



HAL
open science

Adaptations comportementales des chimpanzés sauvages face aux risques dans un habitat anthropisé: exemple des traversées de route à Bulindi, Ouganda

Marie Tellier

► **To cite this version:**

Marie Tellier. Adaptations comportementales des chimpanzés sauvages face aux risques dans un habitat anthropisé: exemple des traversées de route à Bulindi, Ouganda. Sciences du Vivant [q-bio]. 2023. dumas-04933137

HAL Id: dumas-04933137

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04933137v1>

Submitted on 6 Feb 2025

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.

ANNEE 2023 - Thèse n° 110

THÈSE SOUS EMBARGO JUSQU'AU 31/11/2024

**ADAPTATIONS COMPORTEMENTALES DES
CHIMPANZÉS SAUVAGES FACE AUX RISQUES DANS
UN HABITAT ANTHROPIsé : EXEMPLE DES
TRAVERSÉES DE ROUTE À BULINDI, OUGANDA**

THÈSE

pour l'obtention du diplôme d'État de

DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

présentée et soutenue publiquement devant

l'UFR de Médecine de l'Université de Nantes

le 9 novembre 2023

par

Marie, Caroline, Annick, Caty TELLIER

Sous la direction de

Nora NAVARRO-GONZALEZ

Président du jury : Monsieur Antoine HAMEL, Professeur à l'UFR de Médecine de l'Université de Nantes

Membres du jury : Madame Nora NAVARRO-GONZALEZ, Maître de Conférences associée à Oniris

Monsieur Claude GUINTARD, Maître de Conférences associé à Oniris

Membre invité : Madame Marie CIBOT, Docteur Vétérinaire et Primatologue

ANNEE 2023 - Thèse n° 110

THÈSE SOUS EMBARGO JUSQU'AU 31/11/2024

**ADAPTATIONS COMPORTEMENTALES DES
CHIMPANZÉS SAUVAGES FACE AUX RISQUES DANS
UN HABITAT ANTHROPIsé : EXEMPLE DES
TRAVERSÉES DE ROUTE À BULINDI, OUGANDA**

THÈSE

pour l'obtention du diplôme d'État de

DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

présentée et soutenue publiquement devant

l'UFR de Médecine de l'Université de Nantes

le 9 novembre 2023

par

Marie, Caroline, Annick, Caty TELLIER

Sous la direction de

Nora NAVARRO-GONZALEZ

Président du jury : Monsieur Antoine HAMEL, Professeur à l'UFR de Médecine de l'Université de Nantes

Membres du jury : Madame Nora NAVARRO-GONZALEZ, Maître de Conférences associée à Oniris

Monsieur Claude GUINTARD, Maître de Conférences associé à Oniris

Membre invité : Madame Marie CIBOT, Docteur Vétérinaire et Primatologue

Département BPSA Biologie, Pathologie et Sciences de l'Aliment		
Responsable : Emmanuel JAFFRES – Adjointe : Frédérique NGUYEN		
Nutrition et Endocrinologie		
Pharmacologie et Toxicologie	Jean-Claude DESFONTIS (Pr) Yassine MALLEM (Pr) Hervé POULIQUEN (Pr)	Antoine ROSTANG (MC) Meg-Anne MORICEAU (CERC) Martine KAMMERER (PR émérite)
Physiologie fonctionnelle, cellulaire et moléculaire	Jean-Marie BACH (Pr) Lionel MARTIGNAT (Pr) Julie HERVE (MC HDR) Grégoire MIGNOT (MC)	Solenn GAVAUD (CERC)
Histologie et anatomie pathologique	Marie-Anne COLLE (Pr) Jérôme ABADIE (MC)	Laetitia JAILLARDON (MC) Frédérique NGUYEN (MC)
Biochimie alimentaire industrielle	Carole PROST (Pr) Joëlle GRUA (MC)	Clément CATANEO (MC) Alix KHALIL (MC) Laurent LE THUAUT (MC)
Microbiotech	Hervé PREVOST (Pr) Géraldine BOUE (MC) Nabila HADDAD (MC) Emmanuel JAFFRES (MC)	Mathilde MOSSER (MC) Boris MISERY (MC) Raouf TAREB (MC) Quentin PRUVOST (CEC)
PACENV = VET1	Eléonore BOUGUYON (PRAG) Nicolas BROSSAUD (PRAG)	Charlotte MOCQUARD (PRAG) Aurore CALVEL (PRAG)
Département SAESP Santé des Animaux d'Élevage et Santé Publique		
Responsable : Raphaël GUATTEO – Adjoint : Jean-Michel CAPPELIER		
Élevage, nutrition et santé des animaux domestiques	Nathalie BAREILLE (Pr) François BEAUDEAU (Pr) Christine FOURICHON (Pr) Lucile MARTIN (Pr)	Juan Manuel ARIZA CHACON (MC) Ségolène CALVEZ (MC HDR) Aurélien MADOUASSE (MC) Nora NAVARRO-GONZALES (MC)
Infectiologie	Alain CHAUVIN (Pr) Emmanuelle MOREAU (Pr) Nathalie RUVOEN-CLOUET (Pr) Pauline MAISONNASSE (CERC)	Albert AGOULON (MC) Suzanne BASTIAN (MC) Léa LOISEL (AERC) Kenny OBERLE (MC) Nadine RAVINET (MC)
Médecine des animaux d'élevage	Catherine BELLOC (Pr) Christophe CHARTIER (Pr) Raphaël GUATTEO (Pr) Anne RELUN (MC)	Sébastien ASSIE (MC) Isabelle BREYTON (MC) Mily LEBLANC MARIDOR (MC) Maud ROUAULT (AERC)
Hygiène et qualité des aliments	Jean-Michel CAPPELIER (Pr) Louis DELAUNAY (CERC) Bruno LE BIZEC (Pr) Marie-France PILET (Pr)	Sofia STRUBBIA (MC)

Département DSC Sciences cliniques		
Responsable : Catherine IBISCH – Adjoint : Marion FUSELLIER		
Anatomie comparée	Eric BETTI (MC) Claude GUINTARD (MC) Margarida RIBEIRO DA SILVA NEUNLIST (MC)	
Pathologie chirurgicale et anesthésiologie	Eric AGUADO (Pr) Olivier GAUTHIER (Pr) Eric GOYENVALLE (MC HDR)	Pierre MAITRE (MC) Caroline TESSIER (MC) Gwenola TOUZOT-JOURDE (MC) Claire DE FOURMESTRAUX (MC)
Dermatologie, parasitologie des carnivores et des équidés, mycologie	Jacques GUILLOT (Pr) Emmanuel BENSIGNOR (Pr Ass)	Sabrina VIEU (AERC) Maria Dolores SANCHEZ (AERC)
Médecine interne, imagerie médicale et législation professionnelle vétérinaire	Anne COUROUCE (Pr) Jack-Yves DESCHAMPS (Pr) Françoise ROUX (Pr) Juan HERNANDEZ-RODRIGUEZ (Pr Ass) Nora BOUHSINA (MC)	Nicolas CHOUIN (MC) Amandine DRUT (MC) Marion FUSELLIER-TESSON (MC HDR) Catherine IBISCH (MC) Aurélia LEROUX (MC) Odile SENECAT (MC)
Biotechnologies et pathologie de la reproduction	Jean-François BRUYAS (Pr) François FIENI (Pr)	Djemil BENCHARIF (Pr) Lamia BRIAND (MC HDR)
Département GPA Génie des procédés alimentaires		
Responsable : Sébastien CURET-PLOQUIN – Adjointe : Vanessa JURY		
Lionel BOILLEREAUX (Pr) Sébastien CURET-PLOQUIN (Pr) Marie DE LAMBALLERIE (Pr) Francine FAYOLLE (Pr) Michel HAVET (Pr)	Alain LEBAIL (Pr) Olivier ROUAUD (Pr) Kévin CROUVISIER-URION (MC) Vanessa JURY (MC HDR) Emilie KORBEL (MC)	Jean-Yves MONTEAU (MC HDR) Eve-Anne NORWOOD (MC) Raphaël PORYLES (MC) Laurence POTTIER (MC) Cyril TOUBLANC (MC)
PAC-ING	Cyril Gaillard (PCEA)	
Département MSC Management, statistiques et communication		
Responsable : Samira ROUSSELIERE – Adjointe : Véronique CARIOU		
Mathématiques, statistiques, informatique	El Mostafa QANNARI (Pr émérite) Chantal THORIN (Pr Ag) Evelyne VIGNEAU (Pr) Jean-Michel GALHARRET (MC stagiaire)	Véronique CARIOU (Pr) Benjamin MAHIEU (MC) Michel SEMENOU (MC)
Economie, gestion, législation	Jean-Marc FERRANDI (Pr) Pascal BARILLOT (MC) Ibrahima BARRY (MC) Florence BEAUGRAND (MC)	Sibylle DUCHAINE (MC) Sonia MAHJOUR (MC) Samira ROUSSELIERE (MC) Christophe PAPINEAU (Ens. Cont.)
Langues et communication	Marc BRIDOU (PLPA) David GUYLER (Ens. Cont.) Nathalie GOODENOUGH (PCEA) Patricia JOSSE (Ens. Cont.)	Shaun MEEHAN (Ens. Cont.) Linda MORRIS (PCEA) Ian NICHOLSON (ENS. Cont.)

