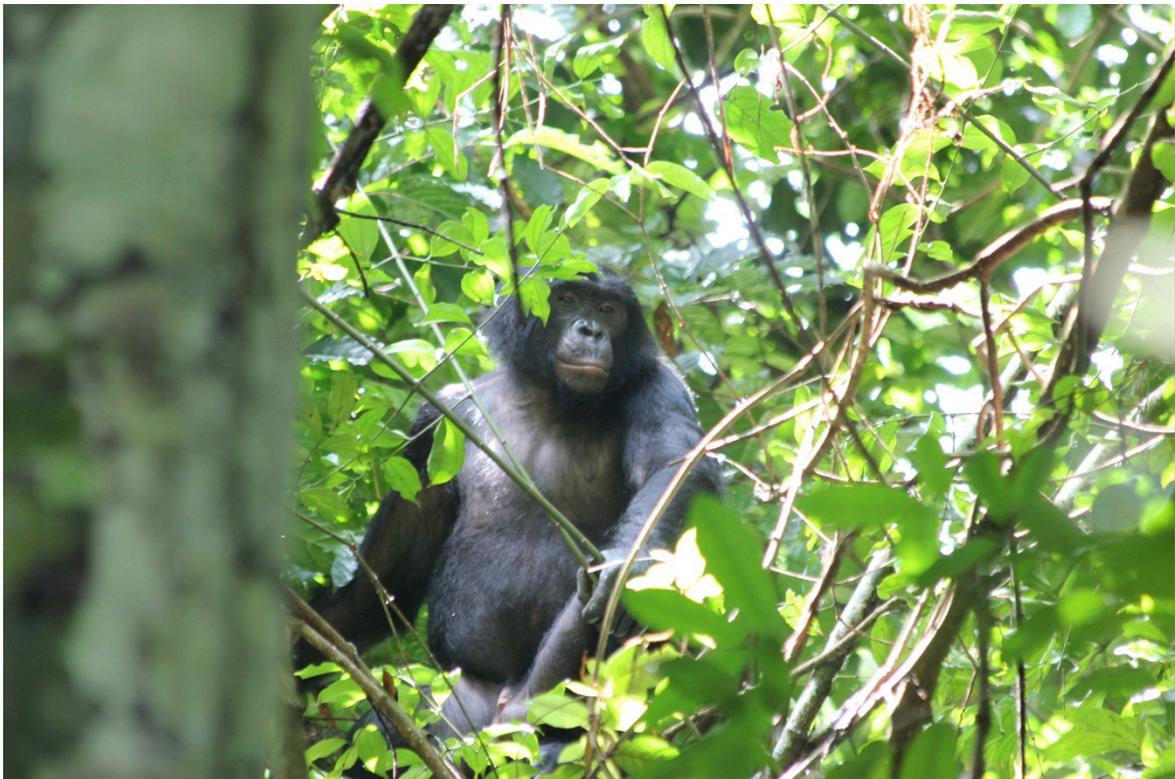
analysées. Tous les œufs de strongles ont été mesurés à l'aide d'un oculaire gradué (ou d'un logiciel de photographie NIS Element®). Pour les autres nématodes, une dizaine d'œufs par espèce a été mesurée lorsque cela était possible.

III.4.3 Biologie moléculaire

A partir des lectures microscopiques, des échantillons positifs en strongles ont été sélectionnés afin de réaliser des analyses de biologie moléculaire. Ces analyses ont été menées en collaboration avec Sophie Lafosse (Ingénieur CNRS UMR 7206) et Anne Charlotte Grüner (post-doc ANR Safape). Les extractions ADN ont été réalisées à partir de minikit Qiagen QIAmp avec un protocole modifié (cf chapitre 3) et adapté en fonction de la nature de l'échantillon (crotte sèche ou larve).

CHAPITRE 1

Habitation des bonobos en mosaïque forêt-savane: influence de l'espèce, de l'habitat et du contexte socio-culturel



RG, un mâle adulte de la communauté de Manzano (©V. Narat)

L'article 1 complet et détaillé correspondant à cette partie, soumis à la revue *Primates*, est présenté à la fin de ce chapitre.

Introduction

Les études des primates en captivité sont complémentaires de celles effectuées en milieu naturel pour de nombreux aspects de leur biologie, comme par exemple l'utilisation d'outils, l'auto-médication, la physiologie ou encore la locomotion (*e.g.*, Matsuzawa 1996a, 1996b ; Krief 2006 ; Gustafsson et al. 2011; Vereeck and D'Août 2011; Zimble-Delerenzo & Stone 2011). Dans la nature, de telles études peuvent nécessiter une observation précise d'individus identifiés à des distances faibles et sur de longues périodes. L'habituation est définie comme l'acceptation d'observateurs par des animaux sauvages comme s'ils étaient des éléments neutres de l'environnement (Tutin & Fernandez 1991). Parmi les primates, l'habituation peut prendre de quelques jours (*Galago* spp.) à plusieurs années, comme c'est le cas pour les chimpanzés et les bonobos, chez qui l'habituation est difficile et ne réussit pas toujours (Johns 1996 ; Van Krunkelsven et al. 1999 ; Williamson & Feistner 2003 ; Sommer et al. 2004 ; Bertolani & Boesch 2008). Les différences entre les durées d'habituation des espèces sont liées à leur organisation sociale et à leur régime alimentaire et les différences au sein d'une même espèce dépendent du contexte local : densité, type d'habitat, nature des relations humains-primates (Johns 1996 ; Van Krunkelsven et al. 1999 ; Williamson & Feistner 2003 ; Sommer et al. 2004 ; Goldsmith 2005). L'habituation est un outil puissant pour étudier les primates en milieu naturel mais il s'agit aussi d'un outil risqué : transmission de maladies, stress engendré (Goodall 1986 ; Woodford 2002 ; Williamson & Feistner 2003 ; Goldsmith 2005 ; Boesch 2008 ; Köndgen et al. 2008 ; Sak et al. 2013 ; Shutt et al. 2014). L'habituation doit donc être faite en connaissant les risques et en évaluant les coûts et les bénéfices pour l'espèce.

L'habituation des primates est souvent considérée seulement comme une méthode alors que c'est aussi un processus intéressant à analyser en regard du socio-écosystème et de la relation pré-existante entre primates et humains. La plupart des études sur l'habituation des GS sont centrés sur les changements comportementaux des réactions des GS face aux observateurs dans les premières étapes de l'habituation (Tutin and Fernandez 1991 ; Van Krunkelsven et al. 1999 ; Blom et al. 2004 ; Bertolani & Boesch 2008) et peu d'études s'intéressent à

l'évolution de l'habituation et de l'efficacité du suivi après ces premières étapes. Parmi les GS, le bonobo est peu connu, avec seulement trois sites d'études de long terme (Wamba, Lomako, LuiKotale). Une seule étude (un rapport technique) apporte des éléments sur l'analyse de l'habituation des bonobos durant les sept premiers mois du processus à Lomako (Van Krunkelsven et al. 1999) ; dès le début les bonobos fuyaient peu les observateurs. Dans cette étude, nous nous intéressons à l'évolution du processus d'habituation des bonobos de Manzano, un nouveau site de long terme situé en mosaïque forêt-savane - habitat rare sur l'aire de répartition des bonobos - en dehors d'une aire protégée officielle et avec des activités humaines à la fois en forêt et en savane. Notre étude porte sur 18 mois d'habituation des bonobos de Manzano et s'appuie sur des paramètres quantitatifs pour évaluer la progression de l'habituation et de l'efficacité du suivi.

Résultats et discussion

Au cours des 18 mois d'étude, 4043 heures cumulées ont été passées en forêt (377 jours) avec 196 contacts avec des bonobos se déroulant sur 134 jours pour un total de 405 heures.

Contrairement à ce que nous attendions, il n'y a pas de corrélation entre la durée moyenne d'un contact ($n=196$, 124 minutes \pm SD=97) et l'effort d'habituation. Ce résultat suggère une faible perturbation liée à la présence des observateurs dès le début de la période d'étude. En effet, la stabilité de la durée moyenne d'un contact suggère que les bonobos ne se déplaçaient pas en raison de la présence des observateurs. La tolérance des bonobos aux observateurs a augmenté pendant la période d'étude, car, d'une part, nous avons mis en évidence une corrélation négative entre la distance minimale lors d'un contact ($n=195$, Test de Spearman, $p<0,001$, $r=-0,07$) et l'effort d'habituation, d'autre part une corrélation positive entre le nombre de contacts mensuels avec une observation de bonobos au sol et l'effort d'habituation ($n=18$, Test de Spearman, $p=0,04$, $r=0,48$). Nos résultats suggèrent une augmentation de l'efficacité de recherche (localisation des bonobos) par la corrélation positive entre le nombre mensuel de contact pondéré par l'effort d'habituation mensuel et l'effort d'habituation totale ($n=18$, Test de Spearman, $p=0,01$, $r=0,58$), ainsi qu'une augmentation de l'efficacité du suivi des bonobos par la corrélation positive entre le nombre de contacts dans une journée avec au moins un contact et l'effort d'habituation ($n=134$, Test de Spearman, $p=0,004$, $r=0,25$).

La taille de groupe maximale observée par contact est positivement corrélée à l'effort d'habituatation ($n=190$, Test de Spearman, $p<0,001$; $r=0,29$) contrairement à la taille des groupes de nids frais ($n=114$) sur la même période d'étude. Ce résultat met en évidence un biais du processus d'habituatation dans l'estimation de la taille des groupes observée, pouvant être dû à des différences individuelles de tolérance - certains individus resteraient en dehors du champ de visibilité des observateurs plus longtemps - et à une différence de qualité de l'observation - la distance minimale diminuant, il devient plus facile de compter les individus présents.

La comparaison de ces résultats avec trois publications traitant de l'habituatation des chimpanzés dans trois milieux différents - forêt (Taï, Côte d'Ivoire, Bertolani & Boesch 2008), savane arbustive et forêt (Gashaka, Nigeria, Sommer et al. 2004) et savane (Assirik, Sénégal, Tutin et al. 1983) - suggère une rapide habituatation des bonobos de Manzano. Bien que chimpanzés et bonobos partagent une organisation sociale de type fission-fusion, les bonobos sont plus cohésifs que les chimpanzés (Hohman & Fruth 2002) augmentant ainsi la probabilité de rencontre du même individu entre différents contacts et facilitant l'habituatation des individus. De plus, à Manzano, l'habitat est une mosaïque forêt-savane et même si les bonobos utilisent ponctuellement la savane (pour traverser, s'alimenter), ils passent la plus grande partie du temps en forêt. Leur domaine vital estimé (20 km^2) est proche de celui d'une communauté de chimpanzés vivant en forêt et très loin de celui d'une communauté de chimpanzés vivant en savane ($60-300 \text{ km}^2$, Baldwin et al. 1982 ; Tutin et al. 1983 ; Pruettz 2006). Ainsi, la conformation de l'habitat pourrait favoriser la localisation des bonobos : il est possible de passer par la savane pour accéder plus rapidement et plus facilement à certaines zones du domaine vital augmentant ainsi l'efficacité de la recherche. Enfin, l'interdit alimentaire et plus largement le fait que les humains cherchent à éviter les bonobos a probablement favorisé le processus d'habituatation. De même, depuis 2007 et le début de la conservation communautaire à Embirima, des pisteurs bénévoles entrent en forêt environ deux fois par semaine pour faire des pistes. Bien qu'ils n'étaient pas formés avant mon arrivée (2010) à l'habituatation des bonobos, la présence des pisteurs a probablement favorisé le processus.

Finalement, cette étude est la première s'intéressant au processus d'habituatation des bonobos sur une longue période et met en avant l'importance de la prise en compte et de la

compréhension des spécificités locales dans l'analyse du processus d'habitation. L'interdit alimentaire local et le comportement traditionnel d'évitement des bonobos sont des composantes importantes à comprendre pour mieux mettre en place l'habitation et analyser son déroulement. Plutôt que devenir un élément neutre de l'environnement, l'observateur doit autant s'habituer que les individus qu'il cherche à habituer pour mieux les localiser et mieux les suivre. Ceci met en évidence l'importance de construire une équipe locale compétente et de confiance pour pouvoir mener à bien le processus dans les meilleures conditions possibles.

Article 1 soumis à la revue *Primates* (le 17 septembre 2014)

Bonobo habituation in a forest-savanna mosaic habitat: influence of ape species, habitat type and socio-cultural context.

Victor Narat¹, Flora Penneç², Bruno Simmen², Jean Christophe Bokika Ngawolo³ and Sabrina Krief^{1,4}

(1) Muséum national d'Histoire naturelle, UMR7206 (MNHN-CNRS-Paris7) Eco-anthropologie et ethnobiologie, CP135, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex, France.

(2) Centre national de la recherche scientifique, UMR7206 (MNHN-CNRS-Paris7) Eco-anthropologie et ethnobiologie, CP135, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex, France.

(3) NGO Mbou-Mon-Tour, Nkala, Territoire de Bolobo, Province du Bandundu, Democratic Republic of Congo.

(4) Projet pour la conservation des grands singes, 3 rue Titien, 75013 Paris, France.

Corresponding Author:

Victor Narat

Muséum national d'Histoire naturelle, UMR7206 (MNHN-CNRS-Paris7) Eco-anthropologie et ethnobiologie.

CP135, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex, France

Tel.: +33 1 40 79 33 59

Fax: +33 1 40 79 38 91

vnarat@mnhn.fr

ABSTRACT

Habituation is the term used to describe acceptance by wild animals of a human observer as a neutral element in their environment. Among primates, the process takes from days for *Galago* spp. to several years for African apes. There are also intra-species differences reflecting differences in habitat, home range and ape-human relationship history. Here we present the first study of the process of bonobo habituation in a fragmented habitat, a forest-savanna mosaic in the community-based conservation area led by the Congolese NGO, Mbou-Mon-Tour, DRC. In this area, local people use the forest almost every day for traditional activities but avoid bonobos because of a traditional taboo. Because very few flight reactions were observed during habituation, we focused on quantitative parameters to assess the development of ape tolerance and of the tracking efficiency of observer teams. During the 18-month study period (May 2012–October 2013), 4043 hours (377 days) were spent in the forest and bonobos were observed continuously for 405 hours (196 contacts on 134 days). The average contact duration was stable over time (124 minutes) but the minimal distance during a contact decreased with habituation effort. Moreover, bonobo location and tracking efficiency, daily ratio of contact time to habituation effort, and the number of observations at ground level were positively correlated with habituation effort. Our observations suggest that bonobos get habituated relatively rapidly. This is discussed in relation to the conformation of the habitat, ape species, and the local socio-cultural context of villagers. The habituation process involves changes in ape behavior toward observers and also more complex changes, including the building of an efficient local team. Before starting a habituation process, knowledge of the human socio-cultural context is essential to assess the balance between risks and benefits.

Keywords: *ape habituation, bonobo, forest-savanna mosaic, socio-cultural context, DRC*

INTRODUCTION

Primate studies carried out in captivity complement those performed in the wild for many aspects of their biology, including tool use, self-medicating behavior, physiology, and locomotion (*e.g.* Matsuzawa 1996a, 1996b; Krief 2006; Gustafsson et al. 2011; Vereeck and D'Août 2011; Zimmler-Delorenzo and Stone 2011). In the wild, such studies may require observation of primates at close distance for long periods, with individual identification. Habituation is the term used to describe 'acceptance by wild animals of a human observer as a neutral element in their environment' (Tutin and Fernandez 1991). Among primates, habituation may take from a few days (*Galago* spp.) to several years in the case of chimpanzees *Pan troglodytes* and bonobos *Pan paniscus*, in which habituation is difficult and is sometimes unsuccessful (Johns 1996; Van Krunkelsven et al. 1999; Williamson and Feistner 2003; Sommer et al. 2004; Bertolani and Boesch 2008). These differences between species are related to social organization, diet, density and visibility in the habitat, and to the local history of human-primate relationships (Johns 1996; Van Krunkelsven et al. 1999; Williamson and Feistner 2003; Sommer et al. 2004; Goldsmith 2005). Habituation is easier for animals/primates/apes living in areas where they are not targeted by hunters. Therefore, knowledge of the local context for primate habituation is essential before starting the process.

Habituation is a powerful tool in the study of wild primates but involves risks because of the increased possibility of transmitting disease and of causing stress (Goodall 1986; Woodford et al. 2002; Williamson and Feistner 2003; Goldsmith 2005; Boesch 2008; Köndgen et al. 2008; Sak et al. 2013; Shutt et al. 2014). Moreover, as the fear of humans decreases, the risk of poaching increases (Williamson and Feistner 2003). Nevertheless, the continuous presence of a researcher or field assistant might limit the incursion of poachers and promote primate conservation. Additionally, there is debate among conservationists concerning the use of habituation in ape-watching eco-tourism ventures (MacFie et al. 2010). In the first wild-ape studies, habituation was performed by artificial feeding, exacerbating changes in behavior toward humans, other species, and even between individuals within the same party. In a well-known long-term study of apes in Gombe, Tanzania, in which artificial feeding began in 1963, chimpanzees were observed to be aggressive toward baboons because of the increased stress generated by competition for food (Goodall 1971; Goodall 1986). They were also aggressive toward humans and some diseases (pneumonia, polio, mange) were transmitted by humans to chimpanzees; 42 chimpanzees died of human diseases within 32 years (Butynski 2001). Primate provisioning also affects body mass and physiology, and

may cause deformities (Asquith 1989; Pusey et al. 2005; Turner et al. 2008). The Gombe chimpanzees were free-living animals but artificial food provisioning questioned their ‘wildness’ (Reynolds 1975). Consequently, habituation must be performed knowing the risks and with confidence that the cost-benefit balance is positive for the species.

Primate habituation is often viewed only as a methodological issue but it is also of interest to analyze the process itself relative to the local socio-ecosystem and primate-human relationships. Most studies dealing with ape habituation have focused on changes in behavioral responses toward observers during the first steps of the process (Tutin and Fernandez 1991; Van Krunkelsven et al. 1999; Blom et al. 2004; Bertolani and Boesch 2008) and few investigators have analyzed the development of habituation or tracked its efficiency after the initial stages. Among great apes, bonobo (*Pan paniscus*, Schwarz 1929) is endemic to the Democratic Republic of the Congo and is an endangered species (IUCN and ICCN, 2012). There are relatively few long-term bonobo study sites with habituated groups (*e.g.* Wamba, Lomako and LuiKotale). In the only study that reported the development of bonobo habituation (Van Krunkelsven et al. 1999 at Lomako), the bonobos exhibited fewer flight reactions in response to observers, and increased curiosity. During the first 7 months of habituation of a human-naïve group of bonobos, the frequency of display of no discernible response to humans (termed ‘ignorance’) increased (Tutin and Fernandez 1991). There is no published information on the duration of bonobo habituation. Here we report the process of development of habituation in bonobos of the Manzano Forest. Manzano is a new long-term study site (*i.e.*, several years of observation; Kappeler et al. 2012) located in a forest-savanna mosaic outside officially protected areas and is relatively infrequently encountered as a habitat for bonobos (Inogwabini et al. 2008; IUCN and ICCN 2012; Thompson, 2002). It is also of interest because traditional human activities occur both in forest and savanna.

While local people are often considered to be primarily a source of disturbance for apes (“let them live the best possible life in highly protected areas free of human disturbance” Goldsmith 2005, p. 60), they may also be a driver of protection. Moreover, highly protected areas are not always the best solution where they result in extensive human-wildlife conflicts. This project began because of a local initiative for community-based conservation led by the Congolese NGO Mbou-Mon-Tour, with an initial motive to support bonobo habituation for eco-tourism (V. Narat, unpublished data). In this context, we argued that the habituation should be carried out under the best conditions and fully validated by scientists. Here we focus on an 18-month period of continuous habituation and report quantitative parameters used to evaluate the habituation process and the efficiency of tracking by observers (tracking

efficiency). Methods are proposed to evaluate the course of habituation through simple parameters associated with the characteristics of observation, the habituation effort and the composition of teams of observers. We hypothesized that during the habituation process, bonobo tolerance and tracking efficiency would increase with habituation effort.

METHODS

Study site

This research was conducted in an area of about 20 km² in the Manzano Forest (2° 38' S, 16° 23' E) Embirima, Bolobo Territory, DRC (Fig. 1), in the community-based conservation area (official formalization is in progress) led by the Congolese NGO Mbou-Mon-Tour (MMT). This study site represents the most southwestern extent of the geographic range of bonobos and is the closest to Kinshasa (Inogwabini et al. 2008; Narat et al. 2012) (Fig. 1). The habitat within Bolobo Territory is composed of a forest-savanna mosaic with 60 % lowland tropical rainforest and 40 % savanna (survey block of 1993 km² in the Territoire de Bolobo; Inogwabini et al. 2008). The rainforests comprise Marantaceae forest, mixed mature forest, disturbed forest, and periodically-inundated forest. The savannas are composed of herbaceous and woodland savannas. The annual rainfall (May 2012–May 2013) was 2387 mm with a dry season lasting 3 months (June–August).

The human density in the area was lower than 5 inhabitants/km² (B. Perrodeau 2010, pers. com.) and all settlements were located in the savanna. Five traditional farms, the homes of one or two families (2–15 people), were established at the edge of the Manzano Forest (Fig. 1). Local people, a Teke ethnic group, respect a traditional taboo on bonobos, which are considered as almost humans (Inogwabini et al. 2008; Narat 2011). Moreover, the Teke avoid bonobos, which are considered to be a bad omen when encountered in the forest, and also avoid contact with bonobo feces (V. Narat, unpublished data).

Teke are highly dependent on the forest, which they enter almost every day for shifting cultivation (mostly cassava, corn, sugar cane, and bananas), hunting (using rifles, snares, and nets), fishing and gathering (Narat et al. 2012). After 3 days at work, the fourth day is called *Mpika* and implies a prohibition on entering the forest, although it is possible to overcome this restriction for specific rituals.

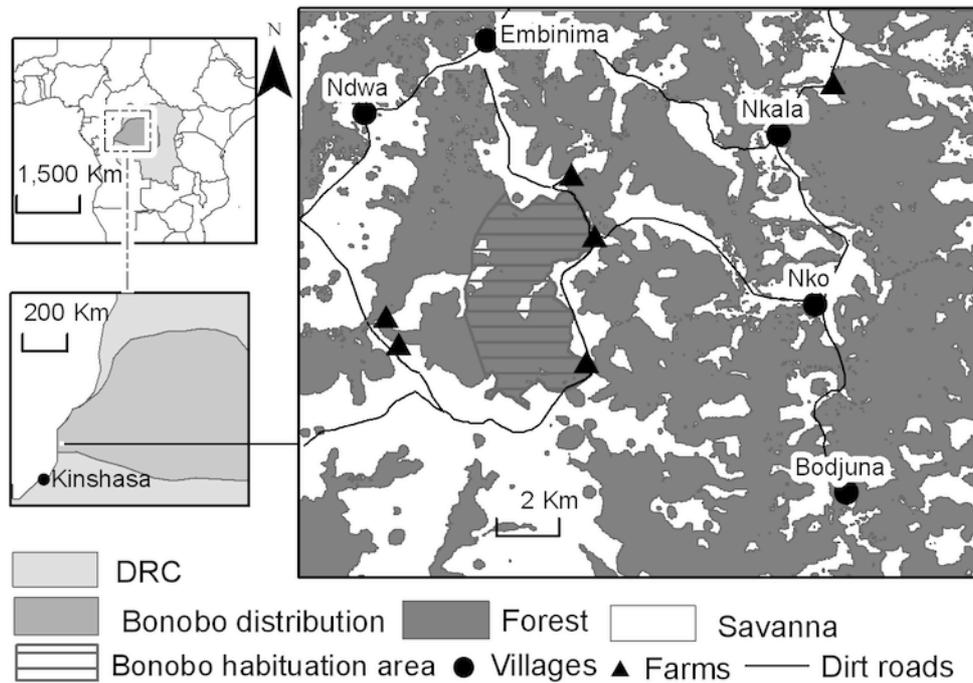


Fig. 1: Study-site localization and bonobo habituation area in the Manzano Forest.

Since 2001, the Nkala village has decided to preserve a forested area for bonobo conservation, the decision being made by community councils. Subsequently, several other villages have followed this example. In the patches of forest studied, some human activities are strictly forbidden (hunting and shifting cultivation) but human presence is allowed (V. Narat, unpublished data).

From the creation of the community conservation forest in 2007 until 2010, local trackers entered the Manzano Forest twice a week to begin a trail network and to search for bonobos (J.C. Bokika 2010, pers. com.). These trackers did not receive any training from conservation or research teams until a pilot study was started by VN in 2010. During this pilot study, very few flight reactions were observed (Narat 2011).

Study period and team patrols

Data were collected for 18 months from May 2012 to October 2013. The pilot study was performed for 6 months over 2010–2011 and led to permission to carry out the study presented here. The pilot study results are not presented here (see Narat 2011).

A continuous habituation process (6 days per week) was started in May 2012 with two to five local field assistants and two researchers from the research program supervised by MMT and the French National Museum of Natural History. Over the first year, four local field assistants

participated in the study and, because of budget restrictions, only two of them worked for the last 6 months. Researchers were present for three periods during the 18 months of the study: 12 weeks at the beginning (May–July 2012), 12 weeks in the middle (February–April 2013) and 3 weeks at the end (October 2013). One to four teams composed of one to four observers patrolled the forest during the 18-month period. The results include data collected by researchers and field assistants.

Methodology

Teams patrolled the forest between 6:00 am and 6:00 pm. Each team recorded the forest entry and exit times and the timing of encounters and separation between two patrol teams. Thus, the habituation effort for 1 day was the sum of the times spent patrolling by all teams. However, the duration of encounters among several teams was counted for only one team for the day. Patrol teams were generally composed of two individuals but could comprise up to six people during bonobo observation because of fusion of patrol teams. Bonobos were located by vocalizations and fresh signs (food remains, feces, footprints and nests). Because it was in the context of work, and after agreements were obtained from the traditional chief for each team member, field assistants and non-local team members were authorized to enter the forest on *Mpika* day, and to collect bonobo feces (used for another study, see Narat et al. 2014, *in review*).

The initial priority was to find night nest sites of bonobos to follow them from the nest on the following morning. When vocalizations were heard after 4:00 pm, the observers located the nest site without approaching the bonobos for direct observation to avoid disturbing them, remaining at least 60 meters from the nest site.

A contact was deemed to begin when at least one bonobo and one observer saw each other at an estimated distance of less than 60 meters. The end of the contact was considered to be when no further visual or audible sign of the presence of a bonobo was recorded at less than 60 meters for 30 minutes after the last presence sign was recorded. During contacts, observers spoke and moved quietly, staying in a single group, and adapting their reactions according to the bonobos' behavior. Leaf-tearing and tongue-clacking were used as signs that bonobos were aware of observer presence (Williamson & Feistner 2003). A minimum distance of 8 meters was maintained between the closest individual and the observers to decrease the risk of disease transmission (Macfie et al. 2010).

During each contact, the observers identified as many individuals as possible, based on morphological features (sex and age class, body size, face color, hair on the head, ano-

genital area shape, and particular features such as mutilations). Four age classes were distinguished: infant (estimated age 0–2.9 years), juvenile (3–9.9 years), subadult (10–14.9 years) and adult (>15 years) (Van Krunkelsven et al. 1999 ; Pontzer & Wrangham 2006). Individual identifications were performed and confirmed by VN and FP during their presence on the field, by observations and photographs.

For this study, the following parameters were used: (1) duration (min), (2) minimal distance (m), (3) party size (all age classes, Van Krunkelsven et al. 1999) and (4) ground level observations. During forest patrols, the group sizes of all fresh nests (1 day, Ogawa et al. 2007) were recorded to study changes in bonobo party size over the study period.

Bonobo habituation level was tested over the 18 months of the study with the following parameters: (1) contact duration, (2) daily contact time ratio (daily contact time divided by daily habituation effort), (3) minimal distance, (4) monthly ratio of numbers of contacts at ground level weighted by monthly habituation effort and (5) changes in party size and nest party size. Location efficiency was evaluated from the monthly contact ratio (monthly number of contacts weighted by monthly habituation effort), and tracking efficiency was determined from the number of contacts per day (only days with at least one contact).

Data for the 18-month study period were analyzed to examine habituation and the development of tracking efficiency over time. Moreover, periods of researcher presence (RP) and absence (RA) in the observer teams were compared to evaluate differences in habituation effort and contact parameters.

Statistical analyses

Correlation tests (Spearman or Pearson depending on the normality of variables tested with a Shapiro test) were used to test correlation between parameters and total habituation effort. The significance threshold used by default for interpretation of *p*-values was 0.05, with Bonferroni correction for multiple tests. Median comparisons (Mann-Whitney U test) were used to test differences between RP and RA periods. All statistical analyses were performed using R software (R core team, 2012) (<http://www.r-project.org>).

RESULTS

Over the 18 months of the study period, 319 days (of 535 days) totaling 4,043 hours, were spent in the forest for bonobo tracking; 196 contacts occurred (on 134 days) for a total of 405 hours. The average cumulative research effort per month was 225 hours (range 141–

318, SD=46.8). The average number of observers during contacts was 2.3 (1–6, SD=1.09). Most contacts were made by a team composed of two observers (1, 23%; 2, 36%; 3, 28.5%; 4, 8%; 5, 2.5%; 6, 2%), with more observers per contact during RP periods (Mann-Whitney test, $p<0.001$, $U=6613$). Over the 18 months, the average daily number of observers in the forest was 2.7 (range 1–7; SD=1.4), with more observers during RP periods (Mann-Whitney test, $p<0.001$, $U=19128$), and greater maximal daily numbers of patrol teams in the RP periods (Mann-Whitney test, $p<0.001$, $U=13735$). These data are detailed in Table 1.

Bonobo habituation level

There was no significant correlation between contact duration and habituation effort; the average contact duration over the 18-month period was 124 minutes ($n=196$, range 1–494, SD=97.0) and there was no difference in contact duration between RP and RA periods.

With increasing habituation effort, the daily contact time ratio increased significantly ($n=319$, Spearman test, $p=0.01$, $r=0.14$, range 0–56) and the minimal distance decreased significantly ($n=195$, Spearman test, $p<0.001$, $r=-0.46$, range 8–60, Fig. 2a). Over the first half of the study period, the average of the daily contact time ratio was 5.5 min/h ($n=152$, range 0–56.2, SD=11.5) with an average minimal distance of 31 meters ($n=56$, range 10–60, SD=12.4); in the second half of the study, the corresponding values were 8.6 min/h ($n=167$, range 0–42.7, SD= 11.1) and 21 meters ($n=139$, range 8–50, SD=10.5).

Over RA periods, the daily contact time ratio was lower compared with researchers' presence period (Mann-Whitney test, $p<0.001$, $U=14244$). Because of a difference in the number of field assistants between the two RA periods (four in the first, two in the second), a comparison was also performed between those periods. The daily contact time ratio was lower over the first RA period (3.0 min/h) compared with the second RA period (8.9 min/h) (Mann-Whitney test, $p<0.001$, $U=3974$); there was no significant difference between daily contact time ratios of the RP periods compared with those in the second RA period.

The minimal distance was also lower during RA periods (Mann-Whitney test, $p=0.007$, $U=54255$). See Table 1 for details.

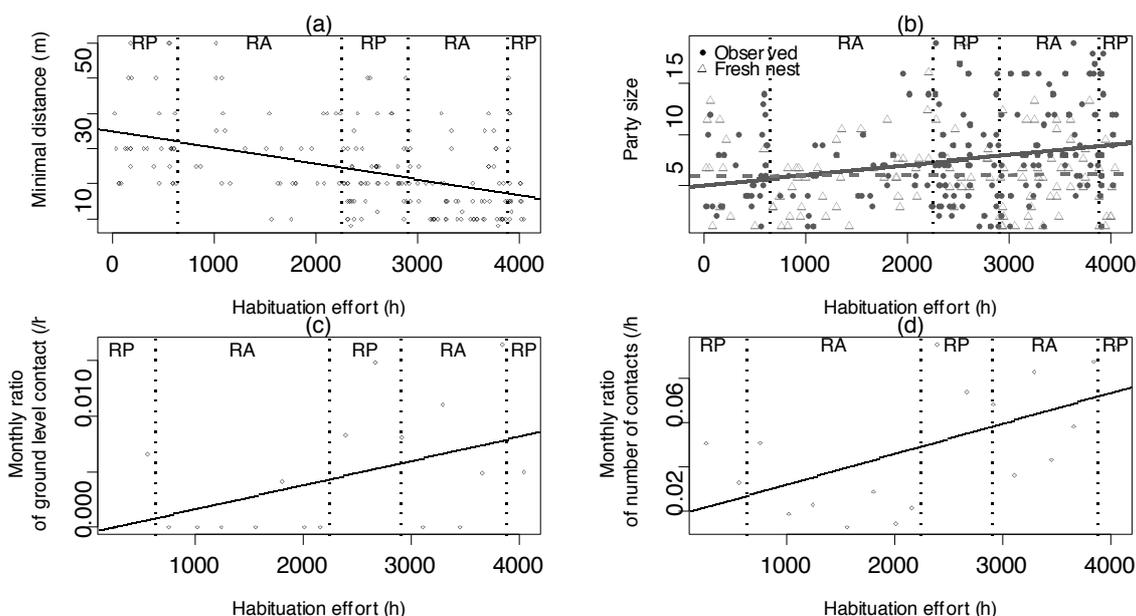


Fig. 2: Changes in minimal distance (a), observed (solid line) and fresh-nest (dashed line) party size (b), monthly ratio of ground level contact (c), and monthly ratio of contact to habituation effort. Vertical dotted lines separate researchers' presence (RP) and absence (RA) periods.

The observed bonobo party size increased over the study period ($n=190$, Spearman test, $p<0.001$, $r=0.29$, range 1–19), in contrast to the fresh-nest party size, which was stable over time ($n=114$, mean=6.3, range 1–20, $SD=3.9$) (Fig. 2b). The average observed party size increased from 6.5 individuals ($n=54$, 1–16, $SD=3.6$) during the first half period, to 8.4 individuals ($n=136$, 1–19, $SD=4.7$) over the second half. Over the same period, the average fresh-nest party size was stable at 5.6 over the first half period ($n=44$ nest groups) and 6.6 over the second half ($n=70$ nest groups). Therefore, the effects of party size on contact duration and minimal distance were not tested. There was no difference of observed party size between RA and RP periods.

The monthly number of ground level observations, weighted by monthly habituation effort, was significantly positively correlated with the habituation effort ($n=18$, Spearman test, $p=0.04$, $r=0.48$, Fig. 2c). Three ground contacts were recorded over the first half of the study period and ten over the second half.

Table 1: Changes in habituation parameters over the study period and comparison between researcher presence (RP) and absence (RA). * For the monthly analyses, the number of contacts and ground contacts are given without weighting for habituation effort in the first and second halves of the study period. Significant p values are shown in bold.

	N	First half study period 0–2021 hours		Second half study period 2022–4043 hours		Correlation test over the total habituation effort	Comparison between team compositions				
		n	Mean Min–Max; SD	n	Mean Min–Max; SD		RP 1465 h		RA 2578 h		Mann-Whitney test
							n	Mean Min–Max; SD	n	Mean Min–Max; SD	
Daily habituation effort (hours)	319	152	13.3 1.3–26.1; 5.5	167	12.1 1.6–24.5; 4.8	$p=0.006$, $r=-0.15$ Spearman's test	106	13.8 1.3–26.5; 5.2	213	12.1 1.6–25.9; 5.0	$p=0.009$ U=13307
Number of observers	/	/	/	/	/	/	106	3.8 2–7; 1.4	213	2.1 1–4; 0.9	$p<0.001$ U=19128
Maximum daily number of patrol teams	/	/	/	/	/	/	106	2.0 1–4; 0.7	213	1.7 1–4; 0.7	$p<0.001$ U=13735
Number of observers/contact	/	/	/	/	/	/	103	2.7 1–6; 1.2	93	1.9 1–4; 0.8	$p<0.001$ U=6613
Daily contact time/Daily habituation effort (min/h)	319	152	5.5 0–56; 11.5	167	8.6 0–42.7; 11.1	$p=0.01$, $r=0.14$ Spearman's test	106	10.5 0–56; 13.1	213	5.5 0–42.6; 10.0	$p<0.001$ U=14244
Contact duration (min)	196	57	151 1–494; 124	139	113 1–405; 81	$p=0.32$, $r=-0.07$ Spearman's test	103	120 1–494; 100.0	93	129 1–475; 93.9	$p=0.26$ U=4338
Minimal distance (m)	195	56	31 10–60; 12.4	139	21 8–50; 10.5	$p<0.001$, $r=-0.46$ Spearman's test	103	25.9 8–60; 12.2	92	21.6 8–60; 11.4	$p=0.007$ U=5425
Monthly ground level contact/Monthly habituation effort*	18	3	/	10	/	$p=0.04$, $r=0.48$ Spearman's test	/	/	/	/	/
Party size	190	54	6.5 1–16; 3.6	136	8.4 1–19; 4.7	$p<0.001$, $r=0.29$ Spearman's test	100	7.5 1–19; 4.4	89	8.3 1–19; 4.5	$p=0.23$ U=4005
Fresh nest party size	114	44	5.6 1–14; 3.5	70	6.6 1–20; 4.1	$p=0.98$, $r=-0.002$ Spearman's test	/	/	/	/	/
Daily tracking efficiency	134	47	1.2 1–4; 0.5	87	1.6 1–6; 0.9	$p=0.004$, $r=0.25$ Spearman's test	62	1.7 1–6; 1.04	72	1.3 1–3; 0.5	$p=0.03$ U=2633
Monthly number of contacts/Monthly habituation effort*	18	57	/	139	/	$p=0.01$, $r=0.58$ Pearson's test	/	/	/	/	/

Bonobo localization and tracking efficiency

There was a significant positive correlation between the monthly ratio of contacts to habituation effort ($n=18$, Pearson's test, $p=0.01$; $r=0.58$; Fig. 2d). Over the first half of the study period, 57 contacts occurred, and 139 over the second half. Likewise, the daily tracking efficiency (number of contacts during days with at least one contact) was significantly and positively correlated with the habituation effort ($n=134$, Spearman's test, $p=0.004$, $r=0.25$). Over the first half of the study period, the average number of contacts per contact day was 1.2 ($n=47$, range 1–4, $SD=0.5$), and 1.6 over the second half ($n=87$, range 1–6, $SD=0.9$).

Identification

Over the 18 months of the study, 18 individuals were clearly identified, 13 females (nine adults, two sub-adults, two juveniles) and five males (two adults, two juveniles and one infant). Five individuals were identified during the first half of the study period and 13 in the second half.

DISCUSSION

This is the first study to document the process of habituation of bonobos in a forest-savanna mosaic area with traditional human activities and is the second study of bonobo habituation (Van Krunkelsven et al. 1999). The decrease in the minimal distance, and the increases in the daily contact time ratio and in the monthly ratio of ground contact, are consistent with an increase in the habituation level of the bonobos over the 18-month study period.

Bonobo localization and tracking efficiency also increased over the study period. This aspect is important because a long-term study site requires the permanent presence of field-assistants/researchers in the forest. Improving the team's knowledge of bonobo ecology and bonobo tracking is essential to build a long-term study site (Doran-Sheehy et al. 2007). During the periods of researcher absence, the daily contact time ratio was lower but field assistants were closer during contacts. Moreover, the daily contact time ratio in the first period without researchers (four field assistants) was about one third that in the second period (two field assistants), indicating increased field assistant efficiency.

These results highlight the importance of local team training, motivation and knowledge. The two field assistants retained in this project were the most motivated and the most efficient and they achieved the same daily contact time ratio as that in RP periods. Even

if the field assistants were less efficient during the first RA periods, the continuous habituation effort based on building a local team allowed an improvement of bonobo habituation level and tracking efficiency.

Unexpectedly, contact duration was not correlated with habituation effort. Also, there was no difference in contact duration between RA and RP periods. Over the study period, bonobo tracking improved. These results indicate good tolerance by bonobos at the beginning of the study and little disturbance by human presence. When a contact ended, it was probably not caused by observer presence. After the termination of a contact by the bonobos climbing or travelling on the ground, they were frequently found later in the day, resulting in an increase in the number of recorded contacts but not in contact duration (i.e., the contacts were of similar total duration but were interrupted by travelling).

The party size was observed to increase over time in contrast to the nest party size which remained the same. This could be an artefact caused by the decrease of the minimal distance, which allowed better observation and visual counting, and potentially also by an improvement in habituation of some individuals. Indeed, it is possible that, during a contact, some bonobos remained out of the observers' field of view on the ground or at the party periphery. Our data did not allow testing of the development of party composition during the habituation process. Although bonobos may exhibit fission-fusion social organization (e.g., Chapman et al. 1996; Van Elsacker et al. 1995; White 1996; Hohman and Fruth 2002; Furuichi 2009), they are more cohesive than chimpanzees, with a higher relative party size; i.e., the ratio between party size and community size (Hohman and Fruth 2002; Furuichi 2009). Several studies have shown a correlation between party size and food patch size (e.g. White and Wrangham 1988; Furuichi 2009). In these cases, there would probably be the same variation in nest party size. Thus, the increase in bonobo party size observed through the study period is probably a bias due to the habituation process rather than a real increase in the party size. Party size used during the habituation process has to be considered carefully because of the bias of habituation level and the difficulty of characterizing parties (Van Elsacker et al. 1995).

The results of this study cannot be closely compared with those of Van Krunkelsven et al. (1999) at Lomako, which focused on behavioral responses toward observers over the first 7 months of habituation effort on a human-naïve bonobo group. Comparisons can only be made with respect to minimal distance and contact duration. At Lomako, the average minimal distance was lower (15 m, range 4.5–40 m) than at Manzano but the average contact duration was also lower (51 min, range 0–246 min) (Van

Krunkelsven et al. 1999). The longer contact duration at Manzano could be associated with the frequent human activities in the forest without aggressiveness toward bonobos (and avoidance of them). It could also reflect a difference of habitat; at Lomako, where the forest is probably denser, observers have to be closer to observe bonobos, with more risk of disturbance resulting in shorter contacts. Differences in methodology and the absence of a definition of contact in the Lomako study may also hinder comparison between these studies.

Habituation of bonobos at Manzano was more rapid, or the baseline level of habituation was higher, than for chimpanzees in a savanna woodland habitat (Tutin et al., 1983, Sommer et al., 2004) and in continuous rainforest (Taï Forest; Bertolani and Boesch, 2008; Table 2). The daily contact time ratio, which reflected the time spent near apes for 1 hour in the forest, was compared in these studies. For chimpanzees, the average daily contact time ratio in the last year of the study period was 5.4 min/h at Assirik after 4 years of continuous habituation effort, 0.6 min/h at Gashaka after 2 years of continuous habituation effort and 8.3 min/h at Taï after 5 years of continuous habituation effort; in contrast, it was 6.2 min/h in our study after only 6 months of discontinuous habituation effort (2010–2011) and 18 months of continuous habituation effort (2012–2013). Several aspects of the local socio-ecosystems influence the development of habituation and might explain these differences.

Ape species

During the habituation process, the more cohesive bonobo social organization compared to chimpanzees is likely to favor the habituation level for each individual because the probability of observing the same individual in several contacts is higher for bonobos. Moreover, bonobos are more arboreal than chimpanzees (Doran 1993, Doran et al. 1996), which is likely to promote tolerance toward observers because they can see observers arriving more easily and feel in a safer position in trees than on the ground.

Habitat

The forest-savanna habitat conformation allows observers to travel rapidly in the savanna so they are able to reach the desired area quickly. Moreover, in contrast to savanna chimpanzees, which have a large home range (from 60 to 300 km²; Baldwin et al. 1982; Tutin et al. 1983; Pruett 2006) and low densities, the forest-savanna mosaic bonobos spend almost all of the time in the forest areas (V. Narat, unpublished data).

Thus, the search area is reduced to about 20 km² (including 1 km² of savanna), the estimated home range of the Manzano community based on GPS tracking (V. Narat, unpublished data).

Human-ape relationship history

The local status of chimpanzees or bonobos varies among their respective distribution areas from an eating-taboo to traditional hunting and consumption (Peterson 2003; Thompson et al. 2008; Lingomo and Kimura 2009). Their socio-cultural context within different human populations influences the behavior of apes toward humans (Goldsmith 2005; Hart et al. 2008; Thompson et al. 2008; McLennan and Hill 2010). In the region studied, several human contextual factors may favor habituation: (1) an eating taboo; (2) avoidance of bonobos in the forest; (3) low human density; and (5) relatively few crops are cultivated near the border of the forest, limiting human-wildlife conflicts. Moreover, from 2007, when the local community forest for bonobo conservation was established at Manzano, MMT trackers entered the forest twice a week searching for bonobos. Although they did not perform ‘active habituation’ (they did not follow bonobos), the community conservation dynamics might have promoted the bonobo habituation process. Unfortunately, this historical context could not be quantified to evaluate its effects on the development of bonobo habituation. The socio-cultural context must be studied to understand the development of ape tolerance toward observers. Furthermore, in our case, the local field assistants had a taboo toward bonobos and it was critical to share our objectives with them and to adapt our work to their traditions. During the first RA period, the relatively low efficiency of field assistants might have been caused by a fear of *metaphysic folk* related to bonobos.

Finally, this study improves knowledge of the development of habituation in bonobos and of *Pan* habituation in general. The process of habituation of apes should be studied by their reaction toward observers during the first habituation steps and also using quantitative parameters that allow evaluation of ape tolerance toward observers during later habituation steps, and of improvements in bonobo tracking. Observations must be interpreted taking into account the habitat type and human context, particularly outside officially protected areas. Our preliminary study showed a good baseline tolerance of bonobos toward observers. In different contexts, the first bonobo reactions toward observers must be analyzed during the habituation process. Moreover, habituation effort and efficiency must be quantified and qualified according to the composition of the team (presence or absence of researchers). The quality of team building is a critical factor to improve ape habituation. We argue that, when

Table 2: Comparison of the local context, habituation effort and the ratio of daily contact time/habituation effort during the last year of habituation in this study and in three studies on chimpanzees. *more than half of the time spent with Zora, a female adult habituated since the beginning (1989)

Study site, Country, Species	Habitat	Conservation status (year commenced)	Human presence	Local ape status	Habituation effort	Daily contact time/habituation effort (min/h)	References
Manzano, DRC, Bonobo (<i>P. paniscus</i>)	Forest-savanna mosaic	Community-based conservation (Mbou-Mon-Tour, formalization in progress)	Yes (settlement in savanna) < 5./km ²	Taboo	6 months, discontinuous (2010-2011) 18 months, continuous (2012-2013)	6.3	This study
Assirik, Senegal, Chimpanzee (<i>P. t. verus</i>)	Savanna	National Park (Niokolo Koba, 1954)	No (since 1950)	Unknown	4 years, continuous (1976-1979)	5.9	Tutin et al. 1983
Gashaka, Nigeria, Chimpanzee (<i>P. t. vellerosus</i>)	Woodland savanna	National Park (Gashaka Gumti, 1991)	Yes, declining	Eating-taboo	2 years, continuous (2000-2001)	0.6	Sommer et al. 2004; Dunn 1995
Taï Forest, Côte d'Ivoire, Chimpanzee (<i>P. t. verus</i>)	Forest	National Park (Taï, 1972)	Yes ~ 100./km ²	Hunting	5 years, continuous (1989-1994)	8.3*	Bertolani and Boesch 2008; Herbinger et al. 2003

possible, it is important to employ local field assistants to ensure longitudinal data collection, to encourage the involvement of local people in ape research and conservation, and to promote economic outcomes. Indeed, the employment of local rather than non-local field assistants is probably more efficient. Their presence in the forest almost daily ensures monitoring for poaching activities and the relationship with local field assistants allows researchers to better understand the local socio-cultural context. The definition of habituation relates to a change in ape tolerance toward observers but also must take into account the way in which teams of observers themselves habituate to locate, track and observe apes. The present results are encouraging that this new long-term study site will facilitate future understanding of bonobo flexibility in the forest-savanna mosaic, an infrequent habitat type within the bonobo distribution area. Thanks to good habituation and on-going individual identification (to date 20 individuals are identified), future studies should help to elucidate important questions in bonobo ecology, behavior, zoopharmacognosy, conservation and evolution.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Ministère de l'Environnement, Conservation de la Nature et Tourism for research permission, the Mbou-Mon-Tour NGO and traditional chiefs for authorization to conduct this work. Acknowledgements for funding are due to the Action Transversale du Muséum "Relations Sociétés-Nature dans le long terme" and the UMR7206 Eco-anthropology and Ethnobiology. This study would not have been possible without the field assistants Blanchard Bongwana, Osa Otsiu Epany, Mozungo Ngofuna and Debaba Munziu. We also thank all members of Mbou-Mon-Tour for their support and contribution to bonobo conservation.

Dans ce premier chapitre, nous avons montré comment évolue l'habituatation des bonobos de Manzano en mettant en avant l'importance de considérer les influences du socio-écosystème sur ce processus. L'habituatation relativement rapide des bonobos est probablement due aux caractéristiques de l'espèce (plus cohésive et donc augmentant le taux de rencontre des mêmes individus) mais aussi aux caractéristiques du socio-écosystème avec un habitat fragmenté permettant un déplacement plus rapide des observateurs dans le site d'étude et une réduction de la surface de recherche. De plus, les bonobos ont probablement eu peu d'expériences négatives avec les humains, puisque traditionnellement les rencontres directes sont évitées (interdit alimentaire et malchance) et la dynamique de conservation communautaire a entraîné la présence régulière de pisteurs dans la forêt depuis 2006.

Lors des 18 mois de suivi, nous avons également collecté des données sur l'écologie des bonobos en mosaïque forêt-savane. Nous nous sommes d'abord concentrés sur l'écologie alimentaire pour constituer un jeu de données de références indispensable pour ensuite mieux comprendre comment les bonobos se répartissent dans l'habitat en fonction de la saison et des activités humaines. L'écologie des bonobos en mosaïque forêt-savane est l'objet du chapitre 2, qui présente une analyse approfondie de l'écologie alimentaire des bonobos de Manzano et les résultats préliminaires sur la répartition des bonobos dans l'habitat sont présentés.

CHAPITRE 2

Ecologie des bonobos en mosaïque forêt-savane



FL, femelle adulte chiquant (*wadge*) un fruit de *Klainedoxa gabonensis* (©V. Narat)

I. Ecologie alimentaire des bonobos en mosaïque forêt-savane : liste alimentaire, aliments de base et aliments de réserve

L'article 2 complet et détaillé correspondant à cette partie, soumis à la revue *American Journal of Primatology*, est présenté à la fin de ce chapitre.

Introduction

L'écologie alimentaire des primates est un vaste sujet d'étude avec un double objectif : comprendre l'évolution des stratégies alimentaires parmi les différentes espèces de primates et améliorer les stratégies de conservation (*e.g.* Conklin-Brittain et al. 2001 ; Robbins & Hohmann 2006 ; Rosenberg 2013). Les aliments de réserve (*fallback food*) sont de plus en plus étudiés en raison de leur rôle clé dans les évolutions anatomiques, socio-écologiques et physiologiques des GS (*e.g.* Furuichi et al. 2001 ; Lambert et al. 2004 ; Lambert 2007 ; Marshall & Wrangham 2007; Marshall et al. 2009). Parmi les GS africains, les gorilles utilisent plutôt des aliments de réserve de faible qualité mais pouvant satisfaire la totalité de leurs besoins nutritionnels alors que les chimpanzés utilisent plutôt des aliments de réserve de haute qualité mais ne constituant jamais la totalité de leur régime alimentaire (Marshall et al. 2009 ; Harrison & Marshall 2011). En revanche, il existe peu d'informations concernant les bonobos. Alors que l'hypothèse principale pour expliquer la plus grande cohésion des bonobos par rapport aux chimpanzés est basée sur une plus grande stabilité des ressources alimentaires sur l'aire de distribution des bonobos avec notamment une utilisation plus importante de la végétation herbacée terrestre (VHT) (Wrangham 1986 ; Wrangham et al. 1996), les observations de terrain indiquent que contrairement aux chimpanzés, les bonobos consomment toute l'année ces VHT, probablement pour leur teneur en protéines, sans variation saisonnière (Malenky & Stiles 1991 ; Malenky & Wrangham 1994). La meilleure compréhension des stratégies alimentaires des bonobos nécessite l'étude de l'espèce dans différents types d'habitats. A l'heure actuelle, il existe trois sites de long terme des bonobos en milieu naturel (Wamba, Lomako et LuiKotale), tous situés en forêt continue. Ici, nous présentons les premiers résultats d'écologie alimentaire d'un nouveau site d'étude des bonobos (Manzano), situé dans l'aire de conservation communautaire de Mbou-Mon-Tour, dont l'habitat est constitué d'une mosaïque forêt-savane. En raison de la diversité d'habitats présents (mosaïque), nous nous attendons à une plus grande diversité d'items alimentaires consommés et une place particulière des espèces pionnières (zones de champs, lisières). Sur

la base de la liste alimentaire établie, des variations temporelles de consommations et du suivi phénologique de 26 espèces alimentaires, nous chercherons particulièrement les aliments de base (consommés toute l'année) et les aliments de réserve (consommés en période de raréfaction des aliments préférés).

Résultats et discussion

Au total, 141 items alimentaires (dont 30 observés en dehors de la période d'étude) correspondant à 107 espèces (dont quatre de savane) ont été enregistrés, représentant 36 familles botaniques. Une identification botanique a été obtenue pour 91 espèces au niveau du genre, représentant 78 genres différents et 71 identifications ont été obtenues à l'échelle de l'espèce. Parmi les 141 items, 56 % sont des fruits, 18 % des feuilles, 11 % des tiges, 4 % des fleurs et 4 % des graines (le reste étant des écorces, des fouilles au sol, du bois mort, des champignons et du miel).

Alors que ce site n'est étudié que depuis 2010, la diversité des familles botaniques est plus importante que celles publiées à Wamba après 20 ans d'étude (35 familles, Idani et al. 1994), à Lomako (30 familles, Badrian & Malenky 1984) et à LuiKotale (31 familles, Beaune et al. 2013a). En revanche, la diversité est plus faible qu'à Lilungu, un site qui a été en activité entre 1988 et 1999 (Sabater Pi & Veà 1994). D'un point de vue de la diversité des genres consommés, le site est le troisième plus diversifié après Wamba et Lilungu et le quatrième d'un point de vue des espèces après Wamba, Lilungu et LuiKotale. A l'avenir, nous nous attendons à augmenter le nombre de genres et d'espèces consommés en raison de l'amélioration des identifications (16 espèces n'ont pas encore été identifiées). De plus, la courbe de raréfaction n'atteignant pas de plateau, nous supposons que plusieurs espèces alimentaires ne sont pas encore connues.

L'espèce la plus représentée dans l'habitat en terme de densité et d'aire basale est *Pentaclethra eetveldeana*, espèce jamais décrite dans les autres sites. Espèce pionnière particulièrement présente en lisière et dans les espaces forestiers ouverts, ses feuilles, ses fleurs et ses graines sont consommées par les bonobos.

Le suivi phénologique mené sur 26 espèces (sur les 14 derniers mois de l'étude, septembre 2012 - octobre 2013) met en évidence une stabilité de la disponibilité en fruit totale tout au long de cette période. En revanche, lorsque les fruits sont catégorisés, sur la base

d'observation macroscopique, en fruits à pulpe molle, fruits à pulpe fibreuse, fruits à arille et graines (adapté de Gautier-Hion et al. 1985) on observe une période de raréfaction des fruits à pulpe molle (supposé être les aliments préférés des bonobos) de trois mois (mars à mai 2013).

En attribuant un score de consommation à chaque item (nombre de jours de présence de l'item/nombre de jours de forêt), 15 items appartenant à 14 espèces apparaissent comme importants (score de consommation >5 % sur la période d'étude ou à 20 % dans au moins un mois de la période). Les tiges de *Haumania liebrechtsiana* est l'item ayant le score de consommation le plus élevé (63 % sur la période).

Lorsque l'on s'intéresse à l'évolution mensuelle des scores de consommation de ces items en fonction de l'évolution de la disponibilité en fruits à pulpe molle, trois types de motifs de consommation apparaissent :

- aliments de base (consommés toute l'année) : tiges et jeunes feuilles de *Haumania liebrechtsiana*, tiges de *Sarcophrynium schweinfurthianum*, fruits de *Musanga cecropioides*,
- aliments de réserve potentiels (consommés en période de raréfaction des fruits à pulpe molle) : fruits de *Klainedoxa gabonensis*,
- aliments préférés potentiels : fruits d'*Anonidium mannii*, de *Pancovia laurentii*, de *Dialium pachyphyllum*.