Pr Ag : Professeur Agrégé, Pr : Professeur, MC : Maître de Conférence, MCC : MC contractuel,
 PLPA : Professeur Lycée Professionnel Agricole, PCEA : Professeur Certifié Enseignement Agricole,
 HDR : Habilité à Diriger des Recherches, CERC : Chargé d'Enseignement et de Recherche Contractuel,
 Ens. Cont. : Enseignant Contractuel

La reproduction d'extraits de cette thèse est autorisée avec mention de la source. Toute reproduction partielle doit être fidèle au texte utilisé. Cette thèse devra donc être citée en incluant les éléments bibliographiques suivants :

- Nom et prénom de l'auteur : TELLIER Marie.
- Année de soutenance : 2023.
- Titre de la thèse : Adaptations comportementales des chimpanzés sauvages face aux risques dans un habitat anthropisé : exemple des traversées de route à Bulindi, Ouganda.
- Intitulé du diplôme : Thèse de doctorat vétérinaire.
- Université de soutenance : Faculté de Médecine de Nantes.
- Ecole de soutenance : Oniris – Ecole Nationale Vétérinaire, Agroalimentaire et de L'alimentation Nantes Atlantique.
- Nombre de pages : ... p.

Ce manuscrit a été imprimé sur du papier obtenu à partir de fibres recyclées et de fibres de bois provenant de forêts bien gérées, certifiées FSC.

Table des matières

Table des illustrations	9
Table des abréviations et des sigles.....	11
Introduction	12
Partie 1 : Contexte et objectifs de l'étude.....	14
I. DONNÉES GÉNÉRALES.....	15
1) Présentation de l'espèce Chimpanzé	15
a) Classification et taxonomie.....	15
b) Répartition et habitat.....	16
c) Biologie.....	18
i) <i>Locomotion et rythme d'activité</i>	18
ii) <i>Régime alimentaire</i>	19
iii) <i>Longévité et cycle de développement</i>	19
d) Organisation sociale et comportements	21
i) <i>Vie en communauté</i>	21
ii) <i>Structure hiérarchique</i>	22
iii) <i>Comportements et personnalité</i>	22
iv) <i>Utilisation d'outils et notion de culture</i>	24
e) Statut de conservation et menaces pour les chimpanzés	25
2) Comportements spécifiques du Chimpanzé en interaction avec l'Homme.....	28
a) Adaptations comportementales du Chimpanzé en milieu anthropisé.....	28
b) L'exemple des traversées de route	29
II. PROJET DE RECHERCHE.....	32
1) Contexte institutionnel.....	32
2) La zone de Bulindi : historique et description du site de l'étude	33
3) Objectifs et hypothèses de l'étude	40
a) Adaptations comportementales des chimpanzés lors de traversées de route	40
b) Comportements des humains face aux traversées de chimpanzés	42
4) Matériels et méthodes	45
a) Période d'étude.....	45

b) Suivi journalier des chimpanzés.....	45
c) Observations comportementales lors des traversées de route.....	47
i) <i>Observations des chimpanzés</i>	47
ii) <i>Observations des usagers de la route</i>	49
d) Analyses statistiques	50
i) <i>Données sur les chimpanzés</i>	50
ii) <i>Données sur les usagers de la route</i>	51
5) Une thèse sur articles	53
Partie 2 : Résultats de l'étude	55
I. COMPORTEMENTS DU CHIMPANZÉ LORS DES TRAVERSÉES DE ROUTE	56
1) Résumé de l'article [1].....	56
2) Article [1]	60
II. COMPORTEMENTS DES USAGERS DE LA ROUTE FACE AUX TRAVERSÉES DE CHIMPANZÉS.....	90
1) Résumé de l'article [2].....	90
2) Article [2]	93
III. DISCUSSION GÉNÉRALE	111
1) Adaptations comportementales des chimpanzés au cours des traversées de route	111
a) Impact de la route et de ses usagers sur les comportements du Chimpanzé	111
i) <i>Evaluation du risque par les chimpanzés</i>	111
ii) <i>Attitude des usagers de la route envers les chimpanzés</i>	113
b) Influence de la structure sociale du groupe.....	117
c) Influence de l'âge et du sexe	118
d) Autres perspectives de recherche.....	121
2) Implications pour la conservation du Chimpanzé	125
a) Flexibilité comportementale du Chimpanzé dans des environnements sur-anthropisés.....	125
b) Enjeux de la conservation de l'espèce.....	127
i) <i>Protéger le Chimpanzé</i>	127
ii) <i>Difficultés et enjeux de la mise en place des mesures de conservation</i>	133
iii) <i>Le Chimpanzé, une espèce parapluie</i>	135
Conclusion	137

Bibliographie	139
Annexes	163
Annexe 1 : Composition de la communauté de chimpanzés de Bulindi entre 2018 et 2021	163
Annexe 2 : Trombinoscope de la communauté de chimpanzés de Bulindi.	165
Annexe 3 : Exemple d'utilisation du logiciel ©Boris pour la collecte des données comportementales.	166
Annexe 4 : Éthogramme présentant l'ensemble des comportements utilisés pour la collecte des données lors des observations comportementales sur les chimpanzés de Bulindi.	167
Annexe 5 : Éthogramme présentant l'ensemble des réactions comportementales observées chez les usagers de la route face aux traversées de chimpanzés.	170
Annexe 6 : Summary of the best models fitted with AIC and significance of the difference between best models and null models.	172
Annexe 7 : Exemple de questionnaire préliminaire au lancement de campagnes de sensibilisation des populations vivant dans des zones de cohabitation humains-grands singes	173
Annexe 8 : Tableau résumant les recommandations émises à la suite de nos deux études pour limiter l'impact de la route et des usagers sur les chimpanzés.	176

Table des illustrations

Liste des figures :

Figure 1 : Répartition géographique des quatre sous-espèces de chimpanzés en Afrique et de la sous-espèce <i>P. t. schweinfurthii</i> en Ouganda (cartes adaptées de Google Earth™, réalisées par Marie Tellier, d'après Humle <i>et al.</i> 2016 et Plumptre <i>et al.</i> 2010).....	17
Figure 2 : Photographie de Leila, femelle adulte de la communauté de Bulindi (Ouganda), portant deux enfants à la fois : Georgia sur son dos, âgée de trois ans, et Wendy accrochée à son ventre, âgée de cinq mois (source : ©Ronan Donovan)	19
Figure 3 : Photographie d'une séance d'épouillage entre Gerald et Jack, mâles adultes de la communauté de Bulindi (Ouganda) (source : ©BCCP).	23
Figure 4 : Carte montrant l'emplacement de Bulindi en relation avec les deux réserves forestières majeures de Budongo et Bugoma (carte adaptée d'après Cibot <i>et al.</i> 2019 et BCCP s.d.)	34
Figure 5 : Photographies des chimpanzés de Bulindi s'aventurant dans des zones à forte présence humaine	36
Figure 6 : Vue satellitaire de la zone de Bulindi dans le district de Hoima (Bulindi : 1°29'N, 31°28'E, route Hoima-Masindi) (carte adaptée de Google Earth™, réalisée par Marie Tellier d'après Satsias <i>et al.</i> 2022).....	37
Figure 7 : Vue satellitaire de la portion de route de Hoima-Masindi traversée par les chimpanzés (carte adaptée de Google Earth™, réalisée par Marie Tellier).	46
Figure 8 : Représentations schématiques d'une partie des résultats de l'étude des comportements des chimpanzés de Bulindi lors des traversées de route.	59
Figure 9: Barplots showing the percentage of road crossing events, the average number of vehicles per minute and the average number of pedestrians and cyclists at different times of day ...	73
Figure 10: Developmental and extrinsic predictors influencing chimpanzee road crossing gait.	74
Figure 11: Developmental, social and extrinsic predictors significantly influencing chimpanzee cautiousness during road crossings.....	75
Figure 12: Beanplots showing the distribution of log-transformed individual waiting times (in seconds) according to crossing (sub)group size.....	76
Figure 13: Beanplot showing distribution of position during a road crossing between different age-sex categories.....	77
Figure 14: Video screenshots showing mature male chimpanzees exhibiting protective behaviours during road crossings	78
Figure 15: Scatter plot showing the effect of the proportion of mature males in the (sub)group on log-transformed individual waiting times for females, according to the crossing zone.....	80
Figure 16: Beanplots showing the effect of anogenital (oestrus) swelling status of females on their crossing gait, as a function of motor traffic intensity	80

Figure 17: Video screenshots showing instances of close proximity between chimpanzees and road users during road crossings.	83
Figure 18: Screenshots showing mature male chimpanzees behaving ‘recklessly’ during road crossings.....	87
Figure 19: Map showing the 238 km Kyenjojo–Hoima–Masindi–Kigumba road corridor in western Uganda, with potential traffic connections to neighbouring countries (map adapted from Google Earth™)	98
Figure 20: Screenshots showing close proximity between chimpanzees and road users during road crossing events	103
Figure 21: Screenshots showing interactions between road user and field assistant	104
Figure 22 : Représentation schématique des itinéraires potentiellement pris par les chimpanzés de Bulindi pour atteindre la partie nord de la zone B de la route de Hoima-Masindi (carte adaptée de Google Earth™, réalisée par Marie Tellier).	113
Figure 23 : Panneau de limitation de vitesse signalant la présence de chimpanzés sur la route de Hoima-Masindi (source : © BCCP).	115
Figure 24 : Carte représentant le projet de construction des 650 km de chemin de fer reliant le minerai de fer de Simandou au port de Matakong, en Guinée (réalisée par Marie Tellier, d’après une carte de Rio Tinto et d’après Heinicke et al. 2019).....	123
Figure 25 : Programme de sensibilisation scolaire dans la zone de Wagaisa où vit une autre communauté de chimpanzés étudiée par l’équipe du BCCP (source : © BCCP)	132

Liste des tableaux :

Tableau I : Classification du chimpanzé commun selon le Mammal Species of the World (Wilson & Reeder 2005).	15
Table II: Number of individuals in the Bulindi chimpanzee community by age category and sex, and community size per year (calculated at year-end) during the study period.	66
Table III: Descriptions of seven near-collision situations between a chimpanzee and a vehicle	105

Liste des planches photographiques :

Planche 1 : Exemples d’usagers de la route rencontrés sur la route de Hoima-Masindi	38
Planche 2 : Exemples de passages à faune permettant aux animaux de traverser la route sans s’exposer au trafic routier.....	131

Table des abréviations et des sigles

AIC	Critère d'information d' Akaike
ANOVA	Analyse de la variance
BCCP	Bulindi Chimpanzee & Community Project
CNRS	Centre National de la Recherche Scientifique
CSCO	Civil Society Coalition on Oil and Gas
GLM(M)	Modèle Linéaire Généralisé (Mixte)
EACOP	East African Crude Oil Pipeline
FAO	Food and Agriculture Organization of the United Nations
NS	Non Significatif
ONG	Organisation Non Gouvernementale
RDC	République Démocratique du Congo
UBOS	Uganda Bureau of Statistics
UICN	Uganda National Council for Science and Technology
UWA	Uganda Wildlife Authority
WTTC	World Travel & Tourism Council
WWF	World Wildlife Fund
comm. pers.	Communication personnelle
s. d.	Sans date

Introduction

L'impact de l'Homme sur l'environnement et sur la stabilité des écosystèmes n'a cessé de croître ces dernières années, du fait de l'exploitation forestière, minière et agricole. Les habitats de la faune sauvage sont de ce fait de plus en plus grignotés par des territoires dominés par l'Homme, à tel point que seuls 2,8 % de la surface du globe seraient préservés de perturbations anthropiques (Plumptre *et al.* 2021). Ainsi, la quasi-totalité des habitats des chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes*) a été transformée par les activités humaines au cours des dernières décennies, conduisant l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) à classer cette espèce en danger d'extinction. De nombreuses études ont néanmoins démontré la plasticité comportementale des chimpanzés en décrivant comment ces derniers s'adaptaient à leurs nouveaux environnements, en utilisant, par exemple, de nouvelles ressources alimentaires, ou en modifiant leurs budgets d'activité, la structure de leur groupe ou leurs modalités de communication.

La construction de réseaux routiers, marqueurs de l'omniprésence humaine, représente une des principales menaces pour l'espèce Chimpanzé à travers toute l'Afrique sub-saharienne. En effet, les routes affectent la survie de la faune sauvage en contribuant à la perte et à la fragmentation de leurs habitats, en agissant comme des barrières à la mobilité qui divisent les populations et rendent certaines ressources inaccessibles, et en causant de la mortalité par collision avec des véhicules (Bennett 2017). Si les effets comportementaux et écologiques des routes ont été largement étudiés chez de nombreuses espèces, nous manquons encore d'informations sur le comportement qu'adoptent les chimpanzés sauvages en traversant les routes présentes dans leurs habitats. En effet, il n'existe à ce jour que deux études, réalisées sur les sites de Bossou en Guinée (Hockings *et al.* 2006) et de Sebitoli en Ouganda (Cibot *et al.* 2015a), qui montrent que les chimpanzés perçoivent les routes comme dangereuses et sont capables d'adapter leur comportement pour réduire les risques posés par les usagers de la route. Nous avons pourtant besoin de connaître au mieux la manière dont les chimpanzés réagissent et s'adaptent à cette situation afin de mettre en place ou d'améliorer les mesures de protection de cette espèce. Les chimpanzés sont par ailleurs une excellente espèce phare et parapluie pour la conservation ; la protection de leurs populations et de leurs habitats permet de protéger de nombreuses autres espèces.

L'étude proposée ici porte sur une communauté de chimpanzés vivant dans une zone anthropisée dont le paysage est une mosaïque de villages, forêts et champs cultivés, à Bulindi, en Ouganda. Le domaine vital des chimpanzés de cette zone est traversé par une route, élargie et goudronnée juste avant le début de l'étude en 2018, et à fort trafic, où l'on retrouve véhicules légers et lourds, cyclistes et piétons.

En étudiant les traversées de route des chimpanzés de Bulindi, ce travail vise donc à (i) établir un inventaire de leurs comportements lors de traversées de route dans la continuité des études existant à ce sujet, notamment des comportements de vigilance et de protection de groupe, et déterminer les facteurs pouvant influencer ces différents comportements, (ii) caractériser la menace représentée par la route et ses usagers pour les chimpanzés et enfin, (iii) proposer des mesures de conservation des chimpanzés, applicables aux routes existantes ou futures traversant leur habitat. Pour ce faire, l'étude se base sur l'exploitation de trois années de matériel vidéo.

En premier lieu, il conviendra de réaliser un travail bibliographique afin de présenter les caractéristiques générales du Chimpanzé, et de préciser l'état des connaissances sur l'impact de l'activité humaine sur les comportements de l'espèce. Ensuite, nous nous intéresserons au contexte particulier dans lequel s'inscrit ce projet de recherche, et à la méthodologie suivie, afin de répondre aux objectifs fixés. Les résultats de la partie expérimentale seront présentés en deux parties, sous la forme d'articles, qui développeront respectivement l'analyse du comportement du Chimpanzé lors de traversées de route, et celle de l'attitude des divers usagers de la route en réaction à ces traversées. Les résultats seront ensuite discutés de manière à envisager des perspectives pour la recherche et émettre des recommandations pour la protection des chimpanzés.

Partie 1 :
Contexte et objectifs de l'étude

I. DONNÉES GÉNÉRALES

1) Présentation de l'espèce Chimpanzé

a) Classification et taxonomie

Le Chimpanzé commun, ou *Pan troglodytes*, est une espèce de primates simiens souvent définie comme le parent le plus proche de l'Homme (*Homo sapiens*) phylogénétiquement, au même titre que le Bonobo (*Pan paniscus*) (Goodman 1999). Il appartient à la famille des Hominidés, communément appelés grands singes, qui se caractérisent notamment par une absence de queue, un volume cérébral élevé par rapport à leur taille corporelle, et par d'importantes capacités cognitives. Cette famille se divise en quatre genres, dans lesquels on répertorie huit espèces : les deux espèces du genre *Pan*, chimpanzés et bonobos, et les deux espèces du genre *Gorilla*, gorilles de l'Est (*Gorilla beringei*) et gorilles de l'Ouest (*Gorilla gorilla*), vivant en Afrique équatoriale, les trois espèces du genre *Pongo*, orangs-outans de Bornéo (*Pongo pygmaeus*), orangs-outans de Sumatra (*Pongo abelii*) et orangs-outans de Tapanuli (*Pongo tapanuliensis*), espèces insulaires retrouvées en Asie du Sud-Est, ainsi que les humains (*Homo sapiens*), présents sur l'ensemble des continents. La classification du chimpanzé est présentée ci-dessous.