Les aliments de base à Manzano sont communs à certains autres sites : les fruits de *M. cecropioides* (comme à Wamba, Kuroda 1979), les tiges de *H. liebrechtsiana* comme à Lomako (Badrian & Malenky 1984) et les jeunes feuilles de *Dialium* comme à LuiKotale (Beaune et al. 2013b). En comparant les données de densité à celles de Lomako pour les VHT (non disponible à Wamba et LuiKotale), Manzano est le site avec la plus forte densité (5,9 tiges/m² contre 2,02 à Lomako, Malenky & Wrangham 1994). Enfin, les espèces de Marantacées (incluant *H. liebrechtsiana*) et *M. cecropioides* sont surtout présents en milieu ouvert et notamment dans les zones d'anciens champs. Ainsi, lorsqu'ils sont réalisés de manière traditionnelle (petite taille, jachère longue), les champs d'agriculture sur brûlis pourraient favoriser la régénération d'espèces alimentaire de base des bonobos.

Une corrélation négative faiblement significative (Test de Spearman, $p=0,0557$, $r=-0,52$) a été mise en évidence entre le score de consommation mensuelle de *K. gabonensis* et la disponibilité en fruits à pulpe molle. Ainsi il est probable que les fruits de cette espèce soient utilisés par les bonobos comme aliments de réserve. C'est la première fois qu'un fruit servant d'aliments de réserve des bonobos est mis en évidence.

Les données collectées étant basées sur la présence/absence d'un item dans une journée, il n'était pas possible de déterminer les items préférés (sur-sélectionnés par rapport à leur disponibilité, Marshall & Wrangham 2007). Nous avons supposé que les fruits à pulpe molle étaient les aliments préférés des bonobos, au lieu de considérer l'ensemble des fruits, ce qui nous a permis de mettre en évidence une période de raréfaction. Avec l'amélioration du niveau d'habituation, il est aujourd'hui possible d'obtenir des temps de consommation à partir des observations par focale individuelle (Altmann 1974). A l'avenir, nous pourrions donc préciser les items alimentaires préférés et vérifier notre hypothèse concernant la préférence pour les fruits à pulpe molle.

Enfin, en se basant sur la taille des groupes de nids frais (1 j, Ogawa et al. 2007), nous n'avons pas trouvé de corrélation entre la taille moyenne mensuelle des groupes de nids ($n=90$) et la disponibilité alimentaire mensuelle en fruits à pulpe molle. Comme à LuiKotale (Hohmann et al. 2006) et à Lomako pour les femelles (White 1998), la cohésion des bonobos (du point de vue de la taille des groupes de nids) ne semble pas affectée par les variations saisonnières de disponibilité en fruits.

Finalement, nous avons mis en évidence une grande diversité d'items alimentaires consommés par les bonobos, l'utilisation de fruits fibreux (*K. gabonensis*) comme aliments de réserve et la stabilité temporelle de la cohésion des bonobos. Des études ultérieures devront préciser ces données en utilisant notamment des périodes d'observation plus longues, des focales pour obtenir des temps de consommation et des scans de groupes pour obtenir des tailles de groupes dans la journée et pas seulement à partir des nids. L'approfondissement de ce type d'étude et les comparaisons avec les autres sites de bonobos nous permettra de mieux évaluer la plasticité alimentaire des bonobos. A l'échelle des GS africains, les données de comparaison permettront d'alimenter les réflexions menées sur l'évolution de l'écologie alimentaire de nos plus proches cousins et d'apporter des données supplémentaires pour mieux comprendre les différences socio-écologiques entre bonobos et chimpanzés.

II. Nature et intensité des activités humaines et influences sur la présence des bonobos : résultats préliminaires

Dans cette partie, nous présentons des résultats préliminaires qui devront être approfondis mais qui permettent d'avoir des premiers éléments intéressants sur les influences des activités humaines sur la répartition des bonobos en fonction de leur nature et de leur intensité.

Introduction

Protéger les primates sous-entend les protéger de l'action de l'homme, principale cause de leur disparition. Le modèle classique de conservation, le parc national, incarne bien cette vision : l'homme doit être exclu de l'aire protégée. De nombreuses études ont montré comment les GS africains s'adaptent à la présence humaine : évitement des zones les plus fréquentées (Reinartz et al. 2006, 2008), changement de comportement et diminution des vocalisations (Hicks et al. 2013) etc. Bien que dans des parcs nationaux, la présence humaine puisse se résumer à des activités de braconnage (puisque par définition l'homme entrant dans un tel parc est considéré comme ayant des activités illégales), les activités des populations humaines non exclues des forêts par des projets de conservation sont plus diverses. D'ailleurs, dans le PNS, alors que Reinartz et al. (2006, 2008) ont montré une influence négative des activités humaines (braconnage) sur la répartition des bonobos dans le Nord du PNS, Thompson et al. (2008) ont montré que les densités de bonobos étaient plus élevées en bordure des villages Iyaelimas, ethnie dont la présence reste tolérée dans le parc. Considérant les bonobos comme un ancêtre (interdit alimentaire), les Iyaelimas ont un système de chasse de subsistance respectant les saisons et structuré par des interdits alimentaires. A l'échelle de l'aire de distribution des bonobos, Hickey et al. (2012) ont montré que les bonobos évitaient les zones de fortes activités humaines et les zones de forêts fragmentées. Une meilleure compréhension des spécificités locales est complémentaire de cette approche à petite échelle (*large scale*). Ici, nous nous intéressons aux influences des activités humaines sur la présence des bonobos à une échelle locale, dans la forêt de Manzano. L'objectif étant d'avoir des premiers éléments nous permettant d'évaluer l'influence humaine à différentes échelles de temps (court, moyen, long terme) et en fonction de la nature et de l'intensité de ces activités.

Méthodes et Résultats

Court terme

- Transect et données spatiales

Au total 16 transects de 500 m (chaque transect étant subdivisé en 10 sections de 50 m) (Figure 1, carte amovible) ont été parcourus une fois par mois pour relever les indices de présence des humains, des bonobos et des autres primates (nouveaux par rapport aux passages précédents). Neuf de ces transects ont été placés sur le domaine vital des bonobos de Manzano et sept dans la forêt de Lefiri, contigüe à Manzano et considérée comme une forêt non protégée (cf chapitre 4). Tous les indices de présence indirects (restes alimentaires, empreintes, pièges, cartouches, nasses de pêches, nids etc) et les indices directs (sons, observations directes) ont été relevés. Seuls les sons dont la distance estimée était $> 100\text{m}$ n'ont pas été pris en compte. Des analyses de corrélation entre indices humains et indices de bonobos (par transect et par passage) ont été réalisées en utilisant seulement les sections de 50 m séparées de 100 m pour diminuer la dépendance des sections d'un même transect. La disponibilité alimentaire n'a pas pu être utilisée, car seule une partie des arbres alimentaires était suivi sur chaque transect lissant les différences existantes en terme de diversité et d'abondance d'espèces alimentaires. L'enregistrement systématique des indices de présence des humains lors de la recherche et du suivi des bonobos a été utilisé pour spatialiser les lieux d'activités humaines.

Sur les 18 passages effectués, le nombre d'indices humains par km est équivalent entre Lefiri et Manzano (3,1 indices/km), ainsi que pour les cercopithèques (Tableau 4). En revanche, les indices de bonobos sont 4,5 fois plus abondants à Manzano (2,94 indices/km) qu'à Lefiri (0,68 indices/km) (Mann-Withney, $p < 0,001$, $U=11$). Parmi les activités humaines traditionnelles, la seule différence notable entre Lefiri et Manzano concerne la chasse avec 0,43 ind/km à Lefiri et 0,11 indices/km à Manzano (Mann-Withney, $p=0,02$, $U=228$) (Figure 5).

Tableau 4 : Nombre d'indices par km de transects parcourus dans les zones de Manzano et de Lefiri. Les valeurs en gras indiquent des différences significatives entre les deux sites (Test de Mann-Withney, p -value<0,001).

	Bonobos	Humains	Cercopithèques
Manzano	2,94	3,1	0,85
Lefiri	0,68	3,1	0,44

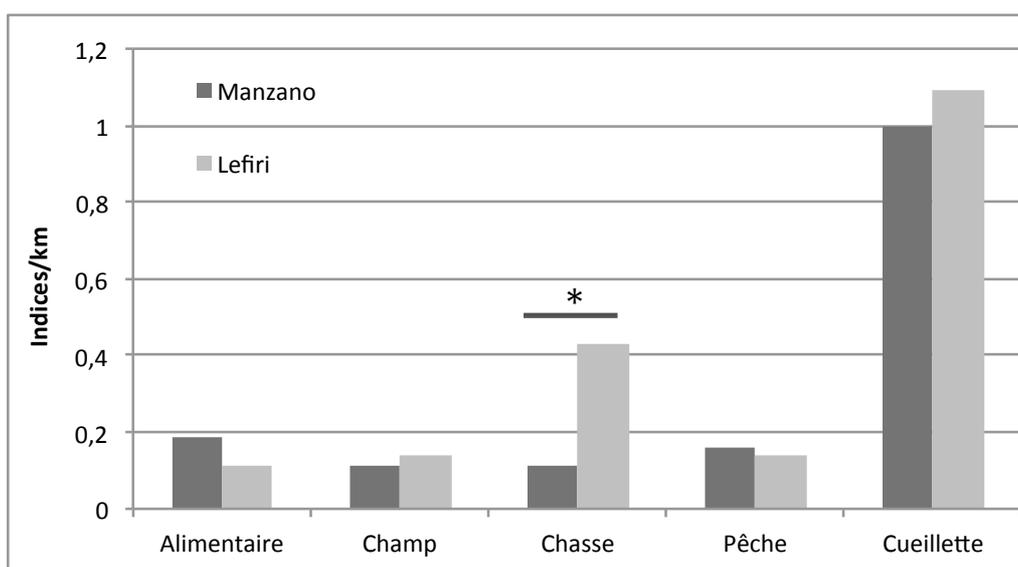


Figure 5 : Nombre d'indices humains par km de transects en fonction des différentes activités humaines dans les zones de Lefiri et Manzano. Alimentaire=Restes alimentaires ; Champ=création de champ, coup de machette, de hâche ; Chasse=cartouche, piège ; Pêche=digue, nasse, hameçons, feu ; Cueillette=feuilles, lianes, piquets, raphia.

Que ce soit en utilisant l'ensemble des 16 transects ou ceux de Lefiri et de Manzano séparément, aucune corrélation significative n'a été observée entre la présence humaine et celle des bonobos. La carte de répartition spatiale des indices d'activités humaines collectés de manière *ad libitum* lors de la recherche des bonobos et des passages de transects à Manzano (377 jours) et seulement lors des passages de transects à Lefiri (43 jours) indique que les activités sont réparties dans l'ensemble du site d'étude (Figure 6).

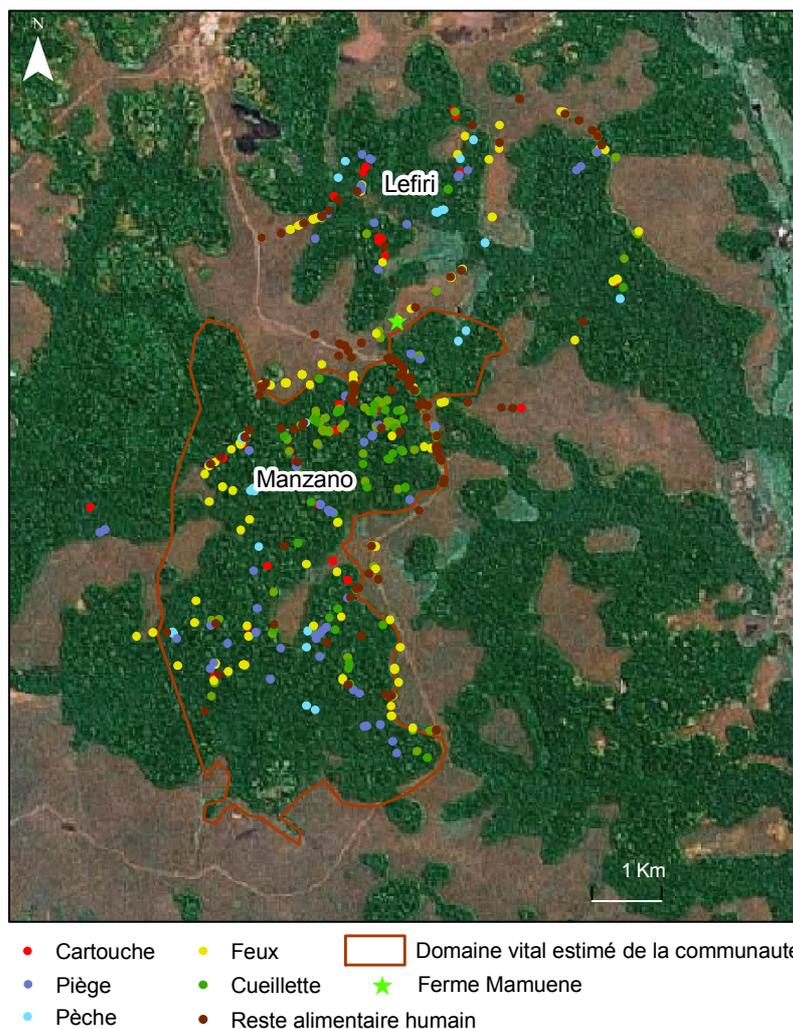


Figure 6 : Répartition des indices d'activités humaines relevés au cours des 18 mois de l'étude de manière *ad libitum* (hors indices relevés sur les transects). 377 jours ont été passés à Manzano (suivi des bonobos et transects), 43 jours à Lefiri (transects seulement).

- Observations ponctuelles

Lors de l'observation des bonobos, trois évènements ponctuels nous ont donné des éléments de compréhension sur l'influence des activités humaines sur les bonobos. A deux reprises, des humains ont été rencontrés alors que nous observions les bonobos et une traversée de route par les bonobos a été observée.

Le 28 juin 2012, une équipe (F. Pennec et un assistant) observait un groupe de quatre bonobos (un mâle adulte, une femelle adulte et son enfant, un juvénile) en train de se reposer et de manger des fruits de *Musanga cecropioides*. Ils ont entendu arriver un groupe de

femmes, à environ 100 m. Il s'agissait de deux femmes cueillant des feuilles de Marantacées. Les bonobos n'ont pas crié et se sont déplacés, calmement par les arbres, dans la direction opposée de provenance des femmes.

Le 6 juillet 2012, toujours pendant qu'une équipe (F. Pennec et un assistant) observait un groupe de sept bonobos (une femelle adulte avec enfant, deux femelles adultes avec juvéniles et un mâle adulte) en train de manger des Marantacées à 5 m du sol, ils ont entendu des bruits de machette coupant de jeunes arbres à environ 300 m. Au bout de 3 minutes, les bonobos ont émis des cris d'alerte et se sont déplacés par le sol en direction opposée de celle de provenance des sons humains. Il s'agissait d'un groupe de six hommes, des pisteurs de MMT, qui était en train de faire des pistes, bruyamment (en parlant assez fort) et en coupant de nombreux jeunes arbres. Les bonobos ont été retrouvés 30 minutes après à 300 m de la localisation d'origine.

Le 14 mars 2013, nous avons assisté à une traversée de route de Lefiri vers Manzano. Cette route en terre a une largeur d'environ 6 m et le trafic est faible avec environ un camion par semaine, 1-5 motos et 5-20 vélos par jour. Les bonobos avaient fait leurs nids en lisière des champs qui bordaient la route. Nous sommes restés à 80 m des bonobos pour s'assurer de ne pas les perturber pendant cette traversée. Une femelle adulte a fait le guet pendant 35 minutes à la zone de bifurcation de la route (Figure 7) puis huit bonobos matures - *i.e.* adulte ou subadulte - (trois femelles adultes portant leur juvénile, une femelle adulte portant son enfant, une femelle sub-adulte et trois individus matures dont le sexe n'a pas pu être observé) ont traversé au sol. Puis, alors que l'ensemble du groupe n'avait pas traversé, un humain est passé sur cette route à vélo. Les quatre bonobos matures (un individu mature de sexe inconnu, une femelle adulte portant un enfant, une femelle adulte et un juvénile/sub-adulte mâle) n'ayant pas traversés étaient à moins de 50 m de la route mais n'étaient pas directement visibles. Les individus ayant déjà traversé étaient dans les arbres, mais non visibles et ont crié à plusieurs reprises. Les individus restant n'ont pas traversé au sol mais ont sauté d'un côté à l'autre après être montés sur une branche à environ 15 m de hauteur et faisant un saut estimé à 4 m en distance horizontale et 10 m en distance verticale pour rattraper des branches de l'autre côté de la route (Figure 7). Le dernier individu à sauter était un juvénile/sub-adulte mâle, il a hésité à sauter alors que les autres lui passaient devant. Il s'est finalement élancé mais n'a pu atteindre les branches de l'autre côté de la route et est tombé au sol. Il s'est tout de suite relevé pour rejoindre le groupe et ne semblait pas blessé

(aucune trace notable sur le sol à l'endroit de la chute). Une fois le groupe réuni, de nombreux cris (*scream*) ont été entendus pendant 30 minutes alors que le groupe se déplaçait. Au total, le groupe était composé de 17 individus avec six femelles adultes (trois portant un juvénile, deux portant un enfant), deux femelles sub-adultes, un juvénile/sub-adulte mâle, un adulte (probablement mâle, vu dans le groupe suite à la traversée) et deux autres individus matures (sexes inconnus). Nous les avons retrouvés 75 minutes après la fin de la traversée, à 500 m du lieu initial, mangeant des fruits de *K. gabonensis*. Aucune réaction particulière n'a été observée à notre arrivée.

Moyen terme

En février-mars 2012, une entreprise d'exploitation forestière « illégale » (permis artisanal pour une exploitation industrielle) a extrait des grumes de *Millettia laurentii* (*Wenge*) dans la partie du domaine vital des bonobos de Manzano situé dans le terroir communaux du village de Bodzuna (forêt Nzi-a-Nzi, Figure 1, carte amovible). Un des pisteurs de MMT possède une ferme (Nzi-a-Nzi) en lisière de cette forêt et entendait fréquemment les bonobos. D'ailleurs, nous avons relevé des indices de bonobos sur le transect 9, situé juste en face de cette ferme, lors de l'étude pilote en mars-avril 2011. Suite à cette exploitation, des indices de bonobos n'ont été retrouvés qu'au cours du passage du mois de janvier 2013. D'après le pisteur habitant dans la ferme de Nzi-a-Nzi, les bonobos ont commencé à revenir dans cette zone à la fin de l'année 2012.

Long terme

Au cours des entretiens, un informateur né au village d'Embirima en 1946 nous a expliqué pourquoi selon lui il y avait une densité plus importante de bonobos à Manzano qu'à Lefiri. Au début des années 60, le village d'Embirima s'est déplacé pour s'installer à sa position actuelle (Figure 8). Il n'y avait que quelques maisons (contre 550 personnes soit environ 90 foyers aujourd'hui). Les bonobos étaient régulièrement entendus à cette époque depuis le village et se trouvaient nombreux dans la forêt de Lefiri. Puis, avec l'augmentation des surfaces défrichées dans la partie la plus proche du village, les bonobos se sont déplacés pour aller à Manzano où il y avait très peu d'activités humaines. Un autre informateur nous a aussi expliqué qu'un champ de 5 ha avait été exploité pour la culture du maïs de manière mécanisée (tracteur) à la fin des années 80 dans cette zone. Il est toujours visible aujourd'hui (Figure 8).



Un bonobo surveille avant de traverser



Traversée d'un bonobo seul au sol



Traversée en groupe au sol



Un homme à vélo passe



Tout le groupe n'a pas encore traversé



Suite au passage du vélo, les quatre bonobos (et un enfant porté) restants traversent en sautant par dessus la route

Figure 7 : Etapes (surveillance, traversée au sol, traversée par saut) lors de la traversée de la route par les bonobos.

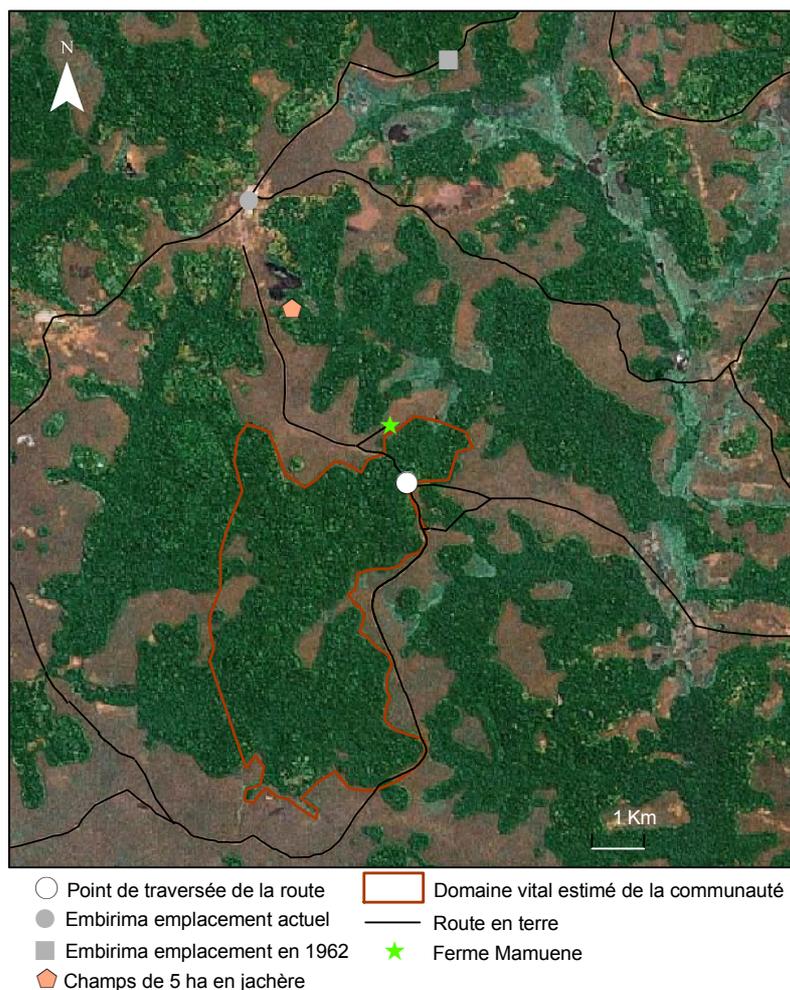


Figure 8 : Localisation du lieu de la traversée de la route par les bonobos, de l'ancien emplacement du village d'Embirima et du champs en jachère de 5 ha cultivé de manière mécanisée dans les années 80.

Discussion

Ces résultats préliminaires et issus de différentes méthodes nous permettent d'avoir des premières informations sur l'influence des activités humaines sur la présence des bonobos. En effet, à partir des observations et des transects, les bonobos de Manzano ne semblent pas éviter les zones d'activités humaines. Ce résultat est concordant avec une étude plus approfondie à partir de transects parcourus sur 30 mois ans dans une zone située à environ 20 km (Serckx et al. 2014). En revanche, lors d'une possible rencontre, les bonobos se déplacent pour éviter les humains. L'épisode de la traversée de route indique également que bien que cette route soit en terre, étroite et peu fréquentée, les bonobos ont mis du temps avant de traverser et il semble que le passage d'une personne à vélo ait conduit à un changement de

stratégie impliquant une prise de risque importante (le saut était de grande amplitude, le dernier à avoir sauté, un juvénile/sub-adulte, est tombé au sol). Bien que le risque soit peu élevé (peu de véhicules, pas de braconnage direct), les bonobos ont attendu 35 minutes avant de traverser et il s'est écoulé 20 minutes entre la traversée du premier individu et du dernier individu (groupe de 17 individus dont 5 immatures). A notre connaissance, une traversée de route n'a jamais été observée chez les bonobos. A Bossou (Guinée), les chimpanzés traversent la route en terre en moyenne en 3 minutes pour une taille de groupe moyenne de 10,6 individus (n=28) (Hockings et al. 2006). A Sebitoli (Ouganda), où la route est bitumée et avec un fort trafic (93 véhicule/h), les chimpanzés traversent la route en 8,7 minutes en moyenne pour une taille moyenne de groupe de 5,8 individus (n=20) (Cibot et al. *in review*). Dans le cas des bonobos de Manzano, nous n'avons observé qu'une seule traversée de route, mais il semblerait que la traversée soit stressante (longue période de surveillance, prise de risque avec les sauts suite au passage d'un vélo) et que contrairement aux chimpanzés de Bossou (Hockings et al. 2006), les bonobos de Manzano évitent de traverser lorsque des humains sont présents. De plus, la seule traversée observée a eu lieu en mars 2013, lors d'une période de faible disponibilité de fruits à pulpe molle (cf I. du chapitre 2). L'analyse de données collectées sur une période plus longue nous permettra d'évaluer si les bonobos augmentent les distances parcourues et traversent la route lors des périodes de faible disponibilité alimentaire.

Ainsi, à l'échelle du site d'étude, il semble y avoir un chevauchement spatial des zones utilisées par les humains et les bonobos (sur le domaine vital des bonobos) mais un évitement des rencontres (pas de chevauchement temporelle d'utilisation de ces zones). Lorsque les activités humaines sont plus perturbatrices (exploitation forestière), les bonobos ne fréquentent plus la zone pendant plusieurs mois. Mais les données sont insuffisantes pour conclure puisque ces différences pourraient aussi être dues à des variations saisonnières de l'utilisation de l'habitat.

Le fait que les bonobos soient beaucoup moins présents à Lefiri qu'à Manzano pourrait être dû aux activités humaines, plus intenses dans cette partie de forêt depuis plusieurs décennies, ou à des différences d'habitats ou d'espèces alimentaires présentes. En effet, la forêt de Lefiri est plus étroite et a une forme en doigts de gants contrairement à Manzano. En juillet 2014, F. Pennec a recensé tous les individus d'espèces alimentaires (arbres/lianes) présents sur les 16 transects (dans une bande de 5 m de part et d'autre de la ligne de transect). Les comparaisons

de la diversité d'espèces alimentaires (totales et « importantes », cf p. 66) par transect et du nombre d'individus d'espèces alimentaires (totales et importantes) n'indiquent pas de différence significative entre Lefiri et Manzano (Tableau 5). En revanche, la comparaison des données issues des parcelles de recensement de végétation effectuées à Manzano (n=28) et à Lefiri (n=17) indique qu'il y a une plus grande diversité d'espèces alimentaires (Test de Mann-Withney, $U=132$; $p=0,013$) et une abondance en individus alimentaires plus élevée (Test de Mann-Withney, $U=142$; $p=0,025$) à Manzano par rapport à Lefiri (Tableau 5). Ainsi, cette différence de disponibilité alimentaire mise en évidence par les parcelles de recensement pourrait être à l'origine des différences en signes de présence des bonobos. Cependant, la conformation et la répartition des habitats doivent être étudiés de manière approfondie afin de préciser ces résultats préliminaires.

Tableau 5 : Comparaison de la diversité d'espèces alimentaires et du nombre d'individus alimentaires total par transects et par parcelle de recensement, entre Lefiri et Manzano.

Par transect de 500 m	Manzano (n=9)	Lefiri (n=7)	Test de Mann-Withney
Nombre moyen d'espèces alimentaires	25,7 +/- SD=6	26,6 +/- SD=8	$U=35$; $p=0,75$
Nombre moyen d'individus alimentaires	96 +/- SD=31	104 +/- SD=33	$U=39$; $p=0,43$
Nombre moyen d'espèces alimentaires « importantes »	7,2 +/- SD=3	6,7 +/- SD=3	$U=27$; $p=0,67$
Nombre moyen d'individus alimentaires « importants »	28,3 +/- SD=15	30 +/- SD=19	$U=32$; $p=0,96$
Par parcelle de recensement (50*50m)	Manzano (n=28)	Lefiri (n=17)	Test de Mann-Withney
Nombre moyen d'espèces alimentaires	11,1 +/- SD=4,5	7,3 +/- SD=4,2	$U=132$; $p=0,013$
Nombre moyen d'individus alimentaires	33,6 +/- SD=15,9	21,8 +/- SD=15,1	$U=142$; $p=0,025$

En conclusion, cette partie met en avant la différence probable de l'influence des activités en fonction de leur nature (agriculture, chasse, exploitation mécanisée, etc.) mais aussi de leur intensité (taille et nombre de champs). Il semble que les bonobos n'évitent pas particulièrement les zones de champs sauf lorsque ces zones deviennent trop exploitées. C'est ce « trop » renvoyant à une notion de seuil qu'il faudra préciser par la suite. Des analyses plus poussées prenant en compte l'habitat, la disponibilité alimentaire sur les transects et la

nature des activités (modèle linéaire mixte généralisé) pourront être mises en place pour mieux comprendre comment humains et bonobos utilisent un habitat commun.

Article 2 soumis à *American Journal of Primatology* (le 08 octobre 2014)

Bonobo feeding ecology in a forest-savanna mosaic: examination of staple food and filler fallback foods

V. Narat¹, F. Pennec¹, A. Hladik¹, C. Lubini², J.C. Bokika Ngawolo³, B. Simmen¹, S. Krief^{1,4}

(1) National Museum of Natural History, UMR7206. 57, rue Cuvier, CP135, 75231 Paris Cedex, France.

(2) Kinshasa University, Department of Environment, BP 190 Kinshasa XI, DRC.

(3) ONG Mbou-Mon-Tour, 2 km from Nkala village, Bolobo Territory, DRC.

(4) Projet pour la conservation des Grands Singes. 3 rue Titien, 75013, Paris, France.

Short title: Bonobo feeding ecology in forest-savanna

Corresponding author:

Victor Narat

Muséum national d'Histoire naturelle, CP135, UMR7206

57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex, France

Mail: vnarat@mnhn.fr / victor.narat@gmail.com

Tel: +33 (0) 6 14 20 82 46

ABSTRACT

Compared with other apes, bonobo feeding ecology is poorly understood. Research has been restricted to three main study sites of similar habitat type (continuous lowland rainforest). We present preliminary data on a new long-term bonobo study site in the Democratic Republic of Congo, the Manzano forest, which is a community-based conservation area composed of a forest-savanna mosaic with human activities. From May 2012 to October 2013, we recorded bonobo food items by direct observation and from fresh food remains. We determined the density and basal area of different food plants by census of vegetation in plots (20 × 50 m) located in forest (n=45) and in savanna (n=6) and we determined a fruit-availability index (FAI) for 26 species in phenology transects (16 × 500 m, monitored monthly). Nest-group size was used to assess the effect of FAI seasonality on bonobo cohesiveness. Overall, we recorded 141 bonobo food items of 107 species (36 botanical families; 91 identified to genus level and 71 to species). Four staple species (consumed year-round) were identified: *Haumania liebrechtsiana*, *Sarcophrynium schweinfurthianum*, *Dialium angolense* and *Musanga cecropioides*. The fruits of *Klainedoxa gabonensis* were consumed in greater quantity during the three months of fruit scarcity (based on the FAI of juicy soft-pulp fruits), showing this species is used as a filler fallback food. Bonobos consumed leaves, flowers and seeds of the most represented tree species, *Pentaclethra eetveldeana*, a pioneer species absent from the other bonobo study sites. We did not observe an effect of FAI variation on nest-group size. Our observations provide preliminary information on diet plasticity and feeding strategies of bonobos in this infrequent habitat type in which there is frequent human activity. Future studies in this new study site will allow more detailed comparison between bonobo study sites and improve our knowledge of bonobo socio-ecology.

Keywords: feeding ecology, fallback food, bonobo, forest-savanna mosaic, DRC

INTRODUCTION

Primate feeding ecology is a vast topic of research that has dual aims: to understand the evolution of primate feeding and to improve primate conservation [Conklin-Brittain et al., 2001; Robbins & Hohmann, 2006; Rosenberg, 2013]. Many studies of the feeding ecology of great apes have focused on fallback foods (FBFs), which are believed to have played a key role in the evolution of their anatomy, socio-ecology, physiology and [e.g. Furuichi et al., 2001; Lambert et al., 2004; Lambert, 2007; Marshall & Wrangham, 2007; Marshall et al., 2009]. Two main classes of FBFs were proposed based on their relative importance in the diet: ‘staple FBFs’ that may sometimes reach 100 % of the diet; and ‘filler FBFs’, which never comprise 100 % of the diet [Marshall & Wrangham, 2007]. The second type of FBF exhibits a gradient in nutritional quality (low to high) [Lambert, 2007]. A mixed FBF classification that takes into account both quality and relative importance was recently proposed, with a continuum from a low quality FBF used as a staple to a high quality FBF used as filler [Marshall et al., 2009, but see also Yamagiwa & Basabose, 2009].

Among great apes, gorillas preferentially use staple FBFs of low nutritional quality whereas chimpanzees use filler FBFs of relatively high nutritional [Marshall et al., 2009; Harrison & Marshall, 2011]. Bonobos (*Pan paniscus*) do not seem to fit either of these patterns because they tend to depend upon staple FBFs of high quality [Marshall et al., 2009; Harrison & Marshall, 2011]. However, there is a critical lack of data on feeding by this species in different habitat contexts. Nevertheless, the feeding ecology of bonobos is an important topic because the main hypothesis to explain the differences in social organization of bonobos (more cohesive groups, stability of female cohesiveness, sex-roles in the bonobo society) compared with chimpanzees relate to differences of food availability in the bonobo distribution area [Badrian & Badrian, 1984; Kano, 1980, 1982; Wrangham, 1986; White, 1998; Yamakoshi, 2004; Hohmann & Fruth, 2002]. Nowadays, the three long-term study sites still operating for bonobos (Wamba, Lomako, and LuiKotale) are all located in lowland continuous rainforest, and until now, no real filler FBF has been described in the bonobo diet.

Here, we present data collected at a new long-term bonobo study site, the Manzano forest in the community-based conservation area led by the Congolese NGO, Mbou-Mon-Tour, Democratic Republic of the Congo (DRC). Located at the most southwestern extent of the bonobo distribution area, this area is composed of a forest-savanna mosaic, an infrequent habitat in the bonobo range [Thompson, 2002; Serckx et al., 2014]. In addition, traditional

human activities occur regularly in the area, allowing interesting comparative research on intra-specific and inter-specific interactions. The forest-savanna mosaic constitutes a fragmented habitat with higher habitat diversity and a more extended forest edge than in continuous forest. Because a large proportion of this habitat includes the interface between forest and savanna, we predict a higher diversity in the bonobo diet compared with continuous forest. Moreover, we hypothesize a high consumption of pioneer species, which are more abundant at the edges of habitats with human activities. Based on patterns of consumption and fruit availability, we identify the potential staple foods (consumed year-round) and filler FBFs as defined by Marshall & Wrangham [2007].

METHODS

The methods used to collect data in the field adhered to the legal requirements of the DRC and are in compliance with the guidelines of the Animal Care Committee of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France, as well as the ASP principles for the ethical treatment of nonhuman primates.

Study site

This research was conducted in the Manzano forest (2° 38' S, 16° 23' E) in an area of about 20 km², near Embirima village in the Territoire de Bolobo, DRC (Figure 1), in the community-based conservation area (formalization in process) led by the Congolese NGO Mbou-Mon-Tour (MMT). This study site represents the most southwestern extent of the geographic range of bonobos and is the closest to Kinshasa [Inogwabini et al., 2008; Narat et al., 2012] (Figure 1). The habitat of the Territoire de Bolobo is composed of a forest-savanna mosaic with 60 % lowland tropical rainforest and 40 % savanna (survey block of 1993 km² in the Territoire de Bolobo) [Inogwabini et al., 2008]. In this region, the bonobo density was estimated from 0.5 to 2.2 ind./km² [Inogwabini et al., 2008; Serckx et al., 2014]

Human density is lower than 5 inhabitants/km² and all settlements are located in the savanna. Local people, a Teke ethnic group, respect a traditional eating-taboo on bonobos, which are considered to be almost human [Inogwabini et al., 2008; Narat, 2011]. The people are highly dependent on the forest, which they enter almost daily for shifting cultivation (mainly cassava, corn, sugar cane, and bananas), hunting (rifles, snares, and nets), fishing and gathering [Narat et al., 2012]. Since 2001, the Nkala village has reserved a forested area for bonobo conservation. The decision was made by local community councils and several other

villages have now followed this example. In the patch of forest studied, some human activities are prohibited (hunting and shifting cultivation) but some human activities are allowed (gathering of leaves and mushrooms, and fishing) [V. Narat, unpublished data].

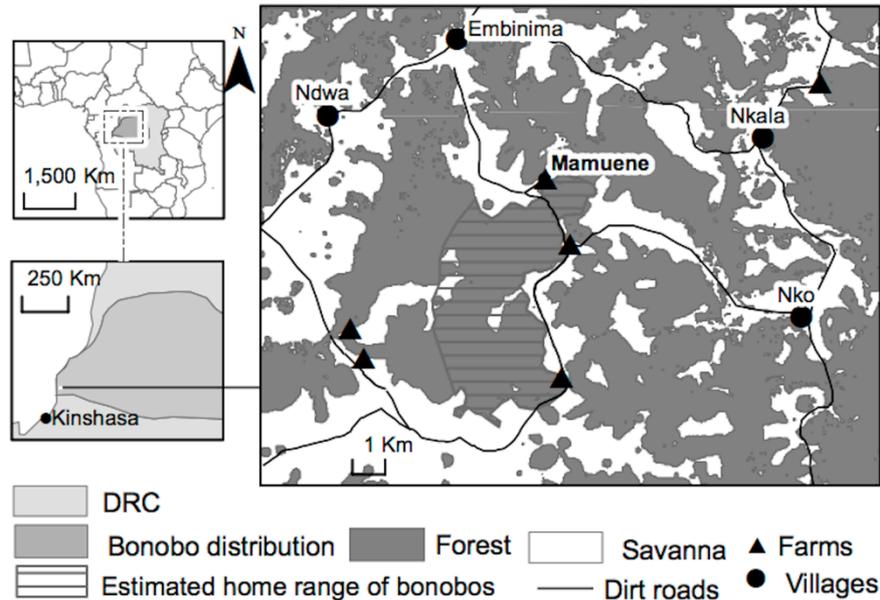


Figure 1: Location of the study area.

Study period

Data were collected from May 2012 to October 2013 during the habituation process. A pilot study was performed for six months in 2010–2011 [Narat, 2011]. Researchers were present for eight months during the 18-month study period, at the beginning (May–July 2012), in the middle (February–April 2013) and at the end (October 2013). Data collected by researchers and field assistants (trained to collect plant samples and follow bonobos with the least disturbance possible) continuously present during the 18 months of study are also included.

Meteorological data

Rainfall was measured daily at 07:00 am at the traditional farm of Mamuene, located on savanna. The farm, which was where the assistants lived and was used as a camp site by researchers, was located less than 500 m from the edge of the forest (Figure 1).

Botanical identification

Botanical identifications, based on herbarium specimens and photographs, were made by FP in collaboration with CL (Kinshasa university, DRC) and AH (National Museum of Natural History, France). Based on macroscopic observation, ripe fruits were classified into four categories of decreasing water content and increasing fiber content in edible part of fruits [adapted from Gautier-Hion et al., 1985]: 1) juicy soft pulp (JSP, the pulp is soft); 2) juicy fibrous pulp (JFP, the pulp is hard and fibrous); 3) soft aril (SA, the edible tissue is an aril); and 4) not fleshy (NF, only the seed is edible).

Bonobo diet

The bonobo diet was deduced by direct observation and from food remains (<3 days old). Because of the uncertainty of seed identification, macroscopic observation of fresh feces was only used to assess the proportion of feces with seeds (all species). The time of feeding was not obtained because bonobo habituation and individual identification were still in progress during the study period. Therefore, for each food species, we calculated a consumption score as the percentage of the study period days in which the food item was observed (direct observation or fresh food remains of one item from one species) [adapted from Robbins et al., 2006]. Species with a consumption score higher than 5 % of forest days over the total study period or higher than 20 % of forest days in at least one month were considered as ‘important foods’ [adapted from Robbins et al., 2006]. Fruits are considered to be preferred foods for bonobos [Sabater Pi & Veà, 1994; Wrangham et al., 1996; Conklin-Brittain et al., 2001; Yamakoshi, 2004; Harrison & Marshall, 2011]; we used JSP fruits as a reference for preferred food availability. Staple foods were defined as those consumed throughout the year [Robbins et al., 2006] and filler FBFs as a foods consumed during a period of scarcity of the preferred food but never reaching 100 % of the diet [Marshall & Wrangham, 2007]. The total list of potential items in the bonobo diet (supplementary information 1) that we considered in this new study site includes items from other long-term studies. However, food items not observed in the present study were not included in the analysis.

Feeding species density, habitat specificity and phenology

Species densities were calculated from plot censuses (20 × 50 m) in the study area [adapted from Potts et al., 2009]. Forty-five plots (total 4.5 ha) were located in forest and six (0.6 ha) in savanna. All tree species (including some not known to be food species) with diameters at breast height greater than 10 cm, and all lianas, were counted in these plots. In addition, four 1 × 1 m plots along the median line of each plot (180 m² in total) were used for the census of THV. Plot locations were chosen by a stratified randomized method based on unsupervised classification of Landsat 7 images performed on ENVI®. From this classification, five spectral classes of forest habitat were determined.

The **habitat census** was performed on 25.7 km of a network trails by one of us (FP) with botanical knowledge. The following components, with densities scored from 0 to 3, were used to characterize the habitat of forest: Marantaceae; saplings (<1 m) in the forest understory; and branches in the middle stratum (5–15 m). Periodically-inundated forest and forest-edge (up to 50 m into the forest) were directly identified in the field. These criteria enabled us to define five forest habitats: 1) mixed forest with an open understory (MFO); 2) mixed forest with Marantaceae understory (MFM); 3) Marantaceae forest with sparse trees (MRT); 4) periodically-inundated forest (PI); and 5) edge (EDG). The differentiation between the two Marantaceae forest types was useful because Marantaceae are known to be important foods in the bonobo diet [Malenky & Stiles, 1991; Malenky & Wrangham, 1994; Malenky et al., 1996] but Marantaceae forests without the middle stratum have no (or very few) small trees (*e.g.* *Pancovia* sp., *Sorindeia* sp., *Anonidium mannii*) in contrast to the mixed forest with Marantaceae understory. The habitat was characterized every 50 m with habitat description and a census of the tree and liana food species (39 species known as frequently consumed) in a 10 m radius. The habitat specificity of each species was defined as the relative presence of the species among the five habitat categories. Thus, for each species we determined whether the species was absent in a habitat type (noted as -) or present (+ to +++). Similar values between two habitats for one species indicated no difference in its specificity, and different signs indicated that the species was more abundant in the habitat with the higher + score.

Temporal availability of food was determined with a monthly phenology survey carried out on nine 500-m transects length including 204 individuals of 26 species (24 trees and 2 lianas) (mean of individuals per species=7.8 ± SD 5.6, range: 1-19). The presence of fruits, flowers, young leaves, and mature leaves were scored on a 0–4 scale [*e.g.* Malenky & Wrangham, 1994; Bortolamiol et al., 2014]. Data from only the final 14 months of the study

(September 2012–October 2013) were used so that the same number of species was monitored on each occasion. We calculated a monthly Food Availability Index (FAI) [McLennan et al., 2013], for each of the four fruit categories:

$$FAI_m = \sum_{k=1}^n F_k \times D_k \times S_k$$

where F_k denotes the average score of ripe fruit of individuals in species k (based on the phenology survey), D_k denotes the density of adult trees of species k (based on the plot census) and S_k is the mean diameter at breast height (DBH) of adult trees of species k (based on the plot census).

Party size

Because the observed party size was biased by the habituation process [V. Narat, unpublished data], we used the fresh-nest group size (1 day) [Ogawa et al., 2007] to assess the influence of JSP fruit availability on bonobo party size. A total of 90 fresh-nest groups were encountered in the forest over the final 14 months of the study period (September 2012–October 2013).

Data analyses

ANOVA and Tukey tests were used to test for differences in food-species diversity among habitat types. The Chi squared test or the Fisher exact test (when expected values were <5) were used to test the habitat specificities of the different food species. Spearman tests were used to perform correlations to assess the influence of monthly JSP availability on fresh-nest party size and on the monthly consumption score of important foods. All statistical analyses were performed on R software (2012) (<http://www.r-project.org>).

RESULTS

Bonobo diet composition

Over the 18-month study period, 377 days (4422 hours of combined forest time) were dedicated to the survey, including 117 days for phenological transect surveys. Bonobos were observed for 405 hours (196 contacts in 134 days), 985 fresh food remains were observed, and 223 fresh fecal samples were collected. A total of 141 food items (30 outside of the 18-month study period) were collected from 107 species (four from savanna). Botanical

identification to genus level was successful for 91 species (78 genera in 36 families) and 71 were identified to species. Among these 141 food items (see supplementary information 1 for details), 56% were fruits, 18% leaves, 11% pith, 4% flowers, 4% seeds, 2% ground search, 1% bark, and 3% other materials (dead wood, petioles, honey, mushrooms). Trees represented 56% of the food species, lianas 28%, herbs 12% and shrubs 4%. THV had the highest consumption score (80%) followed by JSP fruits (41%), leaves (21%), JFP fruits (14%), NF fruits (6%) and SA fruits (4%). A plot of the cumulative number of food items identified against the cumulative time spent in the forest did not reach a plateau (Figure 2). The pith of *Haumania liebrechtsiana* (THV) was the item with the highest consumption score (63%). Among the 223 fecal samples collected, 97% contained seeds (all species).

Fifteen important food items (present on >5% of total forest days or >20% in at least one month) comprised 10 fruits, two piths, two young leaves and one flower of 14 different species (Table 1). These 14 species were identified after 2357 hours spent in the forest (Figure 2). Additionally, wadging behavior was observed for four fruit species (*Musanga cecropioides*, *Strombosia* spp./*Strombosiopsis* spp., *Sorindeia* sp. and *Klainedoxa gabonensis*) and coprophagy with seed picking was observed once.

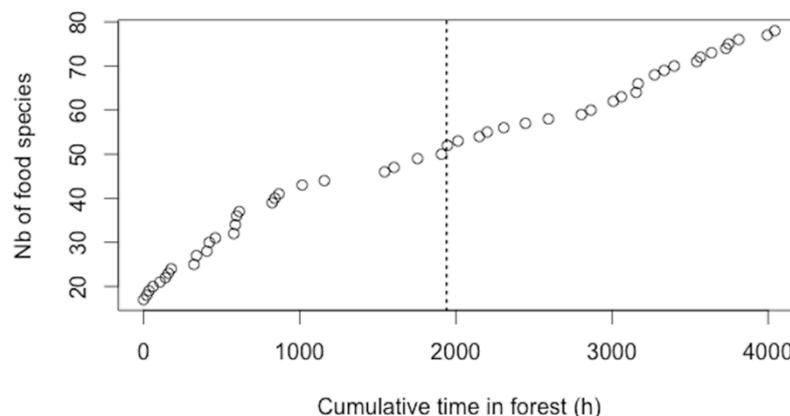


Figure 2: Cumulative number of food species identified during the study. The dotted line shows the time when all of the ‘important food species’ (consumed on more than 5% of total forest days or more than 20% of forest days in at least one month) were identified.

Spatial availability of food species and habitat specificity

The density of feed-tree species ranged from 0.22 stem/ha to 24.67 stem/ha and the density of lianas from 0.22 to 30 stem/ha. Basal areas ranged from 9 to 21252 cm²/ha (supplementary information 1 summarizes the stem density and basal area for each species).

Pentaclethra eetveldeana was the species with the highest density and the highest basal area. THV foods comprised seven species (*Haumania liebrechtsiana*, *Sarcophrynium schweinfurthianum*, *Megaphrynium* sp., *Hypselodelphys scandens*, *Manrantochloa purpurea*, *Aframomum* sp., and *Palisota brachythyrsa*) at a total density of 5.9 stems/m².

Along the 25.7 km of trails characterized in the habitat (with sample points at 50-m intervals), MFO represented 34% of habitat points, MFM 27%, MRT 27%, PI 8% and EDG 4%. Habitat specificity for the 39 species in the census for trail characterization is presented in the supplementary information 1 and details of each statistical test are given in the supplementary information 2. Some species such as *Caloncoba welwitschii* were encountered significantly more frequently in open habitat (EDG and MRT), *Maprounea membranacea* were significantly more represented in the edge, whereas *Pancovia laurentii* was significantly more abundant in MFM. Other species, such as *Sorindeia juglandifolia* and *Anonidium manii* were significantly more common in dense habitat (MFO and MFM). *Uapaca* sp. and *Pycnanthus angolensis* were encountered significantly more frequently in the PI forest. Overall, among the five habitats, MFO and MFM had the highest diversity of the 39 food species (Figure 3). There were statistical pairwise differences among all five habitats except between MFO and MFM, and between PI and EDG. Details of the ANOVA and Tukey tests are given in the supplementary information 3.

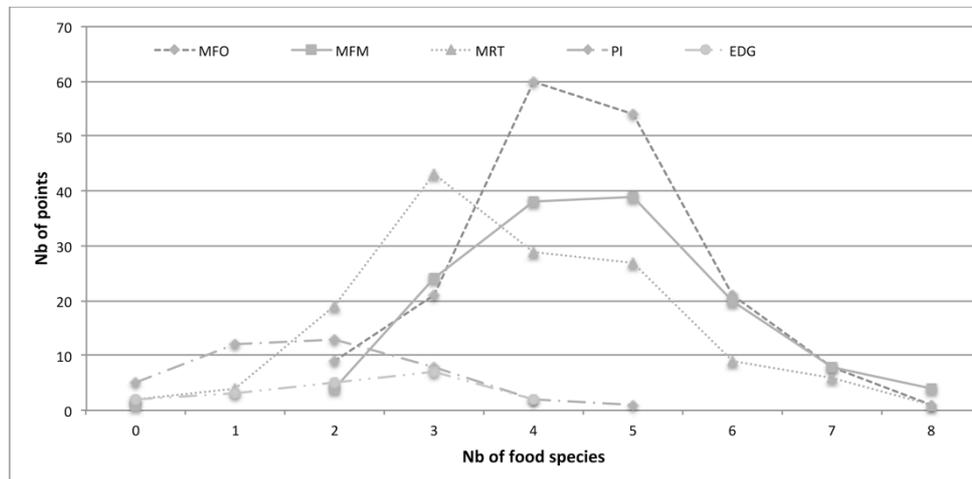


Figure 3: Food diversity (number of species) at the different points along the 25.7 km of characterized trails. MFO = Mixed forest with open understory, MFM = Mixed forest with Marantaceae understory, MRT = Marantaceae.

Temporal availability of feeding-fruit species

Young and mature leaves of trees that were consumed (supplementary information 1) and the pith and stems of THV were available all year round. During the September 2012 to October 2013 period, we observed a low FAI of JSP fruits between March and May 2013 whereas JFP and SA fruits were always available. Seeds (excluding fleshy fruits) were mainly available in June and July 2013. Figure 4 shows the temporal variations in the FAI of the different fruit categories.

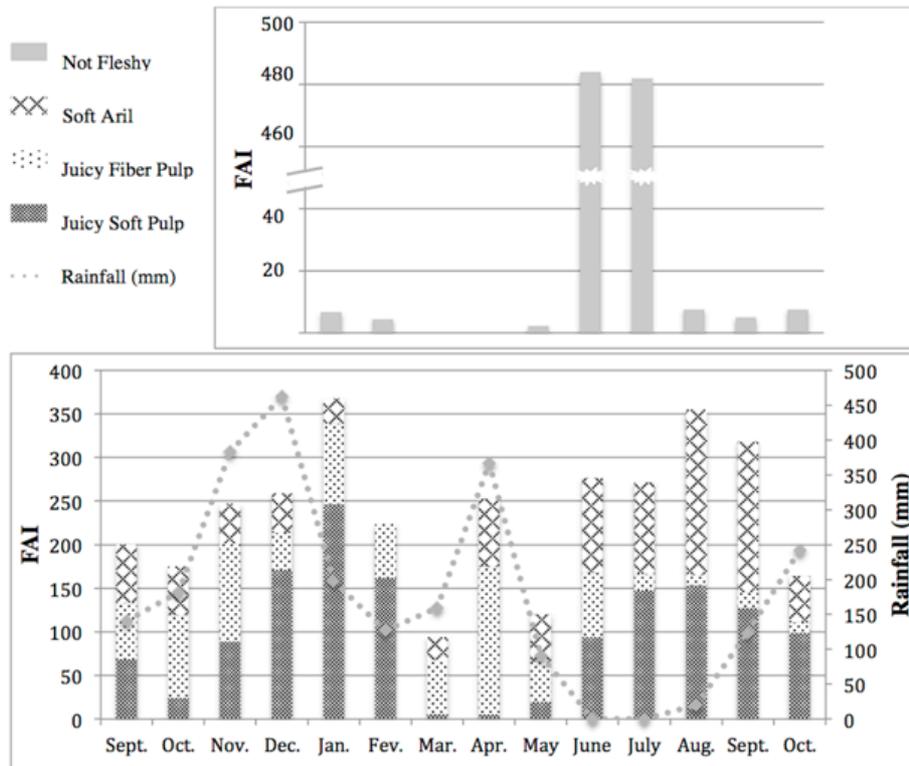


Figure 4: Temporal changes in Fruit Availability Index (based on McLennan et al. 2013) and monthly rainfall from September 2012 to October 2013. Data on non-fleshy fruits were available only from January 2013. Species monitored for phenology are indicated in supplementary information 1.

Bonobo diet and temporal variation in nest-group size

Three patterns were apparent in the food consumption of the 15 important food items (Table 1):

1. Staple foods: pith and young leaves of *H. liebrechtsiana*, pith of *S. schweinfurthianum*, young leaves of *D. angolense* and fruits of *M. cecropioides*
2. Filler FBF candidates: fruits of *K. gabonensis* var *oblongifolia*

3. Probably preferred foods: fruits of *T. arborescens*, *S. juglandifolia*, *A. mannii*, *D. pachyphyllum*, *P. laurentii*

Although the fruit species of *K. gabonensis* var *oblongifolia* was always available from September 2012 to October 2013, its consumption was negatively correlated with the JSP FAI (Figure 5) (Spearman test: N=14, R= -0.52, P=0.0557). Thus, *K. gabonensis* var *oblongifolia* was probably a filler FBF. There was no correlation between the monthly consumption of each staple food and the JSP FAI. There was no correlation between the monthly fresh-nest party size and the monthly FAI of JSP fruits (Spearman test: N=14, R=0.03, P=0.9).

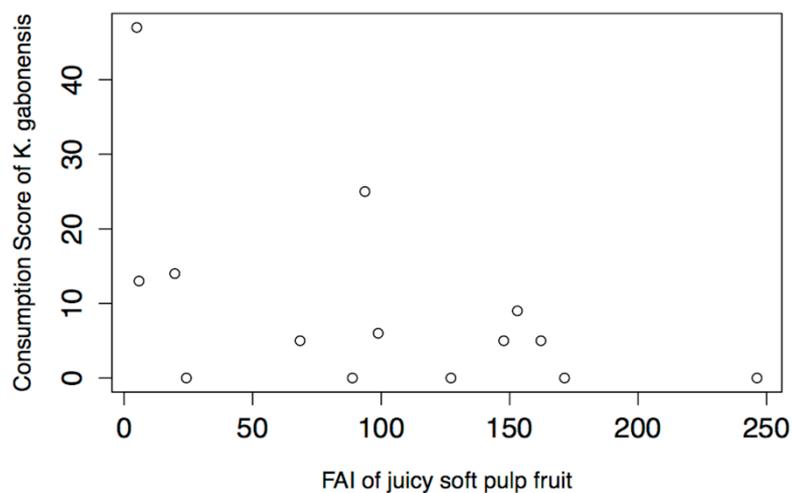


Figure 5: Relationship between monthly consumption score of *K. gabonensis* and the fruit availability index of juicy soft-pulp fruits.

DISCUSSION

This study is the first detailed description of the bonobo diet in a forest-savanna mosaic obtained by direct observation and from food remains related to the phenology and spatial availability of fruits. Although the bonobos of Manzano were undergoing the habituation process during the study period, we identified 141 food items from 36 botanical families and assigned them to a preliminary list of important foods, based on their daily presence or absence in their diet. The most represented habitats, MFO and MFM, were encountered at 61% of points of trails and were those with the highest diversity of food species. Food items were available all year round, with JFP and SA fruits, young leaves of

Dialium, and THV species available in every month. Among the important food items, we observed interesting patterns of consumption for several species.