Tableau I : Classification du chimpanzé commun selon le Mammal Species of the World (Wilson & Reeder 2005).

Règne	Animalia
Embranchement	Chordata
Classe	Mammalia
Ordre	Primates
Sous-ordre	Haplorrhini
Infra-ordre	Simiiformes
Super-famille	Hominoïdés
Famille	Hominidés
Genre	<i>Pan</i>
Espèce	<i>Pan troglodytes</i> (Blumenbach, 1775)

Les travaux sur la taxonomie des chimpanzés sont toujours en cours et restent soumis à la controverse (Groves 2005) mais on admet aujourd'hui l'existence de quatre sous-espèces de chimpanzés :

- *Pan troglodytes schweinfurthii*, les chimpanzés d'Afrique de l'Est,
- *P. t. verus*, les chimpanzés d'Afrique de l'Ouest,
- *P. t. troglodytes*, les chimpanzés d'Afrique centrale,
- *P. t. ellioti*, les chimpanzés du Nigeria-Cameroun, dont la distinction a été reconnue plus tardivement (Gonder *et al.* 1997) et dont la nomenclature a été récemment modifiée (Oates *et al.* 2009 ; Bowden *et al.* 2012).

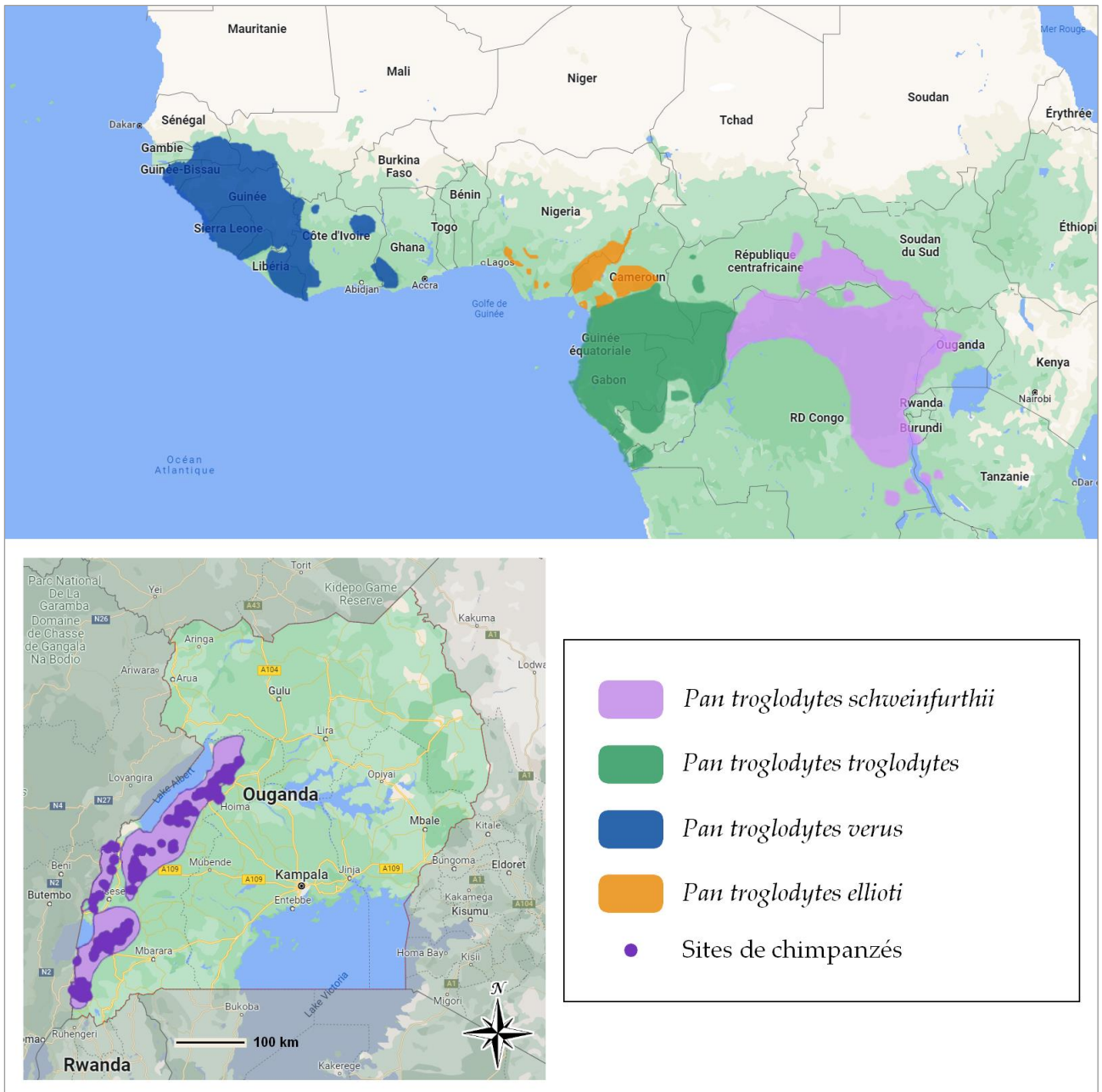
b) Répartition et habitat

Les chimpanzés occupent une grande variété d'habitats. On les retrouve principalement dans des forêts humides primaires et secondaires, mais aussi dans des savanes arborées, des mosaïques de zones boisées et de savanes herbeuses ou encore dans des forêts de plateaux montagneux s'élevant jusqu'à plus de 2750 mètres d'altitude (Goodall 1986 ; Inskipp 2005). La population mondiale de chimpanzés a été estimée en 2003 entre 172 000 et 300 000 individus (Butynski 2003). Leur aire de répartition est la plus vaste de tous les grands singes. Elle s'étend par fragments sur 21 pays d'Afrique équatoriale, du sud du Sénégal jusqu'à l'ouest de l'Ouganda et de la Tanzanie, soit sur plus de 2,6 millions de km² (Humle *et al.* 2016).

On retrouve la sous-espèce occidentale, *Pan troglodytes verus* (Schwarz 1934), sur une zone allant du sud du Sénégal au Ghana. La sous-espèce centrale, *Pan troglodytes troglodytes* (Blumenbach, 1799), est distribuée sur une aire allant du Cameroun jusqu'au Congo et à la partie ouest de la République Démocratique du Congo (RDC). Les populations occupant le Nigeria et le nord du Cameroun, encadrées par le fleuve Niger et la rivière Sanaga, représentent la sous-espèce *Pan troglodytes ellioti* (Gray, 1862 ; Oates *et al.* 2009).

Enfin, l'aire de répartition de la sous-espèce orientale, *Pan troglodytes schweinfurthii* (Giglioli, 1872), est centrée sur le bassin du Congo et s'étend sur sept pays. Elle débute au sud-est de la République Centrafricaine, traverse la RDC au nord du fleuve Congo, et se poursuit jusqu'au sud-ouest du Soudan et aux extrémités occidentales de l'Ouganda, du Rwanda, du Burundi et de la Tanzanie. On estime le nombre de chimpanzés d'Afrique de l'Est entre 181 000 et 256 000 individus (Plumptre *et al.* 2010). La RDC abrite la grande majorité de cette sous-espèce, entre 173 000 et 248 000 chimpanzés (Plumptre *et al.* 2010, 2015), suivie de l'Ouganda pour lequel la population a été estimée à 5 000 individus au début des années 2000 (Plumptre *et al.* 2003).

En Ouganda, les quatre populations les plus importantes (plus de 500 individus) se trouvent dans les forêts de Kibale, de Budongo et de Bugoma et dans les montagnes du Rwenzori (Plumptre *et al.* 2003). Entre ces blocs forestiers, on retrouve d'autres populations plus petites, qui vivent dans des habitats non protégés (fragments de forêts et de savanes arborées), comme celle de la région de Bulindi (district de Hoima) (McLennan 2008).



c) Biologie

i) Locomotion et rythme d'activité

Les chimpanzés sont des animaux diurnes. Mobiles en journée, ils se déplacent principalement au sol selon un mode quadrupède appelé "knuckle-walking", où le poids des membres antérieurs repose sur la face dorsale des phalanges moyennes de la main (Goodall 1986 ; Doran 1992). Au sol, ils adoptent des allures plus ou moins rapides, de la marche à la course (incluant la marche rapide, ou *ambling*, et le galop) (Schmitt *et al.* 2006 ; Pontzer *et al.* 2014 ; Cibot *et al.* 2015a). La bipédie est utilisée de façon transitoire, lors de situations anxiogènes (Pierce 2009 ; Hockings 2011b ; Krief *et al.* 2014), lors de charges d'intimidation, à des fins d'alimentation lorsqu'ils cueillent feuilles ou fruits, ou encore lorsqu'ils portent un objet qui occupe leurs deux mains (Videan *et al.* 2001 ; Tourkakis 2009).

Ils parcourent en moyenne quatre kilomètres chaque jour (Inskipp 2005 ; Pontzer & Wrangham 2006). Cette distance peut varier de quelques centaines de mètres à une dizaine de kilomètres en fonction de la répartition et de l'abondance des ressources alimentaires sur le territoire, de la taille du territoire, de l'individu (sexe, âge, état de santé, statut reproducteur des femelles), de l'activité du jour précédent et même de la météo (les chimpanzés sont moins actifs lorsqu'il pleut) (Goodall 1986). Par exemple, dans les communautés de Sonso (forêt de Budongo, Ouganda) ou de Taï (Côte d'Ivoire), lorsque les ressources se font plus rares en saison sèche, les chimpanzés se déplacent sur de plus courtes distances et passent plus de temps à se nourrir en diversifiant leur régime alimentaire (Doran 1997 ; Tweheyo & Lye 2005).

Au crépuscule, chaque chimpanzé sevré construit un nid dans lequel il passera la nuit, généralement dans un arbre, à une dizaine de mètres du sol. Le nid est préparé en quelques minutes, constitué de branches pliées et entrelacées formant une plateforme. Les chimpanzés construisent aussi parfois des nids plus sommaires pendant la journée, pour se reposer (Plumptre & Reynolds 1997 ; Brownlow *et al.* 2001 ; Inskipp 2005).

Le chimpanzé nourrisson s'accroche à la fourrure de l'abdomen de sa mère dès la naissance, et est transporté en position ventrale pendant ses trois à six premiers mois. Au fur et à mesure que le jeune chimpanzé grandit, il apprend à s'accrocher aux branches et à chevaucher le dos de sa mère lors de ses déplacements (voir *Figure 2*). Il devient progressivement capable de se déplacer seul, mais il continue de s'accrocher régulièrement à sa mère pour obtenir de l'aide jusqu'à son sevrage, vers quatre ou cinq ans (Goodall 1986 ; Hirata 2008).

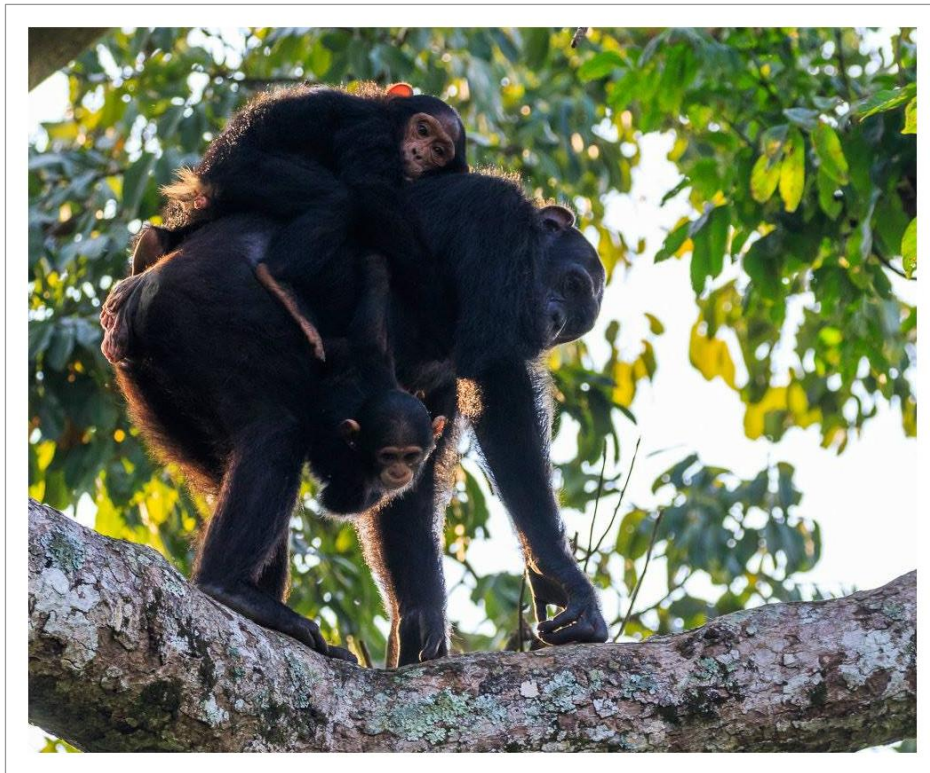


Figure 2 : Photographie de Leila, femelle adulte de la communauté de Bulindi (Ouganda), portant deux enfants à la fois : Georgia sur son dos, âgée de trois ans, et Wendy accrochée à son ventre, âgée de cinq mois (source : ©Ronan Donovan). Ce genre de situation est rare, et arrive lorsque les femelles ont des naissances très rapprochées, alors que l'enfant le plus âgé n'est pas encore sevré.

ii) Régime alimentaire

Le régime alimentaire des chimpanzés, de type omnivore, varie en fonction des régions, des saisons, des traditions locales des communautés et des individus. Bien que le chimpanzé se déplace majoritairement au sol, il passe une grande partie de son temps dans les arbres pour se nourrir. Aussi, son alimentation est largement à base de fruits des arbres forestiers, mais aussi de feuilles, de tiges, de pousses, de graines, d'écorces, de miel et d'insectes (fourmis, termites), voire de petits mammifères comme des colobes (Goodall 1986 ; Inskipp 2005 ; Krief & Krief 2014).

iii) Longévité et cycle de développement

Les chimpanzés ont une longévité pouvant aller jusqu'à plus d'une soixantaine d'années (Goodall 1986), mais cette durée est souvent réduite à une trentaine d'années à l'état sauvage en raison des menaces qui pèsent sur eux (Dyke 1995 ; Hill *et al.* 2000). Les chimpanzés passent par

quatre stades de développement : l'enfance, la jeunesse, l'adolescence puis la maturité (Doran 1992 ; Sarringhaus *et al.* 2014).

Les enfants dépendent entièrement de leur mère les six premiers mois de leur vie en termes d'alimentation, de transport et de protection : leur alimentation est d'abord exclusivement lactée et ils restent accrochés au pelage du ventre maternel (van Lawick-Goodall 1973). Ils deviennent progressivement plus autonomes en termes de locomotion, et leur alimentation devient partiellement solide jusqu'au sevrage, à quatre ou cinq ans. On parle alors de juvénile, soit un jeune individu sevré qui n'a pas atteint la puberté (âgé entre cinq et huit ans environ), et qui reste sous la protection de sa mère. A partir d'environ huit ans, le chimpanzé devient adolescent (ou sub-adulte). Les femelles sont considérées comme adultes à partir de leur première naissance, autour de 14 ans en moyenne chez les chimpanzés sauvages (Atsalis & Videan 2009 ; Walker *et al.* 2018), tandis que les mâles le sont lorsqu'ils deviennent matures socialement et atteignent leur poids adulte, généralement vers l'âge de 15 ans (van Lawick-Goodall 1973 ; Pusey 1990 ; Nishida *et al.* 2003). Les limites d'âge entre chaque catégorie varient en fonction des individus, mais aussi des communautés de chimpanzés, dont le développement est plus ou moins précoce (Pusey 1990 ; Sugiyama 2004 ; Atsalis & Videan 2009).