Staple foods

Five main staple food items (consumed throughout the year) were identified: two from trees (the leaves of *D. angolense* and fruits of *M. cecropioides*); and three from THV (pith and young leaves of *H. liebrechtsiana* and pith of *S. schweinfurthianum*). Their consumption occurred in almost every month and was not correlated with JSP availability, the supposed preferred foods of bonobos.

The THV species considered to be staple foods (*H. liebrechtsiana* and *S. schweinfurthianum*) were, by definition, present in the habitats with a Marantaceae understory (MRT and MFM). These two habitats represented almost 50% of those encountered along the trails surveyed during habitat characterization. THV is considered to be a high quality food because of its high protein content [Hladik, 1977; Malenky & Stiles, 1991; Malenky and Wrangham, 1994]. The THV density was higher in Manzano (5.9 stem/m²) than in Lomako (2.2 stem/m²) [Malenky et al., 1996]. Its consumption pattern was similar to that in Lomako (year-round consumption) but not in Wamba [Badrian & Malenky, 1984]. However, as in Wamba and Lomako, *H. liebrechtsiana* was over-selected in Manzano compared with other THV species, and the *H. liebrechtsiana* density was higher than in Lomako (1.81 stem/m² vs 1.06 stem/m²; no information available in Wamba) [Malenky & Wrangham, 1994].

M. cecropioides was most represented in MRT forest and was always seen in shifting cultivation areas, although it colonized all five forest habitats. This species was not consumed at Lomako whereas it was a staple food at Wamba [Kuroda, 1979]. This plant can be considered as a high quality staple food [Kagoro-Rugunda and Kayanja, 2011].

D. angolense was more abundant in MFO and MFM habitats. Its overall basal area was the sixth largest in the study site (6702 cm²/ha). Thus, like in LuiKotale, Salonga National Park, this tree is an important staple food for bonobos and must be considered in relation to habitat suitability for bonobo conservation [Beaune et al., 2013b].

Overall, bonobos used staple foods of high quality in all habitats. Some food species were more specific to one or two habitat types but all of them were abundant in the habitat and were available all the year round.

Table 1: Monthly consumption score for important food items from May 2012 to October 2013 and for the food categories. Item (Fl and Fr) presence according to phenology are indicated by grey cells; black cells indicate that the species was not surveyed. The number of forest days are given under each month. * low juicy fruit availability period.

Species	Item	M (20)	J (22)	J (21)	A (24)	S (19)	O (27)	N (24)	D (20)	J (17)	F (22)	M* (23)	A* (17)	M* (22)	J (20)	J (22)	A (22)	S (19)	O (16)	Total (377)
Anacardiaceae																				
<i>Trichoscypha arborescens</i>	Fr	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	18	0	0	0	2.9
<i>Sorindeia juglandifolia</i>	Fr	0	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	6	1.9
Annonaceae																				
<i>Anonidium mannii</i>	Fr	0	0	0	0	0	4	4	5	0	45	13	0	0	0	5	0	11	0	5.0
Apocynaceae																				
<i>Clitandra cymulosa</i>	Fr	0	0	0	0	0	0	0	5	0	18	22	0	0	0	0	5	0	0	2.9
Cecropiaceae																				
<i>Musanga cecropioides</i>	Fr	5	9	29	13	11	4	0	5	18	14	4	18	5	40	9	32	26	6	13.3
Euphorbiaceae																				
<i>Croton haumanianus</i>	Fr	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	5	5	0	0	0	6	2.4
Fabaceae																				
<i>Dialium angolense</i>	YLv	5	14	5	17	5	11	25	5	12	32	0	6	5	0	5	5	11	0	9.3
<i>Dialium pachyphyllum</i>	Fr	5	0	0	0	0	7	4	10	0	23	13	0	0	0	5	0	21	25	6.1
<i>Pentaclethra eetveldeana</i>	Fl	0	0	0	0	0	7	21	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	2.4
Irvingiaceae																				
<i>Klainedoxa gabonensis</i> var. <i>oblongifolia</i>	Fr	5	5	0	4	5	0	0	0	0	5	13	47	14	25	5	9	0	6	7.4
Marantaceae																				
<i>Haumania liebrechtsiana</i>	Pi	60	73	67	75	63	70	71	55	71	68	48	82	59	75	36	32	63	81	63.5
<i>Haumania liebrechtsiana</i>	YLv	20	18	10	21	5	22	42	25	18	18	13	35	23	30	14	14	0	13	19.1
<i>Sarcophrynium schweinfurthianum</i>	Pi	0	9	0	13	5	19	25	30	18	5	9	6	5	0	5	5	5	19	9.8
Myristicaceae																				
<i>Pycnanthus angolensis</i>	Fr	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	21	6	1.9
Sapindaceae																				
<i>Pancovia laurentii</i>	Fr	5	5	0	21	0	11	0	0	0	9	4	0	0	15	0	0	5	31	5.8
Juicy Soft Pulp Fruits (32 species)	Fr	35	27	43	38	26	30	25	55	29	73	43	35	14	60	41	50	68	63	41
Juicy Fiber Pulp Fruits (8 species)	Fr	10	14	5	13	11	0	4	5	0	5	17	47	27	40	18	23	11	19	14
Dry Soft Aril Fruits (6 species)	Fr	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	5	9	5	21	6	4
Not Fleshy Fruits (7 species)	Se	0	0	5	4	0	4	0	10	12	14	17	0	9	0	5	0	16	6	6
Terrestrial Herbaceous Vegetation (7 species)	Pi/YLv	85	86	71	88	74	74	83	80	88	77	74	82	82	80	77	59	84	94	80
Leaves (trees and lianas) (23 species)	YLv/Lv/Pe	5	27	24	17	32	15	25	15	18	45	9	29	14	15	18	27	21	19	21

A filler FBF: Klainedoxa gabonensis

We consider *K. gabonensis* to be a filler FBF. Whereas fruits of *K. gabonensis* were always available, their consumption was negatively correlated with the JSP availability. Moreover, this species was distributed in the three most represented habitats (MFO, MFM, MRT) and was the third highest in terms of basal area. Wadging of these fruits is considered to be a behavioral adaptation to low quality FBFs [Harrison & Marshall, 2011; Marshall et al., 2009]. At several study sites, *K. gabonensis* has been shown to be a filler FBF for chimpanzees and gorillas [Tutin et al., 1991; Tutin & Fernandez, 1993; Nishihara, 1995; Kuroda et al., 1996; Doran et al., 2002; Morgan et al., 2006; Takenoshita et al., 2008], although not at Loango, Gabon, where it was more abundant than at the other sites [Head et al., 2011]. Possibly, when this species occupies a high basal area but is not used as a filler FBF, it reflects the high availability of preferred foods [Head et al., 2011]. Therefore, in the Manzano study site, *K. gabonensis* seems to be the key filler FBF that could highlight periods of low availability of preferred foods. However, because of inter-annual variation in the fructification patterns of *K. gabonensis* [Takenoshita et al., 2008], data for a more extended period are required.

JSP fruit availability and nest-party size

After THV, JSP fruits had the highest consumption score over the study period. When they were available, some important JSP fruits exhibited high monthly consumption scores (e.g., *A. mannii*). Our data do not indicate whether some species of JSP fruits were over-selected relative to their availability (the definition of preferred foods) [Marshall & Wrangham, 2007]. Nowadays, the habituation level could allow individual focal sampling [Altmann, 1974] and such data could provide feeding time data for assessment of the actual preferred food items.

We did not observe a correlation between fresh-nest party size and JSP FAI. As in LuiKotale, bonobo party size did not appear to be influenced by fruit availability [Hohmann et al., 2006]. This result is consistent with other findings when one considers that the higher cohesiveness of bonobos compared to chimpanzees could be associated with the more stable food availability in the bonobo distribution area [White, 1998]. Our results support the hypothesis that it is not stable availability of preferred foods but extended availability of staple foods, and filler FBFs of high nutritive value, that maintain bonobo social cohesiveness. In the future studies, party size will be estimated by scan-sampling [Altmann, 1974] to take into account variation in the party size during the day. Indeed, at Wamba,

Mulavwa et al. [2008] found a positive correlation between the monthly average of ‘one-hour party size’ and the monthly number of species with fruits whereas they did not find correlation between nest group size and fruit availability [Mulavwa et al., 2010].

Consumption of a pioneer species

Bonobos consumed seeds, flowers and young leaves of *P. eetveldeana* -a particular pioneer species (long-lived). The species was the ninth most consumed species (all items together) and the species with the highest basal area (21251 cm²/ha). This member of the Fabaceae has not previously been described as a bonobo food species at other study sites. Unfortunately, we did not collect data on its habitat specificity but this species is known as a pioneer species. It is often present in the edge zone and old cultivated areas [Mitja & Hladik, 1989; De Foresta, 1990] and it plays a key role in invasion of the forest into the savanna. Our observations suggest that this species is attractive to bonobos in the forest edge but more data are needed to confirm this observation. The consumption of this species is emphasized because its habitat specificity (edge, old cultivated areas) and its wide representation (the greatest basal area in our survey) provide preliminary information on the plasticity of bonobo diet in a forest-savanna mosaic.

Comparisons across bonobo study sites

Comparison of our study site with Wamba, Lomako and LuiKotale and Lilungu (no more scientific studies there) shows that Manzano has the second highest diversity of botanical families, is third highest for genera, and fourth for species (Table 2a). Because the other four study sites have been studied for longer, we expect that the number of genera and species in the list of bonobo food items will increase as more plants are identified. The overlap (Jaccard binary coefficient) between Manzano and the four other sites is in the same range as the overlap between the other study sites (Table 2b). About 50% of families are shared between Manzano and the other study sites and about 30% of genera are shared. These data highlight the important diversity of bonobo diets across study sites. Further more detailed comparisons among study sites will be performed to better understand bonobo dietary plasticity. Manzano bonobos consumed savanna fruits of *Annona senegalensis*, as reported in a preliminary study of their feeding ecology in Lukuru [Thompson, 2002].

We found the second highest diversity of botanical families in the bonobo diet than that in the other main bonobo study sites. Three of four staple foods identified were more abundant in open forests at Manzano (THV and *M. cecropioides*) and were often found in

habitats regenerating after shifting cultivation. Therefore, in this community-based forest conservation area where some traditional activities are still authorized [V. Narat, unpublished data], traditional shifting cultivation could be an interesting way of ecosystem management to maintain bonobo staple foods.

Table 2: (a) Comparison of the diversity plant families, genera and species included in the bonobo diet between Wamba, Lomako, LuiKotale, Lilungu and Manzano. (b) Jaccard binary coefficients comparing bonobo food species between Wamba, Lomako, LuiKotale, Lilungu and Manzano (families are compared in the left half, in bold and genera in the right half of the matrix).

(a)

Study site [reference]	Family diversity	Genus diversity	Species diversity
Wamba [Idani et al. 1994]	35	98	142
Lomako [Badrian and Malenky 1984]	30	59	79
LuiKotale [Beaune et al. 2013a]	31	75	128
Lilungu [Sabater Pi & Veà 1994]	42	97	112
Manzano (this study)	36	78	91

(b)

	Wamba	Lomako	LuiKotale	Lilungu	Manzano
Wamba		0.32	0.30	0.38	0.31
Lomako	0.48		0.31	0.26	0.27
LuiKotale	0.47	0.56		0.27	0.31
Lilungu	0.54	0.41	0.38		0.35
Manzano	0.45	0.5	0.49	0.5	

However, to avoid cultivation areas that are too large, it should be tightly managed on a small scale for human subsistence and not as a commercial gain. Identification of bonobo FBFs is necessary to better understand primate feeding ecology and its importance in the evolution of their anatomy and behavior. Our initial results in this new long-term study site provide an interesting insight into the plasticity of the bonobo diet. To validate these findings, further data collection over a more extended time-scale will be necessary, alongside close

collaboration with other bonobo study sites to facilitate comparison. The digestive anatomies of chimpanzees and bonobos are very similar but the first unpublished comparisons of the parasitological load of *Troglodytella* sp. (considered as a symbiotic species) between chimpanzees, gorillas [Masi et al., 2012a] and bonobos [V. Narat, unpublished data] suggest that bonobos have the highest load of this fiber-fermenting ciliate [Profousová et al., 2011], followed by chimpanzees and then gorillas. Comparison of their digestive flora could also be an interesting parameter in relation to the evolution of primate feeding ecology.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Congolese Ministry of Environment, Conservation, Nature and Tourism for granting permission to conduct this research, and Embirima chief and village for granting permission to have access to the Manzano forest. This research was funded by the National Museum of Natural History, the National Center for the Scientific Research and the ATM “Relations Sociétés-Natures”. Many thanks to our field assistants: Blanchard Bongwana, Debaba Munziu, Osa Otsiu Epany and Mozungo Ngofuna for their work. Thanks to all the villagers of the area involved in the bonobo conservation. The authors have no conflicts of interest to declare.

Supplementary information

Supplementary information 1: Bonobo diet, spatial availability (data from plot census) and habitat specificity (data from trail characterization) in the Manzano forest.

Identification			Bonobo consumption			Spatial availability		Habitat specificity (nb of points on the trails)					
Scientific name	Vernacular name (kiteke)	Life form	Item	Fruit category	Consumption score	Density	Basal Area	n	MF (176)	MRT MS (138)	MRT (140)	PI (41)	EDG (19)
Achariaceae													
<i>welwitschii</i>	Monkama	T	Fr	JSP	0.3	2.22	481	45	+/-	+	++	-	++
Anacardiaceae													
<i>Sorindeia juglandifolia</i>	Mukaru	T	Fr	JSP	1.9	11.56	2482	192	++	++	+	-	-
			YLv/Lv		0.3								
<i>Trichoscypha arborescens</i>		T	Fr	JSP	2.9	2.22	1315	43	+/-	+/-	+/-	-	-
Annonaceae													
<i>Annona senegalensis</i> var. <i>oulotricha</i> ¹	Elolo	S	Fr ²	JSP		23	2511						
<i>Anonidium mannii</i>	Mobe	T	Fl		0.3	4.89	2286	183	+++	+++	++	+/-	-
			Fr	JSP	5.0								
			YLv		0.5								
			Bk ²										
<i>Xylopia staudtii</i>	Nsia	T	Fr	SA	0.8	1.33	927	19	+	+	+	+	+
<i>Polyalthia suaveolens</i>	Nzini	T	Fr	JSP	2.4	7.33	2918	148	+++	+++	++	+/-	-
Apocynaceae													
<i>Clitandra cymulosa</i>	Manyon	L	Fr	JSP	2.9	0.22	11	15	+/-	+/-	+/-	-	-
<i>Landolphia</i> sp. 2	Masiyan	L	Fr	JSP	2.9	0.22	29	6	+/-	+/-	+/-	-	-
<i>Landolphia</i> sp. 3	Mayomayul	L	Fr	JSP	0.8	0.89	32	8	+/-	+/-	+/-	-	-

Identification			Bonobo consumption			Spatial availability		Habitat specificity (nb of points on the trails)					
Scientific name	Vernacular name (kiteke)	Life form	Item	Fruit category	Consumption score	Density	Basal Area	n	MF (176)	MRT MS (138)	MRT (140)	PI (41)	EDG (19)
<i>Landolphia owariensis</i> ¹	Mayon	L	Fr ²			0.9*							
<i>Tabernanthe iboga</i>	Elur mbuli 2	S	Fr	JSP	0.8			8	+	+/-	-	-	-
UNID	Banyankima	L	Fr	JSP	0.3								
UNID	Empura	L	Fr	JSP	0.3								
Arecaceae													
<i>Ancistrophyllum secundiflorum</i>	Ekaba	L	Pi		3.4			27	+/-	+/-	+/-	+/-	-
			YLv/Lv		0.3								
<i>Elaeis guineensis</i>	Oil palm	T	Pi ²										
<i>Raphia</i> sp.1	Ndele	H	Pi		0.3	0.09*							
Burseraceae													
<i>Canarium schweinfurthii</i>	Mutshii	T	Fr ²	JSP		0.67	787	9	+/-	+/-	+/-	-	-
<i>Dacryodes edulis</i>	Musau amufuru	T	Fr ²	JSP		1.78	518	3	-	+/-	+/-	-	-
<i>Santiria trimera</i>	Musau 2	T	Fr ²	JSP		10	3700						
Cecropiaceae													
<i>Musanga cecropioides</i>	Musio	T	Bk ²			2.89	738	58	+/++	+/++	+++	+++////	+++////
			Fl		1.3								
			Fr	JSP	13.3								
			YLv		4.0								
<i>Myrianthus arboreus</i>	Entu eyul	T	Fr	JSP	1.3	0	0	5	-	+/-	+/-	-	-
Celastraceae													
<i>Salacia</i> sp.1		L	Fr		0.3								
Chrysobalanaceae													
<i>Maranthes glabra</i>	Nkurbedzu	T	Fl		0.5	0.44	197	1	-	+/-	-	-	-
			Fr	JSP	0.5								

Identification			Bonobo consumption			Spatial availability		Habitat specificity (nb of points on the trails)					
Scientific name	Vernacular name (kiteke)	Life form	Item	Fruit category	Consumption score	Density	Basal Area	n	MF (176)	MRT MS (138)	MRT (140)	PI (41)	EDG (19)
			YLv/Lv		0.3								
<i>Parinari excelsa</i>	Mumpuma	T	Fr	JSP	1.3	0.22	567	16	++/-	++/+/-	+/-	-	-
Clusiaceae													
<i>Garcinia kola</i>	Nziali	T	Fr	JFP	1.1	0	0						
Commelinaceae													
<i>Palisota brachythyrsa</i>	Matilatili	H	Pi		1.6	1.18*							
Connaraceae													
<i>Cnestis corniculata</i>	Mbankama	L	Fr ²	JFP		0.01*							
Dilleniaceae													
<i>Tetracera alnifolia</i> var. <i>podotricha</i>	Lekwalensio	L	Fr ²	SA									
Euphorbiaceae													
<i>Croton haumanianus</i>	Montele	T	Fr	JSP	2.4	0	0	7	+/-	-	+/-	-	-
<i>Duvigneaudia inopinata</i>	Endi emalima	T	Fr	NF	0.3	13.56	3971						
			YLv		0.5								
<i>Macaranga</i> sp.1	Mukie	T	Fr ²			5.1	1392						
<i>Manniophyton fulvum</i>	Lekwiya	L	YLv/Lv		0.5	30	439						
<i>Maprounea membranacea</i>	Museon	T	YLv		0.5	3.78	1012	42	++	+/-	-	-	+++
<i>Plagiostyles africana</i>	Endi	T	Fr ²			19.33	8681						
			YLv		0.8								
<i>Sapium cornutum</i>	Munganga	T	YLv/Lv		1.1	2	227	13	-	+/-	+/-	-	++
<i>Uapaca</i> sp.	Esiasia	T	Fr	JSP	0.3	3.78	2283	13	+/-	+/-	-	++	-
			Srch		0.3								
Fabaceae													

Identification			Bonobo consumption			Spatial availability		Habitat specificity (nb of points on the trails)					
Scientific name	Vernacular name (kiteke)	Life form	Item	Fruit category	Consumption score	Density	Basal Area	n	MF (176)	MRT MS (138)	MRT (140)	PI (41)	EDG (19)
<i>Dialium pachyphyllum</i>	Buu	T	Fr	JSP	6.1	3.11	1607	106	+/++	++	++	+/-	-
			YLv/Lv		2.4								
<i>Dialium angolense</i>	Kuero	T	Fr	JSP	1.6	2.67	6702	106	++	++	+/-	+/-	-
			YLv/Lv		9.3								
<i>Dialium</i> sp. 1	Kuu	T	YLv/Lv		0.3	0.44	64	37	+/-	+/-	+/-	-	-
			Fr ²										
<i>Dialium tessmannii</i>		T	Fr	JSP	0.3								
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	Mundiri	T	Se	NF	1.1	12	19553	1	-	-	-	+/-	-
			Srch		0.3								
<i>Milletia laurentii</i>	Ebabi	T	Se ²	NF									
<i>Pentaclethra eetveldeana</i>	Essili	T	Fl		2.4	24.67	21251						
			Se	NF	2.1								
			YLv		0.3								
<i>Pentaclethra macrophylla</i>	Mobala	T	Fl		0.8	0.67	583	16	+/-	+/-	+/-	-	-
			Se	NF	1.1								
<i>Piptadenastrum africanum</i>	Bopfu	T	Se ²	NF									
UNID	Mumeyon	T	Fl		0.3	1.33	296						
Flacourtiaceae													
<i>Oncoba mannii</i>	Ebie	T	Fr	JSP	2.1	2.67	506	107	+++	++	+	+	+///
			YLv		0.3								
Gnetaceae													
<i>Gnetum africanum</i>	Nfumi	L	Lv		0.8	0.01*							
Irvingiaceae													
<i>Irvingia gabonensis</i>	Nkuri 2	T	Fr ²	JFP									

Identification			Bonobo consumption			Spatial availability		Habitat specificity (nb of points on the trails)					
Scientific name	Vernacular name (kiteke)	Life form	Item	Fruit category	Consumption score	Density	Basal Area	n	MF (176)	MRT MS (138)	MRT (140)	PI (41)	EDG (19)
<i>Irvingia grandifolia</i>	Nkuri alepipa	T	Fr	JFP	1.6	0	0						
<i>Klainedoxa gabonensis</i> var. <i>oblongifolia</i>	Nkuri	T	Fr	JFP	7.4	3.78	9886	94	+	+	+	-	-
			YLv		0.3								
Loganiaceae													
<i>Strychnos</i> sp.1	Mayeke	L	Fr ²	JSP		0	0						
<i>Strychnos</i> sp.2		L	Fr ²										
Malvaceae													
<i>Cola</i> sp.1	Mobilu	T	Fr	NF	0.5	0	0						
<i>Cola</i> sp.2	Mubilankeon	T	Fr	NF	0.3	0	0						
<i>Desplatsia dewevrei</i>	Siu	T	Fr	JFP	1.1	0.22	21	7	+/-	+/-	+/-	-	-
<i>Grewia louisii</i>	Mumbal nga	T	Fr	JFP	1.3	0.44	66	27	+/-	+/-	+/-	-	-
<i>Pterygota</i> sp.1		T	Se	NF	0.3								
Marantaceae													
<i>Haumania liebrechtsiana</i>	Nzwomi	H	Pi		63.4	1.81*							
			Fr ²										
			YLv		19.1								
<i>Hypselodelphys scandens</i>	Bekanu madja	H	Pi		0.3	0.08*							
<i>Marantochloa congensis</i> var. pubescent	Muntintere	H	Pi		0.3	0.15*							
<i>Megaphrynium macrostachyum</i>	Nkuu / Mekuu	H	Fr	SA	0.5	0.21*							
			Pi		2.4								
			YLv		2.7								
<i>Sarcophrynium schweinfurthianum</i>	Mpumpolo	H	Pi		9.8	2.13*							
			YLv		3.2								
Meliaceae													

Identification			Bonobo consumption			Spatial availability		Habitat specificity (nb of points on the trails)					
Scientific name	Vernacular name (kiteke)	Life form	Item	Fruit category	Consumption score	Density	Basal Area	n	MF (176)	MRT MS (138)	MRT (140)	PI (41)	EDG (19)
<i>Guarea cedrata</i>	Bopara	T	Fr	SA	0.8	0.7	1238						
UNID	Nsiabonkono	T	Fr	SA	0.3	4.4	3031	96	++	+	+	-	+/++
Menispermaceae													
<i>Triclisia dictyophylla</i>	Lenkal	L	Fr	JSP	1.1	0.67	9						
<i>Triclisia louisii</i>	Lenkal 2	L	Fr ²	JSP									
Moraceae													
<i>Ficus</i> sp. (strangler figs, at least 2 species)		T	Fr	JSP	1.3	0.67	9	11	+/-	++	++/+/-	-	++/+/-
<i>Treculia africana</i>		T	Fr ²	JFP									
<i>Trilepisium madagascariense</i>	Nziama	T	Fr ²	JSP		5.11	2906						
<i>Milicia excelsa</i>	Mulondo	T	Fr	JFP	0.3								
			YLv/Lv		0.3								
Musaceae													
<i>Musa</i> sp.1	Banana	H	Pi ²										
Myristicaceae													
<i>Pycnanthus angolensis</i>	Mokilankima	T	Fr	SA	1.9	2	2138	62	+/-	+/-	+/-	++	-
<i>Staudtia stipitata</i>		T	Fr	SA	0.3	4.44	2403	71	+/-	++	+/-	-	-
Olacaceae													
<i>Aptandra zenkeri</i>	Lebain	T	Fr	JSP	0.3	10.44	1981						
<i>Strombosia/Strombosiopsis</i>	Eme	T	Fr	JSP	2.1	14	8866	188	++	+++	+++	++++/++	-
			YLv/Lv		0.8								
Passifloraceae													
<i>Barteria fistulosa</i>	Mukumankuma	T	Fr ²	JSP		2	611						
Piperaceae													
<i>Piper guineense</i>	Bankere	L	Fr	JSP	0.3	2.67	33						

Identification			Bonobo consumption			Spatial availability		Habitat specificity (nb of points on the trails)					
Scientific name	Vernacular name (kiteke)	Life form	Item	Fruit category	Consumption score	Density	Basal Area	n	MF (176)	MRT MS (138)	MRT (140)	PI (41)	EDG (19)
			Pe		0.3								
			YLv/Lv		0.8								
Poaceae													
<i>Hyparrhenia diplandra</i> ¹	Molie	H	Pi		0.3	37*							
<i>Saccharum</i> sp.1	Sugar cane	H	Pi		0.3								
Rubiaceae													
<i>Colletocema</i> sp.1	Mumbiene	T	Fr ²	JSP		0.2	21						
<i>Massularia acuminata</i>	Mubueyon	T	Fr	JSP	0.3	0.67	64						
<i>Nauclea</i> sp.1 ¹	Ebunu	S	Fr ²										
<i>Sherbournia curvipes</i>		L	Fr	JSP	0.3								
Sapindaceae													
<i>Chytranthus macrobotrys</i>	Nsemu	S	Lv ²										
<i>Pancovia laurentii</i>	Mokonkaun	T	Fr	JSP	5.8	2	481	164	++	+++	++	+/-	-
			YLv		0.5								
Sapotaceae													
<i>Austranella congolensis</i>	Mulungol amufuru	T	Fr	JSP	0.3	0	0						
<i>Gambeya lacourtiana</i>	Mubamu	T	Fr	JFP	2.1	0.44	763	13	+/-	+/-	+/-	-	-
<i>Omphalocarpum procerum</i>	Makakuma	T	Fr	JFP	0.3	0.44	110	5	+/-	+/-	+/-	-	-
Ulmaceae													
<i>Celtis tessmanii</i>	Ngwoni	T	Fr ²			2	6604						
Vitaceae													
<i>Cissus dinklagei</i>	Mutara	L	Fr	JSP	3.4	3.56	35.2	26	+/-	++/-	++/-	++/+/-	-
Zingiberaceae													
<i>Aframomum</i> sp.1	Ntondolo / Mutuna	H	Fr	JSP	1.9	0.36*							

Identification			Bonobo consumption			Spatial availability		Habitat specificity (nb of points on the trails)					
Scientific name	Vernacular name (kiteke)	Life form	Item	Fruit category	Consumption score	Density	Basal Area	n	MF (176)	MRT MS (138)	MRT (140)	PI (41)	EDG (19)
			Pi		1.9								
			YLv		0.3								
<i>Aframomum alboviolaceum</i> ¹		H	Pi		0.5	1.0*							
Other													
Dead wood			Dw		1.1								
Termitary soil			Srch		0.3								
Honey bee			Oth ²										
Mushroom (<i>Oudemansiella canariensis</i>)			Oth ²										
UNID	UNK1		Fr		0.3								
UNID	UNK2		Fr		0.3								
UNID	UNK3		Fr		0.3								
UNID	UNK4		Fr		0.3								
UNID	UNK5		Fr		0.3								
UNID	UNK6		Fr		0.3								
UNID	UNK7		Fr		0.3								
UNID	UNK8		Fr		0.3								
UNID	MALUBO		Pi		0.3								

(¹) = savanna species. (²) = item observed before or after the 18-month study period. UNID = Unidentified species. T = tree, S = shrub, L = liana, H = herb. Species used for fruit availability index are in bold. Bk = Bark, Fl = Flower, Fr = Fruit, Lv = Leaves, Oth = Other, Pe = Petiole, Pi = Pith, Srch = search in the ground, St = Stem, YLv = Young Leaves. ‘Important food items’ as defined in the methods are in

bold. Fruit category: JSP=juicy soft pulp, JFP= juicy fiber pulp, SA= soft aril, NF=not fleshy. Consumption score: number of days with the item present \times 100/total number of forest days over the 18-month study period. Density: number of stems/ha or (*) number of stems/m², obtained by vegetation census on 45 plots of 20 \times 50 m. Basal area (cm²/ha), obtained by vegetation census on 45 plots of 20 \times 50 m. n = number of trail points containing the species. Blank indicates that the species was not taken into account habitat characterization of trails. MFO=Mixed forest with open understory, MFM = Mixed forest with Marantaceae understory, MRT = Marantaceae forest with sparse trees, PI = periodically inundated forest, EDG = edge.

- : species absent, +/- : species present but no statistical difference compared to the habitat without this species. Then, the same scores between habitats means no statistical difference. +, ++, +++ refer to statistically significant increasing numbers of species present in the habitat compared with the others. Chi-square or Fisher's exact tests were used for statistical analyses.

Supplementary information 2: P-value of the statistical test to assess the habitat specificity of the 39 species (classified by alphabetic order) monitored on the 25.7 km of trails. By default, tests are chi squared test. NV denotes the expected values are < 5 and (F) indicates a fisher exact test (when the expected values are < 5).

Espèces	5 habitats	MFO - MFM	MFO-MRT	MFO-EDG	MFO-PI	MFM-MRT	MFM-EDG	MFM-PI	MRT-EDG	MRT-PI	EDG-PI
<i>A. mannii</i>	1.485e-09	0.3498	0.01391	0.0007273	2.945e-06	0.0009675	0.0001672	2.494e-07	0.003936 (F)	0.0009544	1 (F)
<i>A. secundiflorum</i>	0.2357	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
<i>C. cymulosa</i>	NV	0.7806 (F)	0.1944 (F)	1 (F)	0.3574 (F)	0.2802 (F)	1 (F)	0.5903 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)
<i>C. haumanianus</i>	NV	0.5057 (F)	0.2479 (F)	1 (F)	1 (F)	0.06029 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	0.5895 (F)	1 (F)
<i>C. schweinfurthii</i>	NV	0.6573 (F)	0.4117 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	0.5757 (F)	1 (F)
<i>C. welwitschii</i>	1.412e-06	0.1211	3.732e-06	0.03230 (F)	0.5862 (F)	0.005467	0.1954 (F)	0.1194 (F)	1 (F)	0.005121	0.02832 (F)
<i>D. angolense</i>	1.416e-08	0.401	1.190e-06	0.00816	0.0002596	0.0001265	0.007403 (F)	0.001728	0.3629 (F)	0.3031 (F)	1 (F)
<i>D. dewevrei</i>	NV	1 (F)	0.0915 (F)	1 (F)	1 (F)	0.2137 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	0.5895 (F)	1 (F)
<i>D. edulis</i>	NV	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)					
<i>D. pachyphyllum</i>	0.004542	0.09292	0.1071	0.04761 (F)	0.1630	0.9474	0.007477 (F)	0.01924	0.007646 (F)	0.02123	0.5447 (F)
<i>Dialium</i> sp. 1	0.0366	0.2991	0.07066	0.2277 (F)	0.01669 (F)	0.5952	0.6109 (F)	0.1194 (F)	1 (F)	0.3529 (F)	1 (F)
<i>Ficus</i> sp.	NV	0.5842 (F)	0.02396 (F)	0.1858 (F)	1 (F)	0.1726 (F)	0.3227 (F)	1 (F)	1 (F)	0.3529 (F)	0.3167 (F)
<i>G. devewrei</i>	NV	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)					
<i>G. lacourtiana</i>	NV	0.472 (F)	0.5465 (F)	1 (F)	0.5862 (F)	0.282 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	0.3395 (F)	1 (F)
<i>G. louisii</i>	0.2487	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
<i>K. gabonensis</i>	0.003765	0.988	0.8097	0.02717 (F)	0.002763	0.7203	0.02534 (F)	0.002412 (F)	0.04534 (F)	0.005121	1 (F)
<i>Landolphia</i> sp. 2	NV	0.6336 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)
<i>Landolphia</i> sp. 3	NV	0.6336 (F)	0.7039 (F)	1 (F)	1 (F)	0.3705 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	0.5757 (F)	1 (F)
<i>M. arboreus</i>	NV	0.08385 (F)	0.1955 (F)	1 (F)	1 (F)	0.683 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)
<i>M. cecropioides</i>	9.488e-08	0.9607	1.820e-06	0.2913 (F)	0.01583 (F)	4.999e-06	0.2496 (F)	0.01184 (F)	0.2475 (F)	0.4483	0.7053 (F)
<i>M. dinklagei</i>	0.007394	0.001636	0.01319	1 (F)	0.4682 (F)	0.6373	0.3693 (F)	0.1949 (F)	0.6097 (F)	0.4604 (F)	1 (F)
<i>M. glabra</i>	NV	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)					

<i>M. membranaceae</i>	< 2.2e-16	0.006622	2.399e-05	4.592e-08 (F)	0.0096 (F)	0.02904 (F)	3.274e-12 (F)	0.5903 (F)	2.769e-16 (F)	1 (F)	6.704e-10 (F)
<i>O. manii</i>	8.625e-10	0.002872	2.027e-08	0.04486	4.473e-05	0.008988	0.5327 (F)	0.01305	0.6754 (F)	0.3031 (F)	0.2332 (F)
<i>O. procerum</i>	NV	0.3234 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	0.3687 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)
<i>P. angolensis</i>	2.854e-05	0.9004	0.8384	0.2256 (F)	5.828e-05	0.9139	0.2187 (F)	0.0001879	0.2212 (F)	0.0004386	0.002210 (F)
<i>P. eetveldeana</i>	NV	0.3062 (F)	0.06658 (F)	1 (F)	1 (F)	0.5881	1 (F)	0.5903 (F)	0.5972 (F)	0.2015 (F)	1 (F)
<i>P. excelsa</i>	NV	0.9607	0.04689 (F)	0.6037 (F)	0.2135 (F)	0.06546 (F)	1 (F)	0.3389 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)
<i>P. laurentii</i>	2.442e-07	0.01321	0.6703	0.01018	0.000393	0.06933	0.0004555	1.467e-06	0.00612	0.0001630	1 (F)
<i>P. suaveolens</i>	8.457e-05	0.9703	0.08336	0.00457	0.001085	0.07558	0.004136	0.0009838	0.008105 (F)	0.02594	0.5447 (F)
<i>S. cornutum</i>	NV	0.4395 (F)	0.03761 (F)	1.686e-09 (F)	1 (F)	0.3705 (F)	8.322e-08 (F)	1 (F)	3.372e-06 (F)	0.5757 (F)	2.954e-05 (F)
<i>S. juglandifolia</i>	5.042e-13	0.1024	4.473e-06	2.856e-05	1.536e-09	0.006433	0.0006621	6.043e-07	0.007523 (F)	0.0004076	1 (F)
<i>S. stipitata</i>	1.91e-05	0.000669	0.5805	0.2256 (F)	0.02785 (F)	0.01238	0.00782 (F)	0.0007489	0.132 (F)	0.01434 (F)	1 (F)
<i>Strombosia</i> spp. <i>/Strombosiopsis</i> spp.	1.823e-06	7.38e-05	0.0003036	0.008387	0.1065	0.8172	0.0002527	0.4632	0.0004428	0.6174	0.004157
<i>T. arborescens</i>	0.08653	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
<i>T. iboga</i>	NV	0.4734 (F)	0.03584 (F)	1 (F)	0.5972 (F)	0.2455 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)	1 (F)
<i>Uapaca</i> sp.	NV	0.3894 (F)	0.1324 (F)	1 (F)	0.0002408 (F)	0.4964 (F)	1 (F)	3.194e-05 (F)	1 (F)	3.912e-06 (F)	0.04688 (F)
UNID (Nsiabonkono)	3.507e-05	0.03595	0.0005024	0.3418	0.0001867	0.2214	1 (F)	0.007325	0.711 (F)	0.01414 (F)	0.02832 (F)
<i>X. staudtii</i>	0.09254	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/

Supplementary information 3: Results of ANOVA and Tukey tests to assess the difference of food species diversity between the 5 forest habitats on trails.

ANOVA: $F=47.1$, $df=4$, $P<0.001$

Tukey-test: p-adjusted value of the Tukey test for the food species diversity between the five forests habitat.

	MFO	MFM	MRT	PI
MFO				
MFM	0.8249732			
MRT	0.0001112	0.0000030		
PI	0.0000000	0.0000000	0.0000000	
EDG	0.0000000	0.0000000	0.0000384	0.8491353

Au cours de ce deuxième chapitre, nous avons présenté les premières données d'écologie alimentaire des bonobos en mosaïque forêt-savane, montrant le rôle d'aliments de base et d'aliments de réserve de certaines espèces. Les bonobos sont adaptés à ces forêts relativement fragmentées, consommant fréquemment des espèces pionnières (*M. cecropioides*, *P. eetveldeana*) et utilisant des adaptations comportementales pour optimiser les prises énergétiques à partir d'aliments de réserve (chique des fruits de *K. gabonensis*) en période de faible disponibilité en fruits à pulpe molle.

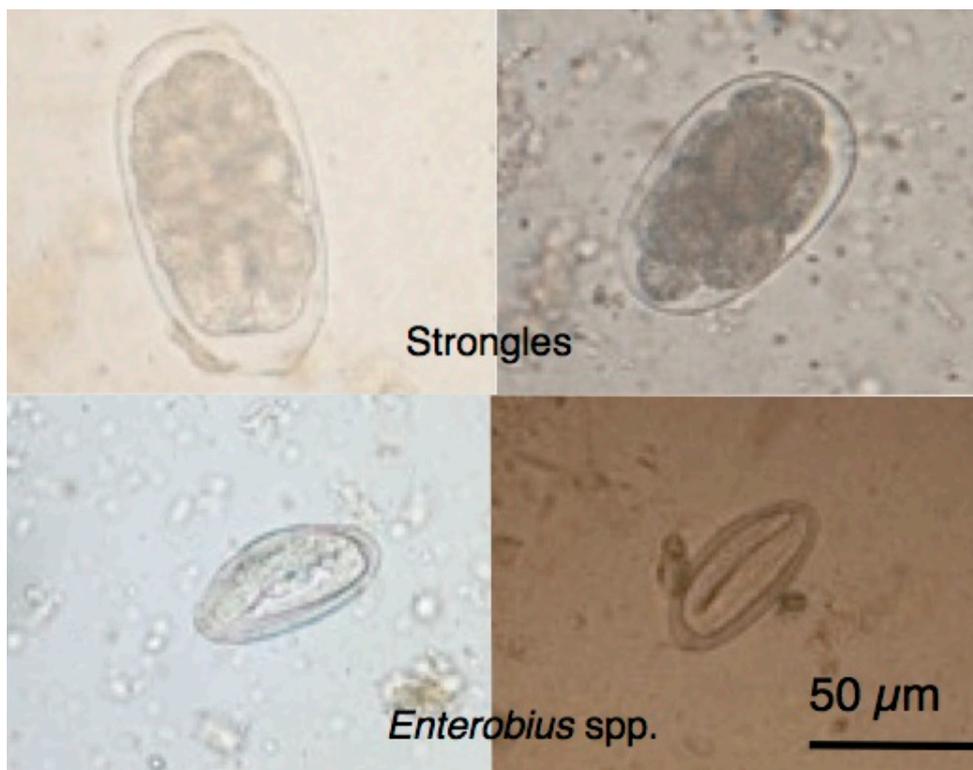
De plus, les activités humaines traditionnelles pourraient favoriser le renouvellement de certaines espèces alimentaires pionnières comme les Marantacées et *M. cecropioides* et n'ont pas d'influences négatives sur la présence des bonobos tant qu'elles sont faites sur de petites surfaces. Les bonobos et les humains cherchent à s'éviter tout en utilisant les mêmes espaces forestiers. Les bonobos ont déjà été observés en train de faire des nids en lisière de champs.

Ainsi, en raison de l'utilisation d'un espace commun entre humains et bonobos et de leur proximité phylogénétique, existe-t-il des transmissions zoonotiques ? Le fait que humains et bonobos évitent les rencontres directes favorise la diminution du risque de transmission de pathogène de manière directe (notamment pathogènes à tropisme respiratoire). En revanche, le partage d'un habitat commun pourrait favoriser la transmission de parasites intestinaux, notamment ceux qui ont un stade d'évolution dans l'environnement (comme les strongles) et qui peuvent donc se transmettre même lorsqu'un espace est utilisé alternativement par l'une et l'autre espèce.

C'est cette question qui est centrale dans le troisième chapitre, complétée par des données de références sur la parasitologie intestinale des bonobos en mosaïque forêt-savane et des données préliminaires sur la saisonnalité des infections parasitaires des bonobos associées à la consommation de feuilles rugueuses.

CHAPITRE 3

Parasitologie intestinale des bonobos en mosaïque forêt-savane et risque de transmission zoonotique



Ceufs de nématodes observés dans des fèces de bonobos et humaines (©V. Narat)

I. Helminthes intestinaux des bonobos en mosaïque forêt-savane et évaluation du risque de transmissions avec les populations locales

Nous présentons ici un résumé détaillé de l'article 3 soumis à la revue *EcoHealth* (le 5 septembre 2014) qui est reproduit intégralement à la fin de ce chapitre.

Introduction

L'augmentation de la fragmentation et de l'anthropisation des habitats (Chapman et al. 2005b ; Laporte et al. 2007 ; Junker et al. 2012), associée à la proximité phylogénétique et géographique entre les GS et les humains, peut conduire à un risque accru de transmission zoonotique (Wolfe et al. 1998 ; Pedersen & Davies 2010). Ce risque constitue une des menaces majeures de nos plus proches parents. Plusieurs cas de transmissions de pathogènes entre GS vivant en milieu naturel et humains ont déjà été rapportés dans la littérature, incluant des virus, des bactéries, des protozoaires et des helminthes (*Capillaria hepatica*, *Oesophagostomum bifurcum*, *Ascaris lumbricoides*...) (Wolfe et al. 1998 ; Peters et al. 1999 ; Graczyk et al. 1999 ; Ferber 2000 ; Woodford et al. 2002 ; Chapman et al. 2005a ; Goldberg et al. 2007 ; Köndgen et al. 2008, 2010, 2011 ; Kaur & Singh 2009 ; Krief et al. 2010). Parmi ces pathogènes potentiellement zoonotiques, les parasites gastro-intestinaux ne sont pas les plus dangereux mais peuvent avoir de graves conséquences pour la santé des GS en milieu naturel et des humains, notamment les strongles du genre *Oesophagostomum* (De Silva et al. 2003 ; Roberts & Janovi 2009 ; Krief et al. 2010 ; Guillot et al. 2012). La fragmentation de l'habitat est un des paramètres majeurs pouvant influencer les relations hôtes-parasites et favoriser les transmissions croisées par augmentation des contacts. Dans la plupart des cas, l'impact de la fragmentation de l'habitat sur les parasites intestinaux des primates non humains est étudié dans des sites à forte densité humaine où la fragmentation est due aux activités anthropiques (Gillespie & Chapman 2006, 2008 ; Mbora & Mcpeek 2009 ; Mbora et al. 2009 ; Valdespino et al. 2010 ; Sá et al. 2013). Pour les primates non humains présents dans des habitats avec une densité humaine faible, la fragmentation non anthropique pourrait aussi favoriser les transmissions croisées et constituer une menace importante pour ces espèces. Par exemple, la mosaïque forêt-savane dans le Territoire de Bolobo (RDC) est un site d'étude récent des bonobos (*Pan paniscus*, Schwarz 1929). Cet habitat fragmenté est probablement d'origine naturelle, mais les activités humaines ont maintenu les espaces de savanes ouverts par l'utilisation du feu (Inogwabini et al. 2008). Les bonobos de cette zone

utilisent principalement la forêt mais peuvent traverser la savane (Inogwabini et al. 2008 ; Narat, obs. pers.). De plus, les humains vont presque chaque jour en forêt. Dans ce contexte, la proximité entre bonobos et humains pourrait faciliter la transmission de pathogènes zoonotiques malgré la faible densité humaine. La parasitologie intestinale des bonobos en milieu naturel est inconnue dans un tel contexte, puisque les deux seules études menées étaient en forêt tropicale humide (Hasegawa et al. 1983 ; Dupain et al. 2009). Dans cet article, nous avons analysé des échantillons fécaux de bonobos (n=273) pour décrire les helminthes intestinaux présents dans un habitat de mosaïque forêt-savane pour les comparer aux échantillons fécaux des populations humaines (n=79) et ainsi chercher des indices de transmissions zoonotiques. La coproscopie par lecture directe a été utilisée sur l'ensemble des échantillons et la biologie moléculaire (extraction ADN, amplification, séquençage) a été utilisée sur une partie des échantillons (n=22 pour les bonobos, n=13 pour les humains) pour explorer plus précisément les strongles, famille de parasites d'intérêt majeur et impossibles à identifier par coproscopie à un niveau satisfaisant.

Résultats et discussion

La coproscopie a révélé la présence de trois types d'helminthes communs aux bonobos et aux humains : Strongylida fam. gen. sp. (44,0 % des échantillons de bonobos, 43,0 % des échantillons humains), *Enterobius* sp. (12,8 %, 2,5 %) et *Capillaria* sp. (8,1 %, 1,3 %).

Le tableau 6 résume les pourcentages d'échantillons positifs, les charges parasitaires et les tailles des œufs pour l'ensemble des genres observés chez les humains et les bonobos.

Seulement deux œufs de *Capillaria* sp. ont été observés dans un échantillon humain. Ces œufs sont plus grands que ceux observés chez les bonobos. De plus, en se basant sur les quatre espèces décrites jusqu'à présent chez l'Homme (*C. philippinensis*, *C. aerophila*, *C. plica* et *C. hepatica*) (Cross 1992), la localisation géographique, la forme et la taille des œufs sont compatibles avec *C. hepatica*, indiquant que le cas humain est probablement une « fausse infection » (*spurious infection*) (Graczyk et al. 1999 ; Fuehrer et al. 2011). Chez les bonobos, la taille et la forme des œufs sont compatibles avec *C. brochieri*, espèce décrite seulement chez les bonobos (Justine 1988). Les *Capillaria* retrouvés chez un humain et chez les bonobos sont donc probablement des espèces différentes.

Tableau 6 : Pourcentage d'échantillons positifs, charges parasitaires corrigées et tailles des œufs observés pour les parasites identifiés chez les humains et les bonobos. Les charges parasitaires calculées sont corrigées en fonction de la consistance des fèces (cf article 3 pour les détails).

	Bonobos (n=273)			Humains (n=79)		
	Pourcentage d'échantillons positifs (n)	Charge parasitaire corrigée (opg)	Taille L(min-max)xl(min-max), µm	Pourcentage d'échantillons positifs (n)	Charge parasitaire corrigée (opg)	Taille L(min-max)xl(min-max), µm
<i>Troglodytella sp.</i>	93,8 (n=256)	4790 (100-42500)	(146-159)x(76-78) n=6	-	-	-
Strongylida fam. gen. sp.	44,0 (n=120)	208 (50-1000)	(60-94)x(31-50) n=90	43,0 (n=34)	503 (50-2800)	(48-91)x(32-45) n=103
<i>Enterobius sp.</i>	12,8 (n=35)	261 (50-2200)	(48-56)x(23-28) n=24	2,5 (n=2)	200 (100-300)	(56-63)x(28-33) n=12
<i>Capillaria sp.</i>	8,1 (n=22)	150 (100-600)	(46-51)x(23-24) n=5	1,3 (n=1)	200	57-58x29 n=2
<i>Strongyloides sp.</i>	2,6 (n=7)	157 (100-200)	(46-63)x(28-45) n=15	0	-	-
<i>Ascaris lumbricoides</i>	0	-	-	29,1 (n=23)	10257 (100-58000)	(60-88)x(47-54) n=15
<i>Toxocara sp.</i>	0,4 (n=1)	100		-	-	-
Dicrocoelidae gen. sp.	4,4 (n=12)	117 (100-200)	(38-48)x(23-28), n=3	-	-	-
Taeniidae	-			1,3 (n=1)	100	35x35 n=1
Total helminthes	62,3 (n=170)	265 (50 ; 2200)	-	55,7 (n=44)	5766 (50-58000)	-

Concernant les oxyures (*Enterobius sp.*), la taille des œufs est significativement différente entre les humains (n=12) et les bonobos (n=24) (Mann-Withney test, U=0.5, p<0.0001). De plus, les distributions de tailles d'œufs chez les deux espèces ne se recouvrent pas. De nombreux auteurs ont étudié les oxyures en raison de la forte spécificité entre les espèces de parasites et les genres des hôtes (Cameron 1929 ; Inglis 1961 ; Brooks & Glen 1982 ; Sorci et al. 1997 ; Hugot 1999 ; Hugot et al. 1999) probablement due à la transmission principalement oro-anale et au cycle homoxène direct de ces parasites. Jusqu'à présent quelques transmissions croisées d'*Enterobius sp.* ont été rapportées dans la littérature entre le genre *Pan* et le genre *Homo* mais seulement en captivité. Un seul cas d'infection mixte a été rapporté, il s'agissait d'un chimpanzé en captivité (Hasegawa & Udono 2007). Ainsi, le cycle biologique de ces parasites et les différences de tailles observées sont en faveur d'une absence de transmission entre humains et bonobos.

Les tailles moyennes des œufs de strongles sont significativement différentes entre humains (n=102) et bonobos (n=90) (Mann-Withney test, U=1654, p-value<0.0001) mais il existe un important recouvrement entre les distributions de tailles chez les deux espèces.

Les analyses de biologie moléculaire, centrées sur les strongles, révèlent la présence de *Necator* sp. chez un bonobo et de *Necator americanus* chez les humains (tous les échantillons). Ces deux espèces de *Necator* sont différentes et celle trouvée chez le bonobo est proche d'une séquence de *Necator* récemment décrite par Hasegawa et al. (2014) chez des humains en République Centrafricaine. Chez les bonobos, les analyses de biologie moléculaire ont également révélé la présence de *Oesophagostomum stephanostomum* et de *Nematodirus* sp.

Seulement deux études de parasitologie intestinale sur des bonobos du milieu naturel ont déjà été menées (Hasegawa et al. 1983 ; Dupain et al. 2009). Ces études ont eu lieu dans un habitat de forêt tropicale humide continue (sites de Wamba et de Lomako). Malgré la différence de sensibilité des techniques utilisées (sédimentation dans les précédentes études, lecture directe ici) (Greiner & McIntosh 2009), il est intéressant de comparer les résultats obtenus en terme de richesse spécifique. Les mêmes helminthes ont été retrouvés mais dans des proportions différentes.

Enfin, alors que les humains ont une prévalence de 29 % en *Ascaris lumbricoides* et que cette espèce a déjà été retrouvée en faible proportion chez des bonobos de Lomako (Dupain et al. 2009), aucun échantillon de bonobos dans notre étude n'a révélé la présence de cette espèce.

L'ensemble des résultats de notre étude converge donc vers une absence de transmission fréquente d'helminthes intestinaux entre les bonobos et les humains. En revanche, les parasites trouvés impliquent des risques de transmission pour les bonobos (*N. americanus*, *A. lumbricoides*) et pour les humains (*O. stephanostomum*, *Necator* sp.).

Cette étude est la première s'intéressant au risque de transmission de parasites intestinaux entre humains et bonobos en utilisant des techniques de coproscopie et de biologie moléculaire. De plus, malgré la différence de type d'habitat (en comparaison aux deux études existantes), les parasites retrouvés à Manzano sont aussi présents soit à Wamba soit à Lomako, indiquant qu'il n'y a pas plus de différences entre les bonobos de Manzano et ceux

de forêts continues qu'entre deux sites de forêt continue (Wamba et Lomako). Ces résultats nous donnent des premières informations sur le niveau d'infection des bonobos, des populations locales et sur le risque de transmission. De plus, la collecte d'échantillons de bonobos ayant débuté en même temps que le processus d'habituation, cette étude servira de référence pour étudier l'évolution de la diversité des parasites et des charges parasitaires retrouvées chez les bonobos avec l'augmentation des contacts humains-bonobos due à l'habituation et à la présence de chercheurs et d'assistants locaux.

Dans le futur, il sera nécessaire d'élargir le spectre des parasites intestinaux étudiés aux protozoaires et d'étendre les analyses de biologie moléculaire à plus de parasites cibles. Enfin, la biologie moléculaire pourra également nous permettre de faire des analyses bactériologiques et virologiques assez précises pour continuer à investiguer le risque de transmission de maladies pour les bonobos et pour les populations locales. Pedersen et Davies (2010) ont identifié le bassin du Congo comme la région du globe avec le plus fort risque d'émergence de nouvelles maladies infectieuses, il est donc primordial de poursuivre le suivi sanitaire des bonobos et l'évaluation du risque de transmission zoonotique.

II. Saisonnalité des infections parasitaires et utilisation de feuilles rugueuses

Ces résultats préliminaires n'ont pas fait l'objet d'un article mais sont présentés car ils sont complémentaires au travail global de cette thèse.

Introduction

L'étude de la saisonnalité des infections parasitaires permet de mieux comprendre les relations hôtes-parasites intégrées dans les variations temporelles des conditions environnementales. En effet, la saison peut influencer les prévalences et les charges parasitaires des différentes espèces de parasites retrouvées (*e.g.* Huffman et al. 1997 ; Dupain et al. 2002 ; Krief et al. 2006). Ces variations saisonnières peuvent être dues aux modifications des conditions environnementales (température, hygrométrie, pluviométrie) affectant ainsi le développement des stades larvaires dans l'environnement de certains parasites (cycles directs longs notamment). Mais, les différentes études ne sont pas toutes concordantes, certaines ne trouvant aucun effet de la saisonnalité pour les prévalences en strongles chez les chimpanzés, les colobes et les babouins (Ashford et al. 2000 ; Gillespie et al. 2004, 2005), alors que d'autres ont montré une charge parasitaire en strongles plus élevée chez les gorilles des plaines en saison sèche (Masi et al. 2012a). Ce dernier résultat a conduit à l'hypothèse d'une influence de la saisonnalité de la disponibilité alimentaire sur les infections parasitaires (Masi et al. 2012a). En effet, la disponibilité en fruits ainsi que la qualité des ressources alimentaires disponibles varient au cours des saisons. Lors de périodes de faible disponibilité alimentaire, l'utilisation d'aliments de réserve parfois prélevés sur le sol pourrait favoriser les infections parasitaires et l'affaiblissement du système immunitaire (dû à une alimentation de moins bonne qualité) pourrait favoriser le développement des parasites. Parallèlement à la saisonnalité de l'infection parasitaire, des études chez les chimpanzés ont montré le lien entre infections en œufs de strongles et ingestion de feuilles rugueuses entières (*leaf-swallowing*) (Huffman et al. 1997 ; Krief et al. 2006). Chez les bonobos une étude a montré cette relation (consommation de feuilles de *Manniophyton fulvum*, Dupain et al. 2002) tandis qu'une dernière rapporte la consommation de feuilles et de tiges de cette même plante à LuiKotale sans qu'il y ait d'analyse parasitaire associée (Fruth et al. 2014). Cette étude traite de la saisonnalité de l'infection parasitaire des bonobos à travers

deux aspects : saisonnalité climatique et saisonnalité d'abondance en fruits en association avec la consommation de feuilles rugueuses.

Matériel et méthodes

Les données de parasitologie sont les mêmes que celles présentées dans la partie précédente (et détaillée dans l'article ci-après) et comprennent deux périodes (juillet-septembre 2010 et mai 2012-octobre 2013). Ici, nous avons utilisé les données de microscopie optique (double lecture directe sur selles formolées), associées aux données climatiques et aux données de disponibilité alimentaire, collectées sur la période mai 2012-octobre 2013 et présentées dans le chapitre 2. Nous avons utilisé la proportion d'échantillons positifs ainsi que la charge parasitaire corrigée, c'est-à-dire le nombre d'œufs par gramme d'un parasite corrigé par la consistance de la crotte (cf p. 128 pour plus de détails).