Les femelles présentent des premiers signes de puberté vers huit ans mais n'acquièrent une maturité sexuelle qu'à environ 12 ans. On parle de stérilité d'adolescence pour désigner la période entre les premières menstruations et la capacité de la femelle à porter un fœtus à terme (fertilité). Les femelles matures ont un cycle menstruel continu de 30 à 40 jours, et la période d'œstrus a lieu autour du quinzième jour. Cette période d'environ sept jours est caractérisée par une production d'œstrogènes qui entraîne une tumescence rose de la partie ano-génitale, indiquant leur réceptivité sexuelle et l'acceptation de la copulation (Goodall 1986). Ce gonflement ano-génital prend fin après l'ovulation. La gestation dure environ huit mois et il n'y a généralement qu'un seul enfant. Les femelles présentent un anoestrus *post-partum* durant toute la période de l'allaitement, qui peut durer entre deux et trois ans. Une femelle donne naissance à trois voire quatre enfants au cours de sa vie, à un intervalle de cinq ans en moyenne (van Lawick-Goodall 1973 ; Tutin 1978 ; Humle *et al.* 2016). Le temps de génération de cette espèce est de 25 ans en moyenne, ce qui explique le lent renouvellement d'une population de chimpanzés.

d) Organisation sociale et comportements

i) Vie en communauté

Les chimpanzés vivent dans des groupes sociaux appelés communautés, composés de mâles et de femelles adultes, d'enfants, de juvéniles, et d'individus adolescents nés au sein de la communauté ou de femelles adolescentes ayant émigré d'une communauté avoisinante. Leur société est dite philopatrise car les mâles restent dans leur communauté natale tandis que les femelles quittent généralement le groupe à l'adolescence (Boesch & Boesch-Achermann 2000 ; Nishida *et al.* 2003). Ce système a une influence sur les relations entre les individus : il existe généralement de fortes dyades mères-fils au sein des communautés (Reddy & Sandel 2020 ; Samuni *et al.* 2021) ainsi qu'une forte affinité entre les mâles qui ont toujours vécu ensemble, contrairement aux femelles (Gilby & Wrangham 2008 ; Mitani 2009).

Au sein de ces sociétés, les chimpanzés s'associent en groupes temporaires dont la taille et la composition varient au cours du temps (Goodall 1986) en fonction de facteurs comme la présence d'une femelle en œstrus ou la disponibilité en nourriture (Anderson *et al.* 2002 ; Mitani *et al.* 2002). On parle d'une organisation de type "fission-fusion". Cette dynamique permettrait de diminuer les coûts énergétiques associés aux déplacements en grands groupes et d'exploiter au mieux les ressources du territoire (Boesch 1996 ; Lehmann *et al.* 2006). Notons également qu'on retrouve généralement les mâles dans des sous-groupes mixtes tandis que les femelles sont plus souvent seules avec leur petit ou dans des petits sous-groupes avec d'autres femelles, particulièrement en période d'inter-œstrus (Goodall 1986 ; Doran 1997).

Les communautés ont une taille moyenne de 35 chimpanzés, mais leur taille varie de 15 à 200 individus (Goodall 1986 ; Wood *et al.* 2017). Leur domaine vital s'étend typiquement sur une surface de 10 à 40 km² (Amsler 2009). Les superficies occupées par les chimpanzés varient avec la taille des communautés, les saisons et les types d'habitat. Ainsi, leur territoire peut couvrir jusqu'à plus de 500 km² dans certaines communautés vivant dans des zones plus sèches, de type savanes (Kano 1971 ; Fowler & Sommer 2007).

En outre, l'utilisation du domaine vital diffère entre les mâles et les femelles. Il a été montré dans différentes communautés que les mâles se déplaçaient sur une surface 150 à 200 % plus importante que les femelles, et que les groupes patrouillant aux frontières de leur territoire étaient majoritairement composés de mâles (Chapman & Wrangham 1993 ; Mitani & Watts 2005 ; Bates & Byrne 2009). Ces patrouilles permettraient à la communauté d'agrandir leur territoire, de le défendre

et de protéger ses membres contre les attaques des communautés voisines, voire d'introduire plus de femelles dans la communauté (Watts & Mitani 2001 ; Inskipp 2005).

ii) Structure hiérarchique

Au sein d'une communauté de chimpanzés, les individus entretiennent des relations complexes basées sur une hiérarchie bien définie. Le mâle dominant (ou mâle alpha) en occupe le sommet (van Lawick-Goodall 1973). Cette hiérarchie est linéaire : chaque mâle a un rang social distinct, du plus au moins dominant, tandis que les femelles sont généralement de rang hiérarchique inférieur aux mâles adultes et adolescents et présentent des relations de dominances entre elles (Wittig & Boesch 2003). Chaque chimpanzé sait se situer hiérarchiquement par rapport à un autre membre de la communauté, et cela même lorsque ces derniers ne se rencontrent que rarement. Un individu de rang élevé reçoit plus d'attention et d'épouillage de la part de ses congénères, il est prioritaire pour l'alimentation et dans le choix de ses partenaires sexuels, et présente donc un succès reproducteur plus élevé (Nishida 1983 ; Goodall 1986 ; Pusey 1997 ; Wroblewski *et al.* 2009).

Toutefois, ces relations de dominance ne sont pas figées dans le temps chez les chimpanzés. Les interactions sociales interindividuelles sont complexes, les chimpanzés étant capables de coalition, de coopération, d'intimidation, de réconciliation voire de consolation envers leurs congénères (de Waal & van Roosmalen 1979 ; Inskipp 2005 ; Muller & Mitani 2005). Ainsi, le statut social des chimpanzés mâles fluctue au cours de leur vie relativement à leur âge mais aussi en fonction de leurs démonstrations de force (comportements agonistiques) et des alliances (comportements affiliatifs et coopératifs) qu'ils créent avec les autres mâles concurrents (Van Lawick-Goodall 1973 ; Nishida 1983). Celui des femelles est généralement plus stable (Pusey 1997 ; Muller & Mitani 2005) et dépend principalement de leur âge et de leur parité (nombre de mises bas) (Anderson 1986 ; Muller *et al.* 2006).

iii) Comportements et personnalité

Les chimpanzés présentent un large panel de comportements gouvernés par leur personnalité, leur histoire individuelle et leurs relations au sein de leur communauté. Nishida *et al.* (1999) ont ainsi répertorié un total de 515 comportements différents chez les chimpanzés du parc national de Mahale (Tanzanie). Les chimpanzés maintiennent et renforcent leurs liens sociaux notamment grâce au jeu (e.g. courses, chatouilles), au partage de nourriture ou encore à l'épouillage (ou *grooming*) (Van-Lawick Goodall 1973 ; Sussman *et al.* 2005). Cela est particulièrement vrai chez les chimpanzés mâles, qui vivent toute leur vie au sein de leur communauté d'origine et créent entre eux des liens sociaux parmi les plus forts et pérennes de tous les mammifères. Ils s'épouillent

mutuellement plus fréquemment que les femelles et le font préférentiellement aux autres mâles avec qui ils forment des alliances (Goodall 1986 ; Gilby & Wrangham 2008 ; Mitani 2009). Ainsi, ce comportement de toilettage (illustré dans la *Figure 3*), au-delà de son rôle purement hygiénique, joue un rôle central dans la coopération lors d'interactions avec les communautés voisines (patrouilles, attaques) et dans les relations intracommunautaires (dominance, chasse, partage de nourriture) (Dunbar 1993).

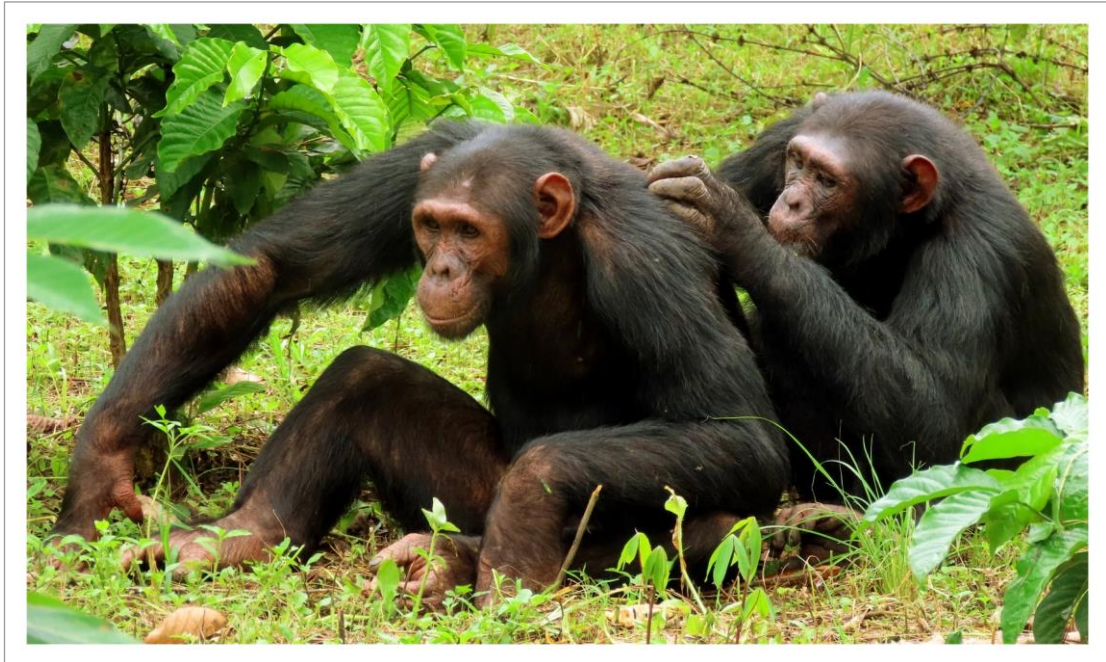


Figure 3 : Photographie d'une séance d'épouillage entre Gerald (à droite) et Jack (à gauche), mâles adultes de la communauté de Bulindi (Ouganda) (source : ©The Bulindi Chimpanzee & Community Project).

Comportements protecteurs et d'entraide

Une autre particularité du Chimpanzé est sa capacité à se comporter de manière altruiste, soit à se dévouer à autrui de manière désintéressée. Pourtant, l'altruisme est considéré par certains chercheurs comme une caractéristique propre à l'Homme. En effet, certaines études expérimentales faites sur des chimpanzés ont montré qu'ils étaient peu enclins au partage et à la coopération (Silk *et al.* 2005 ; Vonk *et al.* 2008 ; Hirata 2009).

Cependant, d'autres études réalisées en captivité mettent en évidence des comportements d'altruisme, comme des chimpanzés aidant des congénères à atteindre une source de nourriture sans rien attendre en retour (Warneken & Tomasello 2006 ; Warneken *et al.* 2007 ; Melis *et al.* 2008). Il existe également de nombreuses descriptions opportunistes de comportements de protection et d'entraide chez différentes populations de chimpanzés en milieu sauvage. L'empathie, définie selon

de Waal (2008) comme la faculté de percevoir et de partager l'état émotionnel d'autrui, semble jouer un rôle majeur dans ces comportements. Goodall (1986) a ainsi observé des chimpanzés qui venaient en aide à des sujets atteints de poliomyélite, et Boesch (1991) décrit comment des chimpanzés lèchent et épouillent les plaies d'individus blessés après une attaque de léopards. Plusieurs cas d'adoptions de jeunes chimpanzés orphelins, notamment par des mâles, ont aussi été rapportés dans les communautés de Gombe (Goodall 1986) et de Taï (Boesch *et al.* 2010). Aussi, on répertorie des comportements protecteurs lors de situations risquées : à Bossou, les mâles vont plus fréquemment se nourrir sur les cultures villageoises que les femelles et les juvéniles, et ces derniers le font rarement en l'absence d'un mâle adulte. Cette organisation laisse penser que les mâles offrent un sentiment de sécurité aux plus vulnérables (Hockings 2011b). De même, lors de traversées de route, les mâles occupent les premières positions (Cibot *et al.* 2015a) voire encadrent les femelles et les plus jeunes (Hockings *et al.* 2006).

Personnalité

Il existe une différence interindividuelle dans la manifestation de tous ces comportements. En effet, chaque chimpanzé a une personnalité propre (King & Figueredo 1997) qui régit la façon dont il se comporte. On distingue ainsi six grands traits de personnalité : la domination (ou affirmation de soi), l'extraversion, l'agréabilité, l'autodiscipline (ou fiabilité), l'émotionnalité et l'ouverture d'esprit (Pederson *et al.* 2005). Par exemple, un chimpanzé "agréable" présente peu de comportements agonistiques comme des charges d'intimidation ou des agressions, contrairement au chimpanzé "dominant" ou même "émotionnel". Un chimpanzé "dominant" en termes de personnalité est un individu stable, sûr de lui et peu anxieux. Ainsi, au sein d'une même communauté il existe des individus plus ou moins sociables, curieux, soumis ou téméraires.

iv) Utilisation d'outils et notion de culture

Les chimpanzés confectionnent des outils à l'aide d'objets de leur environnement et les utilisent généralement afin d'accéder à des ressources alimentaires. Par exemple, des tiges cueillies et taillées à la bonne dimension sont utilisées pour récupérer dans des anfractuosités miel, larves et insectes. Certains chimpanzés préparent aussi des poignées de feuilles mâchées en guise d'éponge pour recueillir de l'eau dans des endroits inaccessibles. D'autres outils sont également employés à des fins d'intimidation voire d'agression envers un congénère ou un prédateur, ou encore pour se nettoyer le corps (van Lawick-Goodall 1973).

L'utilisation d'instruments chez les chimpanzés s'inscrit dans le cadre de traditions culturelles, c'est-à-dire qu'elle se fait indépendamment de la disponibilité d'une ressource donnée

dans l'environnement et du patrimoine génétique des individus. L'étude de Whiten *et al.* (1999) relève effectivement 39 types de comportement, principalement des comportements alimentaires ou sociaux, qui sont fréquemment reproduits dans certaines communautés mais absents dans d'autres, sans explication écologique ni génétique possible (Lycett *et al.* 2007). Par exemple, toutes les communautés disposant de noix dans leur environnement ne disposent pas d'outils en bois pour les briser. Ainsi, une communauté de chimpanzés se caractérise par l'ensemble des comportements culturels et des outils employés par ses membres, dont les usages sont transmis aux plus jeunes par l'apprentissage observationnel (Biro *et al.* 2003 ; Whiten *et al.* 2007).

e) Statut de conservation et menaces pour les chimpanzés

Les chimpanzés sont classés depuis 1996 sur la Liste rouge de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) dans la catégorie des espèces "en danger", voire "en danger critique d'extinction" pour la sous-espèce *Pan troglodytes verus* (Humble *et al.* 2016). On estime que l'espèce Chimpanzé a connu une réduction drastique de sa population au cours des 20 à 30 dernières années (jusqu'à 80 % dans certaines zones ; Kühl *et al.* 2017) et que ce déclin devrait se poursuivre dans les 40 prochaines années, durée équivalente à deux générations de chimpanzés.

La perte et la fragmentation de l'habitat des chimpanzés causées par la déforestation représentent l'une des menaces principales qui pèsent sur cette espèce, isolant les populations existantes et épuisant leurs ressources alimentaires. L'Ouganda par exemple, a perdu toutes ses forêts primaires (FAO 2020), et comptabilise une perte de plus de 23 % de sa couverture forestière totale entre 2000 et 2020, soit plus d'un million d'hectares, figurant ainsi parmi les trois pays les plus touchés par la déforestation (Potapov *et al.* 2022). Cette déforestation est largement causée par l'agriculture, mais aussi en partie par l'extension des réseaux routiers (Laurance *et al.* 2014), considérés comme indispensables au développement économique régional (Kodongo & Ojah 2016 ; Polyzos & Tsiotas 2020). En effet, les routes sont souvent construites en soutien aux industries extractives, et dans le but d'améliorer la connectivité des populations rurales, même si les bénéfices de ces projets profitent rarement aux populations locales les plus défavorisées (Wormington 2018). En plus de dégrader et de fragmenter l'habitat de la faune locale (Blake *et al.* 2008 ; Barber *et al.* 2014), la construction de routes perturbe le comportement de nombreuses espèces comme les chimpanzés (Cibot *et al.* 2015a ; Andrasi *et al.* 2021), ouvre l'accès à des zones autrefois inaccessibles (Jaeger *et al.* 2005 ; Vanthomme *et al.* 2013) et augmente le risque de mortalité due aux collisions avec un véhicule (McLennan & Asimwe 2016 ; Grilo *et al.* 2020 ; Krief *et al.* 2020b). Le braconnage pour la viande de brousse et le commerce de jeunes animaux et l'émergence de maladies infectieuses sont également

des facteurs majeurs qui menacent la survie des chimpanzés (Plumptre *et al.* 2003, 2010 ; Caldecott & Miles 2009 ; Humle *et al.* 2016).