La saison sèche est définie comme l'ensemble des mois ayant une pluviométrie inférieure à 100 mm (Dupain et al. 2002 ; Takenoshita et al. 2008). A l'inverse, nous définissons la saison des pluies comme l'ensemble des mois dont la pluviométrie est supérieur à 100 mm/mois.

Au cours de cette étude, la température et la pluviométrie ont été relevées de mai 2012 à octobre 2013 (Figure 9) sauf pour les températures à partir du mois d'août 2013 en raison d'un problème technique. Les mois de juillet et août 2010 sont considérés comme des mois de saison sèche, en raison de la stabilité interannuelle de cette saison. En revanche, le mois de septembre étant plus instable, les collectes de 2010 n'ont pas été intégrées aux études de saisonnalité. Ainsi, au total, 144 crottes ont été collectées en saison sèche et 108 en saison des pluies.

La saison de faible disponibilité en fruits correspond aux trois mois avec le moins de disponibilité en fruits à pulpe molle (mars-mai 2013, cf chapitre 2, p. 85), tandis que celle à forte disponibilité en fruits correspond aux trois mois avec a plus forte disponibilité en fruits à pulpe molle (décembre 2012-février 2013, cf chapitre 2).

Les données systématiques concernant l'analyse macroscopique pour la présence de feuilles dans les crottes ne sont disponibles qu'à partir de février 2013.

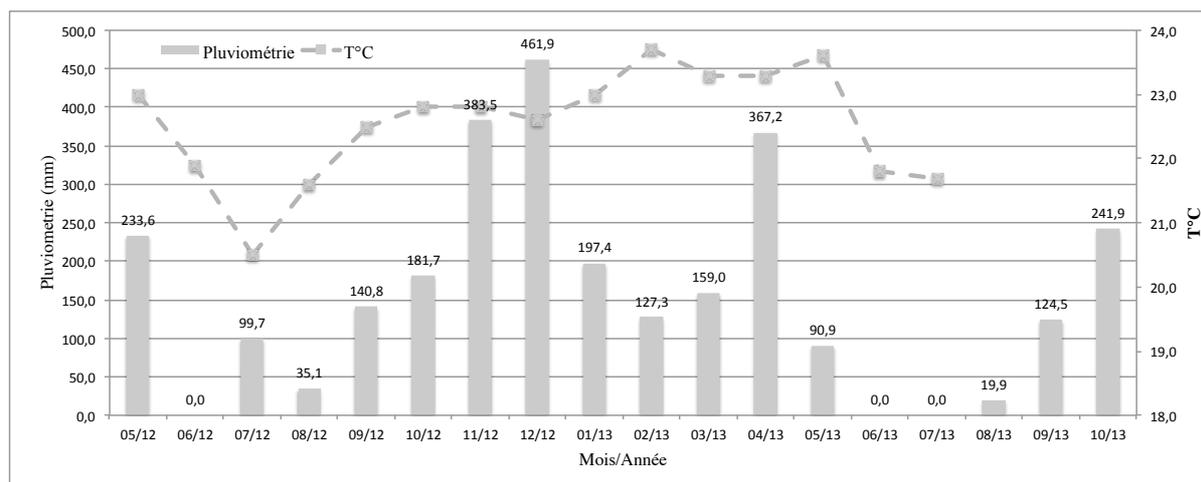


Figure 9 : Pluviométrie et température moyenne mensuelle mesurée à 7h entre mai 2012 et octobre 2013.

Le test du Chi² ou le test exact de Fischer bilatéral (si les effectifs théoriques étaient inférieurs à 5) ont été utilisés pour tester l'influence de la saison sur la proportion d'échantillons positifs (pour chacun des parasites) et le test de Mann-Whitney pour tester l'influence de la saison sur la charge parasitaire corrigée (CPC) en œufs par grammes de fèces (opg) en ne prenant que les échantillons positifs. Les détails de calculs de la CPC sont présentés dans l'article à la fin de ce chapitre (p. 128).

Résultats

Le tableau 7 résume les résultats de l'effet de la saison sur les résultats parasitologiques.

Saisonnalité climatique

Le pourcentage d'échantillons positifs en strongles est significativement plus élevé en saison sèche (n=144, 49,3 %) qu'en saison des pluies (n=108, 34,3 %) (Test exact de Fischer bilatéral, p-value<0,05), de même que la charge parasitaire corrigée (CPC) en strongles est plus élevée en saison sèche (n=71, 229 opg) qu'en saison des pluies (n=37, 173 opg) (Test de Mann-Whitney, U=978, p-value<0,05). A l'inverse, le pourcentage d'échantillons positifs à *Strongyloides* sp. est plus élevé en saison des pluies (n=108, 5,6 %) qu'en saison sèche (n=144, 0,7 %) (Test exact de Fischer bilatéral, p-value<0,05) sans différence de CPC.

Enfin, nous avons observé une différence significative en charge parasitaire en *Trogloidyrella* sp., cilié considéré comme symbiotique (Collet et al. 1984 ; Profousová et al. 2011), avec un

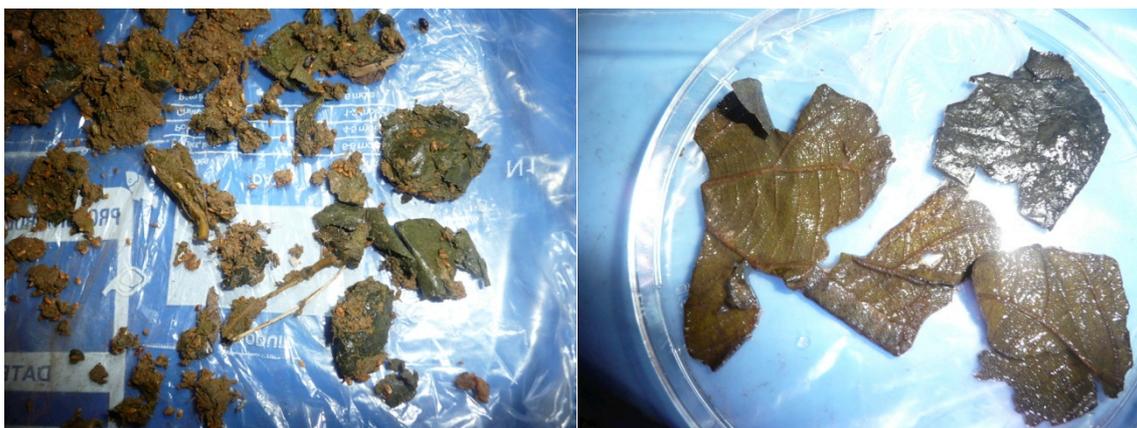
nombre de ciliés par gramme de fèces plus important en saison des pluies (n=103, 6422 ciliés par grammes) qu'en saison sèche (n=135, 3366 ciliés par grammes) (Test de Mann-Withney, U=5654, p-value<0,05). Aucune influence de la saison n'a été trouvée pour les autres parasites.

Saisonnalité de la disponibilité alimentaire

Concernant la saisonnalité des infections parasitaires en fonction de la disponibilité en fruits à pulpe molle (ceux considérés comme étant les aliments préférés, cf chapitre 2), les résultats indiquent une différence significative pour les strongles avec une charge parasitaire corrigée plus élevée pendant les trois mois de forte disponibilité en fruits à pulpe molle (n=12, CPC=250 opg, range=100-1000, SD=275) comparée aux trois mois avec le moins de disponibilité en fruits à pulpe molle (n=10, CPC=100 opg, range=100-100, SD=0) (Test de Mann-Withney, p=0,01, U=30). Nous n'avons pas observé de différence significative pour les charges parasitaires des autres parasites ni pour les proportions d'échantillons positifs.

Consommation de feuilles rugueuses

Les données d'observations macroscopiques incluant les données de présence de feuilles pliées ont débuté en février 2013. Sur la période de prise de données systématiques (février-octobre 2013), 6,4 % des fèces collectées (n=110) contenaient des feuilles pliées de *Manniophyton fulvum* (Photo 3). Une observation directe de ces consommations a été faite par un assistant en juillet 2013. Aucune différence significative de présence de feuilles de *M. fulvum* dans les fèces n'a été observée entre la saison sèche et la saison humide. En revanche les sept crottes contenant des feuilles ont toutes été collectées entre le 05 mars et le 06 juin 2013, c'est-à-dire dans la période de faible disponibilité en fruits à pulpe molle où l'on a mis en évidence une charge parasitaire corrigée en strongles plus importante. Malheureusement, en raison de l'absence de données, la comparaison directe des deux saisons de faibles et fortes disponibilités en fruits pour la consommation de feuilles rugueuses de *M. fulvum* n'est pas possible. Aucun macro-parasite n'a été retrouvé dans les prélèvements au cours de l'étude.



Photos 3 : Feuilles de *Manniophyton fulvum* retrouvées pliées dans une crotte de bonobo (à gauche) et après lavage (à droite) (©V. Narat)

Tableau 7 : Comparaison des pourcentages d'échantillons positifs et des charges parasitaires corrigées en fonction de la saison pour les différents parasites observés. Le seuil entre saison sèche et saison des pluies est de 100 mm/mois. La saison des fruits correspond aux 3 mois avec la plus forte disponibilité en fruits à pulpe molle (décembre 2012-février 2013) et la saison de raréfaction des fruits aux 3 mois avec le moins de disponibilité en fruits à pulpe molle (mars-mai 2013). Les différences significatives ($p < 0,05$) sont indiquées en gras.

	% d'échantillons positifs		Charge parasitaire corrigée en œufs par gramme (opg)		% d'échantillons positifs		Charge parasitaire corrigée en œufs par gramme (opg)	
	Saison sèche (n=144)	Saison humide (n=108)	Saison sèche	Saison humide	Fruits abondants (n=32)	Fruits rares (n=32)	Fruits abondants	Fruits rares
<i>Troglodytella</i> sp.	93,8	95,4	3366 (n=135)	6422 (n=103)	93,8	90,6	7257 (n=30)	3666 (n=29)
Strongylida fam. gen. sp.	49,3	34,3	229 (n=71)	173 (n=37)	31,3	37,5	100 (n=10)	250 (n=12)
<i>Enterobius</i> sp.	9,0	17,6	162 (n=13)	345 (n=19)	34,4	18,8	418 (n=11)	275 (n=6)
<i>Capillaria</i> sp.	9,0	7,4	131 (n=13)	188 (n=8)	3,1	6,3	100 (n=1)	200 (n=2)
<i>Strongyloides</i> sp.	0,7	5,6	100 (n=1)	167 (n=6)	3,1	6,3	200 (n=1)	150 (n=2)
Dicrocelidae gen. sp.	3,5	6,5	100 (n=5)	143 (n=7)	6,3	3,1	150 (n=2)	200 (n=1)

Discussion

Dans notre étude, les effets des saisons sont variables en fonction des espèces de parasites. Certains auteurs ont trouvé une augmentation du taux d'échantillons positifs en strongles (*Oesophagostomum* sp.) au début de la saison des pluies chez les bonobos, les chimpanzés et les gorilles (Kawabata & Nishida 1991 ; Huffman et al. 1997 ; Dupain et al. 2002 ; Krief et al. 2005b) mais d'autres n'ont pas trouvé de saisonnalité pour les strongles chez les chimpanzés, les colobes et les babouins (Ashford et al. 2000 ; Gillespie et al. 2004, 2005). Comme Huffman et al. (1997) chez les chimpanzés, nous avons trouvé un pourcentage d'échantillons positifs en *Strongyloides* sp. plus élevé en saison des pluies tandis que nous avons observé un pourcentage d'échantillons positifs et une CPC en strongles plus élevée en saison sèche qu'en saison humide comme Masi et al. (2012a) chez les gorilles. De plus, les CPC en strongles sont plus élevées lors de la période de trois mois (mars-mai 2013) avec une faible disponibilité en fruits à pulpe molle comparée aux trois mois (décembre 2012-février 2013) avec une forte disponibilité en fruits à pulpe molle, allant dans le sens de l'hypothèse de Masi et al. (2012a) : la saisonnalité de l'infection parasitaire pourrait dans certains cas être influencée par la disponibilité alimentaire. Notons que pendant la période de faible disponibilité en fruits à pulpe molle, les bonobos ont consommé le fruit fibreux de *K. gabonensis* qui peut être prélevé directement sur le sol ou cueilli dans l'arbre. Sur les sept observations directes de préhension d'un fruit de *K. gabonensis*, le fruit était ramassé au sol à six reprises et une fois cueilli dans l'arbre. Bien que ce résultat ne soit pas suffisant pour conclure, il est possible que les stratégies alimentaires développées en période de raréfaction des fruits favorisent, parmi d'autres facteurs, les infections parasitaires. Malheureusement, les données concernant la présence de feuilles rugueuses ne sont disponibles qu'à partir de février 2013 ne permettant pas d'analyser les consommations de feuilles rugueuses entre ces deux périodes. Néanmoins, toutes les crottes (n=7) contenant des feuilles de *M. fulvum* ont été retrouvées sur la période de faible disponibilité en fruits à pulpe molle et de forte CPC en strongles. De plus, sur les 110 crottes inspectées, 6,4 % contenaient des feuilles pliées de *M. fulvum*, alors que dans l'étude de Dupain et al. (2002) à Lomako, sur les 131 prélèvements, 1,5 % contenaient des feuilles de *M. fulvum* et à LuiKotale, sur les deux campagnes de prélèvements, 3,5 % contenaient ces feuilles (n=698) pour la première et 4% (n=400) pour la deuxième (Fruth et al. 2014). Il apparaît que la consommation de feuilles rugueuses est plus importante à Manzano bien que des différences dans la méthode de prélèvement et dans la durée de l'étude puissent constituer un biais. Chez les chimpanzés, les fréquences d'observations varient entre 0,4 % et 4,0 % sauf dans l'étude de McLennan & Huffman

(2012) qui ont observé plus de 10 % de fèces avec des feuilles rugueuses sans saisonnalité et avec des expulsions plus fréquentes de macro-parasites. Cette étude a été menée sur une communauté de chimpanzés ayant des contacts fréquents avec les humains (utilisation de la lisière, pillage).

Cette étude préliminaire est la première s'intéressant à la saisonnalité des infections parasitaires des bonobos en comparant saisonnalité climatique et saisonnalité de disponibilité alimentaire. Nous avons pu montrer une tendance d'une augmentation de CPC en strongles en saison de raréfaction des fruits, associée à des consommations de feuilles rugueuses, mais des données plus précises sont nécessaires pour préciser ces premiers résultats. Aujourd'hui, avec la progression de l'habitation, le suivi sanitaire est individualisé (collecte de crottes identifiées) et une méthode d'observation par focale individuelle (Altmann 1974) a été mise en place, permettant de préciser les données de temps de consommation des différents items alimentaires. Ceci permettra de réaliser des analyses plus précises sur plusieurs cycles saisonniers pour approfondir nos connaissances sur les relations potentielles entre saisonnalité, régime alimentaire et parasitologie intestinale.

Article 3 soumis à la revue *Ecohealth*, le 5 septembre 2014 (deuxième revision).

Intestinal Helminths of Wild Bonobos in Forest-Savanna Mosaic: Risk Assessment of Cross-Species Transmission with Local People in the Democratic Republic of the Congo.

Narat, Victor¹, Guillot Jacques², Penneç, Flora³, Lafosse, Sophie³, Grüner, Anne Charlotte¹, Simmen, Bruno³, Bokika Ngawolo, Jean Christophe⁴ and Krief, Sabrina^{1,5}

1. Muséum national d'Histoire naturelle, UMR7206 (MNHN-CNRS-Paris7) Eco-anthropologie et ethnobiologie, CP135, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex, France.
2. Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, Parasitology department, Dynamyc research group, 7 avenue du Général De Gaulle, 94700 Maisons-Alfort, France.
3. Centre national de la recherche scientifique, UMR7206 (MNHN-CNRS-Paris7) Eco-anthropologie et ethnobiologie, CP135, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex, France.
4. NGO Mbou-Mon-Tour, Nkala, Territoire de Bolobo, Province du Bandundu, Democratic Republic of Congo.
5. Projet pour la conservation des grands singes, 3 rue Titien, 75013 Paris, France.

Running Head: Helminths of wild bonobos and humans

Key Words: parasitology, intestinal helminths, zoonosis, bonobos, DRC

Word Count: 3,921 (without Acknowledgments)

Corresponding Author:

Victor Narat

Muséum national d'Histoire naturelle, UMR7206 (MNHN-CNRS-Paris7) Eco-anthropologie et ethnobiologie.

CP135, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex, France

Tel. : +33 1 40 79 33 59

Fax : +33 1 40 79 38 91

vnarat@mnhn.fr

Acknowledgments:

We thank the Ministère de l'Environnement, Conservation de la Nature et Tourism for research permission, the Mbou-Mon-Tour NGO and traditional chiefs for authorization to conduct this work. Acknowledgements for fundings are due to the Action Transversale du Muséum "Relations Sociétés-Nature dans le long terme" and the UMR7206. This study would not have been possible without the field assistants Blanchard Bongwana, Osa Otsiu Epany, Mozungo Ngofuna and Debaba Munziu. We also thank all members of Mbou-Mon-Tour for their implication/contribution in the bonobo conservation. Special thanks to Adélaïde Nieguitshila, Emilie Lefoulon and Laure Ségurel for their advice on the genetic data, to Radia Guechi for his help with coproscopy analyses. Finally we thank the two anonymous reviewers for their usefull comments to improve the manuscript.

Abstract

Phylogenetic and geographic proximity between humans and apes poses a risk of zoonotic transmission of pathogens. Bonobos (*Pan paniscus*) of the Mbou–Mon–Tour community-based conservation area of the Democratic Republic of the Congo live in a fragmented forest-savanna mosaic setting. This habitat is used by humans for traditional activities, and is an infrequently encountered bonobo habitat within their distribution range. Over 21 months (September 2010–October 2013) we monitored intestinal parasites in bonobo (n=273) and in human (n=79) fecal samples to obtain baseline data on bonobo parasitology and to assess the risk of intestinal helminth transmission between these hosts. Coproscopy (direct smears of formalin stools), and DNA amplification and sequencing of stored dried feces and larvae were performed to identify helminths. Strongylids, *Enterobius* sp. and *Capillaria* sp. were found in humans and bonobos. Differences in the egg sizes obtained from humans and bonobos suggested that each host harbored different *Enterobius* and *Capillaria* species. Molecular data (22 bonobo samples, 13 human samples) indicated that different *Necator* sp. were present in these hosts. No evidence of frequent helminth transmission between humans and bonobos was found. Monitoring and assessing the risk of zoonotic transmission is essential for ape conservation and human health.

INTRODUCTION AND PURPOSE

Dilution effect and amplification effect are two opposite theories linking biodiversity richness, pathogen spread, and risk of infectious diseases in host-species such as humans (Young et al. 2013). Testing both of these theories requires access to numerous baseline studies on different host and pathogen species, as well as the context of such studies. The phylogenetic and geographic proximity between humans and apes can lead to zoonotic transmission (Wolfe et al. 1998; Pedersen and Davies, 2010), which poses a threat to the health and survival of both animals. Several cases of pathogen transmission between humans and wild apes have been reported in the literature, including viruses (especially paramyxoviruses and filoviruses), respiratory and digestive bacteria (*Streptococcus pneumoniae*, *Pasteurella multocida*, *Campylobacter* sp., *Salmonella* sp., *Escherichia coli*), digestive protozoans (*Giardia* sp., *Entamoeba histolytica*) and nematodes (*Capillaria hepatica*, *Oesophagostomum bifurcum*, *Ascaris lumbricoides*) (Wolfe et al. 1998; Graczyk et al. 1999; Ferber, 2000; Woodford et al. 2002; Chapman et al. 2005a; Goldberg et al. 2007; Köndgen et al. 2008, 2010; Kaur and Singh, 2009; Krief et al. 2010; McLennan and Huffman, 2012; Ghai et al. 2014).

Altizer et al. (2007) showed that threatened primate species harbored fewer parasites compared with nonthreatened ones. However, the same study concluded that the threatened primates had a higher prevalence of strongylid infections, which can pose serious health consequences for primates in the wild (Roberts and Janovy, 2009; Krief et al. 2010; Guillot et al. 2012) and for local people (Polderman and Blotkamp, 1995; Guillot et al. 2012). Among the numerous parameters influencing host-parasite relationships, habitat fragmentation has become more common. This process can lead alter host-parasite relationships without clear patterns across study sites (Gillespie and Chapman, 2008; Cristóbal-Azkarate et al. 2010; Sà et al. 2013). Although extractive industries offer development opportunities for local communities, deforestation and land encroachment often have negative outcomes for wildlife conservation and human populations, examples of which include wildlife population isolation and increased contact between humans and wildlife (Chapman et al. 2005b; Laporte et al. 2007; Junker et al. 2012). For species inhabiting areas at low population density, nonanthropogenic fragmentation may also represent a severe threat to their survival and contribute to wildlife population decline.

Bonobo (*Pan paniscus*, Schwarz 1929) is the last species of ape described, and in terms of certain aspects of its social and sexual behavior and genome, is as close a relative to

humans as chimpanzees (Prüfer et al. 2012). Little is known about the parasites of wild bonobos, with only two studies in lowland rainforest that have been published (Hasegawa et al. 1983; Dupain et al. 2000b, 2009). Here, we present the first parasitological study on bonobos from a fragmented habitat comprising a mosaic forest-savanna, which in terms of their normal distribution, is an infrequently encountered habitat.

Because this particular bonobo population appear isolated from the rest of the bonobo distribution area (Kawamoto et al. 2013) and live in a fragmented habitat where traditional human activities occur, our two main questions are: (1) is there difference in parasite species richness in bonobo living in the forest-savanna region compared to those living in a nonfragmented habitat? and (2) are there frequent transmissions of intestinal helminths between humans and bonobos?

METHODS

Approval for fieldwork and biological sampling was authorized by the Congolese Ministry of Environment, Conservation, Nature and Tourism. This research project adhered to the ethics, protocols and legal requirements of the Democratic Republic of the Congo (DRC) and to the National Advisory Committee of France (<http://www.ccne-ethique.fr>).

Study site

This research was conducted in the Manzano forest (2° 38' S, 16° 23' E) in an area of about 20km² (Embirima, Bolobo Territory, DRC, Figure 1), in the community-based conservation area (formalization in process) led by the Congolese nongovernmental organization, Mbou–Mon–Tour (MMT). This study site represents the southwestern most extent of the geographic range of bonobos and is closest to Kinshasa (Inogwabini et al. 2008; Narat et al. 2012) (Figure 1). In this territory, the habitat comprises a mosaic forest-savanna with 60% lowland tropical rainforest and 40% savanna (survey on 1,993 km², Inogwabini et al. 2008).

Human density is lower than five inhabitants per km² (Perrodeau, pers. com., 2010), and all settlements are located in the savanna. Five traditional farms, the homes of one or two families (of 2 to 15 people), are settled at the edge of the Manzano forest (Figure 1). Local people, the Teke ethnic group, respect a traditional eating-taboo with respect to bonobos, which they consider to be almost human (Inogwabini et al. 2008; Narat et al. 2012). These people are highly dependent on the forest, which they enter almost daily for shifting

cultivation (cassava, corn, sugar cane, and bananas make up the majority of crops), or to hunt (with rifle, snare, or net), or to fish or forage (Narat et al. 2012).

Over 13 years ago, several villages decided to keep a forested area for bonobo conservation, a decision agreed by the local community councils. In this study, these areas included the ones where the fecal samples were collected. In the patches of forest studied herein, some human activities were strictly forbidden (hunting, shifting cultivation), but human presence was not forbidden during the sampling periods.

A bonobo habituation process forest, led by VN, FP and local field assistants representing MMT, was started in 2010 in the Manzano forest. Tutin et al. (1991) defined habituation as “the term used to describe acceptance by wild animals of a human observer as a neutral element in their environment.” In November 2013, the bonobos accepted the presence of researchers at a distance of 10 m during long observation periods; however, continuous daily monitoring from nest-to-nest was rarely possible (Narat et al. 2013). Based on our observations, we estimated the Manzano bonobo community size at 25–30 individuals.

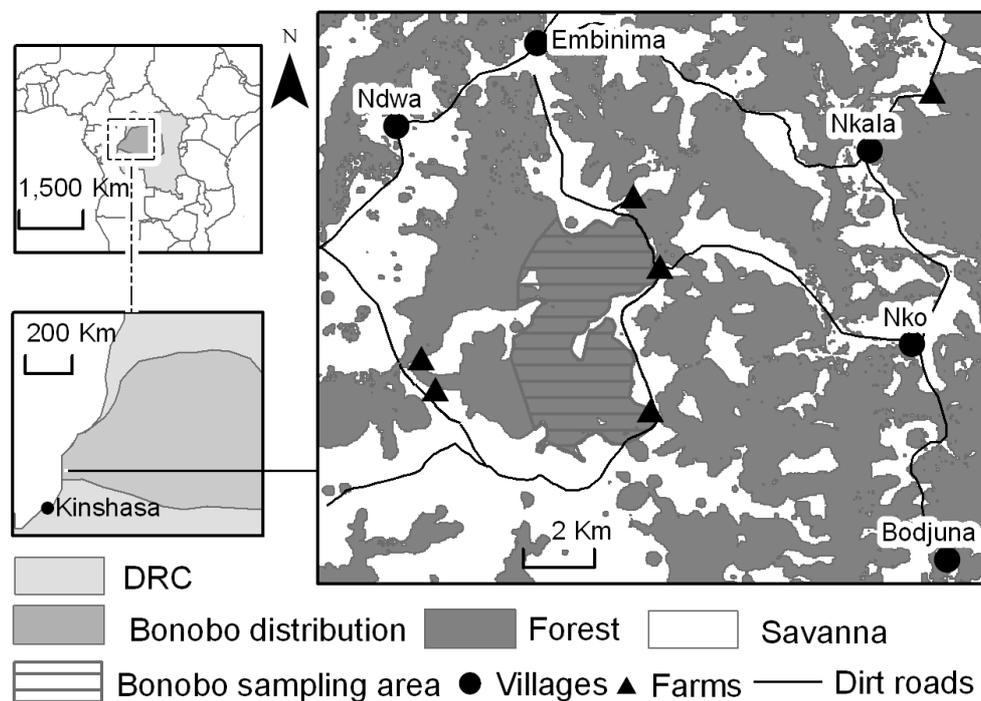


Figure 1. Study site location in the bonobo distribution area (source: IUCN and ICCN, 2012).

Study periods

Fecal samples from unidentified bonobos from the Manzano community were collected over a 21-month period, from July to September 2010 and from May 2012 to October 2013. Human fecal samples were collected in June and July 2012.

Fecal samples

A total number of 273 unidentified fresh bonobo feces (<12 h) were collected in the early morning from under the bonobo night nests (n=233) or during tracking (n=40), and stored in a labeled (N°, GPS, date, time) hermetically sealed 60 mL flask after macroscopic observation (for mucus, blood, macro-parasites, and consistency).

A total of 79 human volunteers were sampled (38 women, 41 men) in three villages (Embirima, Bodzuna, Nkala, Figure 1) at a maximum distance of 15 km from the forest patch where the bonobo samples were collected. Each volunteer (or legal representative) signed a consent form after being given information about the study objectives, and a short interview was conducted (except for one volunteer) to establish if there had been any previous anthelmintic treatment and/or activities conducted in the forest before collecting the fecal sample. Direct examination was carried out immediately and we informed the volunteer of the presence of intestinal parasites and an anthelmintic (levamisol) was systematically proposed, regardless of the coproscopy results.

For both bonobo and human samples, 2 g of fecal material was fixed with 10% formalin and another 3 g was placed in 95% ethanol for 24 h. The ethanol was removed thereafter and the fecal material was placed in gauze and dried on silica gel beads for storage (Nsubuga et al. 2004).

Coproscopy analyses and coprocultures

Coproscopy analyses were made at the Parasitology Department of National Veterinary School of Alfort, France. Two direct smears (2*50 µl) of all formalin samples were examined microscopically at 100–400× magnification after homogenization. Helminth eggs and ciliates were identified as accurately as possible according to their size, color and shape and were counted (eggs per gram, EPG). EPG were corrected against the feces consistency to obtain the Corrected Parasitological Load (CPL) value (Herberg et al. 1986; Krief et al. 2005b; Masi et al. 2012a): dry feces, $CPL=EPG*0.5$, soft feces, $CPL=EPG*2$, liquid feces, $CPL=EPG*3$. The CPL average was calculated for parasite-positive samples only.

Coprocultures were made on selected feces during a field campaign to obtain strongylid larvae and to identify them at the species level (May to July 2012). After direct examination, fresh stools from strongylid-positive samples were incubated as coprocultures. After 10–15 days of incubation with vermiculite and active carbon mixed in petri dishes, larvae were collected using the Baermann technique (Greiner and McIntosh, 2009) and preserved in 95% ethanol for further molecular analyses. Third-stage larvae were not obtained; therefore, morphological identification was not possible.

Molecular analyses

Molecular analyses were carried out at the Eco-anthropology and ethnobiology research unit (UMR7206), National Museum of Natural History, Paris, France. DNA analyses were performed on larvae (coprocultures) and on the corresponding dried feces (22 bonobo fecal samples, 13 human fecal samples). For each sample, two DNA subsamples were analyzed, one from larvae and one from dried feces. DNA from larvae was extracted with a QIAamp DNA Mini kit Tissue (Qiagen, Venlo NL) and DNA from dried feces was extracted with a QIAamp DNA stool kit (Qiagen, Venlo NL) according to the manufacturer's instructions with modifications (supplementary information). Internal transcribed spacer 2 region (ITS2) of rRNA genes was PCR-amplified with NC1 and NC2 primers, as described in Gasser et al. (1999). Direct sequencing was performed on the PCR-positive amplified samples and chromatograms were cleaned with 4Peaks® software. A basic local alignment search tool (BLAST, National Center for Biotechnology Information, accessed 2014) analysis was performed on the clean sequences, and sequence alignments between them and various reference sequences obtained using BLAST analysis were performed using MEGA6 software (<http://www.megasoftware.net/>).

Statistical analyses

A Spearman test was used to assess correlations between egg length and width followed by a Mann–Whitney U test to compare egg length between humans and bonobos. Statistical analyses were performed with R software (R core team, 2012) (<http://www.r-project.org/>).

RESULTS

Coproscopy analyses and coprocultures

Bonobos

Direct examination of bonobo samples revealed the presence of at least one helminth parasite species in 170 samples (62.3%). Most of the bonobo samples contained one helminth parasite (one species: 44.3%; 2–16.5%; 3–1.5%). Four types of nematodes were identified in the samples: strongylida fam. gen. sp. (44.0%), *Enterobius* sp. (12.8%), *Capillaria* sp. (8.1%) and *Strongyloides* sp. (2.6%). Trematodes (Dicrocoeliidae gen. sp.) were detected in 4.4% of the samples (Table 1) (Figure 2, photographs). Ciliates (*Troglodytella* sp.) were detected in 93.8% of the samples. Most of the feces had normal consistency (87%), 3% were dry, 9% were soft and 1% diarrheic. No samples containing blood, mucus, or macroparasites were obtained. CPL average varied between 100 and 261 EPG for each species or parasite type. Egg size, percentage of positive samples and corrected parasite load are summarized in Table 1.

Humans

Direct examination of human samples revealed the presence of at least one helminth in 44 samples (55.7%). Most helminth-positive samples contained one species (1–34.2%; 2–20.3%; 3–1.3%). Four types of nematodes were identified: strongylida fam. gen. sp. (43.0% of samples), *A. lumbricoides* (29.1%), *Enterobius* sp. (2.5%) and *Capillaria* sp. (1.3%). One cestode egg (Taeniidae, 1.3%) was identified. No ciliates were found. Most feces had normal consistency (86%), 4% were dry, 8% soft and 2% diarrheic. One sample contained mucus, but no samples contained blood, or macroparasites. All helminth CPL mean values were between 100 and 10257 EPG. Egg size, percentage of positive samples and corrected parasite load are summarized in Table 1.

Table 1. Positive sample rate, corrected parasitological load (CPL, in eggs per gram) and egg size (μm) in human and bonobo fecal samples (direct smears on formalin).

	Bonobos (n=273)			Humans (n=79)		
	Rate (%) of positive samples (n)	CPL (epg)	Size L(min-max)*l(min-max), μm	Rate (%) of positive samples (n)	CPL (epg)	Size L(min-max)*l(min-max), μm
<i>Troglodytella sp.</i>	93.8 (n=256)	4790 (100–42500)	(146–159)*(76-78) n=6	-	-	-
Strongylids	44.0 (n=120)	208 (50–1000)	(60–94)*(31–50) n=90	43.0 (n=34)	503 (50–2800)	(48–91)*(32–45), n=103
<i>Enterobius sp.</i>	12.8 (n=35)	261 (50–2200)	(48–56)*(23-28) n=24	2.5 (n=2)	200 (100–300)	(56–63)*(28–33), n=12
<i>Capillaria sp.</i>	8.1 (n=22)	150 (100–600)	(46–51)*(23–24) n=5	1.3 (n=1)	200	57–58*29 n=2
<i>Strongyloides sp.</i>	2.6 (n=7)	157 (100–200)	(46–63)*(28–45) n=1	0	-	-
<i>Ascaris lumbricoides</i>	0	-	-	29.1 (n=23)	10257 (100–58000)	(60–88)*(47–54) n=15
<i>Toxocara sp.</i>	0.4 (n=1)	100		-	-	-
Dicrocoelids	4.4 (n=12)	117 (100–200)	(38–48)*(23–28) n=3	-	-	-
Taeniidae	-			1.3 (n=1)	100	35*35 n=1
Total helminths	62.3 (n=170)	265 (50-2200)	-	55.7 (n=44)	5766 (50–58000)	-



Figure 2. Photos of the main helminths found in the bonobo and human samples.

Comparisons between bonobo and human samples

Capillaria sp., *Enterobius* sp., and strongylids were found in fecal samples from bonobos and humans. Only one human fecal sample contained *Capillaria* sp. eggs, which were larger (57–58*29 µm) than the *Capillaria* sp. eggs detected in the bonobo fecal samples (n=5, 46–51*23–24 µm). In both hosts, the length and width of *Enterobius* sp. were strongly correlated (n=36, Spearman test: $r=0.71$; $p\text{-value}<0.0001$). The average length of *Enterobius* sp. was significantly higher in humans (n=12) than in bonobos (n=24) (Mann–Whitney test, $U=0.5$, $p<0.0001$), and there was no overlap between *Enterobius* egg size from humans and bonobos (Figure 3). The length and width of strongylid eggs were also correlated (n=192, Spearman test: $r=0.66$; $p\text{-value}<0.0001$). Average length of strongylid eggs was significantly lower in

humans (n=102) than in bonobos (n=90) (Mann–Whitney test, U=1654, p-value<0.0001) and there was an overlap between human and bonobo egg size (Figure 3).

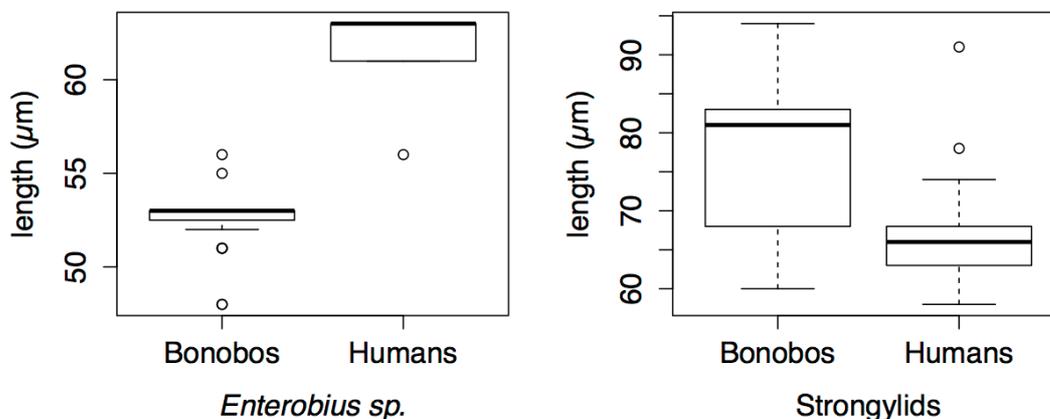


Figure 3. Box plot of length (μm) of *Enterobius sp.* and Strongylids from bonobo and human fecal samples. The median (black line), the 25th and the 75th percentiles are shown. Outliers are plotted individually.

Interviews

Almost all human volunteers included in the present study had entered the forest (96%) at frequencies varying from once a day to once a week; most of the time this was for shifting cultivation (82%). Most of them had taken a dewormer at some point in their lives (95%), while 69% used western medicine drugs (levamisol, albendazole, mebendazole), 9% used traditional medicine, and 17% used both. 31% used a dewormer prophylactically at variable frequency (from once a month to once a year).

Molecular analyses

A summary of the molecular analyses performed on the bonobo and human fecal samples is shown in Table 2. Out of 44 DNA subsamples obtained from 22 bonobo fecal samples (dried feces and larvae), 18 were PCR amplified and sequenced. The low rate of successful DNA amplification for the subsamples probably resulted from PCR inhibitors in the fecal samples. Readable sequences (n=11) obtained by direct sequencing indicated the presence of *Oesophagostomum stephanostomum* (100% homology based on 245 bp of ITS2, GenBank accession number: KF250653.1) in seven bonobo stool samples. The same *O. stephanostomum* sequence was found in several primate species in Uganda (chimpanzees and

several monkey species) (Ghai et al. 2014). In three bonobo stool samples, the closest sequence identified was that of *Nematodirus* sp. (88% homology for two sequences based on 398 bp of ITS2 and 87% homology for one sequence based on 248 bp of ITS2, GenBank accession number: HQ844230.1), while in one bonobo stool sample *Necator* sp. (96% homology on 332 bp of ITS2, GenBank accession number: AB793535.1) was identified. The bonobo *Necator* sequence was closer to a new *Necator* species (Type III for ITS2 region) of humans recently described by Hasegawa et al. (2014) in Central African Republic (CAR), than to two other types found in gorillas and humans in the same study (94% homology based on 332 bp of Type II and 86% homology based on 332 bp of Type I).

Out of 26 DNA subsamples obtained from 13 human stools (dried feces and larvae), 12 were amplified by PCR and sequenced. All workable sequences (n=9) were *N. americanus* (100% of similarity on 325 bp, GenBank accession number: AB793528.1).

Table 2. Number of samples from bonobos and humans (larvae and dried feces) and the type of molecular analysis (DNA extraction, PCR, Sequencing) used for species identification. Results were obtained by BLASTn.

Number	Bonobos			Humans		
	Feces sample	DNA sub-sample from larvae	DNA sub-sample from dried feces	Feces sample	DNA sub-sample from larvae	DNA sub-sample from dried feces
DNA extraction	22	22	22	13	13	13
Positive PCR	14	9	9	10	9	3
Readable sequences	11	6	5	9	8	2
<i>O. stephanostomum</i> (KF250653.1) (% of identity)	7 (99%)	4	3	0	0	0
<i>Nematodirus</i> sp. (HQ844230.1) (% of identity)	3 (87%)	1	2	0	0	0
<i>Necator americanus</i> (AB793528.1) (% of identity)				8 (100%)	7	2
<i>Necator</i> sp. (AB793535.1) (% of identity)	1 (96%)	1	0			

BLASTn: <http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>

DISCUSSION

This study is the first description of the intestinal helminths infecting bonobos and humans in a fragmented habitat and provides important baseline data for further analyses on the risk of zoonotic disease transmission for primates and local people. Three nematodes identified at the genus or family level were shared by humans and bonobos, but the exact species were

probably different in humans and bonobos. The molecular data revealed that strongylids in bonobos were mainly *O. stephanostomum* whereas those in humans were *N. americanus*. *Strongyloides* nematodes, which were most probably *S. fuelleborni*, were detected only in bonobos.

Intestinal parasites in bonobos

Molecular data confirmed the presence of *O. stephanostomum*, *Necator* sp. and a *Nematodirus*-like species in bonobos. The latter might be *N. weinbergii*, which was identified by Railliet and Henry in 1909, and is the only species of this genus that has been described in a primate (a chimpanzee) (Neveu-Lemaire, 1917). The closest *Necator* species found in bonobos was a species recently described in humans in CAR (Hasegawa et al. 2014).

According to egg size and host-specificity, *Capillaria* was probably *C. brochieri*, a species described in bonobos by Justine in 1988. Likewise, *Enterobius* is likely to be *E. anthropopitheci* (Sandosham 1950, Hugot 1993, Hasegawa et al. 2005). One of the bonobo samples had a very high CPL for *Enterobius* (2200 egg/g). Coprophagy behavior, observed in bonobos (Sakamaki, 2010; Narat, pers. com.) probably increases re-infection and may account for this surprising result.

The egg size and shape of the *Strongyloides* sp. observed herein is consistent with *S. fuelleborni* (Hasegawa et al. 1983; Dupain et al. 2009). According to their shape and size, the *Troglodytella* sp. detected in bonobos is compatible with being *T. abrassarti* (described in chimpanzees). Occurring at high prevalence in African great apes, this ciliate is probably a symbiont known to facilitate fiber fermentation (Profousová et al. 2011).

Comparisons across bonobo study sites

Compared with two other studies conducted in DRC on parasites in wild bonobos (Hasegawa et al. 1983 at Wamba; Dupain et al. 2009 at Lomako), we detected the same intestinal helminths, with the exception of *Trichuris* sp., which was not found in the Manzano samples, and *Toxocara* sp. that was found only in the Manzano samples (Table 3). The latter genera has never been described in apes, and according to its life cycle, the presence of this genus in bonobo stools is probably spurious (caused, for example, by canid coprophagy, intentional or not). Development of the whipworm species *Trichuris trichiura* requires moist and shady soil, and its eggs are more sensitive to direct sunlight (Roberts and Janovy, 2009). The absence of whipworms in our study may be related to the habitat conformation, which comprises a forest-savanna mosaic and a concentration of human settlements in the savanna

where there is direct sunlight. However, other factors may be proposed because *Trichuris* sp., which was found in three groups at Wamba, was absent from one bonobo group (Hasegawa et al., 1983). A comparison of the bonobo intestinal parasites from Wamba, Lomako and the present study is provided in Table 3. Because the identification level (species, genus, family) differed between the sites, the comparisons made between the three studies were based on genera except for strongylids (sub-order level). According to the microscopic analyses results and considering each genus identified as one type of parasite and all strongylids together as one type, five helminth types were found in our study. In Wamba, where several communities were monitored, six types were found in two communities, five in the third and three in the fourth (Hasegawa et al. 1983). According to the Wamba results, inter-community variations in the same geographical area seem important. In Lomako, 10 helminths types were found (Dupain et al. 2009). It seems that bonobos in Manzano have a lower diversity of intestinal helminthes than those in Lomako, but a higher diversity than those in Wamba. Further analyses that take into account sex and age need to be performed on more bonobo communities across the study area in the Manzano bonobo community to assess inter- and intra-community variations in this study area.

Table 3. Percentage of parasite-positive samples obtained from Wamba (Hasegawa et al. 1983), Lomako (Dupain et al. 2009) and this study. The rainfall threshold between a wet and dry month is 100 mm.

Site	Wamba (n=390)	Lomako (n=87)	Manzano (n=273) (this study)		
Method	Sedimentation	Sedimentation	Direct smears		
Habitat	Continuous rainforest	Continuous rainforest	Forest-savanna mosaic		
Season	Wet	Wet	Wet n=129	Dry n=144	Total n=273
<i>Troglodytella</i> sp.	99.0	74.7	93.8	93.8	93.8
Strongylida fam. gen. sp.	21.0 + 17.9 (<i>Oesophagostomum</i> sp.)	16.1 + 50.6 (<i>Oesophagostomum</i> sp.)	38.0	49.3	44.0
<i>Strongyloides</i> sp.	52.9	35.6	4.7	0.7	2.6
<i>Capillaria</i> sp.	21.0	0	7.0	9.0	8.1
Oxyuridae gen. sp.	6.2	0	17.1	9.0	12.8
<i>Trichuris</i> sp.	3.3	2.3	0	0	0
<i>Ascaris</i> sp.	0	3.4	0	0	0
<i>Toxocara</i> sp.	0	0	0	0	0.4
Dicrocoeliidae gen. sp.	45.1	3.4 + 1.1	5.4	3.5	4.4

Human-bonobo helminth transmission

Three helminth types were found in humans and bonobos: *Capillaria* sp., *Enterobius* sp., and strongylids. Justine (1988) proposed a potential zoonotic role for *C. brochieri*. In our study, the *Capillaria* sp. eggs found in humans are larger than those found in bonobos and were, therefore, probably a different species (*C. hepatica*, spurious infection, Fuehrer et al. 2011). *Enterobius* eggs were significantly larger in humans than in bonobos. *E. anthropopithecii* is a known oxyurid of the *Pan* genus, while *E. vermicularis* is specific to humans. A mixed species infection containing *E. anthropopithecii* and *E. vermicularis* has been reported only once in a captive chimpanzee (Hasegawa and Udono, 2007). In the present study, even if the egg morphology was not sufficient to determine the species of *Enterobius* (Hasegawa, 2009) found in humans and bonobos, the species nevertheless differed between the two hosts. *E. vermicularis* can be fatal for chimpanzees in captivity (Murata et al. 2002). However, this risk is probably low in the wild because *Enterobius* is transmitted directly by the oro-anal route (e.g. Hugot et al. 1999; Baker, 2007) and has a strong genus-specificity (Cameron, 1929; Inglis, 1961; Brooks and Glen, 1982; Sorci et al. 1997; Hugot, 1999; Hugot et al. 1999).

N. americanus (a strongylid species) was found in humans, whereas another *Necator* species and *O. stephanostomum* were found in bonobos. *N. americanus* can easily infect chimpanzees in captivity and such infections can lead to severe anemia (Orihel, 1971). Hasegawa et al. (2010) identified a chimpanzee-to-human *S. fuelleborni* infection in Tanzania, probably caused by a barefoot walk on a wet soil contaminated by primate feces. Contrary to previous studies on human intestinal helminths in Africa (Polderman and Blotkamp, 1995; Pit et al. 1999; Guillot et al. 2012), our molecular analysis did not reveal *Oesophagostomum* sp. in human samples. However, in microscopy, two strongylid eggs (Figure 3) had larger sizes than those of hookworms; these may have been *Oesophagostomum* sp. eggs. Further molecular analyses need to be performed on additional human samples and with other primers for *Oesophagostomum* (Ghai et al. 2014) and *Necator* (Hasegawa et al. 2014) to confirm these preliminary observations.

Contrary to the study conducted on bonobos in Lomako (Dupain et al. 2009) and some studies about intestinal parasites in chimpanzees (Ashford et al. 2000; Lilly et al. 2002), we did not find *Ascaris* sp. in the bonobo samples, whereas 29% of the human samples were *Ascaris*-positive. This result also suggests a low rate of cross-species transmission between humans and bonobos.

Finally, our results suggest there was infrequent cross-transmission between humans and bonobos during the study period, despite continuation of the regular traditional activities of the local people in the home range of the bonobos. These findings may be explained by low human density in the study area and the bonobo avoidance strategy of local people as a result of their eating-taboo towards these apes. Regardless, it is important to continue health monitoring of bonobos and local people. Indeed, with the habituation process, contacts between humans and bonobos will increase and intestinal parasites, especially strongylids, will continue to present a potential risk for the local people and bonobos (Table 4). Field assistants receive a dewormer twice a year and strict regulations are applied during field work (feces are buried 30 cm deep in the ground) to decrease the risk of parasite transmission, but the stress engendered might lead to immunodeficiency, thus potentially increasing the number of parasite infections (Woodford et al. 2002). Moreover, Zommers et al. (2013) showed that trail networks laid by researchers influenced chimpanzee ground use, resulting in more parasite infections and greater intensity infections. Other studies have shown the influence of the presence of researchers or tourists on human-ape disease transmission (Wallis and Lee, 1999; Nunn and Altizer, 2006; Goldberg et al. 2007).

Table 4. Risk of cross-species transmission of helminths in humans and bonobos.

Helminths (Compatible species)	Transmission mode	Risk of cross-species transmission?	Reference
<i>In bonobos</i>		<i>For humans</i>	
<i>Oesophagostomum stephanostomum</i>	Soil-transmitted (ingestion of larvae)	Yes	Guillot et al. 2012
<i>Necator</i> sp.	Soil-transmitted (transcutaneous penetration of larvae)	Yes	Hasegawa et al. 2014
<i>Strongyloides</i> sp. (<i>S. fuelleborni</i>)	Soil-transmitted (transcutaneous penetration of larvae)	Yes	Hasegawa et al. 2010
<i>Enterobius</i> sp. (<i>E. anthropopithecii</i>)	Direct oro-anal transmission	Never described in humans	
<i>Capillaria</i> sp. (<i>C. brochieri</i>)	Unknown	?	Justine, 1988
<i>In humans</i>		<i>For bonobos</i>	
<i>Necator americanus</i>	Soil-transmitted (transcutaneous penetration of larvae)	Yes	Orihel, 1971
<i>Enterobius</i> sp. (<i>E. vermicularis</i>)	Direct oro-anal transmission	Yes, but unlikely in the wild	Hasegawa and Udono, 2007
<i>Ascaris</i> sp. (<i>A. lumbricoides</i>)	Soil-transmitted (ingestion of eggs)	Yes	Dupain et al., 2009; Stam, 1960

CONCLUSION

To the best of our knowledge, the present study is the first to compare intestinal parasites in wild bonobos and humans in a fragmented habitat and to provide preliminary results for the risk of zoonotic disease transmission. This kind of investigation improves the baseline data on primate parasitology in different contexts (geographic area, habitat and the local socio-cultural context). The same intestinal helminths were found in bonobos of the forest-savanna mosaic as those recorded in two other studies on intestinal parasites of bonobos in a continuous rainforest. There was no evidence of intestinal helminth cross-species transmission between humans and bonobos despite their overlapping habitat use and the high frequency of human activities in the forest patches (including the home range of Manzano bonobos). Further analyses must be performed to monitor the human-ape transmission risk over time and to establish the degree of pathogen diversity, especially the protozoans and respiratory pathogens that can parasitize these hosts. Pedersen and Davies (2010) have identified the Congo Basin as an area at higher risk of emerging infectious diseases in the world, which means that researchers in this region, especially those working on great apes, should also focus on health surveillance.

Dans ce troisième chapitre, nous avons mis en évidence que les compositions parasitaires des bonobos de mosaïque forêt-savane étaient semblables à celles des bonobos en forêt continue. Il semblerait que les variations inter-communauté au sein d'un site soient plus importantes que les variations entre les sites. Le manque de données de référence sur la parasitologie intestinale des bonobos ne permet pas de conclure. Les premières données sur la saisonnalité de l'infection en strongles suggèrent un effet de la disponibilité alimentaire. Nos résultats suggèrent une absence de transmission fréquente d'helminthes intestinaux entre humains et bonobos bien que plusieurs parasites présentent un risque potentiel que ce soit pour les bonobos ou pour les humains.

Ces données parasitaires ont un double rôle : mieux comprendre les relations hôtes-parasites en comparant les données d'une même espèce dans différents types d'habitats et avoir des données complémentaires de suivi sanitaire, indispensables sur des GS en cours d'habituation ou habitués. Ce deuxième aspect est en lien étroit avec la conservation des bonobos. Mais, pour analyser plus en profondeur ces résultats de parasitologie, ainsi que ceux obtenus dans les chapitres précédents, il est indispensable de comprendre la dynamique de conservation communautaire. En effet, dans ce site d'étude, nous avons mis en avant un projet original initié par les populations locales. En quoi ce projet est-il vraiment original ? Comment s'inscrit-il dans l'histoire de la conservation et quelle est la place des populations locales ? En tant que projet de conservation communautaire, nous pourrions nous attendre à ce qu'il y ait moins d'impacts localement (pas de déplacement de populations notamment). Mais comment un tel projet peut influencer le socio-écosystème ?

La compréhension de cette dynamique est indispensable pour poursuivre notre réflexion sur les interactions entre bonobos, humains et habitats.

CHAPITRE 4

Populations locales et conservation communautaire : quelles influences mutuelles ?



Panneau à l'entrée de la ferme Mbou-Mon-Tour (MMT), octobre 2013 (©F. Penneç)

I. La conservation des bonobos comme un moyen de développement local : l'ONG Mbou-Mon-Tour

L'article 4 en préparation (non soumis) de cette partie est présenté intégralement à la fin de ce chapitre.

Introduction

La RDC joue un rôle important en terme de conservation de l'environnement : 5^{ème} pays au monde en terme de biodiversité (animale et végétale) et premier pays africain en terme de diversité mammalienne avec un fort taux d'endémisme (de Wasseige et al. 2012; Debroux et al. 2007), dont une est particulièrement emblématique, le Bonobo (*Pan paniscus*). Le Bonobo est une espèce en danger principalement en raison du braconnage, de la déforestation et de la fragmentation de l'habitat et des maladies (UICN/ICCN 2012). Aujourd'hui, environ 13 % de l'aire de répartition des bonobos se situe en zone protégée - un Parc national (Salonga, 36 000 km²) et six réserves (couvrant 37 000 km² au total) (Figure 1, carte amovible). Comme dans de nombreuses autres aires protégées, il existe des conflits avec les populations humaines avec par exemple dans le cas du PNS, un braconnage commercial installé et un mécontentement des populations locales dû à leur exclusion. Mais même lorsque les règles des forêts protégées sont plus souples, comme dans la réserve scientifique de Luo (possibilité de faire des champs, de la cueillette), il existe un conflit entre acteurs de la conservation et populations locales sur le non respect de ces règles ou l'expression d'un sentiment d'insatisfaction permanent (Idani et al. 2008). Alors même que l'idée d'intégration des populations locales aux projets de conservation (conservation communautaire) est dans les textes depuis plus de 20 ans (Convention sur la Diversité Biologique, 1992), la pratique est différente et la conservation communautaire ressemble souvent à des projets *top-down* gouvernés par des ONG internationales (Vikanza 2011). Fréquemment, les communautés locales sont sensibilisées à la conservation par des acteurs non locaux utilisant les possibilités de développement local comme arguments. Cependant, pour les ONG, ce développement local est souvent secondaire et directement lié à la conservation : lutter contre la pauvreté pour éviter le braconnage, éduquer pour transmettre et diffuser les messages liés à la conservation, appuyer les structures de santé pour diminuer les risques sanitaires... C'est toute cette complexité qui a souvent été critiquée : il est presque impossible d'intégrer à des niveaux équivalents conservation et développement d'où l'échec de nombreux projets de

conservation communautaire en terme de conservation et de développement (e.g. Balint 2006 ; Berkes 2007). C'est dans ce contexte national de conservation que nous allons analyser la dynamique de conservation existante autour de MMT. Quelle est l'histoire de ce projet qui se revendique « communautaire » et à l'initiative et gérée par les populations locales, en quoi les savoirs locaux liés aux bonobos l'ont influencé ? Comment s'inscrit-il dans les cadres de conservation existant en RDC et en quoi peut-il favoriser la conservation des bonobos ?

C'est par l'utilisation de méthodes ethnoécologiques (entretiens semi-directifs, observation participante, discussions informelles) et l'analyse de la littérature grise que nous apportons des éléments de réponse à ces questions. Bien que les missions étaient en priorité consacrées à l'étude *sensu stricto* des bonobos, ces éléments apportés permettent de mieux comprendre le contexte et la dynamique de conservation dans la région et mériteraient d'être approfondis.

Résultats et discussion

Emergence et évolution de MMT : du développement à la conservation

MMT a été créé en 1997 suite à une constatation de diminution des ressources alimentaires disponibles pour les humains dans leur environnement proche (gibiers, poissons) et une volonté de trouver des activités alternatives de subsistance. L'ONG a donc été créée en tant qu'ONG de développement (MMT 2003). Le pilier de ce projet est le président du comité exécutif, JC Bokika Ngawolo, fils de chef coutumier du village de Nkala et juge à Kinshasa. Il a joué et joue encore un rôle de médiateur en faisant le lien entre des perceptions et des projets pensés localement et les grilles de lectures internationales. A partir de 2001, le village de Nkala a consacré sa forêt à la protection des bonobos et MMT a commencé des campagnes de sensibilisation. Il y avait deux objectifs principaux : revaloriser l'interdit alimentaire traditionnel concernant le Bonobo pour diminuer le braconnage de plus en plus fréquent dans la zone et débiter un projet permettant à long terme d'accueillir des écotouristes pour les bonobos. Le WWF est arrivé en 2005 et a confirmé la présence des bonobos dans la zone, jusqu'ici mise en doute par différents acteurs de la conservation. Alors que l'arrivée de cette ONG internationale était un espoir localement pour avoir du soutien, la collaboration s'est avérée plus difficile que prévue avec une volonté du WWF de s'approprier « la découverte d'une nouvelle population de bonobos » (Inogwabini 2007).

Influencés par le projet de Nkala, plusieurs autres villages ont adhéré au projet de MMT et ont aussi consacré des zones de forêt à la conservation des bonobos. Plus tard, en 2010, deux nouveaux sites ont été ajoutés pour la conservation des « petits singes » (*Lophocebus aterrimus*, *Colobus angolensis angolensis*, *Piliocolobus tholloni*, *Cercopithecus neglectus*, *C. wolfi* et *C. ascanius*). Dans ces forêts protégées, des pisteurs créent des réseaux de pistes et trois sites sont consacrés à l'habitation des bonobos (Nkala et Mpelu avec le WWF et Manzano avec le MNHN). Les autres sites ayant pour objectif le suivi des bonobos ou des autres espèces de primates.

En 2011, MMT a organisé une grande tournée de sensibilisation avec la malle pédagogique « les grands singes et leur habitat » (Krief et al. 2009) sensibilisant plus de 6 000 élèves et villageois. Le fort ancrage de l'ONG dans la zone (la plupart des membres habitent au village ou ont leur famille et les membres de leur clan dans ces villages) lui permet d'être intégrée et de pouvoir faire passer des messages efficacement. Parallèlement, deux groupes folkloriques indépendants de l'ONG ont été créés pour diffuser certains messages de sensibilisation sur les bonobos rappelant l'interdit alimentaire des Batéké, les lois nationales et internationales.

Enfin, les premiers petits financements (en moyenne à hauteur de 1000 euros) pour payer les pisteurs ou faire des projets de développement directement à MMT ont débuté en 2008 et depuis 2012 les partenaires se multiplient. Pendant plus de dix ans, MMT n'a fonctionné que par la volonté de ses membres et fonctionne toujours dans cette dynamique.

En résumé, MMT est une ONG faisant de la conservation pour atteindre des objectifs de développement, processus inversé par rapport au schéma habituel des ONG de conservation qui utilisent le développement local pour atteindre des objectifs de conservation. C'est parce que JC Bokika a compris que la conservation des bonobos pouvait permettre de faire du développement tout en étant en accord avec les traditions locales que le projet a démarré. Ce projet de conservation repose sur la base d'une volonté locale. Mais au cours des missions, la question de la définition des forêts protégées est devenue primordiale : quels sont les discours autour de ces forêts, quelles sont les pratiques associées ?

Caractéristiques des forêts protégées : limites, règles, statuts

En général, les forêts choisies pour être destinées à la conservation des bonobos sont celles abritant le plus de bonobos d'après les connaissances locales et étant peu utilisées par les

humains (sauf dans le cas de Nkala, où une seule forêt appartenait au village). Nous avons constaté une variabilité des limites des forêts protégées en fonction des individus. En 2013, MMT a terminé la cartographie participative avec les chefs de villages et les représentants des villageois aboutissant à une carte précise des forêts de protection communautaire. La surface protégée totale couvre 175 km² de zone protégée et est constituée d'un réseau de forêts connectées par des petits corridors.

En parallèle de la variabilité des discours concernant les limites des forêts, nous avons constaté la même chose concernant les règles en forêt protégée. Comment définit-on une forêt protégée ? Deux grands discours étaient en opposition : une protection centrée sur le bonobo où certaines activités humaines étaient autorisées (elles aussi variables en fonction des personnes et des villages) et un discours de protection totale centré sur l'ensemble des constituants de la forêt. Le deuxième type de discours (conservation intégrale) fait écho à la vision du WWF et les interlocuteurs tenant ce discours avaient tous des liens avec l'ONG internationale. Il est intéressant de noter que dans le premier type de discours, les arguments permettant de dire si un type d'activité humaine était autorisé ou non se basaient sur les connaissances locales sur l'écologie des bonobos : si cette activité perturbe les bonobos alors elle est interdite. En 2013, en même temps que la cartographie participative, des procès verbaux ont été signés par chaque village pour officialiser leur implication dans la conservation et clarifier les statuts des forêts protégées, les règles associées et leurs objectifs (Annexe 3). Toute forme de chasse est interdite, ainsi que les champs et la pêche « au poison ». Les autres formes de pêche (écopage, hameçon, panier), la cueillette de champignons et de chenilles sont autorisées. Certaines activités (cueillette de feuilles, de lianes) n'ont pas de statut mais de manière générale, il est stipulé que les activités humaines ne doivent pas perturber les bonobos.

Quel est le statut de ces forêts ? Localement, ces forêts sont reconnues et identifiées dans les discours. Bien qu'il y ait une variabilité des limites et des règles, il existe une base commune. De plus, les chefs coutumiers sont officiellement les garants de la protection de ces espaces. Par exemple, en 2012, le chef du village d'Embirima a refusé qu'une entreprise d'exploitation forestière « illégale » (permis artisanal pour exploitation industrielle) pénètre dans la forêt de Manzano destinée à la conservation des bonobos. Il a accepté l'exploitation d'autres forêts mais sa décision pour Manzano montrait une réalité de cette conservation. De plus, alors que les autorités policières locales étaient dubitatives sur les intentions de notre

projet (ils pensaient que nous venions soit prendre des bonobos pour les vendre en Europe, soit chercher des diamants), lors de la dernière mission de 2013, ils nous ont expliqué que maintenant toute personne cherchant à braconner un bonobo ou pratiquant des activités non autorisées en forêt protégée serait arrêtée. Ainsi, le statut local des forêts existe à la fois coutumièrement et pour les représentants des autorités de l'Etat. A l'échelle nationale, l'aire de conservation est en cours de reconnaissance. MMT travaille depuis des années pour que les populations locales gardent leur place dans le processus de décision et dans la gouvernance. Ceci implique que cette zone ne devienne pas une aire protégée classique (car elle deviendrait automatiquement une terre gérée par l'Etat au lieu de rester une terre coutumière). Après des années d'attente, le décret d'application concernant l'article 22 du nouveau code forestier a été signé en août 2014. Ce texte permet à des communautés locales de proposer un espace de forêt géré par ces communautés. Au départ fait pour l'exploitation forestière artisanale, il est maintenant possible de l'utiliser pour la conservation. Le dossier de MMT est en cours d'examen. En cas de réussite, MMT deviendrait une des premières aires de conservation communautaire de RDC dont la gestion est officiellement et réellement faite à l'échelle locale. Enfin à l'échelle internationale, MMT a maintenant de nombreux partenaires permettant notamment d'atteindre certains des objectifs de développement et de mettre en place des activités alternatives. Considéré comme un exemple d'initiative en RDC, les différents membres sont invités pour présenter ce projet de conservation original à des colloques (France, Ethiopie, Ouganda, Cameroun) et notamment au prochain Congrès sur les Parcs ayant lieu en novembre 2014 en Australie, à Sydney.

Finalement, MMT a utilisé des arguments de conservation pour atteindre des objectifs de développement ayant un cheminement inverse de la conservation communautaire habituelle initiée par les grandes ONG (faire de la conservation avec les populations locales *via* le développement). Les définitions des espaces protégés peuvent varier, mais une base commune à tous permet un minimum de garanties, renforcée par l'implication des chefs coutumiers. Progressivement, les documents considérés comme essentiels par la plupart des acteurs (cartographie, procès verbaux, objectifs à différentes échelles de temps) sont réalisés par MMT. Après plus de 10 ans sans soutien, MMT a maintenant de plus en plus de partenaires directs permettant de mettre en place les activités alternatives (élevage, moulins, infrastructures...) et de renforcer aussi la conservation (salaire des pisteurs, équipements, formations...). Cette initiative participe à l'évolution de la considération des populations locales dans la conservation en RDC mais aussi à une plus large échelle en montrant

comment peuvent s'organiser localement des projets de conservation et de développement intégrés. Ce type d'initiative est fortement dépendant du contexte local et ne peut être répliqué de manière artificielle. En revanche, il est primordial que des outils administratifs et juridiques existent pour soutenir et faciliter ce type de démarche. A travers ce projet, c'est l'apparition de nouveaux modèles hybrides de conservation qui est mise en avant, construits pour être adaptés à un socio-écosystème singulier.

II. Article 5 : Conservation communautaire et changement de statuts du bonobo dans le Territoire de Bolobo : animal juridique, économique et écologique

Soumis à la *Revue d'ethnoécologie* (le 24 octobre 2014) pour un numéro spécial « Anthropologie de la conservation ».

Conservation communautaire et changement de statuts du bonobo dans le Territoire de Bolobo : animal juridique, économique et écologique

Community-based conservation and changes of status of the bonobo in the Bolobo Territory.

V. Narat¹, F. Penne¹, S. Krief^{1,2}, J.C. Bokika Ngawolo³, R. Dumez¹

¹ UMR 7206 Eco-anthropologie et ethnobiologie (MNHN/CNRS), Muséum national d'Histoire naturelle, CP135, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 5.

² Projet pour la conservation des grands singes (PCGS), 3 rue Titien, 75013 Paris.

³ ONG Mbou-Mon-Tour, 2 km du village de Nkala, Territoire de Bolobo, Province du Bandundu, République Démocratique du Congo.

Victor Narat, doctorant, UMR 7206 Eco-anthropologie et ethnobiologie (MNHN/CNRS), Muséum national d'Histoire naturelle, CP135, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 5.

Tel. : 0140793359.

Mail : vnarat@mnhn.fr / victor.narat@gmail.com

Flora Penne, ingénieure d'étude, UMR 7206 Eco-anthropologie et ethnobiologie (MNHN/CNRS), Muséum national d'Histoire naturelle, CP135, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 5.

Tel. : 0171214624.

Mail : pennec@mnhn.fr

Sabrina Krief, maître de conférence, UMR 7206 Eco-anthropologie et ethnobiologie (MNHN/CNRS), Muséum national d'Histoire naturelle, CP135, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 5.

Tel. : 0140795337.

Mail : krief@mnhn.fr

Jean Christophe Bokika Ngawolo, président du comité exécutif de l'ONG Mbou-Mon-Tour, ferme MMT, 2 km du village de Nkala, Territoire de Bolobo, Province du Bandundu, République Démocratique du Congo.

Tel. : +243 998 337 314

Mail : ongmboumontour@yahoo.fr

Richard Dumez, maître de conférence, UMR 7206 Eco-anthropologie et ethnobiologie (MNHN/CNRS), Muséum national d'Histoire naturelle, CP135, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 5.

Tel. : 0140793426.

Mail : dumez@mnhn.fr

Résumé

Alors que la place des populations locales dans la conservation de l'environnement est largement étudiée et discutée, en pratique l'expression « conservation-communautaire » regroupe une multitude de projets allant d'une dynamique *top-down* institutionnalisée à une dynamique *bottom-up* fonctionnant par essai-erreur. Avec la conservation, de nouveaux acteurs apparaissent, des messages diffusent, chacun s'appropriant les idées circulantes à sa manière. Dans le cadre d'une étude interdisciplinaire centrée sur les interactions entre bonobos, humains et habitats dans un espace de conservation communautaire initiée par l'ONG locale Mbou-Mon-Tour dans le Territoire de Bolobo (République Démocratique du Congo), nous nous sommes intéressés aux évolutions du statut du bonobo, animal de normes (au sens de règles édictées par des autorités publiques), animal économique et animal objet de savoirs. Alors que le respect de l'interdit alimentaire local s'amenuisait, le projet de conservation communautaire a renforcé cet interdit en associant à la coutume locale – le bonobo est un humain ayant fui en forêt en raison de dettes impayées, il est porteur de malchance – les lois nationales et internationales et en créant localement de nouvelles normes (forêts de protections communautaires). La conservation du bonobo est utilisée en tant que moteur de développement. Le bonobo efface ses dettes vis-à-vis de la communauté humaine et devient porteur d'un espoir local, « le diamant de Bolobo ». Les interactions entre les différents acteurs entraînent aussi une hybridation des savoirs locaux et scientifiques, participant à l'évolution des savoirs des uns et des autres. Ces résultats préliminaires concernant les modifications des statuts du bonobo sont probablement un des signes de changements plus profonds. Notre implication locale, à la fois dans la conservation et dans la recherche scientifique centrée sur le bonobo rend difficile une analyse plus poussée des jeux d'acteurs. En revanche, dans la suite, une étude par un anthropologue de la conservation permettrait de compléter cette première analyse pour faire ressortir les lieux de conflits et de tensions ainsi que les lieux de collaborations engendrés par cette dynamique de conservation.

Mots clés : conservation communautaire, Mbou-Mon-Tour, bonobos, représentations, République Démocratique du Congo

Abstract

There is a diverse range of community-based conservation projects, from a top-down process with projects initiated by institutions to a bottom-up process based on trial and error. In every conservation project, new actors appear, new messages are broadcasted, and each person takes these messages in their own way. As a part of an interdisciplinary study focused on the interactions between bonobos (*Pan paniscus*), habitats and humans in a community-based conservation area initiated and led by the Congolese NGO Mbou-Mon-tour in the Bolobo Territory (Democratic Republic of Congo), we analyzed the evolution of the local status of bonobos: bonobos as animals of laws, of economy and of ecological knowledge. Locally, the MMT conservation project has upgraded the eating-taboo on bonobos and has strengthened it with national and international laws on bonobo protection. Bonobos are the foundation of new rules in the protected forests created by local people. Secondly, whereas bonobos were considered as unnecessary -because not eaten and associated to a bad omen- they are now considered as a driving force for local development. Finally, the interactions between the different actors (local people, conservationists, scientists...) imply a hybridization of traditional and scientific knowledge, participating to the evolution of the knowledge of each actor. These preliminary results are probably a sign of deeper changes. Our implication in the conservation project and the development of a long-term study site focused on bonobos trigger off difficulties to analyze the role played by the different actors. In the future, a study by a conservation anthropologist would allow to complete this first analysis and permit a better understanding of the places of conflicts and of collaborations as regards this conservation project.

Keywords: community-based conservation, Mbou-Mon-Tour, bonobos, representations, Democratic Republic of Congo.

INTRODUCTION

Face aux défis que représente la sauvegarde de la biodiversité, les modèles de conservation excluant les hommes et leurs activités apparaissent insuffisants, voire même souvent contre-productifs (écosystème dépendant du maintien de certaines pratiques, déstabilisation sociale et érosion de la biodiversité en périphérie des aires protégées, conflits homme-faune sauvage aggravant le braconnage et le ressentiment, etc.). Depuis une vingtaine d'année, un autre paradigme est mis en avant : faire des populations locales des acteurs de la conservation et faire de la conservation un levier pour le développement local et l'amélioration de la qualité de vie (Western et al. 1994). Dans ces modèles regroupés sous la notion de conservation communautaire (Adams & Hulme 2001), conservation et développement sont inclus autant dans des projets *top-down* – programmes institutionnalisés avec décentralisation de la gouvernance (cas des Campfire au Zimbabwe par exemple, *e.g.* Taylor 2009), mise en place de projets compensatoires, participatifs, pour les populations locales riveraines de zones intégralement protégées (Mariki 2013), projets aux mains d'ONG de conservation internationales avec participation des populations locales (Boissière & Doumenge 2008) – que des initiatives locales, *bottom-up*, qui souhaitent maintenir leur place dans le processus décisionnel et la gouvernance (Roe 2009 ; Armitage et al. 2012).

Nous proposons ici de nous intéresser à l'une de ces initiatives : le projet de développement et de conservation mis en place par une ONG congolaise, Mbou-Mon-Tour (MMT), dans la région de Bolobo, en République Démocratique du Congo. L'ambition de celui-ci est de mettre en place des activités alternatives de subsistance diminuant la dépendance des populations locales à la forêt (en réponse à une diminution des ressources alimentaires constatée par les villageois) et de favoriser la conservation du bonobo (*Pan paniscus*) – espèce protégée localement par un interdit alimentaire et espèce emblématique de la conservation (inscrite dans la catégorie « en danger » de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature 2014) – en revalorisant l'interdit alimentaire local et en mettant en place des forêts de protection communautaires. Ces dernières sont aussi un lieu de reconstitution de stocks de gibiers et de poissons pouvant permettre, à terme, le maintien d'activités de subsistances traditionnelles. Ce projet est au coeur d'un jeu complexe d'acteurs aux objectifs et aux moyens d'actions différents, souvent spécifiques d'un territoire. Alors que nous avons récemment montré en quoi MMT était d'abord une ONG locale de développement qui utilisait la conservation comme moyen de parvenir à des objectifs (Narat et al. *in prep*), nous nous intéressons ici aux évolutions récentes des perceptions et des

pratiques locales liées au bonobo et aux forêts, induites par cette dynamique de conservation communautaire.

Site d'étude

A l'extrême Sud-Ouest de l'aire de répartition des bonobos et à seulement 300 km au Nord de Kinshasa et Brazzaville (plus de 20 millions d'habitants au total), le Territoire de Bolobo abrite des bonobos dans un habitat de mosaïque forêt-savane, peu commun sur son aire de répartition (Thompson 2002 ; Inogwabini et al. 2008). Ces bonobos sont situés en dehors d'une aire protégée officielle dans une zone de conservation communautaire dont le processus a été initié par des acteurs locaux et nationaux en 2001.

La situation géographique de cette zone (Figure 1) – proximité des capitales, fleuve Congo à 20 km, rivière Kasai à 80 km– implique des menaces potentielles fortes (demande en viande de brousse, en manioc, en maïs, en charbon de bois, en bois d'oeuvre...) malgré une densité humaine relativement faible (< 5 hab./km²). L'ethnie Téké majoritaire localement, respecte un interdit alimentaire permanent (de Garine 1980) sur les bonobos (Inogwabini et al. 2008 ; Narat 2011).

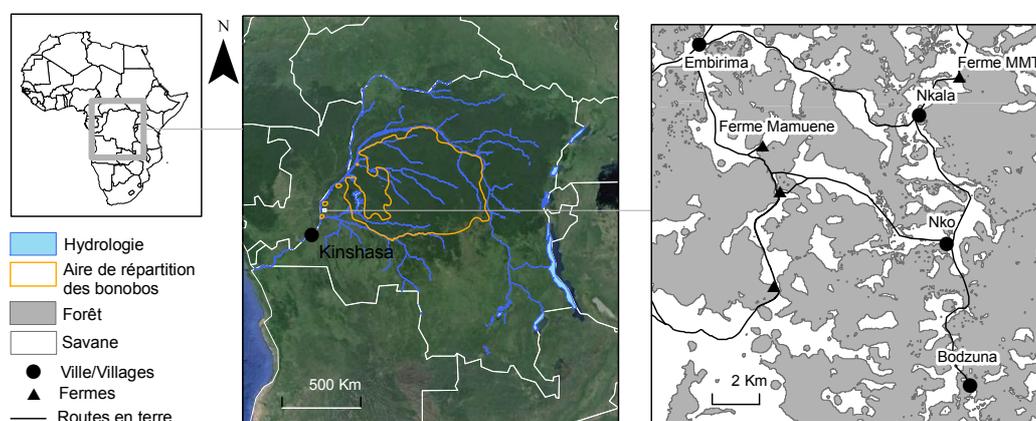


Figure 1 : Localisation du site d'étude

Depuis 1997, l'ONG MMT œuvre pour le développement local suite au constat des villageois d'une diminution importante des ressources animales dans les rivières et les forêts. Une partie d'entre eux se sont alors regroupés pour créer la ferme MMT proche du village de Nkala (Figure 1) afin d'y développer des activités alternatives de subsistance.

A partir de 2001, cette ONG a mis en avant la présence de bonobos sur son territoire et a cherché à obtenir une confirmation de la part des scientifiques. Elle a en parallèle mis en place une première « forêt des communautés locales » dédiée à la conservation de l'espèce dans un but de développement à long terme d'un site d'éco-tourisme de vision des bonobos. C'est par la compréhension du président de l'ONG (JCB), juge à Kinshasa et fils de chef coutumier du village de Nkala, à la fois des valeurs locales et de la « communauté internationale » que le projet de conservation a été établi, d'abord avec le chef et les villageois de Nkala.

Après quatre années d'indifférence de la part des organisations de conservation consultées, le Fonds mondial pour la nature (WWF) est venu confirmer en 2005 la présence de bonobos dans cette zone jusqu'alors considérée comme incertaine (Butynski 2001). Cette initiative, pouvant être qualifiée en première approximation de « locale », est très intéressante du point de vue de la conservation communautaire. Une des originalités de ce projet est de s'être construit sur une volonté locale de développement d'activités alternatives suite au constat local de diminution des ressources et d'avoir identifié la conservation des bonobos comme un moyen d'atteindre des objectifs de développement (Narat et al. *in prep*). Le bonobo occupe une place centrale dans l'ensemble du projet, bien que les activités se diversifient de plus en plus.

L'ethnoécologie, une démarche complémentaire de la primatologie

Les données ont été collectées de 2010 à 2013 lors de cinq missions de terrains après une première mission préliminaire effectuée en 2008 (12 mois passés sur place au total). Ces missions avaient pour objectif principal une étude sur les interactions bonobos-habitats-humains à travers une approche interdisciplinaire (écologie, épidémiologie, ethnoécologie et conservation), l'ethnoécologie n'était donc pas la seule méthode mobilisée et lors des missions, une grande partie du temps a été passé dans la forêt pour le suivi des bonobos.

L'étude a été effectuée dans la zone principale d'action de l'ONG MMT, plus précisément dans quatre villages : Embirima, Nkala, Nko et Bodzuna (Figure 1). Des entretiens semi-directifs axés principalement sur les connaissances locales, les perceptions et les pratiques liées aux bonobos et à la forêt ont été réalisés ainsi que des observations participantes (activités traditionnelles en forêt, cérémonies liées à la présence de visiteurs particuliers, fêtes

traditionnelles). Des informateurs de long terme ont permis une meilleure compréhension de l'ensemble du processus de conservation et de son évolution, notamment le président du comité exécutif de MMT, les assistants scientifiques locaux et des représentants de l'autorité coutumière (chefs de terre). La littérature grise liée au site a également été collectée afin d'analyser les contenus des rapports de l'ONG mais aussi des rapports de mission des différents partenaires. Bien qu'ayant eu accès à des informations sur la chasse et la consommation des bonobos, ce type de données restent parcellaires et difficiles d'accès, notamment parce que nous sommes assimilés à un partenaire de l'ONG MMT et un étranger venant pour la conservation des bonobos.

Un animal de normes

Le bonobo, un animal quasi-humain

« Tout ce que l'Homme fait, le bonobo le fait. » (un homme d'Embirima)

Pour les Batéké, le bonobo (*Ebubu* en kitéké) a un statut particulier. Parmi les récits sur l'origine du bonobo, le plus fréquent est le suivant : le bonobo était un humain qui vivait au village avec les hommes et ne pouvait pas payer ses dettes ; refusant de devenir esclave de son créancier, tel que le prévoyait la coutume, il a fui dans la forêt et est devenu un bonobo. Fruit d'observations directes ou indirectes de certaines personnes ou d'histoires qui circulent, le point de vue des populations locales rapproche très souvent le comportement des bonobos de celui des humains. Ils « se déplacent comme l'homme ». Ils chasseraient des antilopes de forêt (*Cephalophus monticola*, *C. dorsalis*) à la manière des chasses au filet des hommes en encerclant l'antilope. Une fois la proie capturée, un jeu s'organiserait entre les bonobos : les individus se lancent l'animal, l'emmènent dans les arbres mais ne le consomment pas. Les bonobos pêcheraient également à la manière des femmes en faisant des digues sur les petites rivières de forêt (pêche à l'écopage). Une histoire avance qu'un mâle s'allongerait sur la rivière, les femelles ajouteraient de la terre ou du bois, enlèveraient l'eau puis attraperaient les poissons dans la boue. Pour certains, les bonobos partagent et consomment ensuite le poisson alors que pour d'autres il ne s'agit que d'un jeu. Le rapport mère-enfant est aussi mis en avant dans la ressemblance à l'homme car les femelles bonobos portent l'enfant et l'allaitent comme les femmes.

Ces ressemblances comportementales avec l'homme amènent les Batéké à se méfier des bonobos. Ainsi, une stratégie pour se préserver d'une contre-attaque éventuelle nous a souvent été relatée : lorsqu'un bonobo est pris dans un piège à collet (pièges non sélectifs plutôt destinés aux antilopes et aux potamochères), le chasseur ne peut le libérer et peut le tuer. Avant de projeter sa lance, il doit regarder le bonobo et plier sa lance sur son genou. Si le bonobo parvient à récupérer la lance, il fera comme le chasseur et pliera la lance avant de la lancer mais en la pliant il la cassera car il est bien plus fort qu'un homme.

Certaines des observations et des descriptions faites par les Batéké trouvent un écho dans la littérature scientifique. Des primatologues ont déjà décrit des consommations de céphalophes par des bonobos (Fruth & Hohmann 2002 ; Hohmann & Fruth 2008) et Thompson et al. (2008) ont rapporté le même type de récit concernant la chasse-jeu des céphalophes par les bonobos chez les Iyaelimas dans le Parc national de la Salonga (PNS). De même pour la pêche, la littérature relate l'observation de fouilles dans des ruisseaux ou des forêts marécageuses pour attraper des escargots aquatiques ou des vers de terres (Badrian & Malenky 1984 ; Kano & Mulavwa 1984 ; Bermejo et al. 1995).

Entre malchance et interdit alimentaire

« Son instinct ressemble à nous autres alors ce n'est pas un animal à manger. »

(un homme d'Embirima)

La relation locale Téké-Bonobo est d'abord une relation d'interdit, de malchance, de proximité, voire de danger. L'interdit alimentaire sur les bonobos ne fait pas seulement référence à la ressemblance entre humains et bonobos. En effet, l'absence de queue et l'odeur de l'animal sont également mises en avant.

« Un animal qui n'a pas de queue, nous ne pouvons pas manger ça » [...]

« Son odeur nous a poussé à ne pas le manger » (un homme d'Embirima)

Notons que le bonobo n'est pas le seul animal sans queue à ne pas être mangé, il y a aussi par exemple le Daman des arbres (*Dendrohyrax* sp., appelé localement *Ebuya*).

Il y a plusieurs dizaines d'années (les années 80 pour certains, 90 pour d'autres), les Batéké (notamment les jeunes) ont commencé à manger des bonobos, influencés par des personnes d'autres ethnies, « les étrangers », n'ayant pas la même coutume, entraînant une érosion de l'interdit alimentaire. Cependant, cette viande, considérée comme mauvaise car elle « fait gonfler le ventre », ne se digère pas bien. D'ailleurs de jeunes adultes nous expliquaient qu'ils ne mangeaient pas de bonobos non pas en raison de la coutume mais parce qu'ils avaient essayé et que ce n'était pas une bonne viande.

« C'est un animal comme les singes mais il n'est pas singe, d'autres l'utilisent comme un singe mais nous les Batéké ne l'utilisons pas ». (un homme d'Embirima)

Alors qu'auparavant, un bonobo pris dans un piège était tué et laissé en forêt, avec l'érosion de l'interdit alimentaire, certains chasseurs l'ont ramené au village pour vendre la viande. Traditionnellement, tuer un bonobo non pris dans un piège apporte la malchance. En effet, bien que les données à ce sujet soient parcellaires, un tel acte serait les prémices d'un assassinat. Un chasseur d'Embirima nous a expliqué qu'étant jeune, il avait tué un bonobo et l'avait ramené chez lui. Son père l'avait mis en garde en lui expliquant qu'il devrait dorénavant être très prudent car il pourrait tuer un humain en pensant qu'il s'agit d'un animal. Quelques mois après, alors qu'il était en forêt pour chasser et qu'il s'apprêtait à tirer, il s'est ravisé au dernier moment en voyant que c'était un humain et non un animal qu'il avait en face de lui. Que ce soit pour les hommes ou pour les femmes, il est conseillé d'éviter les bonobos en forêt. Les femmes en ont peur, une histoire transmise par les « ancêtres » évoquant des viols par des mâles bonobos. Pour les hommes, les croiser des bonobos lors d'une chasse porte malchance et il faut alors changer de lieux pour chasser. Certains l'expliquent par le fait que les animaux autour fuient les bonobos ce qui entrainerait des chasses infructueuses. Cet évitement des bonobos par les humains a également été rapporté chez les Iyaelimas dans le PNS où les femmes comme les hommes évitent ces grands singes par peur d'être attaqués (Thompson et al. 2008).

Le rôle symbolique du bonobo est également présent dans ce qui a été désigné en français par des Batéké comme « le monde invisible » ou encore « la métaphysique ». Par exemple, lorsqu'une personne touchée par des échecs répétés (problèmes à la chasse, difficultés pour se marier...) consulte un « féticheur », celui-ci peut en attribuer la cause à un contact avec

des crottes de bonobos (« on lui a jeté de la crotte de bonobo »). Dans ce cas, le féticheur utilisera le même élément après l'avoir brûlé pour lever la malchance.

Vers une mise en protection communautaire

A partir de 2001, MMT a commencé à sensibiliser les populations de la région à la protection des bonobos. Ces premières actions ont en partie été faites pour contrer l'érosion de l'interdit alimentaire local traditionnel sur les bonobos. L'objectif était de revaloriser la coutume liée à l'interdit mais aussi d'expliquer les lois nationales et internationales : il est interdit de tuer des bonobos, pas seulement dans la coutume Téké mais aussi dans les textes de lois du pays et dans les traités internationaux ratifiés par la RDC, comme la Convention de Washington (1973). Cet objectif a été atteint et a probablement permis de ralentir le braconnage.

En parallèle à cette sensibilisation, la première forêt de protection communautaire a été mise en place dans le village de Nkala à partir de 2001 et plusieurs villages ont suivi dans les années suivantes. Là encore, un nouvel aspect juridique concernait le bonobo. MMT a accompagné la mise en place de forêts de protection communautaire dont les règles ont été élaborées progressivement et officialisées par des procès verbaux et une cartographie participative en 2013 (MMT, 2013, données non publiées). La conservation des bonobos est donc aussi à l'origine de la mise en place de nouvelles normes locales produites par les responsables coutumiers et régissant l'utilisation de certaines forêts, ces dernières étant désignées par la population de chaque village impliqué.

La dynamique de conservation communautaire a donc influencé d'un point de vue « juridique » les relations aux bonobos en revalorisant des coutumes, en sensibilisant la population aux lois du pays et en accompagnant les populations dans la mise en place de nouvelles règles d'utilisation de certains espaces dédiés en premier lieu à la conservation des bonobos. L'implication locale pour la mise en place et l'appropriation de ces nouvelles normes a été accompagnée d'une évolution économique du statut des bonobos.

Un animal économique, moteur de développement local ?

« Ne tuez pas les bonobos, les touristes vont venir pour les voir et vous pourrez bénéficier »
(rapporté par un villageois de Bodjuna suite à une réunion WWF)

Dès l'initiation de la conservation communautaire, un des objectifs à long terme de MMT était de mettre en place un site d'éco-tourisme : le bonobo peut devenir une ressource économique. Le président de l'ONG avait compris dès le début que des personnes pourraient venir de loin pour observer ces grands singes et que cela pourrait créer de l'emploi localement et dynamiser la zone.

Avant la mise en place du projet de conservation, la valeur économique du bonobo correspondait à la vente de viande ou d'orphelins vivants, activité illégale du point de vue coutumier, national et international et dont la rentabilité au niveau du village ne semblait pas très élevée. Malgré cela, plusieurs interlocuteurs expliquaient avoir déjà chassé des bonobos et capturé des orphelins pour les vendre. En 2010, un homme d'Embirima nous expliquait que dans les années précédentes, une cuisse de bonobo se vendait environ 3000 francs congolais (FC), soit moins de cinq euros (l'équivalent d'une poule, d'un régime de banane). Un autre interlocuteur avançait que son père avait échangé un orphelin dans les années 90 contre un bidon de 25L d'essence, se réduisant à 2L de pétrole aux dires du père lui-même. Aujourd'hui, un orphelin chimpanzé ou bonobo se vend plusieurs milliers de dollars à Kinshasa (proposé à 2000 euros en novembre 2013 dans une animalerie du centre ville, Krief, comm. pers.).

La capture et la vente d'orphelins sont probablement plus anciennes mais se sont développées dans les 30 dernières années. Le chef de terre du village de Nko expliquait en 2011 que lorsqu'il était jeune (première moitié du 20^{ème} siècle), des jeunes bonobos pouvaient être capturés sans tuer d'adultes. Il avait assisté à cette opération où l'objectif est d'effrayer les bonobos dès qu'un jeune s'était éloigné de sa mère pour mieux le capturer. L'orphelin était ensuite vendu aux « belges » présents localement (la Belgique étant l'ancien pays colonisateur) et qui en général avaient passé commande.

Ainsi, dès le début de la sensibilisation (2001), en plus des aspects juridiques, MMT avait intégré le potentiel de développement lié aux bonobos. Ces derniers constituent une valeur économique locale et durable sur laquelle peuvent s'appuyer des emplois localisés, comme le suggère les expériences lancées par plusieurs aires protégées à l'Est du pays et dans les pays frontaliers. Dans ces aires protégées, des projets de tourisme de vision de la faune ont été construits autour de groupes gorilles de montagnes et de communautés chimpanzés qui ont été habitués à la présence d'observateur. Cette activité est particulièrement intense en Ouganda,

pays aujourd'hui plus stable que l'Est de la RDC et procure des revenus importants pour l'Etat et pour les populations locales, tout en engendrant des conflits locaux liés à la redistribution de cette manne financière (Adams & Infield 2003 ; Mackay & Campbell 2012). D'autre part, la conservation du bonobo, en raison de la valeur ajoutée qu'elle confère, constitue un véritable levier pour l'obtention de financements pour mettre en place les activités alternatives de subsistance souhaitées.

Le potentiel économique était l'argument principal permettant d'appuyer la création de forêts destinées à la protection des bonobos : dans ces forêts, les activités humaines sont certes réduites mais à terme les touristes viendront pour y voir des bonobos. La première forêt des communautés locales a été créée en 2001 à Nkala, village d'origine de JCB. De nombreuses personnes des villages alentour doutaient et ne croyaient absolument pas au bonobo comme manne providentielle et se montraient réticentes à la création de forêts communautaires qui diminueraient l'accès aux ressources. Depuis 2010-2011, la dynamique de conservation et de mise en place d'activités alternatives de subsistance a attiré de plus en plus de partenaires, se traduisant localement par des impacts économiques, sociaux et culturels. Par exemple, le projet de MMT a permis la réhabilitation d'infrastructures (route, dispensaire, pont, école), la mise en place de programme d'élevage de ruminants, de diversification des cultures, l'emploi permanent de plusieurs dizaines de personnes sur la zone (pisteurs, assistants, sensibilisateurs...), associé à des emplois ponctuels (traducteurs, cuisiniers...). Deux groupes de musique traditionnelle ont également créé un répertoire lié à la protection des bonobos et à l'histoire des bonobos chez les Batéké afin de diffuser les messages de sensibilisation et de profiter de l'attractivité de la zone créée par la conservation des bonobos (l'un de ces groupes s'appelle « Bonobo Folk »).

Enfin, l'histoire du bonobo s'ancre dans un conflit financier initial : il a fui dans la forêt car il ne pouvait pas payer ses dettes. En 2011, lors de l'inauguration d'un programme de sensibilisation (Ledo-Bisson 2011 ; MMT 2012) utilisant la malle pédagogique « les grands singes et leur habitat » (Krief et al. 2009), le président de MMT et le grand chef de la chefferie ont fait référence à la « dette du bonobo ».

« Le bonobo a effacé sa dette, bien au contraire c'est nous qui lui devons. »

(le grand-chef Mapio II)

Ainsi, le bonobo est passé d'un animal endetté, non consommable et porteur de malchance, à un animal porteur d'espoir et moteur de développement, le « diamant de Bolobo ».

Quelques soient les critiques sur les réalités de mise en place des projets associant conservation et développement et mettant en avant l'implication des populations locales, ce qui nous intéresse ici est la manière dont cette dynamique modifie la perception locale du bonobo.

Des bonobos, objets de savoirs locaux et de savoirs scientifiques

Sur le Territoire de Bolobo, les premiers discours scientifiques sur l'écologie des bonobos ont débuté avec le WWF en 2005-2006, lors de réunions et avec la mise en place des premiers projets scientifiques. Puis, ils ont commencé à diffuser avec l'organisation de différents ateliers et séances de sensibilisation. En 2011, les animations liées à la malle pédagogique et menées par MMT avaient pour objectif principal de montrer le lien entre conservation des bonobos (et des grands singes plus généralement) et conservation de la forêt (incluant les pratiques humaines), ainsi que la proximité humains-grands singes d'un point de vue scientifique (morphologique, génétique).

A travers ces différents acteurs (WWF, scientifiques) apportant un message basé sur la notion d'écosystème ou de socio-écosystème, la conservation ne s'est plus centrée sur les bonobos mais s'est élargie à l'écosystème. Ainsi, pour un homme de Bodzuna ayant participé à des réunions/ateliers du WWF, que les forêts protégées étaient utiles car à terme, les forêts protégées sont utiles car à terme, les animaux de plus en plus nombreux sortiront de l'espace protégé et pourront être chassés (effet de « débordement de réserve ») et protéger la forêt permettra aussi d'améliorer la qualité de l'air. De la même manière, un habitant d'Embirima rapporte qu'il est totalement interdit d'entrer en forêt protégée car la protection concerne tous les éléments (animaux, plantes, eau). Ici, ce n'est pas la perception du bonobo qui est directement influencée mais la diffusion d'un autre message de conservation que celui porté initialement par MMT : dans un espace protégé, l'homme ne peut pas entrer, tout son contenu est protégé car tout est relié. L'émergence de ce discours écologique tient aussi aux interactions de plus en plus nombreuses avec les scientifiques, incluant notamment les deux premiers auteurs de cet article (qui ont cependant une position plus modérée vis-à-vis du discours de protection totale des forêts).

L'arrivée de doctorants belges (avec le WWF) et français (avec MMT) à partir de 2010 associés à des étudiants en masters, des stagiaires et des volontaires a également participé à la construction du bonobo comme animal-objet de science. En effet, « les blancs » venaient d'abord pour étudier les bonobos, leur environnement, le rapport entre humains et bonobos, bonobos et forêts.... A la question « Pourquoi venez-vous étudier les bonobos ? » posée fréquemment par les populations locales, la réponse était « Il n'y en a qu'en RDC, ils sont peu connus et encore moins dans un environnement comme celui-ci, la mosaïque forêt-savane. »

Si la diffusion des discours évoqués jusqu'ici s'est faite via MMT, le WWF ou les différents « visiteurs » partenaires (scientifiques, associations), elle a aussi pris une voie plus informelle via certaines personnes prenant un rôle de médiateur. C'est le cas de nos deux assistants scientifiques, employés depuis deux années de manière permanente dans le cadre de nos recherches sur les bonobos. Ils disposent d'un catalogue photographies des bonobos permettant les identifications des individus, d'une caméra, de talkies-walkies et d'autres équipements nécessaires à leur travail. Un de ces assistants, ancien professeur en école secondaire, participe activement à la diffusion des connaissances acquises au cours de son travail. En effet, il raconte fréquemment ce qu'il voit dans la forêt, les comportements des bonobos et les objectifs de son travail lors de ses déplacements et des rencontres diverses (famille, deuils, mariages, fêtes...). Il utilise le catalogue d'identification et la caméra pour montrer que l'on peut approcher les bonobos et comprendre leurs comportements. Le même travail est fait auprès des autorités locales. Par exemple, alors qu'il rechargeait les talkies-walkies du projet dans le village de Nko, un policier lui demanda ce qu'il est en train de faire avec ces appareils, les civils n'ayant pas le droit d'en posséder. Il a alors dit au policier qu'il travaillait avec les scientifiques pour étudier les bonobos et a utilisé les photos pour lui expliquer l'importance de protéger les bonobos. Derrière cette anecdote, c'est tout un processus quotidien et informel qui se révèle et qui participe également à l'influence de la dynamique de conservation (incluant la partie scientifique) sur les perceptions locales concernant le bonobo et la conservation.

Enfin, le XXVI^{ème} colloque international de la Société Francophone de Primatologie qui s'est tenu du 3 au 9 novembre 2013 à Kinshasa et dont MMT a été un partenaire clé de l'organisation, a joué également un rôle à deux niveaux. Des pisteurs du WWF et de MMT ainsi qu'un des assistants scientifiques sont venus assister à l'ensemble du colloque et des

ateliers proposés ce qui leur a permis de voir les différents travaux faits par des primatologues sur des sujets variés (cognition, génétique, écologie, préhension, organisation sociale...) que ce soit avec des animaux en captivité ou en milieu naturel et dans de nombreux pays. Ce fût aussi un moment de reconnaissance et de valorisation de leur travail auprès de la communauté scientifique nationale et internationale. Par leur appropriation des informations apportées au cours de cet événement, ils vont se faire porteurs de nouveaux messages, diffusant et renforçant l'intérêt scientifique des primates. En marge du colloque, trois excursions ont eu lieu à MMT, avec cette fois un impact local fort. Les populations locales ont vu se concrétiser un aspect du projet initial : faire venir des touristes pour voir les bonobos. Dès lors, cette expérience a renforcé l'implication locale dans la conservation des bonobos.

Si les savoirs écologiques locaux liés aux bonobos étaient déjà présents avant l'arrivée des scientifiques, ils n'étaient simplement pas mobilisés comme argument dans les séances de sensibilisation. Il apparaît cependant que ces savoirs constituaient la base des choix faits par les différents villages pour fixer les limites et les règles à l'intérieur des forêts protégées. Avec la présence des programmes de recherches et la collaboration entre scientifiques et villageois (pisteurs, assistants), une hybridation et une co-construction de savoir s'est mise en place, associant savoirs écologiques scientifiques et savoirs locaux.

Conclusion

A travers les discours et les expériences recueillies au cours des différentes missions, nous avons montré les modifications des représentations de l'espèce emblématique d'un projet de conservation communautaire : le bonobo. Autrefois considéré dans la coutume Téké comme un animal « inutile », non consommable, apportant la malchance et endetté vis-à-vis des hommes, ce grand singe voit son statut se transformer, ses dettes s'« effacer ». En devenant une ressource économique non négligeable, il devient utile et porteur d'espoir à long terme. Une telle revalorisation réactive un interdit de le tuer, non plus seulement parce qu'il n'est pas bon à manger, mais aussi et surtout parce qu'il devient bon à protéger. Il est maintenant fréquent d'entendre qu'il n'y a pas de diamant dans le territoire de Bolobo (en opposition à l'Est du pays) mais qu'il y a des bonobos, le bonobo étant devenu « le diamant de Bolobo ». La comparaison au « diamant » pourrait aussi être envisagée comme une crainte quant à la réalité des retombées économiques liées à sa protection. Les diamants de l'Est sont une

richesse très importante mais ne profitent pas à l'ensemble de la population et peuvent être source de tensions et de conflits. Il est de fait à la base d'une hybridation de savoirs locaux et de savoirs scientifiques.

L'hétérogénéité de ce que l'on nomme, un peu rapidement, « les populations locales », entraînent des différences d'opinions et de positionnement vis à vis de la conservation. Certains s'opposent au projet de conservation et diffusent leurs propres messages, mais une grande majorité de la population soutient la conservation et de plus en plus de personnes (et de villages), au départ hostiles au projet, s'y rattachent désormais en raison de la mise en place des premiers projets communautaires (moulins, champs de semences plus productives, réhabilitation d'infrastructures) et de la matérialisation des bénéfices possiblement engendrés par la conservation. Bien qu'il existe des frustrations locales sur le développement économique lié à la conservation, de nombreux villages sont maintenant convaincus que le bonobo peut être un moteur de développement. Cependant, ce qui peut apparaître comme une monétarisation de la nature (ici surtout des bonobos) peut aussi être source de déception ou de jalousie. Même si l'éco-tourisme se développe, il est clair qu'il ne pourra pas soutenir économiquement l'ensemble de la population. De même, les projets de développement d'activités alternatives se font dans quelques villages, pouvant toujours attiser des tensions et agir sur les jeux de pouvoir.

La diversité et la multiplication des acteurs entraînent une complexification des discours circulant sur le bonobo et la forêt, chacun cherchant à faire passer un message d'une certaine manière. Les relations construites entre les personnels du WWF, les scientifiques et les populations locales au travers de quelques-uns de ses représentants devenus pisteurs ou assistants scientifiques se traduisent par la mise en circulation de savoirs nouveaux au sein de la population, contribuant à l'évolution des représentations du bonobo, en particulier de sa dimension écologique.

En raison de notre implication locale à la fois dans la conservation et les études scientifiques (primatologiques et écologiques) il est certain que ces résultats ne sont que préliminaires à une véritable recherche en anthropologie de la conservation. A l'avenir, il serait intéressant, dans le cadre de collaboration pluridisciplinaire, de mener une recherche approfondie sur les jeux d'acteurs à l'œuvre dans cette région et sur les places occupées par les populations locales. Notre constat est ici apparemment simple : les statuts du bonobo évoluent rapidement

sous l'influence de la dynamique de conservation. Mais, ces évolutions ne sont probablement qu'un signe de changements plus profonds, encore à explorer.

Article 4, en préparation (non soumis)

Bonobo conservation as a means for local development: an innovative local initiative of community-based conservation in Democratic Republic of Congo.

V. Narat¹, F. Pennec¹, L. Ledo-Bisson¹, J.C. Bokika Ngawolo², R. Dumez¹, S. Krief^{1,3}.

¹ UMR 7206 Eco-anthropologie et ethnobiologie (MNHN/CNRS), Muséum national d'Histoire naturelle, CP135, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 5.

² ONG Mbou-Mon-Tour, 2 km du village de Nkala, Territoire de Bolobo, Province du Bandundu, République Démocratique du Congo.

³ Projet pour la conservation des grands singes (PCGS), 3 rue Titien, 75013 Paris.

Abstract

The Democratic Republic of Congo (DRC) ranks fifth in the world in terms of biodiversity (fauna and flora) and first for mammal diversity in Africa. There are numerous endemic species including bonobos. Bonobos are endangered, threatened mainly by deforestation, poaching and diseases, the current population is estimated at least 15,000 individuals. Nowadays, one National Park (Salonga National Park) and six Reserves exist for bonobo conservation, representing about 73,000 km² of protected areas on an estimated distribution area of 565,000 km². In the Bolobo Territory, there is an original local project of bonobo conservation initiated in 2001 by the Congolese NGO Mbou-Mon-Tour (MMT). From 2008 to 2013, we spent more than one year (6 field missions) to study bonobo-habitat-human interactions in this forest-savanna mosaic habitat. One of the methodologies used was the ethnoecological approach in order to understand better how the MMT project emerged and how it has evolved. We performed semi-structured interviews, participant observation, and informal discussions with local people. We also used grey literature associated to the region. The process of MMT is the opposite of what is frequent in the “community-based conservation” project managed by environmental NGOs: using conservation as a means to reach local development goals. The local community forests and the rules inside these forests were chosen by the villagers and traditional chiefs according to their knowledge on bonobo ecology and local distribution, and their activities in the forest. The status of these forests are variable: locally traditional chiefs warranty the forest protection, local authorities (police) are now confident with this project (since 2013). Nationally, this is not an official protected area, and the process is in progress to formalize these community forests and maintain the place of local people and traditional authorities in the decision making process and the governance.

INTRODUCTION

The Democratic Republic of Congo (DRC) has an important role in the environment conservation with a large wildlife biodiversity and habitat types, ranking fifth in the world in terms of biodiversity (fauna and flora), first in Africa for mammal diversity, and with numerous endemic species (de Wasseige et al., 2012; Debroux et al., 2007), including bonobos (*Pan paniscus*), the last ape species described. Bonobos are endangered, threatened mainly by deforestation, poaching and diseases, the current population is estimated at least 15,000 individuals (IUCN/ICCN 2012). Nowadays, one National Park (Salonga National Park) and six Reserves exist for bonobo conservation (IUCN/ICCN 2012)(Figure 1), representing about 73,000 km² of protected areas on an estimated distribution area of 565,000 km² (IUCN/ICCN 2012). As for others protected areas in the country, conflicts between local people and protected areas exist about the access to the forest for human activities (IUCN/PACO 2010). In 1990, researchers and the Congolese government created the Luo Scientific Reserve, and not a National Park, in order to maintain the traditional co-existence between local people, the Bongando people who respect an eating-taboo on this species (Lingomo & Kimura 2009), and bonobos. Some human activities were authorized in the reserve and numerous local development projects were achieved but the decision-making process did not include local people. However, conflicts between local people and protected areas have emerged since the reserve creation, and are more and more present due to a change in lifestyle (Idani et al. 2008). This situation highlights the major role of local people in the decision-making process and the management of protected areas to reach a real integrated conservation, summed up by the broad concept of “community-based” approach, abundantly used and commented (e.g. Western & Wright 1994; Agrawal & Gibson 1999; Berkes 2004; Horwich & Lyon 2007; Kaimovitz & Sheil 2007; Marie et al. 2009; Souto et al. 2014). Few cases of community-based conservation are well-documented in DRC. In the East of the country, the Tayna Natural Reserve, created in 1998 and formalized in 2006 mainly for gorilla conservation (*Gorilla beringei graueri*), is considered as a national model of community-based conservation (Mehlman 2010; Mukulumanya et al. 2014). Vikanza (2011) has shown the key role played by international NGOs in the creation process and the valorization of the Reserve based on the Man and Biosphere concept. Local people federated in local NGOs manage the protected area under the supervision of the Institut Congolais pour la Conservation de la Nature (ICCN), the national institution for the management of protected areas (Mehlman 2010; Vikanza 2011; Mukulumanya et al. 2014). Moreover, scientists and conservationists suggested the creation of this kind of project (Mehlman 2010). This example

is characteristic of the community-based conservation project with mainly conservation goals and where local development is a means to reach these goals (Balint 2006; Berkes 2007; Vikanza 2011). Thus, even if the community-based conservation approach is claimed by numerous projects and actors for mixing local development and conservation goals, there is still a gap between theory and field realities. The Tayna model was replicated in several locations in the region for gorilla conservation and inspired two bonobo conservation projects (Kokolopori Bonobo Reserve and Sankuru Nature Reserve)(Mehlman 2010). Little information is available to understand the mechanisms at the origin of these bonobo conservation projects and the real place of local people in the decision-making and management of these protected areas.

In the south west of the bonobo distribution area, the Bolobo Territory is the nearest area inhabited by wild bonobos from two capital cities, Kinshasa and Brazzaville (300 km). The region is far from most national parks (500 km from the closest, Salonga National Park). Moreover, the habitat is composed by a forest-savanna mosaic, which is very rare on the bonobo distribution area (Thompson 2002; Inogwabini et al. 2008; Narat et al. 2012; Serckx et al. 2014). Locally, the Batéké people respect a traditional eating-taboo on bonobos that they do not kill nor eat (Inogwabini et al. 2008; Narat 2011) and have shared their territory with them for centuries (Inogwabini et al. 2013). Moreover, for more than ten years, a community-based conservation project is in progress, led and initiated by a local NGO. Here, we describe the emergence, history and evolution of this project in order to understand what is the real place of local people in the decision-making process and the management of the area, and to assess if this initiative is a replication of an existing model or an original process.

STUDY SITE: LOCATION, HABITAT AND HUMAN CONTEXT

The study site is located in the Bolobo Territory, Bandundu Province, DRC, the southwestern most extent of the range of bonobo distribution and the nearest from the capital (300 km), Kinshasa (Figure 1). The region is along the Congo River, a major national way for trade and transport (Arnould 2005; Gupta 2008). The habitat is composed of a forest-savanna mosaic, which is very rare on the bonobo distribution area (Inogwabini et al. 2008; Narat et al. 2012). There is an overlap between human and bonobo habitat uses (Inogwabini et al. 2013). Thus, this area is a very particular site for bonobo studies (habitat conformation, capital city proximity, human presence). Locally, Batéké is the main ethnic group and respect a traditional eating-taboo on bonobos that they consider as a human ancestor. Several legends concern bonobo origins but the most reported is that the bonobo was first a human and had

loan that he could not pay. He fled to the forest to avoid becoming a slave (ancestral custom law) and became a bonobo. Batéké people depends on the forest where they have a lot of activities, mainly slash-and-burn shifting agriculture, hunting, fishing and gathering (Table 1 for details).

METHODS

After a first encounter with the NGO and the local people for a pilot study in 2008 (six weeks), VN and SK started a long-term research project on bonobos in 2010 on the site of Embirima (Figure 1)(Narat et al. 2013). From 2010 to 2013, five field campaigns (10 months in total) were conducted to habituate and study wild bonobos. Semi-structured interviews were conducted (n=28), information from informal discussions with the local people encountered (traditional chiefs, local authorities, hunters, cattle breeders, NGO workers, field assistants, traders...) and grey literature were collected to have a better understanding of the conservation project emergence and evolution. Participant observation (local daily activities, wedding, meeting for bonobo conservation...) was also conducted during the ten months field campaign. Overall, discussions with more than 60 persons were conducted among the ten months field campaign and ten interlocutors were regular (discussion occurred in several field campaigns). Information was mainly gathered around the villages of Nkala, Embirima, Nko and Bodzuna (Figure 1).

A qualitative analyze of interlocutor speech was made to understand the wide spectrum of knowledge and perception of the conservation project. The purpose was not to have quantitative data of the different opinions but to understand the history and the evolution of the project and which actors were included in the decision-making process and the management. Moreover, based on grey literature, the history of the community-based conservation project was analyzed to have a better understanding of the project's evolution.

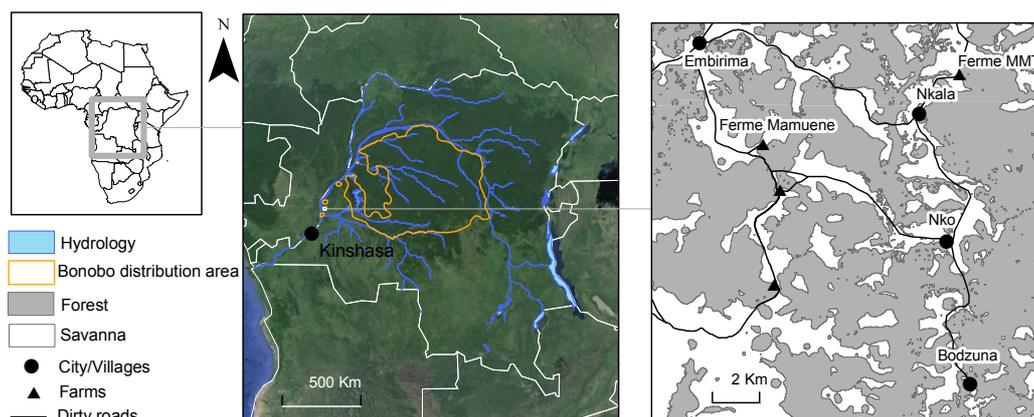


Figure 1: Location of the study area.

RESULTS

Community-conservation project history

In 1997, villagers and people with academic background native of Nkala village created the Congolese Non Governmental Organization (NGO) Mbou-Mon-Tour (MMT) following the decrease ascertainment of local natural faunal forest resources (game and fish) described by most local people. One of us, JCB, the president of the NGO, member of the chief clan of Nkala, had been a judge for more than 25 years in DRC's capital city, Kinshasa, and kept strong bonds with his village. In 1997, the NGO first created a pilot farm to promote cattle breeding and have a place to test alternative subsistence activities (out of the forest). Training was performed to local people for these new activities. The NGO was created as an NGO of local development (MMT 2003).

In 2001, the Nkala village decided to protect its forest (16.6 km²) for bonobo conservation and they created the first local community forest of the area. At the beginning, the protection of the forest has two main goals: (1) stop the poaching of bonobos (because of a decrease of the traditional eating-taboo for several years) and (2) develop an eco-tourism site as a local development means. However, several actors of national and international conservation did not believe this local NGO when it announced the presence of bonobos at a distance of only 300 km from Kinshasa in a forest-savanna mosaic. The MMT staff was composed of neither scientists nor conservationists and had no way to take pictures of unhabituated wild bonobos to prove bonobo presence. In 2005, scientists from WWF came and confirmed the presence of this ape species and created the Malebo station, 16 km from the MMT farm about two years later (Inogwabini et al. 2007). The first census provides one

of the most important known density estimation for bonobos at the landscape (2.2 ind./km²) despite the forest-savanna mosaic habitat which is not typical of this species (Inogwabini et al. 2007, 2008). More recently, a study performed at a local scale gave a more precise estimation and currently reported a density of about 0.5 ind./km² (Serckx et al. 2014).

Influenced by the evolution of the Nkala project, five other villages created local community forests (175 km² in total) on their custom territory (Figure 1) supported logistically by MMT (Mpelu-2005, Mbee-2005, Bodzuna-2005, Embirima-2006, Makaa-2010). In each village, local trackers worked voluntarily to start the creation of a trail network in protected forests for bonobo monitoring. In Nkala, Mpelu, and Mbee, WWF has paid trackers since 2006, and in the other sites, trackers worked voluntarily until 2012 and were then paid by MMT supported by recent partnerships with western zoos and environmental NGOs. Habituation is in process in Nkala and Mpelu sites (led by WWF) and at Embirima (led by VN and MMT). The sites of Mbee, Bodzuna and Makaa are only for the monitoring of bonobos. There is no governmental eco-guard in these local community forests with no official status of protected area. All the population is here to control that no one kills bonobos.

The collaboration between WWF and MMT permitted to adapt the Local Comity of Development (LCD), a classic way to involve local people in participatory management (Raghunathan et al. 2013), to the Local Comity of Development and Conservation (LCDC). Indeed, MMT wanted to highlight the role of local people in the management of protected forest and not only in local development projects. Scientific projects, mainly on bonobos, forest ecology and relationships between local people and bonobos, have been performed since 2006 in the Nkala and Mpelu sites and since 2010 in the Embirima site. Five members of the NGO were trained (since 2010) for scientific research (transect creation and run in order to collect human and bonobo evidences). In 2013, a first local training was also conducted for the collection of all the fauna evidences due to the collaboration with a French NGO.

In 2010, MMT, with the villages of Embirima and Mbee, decided to add two local community forests focused on the conservation of monkey species. Although *Cercopithecus ascanius whitesidei* and *C. wolfi* are still regularly observed in the forest (Narat, pers. obs.), other species have almost disappeared (*Lophocebus aterrimus*, *Colobus angolensis angolensis*, *Cerptithecus neglectus* and *Piliocolobus tholloni*) according to local people knowledge (Narat 2011). In some forest patches, there are some residual populations and it is in these areas that local community forests were created for monkey species conservation

Since the beginning of the bonobo conservation in the first village (2001), MMT has worked with traditional chiefs and opinion leaders (in schools, churches, local authorities) to upgrade the eating-taboo and to remind people that custom, national and international laws forbade to kill bonobos. They have led several education campaigns and one six months with the education kit “Great apes and their habitat” (Krief et al. 2009). More than 6,000 pupils and adults were sensitized about the importance of great apes and forest conservation (Ledo-Bisson 2011; MMT 2012). Since the beginning, the awareness is an important part of the work of MMT and is conducted on five territories (Bolobo, Muschie, Yumbi, Inongo and Kutu) on an area over 25,000 km².

Two villages (Nkala in 2008 and Mopulenge in 2010) created folkloric bands and used traditional music and theater to broadcast messages on bonobo conservation, local custom and local conservation projects. These initiatives of local people are also important for a good integration of the sensitization in a long-term period.

In brief, the starting point of the project is a local consciousness of the decrease of natural resource, and secondly bonobo conservation was used as a spearheading to reach development goals and to upgrade local traditions (eating-taboo on bonobos). Without the local initiative of bonobo conservation, partners would probably not collaborate with local people.

Characteristics of local community forests

Choice of location of community forests: a balance between bonobo abundance and human activities

According to semi-structured interviews and informal discussion, the choice of local community forests location depends on bonobo presence and on human use (local knowledge). In most cases, villagers have chosen forests where bonobos were abundant and where human activities (mainly slash-and-burn shifting agriculture) were not a priority (in general far from the village). Until 2013 boundaries were not fixed and people had different considerations about the location and delimitation of protected forests. For example, in the case of Embirima, according to some interlocutors, local community forests were only where bonobo trackers worked but for others it included a larger part of the forest, based on forest vernacular names. In 2011, for the chief of Embirima, who is traditionally the land manager, the local community forests were initially larger than the area where trackers worked, but some villagers outside Embirima did not respect these boundaries. Local needs and the lack

of project supporters did not permit to stabilize the protected area boundaries. The same pattern was found at Bodzuna, where a central area was consensus for everyone (the area where trackers worked) but the total protected area had not the same boundaries for all interlocutors.

In June 2013, supported by the Fond Français pour l'Environnement Mondial (IUCN/FFEM) MMT achieved the participatory mapping to fix boundaries of local community forests and rules inside according to the custom authorities, the LCDC and villagers. Thus, after several years of protection of the forest without a consensus on the limits of the protected area, boundaries are now official and were chosen by local people themselves. Custom chiefs, notables, LCDC representatives and other villagers discussed and approved of the boundaries obtained by participatory mapping in each village. Finally, local community forests are larger than those where bonobo trackers work. In the case of the Embirima, limits correspond to those indicated by the chief in 2011. Overall, it covers a total of 175 km² with small corridors linking all the local community forests between the different sites, corresponding to four bonobo forest blocks and two monkey forest blocks (*Lophocebus aterrimus*, *Colobus angolensis*, *Ptilocolobus tholloni*, *Cerpithecus neglectus*, *C. ascanius whitesidei*, *C. wolfi* and) (Figure 2).

Rules in a local community forest guided by eco-ethological knowledge on bonobos

Rules in local community forest are linked to authorized human activities and those forbidden. Speech about human activities in protected forest can be divided into two categories: the partial protection speech and the total protection speech.

In the case of partial protection, three main considerations are taken into account to explain rules protection: avoiding bonobo disturbance, local needs and availability of resources in unprotected forests. Thus it mobilizes traditional ecological knowledge (bonobo ecology, resources availability) and it is constrained by the “need to eat today” reality (Wilkie et al. 2001; Justice et al. 2001). All interlocutors with a partial protection speech defined local community forest as an area where hunting with rifles and large wire is forbidden. Others activities have a variable status. For example, the hunting with small wire (unselected wires mainly for small mammals and rodents) is authorized for some people in local community forests because it cannot hurt bonobos and for others it is forbidden because bonobos play a lot on the ground and can play with the wire and trap their fingers. Non-hunting activities have also a variable status. For example, the gathering of Marantaceae leaves (daily use for a

culinary purpose) is permitted for some interlocutors because this activity does not disturb bonobos and forbidden for others since these leaves are important food for bonobos.

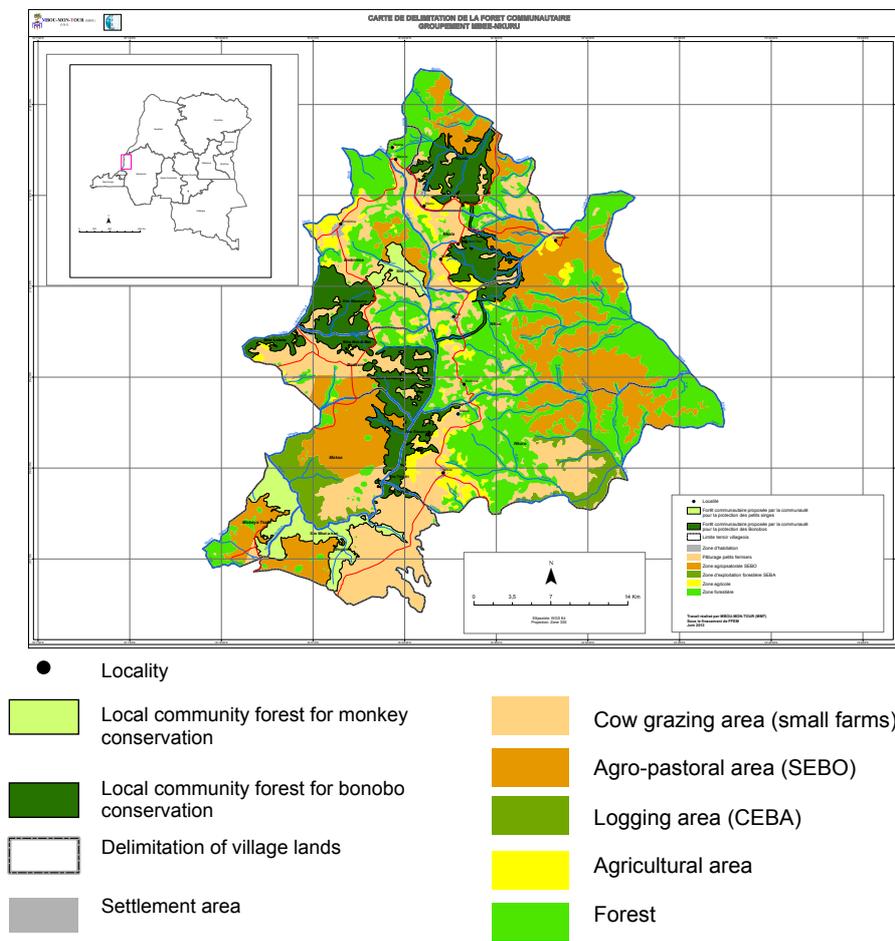


Figure 2 : Results of the participatory mapping managed by MMT.

In the case of what is called ‘total protection’, the people providing the information were WWF workers or were participants of WWF meetings. According to two WWF workers, only the bonobo trackers can enter the local community forests. Their speech was not based on bonobo conservation but on nature conservation in general (all the forest components are protected). One interlocutor (in Bodzuna village, 2012) explained that humans could not enter the local community forest because it was kept for protection and it was important for improve air quality. Moreover, game reproduction will result in an exit of game from protected areas to unprotected areas and then it will be hunted.

Table 1: Status of human activities in protected forests before the signature of the minutes (“procès verbal”) and status in the minutes. “No status” refers to activities observed on the field but not mentioned in the minutes.

Human activities	Status in 2010-2012	Arguments of interlocutors about human activities status in protected forests (2010-2012)	Status in 2013 (in the “procès verbaux”)
Slash-and-burn shifting agriculture	No	Total protection Disturb bonobos Risk of crop raiding	Forbidden
	Yes	If small and at the forest edge	
Hunting – rifle	No	Total protection Disturb bonobos (noise)	Forbidden
Hunting – snares (large wire)	No	Total protection Mutilations	Forbidden
Hunting – snares (little wire and nylon)	No	Total protection Mutilations	Forbidden
	Yes	No mutilations	
Hunting – net	No	Total protection Disturb bonobos	Forbidden
	Yes		
Fishing – poison	No	Total protection Water pollution	Forbidden
Fishing – bailout	No	Total protection Disturb bonobos (noise)	Authorized
	Yes		
Fishing – hooks	No	Total protection	Authorized
	Yes	Not disturb bonobos	
Fishing – fish traps	No	Total protection Disturb bonobos (noise)	Authorized
	Yes	Not disturb bonobos	
Mushrooms and Caterpillars gathering	No	Total protection	Authorized
	Yes	Not disturb bonobos and local needs	
Gathering - Marantaceae leaves	No	Total protection Bonobo alimentation Availability in other forests	No status
	Yes	Not disturb bonobos Local needs	
Gathering - <i>Raphia</i>	Yes	No bonobo in forests with <i>Raphia</i>	No status
Gathering – lianas	No	Total protection Availability in other forests	No status
	Yes	Not disturb bonobos Local needs	
Gathering – medicinal plants	/	/	No status
Wood fuel / Wood construction	No	Total protection Bonobo alimentation and habitat	No status

At the same time as participatory mapping (2013), chiefs, LCDC and other representatives of villages signed minutes (locally called “procès verbal”) of the meeting to formalize the “consent of the inhabitants [...] for the creation of their community forest” (MMT 2013). These documents (one in each village) correspond to four pages describing local implication in bonobo and forest conservation for several years, project history (local NGO and its partners) and defining rules inside local community forests.

In addition to the two activities (hunting with rifles and large wire) that were considered forbidden by everyone, other activities were added (all hunting methods, fishing by water poisoning, and slash-and-burn agriculture). Mushrooms, caterpillar and fishing (hooks, bailout fishing) are authorized. Table 1 summarized the statuses of human activities according to interlocutors (2010-2012), their arguments and the statuses of human activities in the minutes. Some activities observed in the forest and described by local people are not mentioned in the minutes (“no status”). These activities were defined by the information collected during interviews and participant observations.

Statuses of local community forests depend on the scale

Local authorities

The signature of the minutes (by the traditional chief, notables, members of the LCDC and representatives of men and women of the villagers) is the first step to formalize the implication, for several years, of local people and customary authorities in conservation. The traditional authorities have shown their implication in the guarantee of protected forests when an event occurred in 2012. Indeed, a logging company was operating in the area with an artisanal logging permit. In the villages involved in the conservation program organized by MMT and its partners, the custom chiefs refused to let the company extract timber (mainly *Miletia laurentii*) in the local community forest areas. This choice epitomizes the reality of the implication of the custom authorities in conservation.

Concerning local authorities, the evolution of the perception of local police officers is informative. In 2010 they considered one of us, VN, who was conducting a research survey, as a person who came to steal bonobos to take and sell them in Europe or to look for diamonds in the forest. At this time they did not believe our research goal on wild bonobos in collaboration with traditional chiefs and MMT. In 2013, police officers told us that they would arrest any villager who entered local community forest and insisted on the importance of bonobo protection. According to four different interlocutors, three women were arrested by police officers in 2013 because they gathered Marantaceae leaves for culinary purposes in

a local community forest. It was explained they were disturbing the work on bonobos. They had to pay a symbolic penalty to the police authorities. This event shows the evolution of the consideration of the project by local authorities. Even if some human activities have no status in the minutes, main disturbance activities are forbidden and the principal goal about human presence for others activities is not to disturb bonobos.

Custom authorities have been involved in bonobo conservation since the beginning of the project (even a long time ago, through the traditional eating-taboo), and with the work of sensitization of the NGO, even local authorities are now aware of the bonobo protected forests.

National status

When a forest is categorized as a classified forest, it becomes a forest managed or supervised by ICCN. Thus, local people have no place in the decision-making process for the future of this forest. To avoid the exclusion of the initiators of community conservation in this area, they want to use article 22 of the Congolese forestry code permitting the creation of “community forests”. This article was first thought for the artisanal logging authorising local exploitation managed by local people but MMT NGO wants to use this way to create community forests for conservation. Since 2002, there has been not implementing legislation of this article, but very recently (August 2nd, 2014) this legislation was implemented by the Congolese Prime Minister. Several authors had advocated the importance of this article for improving the possibilities of forest community management in DRC (Yanggen et al. 2010; REM 2011). Thus, MMT has participated in the proposition of a new kind of protection to the national authorities with recognition of the local implication in the creation and the management of the protected area and a conservation way without a categorization of these forest areas in “classified forest”. A delegation of the Ministry of Environment, Conservation, Nature and Tourism was in the MMT area in July 2014 to assess the local implication in conservation, and the procedure is pending.

International institutions

The first international partner of MMT was the WWF in 2005, the collaboration was formalized only in 2012 with the signature of a partnership. Since 2008, several other partners have come to support the project. Despite an absence of legal protected areas, fund providers have supported the community conservation project and believe in the efficiency of this original type of conservation initiated by local people. In 2012, the support of IUCN, *via*

the Fonds Français pour l'Environnement Mondial (FFEM), was an important step to confirm the credibility of the local NGO face to national and international institutions. They supported the lobbying for the formalization of local community forests through article 22 of the forestry code and also supported MMT in its actions for alternative activities and sensitization. In 2014 MMT was recognized as an innovative conservation project and in November 2014, it was invited at the Congress Park in Sydney (Australia).

Local development

Local development projects are based on local development needs according to local people, they concern mainly alternative subsistence activities and infrastructure rehabilitation (MMT 2014). With the different partners, they are also involved in the payment for ecosystem services projects, mainly a nursery garden of a local *Uapaca* species, naturally present at the edge of the forest, for promoting the reforestation process and developing agroforestry.

The villages involved in conservation are the main beneficiaries of local development projects but other villages benefit from these projects, mainly for infrastructure rehabilitation. Road, bridge and dispensary rehabilitation are not mentioned because a lot of villages benefit from these projects (facilitated transport, better condition in the dispensary).

DISCUSSION

One of the most important characteristics of this project is the implication of the local people who decided the creation of local community forest areas. JCB, president of MMT, who was born in the area and federated this process is a judge by profession without conservation or local development skills (at least at the beginning). Probably for these reasons, conservation actors first did not believe nor understand the goal of his project and the presence of bonobos inhabiting this forest-savanna mosaic area.

Between development and conservation goals

Several authors have highlighted a problem in the community conservation projects: they are under the management of international or national institutions, local development is not a major goal but is just a means to reach conservation goals and there is a gap between theory and realities as regards the local implication in management and the decision-making process (Balint 2006; Berkes 2007; Binot 2009; Vikanza 2011). This process is clear for the Luo Scientific Reserve where local development projects were created to encourage local

people to respect conservation rules (Idani et al. 2008). The same thing is developed near fully-protected areas (national parks or integral zone reserves), where new development projects are implemented mainly to decrease conflicts between conservationists and local people in the periphery of the protected area, and then reach conservation goals. One of the examples is the development of great ape ecotourism. Theoretically, a part of the benefits are invested in the improvement of human well-being in order to encourage local people to respect protected areas boundaries but for local people, there is a gap between the costs of full-protection areas for them and the benefits reaching their level (Adams et Infield, 2003). There is a different perception of the project between conservation actors whose main objective is forest conservation and local people whose main preoccupation is forest use and local development (Berkes 2004). For Berkes (2008), there is no sense for conservation without land use for local people (except in the case of sacred sites or species taboos) because they are excluded from their lands and their responsibility for land management.

On the other hand, one of the main criticism of community-based conservation projects from some conservationist practitioners is the inefficiency of this kind of project to reach conservation goals. Conservation and local development goals cannot be reached at the same time because it leads to the dissatisfaction of local people and no significant results in conservation (Marie et al. 2009). Local people are only concerned by development goals and are not really involved in conservation goals, which leads to a loss of local biodiversity (Sanderson & Redford 2003). Moreover, in general, no quantitative evaluation of the effect of the conservation (for instance an increase in wildlife populations) is available in these communities conservation projects (Agrawal & Redford 2006; Horwich & Lyon 2007). In the case of MMT, the starting point was the local ascertainment of the decrease of natural resources and a local will for local development. Bonobo conservation was identified as a means of local development for two reasons: local custom laws protect the species and internationally bonobo are a flagship and an endangered species. The main difficulty at this local scale is governance and the capacity of coordination of actions between each village because there is no eco-guard and the project is based on mutual trust.

This study case could bring new elements in the debate of mixing conservation and local development. Indeed, even if there is no real quantitative evaluation of the protected area yet, scientific collaboration on several sites permits to have baselines of the local situation. The Tayna Reserve is a good example in this way. Indeed, one of the founders was

an ICCN agent and, in 2001 they made transects run to collect mammals' evidence. In 2005 and 2006 they ran the same transects and showed a significant increase in the rate of encounters evidence of gorillas, chimpanzees and elephants (Roe et al. 2009). In the case of MMT, this process takes more time because the local people were not trained and all the process evolved in a collaborative and progressive way. They have a real determination to continue to grow by learning technical guidelines in conservation and at the same time keep their strong bond with local realities and needs. Before considering an increase in biodiversity to evaluate the MMT conservation project, we have to focus first on the stabilization of bonobo population and local development projects to keep the strong link existing between local people and this project.

A new step in the self-determination of local people in DRC?

The self-determination of local people is a critical point in the community-based conservation debate. Indeed, as for the association of conservation and development goals problems, some community conservation projects are not based on local self-determination but are promoted by national or international institutions (through local development means). This study case could be a new step in the self-determination of local people for conservation in DRC. Indeed, with NP there was no consultation of local people, and in Reserves (natural or scientific) there was an important influence of big international NGO or scientific projects with little involvement of local people in the decision-making process (Mehlman 2010; Mukulumanya et al. 2014). In the case of MMT, there were neither scientists nor conservationists at the beginning of the project. Obviously, all partners (fund providers, scientists, collaborators) have had an influence but MMT has kept its specificity and its independence. One of us, the president of the MMT NGO has identified bonobos as a flagship species for both local people (custom laws) and for the international community. Thus, bonobo conservation was used as a motor of development to reach development goals but also to upgrade local customs. Since the beginning of the project, there have been very few conflicts between MMT and local people because they founded MMT themselves and they are very well settled in the area.

The design of the protected area is also an evidence of a new step in self-determination. Indeed, local themselves people have fixed boundaries (as for the Tayna Natural Reserve) and rules inside protected forests. In this habitat conformation, and human presence in savannas, they have created what is the beginning of a protected area network

(with some human activities allowed), linked by corridors. It seems to be a good alternative in this forest-savanna mosaic habitat with an overlap between human and bonobo habitat uses. Finally, they want to maintain their self-determination by the creation of community forest, based on article 22. In case of success of the procedure, local people will really be recognized as responsible in the management and the governance of the local community forests, which would be an important step in the recognition of their self-determination. Obviously, they will always work in collaboration with the Congolese government and the competent institutions (especially ICCN), but with this status, the protected lands will not be categorized as classified forests. Indeed, if local people want to keep a kind of local decision-making for the future of these local community forests, it seems to be the best way. For now, there is no protected forest really managed by local people in DRC (Suderlin et al. 2008) whereas decentralized management is one of the goals of the constitution of DRC (2006). This system of management could permit to return to the traditional system that existed before the colonization and it seems to be an interesting alternative way to manage the fauna and flora biodiversity of the DRC (Roe et al. 2009).

Limits and perspectives

The sustainability of this innovative initiative of bonobo conservation depends on the implication of local people. Thus, changes in local perception and practices about conservation can lead to the failure of this project. On the other hand, even when local people are not included in conservation projects, their acceptance or not of the project has important consequences on the success of the conservation project. In the Luo Scientific Reserve, local people have changed their way of life because of human migration and mixing between ethnic groups. They don't respect the protected areas and there are some conflicts between local people and conservationists/scientists (Idani et al. 2008). Nowadays, we cannot predict the evolution of protected areas in the MMT area but several parameters give us information to assess this evolution. MMT made sensitization for more ten years, and whereas at the beginning some villagers did not believe in the importance of bonobo conservation for their local development, they are now aware that bonobo conservation can lead to a better well-being for the local people. Several local development projects are in process and local people are now convinced by the success of bonobo conservation to help them to reach development goals. There is a strong pride of local people to have succeeded in the first step of this project, they have now credibility and legitimacy in the world of ape conservation and they are invited to present their project in international congresses or workshops. In addition to the

sensitization made by MMT and its partners, local initiatives use traditional music and theater to spread information on bonobo conservation and local traditional custom on bonobo status.

The small scale of the project, with a progressive evolution by trial and error is a positive point for its effectiveness and sustainable success (Horwich & Lyon 2007). Moreover, the internal target motivators for conservation (bonobo as a traditional eating-taboo) is also a positive point for the long-term durability of the project (Souto et al., 2014). In this area, there is collaboration between local people, scientists, conservation and development NGOs. Dialogue between these actors is necessary to adapt strategies according to context evolution (Tewksbury & Wagner 2014). In the next future, eco-tourism will probably begin. The site is probably the best shaped for ecotourism due to its proximity to Kinshasa, and the relative access facility. It is an important project, one of the first goals of the creation of local community forests, and all partners collaborate to avoid disasters like disease transmission from humans to habituated bonobos or destabilization of the area because of differences in benefits redistribution. More and more villages contact MMT to be a part of the project and there is a possibility to create a network of local community protected areas. This would be a very important step for bonobo conservation in this region, where the human presence is important with a fragmented habitat (forest-savanna mosaic). Kawamoto et al. (2013) have shown that bonobo populations from the west of the distribution area were relatively isolated from the central population. Sensitization on large areas could permit to decrease bonobo poaching in the region and broaden the local community forests area network. The most important step for the future is the legalization of protected areas as community forests with the implementation of article 22 of the forestry code. If the procedure succeeds, the process should be facilitated for other villages. Further studies on the consequences of this project are in process to understand how the MMT project modifies local perceptions and practices, and relationships between stakeholders.

CONCLUSION

This case study is an innovative approach for primate conservation in DRC, mixing conservation and local development goals. Local people are at the initiative of the project and the development of partnerships with several institutions has permitted to increase local capacities in management and governance. They have reached a high level in self-determination and are involved in this conservation and development project. This could be established a new balance between development and conservation goals in DRC, based on the implication of local people themselves and the credibility acquired over time face to local,

national and international institutions. For now, the long-term success of the project is not guaranteed, as for all conservation projects, but this is a real hope for bonobo conservation in this region of the distribution area. This initiative has also been taken as an example in other villages and the result could be a network of community conservation forests.

DISCUSSION



Fête de départ à la ferme Mamuene, avril 2013 (©F. Pennec)

Au cours de cette thèse, nous avons étudié comment interagissaient des bonobos, des humains et un habitat dans un socio-écosystème à une échelle locale. Les objectifs, traduits à partir de cette problématique générale, s'inscrivaient dans 4 types d'interactions :

- entre individus humains et bonobos : comment les bonobos répondent au processus d'habituation et en quoi les représentations locales du bonobo peuvent influencer ce processus ?
- entre usages de l'espace par les bonobos et par les humains : quelle est l'écologie alimentaire des bonobos dans un habitat de mosaïque forêt-savane ? Quels usages ont les Batéké des espaces occupés par les bonobos et ces usages influencent-ils la répartition des bonobos dans ces espaces ?
- entre hôtes et parasites : les parasites intestinaux des bonobos en mosaïque forêt-savane sont-ils différents de ceux en forêt continue ? Quels sont les risques de transmission entre populations locales et bonobos ?
- entre Batéké et acteurs de la conservation autour d'un être particulier, le bonobo : comment s'inscrit la dynamique de conservation de Mbou-Mon-Tour dans l'histoire de la conservation en RDC ? Comment les dynamiques de conservation influencent-elles les perceptions et pratiques des populations locales liées aux bonobos et à l'habitat ?

C'est par la mise en place d'une méthodologie clairement interdisciplinaire que nous avons apporté des éléments de réponse à ces questions. En effet, nous avons associé des méthodes de primatologie (habituation, observations *ad libitum*, collectes d'indices indirects), d'écologie (transects, recensement de végétation, caractérisation d'habitats), de parasitologie (microscopie optique, biologie moléculaire) et d'ethnoécologie (entretiens semi-directifs et informels, observation participante). Cette interdisciplinarité nécessite des collaborations, un travail en équipe, mais aussi une ouverture individuelle aux autres disciplines permettant de comprendre, d'interpréter et de prendre du recul sur les résultats issus de méthodologies d'abord éloignées de ma formation initiale.

Si chacune de ces méthodes renvoie principalement à un des objectifs donnant ainsi l'impression que les disciplines ont été sollicitées les unes après les autres avec peu de liens entre elles, la démarche était bel et bien interdisciplinaire. Le dialogue entre ces disciplines a

permis une mise en perspective de l'ensemble des résultats dans une approche de long terme. Leurs confrontations se nourrissent mutuellement donnant à réfléchir et à discuter plus que si elles étaient traitées séparément, par des auteurs différents, offrant ainsi une lecture transversale de la situation.

Dans la discussion générale, nous nous attachons dans un premier temps à mettre en parallèle les principaux résultats de ce travail avec les connaissances actuelles sur les GS en général et les bonobos en particulier, puis nous discutons les différents résultats obtenus dans la perspective de la construction d'un site de long terme, qui pourrait permettre d'apporter des éléments complémentaires indispensables pour mieux comprendre et mieux protéger cette espèce menacée. Enfin, dans une dernière partie, nous présentons les travaux en cours et les perspectives à Manzano et la manière dont ce site s'intègre aux recherches menées au Muséum national d'Histoire naturelle.

I. Contribution aux connaissances sur les bonobos, les grands singes africains et leur conservation

I.1 Une habitude mutuelle

Nous avons montré que les bonobos de Manzano se sont habitués relativement rapidement à la présence humaine (Objectif 1). Nous expliquons cette relative tolérance par le fait que les populations locales ont des représentations des bonobos (interdit alimentaire, malchance) impliquant un évitement des rencontres, les bonobos ayant *a priori* peu d'expériences négatives avec les habitants de la région. De plus, la dynamique de conservation communautaire qui a entraîné la présence de pisteurs pour créer un réseau de pistes et chercher les bonobos et ce, avant le début du processus d'habitude, a pu faciliter elle aussi ce processus. Il existe malheureusement peu de données de comparaison avec d'autres sites d'étude des bonobos, puisque seul un rapport technique sur le site de Lomako analyse l'évolution de l'habitude dans ses toutes premières étapes (les sept premiers mois) (Van Krunkelsven et al. 1999). Au début de la mise en place du site de LuiKotale, les bonobos ne montraient pas de curiosité et cherchaient à éviter d'être observés par les humains (Hohmann & Fruth 2003).

L'habituatation est un processus complexe engageant les deux parties - les observateurs et les primates - dont l'évolution dépend fortement du contexte local. Cette considération est importante car, comme l'a montré Jankowski (2011) avec les babouins :

« Le terrain apparaît donc moins comme un lieu d'observation que de négociations de significations de ce qui est pertinent du point de vue de chacun des acteurs et d'expressions sur la manière dont chacun comprend les objets (physiques et comportementaux) de la situation. »

Elle insiste ainsi sur la relation bilatérale entre observateurs et primates, sur la négociation de l'espace et sur l'habituatation mutuelle. De même, dans leur revue sur le processus d'habituatation des primates, Williamson et Feistner (2003) évoquent l'amélioration de l'efficacité de la recherche et du suivi par les observateurs en même temps que le processus d'habituatation, résultat que nous avons objectivé à Manzano.

Nos résultats comparés à ceux obtenus chez les chimpanzés dans trois sites d'études aux contextes différents suggèrent également une influence de l'espèce cible de l'habituatation. Les bonobos sont plus cohésifs que les chimpanzés ce qui permet de rencontrer plus fréquemment les mêmes individus et diminue probablement la variabilité inter-individuelle de réponse au processus d'habituatation et donc d'accélérer le processus. Chez les gorilles, l'habituatation est un processus très différent. En effet, les gorilles de l'Ouest (*Gorilla gorilla*) mettent en général moins de temps à être habitués que les chimpanzés mais le processus passe par des phases relativement distinctes : fuites, charges des observateurs, habituatation du dos argenté puis habituatation du reste du groupe (Blom et al. 2004 ; Doran-Sheehy et al. 2007). L'organisation sociale centrée autour d'un dos argenté implique de concentrer l'effort d'habituatation d'abord sur cet individu dominant. Les gorilles passant plus de temps au sol que les chimpanzés ou les bonobos (Doran 1997), il est plus difficile de s'approcher et de se faire repérer à bonne distance, l'effet de surprise peut être plus fréquent, bien qu'il puisse être atténué par des claquements de langues réguliers indiquant la présence des observateurs (Williamson & Feistner 2003 ; Blom et al. 2004). Mais dans le cas des gorilles, certaines alternatives à l'habituatation existent. En effet, l'organisation sociale des gorilles permet l'utilisation d'un même espace par plusieurs groupes. Dans certains habitats, la présence de clairières (salines) peut rassembler plusieurs dizaines d'individus (certains en groupes et d'autres seuls) venant se nourrir d'herbes riches en minéraux (Magliocca et al. 2002). Dans

ce cas, une plateforme d'observation, comme cela a été fait dans plusieurs clairières du parc national d'Odzala (République du Congo), permet de faire des études précises sur la démographie des gorilles, les malformations ou certaines lésions, les relations sociales... (e.g. Magliocca et al. 1999 ; Parnell 2002 ; Gatti et al. 2004 ; Levréro et al. 2007). Dans la plupart des sites d'études de chimpanzés et de bonobos, ce type d'alternatives à l'habituation n'existe pas.

Il est probable que de moins en moins de nouvelles communautés ou de groupes de grands singes africains soient habitués aux observateurs en raison des risques que comporte ce processus (Butynski 2001 ; Goldsmith 2005). Il est primordial de valoriser les sites déjà existants. En revanche, il semble nécessaire que tout nouveau processus d'habituation soit réalisé avec des scientifiques et analysé en produisant des données permettant de mieux saisir les influences du socio-écosystème dans l'évolution du processus et d'estimer par exemple si le contexte local a plus d'influence que l'espèce dans les différences d'habituation des sites de chimpanzés et de bonobos. En effet, alors que l'habituation est fréquemment utilisée seulement comme un outil, nous avons montré en quoi l'évolution de ce processus permettait de mieux comprendre comment les deux espèces (ici bonobos et humains) interagissaient. Comme l'expliquait Jankowski (2010) :

« Fondé sur une relation, le processus d'habituation peut-il toujours être considéré comme une méthode ? Selon nous, celui-ci doit être envisagé comme une méthode expérimentale qui repose non pas sur des expériences, mais sur l'expérience en situation. [...] La particularité de cette méthode est qu'elle est aussi génératrice de savoirs, elle n'en est pas juste le support ou un moyen d'y accéder par déduction. »

L'habituation relativement rapide des bonobos de Manzano nous a permis non seulement de mieux comprendre la relation entre humains et bonobos dans cet écosystème particulier mais aussi d'obtenir des résultats importants concernant l'écologie alimentaire des bonobos dans ce type d'habitat.

I.2 Une plasticité du régime alimentaire des bonobos

Les résultats d'écologie alimentaire des bonobos de Manzano associant liste alimentaire, détermination d'aliments de base et d'un aliment de réserve sur la période d'étude donnent des premiers éléments sur la plasticité alimentaire des bonobos (Objectif 2). En effet, alors

que ce site est le plus récent (donc avec moins de recul et moins de déterminations botaniques complètes), Manzano est le site (encore en activité) où la diversité des familles botaniques représentées dans le régime alimentaire répertorié des bonobos est la plus grande. L'efficacité du travail effectué est probablement due aux collaborations au sein de l'UMR (F. Pennec et A. Hladik) et avec un botaniste de l'Université de Kinshasa (Pr C. Lubini). Dans le même temps, la comparaison des familles et des genres botaniques alimentaires entre les principaux sites de bonobos (Manzano, Wamba, Lomako, LuiKotale) indique qu'en moyenne, le pourcentage de chevauchement entre deux sites est de 48 % pour les familles ($n=10$, 38-56, $SD=5,5$) et de 31 % pour les genres ($n=10$, 26-38, $SD=3,7$), sans qu'il y ait de corrélation avec la distance géographique entre les sites (ni pour les familles ni pour les genres). Ceci nous donne des premiers indices sur la diversité des plantes consommées par les bonobos et sur la variabilité des régimes alimentaires entre les sites d'étude, indépendamment de leur distance. Parmi les quatre espèces servant d'aliments de base identifiées à Manzano, deux sont communes avec Lomako (Marantacées), une l'est avec Wamba (*Musanga cecropioides*) et la dernière l'est avec LuiKotale (jeunes feuilles de *Dialium*) (Kuroda 1979 ; Badrian & Malenky 1984 ; Beaune et al. 2013b). A une échelle plus grande (*fine scale*), la comparaison de trois communautés de chimpanzés voisines dans le Parc national de Kibale (distantes de 9 à 17 km) indique une variabilité de la disponibilité alimentaire et des différences dans le régime alimentaire des chimpanzés (Bortolamiol et al. 2014).

Nous avons également utilisé une typologie particulière des fruits basée sur le type de tissu consommable par les primates : fruits à pulpe molle, à pulpe fibreuse, arilles et graines. Cette approche nous a permis de distinguer les types de fruits en fonction de leur teneur en eau et en fibres (estimée par observation macroscopique). Comme pour les chimpanzés, les fruits sont considérés comme les aliments préférés des bonobos (Sabater Pi & Veà 1994 ; Wrangham et al. 1996 ; Conklin-Brittain et al. 2001 ; Yamakoshi 2004 ; Harrison & Marshall 2011). Mais, il semble intéressant de distinguer les types de fruits autrement que par le seul adjectif de pulpeux (*fleshy*). Ainsi, nous avons considéré que les aliments préférés des bonobos étaient les fruits à pulpe molle. En utilisant cette typologie, nous avons mis en évidence, pour la première fois, le rôle d'aliment de réserve (*filler fallback food*) du fruit (à pulpe fibreuse) de *Klainedoxa gabonensis*. Cette espèce est également consommée à LuiKotale (Beaune et al. 2013a) et à Lomako (Badrian & Malenky 1984) sans que l'on ait d'information sur les fréquences et les quantités consommées en fonction de la disponibilité alimentaire en fruits. A LuiKotale, *K. gabonensis* est présente en plus faible densité (2

arbres/ha, Beaune et al. 2013d) par rapport à Manzano (3,78 arbres/ha). Cette espèce est connue pour être utilisée comme aliment de réserve dans certains sites d'études des chimpanzés et des gorilles (Tutin et al. 1991 ; Tutin & Fernandez 1993 ; Nishihara 1995 ; Kuroda et al. 1996 ; Doran et al. 2002 ; Morgan et al. 2006 ; Takenoshita et al. 2008).

Enfin, l'espèce la plus représentée à Manzano est *Pentaclethra eetveldeana*, une espèce pionnière souvent présente en lisière et dont les graines, les fleurs et les jeunes feuilles sont consommées par les bonobos. Cette espèce n'avait pas été relevée lors des caractérisations des pistes (car non considérée comme une espèce fréquemment consommée à cette période), mais les résultats issus des parcelles de recensements (non détaillés ici) indiquent qu'elle est présente dans tous les types d'habitats. Cette espèce est localement connue pour être celle qui recolonise la savane (les gousses « explosent » envoyant les graines à plusieurs mètres, favorisant ainsi l'avancée du front forestier sur la savane). Dans cette région, la dynamique forêt-savane semble assez rapide, il existe des zones appelées *manke* où en l'espace de quelques dizaines d'années deux poches de forêts séparées par de la savane se rejoignent. Mais cette dynamique semble fortement influencée par les activités humaines, avec une stagnation ou un recul du front forestier à proximité des zones de cultures et une avancée de la forêt dans les zones sans cultures. Il existe également des mots en kitéké désignant des savanes incluses dans la forêt (*ebali*) et des petites poches de forêt en savane où il n'y a pas de ruisseau (*ecia*) (Narat 2011). A long terme, il serait intéressant d'étudier comment les bonobos réagissent à ces évolutions de l'habitat et comment les frontières de leur territoire changent ou non. Hashimoto et al. (1998), ont montré que les domaines vitaux de deux communautés de bonobos à Wamba changeaient d'année en année, probablement en raison des relations entre communautés. Mais à plus long terme, dans un habitat fragmenté comme à Manzano, le domaine vital pourrait aussi évoluer en fonction des changements de conformation de l'habitat.

A Wamba, après 20 ans d'étude de terrain, les données collectées indiquaient que les bonobos consommaient environ 27,8 % des espèces présentes (n=510) (Idani et al. 1994). A Manzano, les données actuelles indiquent que les bonobos consomment 37,8 % des espèces connues (n=283), incluant les recensements de végétation et les échantillons d'herbiers collectés *ad libitum*. En raison de la sous-estimation probable du nombre d'espèces présentes et consommées (encore de nombreuses espèces non identifiées), seules les données de long terme nous permettront de comparer la proportion des espèces consommées par les bonobos

(parmi celles présentes) avec les données de Wamba, et de vérifier si, comme la tendance actuelle l'indique, les bonobos de Manzano exploitent une plus grande proportion des espèces végétales présentes.

Ces données sont encore préliminaires mais vont dans le sens d'une plasticité alimentaire des bonobos, une capacité d'adaptation à des habitats de mosaïque et fragmentés où des espèces pionnières, résultant de la dynamique de l'habitat (forêt-savane, agriculture itinérante), sont largement représentées.

Nos résultats enrichissent ainsi les études plus générales sur l'écologie alimentaire chez les primates non humains et notamment celles concernant les aliments de base et ceux de réserve considérés comme nécessitant des adaptations particulières (comportementales ou anatomiques) (e.g. Marshall & Wrangham 2007 ; Lambert 2007 ; Marshall et al. 2009). A terme, la comparaison des régimes alimentaires des communautés de bonobos de cette région vivant dans des milieux aux degrés d'anthropisation différents serait aussi intéressante pour mieux évaluer la réponse des bonobos à cette anthropisation du milieu du point de vue de leur alimentation, comme cela a été fait par exemple chez les magots (*Macacus sylvanus*) (Ménard et al. 2014b).

Nous suggérons également que les stratégies alimentaires influencent l'évolution des microbiomes intestinaux. En effet, la comparaison de la charge infectante de *Troglodytella* sp. - cilié connu pour participer à la fermentation des fibres (Profousová et al. 2011) - des bonobos de Manzano avec celles des chimpanzés de Kanyawara (Parc national de Kibale, Ouganda) et des gorilles de Bai Hokou (Parc national Dzanga-Sangha, République Centrafricaine) (données issues de Masi et al. 2012a) indiquent que les bonobos ont la plus forte charge parasitaire en *Troglodytella* suivis par les chimpanzés et les gorilles (Tableau 8). Il pourrait alors apparaître un gradient entre consommation d'éléments fibreux, anatomie digestive et activité de fermentation de la flore intestinale (Tableau 9).

Tableau 8 : Nombre moyen de *Troglodytella* sp. par gramme de fèces chez les chimpanzés, les gorilles et les bonobos et différences interspécifiques (pairwise t test : p-value ajustée avec correction de Bonferroni).

	Charge moyenne +/- écart-type	Chimpanzés	Bonobos
Chimpanzés* (n=205)	2487 +/- SD =5463		
Bonobos (n=273)	4491 +/- SD=6668	0,00014	
Gorilles* (n=179)	216 +/- SD=1034	9,6e-05	9,2e-16

* Données issues de Masi et al. 2012a.

Tableau 9 : Comparaison des consommations de fibres, de l'anatomie digestive et de la charge en *Troglodytella* sp. entre chimpanzés, bonobos et gorilles.

	Chimpanzés	Bonobos	Gorilles des plaines
Proportion de parties végétales dans le régime alimentaire	+	++	+++
Adaptation du tractus digestif à la fermentation de fibre	+	+	+++
Charge moyenne en <i>Troglodytella</i> sp.	++	+++	+

Il ne s'agit que d'une hypothèse, mais il semble important de considérer également les capacités de digestion à partir de la composition de la flore intestinale et d'élargir l'approche intégrative en écologie alimentaire à ce type de paramètres, notamment pour les comparaisons interspécifiques.

I.3 Un espace partagé par les bonobos et les hommes

Les premiers résultats indiquent que les bonobos et les humains utilisent un même espace en évitant les rencontres directes (Objectif 3). Cet évitement des bonobos par les humains a également été décrit dans le Parc national de la Salonga à proximité des villages Iyaelimas (Thompson et al. 2008).

Les bonobos évitent aussi les rencontres directes avec les humains. Les deux observations ponctuelles de réponse des bonobos à des sons humains ont été légèrement différentes. Ils se sont déplacés par les arbres sans cris lorsqu'ils ont entendu deux femmes qui parlaient pendant qu'elles cueillaient des feuilles de Marantacées, alors qu'ils sont descendus au sol et qu'il y a eu des cris lorsqu'ils ont entendu les six pisteurs qui étaient en train de faire une nouvelle piste (et coupait certains petits arbres à la machette). Dans les deux cas, ils se sont déplacés vers la direction opposée aux humains. Aussi, l'épisode de la traversée de la route indique que la modification de la stratégie de traversée (par le sol puis par les arbres) est probablement due au passage d'un humain à vélo. Ainsi, même à l'échelle d'activités humaines traditionnelles (cueillette) ou peu invasives (création de piste), il semble y avoir une différence de réponse des bonobos en fonction de la nature et de l'intensité de ces activités, comme cela pourrait être le cas avec les zones de culture.

L'agriculture sur brûlis, lorsqu'elle est pratiquée de manière traditionnelle pourrait favoriser la régénération d'espèces alimentaires de base des bonobos (cf chapitre 2). Certaines activités humaines pourraient ainsi contribuer au maintien d'espèces utiles aux bonobos, comme cela a été suggéré à Wamba, où des espèces alimentaires disponibles toute l'année sont présentes dans les jachères (Idani et al. 1994). Toutefois, lorsque l'agriculture itinérante sur brûlis est beaucoup plus intense (augmentation des surfaces, diminution des temps de jachères), elle peut avoir un effet négatif sur la présence des grands singes. Bien que les informations soient encore préliminaires, il est possible que les bonobos soient aujourd'hui peu nombreux dans la forêt de Lefiri en raison de la proximité au village d'Embirima (chasse plus intense, champs plus nombreux). Mais il est également possible que cela soit dû à une différence de disponibilité alimentaire et de conformation de l'habitat.

Il semble que l'exploitation forestière ait eu un impact sur la répartition des bonobos, ces derniers n'ayant pas fréquenté la zone exploitée pendant plusieurs mois après le départ de la société forestière. La réponse des primates à l'exploitation forestière varie en fonction de leur degré de territorialité et du type d'exploitation. A Budongo (Ouganda), Plumptre & Reynolds (1994) ont montré que la densité en chimpanzés (ainsi qu'en colobes, babouins et cercopithèques) n'était pas affectée par les activités d'exploitation forestière de cette zone. En revanche, à La Lopé (Gabon), White & Tutin (2001) ont mis en évidence que la densité en chimpanzés diminuait rapidement après le début de l'exploitation forestière contrairement à celle des gorilles. Ces auteurs suggèrent que ces différences de réponse au stress engendré par

l'exploitation forestière sont dues à des différences d'organisation sociale : d'une part les chimpanzés sont plus territoriaux que les gorilles, le déplacement d'une communauté pouvant entraîner des conflits inter-communautés, d'autre part les groupes de gorilles de l'Ouest étant structurés autour d'un mâle dominant, protecteur, celui-ci pourrait diminuer le stress chez les individus du groupe. Ils suggèrent que la différence de résultats avec l'étude menée à Budongo est due à une différence de surface exploitée. Alors que dans le cas de Budongo, les surfaces exploitées étaient de l'ordre de 4-10 km², plus petites que le domaine vital des chimpanzés de Budongo (15-20 km²), à La Lopé, le front d'exploitation avançait de manière continue sur environ 5-10 km et les perturbations sonores engendrées étaient audibles à plus de 5 km (White & Tutin 2001). Dans le cas des bonobos de Manzano, la surface exploitée dans la partie de forêt de Nzi-a-Nzi était d'environ 2 km² et située à la périphérie du domaine vital estimé des bonobos (Figure 1, carte amovible). Ainsi, comme à La Lopé, les perturbations sonores engendrées par cette exploitation pourraient être à l'origine de l'absence des bonobos dans cette zone pendant plusieurs mois. En revanche, ce résultat n'est que préliminaire car le domaine vital des bonobos n'est qu'estimé et il est possible que cette partie de forêt soit peu utilisée par les bonobos, indépendamment de l'exploitation forestière.

A partir de ces premiers résultats, nous avons montré que les humains et les bonobos pouvaient utiliser le même espace (jusqu'à un certain seuil d'activités humaines) mais évitaient de se rencontrer directement. C'est en raison de cette proximité géographique (et phylogénétique) que nous avons ensuite étudié les risques de transmissions parasitaires entre les deux espèces.

I.4 Relations hôte-parasites et risques de transmissions parasitaires bonobos-humains

Contrairement aux différences d'infections en helminthes intestinaux mises en évidence entre chimpanzés de savane et chimpanzés de forêt (Kalousová et al. 2014), nos résultats de parasitologie suggèrent que les variations entre communautés de bonobos voisines et vivant dans un habitat similaire sont plus importantes que celles entre communautés vivant en habitat de mosaïque forêt-savane et celles vivant en habitat de forêt continue.

De plus, les premiers résultats concernant la saisonnalité des infections et les consommations de feuilles rugueuses de *Manniophyton fulvum* indiquent une charge parasitaire plus élevée pendant la période de raréfaction des fruits à pulpe molle. Ceci met en évidence l'intérêt

d'associer écologie alimentaire et parasitologie notamment pour étudier la zoopharmacognosie (Huffman et al. 1997 ; Krief 2006 ; Krief et al. 2004b, 2005a, 2006, 2008 ; Masi et al. 2012b).

Nous n'avons pas mis en évidence de transmission fréquente de parasites intestinaux entre humains et bonobos (Objectif 4) bien que plusieurs des helminthes retrouvés présentent un risque sanitaire pour les bonobos (*Necator americanus*, *Ascaris lumbricoides*) ou les humains (*Oesophagostomum stephanostomum*, *Necator* sp., *Strongyloides fuelleburni*). Cette étude alimente de manière significative les connaissances actuelles sur les relations hôtes-parasites chez les bonobos en milieu naturel en apportant des données de base dans un site d'étude au contexte particulier. Dans la zone du Parc national de Kibale en Ouganda, la densité de population humaine est très élevée - jusqu'à 335 hab./km² (Hartter 2010) - mais la protection est totale avec une interdiction pour les populations locales de pénétrer dans la forêt. Pourtant, des helminthes normalement retrouvés chez les primates ont été retrouvés chez des humains (*O. stephanostomum*, Guillot et al. 2012) et inversement (*O. bifurcum*, *A. lumbricoides*, Dupain et al. 2009 ; Krief et al. 2010). Les contacts entre chimpanzés et humains sont majoritairement concentrés aux lisières du parc : les chimpanzés viennent piller des champs de maïs principalement (Krief et al. 2014) et les humains protègent leurs champs en les gardant jour et nuit avant la période de récolte (Cibot, com. pers.). Ainsi, il y a un chevauchement de l'utilisation d'un espace restreint dans une même période entre chimpanzés et humains. Ceci pourrait favoriser les transmissions zoonotiques.

A Manzano, la densité humaine est 60 fois plus faible (<5 hab./km²), mais des activités humaines quotidiennes plus ou moins autorisées ont lieu en forêt (cueillette, champs, pêche, chasse...) et se répartissent sur l'ensemble de la forêt (cf Figure 6, p. 65). De plus, les bonobos et les humains s'évitent mutuellement, même si lorsque les activités humaines ne sont pas très invasives ils partagent un territoire commun. Ce contexte pourrait diminuer le risque de transmission parasitaire. Il serait intéressant d'analyser comment une stratégie de conservation (interdiction stricte vs contrôle des activités) pourrait influencer les risques de transmissions zoonotiques.

L'aspect zoonotique a été abordé avec une approche parasitaire simple à mettre en œuvre et permettant d'avoir des informations sur les interactions sanitaires humains-bonobos à moyen terme. En revanche, comme cela est précisé dans le chapitre 3, les parasites ne constituent pas

la menace principale pour les grands singes. Actuellement, l'épidémie d'Ebola sévissant en Afrique de l'Ouest et celle, plus restreinte pour l'instant, sévissant au Nord de la RDC constituent des menaces majeures. Le virus Ebola a déjà conduit à des diminutions importantes de populations de chimpanzés et de gorilles mais n'a jamais été déclaré sur l'aire de répartition des bonobos jusqu'à présent (Formenty et al. 1999 ; Walsh et al. 2003 ; Huijbregts et al. 2003 ; Bermejo et al. 2006 ; Caillaud et al. 2006). Dans la communauté de Mpelu (Figure 1, carte amovible), site faisant partie du réseau de MMT où l'habituación est mise en œuvre par le WWF depuis 2006, une épizootie respiratoire a eu lieu dans le premier semestre 2014. En juin, des villageois nous ont informés que quatre bonobos de cette communauté étaient décédés, ce qui nous a été confirmé par les membres de MMT (Bokika, com. pers.). Malgré nos demandes répétées, nous n'avons pas pu obtenir d'information de la part du WWF avant le mois d'octobre 2014. Il semble qu'un virus respiratoire humain soit à l'origine de cette épizootie (O. Haggis, com. pers.). A Gombe et à Mahale (Tanzanie), plusieurs épizooties respiratoires ont eu lieu, causant la mort de plusieurs dizaines de chimpanzés, sans pouvoir avoir de chiffres précis (*e.g.* Kaur et al. 2008 ; Lonsdorf et al. 2006, 2011). Dans le cas de Mahale, un métapneumovirus (proche d'une souche humaine) a été retrouvé chez un jeune chimpanzé décédé.

La réponse tardive du WWF pose un problème épidémiologique : il est indispensable de communiquer au minimum avec les parties prenantes localement sur ce genre d'évènements engageant la survie des populations étudiées. En effet, nous habitons des bonobos à seulement 15 km du lieu où les bonobos ont été retrouvés morts et il nous est indispensable de diminuer le risque de transmission zoonotique au maximum, ce qui implique de diffuser le mieux possible les informations sur le sujet, d'autant plus lorsqu'une épizootie se déclare et provoque la mort de plusieurs individus. Quelques soient les acteurs présents, il est primordial de construire un réseau de surveillance et d'alerte permettant de limiter l'impact de ce type d'évènements aussi bien pour les communautés de bonobos que les populations locales humaines. Une meilleure compréhension de la dynamique de conservation et des différents acteurs présents est indispensable pour favoriser ce type de réseau.

Cet événement illustre parfaitement le risque sanitaire lié à l'habituación et l'importance de former le mieux possible les observateurs au contact des bonobos à ne laisser aucun déchet en forêt et à respecter strictement les règles sanitaires de base. Malgré toutes les précautions prises, le risque est toujours présent. Il est donc primordial de bien déterminer pourquoi une

communauté de grands singes est habituée, dans quel contexte, et d'assurer un suivi de long terme sanitaire, comportemental et écologique. Une communauté habituée doit permettre de mieux comprendre et de mieux protéger l'espèce et être valorisée par des publications scientifiques, une diffusion des connaissances acquises permettant une sensibilisation locale, nationale et internationale et éventuellement de l'éco-tourisme pouvant être source de retombées économiques directes (frais de participation à la conservation) ou indirectes (création d'emplois).

I.5 Conservation des grands singes : pas de modèle global, des spécificités locales

La compréhension des dynamiques de conservation est un sujet complexe mobilisant différentes disciplines : ethnoécologie, anthropologie de la conservation, *political ecology*, socio-économie, etc. De nombreux auteurs ont étudié le fossé entre théorie et pratique existant dans les programmes dits de conservation communautaire, restant souvent des mécanismes *top-down* où les populations locales sont au mieux consultées mais n'interviennent pas réellement dans le processus décisionnel et la gouvernance. Par exemple, l'emprise du WWF à toutes les échelles au Cameroun a bien été montrée par Robillard (2010).

A travers l'histoire de MMT, nous avons montré en quoi cette initiative apparaissait comme novatrice (Objectif 5a), non pas au sens d'un modèle répliquable mais dans les étapes et le processus profondément ancrés dans des spécificités locales (interdit alimentaire, constat local de diminution des ressources et rôle clé d'un membre de la communauté, J.C. Bokika). MMT utilise la conservation des bonobos pour revaloriser les coutumes traditionnelles et rendre la zone attractive pour les bailleurs de fonds permettant de mettre en place des projets de développement locaux. Il s'agit de la seule initiative de conservation communautaire des bonobos sans lien au départ avec une ONG internationale ou un programme scientifique. En effet, bien que le WWF soit présent, MMT n'en dépend pas et il est arrivé près de huit ans après la création de l'ONG locale et quatre ans après la création de la première forêt communautaire.

Plus largement, ce type d'initiatives de conservation est rare et met en avant l'intérêt d'apporter de la souplesse dans les modèles de conservation et les modes d'action qui obéissent à des « procédures standardisées qui fonctionnent partout dans le monde » comme

me l'expliquait un responsable du WWF en 2011. C'est justement cette approche standardisée qui empêche de réellement soutenir des projets différents impliquant une vision, une organisation et des objectifs différents. Comment être convaincu qu'en établissant des procédures d'actions à l'échelle internationale, tout se passera bien au niveau local ?

Lorsqu'un projet intéressant devient crédible ou a du potentiel, il risque d'être totalement intégré par une des ONG de conservation et de n'avoir plus aucune autonomie. MMT (sous l'impulsion de J.C. Bokika) a su résister et maintenir son rôle majeur d'ONG locale qui connaît et comprend réellement les perceptions et les attentes des populations locales en étant un acteur privilégié pour échanger avec ces populations. Le rôle de J.C. Bokika est central car il a maintenu des liens forts avec sa région d'origine tout en étant intégré dans le réseau social national et de Kinshasa. Ses connaissances juridiques ont été un atout pour sensibiliser la population aux lois nationales et il s'est ouvert à d'autres champs de connaissances en lien avec la protection de la biodiversité, le développement local et l'écotourisme. Il est un médiateur entre les différentes parties.

L'exemple de MMT nous permet de mettre en avant la difficulté d'être réellement soutenue par les ONG de conservation lorsqu'on est une ONG locale souhaitant contribuer au développement d'un territoire. L'argument financier est souvent mis en avant pour inciter les ONG à déléguer leurs projets et malgré les discours, être soutenue par une ONG internationale est souvent synonyme de chaperonnage ou d'appropriation du projet par cette dernière, l'organisation locale de départ étant alors considérée comme un partenaire local, prestataire de service.

Le projet porté par MMT met en évidence la possibilité de faire co-exister humains et bonobos, ou plus largement humains et grands singes dans un contexte différent des aires protégées strictes, avec une gestion locale (définition de règles et de limites des forêts protégées, mise en place d'activités alternatives...). Ici apparaît alors un nouveau statut en RDC : forêt des communautés locales. Ce statut juridique permet aux populations de gérer un espace forestier, au départ pensé pour l'exploitation forestière locale et il est maintenant possible de l'utiliser pour la conservation communautaire. L'aire n'est pas une zone de conservation au sens national (gérée par l'Institut Congolais pour la Conservation de la Nature) mais est une aire gérée par les villageois qui ont au préalable déterminé les règles et les limites en vigueur dans ces forêts des communautés locales. Ici, la conservation se pense

village par village et MMT, acteur local par excellence, permet de fédérer, de conseiller et d'accompagner ces initiatives. Dans la zone de MMT, les bonobos ne sont ni dans ni en dehors des zones protégées mais dans un espace au statut hybride. Mais, si les savoirs et les pratiques associés aux bonobos et à la forêt ont été une des bases de la construction des forêts des communautés locales, en retour cette dynamique de conservation influence ces savoirs et ces pratiques, le bonobo devenant un moteur de développement local après avoir été « endetté » auprès des humains.

II. Manzano : un nouveau site de recherche de long terme sur les bonobos

II.1 Une thèse en forme de point de départ d'une étude de long terme

Dès mon premier voyage à MMT en 2008 (dans la ferme MMT près du village de Nkala), j'ai ressenti le potentiel important de la zone en terme de recherche et de conservation des bonobos mais n'ayant ni expérience ni points de comparaison, il était difficile d'avoir une vision claire. C'est grâce à ma rencontre avec Sabrina Krief qu'a débuté l'étude pilote (2010-2011) me permettant d'étendre ma formation en médecine vétérinaire grâce à un master d'ethnoécologie, avant de poursuivre en thèse universitaire où son expérience d'étude des chimpanzés en milieu naturel a été primordiale dans la co-direction de ce travail. Le soutien du laboratoire a aussi été essentiel dans ce projet, notamment en proposant qu'une de ses membres ayant des compétences en botanique (F. Pennec) s'y engage. En nous lançant dans l'habituatation des bonobos, en parallèle de celle menée sur les chimpanzés de Sebitoli en Ouganda (*Chimpanzee Sebitoli Project*), il y avait dès le début une volonté de mettre en place deux sites de long terme autour de deux espèces de grands singes africains appartenant au même genre, soumise à une remise en question à chaque mission : est-ce que les conditions sont réunies pour que l'on puisse continuer l'habituatation ?

Cette thèse s'est construite autour de cette volonté de mener une approche de long terme. Trois ans de doctorat ne permettent pas de faire une étude de long terme lorsqu'il faut démarrer à partir de l'habituatation des bonobos et des connaissances de base sur la forêt, en revanche cela permet d'évaluer la possibilité d'en faire un réel site de long terme. En plus des résultats apportés permettant d'enrichir les connaissances sur l'habituatation, l'écologie alimentaire, la parasitologie et la conservation des bonobos - et donc d'alimenter aussi les comparaisons à l'échelle entre grands singes africains - cette thèse constitue une étude

intégrée à un socio-écosystème, à l'échelle d'un site d'étude permettant d'évaluer son potentiel de long terme.

La mise en place d'un tel site nécessite des conditions particulières. Le premier site de long terme de bonobos (Wamba) a été choisi en fonction des critères exprimés par Toshisada Nishida, le premier primatologue à avoir étudié les bonobos en milieu naturel (Kano 1992 : p. 36) : abondance des bonobos, faible perturbation humaine et interdit alimentaire local, accessibilité. De même, Lomako (Kano 1992) et LuiKotale (Hohman & Fruth 2003) ont été créés après qu'une grande région a été prospectée pour établir un site de long terme éloigné des activités humaines. Hohmann et Fruth (2003) ont également mis en avant l'importance du statut de protection dans le choix du site, le Parc national de la Salonga étant le seul parc national abritant des bonobos.

Ici l'approche est différente puisque c'est par la collaboration à un projet de conservation communautaire existant et cherchant des partenaires que le projet scientifique a débuté après une première rencontre effectuée dans le cadre d'un soutien aux actions de conservation de MMT. De plus, le contexte scientifique était dès le début très intéressant avec une population de bonobos dans une zone à la périphérie de l'aire de répartition, longtemps considérée comme n'abritant pas de bonobos, avec un habitat de mosaïque forêt-savane, original pour l'espèce.

En croisant les résultats obtenus dans cette thèse, issus de différentes disciplines, nous pouvons maintenant évaluer la possibilité de faire de Manzano un site de long terme sur la base des critères de Nishida (Kano 1992) associés à celui de la conservation (Hohman & Fruth 2003) :

1) Abondance des bonobos

Les études de densité estiment de 0,5 (Sercks et al. 2014) à 2,2 ind./km² (Inogwabini et al., 2008). Il semble surtout qu'il y ait une hétérogénéité dans la densité en bonobos. Dans la forêt d'étude, nous estimons la taille de la communauté à 25-30 individus, avec une densité d'environ 1 ind./km². Le nombre minimum de bonobos dans la région est de 1000 (UICN/ICCN 2012). L'abondance des bonobos dans ce site permet de les trouver relativement facilement et il serait très intéressant à moyen terme de mieux comprendre l'hétérogénéité de répartition des communautés dans les différentes poches de forêt.

2) Faible perturbation humaine et interdit alimentaire

L'interdit alimentaire a été revalorisé par le travail de MMT et le braconnage semble faible dans la zone. Concernant la perturbation humaine, il existe des activités humaines traditionnelles mais grâce à l'initiative de conservation communautaire l'exploitation forestière est refusée par les chefs de village dans les forêts protégées et des activités alternatives de subsistance et de commerce ont été initiées pour limiter les surfaces défrichées (augmentant en raison de la forte demande de Kinshasa et Brazzaville) et l'utilisation de pièges non sélectifs. La présence de l'interdit alimentaire est importante pour favoriser la survie à long terme de cette population mais aussi pour étudier l'évolution des représentations qu'ont les populations locales des bonobos et de leur conservation. La présence d'activités humaines de natures diverses permet aussi de mieux comprendre comment ces activités influencent la répartition des bonobos dans l'habitat, la régénération ou la dégradation de l'habitat.

3) Accessibilité

Il s'agit du site d'étude des bonobos le plus accessible, à seulement 300 km de Kinshasa et 15 km du fleuve Congo. Il est possible de s'y rendre par voie fluviale (2 j de pirogue motorisée à la montée, 1 jour à la descente) ou d'affréter un avion de tourisme (1h de vol depuis Kinshasa). Sur place, il est possible de se déplacer facilement en moto et en vélo, un marché a également lieu tous les 15 jours à Tshumbiri (ville fluviale) permettant d'acheter de la nourriture mais aussi certains équipements de base. Cette accessibilité est un avantage important pour les chercheurs et entraîne dans le même temps des perturbations potentiellement fortes en raison de la demande en produits agricoles et forestiers provenant de Kinshasa et Brazzaville. Ces interactions entre demandes des deux capitales et place de la conservation communautaire locale dans la gestion de l'espace sont très intéressantes à étudier à long terme.

4) Statut de conservation

Comme nous l'avons montré dans le quatrième chapitre, la dynamique de conservation dans la zone est originale, insufflée par l'ONG locale dans le but de favoriser des programmes de développement local et de renforcer les valeurs traditionnelles liées aux bonobos. L'avantage de cette initiative est qu'elle est portée par les populations locales. La récente signature du décret d'application permettant la création de forêt des communautés locales (article 22 du code forestier) devrait permettre aux villages impliqués d'officialiser auprès de l'Etat le statut

de ces forêts destinées à la conservation et dont la gestion se fait par les populations locales. Nous ne pouvons pas prévoir comment va évoluer ce projet mais le niveau de conservation est compatible avec le site de long terme.

En plus de ces paramètres permettant d'évaluer les caractéristiques du site d'étude pour en faire un site de long terme, nous disposons également des premières données sur le statut de santé des bonobos de Manzano. Le cortège d'helminthes intestinaux observés dans cette communauté est proche de ceux observés à Wamba et Lomako et aucune épidémie de toux ou de diarrhée n'a été observée pendant la période d'étude, pouvant indiquer un statut immunitaire satisfaisant et non différent de celui des bonobos de Wamba et de Lomako. Nous n'avons pas mis en évidence de transmission fréquente de parasites intestinaux entre humains et bonobos ce qui peut être interprété comme une faible perturbation humaine (Mudakikwa et al. 1998). Quant à l'épizootie respiratoire de Mpelu, conduisant à la mort de quatre bonobos, elle doit être rattachée à un risque sanitaire contextuel (le processus d'habituation) et non structurel. Ces résultats nous permettent ainsi de considérer, dans une première approximation, que le site n'est pas un lieu de circulation fréquente de maladies entre bonobos et humains, mais qu'il faut rester très vigilant sur les risques liés au processus d'habituation.

Le statut particulier des bonobos dans la zone de Mbou-Mon-Tour montre que si l'homme est la cause des principales menaces pesant sur les grands singes, il fait aussi partie des solutions. Etudier comment les grands singes sont capables de s'adapter ou plus précisément étudier leur résilience - au sens de *ecological resilience* (Walker et al. 2004) - aux perturbations (d'origine anthropique ou non) permet de mieux adapter les stratégies de conservation :

- en étudiant et en prenant en compte l'effet des activités humaines plutôt que de les éviter,
- en croisant des résultats issus de la même espèce vivant dans des habitats différents ,
- en assurant un suivi de long terme favorisant l'obtention de données de base qui peuvent servir de référence en cas de perturbations fortes (conflits, épidémies...).

Idani et al. (2008) mettaient en avant la proximité entre chercheurs et villageois et les bonnes relations entretenues depuis le début permettant d'assurer une certaine stabilité. Dès le départ, nous avons eu la même approche en collaborant avec l'ONG locale, en cherchant à mieux comprendre les perceptions et les pratiques locales, en employant des villageois et en

participant à la vie quotidienne sur place. Cet aspect peut paraître anodin mais il met en avant toute l'importance de l'attitude du chercheur sur place qui peut influencer fortement la stabilité du site de recherche à long terme.

Parmi les sites de long terme d'étude des chimpanzés, le site de Bossou (Guinée) a la particularité d'être dans une poche de forêt abritant une petite communauté de chimpanzés et très proche des populations locales (e.g. Matsuzawa 2011). De plus, en raison de leur isolement, un corridor écologique (*Green Corridor Project*⁴) est en cours de réalisation pour relier Bossou au Mont Nimba qui abrite d'autres communautés de chimpanzés. Manzano peut avoir ce rôle pour les bonobos : mieux comprendre comment les bonobos s'adaptent à un habitat restreint, avec des activités humaines proches. Dans le cas de Manzano, nous ne savons pas encore si la conformation de l'habitat a une influence sur les migrations des femelles et la diversité génétique, mais un projet est en cours de construction pour l'étudier. A terme, il sera primordial de savoir si les bonobos de la zone sont isolés des autres populations à une échelle locale et régionale.

II.2 Manzano aujourd'hui et demain

II.2.1 Une équipe locale et des protocoles de long terme

A l'heure actuelle, deux assistants de terrain poursuivent la collecte des données de long terme : habitation, phénologie, transects, crottes de bonobos et herbiers. Avec la progression du niveau d'habitation et d'identification au cours de la période de thèse, un assistant est maintenant formé pour mener des observations individuelles en continu (*focal animal sampling*) et de groupe (*scan sampling*) pour la taille et la composition des groupes (Altmann 1974). Ceci nous permettra d'avoir des données précises sur les budgets d'activités, l'organisation sociale (associations entre individus, taille des groupes) et d'analyser les temps de consommation des différents items alimentaires. Ces analyses apporteront des précisions sur les aliments préférés, les aliments de base et ceux de réserve et les items inhabituels (potentiellement à activité médicinale), ainsi que sur la saisonnalité de la consommation. Les données de phénologie sur une plus longue période nous permettront également de préciser les variations interannuelles. Ces données de long terme seront indispensables pour mieux comprendre les influences des périodes de faibles disponibilités alimentaires sur le régime

⁴ <http://greencorridor.info/en/green-corridor/>

alimentaire et les stratégies de fourragement des bonobos, leur socialité et leurs statuts parasitaires.

Aussi, les collectes de crottes de bonobos sont aujourd'hui faites sur des individus identifiés. Cela nous permettra d'avoir un suivi sanitaire individuel et d'analyser les infections parasitaires par classe d'âge, sexe ou associations individuelles, mais aussi de mieux étudier la saisonnalité. De même, les premières données collectées au cours de cette thèse concernant la consommation de *Manniophyton fulvum* n'étaient pas suffisantes pour être précisément analysées, mais sur des périodes plus longues, nous pourrions analyser les liens entre charge parasitaire et consommation de feuilles rugueuses comme cela a déjà été fait sur bonobos à Lomako (Dupain et al. 2002) ou sur les chimpanzés (e.g. Huffman et al. 1997 ; Krief et al. 2005b, 2006).

En raison de la dynamique de cet habitat en mosaïque forêt-savane, l'approche de long terme sera nécessaire pour analyser précisément l'évolution du couvert forestier et son influence éventuelle sur l'utilisation de l'habitat par les bonobos. A une échelle plus régionale, une analyse croisée entre génétique des populations, conformation de l'habitat actuelle et passée, pourrait permettre de mieux comprendre l'histoire des relations entre les communautés de bonobos de MMT et celles présentes plus au Nord dans la zone périphérique de la forêt continue du bassin du Congo.

II.2.2 Vers une meilleure collaboration des différents partenaires

Au cours du dernier chapitre de cette thèse, nous avons abordé la question de la dynamique de conservation et de ses influences sur les pratiques et les perceptions liées aux bonobos et à la forêt. Alors qu'au début de l'habitation des questions se sont posées pour savoir s'il était possible de poursuivre le processus, aujourd'hui MMT est une ONG reconnue dans la conservation des bonobos avec une reconnaissance locale indispensable pour la stabilité du projet de conservation mais aussi avec une crédibilité et une légitimité nationale et internationale. De plus en plus de partenaires sont en collaboration avec MMT et aujourd'hui l'enjeu est de pouvoir fédérer et faire collaborer le mieux possible l'ensemble des partenaires. Deux initiatives vont dans ce sens :

- la création d'une plateforme des partenaires est en cours pour favoriser la communication entre partenaires,

- la création d'un comité scientifique, constitué de 11 membres de différentes institutions (MMT, MNHN, UICN, ONG partenaires), organe de réflexion et de conseil permettant de proposer des orientations, des programmes de formations adaptées en fonction des besoins locaux et de favoriser les collaborations scientifiques.

Dans les deux cas, l'objectif n'est pas de créer des organes pour se substituer à la gouvernance et à la prise de décision locale mais plutôt de réunir les forces en présence pour essayer de maintenir le rôle central de cette ONG locale et répondre à ses demandes en expertise.

Alors que les relations avec le WWF n'ont pas toujours été simples, probablement en raison d'une vision et d'une organisation de départ opposée entre l'ONG locale et l'ONG internationale, la situation est en voie d'amélioration. Ces jeux d'acteurs entre ONG internationale et initiative locale renvoient à l'institutionnalisation des ONG de conservation et leur lexique sur la gestion communautaire, participative, la plupart du temps beaucoup plus théorique que pratique (Robillard 2010). Depuis le début, MMT ne rejette pas les collaborations, au contraire, mais l'ONG locale veut garder un certain rôle dans une zone où la plupart des membres habitent, ont leurs familles, leurs clans. Bien qu'au cours de ce travail des données permettant de débiter une analyse de ces jeux d'acteurs aient pu être collectées, elles sont trop parcellaires et elles nécessitent d'être complétées grâce à une méthodologie adaptée et analysées à travers des concepts et des cadres théoriques spécifiques. En plus de l'intérêt du site en terme de recherche et de conservation des bonobos, il serait très intéressant de développer une étude plus approfondie sur les jeux d'acteurs à l'œuvre dans ce territoire (institutions politiques, coutumières, scientifiques, ONG locales, ONG internationales), mais ce type d'étude devra être fait en collaboration avec une personne extérieure au projet de long terme. En effet, il est très difficile de prendre du recul sur la situation et d'analyser précisément sa place en tant que partenaire, étudiant, chercheur, employeur, occidental etc., travail pourtant indispensable à ce type d'approche. Enfin ce type d'étude peut être délicat à mettre en place et à valoriser pour des personnes cherchant à s'établir sur place dans une approche de long terme en raison des conséquences qu'elles peuvent avoir sur les relations entre les acteurs étudiés.

II.3 Etudier, former, diffuser : quels équilibres ?

Dans cette discussion, nous avons souhaité mettre en avant l'apport des principaux résultats à la connaissance sur plusieurs aspects des bonobos et les mettre en perspective par comparaison avec les autres grands singes. L'ensemble de ce travail trouve sa cohérence dans la perspective de long terme et constitue un point de départ apportant une évaluation et des données de référence sur un site précis. Notre travail a permis de développer le site de conservation communautaire de Manzano, de former des assistants locaux, de produire et d'échanger des savoirs et de les valoriser. En plus de la formation de nos assistants, nous avons régulièrement mis en place des formations ponctuelles pour les pisteurs de l'ONG travaillant dans d'autres sites de conservation de la zone. Au fur et à mesure que nos connaissances s'amélioraient, la question de leur diffusion au sein des pisteurs s'est posée pour deux raisons principales : amélioration des connaissances des pisteurs de MMT (indépendamment de nos assistants) et valorisation de savoirs scientifiques et de savoirs locaux dans le cadre de la mise en place d'un projet d'éco-tourisme. En effet, ne serait-il pas souhaitable de diffuser les connaissances botaniques de F. Pennec pour former les pisteurs à la reconnaissance des arbres importants et à la mise en relation des noms vernaculaires et noms scientifiques ? De former les pisteurs sur la base des observations de l'écologie des bonobos faites à Manzano ?

Nous avons alors pu mieux identifier la posture dans laquelle nous étions depuis le début : étudier les relations entre bonobos, habitats et humains tout en étant inclus dans les acteurs en jeu. Comment diffuser des connaissances scientifiques localement sans nuire à la diversité des appellations, des usages et des modalités de classification ? Nous avons déjà identifié qu'entre deux villages distants de moins de 20 km, un même nom vernaculaire pouvait renvoyer à des espèces végétales différentes. Les connaissances des usages des plantes ne sont pas les mêmes en fonction des individus.

Actuellement, nous cherchons donc à développer un outil permettant à la fois de valoriser les connaissances acquises au cours de cette étude, une forme d'application des résultats utilisable par l'ONG sans pour autant chercher à apporter des informations qui deviendraient la référence au détriment de la diversité des appellations et des usages existants. Pour mieux définir et mettre en place ce genre d'outils, une réflexion est en cours sur la co-construction et l'hybridation des savoirs développés au cours de notre travail avec nos assistants, qui plus qu'un statut d'assistants ont aussi un statut de co-chercheurs.

III. Intégration de Manzano dans la recherche au Muséum : travaux en cours et perspectives

III.1 Archiver, structurer et systématiser : la collaboration avec l'UMS BBEES pour la mise en place d'une base de données

Le site de Manzano a débuté en parallèle de celui de Sebitoli sur les chimpanzés en Ouganda. La mise en place de protocoles communs entre les deux sites (caractérisation de l'habitat, suivi comportemental et sanitaire des grands singes, activités humaines, stratégie de conservation) permet une comparaison intéressante. De plus, une des membres de l'UMR 7206 (Shelly Masi) étudie les gorilles de l'Ouest dans les sites de Bai Hokou (République Centrafricaine) et de Mondika (République du Congo). Nous avons débuté en octobre 2012 une collaboration avec l'UMS 3468 Bases de données Biodiversité, Ecologie, Environnements Sociétés (BBEES) dans le but de mettre en place une base de données intégrant les données de long terme collectées sur les différents sites et les différentes espèces. Cet outil, en cours de finalisation, rassemble les données de caractérisation des habitats des différents sites, d'écologie alimentaire et de suivi phénologique, de suivi spatial, comportemental et sanitaire des individus. Dans une perspective de long terme, ce type d'outil, complexe et long à mettre en place, permet de mieux structurer et d'archiver les données collectées et donc de mieux les valoriser à la fois à l'échelle d'un site d'étude (centralisation des données collectées par différents chercheurs/étudiants) et dans une approche comparative de ces trois espèces de grands singes africains. Ainsi, l'approche mise en place à Manzano est intégrée à la démarche générale en cours sur les chimpanzés et les gorilles étudiés au Muséum.

III.2 Evaluation du stress chez les primates : complémentarité de la captivité et du milieu naturel

Depuis juillet 2014, nous avons commencé à mettre en place un protocole d'évaluation du stress chez les bonobos de Manzano par observation comportementale et dosage du cortisol fécal. Cette étude s'inscrit dans l'Action Transversale du Muséum « Collections vivantes » ayant pour but de mettre en place des méthodes de routine chez des primates de la Ménagerie du Jardin des Plantes et du Parc Zoologique de Paris afin de déterminer les impacts à court et moyen terme de l'enrichissement du milieu et d'appliquer ces méthodes au suivi des grands singes en milieu naturel étudiés au sein de l'UMR 7206 (chimpanzés, gorilles et bonobos). En captivité, le stress est un des marqueurs du bien être animal et l'étude de ses variations

dans différents contextes permet d'améliorer les conditions de vie des primates. En milieu naturel, il est intéressant d'appliquer ces techniques afin d'évaluer l'impact de perturbations à différentes échelles temporelles et dans différents contextes. Le cortisol fécal reflète un stress aigu - chez les chimpanzés vivant en milieu naturel, un pic de cortisol est retrouvé dans les fèces environ 12 h après un épisode de stress (Murray et al. 2013). Il peut par exemple être utilisé pour étudier la hiérarchie, la reproduction ou la compétition alimentaire. Le cortisol pileur reflète quant à lui un stress chronique sur plusieurs mois (Yamanashi et al. 2013). La comparaison d'un suivi à long terme de ce type entre chimpanzés, bonobos et gorilles pourrait être intéressant pour évaluer les variations de cortisol fécal chez ces deux espèces et d'avoir ainsi une mesure, complémentaire aux observations, de la fréquence et de l'intensité des épisodes de stress. A l'échelle intraspécifique, le cortisol pileur (plus difficilement accessible en pratique sur les individus en milieu naturel) pourrait permettre (1) d'évaluer l'influence de l'anthropisation du milieu sur le stress chronique par comparaison de plusieurs communautés vivant dans des milieux aux degrés d'anthropisation différents et (2) d'évaluer l'influence du processus d'habituation en comparant des communautés voisines aux niveaux d'habituations différents et vivant dans des contextes d'anthropisation similaires (comme c'est le cas dans la zone de MMT avec des communautés non habituées et d'autres en cours d'habituation).

Ainsi, le site de Manzano s'intègre également dans les études en cours au Muséum, permettant de mieux comprendre les relations entre grands singes, habitats et humains, mais aussi en participant à la mise en place de ponts entre les études en captivité et en milieu naturel.

BIBLIOGRAPHIE

- Adams WM, Hulme D. 2001. If community conservation is the answer in Africa, what is the question? *Oryx* 35: 193–200.
- Adams WM, Infield M. 2003. Who is on the gorilla's payroll? Claims on tourist revenue from a Ugandan National Park. *World Development* 31: 177–190.
- Agrawal A, Gibson CC. 1999. Enchantment and disenchantment: The role of community in Natural Resource Conservation. *World Development* 27: 629–649.
- Agrawal A, Redford K. 2006. Poverty, development, and biodiversity conservation: Shooting in the dark? *Ann Arbor MI 48109*: 647–5948.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227–266.
- Altizer S, Nunn CL, Lindenfors P. 2007. Do threatened hosts have fewer parasites? A comparative study in primates. *Journal of Animal Ecology* 76: 304–314.
- Armitage D, de Loë R, Plummer R. 2012. Environmental governance and its implications for conservation practice: Environmental governance. *Conservation Letters* 5: 245–255.
- Arnould R. 2005. La canalisation du fleuve Congo à l'aval de Kinshasa: un défi pour le XXI^e siècle. *Bulletin de la Société géographique de Liège* 46: 99–117.
- Ashford RW, Reid GD., Wrangham RW. 2000. Intestinal parasites of the chimpanzee *Pan troglodytes* in Kibale Forest, Uganda. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* 94: 173–179.
- Asquith PJ. 1989. Provisioning and the study of free-ranging primates: history, effects and prospects. *American Journal of Physical Anthropology* 32S10: 129–158.
- Badrian A, Susman RL. 1981. Preliminary observations on the feeding behavior of *Pan paniscus* in the Lomako Forest of Central Zaïre. *Primates* 22: 173–181.
- Badrian A, Badrian N. 1984. Social organization of *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaire. In: RL Susman, editor. *The Pygmy Chimpanzee: evolutionnary biology and behavior*. Springer, New York: 325–346.
- Badrian N, Malenky RK. 1984. Feeding ecology of *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaire. In: RL Susman, editor. *The Pygmy Chimpanzee: evolutionnary biology and behavior*. Springer, New York: 275–299.
- Bahuchet S. 1986. Ethnoécologie comparée des Pygmées Aka et des villageois Ngando de la Lobaye (RCA). *Ecologie humaine* 4: 3–18.
- Baker DG. 2007. *Flynn's parasites of laboratory animals*, second edition. Blackwell Publishing, Iowa. 813 p.

- Baldwin PJ, McGrew WC, Tutin CE. 1982. Wide-ranging chimpanzees at Mt. Assirik, Senegal. *International Journal of Primatology* 3: 367–385.
- Balint PJ. 2006. Improving Community-based conservation near protected areas: the importance of development variables. *Environmental Management* 38: 137–148.
- Bannister B. 2008. Coltan Connection to the conflict in the Democratic Republic of the Congo. *International Studies*. 33 p. [En ligne: <http://aladinrc.wrlc.org/handle/1961/4673>].
- Beaune D, Bretagnolle F, Bollache L, Bourson C, Hohmann G, Fruth B. 2013a. Ecological services performed by the bonobo (*Pan paniscus*): seed dispersal effectiveness in tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 29: 367–380.
- Beaune D, Bretagnolle F, Bollache L, Hohmann G, Surbeck M, Bourson C, Fruth B. 2013b. The Bonobo- *Dialium* positive interactions: seed dispersal mutualism: Bonobo- *Dialium* interactions. *American Journal of Primatology* 75: 394–403.
- Beaune D, Bretagnolle F, Bollache L, Hohmann G, Surbeck M, Fruth B. 2013c. Seed dispersal strategies and the threat of defaunation in a Congo forest. *Biodiversity and Conservation* 22: 225–238.
- Beaune D, Fruth B, Bollache L, Hohmann G, Bretagnolle F. 2013d. Doom of the elephant-dependent trees in a Congo tropical forest. *Forest Ecology and Management* 295: 109–117.
- Berkes F. 2004. Rethinking Community-based conservation. *Conservation Biology* 18: 621–630.
- Berkes F. 2007. Community-based conservation in a globalized world. *Proceedings of the National academy of sciences* 104: 15188–15193.
- Berkes F. 2008. *Sacred ecology*. Routledge, New York. 313 p.
- Bermejo M, Illera G, Pí JS. 1995. Animals and mushrooms consumed by bonobos (*Pan paniscus*): new records from Lilungu (Ikela), Zaire. *International journal of primatology* 16: 879–898.
- Bermejo M, Rodriguez-Teijeiro JD, Illera G, Barroso A, Vila C, Walsh PD. 2006. Ebola outbreak killed 5000 Gorillas. *Science* 314: 1564–1564.
- Bertolani P, Boesch C. 2008. Habituation of wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) of the South Group at Taï Forest, Côte d’Ivoire: empirical measure of progress. *Folia Primatologica* 79: 162–171.
- Binot A, Hanon L, Joiris DV, Dulieu D. 2009. The challenge of participatory natural resource management with mobile herders at the scale of a Sub-Saharan African protected area. *Biodiversity and Conservation* 18: 2645–2662.
- Blom A, Cipolletta C, Brunsting AM., Prins HH. 2004. Behavioral responses of gorillas to habituation in the Dzanga-Ndoki National Park, Central African Republic. *International Journal of Primatology* 25: 179–196.

- Boesch C. 2008. Why do chimpanzees die in the forest? The challenges of understanding and controlling for wild ape health. *American Journal of Primatology* 70: 722–726.
- Bortolamiol S, Cohen M, Potts K, Pennec F, Rwaburindore P, Kasenene J, Seguya A, Vignaud Q, Krief S. 2014. Suitable habitats for endangered frugivorous mammals: small-scale comparison, regeneration forest and chimpanzee density in Kibale National Park, Uganda. *PLoS ONE* 9: e102177.
- Boissière M, Doumenge C. 2008. Entre marginalisation et démagogie: quelle place reste-t-il pour les communautés locales dans les aires protégées? *Les Cahiers d'Outre Mer* 4 : 459–488.
- Boyer-Ontl KM, Pruetz JD. 2014. Giving the forest eyes: the benefits of using camera traps to study unhabituated chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in Southeastern Senegal. *International Journal of Primatology*.
- Brooks DR, Glen DR. 1982. Pinworms and primates: a case study in coevolution. Faculty Publications from Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, paper 648.
- Bruneau J-C. 2009. Les nouvelles provinces de la République Démocratique du Congo : construction territoriale et ethnicités. *L'Espace Politique. Revue en ligne de géographie politique et de géopolitique* 7. [En ligne].
- Butynski TM. 2001. Africa's great apes. In: BB Beck, TS Stoinski, M Hutchins, TL Mapple, B Norton, A Rowan, EF Stevens, A Arluke, editors. *Great apes and humans. The ethics of coexistence*. Smithsonian Institution Press, Washington: 3–56.
- Caillaud D, Levréro F, Cristescu R, Gatti S, Dewas M, Douadi M, Gautier-Hion A, Raymond M, Ménard N. 2006. Gorilla susceptibility to Ebola virus: the cost of sociality. *Current Biology* 16: R489–R491.
- Caldecott J, Miles J. 2009. *Atlas mondial des grands singes et de leur conservation*. Paris, UNESCO, 491 p.
- Cameron TW. 1929. The species of *Enterobius* Leach, in Primates. *Journal of Helminthology* 7: 161–182.
- Chapman CA, White FJ, Wrangham RW. 1996. Party size in chimpanzees and bonobos. In: RW Wrangham, WC McGrew, FBM de Waal, P Heltne. *Chimpanzee Cultures*. Harvard University Press, Cambridge: 41–57.
- Chapman CA, Gillespie TR, Goldberg TL. 2005a. Primates and the ecology of their infectious diseases: how will anthropogenic change affect host-parasite interactions? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 14: 134–144.

- Chapman CA, Struhsaker TT, Lambert JE. 2005b. Thirty years of research in Kibale National Park, Uganda, reveals a complex picture for conservation. *International Journal of Primatology* 26: 539–555.
- Cibot M, Bortolamiol S, Seguya A, Krief S. Chimpanzees facing a dangerous situation: a high-traffic asphalted road in the Sebitoli area of Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology*, *in review*.
- Collet JY, Bourreau E, Cooper RW, Tutin CEG, Fernandez M. 1984. Experimental demonstration of cellulose digestion by *Trogodytella gorillae*, an intestinal ciliate of lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *International Journal of Primatology* 5: 328.
- Conklin-Brittain NL, Knott CD, Wrangham RW. 2001. The feeding ecology of apes. *The apes: Challenges for the 21st century*: 167–174.
- Cristóbal-Azkarate J, Hervier B, Vegas-Carrillo S, Osorio-Sarabia D, Rodríguez-Luna E, Veà JJ. 2010. Parasitic infections of three Mexican howler monkey groups (*Alouatta palliata mexicana*) living in forest fragments in Mexico. *Primates* 51: 231–239.
- Cross JH. 1992. Intestinal capillariasis. *Clinical microbiology reviews* 5: 120–129.
- Debroux L, Hart T, Kaimowitz D, Karsenty A, Topa G. 2007. Forests in post-conflict Democratic Republic of Congo: analysis of a priority agenda. A joint report by teams of the World Bank, Center for International Forestry Research (CIFOR), *Centre International de Recherche Agronomique pour le Développement* (CIRAD), African Wildlife Foundation (AWF), *Conseil National des ONG de Développement du Congo* (CNOGD), Conservation International (CI), *Groupe de Travail Forêts* (GTF), *Ligue Nationale des Pygmées du Congo* (LINAPYCO), Netherlands Development Organisation (SNV), *Réseau des Partenaires pour l'Environnement au Congo* (REPEC), Wildlife Conservation Society (WCS), Woods Hole Research Center (WHRC), World Agroforestry Centre (ICRAF) and World Wide Fund for Nature (WWF). 82p.
- Doran DM. 1993. Comparative locomotor behavior of chimpanzees and bonobos: the influence of morphology on locomotion. *American Journal of Physical Anthropology* 91: 83–98.
- Doran DM, Hunt K. 1996. Comparative locomotor behavior of chimpanzees and bonobos. In: RW Wrangham, WC McGrew, FBM de Waal, P Heltne. editors. *Chimpanzee Cultures*. Harvard University Press, Cambridge: 93–108.
- Doran DM. 1997. Ontogeny of locomotion in mountain gorillas and chimpanzees. *Journal of Human Evolution* 32: 323–344.

- Doran DM, McNeilage A, Greer D, Bocian C, Mehlman P, Shah N. 2002. Western lowland gorilla diet and resource availability: new evidence, cross-site comparisons, and reflections on indirect sampling methods. *American Journal of Primatology* 58: 91–116.
- Doran-Sheehy DM, Derby AM, Greer D, Mongo P. 2007. Habituation of western gorillas: the process and factors that influence it. *American Journal of Primatology* 69: 1354–1369.
- Dunn A. 1995. Gashaka Gumti, Nigeria—From Game Reserve to National Park. RFDN Paper 18: 20–22.
- Dupain J, Van Krunkelsven E, Van Elsacker L, Verheyen R. 2000a. Current status of the bonobo (*Pan paniscus*) in the proposed Lomako Reserve (Democratic Republic of Congo). *Biological Conservation* 94: 265–272.
- Dupain J., Garcia P, Nell C, Van Elsacker L, Ponce F. 2000b. A survey of intestinal parasites of a sympatric population of bonobos (*Pan paniscus*) and humans (*Homo sapiens*) in the Democratic Republic of Congo. 6th Congress of the German Primate Society. *Folia Primatologica* 71: 189–248.
- Dupain J, Van Elsacker L, Nell C, Garcia P, Ponce F, Huffman MA. 2002. New evidence for leaf swallowing and *Oesophagostomum* infection in bonobos (*Pan paniscus*). *International journal of primatology* 23: 1053–1062.
- Dupain J, Nell C, Petrzalkova KJ, Garcia P, Modry D, Gordo FP. 2009. Gastrointestinal parasites of bonobos in the Lomako Forest, Democratic Republic of Congo. In: MA Huffman, CA Chapman, editors. *Primate parasite ecology. The dynamic and study of host-parasite relationship*. Cambridge University Press, New York: 297-310.
- Van Elsacker L, Vervaecke H, Verheyen RF. 1995. A review of terminology on aggregation patterns in bonobos (*Pan paniscus*). *International journal of primatology* 16: 37–52.
- Epelboin A, Bahuchet S, Durand JL. 2012. Le bon goût de la viande de primate. Des interdits des Pygmées aka aux injonctions écologiques. In: M Cros, J Bondaz, M Michaud, éditeurs. *L'animal cannibalisé. Festins d'Afrique*. Editions des archives contemporaines, Paris: 41–64.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487–515.
- FAO, ITTO. 2011. The state of forests in the Amazon Basin, Congo Basin and Southeast Asia a report prepared for the Summit of the Three Rainforest Basins, Brazzaville, Republic of Congo, 31 May-3 June, 2011. FAO, Rome. 80 p.
- Ferber D. 2000. Human diseases threaten great apes. *Science* 289: 1277–1278.

- Fimbel C. 1994. The relative use of abandoned farm clearings and old forest habitats by primates and a forest antelope at Tiwai, Sierra Leone, West Africa. *Biological Conservation* 70: 277–286.
- Folke C. 2007. Social–ecological systems and adaptive governance of the commons. *Ecological Research* 22: 14–15.
- De Foresta H. 1990. Origine et évolution des savanes intramayombiennes (RP du Congo). II. Apports de la botanique forestière. In : R Lanfranchi, D Schwartz. *Paysages quaternaires de l’Afrique centrale atlantique*. ORSTOM, Paris: 326–335.
- Formenty P, Boesch C, Wyers M, Steiner C, Donati F, Dind F, Walker F, Le Guenno B. 1999. Ebola virus outbreak among wild chimpanzees living in a rain forest of Cote d’Ivoire. *The Journal of Infectious Diseases* 179: S120–S126.
- Fruth B, Hohmann G. 2002. How bonobos handle hunts and harvests: why share food? In: C Boesch, G Hohmann, LF Marchant, editors. *Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos*. Cambridge University Press, Cambridge: 231–243.
- Fruth B, Benishay JM, Inogwabini BI, Coxe S, Dupain J, Furuichi T, Hart J, Hart T, Hashimoto C, Hohmann G, Hurley M, Ilambu O, Mulavwa M, Ndunda M, Omasombo V, Reinartz G, Scherlis J, Steel L, Thompson J. 2008. *Pan paniscus*. The IUCN Red List of Threatened Species.
- Fruth B, Ikombe NB, Matshimba GK, Metzger S, Muganza DM, Mundry R, Fowler A. 2014. New evidence for self-medication in bonobos: *Manniophyton fulvum* leaf- and stemstrip-swallowing from LuiKotale, Salonga National Park, DR Congo. *American Journal of Primatology* 76: 146–158.
- Fuehrer H-P, Igel P, Auer H. 2011. *Capillaria hepatica* in man—an overview of hepatic capillariosis and spurious infections. *Parasitology Research* 109: 969–979.
- Furuichi T. 1987. Sexual swelling, receptivity, and grouping of wild pygmy chimpanzee females at Wamba, Zaire. *Primates* 28: 309–318.
- Furuichi T. 1989. Social interactions and the life history of female *Pan paniscus* in Wamba, Zaire. *International journal of Primatology* 10: 173–197.
- Furuichi T. 1997. Agonistic interactions and matrifocal dominance rank of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International Journal of Primatology* 18: 855–875.
- Furuichi T, Hashimoto C, Tashiro Y. 2001. Fruit availability and habitat use by chimpanzees in the Kalinzu Forest, Uganda: examination of fallback foods. *International Journal of Primatology* 22: 929–945.

- Furuichi T. 2009. Factors underlying party size differences between chimpanzees and bonobos: a review and hypotheses for future study. *Primates* 50: 197–209.
- Furuichi T, Idani G, Ihobe H, Hashimoto C, Tashiro Y, Sakamaki T, Mulavwa MN, Yangozene K, Kuroda S. 2012. Long-term studies on wild bonobos at Wamba, Luo Scientific Reserve, DR Congo: towards the understanding of female life history in a male-philopatric species. In: PM Kappeler, DP Watts, editors. *Long-Term Field Studies of Primates*. Springer, Verlag Berlin Heidelberg: 413–433.
- Garine I. de. 1980. Evolution contemporaine des croyances et interdits alimentaires. Réflexions sur les problèmes alimentaires en Afrique Noire. *Présence africaine* 113: 129–146.
- Gasser RB, Woods WG, Huffman MA, Blotkamp J, Polderman AM. 1999. Molecular separation of *Oesophagostomum stephanostomum* and *Oesophagostomum bifurcum* (Nematoda: Strongyloidea) from non-human primates. *International Journal for Parasitology* 29: 1087–1091.
- Gatti S, Levréro F, Ménard N, Gautier-Hion A. 2004. Population and group structure of western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Lokoué, Republic of Congo. *American Journal of Primatology* 63: 111–123.
- Gautier-Hion A, Duplantier J-M, Quris R, Feer F, Sourd C, Decoux J-P, Dubost G, Emmons L, Erard C, Hecketsweiler P, others. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65: 324–337.
- Genton C, Cristescu R, Gatti S, Levréro F, Bigot E, Caillaud D, Pierre J-S, Ménard N. 2012. Recovery potential of a western lowland gorilla population following a major ebola outbreak: results from a ten year study. *PLoS ONE* 7: e37106.
- Genton C, Pierre A, Cristescu R, Lévréro F, Gatti S, Pierre J-S, Ménard N, Le Gouar P. 2014. How Ebola impacts social dynamics in gorillas: a multistate modelling approach. *Journal of Animal Ecology* [version en ligne, DOI : 0.1111/1365-2656.12268].
- Ghai RR, Chapman CA, Omeja PA, Davies TJ, Goldberg TL. 2014. Nodule worm infection in humans and wild primates in Uganda: cryptic species in a newly identified region of human transmission. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 8: e2641.
- Gillespie TR, Chapman CA. 2006. Prediction of parasite infection dynamics in primate metapopulations based on attributes of forest fragmentation. *Conservation Biology* 20: 441–448.
- Gillespie TR, Chapman CA. 2008. Forest fragmentation, the decline of an endangered primate, and changes in host–parasite interactions relative to an unfragmented forest. *American Journal of Primatology* 70: 222–230.

- Gillespie TR, Greiner EC, Chapman CA. 2004. gastrointestinal parasites of the guenons of Western Uganda. *The Journal of Parasitology* 90: 1356–1360.
- Gillespie TR, Greiner EC, Chapman CA. 2005. Gastrointestinal parasites of the colobus monkeys of Uganda. *The Journal of Parasitology* 91: 569–573.
- Goldberg TL, Gillespie TR, Rwego IB, Wheeler E, Estoff EL, Chapman CA. 2007. Patterns of gastrointestinal bacterial exchange between chimpanzees and humans involved in research and tourism in western Uganda. *Biological Conservation* 135: 511–517.
- Goldsmith ML. 2005. Habituating primates for field study: ethical considerations for African great apes. In: TR Turner, editor. *Biological anthropology and ethics*. State University of New York Press, Albany: 49–64.
- Le Gouar PJ, Vallet D, David L, Bermejo M, Gatti S, Levréro F, Petit EJ, Ménard N. 2009. How Ebola impacts genetics of Western Lowland Gorilla populations. *PLoS ONE* 4: e8375.
- Goodall J. 1971. Exemples de comportement agressif dans un groupe de chimpanzés vivant en liberté. *Revue Internationale des Sciences Sociales*. 28: 102–111.
- Goodall J. 1986. *The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior*. Harvard University Press, Cambridge. 673 p.
- Graczyk TK, Lowenstine LJ, Cranfield MR. 1999. *Capillaria hepatica* (Nematoda) Infections in Human-Habituated Mountain Gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) of the Parc National de Volcans, Rwanda. *The Journal of Parasitology* 85: 1168–1170.
- Greiner EC, McIntosh A. 2009. Collection methods and diagnostic procedures for primate parasitology. In: MA Huffman, CA Chapman, editors. *Primate parasite ecology: the dynamics and and study of host-parasite relationships*. Cambridge University Press, Cambridge: 3–28.
- Guillot J, Vermeulen B, Lafosse S, Chauffour S, Cibot M, Narat V, Masi S, Nieguitsila A, Snounou G, Bain O, others. 2012. Nematodes of the genus *Oesophagostomum*: an emerging risk for humans and apes in Africa? *Bulletin de l'Académie nationale de médecine* 195: 1955–1963.
- Gupta A. 2008. *Large rivers: geomorphology and management*. John Wiley & Sons, Chichester. 712 p.
- Gustafsson E, Krief S, Saint Jalme M. 2011. Neophobia and learning mechanisms: how captive orangutans discover medicinal plants. *Folia Primatologica* 82: 45–55.
- Harrison ME, Marshall AJ. 2011. strategies for the use of fallback foods in apes. *International Journal of Primatology* 32: 531–565.

- Hart JA, Grossmann F, Vosper A, Ilanga J. 2008. human hunting and its impact on bonobos in the Salonga National Park, Democratic Republic of Congo. In : T Furuichi and J Thompson, editor. *The Bonobos: Behavior, Ecology and Conservation*. Springer, New York: 245–271.
- Hartter J. 2010. resource use and ecosystem services in a forest park landscape. *Society & Natural Resources* 23: 207–223.
- Hasegawa H, Kano T, Mulavwa M. 1983. A parasitological survey on the feces of pygmy chimpanzees, *Pan paniscus*, at Wamba, Zaïre. *Primates* 24: 419–423.
- Hasegawa H, Ikeda Y, Fujisaki A, Moscovice LR, Petrzekova KJ, Kaur T, Huffman MA. 2005. Morphology of chimpanzee pinworms, *Enterobius anthropopithecii* (Gedoelst, 1916)(Nematoda: Oxyuridae), collected from chimpanzees, *Pan troglodytes*, on Rubondo island, Tanzania. *Journal of Parasitology* 91: 1314–1317.
- Hasegawa H, Udono T. 2007. Chimpanzee pinworm, *Enterobius anthropopithecii* (Nematoda: Oxyuridae), maintained for more than twenty years in captive chimpanzees in Japan. *Journal of Parasitology* 93: 850–853.
- Hasegawa H. 2009. Methods of collection and identification of minute nematodes from the feces of primates, with special applications to coevolutionary study of pinworms. In: MA Huffman, CA Chapman, editors. *Primate parasite ecology. The dynamic and study of host-parasite relationships*. Cambridge University Press, New York: 29-46.
- Hasegawa H, Sato H, Fujita S, Nguema PPM, Nobusue K, Miyagi K, Kooriyama T, Takenoshita Y, Noda S, Sato A, Morimoto A, Ikeda Y, Nishida T. 2010. Molecular identification of the causative agent of human strongyloidiasis acquired in Tanzania: Dispersal and diversity of *Strongyloides* spp. and their hosts. *Parasitology International* 59: 407–413.
- Hasegawa H, Modrý D, Kitagawa M, Shutt KA, Todd A, Kalousova B, Profousova I, Petrzeková KJ. 2014. Humans and Great Apes Cohabiting the Forest Ecosystem in Central African Republic Harbour the Same Hookworms. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 8: e2715.
- Hashimoto C, Tashiro Y, Kimura D, Enomoto T, Ingmanson EJ, Idani G, Furuichi T. 1998. Habitat use and ranging of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International journal of primatology* 19: 1045–1060.
- Hashimoto C, Furuichi T. 2001. Current situation of Bonobos in the Luo Reserve, Equateur, Democratic Republic of Congo. In: Galdikas BFM, Briggs NE, Sheeran LK, Shapiro GL, Goodall J (editors). *All apes great and small. Volume 1: African apes*. Kluwer Academic/Plenum publishers, Chicago. p. 83-90.
- Hayashi M. 2010. Using an object manipulation task as a scale for comparing cognitive development in chimpanzees and humans. In: EV Lonsdorf, SR Ross, T Matsuzawa (editors).

- The mind of the chimpanzee: ecological and experimental perspectives. The University Press of Chicago, Chicago: 32–41.
- Head JS, Boesch C, Makaga L, Robbins MM. 2011. Sympatric chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) and gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in Loango National Park, Gabon: dietary composition, seasonality, and intersite comparisons. *International Journal of Primatology* 32: 755–775.
- Herbinger I, Boesch C, Tondossama A. 2003. Côte d’Ivoire. In: R Kormos, C Boesch, MI Bakaar, TM Butynski, editors. *West African Chimpanzees. Status survey and conservation action plan*. IUCN, Gland, Cambridge: 99–109.
- Hercberg S, Chauliac M, Galan P, Devanlay M, Zohoun I, Agboton Y, Soustre Y, Bories C, Christides JP, Potier de CG. 1986. Relationship between anaemia, iron and folacin deficiency, haemoglobinopathies and parasitic infection. *Human nutrition. Clinical nutrition* 40: 371–379.
- Hickey JR, Carroll JP, Nibbelink NP. 2012. applying landscape metrics to characterize potential habitat of bonobos (*Pan paniscus*) in the Maringa-Lopori-Wamba Landscape, Democratic Republic of Congo. *International Journal of Primatology* 33: 381–400.
- Hicks TC, Roessingh P, Menken SBJ. 2013. impact of humans on long-distance communication behaviour of eastern chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Northern Democratic Republic of the Congo. *Folia Primatologica* 84: 135–156.
- Hladik CM. 1977. Chimpanzees of Gabon and Chimpanzees of Gombe : some comparative data on the diet. In: TH Clutton-Brock, editor. *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging behaviour in Lemurs, Monkeys, and Apes*. Academic Press, London: 81–501.
- Hobaiter C, Byrne RW. 2010. able-bodied wild chimpanzees imitate a motor procedure used by a disabled individual to overcome handicap. *PLoS ONE* 5: e11959.
- Hockings KJ, Anderson JR, Matsuzawa T. 2006. Road crossing in chimpanzees: a risky business. *Current Biology* 16: 668–670.
- Hohmann G, Fruth B. 2003. Lui Kotal: a new site for field research on bonobos in the Salonga National Park. *Pan African News* 10: 25-27.
- Hohmann G, Fowler A, Sommer V, Ortmann S. 2006. Frugivory and gregariousness of Salonga bonobos and Gashaka chimpanzees: the influence of abundance and nutritional quality of fruit. In: G Hohmann, MM Robins, C Boesch, editors. *Feeding ecology in Apes and other Primates*. Cambridge University Press, Cambridge: 123-159.

- Hohmann G, Fruth B. 2002. Dynamics in social organization of bonobos (*Pan paniscus*). In: C Boesch, G Hohmann, LF Marchant, editors. Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos. Cambridge University Press, Cambridge: 138–150.
- Hohmann G, Fruth B. 2008. new records on prey capture and meat eating by bonobos at Lui Kotale, Salonga National Park, Democratic Republic of Congo. *Folia Primatologica* 79: 103–110.
- Holling CS. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1–23.
- Horwich RH, Lyon J. 2007. Community conservation: practitioners' answer to critics. *Oryx* 41: 376–385.
- Huffman MA, Gotoh S, Turner LA, Hamai M, Yoshida K. 1997. Seasonal trends in intestinal nematode infection and medicinal plant use among chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania. *Primates* 38: 111–125.
- Hugot JP. 1993. Redescription of *Enterobius anthropopithecii* (Gedoelst, 1916) (Nematoda, Oxyurida), a parasite of chimpanzees. *Systematic Parasitology* 26: 201–207.
- Hugot JP. 1999. Primates and their pinworm parasites: the Cameron hypothesis revisited. *Systematic Biology* 48: 523–546.
- Hugot J-P, Reinhard KJ, Gardner SL, Morand S. 1999. Human enterobiasis in evolution: origin, specificity and transmission. *Parasite* 6: 201–208.
- Huijbregts B, De Wachter P, Obiang LSN, Akou ME. 2003. Ebola and the decline of gorilla *Gorilla gorilla* and chimpanzee *Pan troglodytes* populations in Minkebe Forest, north-eastern Gabon. *Oryx* 37: 437–443.
- Idani G, Kuroda S, Kano T, Asato R. 1994. Floral Lists from Five Study Sites of Apes in the African Tropical Forests. *Flora and Vegetation of Wamba Forest, Central Zaire with Reference to Bonobo (*Pan paniscus*) Foods*. *Tropics* 3: 309–332.
- Idani G, Mwanza N, Ihobe H, Hashimoto C, Tashiro Y, Furuichi T. 2008. Changes in the status of bonobos, their habitat, and the situation of humans at Wamba in the Luo Scientific Reserve, Democratic Republic of Congo. In: T Furuichi and J Thompson, editor. *The Bonobos: Behavior, Ecology and Conservation*. Springer, New York: 291–302.
- Ihobe H. 1992. Observations on the meat-eating behavior of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba, Republic of Zaire. *Primates* 33: 247–250.
- Inglis WG. 1961. The Oxyurid Parasites (nematoda) of Primates. *Proceedings of the Zoological Society of London* 136: 103–122.

- Inogwabini B-I, Matungila B, Mbende L, Abokome M, Tshimanga T wa. 2007. Great apes in the Lake Tumba landscape, Democratic Republic of Congo: newly described populations. *Oryx* 41: 532–538.
- Inogwabini B-I, Bewa M, Longwango M, Abokome M, Vuvu M. 2008. The Bonobos of the Lake Tumba – Lake Maindombe Hinterland: threats and opportunities for population conservation. In: T Furuichi and J Thompson, editor. *The Bonobos: Behavior, Ecology and Conservation*. Springer, New York: 273–290.
- Inogwabini B-I, Nzala AB, Bokika JC. 2013. People and bonobos in the southern Lake Tumba Landscape, Democratic Republic of Congo. *American Journal of Human Ecology* 2: 44–53.
- ISCO. 2010. *Conseils agricoles et ruraux e gestions des Territoires de Bolobo et Yumbi. Plan de développement agricole et rural des territoires*. 42 p.
- IUCN and ICCN. 2012. *Bonobo (Pan paniscus): conservation strategy 2012-2022*. IUCN/ICCN, Gland. 69 p.
- Jaeggi AV, Stevens JMG, Van Schaik CP. 2010. Tolerant food sharing and reciprocity is precluded by despotism among bonobos but not chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology* 143: 41–51.
- Jankowski F. 2011. Du terrain neutralisé aux espaces négociés: Approche interactionnelle des études éthologiques en milieu naturel. *Questions de communication* 19: 235–253.
- Johns BG. 1996. Responses of chimpanzees to habituation and tourism in the Kibale Forest, Uganda. *Biological Conservation* 78: 257–262.
- Junker J, Blake S, Boesch C, Campbell G, Toit L du, Duvall C, Ekobo A, Etoga G, Galat-Luong A, Gamys J, Ganas-Swaray J, Gatti S, Ghiurghi A, Granier N, Hart J, Head J, Herbinger I, Hicks TC, Huijbregts B, Imong IS, Kuempel N, Lahm S, Lindsell J, Maisels F, McLennan M, Martinez L, Morgan B, Morgan D, Mulindahabi F, Mundry R, N’Goran KP, Normand E, Ntongho A, Okon DT, Petre C-A, Plumptre A, Rainey H, Regnaut S, Sanz C, Stokes E, Tondossama A, Tranquilli S, Sunderland-Groves J, Walsh P, Warren Y, Williamson EA, Kuehl HS. 2012. Recent decline in suitable environmental conditions for African great apes. *Diversity and Distributions* : 1–15.
- Justice C, Wilkie D, Zhang Q, Brunner J, Donoghue C. 2001. Central African forests, carbon and climate change. *Climate Research* 17: 229–246.
- Justine JL. 1988. *Capillaria brochieri* (Nematoda: Capillariinae) intestinal parasite of the chimpanzee (*Pan paniscus*) in Zaire. *Annales De Parasitologie Humaine Et Comparée* 63: 420–438.

- Kagoro-Rugunda G, Kayanja FI. 2011. *Ficus* sp. and *Musanga leo-errerae*: coexistent keystone fruits for chimpanzees in Kalinzu forest. *African Journal of Ecology* 49: 389–396.
- Kaimowitz D, Sheil D. 2007. conserving what and for whom? Why conservation should help meet basic human needs in the tropics. *Biotropica* 39: 567–574.
- Kalousová B, Piel AK, Pomajbíková K, Modrý D, Stewart FA, Petrželková KJ. 2014. Gastrointestinal parasites of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in Ugalla, Tanzania. *International Journal of Primatology* 35: 463–475.
- Kano T. 1980. Social behavior of wild pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Wamba: A preliminary report. *Journal of Human Evolution* 9: 243–260.
- Kano T. 1982. The social group of pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Wamba. *Primates* 23: 171–188.
- Kano T. 1983. An ecological study of the pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Yalosidi, Republic of Zaire. *International Journal of Primatology* 4: 1–31.
- Kano T, Mulavwa M. 1984. Feeding ecology of the pygmy chimpanzee (*Pan paniscus*) of Wamba. In: RL Susman, editor. *The Pygmy Chimpanzee: evolutionnary biology and behavior*. Springer, New York: 233–274.
- Kano T. 1992. *The last ape: pygmy chimpanzee behavior and ecology*. Stanford University Press, Stanford. 248 p.
- Kappeler PM, van Schaik CP, DP Watts. 2012. The values and challenges of long-term field studies. In: PM Kappeler, DP Watts, editors. *Long-term field studies of primates*. Springer, Heidelberg: 3–18.
- Karthik T, Veeraswami GG, Samal PK, others. 2009. Forest recovery following shifting cultivation: an overview of existing research. *Tropical Conservation Science* 2: 374–387.
- Kaur T, Singh J, Tong S, Humphrey C, Clevenger D, Tan W, Szekely B, Wang Y, Li Y, Alex Muse E, Kiyono M, Hanamura S, Inoue E, Nakamura M, Huffman MA, Jiang B, 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: 755–765.
- Kaur T, Singh J. 2009. Primate-parasitic zoonoses and anthopozoonoses: a literature review. In: MA Huffman, CA Chapman. *Primate parasite ecology. The dynamic and study of host-parasite relationships*, editors. Cambridge University Press, New York: 199-230.
- Kawabata M, Nishida T. 1991. A preliminary note on the intestinal parasites of wild chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania. *Primates* 32: 275–278.

- Kawamoto Y, Takemoto H, Higuchi S, Sakamaki T, Hart JA, Hart TB, Tokuyama N, Reinartz GE, Guislain P, Dupain J, Cobden AK, Mulavwa MN, Yangozene K, Darroze S, Devos C, Furuichi T. 2013. Genetic structure of wild bonobo populations: diversity of mitochondrial DNA and geographical distribution. *PLoS ONE* 8: e59660.
- Köndgen S, Kühl H, N’Goran PK, Walsh PD, Schenk S, Ernst N, Biek R, Formenty P, Mätz-Rensing K, Schweiger B, Junglen S, Ellerbrok H, Nitsche A, Briese T, Lipkin WI, Pauli G, Boesch C, Leendertz FH. 2008. pandemic human viruses cause decline of endangered great apes. *Current Biology* 18: 260–264.
- Köndgen S, Leider M, Lankester F, Bethe A, Lübke-Becker A, Leendertz FH, Ewers C. 2011. *Pasteurella multocida* involved in respiratory disease of wild chimpanzees. *PLoS ONE* 6: e24236.
- Köndgen S, Schenk S, Pauli G, Boesch C, Leendertz FH. 2010. Noninvasive monitoring of respiratory viruses in wild chimpanzees. *EcoHealth* 7: 332–341.
- Krief S, Martin MT, Grellier P, Kasenene J, Sevenet T. 2004. Novel antimalarial compounds isolated in a survey of self-medicative behavior of wild chimpanzees in Uganda. *Antimicrobial agents and chemotherapy* 48: 3196.
- Krief S, Hladick CM, Haxaire C. 2005a. Ethnomedicinal and bioactive properties of plants ingested by wild chimpanzees in Uganda. *Journal of Ethnopharmacology* 101: 1–15.
- Krief S, Huffman MA, Sévenet T, Guillot J, Bories C, Hladik CM, Wrangham RW. 2005b. Noninvasive Monitoring of the Health of *Pan troglodytes schweinfurthii* in the Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology* 26: 467–490.
- Krief S. 2006. Diversity of items of low nutritional value ingested by chimpanzees from Kanyawara, Kibale National Park, Uganda: an example of the etho-ethnology of chimpanzees. *Social Science Information* 45: 227–263.
- Krief S, Huffman MA, Sévenet T, Hladik C-M, Grellier P, Loiseau PM, Wrangham RW. 2006. Bioactive properties of plant species ingested by chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology* 68: 51–71.
- Krief S, Jamart A, Mahé S, Leendertz FH, Mätz-Rensing K, Crespeau F, Bain O, Guillot J. 2008. Clinical and pathologic manifestation of oesophagostomosis in African great apes: does self-medication in wild apes influence disease progression? *Journal of Medical Primatology* 37: 188–195.

- Krief S, Nambogwe H, Mankoto S, Krief JM. 2009. Mallets pédagogiques itinérantes «les grands singes et leur habitat»: parcours et premières évaluations de l'impact du projet en Ouganda et au Gabon. *Revue de primatologie* 1 [En ligne].
- Krief S, Vermeulen B, Lafosse S, Kasenene JM, Nieguitsila A, Berthelemy M, L'Hostis M, Bain O, Guillot J. 2010. Nodular worm infection in wild chimpanzees in Western Uganda: A Risk for Human Health? *PLoS Neglected Tropical Diseases* 4: e630.
- Krief S, Cibot M, Bortolamiol S, Seguya A, Krief JM, Masi S. 2014. Wild chimpanzees on the edge: nocturnal activities in croplands. *PLoS ONE* 9: e109925.
- Van Krunkelsven E, Dupain J, van Elsacker L, Verheyen R. 1999. Habituation of bonobos (*Pan paniscus*): first reactions to the presence of observers and the evolution of response over time. *Folia Primatologica* 70: 365–368.
- Kuroda S. 1979. Grouping of the pygmy chimpanzees. *Primates* 20: 161–183.
- Kuroda S, Nishihara T, Suzuki S, Oko RA. 1996. Sympatric chimpanzees and gorillas in the Ndoki Forest, Congo. In: WC McGrew, LF Marchant, T Nishida, editors. *Great Ape Societies*. Cambridge University Press, Cambridge: 71-81.
- Lambert JE, Chapman CA, Wrangham RW, Conklin-Brittain NL. 2004. Hardness of cercopithecine foods: Implications for the critical function of enamel thickness in exploiting fallback foods. *American Journal of Physical Anthropology* 125: 363–368.
- Lambert JE. 2007. Seasonality, fallback strategies, and natural selection: a chimpanzee and Cercopithecoid model for interpreting the evolution of the hominin diet. In: PS Ungar, editor. *Evolution of the human diet: the known, the unknown, and the unknowable*. Oxford University Press, Oxford: 324– 343.
- Laporte NT, Stabach JA, Grosch R, Lin TS, Goetz SJ. 2007. Expansion of Industrial Logging in Central Africa. *Science* 316: 1451–1451.
- Ledo Bisson. 2011. Etude ethnoécologique des représentations du bonobo en pays Téké (RDC) dans le cadre de l'itinérance de la malle pédagogique «les grands singes et leur habitat». Mémoire de Master 2, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 99 p.
- Levréro F, Gatti S, Gautier-Hion A, Ménard N. 2007. Yaws disease in a wild gorilla population and its impact on the reproductive status of males. *American Journal of Physical Anthropology* 132: 568–575.
- Lestel D, Herzfeld C. 2006. L'intelligence des grands singes en question. *Le Courrier de la Nature* 227: 28–33.

- Lilly AA, Mehlman PT, Doran D. 2002. Intestinal parasites in gorillas, chimpanzees, and humans at Mondika research site, Dzanga-Ndoki National Park, Central African Republic. *International Journal of Primatology* 23: 555–573.
- Lindenmayer D, Fischer J. 2006. Habitat fragmentation and landscape change an ecological and conservation synthesis. Island Press, Washington. 329 p.
- Lingomo B, Kimura D. 2009. Taboo of eating bonobos among the Bongando people in the Wamba region, Democratic Republic of Congo. *African Study Monographs* 30: 209–225.
- Liu J, Dietz T, Carpenter SR, Alberti M, Folke C, Moran E, Pell AN, Deadman P, Kratz T, Lubchenco J, Ostrom E, Ouyang Z, Provencher W, Redman CL, Schneider SH, Taylor WW. 2007. Complexity of Coupled Human and Natural Systems. *Science* 317: 1513–1516.
- Lokasola AL. 2010. Surveys, monitoring, habituation and protection of bonobos at Kokolopori Bonobo Reserve, DRC. International Primatological Society Congress, Kyoto.
- Lonsdorf EV, Travis D, Pusey AE, Goodall J. 2006. Using retrospective health data from the Gombe chimpanzee study to inform future monitoring efforts. *American Journal of Primatology* 68: 897–908.
- Lonsdorf EV, Murray CM, Lonsdorf EV, Travis DA, Gilby IC, Chosy J, Goodall J, Pusey AE. 2011. A Retrospective Analysis of Factors Correlated to Chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) Respiratory Health at Gombe National Park, Tanzania. *EcoHealth* 8: 26–35.
- MacFie EJ, Williamson EA. 2010. Best Practice guidelines for great ape tourism. IUCN, Gland. 96 p.
- Mackay KJ, Campbell JM. 2012. Tourisme durable innovateur en Ouganda. Touristes internationaux, Réseaux nationaux et moyens d’existence locaux. *Téoros. Revue de recherche en tourisme Hors-série* 1.
- Magliocca F, Querouil S, Gautier-Hion A. 1999. Population structure and group composition of western lowland gorillas in North-Western Republic of Congo. *American Journal of Primatology* 48: 1–14.
- Magliocca F, Gautier-Hion A. 2002. Mineral content as a basis for food selection by western lowland gorillas in a forest clearing. *American Journal of Primatology* 57: 67–77.
- Malenky RK, Stiles EW. 1991. Distribution of terrestrial herbaceous vegetation and its consumption by *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaire. *American Journal of Primatology* 23: 153–169.
- Malenky R, Wrangham R. 1994. A Quantitative Comparison of Terrestrial Herbaceous Food Consumption by *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaire, and *Pan troglodytes* in the Kibale Forest, Uganda. *American Journal of Primatology* 32: 1–12.

- Malenky RK, Kuroda S, Vineberg EO, Wrangham RW. 1996. The significance of terrestrial herbaceous foods for bonobos, chimpanzees, and gorillas. In: RW Wrangham, WC McGrew, FBM de Waal, P Heltne. *Chimpanzee Cultures*. Harvard University Press, Cambridge: 59–75.
- Marie CN, Sibelet N, Dulcire M, Rafalimaro M, Danthu P, Carrière SM. 2009. Taking into account local practices and indigenous knowledge in an emergency conservation context in Madagascar. *Biodiversity and Conservation* 18: 2759–2777.
- Mariki SB. 2013. Conservation With a human face? Comparing local participation and benefit sharing from a national park and a state forest plantation in Tanzania. *SAGE Open* 3: 1–16.
- Marsh LK, Chapman C. 2013. *Primates in fragments : complexity and resilience*. Springer, New York. 537 p.
- Marshall AJ, Wrangham RW. 2007. Evolutionary consequences of fallback foods. *International Journal of Primatology* 28: 1219–1235.
- Marshall AJ, Boyko CM, Feilen KL, Boyko RH, Leighton M. 2009. Defining fallback foods and assessing their importance in primate ecology and evolution. *American Journal of Physical Anthropology* 140: 603–614.
- Masi S, Chauffour S, Bain O, Todd A, Guillot J, Krief S. 2012a. Seasonal effects on great ape health: a case study of wild chimpanzees and western gorillas. *PLoS ONE* 7: e49805.
- Masi S, Gustafsson E, Saint Jalme M, Narat V, Todd A, Bomsel M-C, Krief S. 2012b. Unusual feeding behavior in wild great apes, a window to understand origins of self-medication in humans: Role of sociality and physiology on learning process. *Physiology & Behavior* 105: 337–349.
- Matsuzawa T. 1996a. Field experiments on use of stone tools in the wild. In: RW Wrangham, WC McGrew, FBM de Waal, PG Helton, editors. *Chimpanzee Cultures*. Harvard University Press, Cambridge: 351–370.
- Matsuzawa T. 1996b. Chimpanzee intelligence in nature and in captivity: isomorphism of symbol use and tool use. In: WC McGrew, LF Marchant, T Nishida, editors. *Great Ape Societies*. Cambridge University Press, Cambridge: 196–209.
- Matsuzawa T. 2010. The chimpanzee mind: bridging fieldwork and laboratory work. In: EV Lonsdorf, SR Ross, T Matsuzawa (editors). *The mind of the chimpanzee: ecological and experimental perspectives*. The University Press of Chicago. Chicago: 1–19.
- Matsuzawa T, Humle T, Sugiyama Y. 2011. *The chimpanzees of Bossou and Nimba*. Springer, Tokyo. 465 p.

- Mbora DNM, McPeck MA. 2009. Host density and human activities mediate increased parasite prevalence and richness in primates threatened by habitat loss and fragmentation. *Journal of Animal Ecology* 78: 210–218.
- Mbora DNM, Wiczowski J, Munene E. 2009. Links between habitat degradation, and social group size, ranging, fecundity, and parasite prevalence in the Tana River mangabey (*Cercocebus galeritus*). *American Journal of Physical Anthropology* 140: 562–571.
- McLennan MR, Hill CM. 2010. Chimpanzee responses to researchers in a disturbed forest–farm mosaic at Bulindi, Western Uganda. *American Journal of Primatology* 72: 907–918.
- McLennan MR, Huffman MA. 2012. High frequency of leaf swallowing and its relationship to intestinal parasite expulsion in “village” chimpanzees at Bulindi, Uganda. *American Journal of Primatology* 74: 642–650.
- McLennan MR. 2013. Diet and feeding ecology of chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Bulindi, Uganda: foraging strategies at the forest–farm interface. *International Journal of Primatology* 34: 585–614.
- Mehlman P. 2010. La Réserve Naturelle communautaire de Tayna en République Démocratique du Congo : une approche de conservation et de gestion des ressources par la base. In: D Yanggen, K Angu, N Tchamou, M Agnagna, Central African Regional Program for the Environment, International Union for Conservation of Nature. Landscape-scale conservation in the Congo Basin: lessons learned from the Central African Regional Program for the Environment (CARPE). IUCN, Gland: 67–83.
- Ménard N, Rantier Y, Foulquier A, Qarro M, Chillasse L, Vallet D, Pierre JS, Butet A. 2014a. Impact of human pressure and forest fragmentation on the Endangered Barbary macaque *Macaca sylvanus* in the Middle Atlas of Morocco. *Oryx* 48: 276–284.
- Ménard N, Motsch P, Delahaye A, Saintvanne A, Le Flohic G, Dupé S, Vallet D, Qarro M, Tattou MI, Pierre JS. 2014b. Effect of habitat quality on diet flexibility in Barbary macaques: overgrazing affects barbary macaque diets. *American Journal of Primatology* 76: 679–693.
- Mitja D, Hladik A. 1989. Aspects de la reconstitution de la végétation dans deux jachères en zone forestière africaine humide (Makokou, Gabon). *Acta Oecologica. Oecologia Generalis* 10: 75–94.
- MMT. 2003. Requête en obtention de la personnalité juridique. N° JUST.G.S./20/800/2003.
- MMT. 2012. Rapport de la sensibilisation sur les grands singes et leur habitat avec support de la malle pédagogique. 13 p.
- MMT. 2013. Procès-verbal de consentement des habitant d’Embirima à la création de leur forêt communautaire. 5p.

- MMT. 2014. Rapport annuel d'activités (2013). Rapport non publié. 18 p.
- Mohneke M, Fruth B. 2008. Bonobo (*Pan paniscus*) density estimation in the SW-Salonga National Park, Democratic Republic of Congo: common methodology revisited. In: T Furuichi and J Thompson, editor. The Bonobos: behavior, ecology and conservation. Springer New York. p. 151–166.
- Montague D. 2002. Stolen goods: Coltan and conflict in the Democratic Republic of Congo. SAIS Review 22: 103–118.
- Morgan D, Sanz C, Onononga JR, Strindberg S. 2006. Ape abundance and habitat use in the Goulougo Triangle, Republic of Congo. International Journal of Primatology 27: 147–179.
- Mudakikwa AB, Sleemna JM, Foster JW, Meader LL, Patton S. 1998. An indicator of human impact: gastrointestinal parasites of mountain gorillas (*Gorilla gorilla berengei*) from the Virunga Volcanoes Region, Central Africa. Communication orale. Colloque commun American Association of Zoo Veterinarian and American Association of Wildlife Veterinarian.
- Mukulumanya M, Vermeulen C, Kalinda A, Mate J-P. 2014. La gestion communautaire des ressources naturelles à l'Est de la RD Congo: expérience de l'UGADEC. Parcs & Réserves 68: 11–15.
- Mulavwa MN, Furuichi T, Yangozene K et al. 2008. Seasonal changes in fruit production and party size of bonobos at Wamba. In: T Furuichi, J Thompson, editors. The bonobos: behavior, ecology and evolution. Springer, New York: 121–134.
- Mulavwa MN, Yangozene K, Yamba-Yamba M et al. 2010. Nest groups of wild bonobos at Wamba: selection of vegetation and tree species and relationships between nest group size and party size. American Journal of Primatology 72: 575–586.
- Murata K, Hasegawa H, Nakano T, Noda A, Yanai T. 2002. Fatal infection with human pinworm, *Enterobius vermicularis*, in a captive chimpanzee. Journal of Medical Primatology 31: 104–108.
- Murray CM, Heintz MR, Lonsdorf EV, Parr LA, Santymire RM. 2013. validation of a field technique and characterization of fecal glucocorticoid metabolite analysis in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*): chimpanzee fecal glucocorticoid metabolite method. American Journal of Primatology 75: 57–64.
- Nakandé A, Belem AMG, Niaongo A, Jost C. 2008. Conflits hommes-éléphants dans la Reserve Partielle de Pama, Burkina Faso. Pachyderm 81–91.
- Narat V. 2011. Résilience des bonobos (*Pan paniscus*) à la fragmentation de l'habitat et à la pression anthropique. Etude préliminaire lors de deux missions dans le Territoire de Bolobo

- en République Démocratique du Congo. Thèse vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes, Nantes. 116 p.
- Narat V, Cibot M, Bokika Ngawolo JC, Dumez R, Krief S. 2012. Etude préliminaire de l'influence des disponibilités alimentaires et des activités humaines sur l'utilisation spatiale de l'habitat par les chimpanzés et les bonobos. *Revue de primatologie* 4 [En ligne].
- Narat V, Bokika Ngwaolo JC, Bongwana B, Krief S. 2013. L'habituatation des bonobos de la forêt de Manzano dans le Territoire de Bolobo (Province du Bandundu, RDC): évolution du processus au regard du socioécosystème. Communication orale. XXVI^{ème} colloque de la Société Francophone de Primatologie. *Revue de primatologie* 5 [En ligne].
- Neveu-Lemaire M. 1917. Contribution à l'étude des organes reproducteurs et de la reproduction chez les strangles dépourvus de capsule buccale (Metastrongilidae). *Mémoires de la société zoologique de France* 27.
- Nishihara T. 1995. Feeding ecology of western lowland gorillas in the Nouabalé-Ndoki National Park, Congo. *Primates* 36: 151–168.
- Nsubuga AM, Robbins MM, Roeder AD, Morin PA, Boesch C, Vigilant L. 2004. Factors affecting the amount of genomic DNA extracted from ape faeces and the identification of an improved sample storage method: getting more dna from faeces. *Molecular Ecology* 13: 2089–2094.
- Nunn CL, Altizer S. 2006. Infectious diseases in primates: Behavior, ecology and evolution. Oxford University Press, Oxford. 384 p.
- Ogawa H, Idani G, Moore J, Pintea L, Hernandez-Aguilar A. 2007. Sleeping parties and nest distribution of chimpanzees in the savanna woodland, Ugalla, Tanzania. *International Journal of Primatology* 28: 1397–1412.
- Ohashi G, Matsuzawa T. 2010. Deactivation of snares by wild chimpanzees. *Primates* 52: 1–5.
- Olander J, Borges B, Narayamoga A. 2010. The Suruí project: Building indigenous peoples' capacity for informed engagement with REDD finance. In: *Avoided Deforestation (REDD) and Indigenous Peoples: Experiences, Challenges and Opportunities in the Amazon Context*. Instituto Socioambiental and Forest Trends. p. 109-124. 365 p.
- Olivier de Sardan JP. 2008. La rigueur du qualitatif : les contraintes empiriques de l'interprétation socio-anthropologique. Bruylant-Academia, Louvain-La-Neuve. 365 p.
- Omasombo V, Bokelo D, Dupain J. 2005. Current Stratus of Bonobos and Other Large Mammals in the Proposed Forest Reserve of Lomako-Yokokala, Equateur Province, Democratic Republic of Congo. *Pan Africa News* 12: 14–17.

- Oppong SK, Danquah E, Sam MK. 2008. An update on crop-raiding by elephants at Bia Conservation Area, Ghana from 2004 to 2006. *Pachyderm* 44 :59–64.
- Orihel TC. 1971. *Necator americanus* Infection in Primates. *The Journal of Parasitology* 57: 117–121.
- Parish AR. 1994. Sex and food control in the “uncommon chimpanzee”: how bonobo females overcome a phylogenetic legacy of male dominance. *Ethology and Sociobiology* 15: 157–179.
- Parnell RJ. 2002. Group size and structure in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Mbeli Bai, Republic of Congo. *American Journal of Primatology* 56: 193–206.
- Pedersen AB, Davies TJ. 2010. Cross-species pathogen transmission and disease emergence in Primates. *EcoHealth* 6: 496–508.
- Peters CJ, LeDuc JW. 1999. An introduction to Ebola: the virus and the disease. *Journal of Infectious Diseases* 179: 9–16.
- Peterson D. 2003. Great apes as food. *Gastronomica* 3: 64–70.
- Pit DSS, De Graaf W, Snoek H, De Vlas SJ, Baeta SM, Polderman AM. 1999. Diagnosis of *Oesophagostomum bifurcum* and hookworm infection in humans: day-to-day and within-specimen variation in larval counts. *Parasitology* 118: 283–288.
- Polderman AM, Blotkamp J. 1995. *Oesophagostomum* infections in humans. *Parasitology today* 11: 451–455.
- Pontzer H, Wrangham RW. 2006. Ontogeny of ranging in wild chimpanzees. *International Journal of Primatology* 27: 295–309.
- Potts KB, Chapman CA, Lwanga JS. 2009. Floristic heterogeneity between forested sites in Kibale National Park, Uganda: insights into the fine-scale determinants of density in a large-bodied frugivorous primate. *Journal of Animal Ecology* 78: 1269–1277.
- Profousová I, Mihalíková K, Laho T, Váradyová Z, Petrželková KJ, Modrý D, Kišidayová S. 2011. The ciliate, *Troglodytella abrassarti*, contributes to polysaccharide hydrolytic activities in the chimpanzee colon. *Folia Microbiologica* 56: 339–343.
- Pruetz JD. 2006. Feeding ecology of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal. In: G Hohmann, MM Robbins, C Boesch, editors. *Feeding ecology in apes and other primates. Ecological, physiological and behavioural aspects*. Cambridge University Press, New York: 161–182.
- Pruetz J, Bertolani P. 2009. Chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) behavioral responses to stresses associated with living in a savanna-mosaic environment: implications for hominin adaptations to open habitats. *PaleoAnthropology* 2009: 252–262.

- Prüfer K, Munch K, Hellmann I, Akagi K, Miller JR, Walenz B, Koren S, Sutton G, Kodira C, Winer R, Knight JR, Mullikin JC, Meader SJ, Ponting CP, Lunter G, Higashino S, Hobolth A, Dutheil J, Karakoç E, Alkan C, Sajjadian S, Catacchio CR, Ventura M, Marques-Bonet T, Eichler EE, André C, Atencia R, Mugisha L, Junhold J, Patterson N, Siebauer M, Good JM, Fischer A, Ptak SE, Lachmann M, Symer DE, Mailund T, Schierup MH, Andrés AM, Kelso J, Pääbo S. 2012. The bonobo genome compared with the chimpanzee and human genomes. *Nature* 486: 527–531.
- Pusey AE, Oehlert GW, Williams JM, Goodall J. 2005. Influence of ecological and social factors on body mass of wild chimpanzees. *International Journal of Primatology* 26: 3–31.
- Raghunathan N, Ansay F, Nsenga L. 2013. Gestion participative des ressources naturelles dans les Réserves de Biosphère. L'expérience du WWF dans les réserves de Luki, Yangambi (RDC) et Dimonika (République du Congo). Guide technique WWF-Belgique. 27 p.
- Reinartz GE, Isia IB, Ngamankosi M, Wema LW. 2006. Effects of forest type and human presence on bonobo (*Pan paniscus*) density in the Salonga National Park¹. *International Journal of Primatology* 27: 603–634.
- Reinartz GE, Guislain P, Mboyo Bolinga TD, Isomana E, Inogwabini BI, Bokomo N, Ngamankosi M, Wema Wema L. Ecological factors influencing bonobo density and distribution in the Salonga National Park: Applications for population assessment. 2008. In: T Furuichi and J Thompson, editor. *The Bonobos: Behavior, Ecology and Conservation*. Springer, New York: 167–188.
- REM 2011, Mise en application de la loi forestière et de la gouvernance. Analyse de la législation forestière de la RDC. Rapport Resource Extraction Monitoring, Cambridge. 42 p.
- Reynolds V. 1975. How wild are the Gombe chimpanzees? *Man* 10: 123.
- Plumptre AJ, Reynolds V. 1994. The effect of selective logging on the primate populations in the Budongo Forest Reserve, Uganda. *Journal of Applied Ecology* 31: 631–641.
- Roberts LS, Janovy J. 2009. Gerald D. Schmidt & Larry S. Roberts' foundations of parasitology. Eighth edition. McGraw-Hill Higher Education. 701 p.
- Robbins MM, Hohmann G. 2006. Primate feeding ecology: an integrative approach. In: G Hohmann, MM Robbins, C Boesch, editors. *Primate feeding ecology in apes and other primates*. Cambridge University Press, Cambridge: 1–14.
- Robbins MM, Bosco Nkurunungi J, McNeilage A. 2006. Variability of the feeding ecology of eastern gorillas. In: Hohmann G, Robbins MM, Boesch C, editors. *Primate feeding ecology in apes and other primates*. Cambridge University Press, Cambridge: 25–48.

- Robillard M. 2010. Pygmées Baka et voisins dans la tourmente des politiques environnementales en Afrique Centrale. Dissertation de thèse. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 490 p.
- Roe D, Nelson F, Sandbrook C. 2009. Gestion communautaire des ressources naturelles en Afrique: impacts, expériences et orientations futures. 2009. Série Ressources Naturelles n°18. Institut International pour l'Environnement et le Développement, Londres. 222 p.
- Rosenberger AL. 2013. Fallback foods, preferred foods, adaptive zones, and primate origins: Reconstructing Primate Origins. *American Journal of Primatology* 75: 883–890.
- Sá RM, Petrášová J, Pomajbíková K, Profousová I, Petrželková KJ, Sousa C, Cable J, Bruford MW, Modrý D. 2013. Gastrointestinal symbionts of chimpanzees in Cantanhez National Park, guinea-bissau with respect to habitat fragmentation: GI Symbionts in Guinea-Bissau Chimpanzees. *American Journal of Primatology* 75: 1032–1041.
- Sabater Pi J, Veà J. 1990. Nest-building and population estimates of the bonobo from the Lokoe-Lilungu-Ikomaloki region of Zaire. *Primate Conservation* 11: 43–48.
- Sabater PJ, Veà JJ. 1994. Comparative inventory of foods consumed by the wild pygmy chimpanzee (*Pan paniscus*; Mammalia) in the Lilungu-Lokofé region of the Republic of Zaire. *Journal of African Zoology* 108: 381–396.
- Sakamaki T. 2010. Coprophagy in wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba in the Democratic Republic of the Congo: a possibly adaptive strategy? *Primates* 51: 87–90.
- Sak B, Petrzelkova KJ, Kvetonova D, Mynarova A, Shutt KA, Pomajbikova K, Kalousova B, Modry D, Benavides J, Todd A. 2013. Long-term monitoring of microsporidia, cryptosporidium and giardia infections in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at different stages of habituation in Dzanga Sangha Protected Areas, Central African Republic. *PloS one* 8: e71840.
- Sanderson SE, Redford KH. 2003. Contested relationships between biodiversity conservation and poverty alleviation. *Oryx* 37: 389–390.
- Sandosham AA. 1950. On *Enterobius vermicularis* (Linnaeus, 1758) and some related species from primates and rodent. *Journal of Helminthology* 24: 171–204.
- Savage-Rumbaugh ES, Wilkerson BJ. 1978. Socio-sexual behavior in *Pan paniscus* and *Pan troglodytes*: A comparative study. *Journal of Human Evolution* 7: 327–347.
- Savage-Rumbaugh S, Shanker SG, Taylor TJ. 1998. Apes, language, and the human mind. Oxford University Press, New York. 256 p.
- Schwarz E. 1929. The occurrence of the chimpanzee on the west bank of the Congo River [english translation]. *Revue de zoologie et de botanique africaines*. 16: 425–426.

- Serckx A, Huynen M-C, Bastin J-F, Hambuckers A, Beudels-Jamar RC, Vimond M, Raynaud E, Kühl HS. 2014. Nest Grouping Patterns of Bonobos (*Pan paniscus*) in Relation to Fruit Availability in a Forest-Savannah Mosaic. PLoS ONE 9: e93742.
- Shutt K, Heistermann M, Kasim A, Todd A, Kalousova B, Profosouva I, Petrzelkova K, Fuh T, Dicky J-F, Bopalanzognako J-B, Setchell JM. 2014. Effects of habituation, research and ecotourism on faecal glucocorticoid metabolites in wild western lowland gorillas: Implications for conservation management. Biological Conservation 172: 72–79.
- De Silva NR, Brooker S, Hotez PJ, Montresor A, Engels D, Savioli L. 2003. Soil-transmitted helminth infections: updating the global picture. Trends in parasitology 19: 547–551.
- Simberloff D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? Biological Conservation 83: 247–257.
- Sommer V, Adanu J, Faucher I, Fowler A. 2004. Nigerian Chimpanzees (*Pan troglodytes vellerosus*) at Gashaka: two years of habituation efforts. Folia Primatologica 75: 295–316.
- Sorci G, Morand S, Hugot J-P. 1997. Host-parasite coevolution: comparative evidence for covariation of life history traits in primates and oxyurid parasites. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 264: 285–289.
- Souto T, Deichmann JL, Núñez C, Alonso A. 2014. Classifying conservation targets based on the origin of motivation: implications over the success of community-based conservation projects. Biodiversity and Conservation 23: 1331–1337.
- Stam AB. 1960. Un cas mortel d'ascaridiose (*Ascaris lumbricoides* L.) chez le chimpanzé nain (*Pan paniscus* Schwartz). Annales De Parasitologie Humaine Et Comparée 35: 675.
- Steel .2008. Salonga-Lukenie-Sankuru Landscape. Land Use Plan. WWF-DRC, CARPE/USAID. 28 p.
- Stiles D, Redmond I, Cress D, Nellemann C, Formo RK. 2013. Stolen Apes—the illicit trade in chimpanzees, gorillas, bonobos and orangutans. A rapid response assessment. United Nations Environment Programme, GRID-Arendal. 53 p.
- Strunz S. 2012. Is conceptual vagueness an asset? Arguments from philosophy of science applied to the concept of resilience. Ecological Economics 76: 112–118.
- Sunderlin WD, Hatcher J, Liddle M, Rights and Resources Initiative. 2008. From exclusion to ownership?: challenges and opportunities in advancing forest tenure reform. Rights and Resources Initiative, Washington. 54 p.
- Swaine MD, Whitmore TC. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. Vegetatio 75: 81–86.

- Takenoshita Y, Ando C, Yamagiwa J. 2008. Fruit phenology of the great ape habitat in the Moukalaba-Doudou National Park, Gabon. African Study Monographs. Supplementary Issue. 39: 23–39.
- Taylor R. 2009. Community based natural resource management in Zimbabwe: the experience of CAMPFIRE. Biodiversity and Conservation 18: 2563–2583.
- Tewksbury J, Wagner G. 2014. The role of civil society in recalibrating conservation science incentives: civil society and conservation incentives. Conservation Biology 1–3.
- Thompson JAM. 1997. The History, taxonomy and ecology of the bonobo (*Pan paniscus* Schwarz, 1929) with a first description of a wild population living in a forest/savanna mosaic habitat. PhD Dissertation. Oxford. 362 p.
- Thompson JAM. 2002. Bonobos of the Lukuru Wildlife Research Project. In: C Boesch, G Hohmann, LF Marchant, editors. Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos. Cambridge University Press, Cambridge: 61–70.
- Thompson JAM, Nestor LM, Kabanda RB. 2008. Traditional land-use practices for bonobo conservation. In: T Furuichi, J Thompson, editors. The Bonobos: behavior, ecology and conservation. Springer, New York: 227–244.
- Thompson-Handler N, Malenky RK, Badrian N. 1984. Sexual behavior of *Pan paniscus* under natural conditions in the Lomako Forest, Equateur, Zaire. In: RL Susman, editor. The Pygmy Chimpanzee: evolutionary biology and behavior. Springer, New York: 3427368.
- Tshikengela BKL. 2009. Acteurs et interactions autour des ressources halieutiques du Parc National de la Salonga. Cas de l'exploitation de la rivière Luilaka en RDC. Master complémentaire en développement, environnement et sociétés. Université Catholique de Louvain. [En ligne, consulté le 10 septembre 2014]. http://www.memoireonline.com/02/13/6968/m_Acteurs-et-interactions-autour-des-ressources-halieutiques-du-Parc-National-de-la-Salonga-Cas-de-10.html
- Turner SE, Fedigan LM, Nobuhara H, Nobuhara T, Matthews HD, Nakamichi M. 2008. Monkeys with disabilities: prevalence and severity of congenital limb malformations in *Macaca fuscata* on Awaji Island. Primates 49: 223–226.
- Tutin CE, McGrew WC, Baldwin PJ. 1983. Social organization of savanna-dwelling chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, at Mt. Assirik, Senegal. Primates 24: 154–173.
- Tutin CE, Fernandez M, Rogers ME, Williamson EA, McGrew WC, Altmann SA, Southgate DAT, Crowe I, Tutin CEG, Whiten A, others. 1991. Foraging profiles of sympatric lowland gorillas and chimpanzees in the Lope Reserve, Gabon. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 334: 179–186.

- Tutin CEG, Fernandez M. 1991. Responses of wild chimpanzees and gorillas to the arrival of primatologists: behaviour observed during habituation. In: HO Box, editor. Primate Responses to Environmental Change. Springer, Netherlands: 187–197.
- Tutin CEG, Fernandez M. 1993. Composition of the diet of chimpanzees and comparisons with that of sympatric lowland gorillas in the lopé reserve, gabon. *American Journal of Primatology* 30: 195–211.
- UNDP. 2014. Human Development Report. United Nations Development Programme. <http://hdr.undp.org/fr/data> [en ligne, téléchargé le 9 septembre 2014].
- UICN, ICCN. 2012. Bonobo (*Pan paniscus*): stratégie de conservation 2012-2022. UICN/ICCN, Gland. 69 p.
- UICN/PACO. 2010. Parcs et Réserves de la République Démocratique du Congo : évaluation de l'efficacité de gestion des aires protégées. UICN/PACO, Ouagadougou. 148 p.
- Uehara S. 1988. Grouping patterns of wild pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) observed at a marsh grassland amidst the tropical rain forest of Yalosidi, Republic of Zaire. *Primates* 29: 41–52.
- Valdespino C, Rico-Hernández G, Mandujano S. 2010. Gastrointestinal parasites of Howler monkeys (*Alouatta palliata*) inhabiting the fragmented landscape of the Santa Marta mountain range, Veracruz, Mexico. *American Journal of Primatology* 1–10.
- Vereecke EE, D'Août K. 2011. Introduction. Primate locomotion: toward a synergy of laboratory and field research. In: K D'Août, EE Vereecke, editors. Primate locomotion: linking field and laboratory research. Springer, New York: 1–6.
- Vikanza PK. 2011. Aires protégées, espaces disputés et développement au Nord-Est de la RD Congo. Dissertation de thèse. Université Catholique de Louvain. 343 p.
- De Waal FBM. 2008. Putting the altruism back into altruism: the evolution of empathy. *Annual Review of Psychology* 59: 279–300.
- De Waal FBM. 2009. Bonobo sex and society. *Scientific American Mind* 20: 4–11.
- De Waal FBM. 1989. Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees. *Journal of Human Evolution* 18: 433–459.
- Walker B, Holling CS, Carpenter SR, Kinzig A. 2004. Resilience, adaptability and transformability in social–ecological systems. *Ecology and society* 9: 5.
- Wallis J, Rick Lee D. 1999. Primate conservation: the prevention of disease transmission. *International Journal of Primatology* 20: 803–826.
- Walsh PD, Abernethy KA, Bermejo M, Beyers R, De Wachter P, Akou ME, Huijbregts B, Mambounga DI, Toham AK, Kilbourn AM, Lahm SA, Latour S, Maisels F, Mbina C,

- Mihindou Y, Ndong Obiang S, Effa EN, Starkey MP, Telfer P, Thibault M, Tutin CEG, White LJT, Wilkie DS. 2003. Catastrophic ape decline in western equatorial Africa. *Nature* 422: 611–614.
- de Wasseige C, de Marcken P, Bayol N, Hiol Hiol F, Mayaux Ph, Desclée B, Nasi R, Billand A, Defourny P et Eba'a R. 2012. Les forêts du bassin du Congo - Etat des Forêts 2010. Office des publications de l'Union Européenne, Luxembourg. 276 p.
- WCS. 2014. One world-one health Wildlife Conservation Society. [En ligne, consulté le 10 février 2014]. <http://www.wcs.org/conservation-challenges/wildlife-health/wildlife-humans-and-livestock/one-world-one-health.aspx>
- Western D, Wright. 1994. *Natural Connections: Perspectives in Community-Based Conservation*. Washington, D.C: Island Press. 579 p.
- White FJ, Wrangham RW. 1988. Feeding competition and patch size in the chimpanzee species *Pan paniscus* and *Pan troglodytes*. *Behaviour* 148–164.
- White FJ. 1996. Comparative socioecology of *Pan paniscus*. In: WC McGrew, LF Marchant, T Nishida. *Great Ape Societies*. Cambridge University Press, Cambridge: 29–41.
- White FJ. 1998. Seasonality and socioecology: the importance of variation in fruit abundance to bonobo sociality. *International journal of primatology* 19: 1013–1027.
- White LJT, Tutin CEG. 2001. Why chimpanzees and gorillas respond differently to logging. A cautionary tale from Gabon. In: W Weber, LJT White, A Vedder, L Naughton-Treves. *African rain forest ecology and conservation: an interdisciplinary perspective*. Yale University Press, New Haven: 449–462.
- Wich SA, Utami-Atmoko SS, Setia TM, Rijksen HD, Schürmann C, van Hooff JARAM, van Schaik CP. 2004. Life history of wild Sumatran orangutans (*Pongo abelii*). *Journal of Human Evolution* 47: 385–398.
- Wilkie DS, Carpenter JF, Zhang Q. 2001. The under-financing of protected areas in the Congo Basin: so many parks and so little willingness-to-pay. *Biodiversity & Conservation* 10: 691–709.
- Williamson EA, Feistner AT. 2003. Habituating primates: processes, techniques, variables and ethics. In: JM Setchell, DJ Curtis, editors. *Field and laboratory methods in primatology: A practical guide*. Cambridge University Press, Cambridge: 25–39.
- Wolfe ND, Escalante AA, Karesh WB, Kilbourn A, Spielman A, Lal AA. 1998. Wild primate populations in emerging infectious disease research: the missing link? *Emerging infectious diseases* 4: 149–158.

- Woodford MH, Butynski TM, Karesh WB. 2002. Habituating the great apes: the disease risks. *Oryx* 36: 153–160.
- Wrangham RW. 1986. Ecology and social evolution in two species of chimpanzees. In: DI Rubenstein, RW Wrangham, editors. *Ecology and social evolution: birds and mammals*. Princeton University Press, Princeton: 352–378.
- Wrangham RW, Chapman CA, Clark-Arcadi AP, Isabirye-Basuta G. 1996. Social ecology of Kanyawara chimpanzees: implications for understanding the costs of great ape groups. In: WC McGrew, LF Marchant, T Nishida. *Great ape societies*. Cambridge University Press, Cambridge: 45–57.
- Yamagiwa J, Basabose AK. 2009. Fallback foods and dietary partitioning among *Pan* and *Gorilla*. *American Journal of Physical Anthropology* 140: 739–750.
- Yamagiwa J, Basabose AK, Kahekwa J, Bikaba D, Ando C, Matsubara M, Iwasaki N, Sprague DS. 2012. Long-term research on Grauer's Gorillas in Kahuzi-Biega National Park, DRC: life history, foraging strategies, and exological differentiation from sympatric chimpanzees. In: PM Kappeler, DP Watts, editors. *Long-Term Field Studies of Primates*. Springer, Verlag Berlin Heidelberg: 385–412.
- Yamakoshi G. 2004. Food seasonality and socioecology in Pan: are West African chimpanzees another bonobo? *African Study Monographs* 25: 45–60.
- Yamanashi Y, Morimura N, Mori Y, Hayashi M, Suzuki J. 2013. Cortisol analysis of hair of captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *General and Comparative Endocrinology* 194: 55–63.
- Yanggen D, Angu K, Tchamou N, Agnagna M, Central African Regional Program for the Environment, International Union for Conservation of Nature. 2010. *Landscape-scale conservation in the Congo Basin: lessons learned from the Central African Regional Program for the Environment (CARPE)*. IUCN, Gland. 262 p.
- Young H, Griffin RH, Wood CL, Nunn CL. 2013. Does habitat disturbance increase infectious disease risk for primates? *Ecology Letters* 16: 656–663.
- Zimble-DeLorenzo HS, Stone AI. 2011. Integration of field and captive studies for understanding the behavioral ecology of the squirrel monkey (*Saimiri* sp.). *American Journal of Primatology* 73: 607–622.
- Zommers Z, Macdonald DW, Johnson PJ, Gillespie TR. 2013. Impact of human activities on chimpanzee ground use and parasitism (*Pan troglodytes*): Researcher presence and infection dynamics. *Conservation Letters* 6: 264–273.

ANNEXE 1 : Grille des entretiens semi-directifs

1- Informations générales

- 1.1- Homme/Femme ?
- 1.2- Quel âge avez-vous ? (exact, approximatif ?)
- 1.3- Dans quel village vivez-vous ?
- 1.4- Quelle est votre activité principale ?

2- Utilisation humaine de l'environnement

2.1 Quelles sont vos activités pendant une journée ?

2.1.1 Travail en forêt ? Si oui, quelles activités, quelles fréquences/durées, quels outils utilisés, travail individuel/collectif, quels prélèvements ?

2.1.2 Les activités de forêt peuvent se faire dans n'importe quelle forêt ? Sinon, quelle correspondance entre activité et type de forêt ?

2.1.3 Quels sont les différents types de forêts ? Comment les reconnaître ?

2.1.4 Travail en savane ? Idem

2.2 Quels sont les objectifs de ces différentes activités ?

2.2.1 Activité commerciale/de subsistance ? Les 2 ?

2.2.2 Changement d'objectif pour certaines ?

2.2.3 Allez-vous vendre des produits sur les marchés ? Si oui, quels produits, quels marchés ? Fréquence de la vente ? Recettes pour le foyer ?

2.3 Pour ces activités, jusqu'où vous déplacez-vous ?

2.3.1 En fonction de l'activité/de l'objet du déplacement

2.3.2 Quels moyens de déplacements ?

2.4 Comment ces activités varient-elles au cours du temps ?

2.4.1 Saisonnalité des activités ? Comment se structurent-elles sur une année ?

2.4.2 Dans le temps long, évolution des activités personnelles au cours du temps ? Les différents emplois éventuels, des nouvelles pratiques (culture maïs ?, agrandissement des champs ?), ou la disparition d'autres...

3- Cas particulier : la chasse (dans le cas où l'interlocuteur se définit comme chasseur, régulier ou non).

3.1 Quels sont les méthodes de chasses que vous employez ?

3.1.1 Pouvez-vous les décrire précisément ?

3.1.2 Quelles sont les différences entre ces méthodes ? Pas le même gibier ?

3.1.3 Est-il possible de chasser partout et à tout moment de l'année avec l'ensemble de ces méthodes ?

3.2 A quelles fréquences chassez-vous (en fonction des méthodes) ?

3.2.1 Depuis quand chassez-vous ?

3.3 Où chassez-vous ?

3.3.1 Comment choisissez-vous les zones de chasses ?

3.3.2 Chassez-vous toujours au même endroit ?

3.4 Que chassez-vous ?

3.4.1 Quelles sont les espèces les plus chassées ?

3.4.2 Espèces pour la vente, d'autres pour la consommation ?

3.4.3 Lieux de ventes et clients ?

3.4.4 Avez-vous déjà capturé vous-mêmes un animal vivant de la forêt ? Si oui, qu'en avez-vous fait ?

4- La conservation de l'environnement et ses conséquences

Transformation d'une perception de la chasse «normale» en une perception de braconnage ?

Diff forêt protégée ou non ?

=> explorer en parallèle de l'estimation des prélèvements en forêt (animaux ou non) la perception par les populations locales de cet acte de prélever. Existence d'étude dans d'autres sites (dont PN ??) et différence avec MMT + tendance d'évolution ?

4.1 A quoi reconnaît-on une forêt protégée ?

4.1.1 Connaissez-vous des forêt protégées ? Si oui, lesquelles ?

4.1.2 Quelle est la différence entre une forêt protégée et non protégée ?

4.1.3 Depuis quand il existe des forêts protégées ?

4.1.4 Qui a pris la décision de protéger certaines forêts ? Pourquoi ?

4.2 Est-ce que la protection de certaines forêts a modifié vos activités ?

4.2.1 Etes-vous déjà allé dans des forêts protégées ? Pourquoi ?

4.2.2 Qu'attendez des vous de la protection de la forêt ?

ANNEXE 2 : Questionnaire de santé

- 1) Homme/Femme
- 2) Age
- 3) Lieu de vie
- 4) Allez-vous en forêt ?
- 5) Si oui, que faites vous en forêt ? Dans quelles forêts allez vous ? Combien de fois par semaine ?
- 6) Avez-vous déjà vu des bonobos ?
- 7) Si oui, date de la dernière rencontre ? Où (forêt, village) ? Que faisiez-vous à ce moment là ?
- 8) Avez-vous déjà eu des parasites intestinaux ?
- 9) Pensez-vous en avoir en ce moment ?
- 10) Si oui, pourquoi pensez-vous en avoir ?
- 11) Avez-vous déjà pris des antiparasitaire ?
- 12) Si oui, quels médicaments (traditionnels/occidental) ? Où les trouvez-vous ? Prophylaxie ou curatif ? Date de la dernière prise ?

ANNEXE 3 : Exemple de procès verbal, village d'Embirima

PROCES-VERBAL DE CONSENTEMENT DES HABITANTS D'EMBRIMA A LA CREATION DE LEUR FORET COMMUNAUTAIRE

L'an deux mille treize, le ...10^e...jour du mois de ...06.../2013.

Nous, habitants d'Embirima, regroupés au sein du Comité Local de Développement et de Conservation (CLDC) et reconnaissant l'autorité morale de Monsieur ...BEKU....., notre Chef Coutumier ;
NSELE MPAIA

Conscients de nos responsabilités devant Dieu, l'histoire et les générations futures ;

Considérant que notre village a adhéré à la campagne de protection de la biodiversité menée depuis 2001 par l'ONG Mbou-Mon-Tour (MMT) et qu'à la suite de cette sensibilisation, nous avons accepté de consacrer une partie de notre forêt à la protection de l'environnement, en l'occurrence Manzano pour les bonobos et Lefiri pour les petits singes, telle qu'il ressort de la description faite devant l'assemblée par notre Chef coutumier ;

Attendu qu'alors qu'on les y croyait définitivement éteints, ces bonobos et les petits singes, ont survécu, les premiers, grâce notamment à nos tabous traditionnels qui interdisent leur chasse et la consommation de leur viande et les seconds à l'action de sensibilisation de MMT ;

Attendu que le bonobo est considéré par les Téké comme un humain qui s'est réfugié dans la forêt pour n'avoir pas honoré sa dette, échappant ainsi à une ancienne loi coutumière qui faisait d'un débiteur insolvable l'esclave de son créancier ;

Attendu que des équipes de pisteurs recrutées par MMT, renforcées et payées actuellement par la Vallée des Singes, le Conservatoire pour la Protection des Primates, le Zoo d'Apenheul, EAZA et Bonobo ECO, s'occupent de l'habituation des bonobos à la présence humaine et du monitoring des petits singes, en vue notamment du développement des activités de la recherche scientifique et de l'écotourisme ; lesquelles vont générer des emplois et contribuer au développement socio-économique de notre région en général et de notre village en particulier ;

Conscients de l'intérêt que porte actuellement le monde scientifique à notre région à la suite de la richesse de sa biodiversité ;

Préoccupés néanmoins par le fait que cette diversité biologique risque de s'appauvrir à la suite de certaines activités de l'homme ;

Reconnaissant que nous dépendons étroitement et traditionnellement des ressources biologiques sur lesquelles sont fondées nos coutumes ;

Attendu qu'il importe d'anticiper et de prévenir les causes de la réduction ou de la perte sensible de la diversité biologique à la source et de s'y attaquer, en recourant notamment à l'expertise des organismes compétents en la matière ;

Vu la campagne menée à cet effet par Mbou-Mon-Tour, avec l'appui de ses partenaires ci-après : WWF, Vallée des Singes, Conservatoire pour la Protection des Primates, Fondation Nature & Découvertes, Zoo d'Apenheul, EAZA, Paniscus, Projet de Conservation des Grands Singes, UICN (France), Fonds Français pour l'Environnement Mondial, Programme de Petites Initiatives, Bonobo ECO, Awely ;

Déterminés à conserver et à utiliser durablement nos ressources naturelles au profit des générations présentes et futures ;

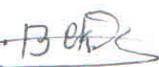
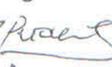
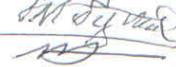
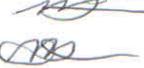
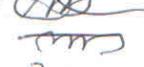
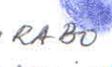
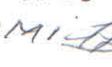
Avons décidé de :

1. Constituer un dossier administratif en vue d'obtenir des autorités compétentes le statut de forêt communautaire en faveur de la partie de notre forêt destinée depuis 2006 par nous-mêmes à la conservation des bonobos et des petits singes et ce, en application de l'article 22 de la loi n° 011/2002 du 29 août 2002 portant code forestier congolais, lequel accorde la possibilité aux communautés locales de pouvoir gérer elles-mêmes leurs forêts régulièrement possédées en vertu de la coutume ;
2. Confirmer l'interdiction de la chasse et de la culture des champs dans cette forêt ;
3. D'y autoriser par contre le prélèvement des chenilles et la pêche traditionnelle conforme aux exigences environnementales, le tout en parfaite harmonie avec les activités des équipes des pisteurs y affectées ;
4. Prendre l'engagement d'assurer l'implication effective de notre Chef coutumier dans la gestion de notre forêt communautaire afin de participer à la prise de décision et au partage de ses revenus ;

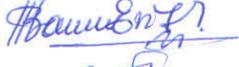
5. Affirmer notre volonté d'affecter ces revenus à l'amélioration de nos conditions de vie (réhabilitation et équipement de notre dispensaire, construction des bâtiments scolaires, assainissement du milieu, acquisition des semences améliorées, promotion de l'élevage de la volaille et du petit bétail ...);

Ainsi décidé et approuvé à Embirima aux jour, mois et an que dessus.

Les habitants d'EMBRIMA

1. CHEF DE TERRE : BEKU NSELEMPIA 
2. NOTABLE : MONZIU LEYALIWE 
3. NOTABLE : MPIANKWA ETIPULA 
4. NOTABLE : NGAMBIELI EMPULA 
5. NOTABLE : MANYA LERAMU 
6. NOTABLE : KWAYENDE MAMPURU 
7. CLIC : Président : BILE MOBA 
8. MEMBRE CLIC : MAMPURU MAKAMBALI 
9. MEMBRE CLIC : MAMAN WAWUNZA LAOLEMO 
10. MEMBRE CLIC : MAMAN NVURUWE MONGABU 
11. MEMBRE CLIC : MONZIU KAMA 
12. MEMBRE CLIC : MBONINI MPULA 
13. MONSIEUR NGOMISI ETIPULA 
14. MONSIEUR EBALENDUNU MOYETIO 
15. MADAME ESEPA KUMAWENIWE 
16. MADAME MADZINIMA NGAYULU 
17. MADAME BAME MPIU 
18. MADAME BAZUA NGAMPELA 
19. MADAME MPUNSA OSAMOYO 
20. MADAME MPO - OTSHIMA 
21. MADAME NSAO - OTSUNA 
22. MADAME BASAMOWIYA MOKIRABO 
23. MADAME BUBANSA LEBUMI 

POUR ONG MBOU-MON-TOUR.

1. MONSIEUR EBABU MICHEL NDENDE 
2. MONSIEUR MABOMI SAM 
3. MONSIEUR BANISABARU FELLY 

CONSULTANT:

MONSIEUR Guy TSHINANGA WA TSHINANGA


Résumé - Mieux comprendre les interactions entre les grands singes, les habitats et les hommes est un enjeu majeur pour la conservation de ces primates menacés. Cette étude porte sur les interactions entre des bonobos (*Pan paniscus*) et un socio-écosystème particulier. Dans une mosaïque forêt-savane, habitat peu fréquent pour le bonobo, des Batéké qui respectent un interdit alimentaire sur cette espèce ont créé une aire de conservation communautaire fédérée par l'ONG congolaise Mbou-Mon-Tour. Le site d'étude se situe dans le Territoire de Bolobo à la périphérie sud-ouest de l'aire de répartition des bonobos et à seulement 300 km de la capitale, Kinshasa (République Démocratique du Congo). Dans cette recherche, reposant sur une approche socio-écosystémique, une démarche interdisciplinaire a été privilégiée, associant primatologie, écologie, parasitologie et ethnoécologie. Nous avons évalué et discuté l'évolution du processus d'habituation de la communauté de bonobos de Manzano à partir des caractéristiques de l'espèce, de l'habitat et des relations locales humains-bonobos. Des données de référence sur le régime alimentaire de cette communauté de bonobos ont été établies. Elles ont montré, pour la première fois, le rôle d'aliment de réserve d'un fruit fibreux (*Klainedoxa gabonensis*) en période de faible disponibilité alimentaire et la consommation fréquente d'espèces végétales pionnières. Alors que les bonobos et les humains utilisent un espace commun, tout en évitant les rencontres directes, nous n'avons pas mis en évidence de transmission fréquente d'helminthes intestinaux entre ces deux espèces. Enfin, l'analyse de la mise en place de l'initiative de conservation communautaire souligne son originalité, en particulier en utilisant la conservation pour atteindre des objectifs de développement. La dynamique de conservation qui en résulte modifie les représentations locales liées aux bonobos, espèce devenue un moteur de développement local. Ces approches disciplinaires ont chacune enrichi les connaissances actuelles sur les bonobos en milieu naturel et la mise en perspective des différents résultats a permis d'évaluer le potentiel de ce nouveau site d'étude des bonobos de Manzano pour des recherches de long terme. **Mots clés** : *Pan paniscus*, mosaïque forêt-savane, conservation communautaire, socio-écosystème, Mbou-Mon-Tour, RDC.

Abstract – A better understanding of the interactions between great apes, habitats and humans is critical for the conservation of these threatened primate species. The purpose of this PhD work is to analyze the interactions between bonobos (*Pan paniscus*) and a particular socio-ecological system (SES) – a forest-savanna mosaic habitat, unusual for bonobos, in a community-based conservation created by an ethnic group with an eating-taboo on this species. The study site, inhabited by the Batéké people, is located in the Territoire de Bolobo at the southwestern most extent of the bonobo distribution area and only 300 km from the capital city, Kinshasa (Democratic Republic of Congo). This work is based on an interdisciplinary approach linking primatology, ecology, parasitology and ethnoecology. We have analyzed the evolution of the habituation process and have shown how the features of the SES could influence it. Baseline data on the diet of this bonobo community were collected highlighting the role of filler fallbackfood of fruits of *Klainedoxa gabonensis* and the importance of pioneer species. Whereas bonobos and humans share a common area but avoid direct encounters, we did not find frequent intestinal helminths cross-species transmissions between these two species. Finally, we have shown how the community-based conservation project was unusual and used the conservation dynamics to reach local development goals. This dynamics changes local representations toward bonobos, which have become a driving force of local development. Each of these disciplinary approaches has improved current knowledge on free-ranging bonobos, and the confrontation of the different results was used to assess this new bonobo study site as a long-term study one.

Keywords: *Pan paniscus*, forest-savanna mosaic, community-based conservation, socio-ecological system, Mbou-Mon-Tour, DRC.