Bien que ces menaces soient clairement identifiées et que les efforts de conservation visant les chimpanzés aient nettement augmenté ces dernières années, les causes majeures de leur déclin sont mutuellement imbriquées et difficilement réversibles (Inskipp 2005 ; Humle *et al.* 2016). Ainsi, l'exploitation forestière à des fins d'agriculture, d'extraction minière ou de développement d'infrastructures comme des réseaux routiers expose encore davantage les chimpanzés au braconnage en ouvrant des routes et facilitant l'accès à leurs territoires (Plumptre *et al.* 2010 ; Vanthomme *et al.* 2013). De la même façon, le grignotage progressif des forêts avec l'implantation de mosaïques de villages et de cultures favorisent des contacts de plus en plus fréquents entre les humains et les chimpanzés, rendant ces derniers vulnérables aux zoonoses et épidémies humaines. En 1994, par exemple, une souche du virus Ebola a tué presque un quart de la communauté de chimpanzés de Taï (Côte d'Ivoire) (Formenty *et al.* 1999) bouleversant la structure sociale du groupe (Boesch & Boesch-Achermann 2000). Wallis et Rick Lee (1999) ont répertorié les cas de maladies chez les chimpanzés du parc national de Gombe (Tanzanie) en discutant de la probabilité qu'elles aient été contractées par le biais de l'Homme. Ils ont notamment relevé la présence d'un virus semblable à celui de la poliomyélite, de maladies respiratoires liées à des virus présents chez l'Homme tel que influenza et parainfluenza de type 3, ou encore de gale à *Sarcoptes scabiei*. L'émergence de maladies respiratoires parfois mortelles issues de souches virales humaines a été rapportée dans d'autres communautés de chimpanzés comme celle de Kanyawara ou celle de Ngogo, du parc national de Kibale (Ouganda) (Scully *et al.* 2013 ; Negrey *et al.* 2019). D'autre part, cette proximité entre les humains et les chimpanzés est souvent conflictuelle puisqu'ils partagent parfois le même territoire voire les mêmes ressources. Cela peut entraîner la mise en place de mesures de protection des cultures parfois mortelles pour les chimpanzés (pièges, collets), ou motiver la chasse comme mesure de représailles (Reynolds *et al.* 2003 ; McLennan *et al.* 2012 ; Cibot *et al.* 2019). Enfin, la présence de routes traversant les domaines vitaux des chimpanzés est également une menace pour cette espèce à lent renouvellement, victime de collisions avec les véhicules (McLennan & Asiimwe 2016 ; Krief *et al.* 2020b).

Par ailleurs, les chimpanzés sont listés en Annexe 1 de la CITES (Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore menacées d'extinction) et en classe A de la Convention africaine pour la conservation de la nature et des ressources naturelles, textes législatifs nationaux et internationaux qui prohibent tout abattage ou transaction commerciale pour les espèces les plus menacées. Pourtant, l'Institut Jane Goodall estime que plus de 16 000 chimpanzés ont disparu entre 2005 et 2011 à cause de la chasse et du trafic illégal. Ce constat, et celui de la persistance de déforestation illégale dans des aires pourtant protégées où les populations de chimpanzés subsistent,

mettent en exergue le manque crucial d'application des lois existantes. En Ouganda, la protection des grands singes est encadrée par deux textes principaux : la Loi sur les Forêts (1964) et la Loi sur la Faune et la Flore (1996), respectivement mises en application par la *National Forestry Authority* (NFA) et l'*Uganda Wildlife Authority* (UWA) (Caldecott & Miles 2009), qui sont censées gérer les réserves forestières et assurer la conservation du Chimpanzé, y compris sur les terres privées. Néanmoins, la menace principale qui pèse sur les chimpanzés en Ouganda demeure la disparition de la forêt à l'intérieur et à l'extérieur des aires protégées, due à l'agriculture (McLennan 2008).

Pour résumer :

Le Chimpanzé est un primate de la famille des Hominidés dont la classification de ses quatre sous-espèces reste soumise à controverse. Il occupe une grande variété d'habitats en Afrique équatoriale et possède l'aire de répartition la plus vaste de tous les grands singes. Il s'agit d'un primate diurne se déplaçant principalement au sol et parcourant plusieurs kilomètres par jour en fonction de nombreux paramètres comme la distribution spatiale des ressources alimentaires. Les chimpanzés vivent au sein de communautés dans lesquelles les individus entretiennent des relations complexes, organisées selon un mode de "fission-fusion". Ces sociétés sont dites philopatriques car les femelles quittent leur groupe natal à l'adolescence. C'est une espèce qui se renouvelle lentement puisque la durée entre chaque génération est d'environ 25 ans. Les chimpanzés présentent un large panel de comportements gouvernés par leur personnalité, leur histoire individuelle et leurs relations au sein de leur communauté. Chaque communauté se caractérise d'ailleurs par un ensemble de comportements culturels et d'outils employés par ses membres. Malgré leur classification comme espèce protégée, les chimpanzés demeurent en danger d'extinction en raison de la déforestation, en partie causée par l'extension de réseaux routiers, du braconnage et de l'émergence de maladies infectieuses.

2) Comportements spécifiques du Chimpanzé en interaction avec l'Homme

Depuis des décennies, l'Homme exerce une forte pression sur l'habitat des chimpanzés sauvages, transformant la quasi-totalité de leurs territoires (Plumptre *et al.* 2010, Humle *et al.* 2016 ; Hockings *et al.* 2015b). Les forêts tropicales, dans lesquelles vivent les chimpanzés, constituent parallèlement des environnements primordiaux pour les populations humaines locales, qui utilisent les ressources forestières pour s'alimenter, se soigner, collecter du bois, ou les convertissent en terres agricoles. Ainsi, l'expansion humaine entraîne une fragmentation des habitats forestiers, augmentant la proximité spatiale et la fréquence des contacts entre les humains et les chimpanzés. Dans ce contexte, il est indispensable de connaître la réponse des chimpanzés aux activités humaines afin d'adapter les mesures de conservation de cette espèce et prévenir les risques liés à ces interactions.

a) Adaptations comportementales du Chimpanzé en milieu anthropisé

Le Chimpanzé est une espèce adaptable qui a la caractéristique de ne pas être étroitement liée à un type d'habitat en particulier. En outre, les chimpanzés possèdent d'importantes capacités cognitives et s'adaptent facilement aux modifications de leur environnement. Certaines communautés vivent même dans des zones d'exploitation agricole, navigant entre les fragments de forêts restants, traversant les villages et se nourrissant des cultures (Inskipp 2005 ; Tweheyo *et al.* 2005 ; Hockings *et al.* 2012). En effet, face à l'anthropisation de leur habitat, les chimpanzés sont capables d'adapter leurs habitudes alimentaires en consommant des plantes cultivées comme le maïs, la goyave, la canne à sucre ou encore la banane (Hockings 2009 ; Hockings & McLennan 2012 ; Bortolamiol *et al.* 2016 ; McLennan *et al.* 2020) et en utilisant des outils en feuille pour boire du vin de palme (Hockings *et al.* 2015a). Ils explorent également les nouvelles ressources présentes dans leur environnement pour construire leurs nids (McCarthy *et al.* 2017 ; Van Dijk *et al.* 2021).

Face au risque (environnement anthropisé, prédation), les chimpanzés font aussi preuve d'adaptabilité sociale, en modifiant leurs dynamiques de groupe. Ils forment des plus petits groupes contenant proportionnellement plus de mâles que de femelles en situation risquée : par exemple lorsqu'ils sont menacés par des léopards (Boesch 1991) ou lorsqu'ils s'aventurent dans des zones à forte présence humaine (Wilson *et al.* 2007 ; Satsias *et al.* 2022). D'ailleurs, les études montrent que les mâles vont plus souvent se nourrir sur des cultures en présence de villageois que les femelles, plus vigilantes, en particulier celles ayant un petit à charge (Hockings 2007 ; Hockings 2011b ; Wallace & Hill 2012). Hockings (2012) affirme également que les groupes de chimpanzés faisaient preuve d'une plus grande cohésion en territoire risqué, dans les champs cultivés, qu'en forêt.

De plus, on observe des modifications de leur budget d'activité, telles qu'une réduction du temps de repos pour les mâles lorsqu'ils vont se nourrir sur des champs cultivés (Hockings 2012) ou un décalage nocturne des activités de pillage de cultures (Krief *et al.* 2014), leur permettant de minimiser le risque de rencontres humaines. Les chimpanzés modifient également leur comportement lorsqu'ils sont en présence d'animaux domestiques, notamment, de troupeaux de boeufs (*Bos taurus*) (Fryns *et al.* 2021). Enfin, il est décrit que les chimpanzés adaptent leur comportement vocal, en se déplaçant silencieusement dans les zones à forte présence humaine (Wilson *et al.* 2007 ; Hicks *et al.* 2013). Ces adaptations comportementales témoignent de la capacité des chimpanzés à interagir avec leur environnement en constante évolution.

b) L'exemple des traversées de route

Si la construction de réseaux routiers qui s'étend à travers l'Afrique est un facteur de développement économique pour le continent, c'est aussi l'une des principales menaces qui pèsent sur les chimpanzés sauvages. En effet, dans les régions densément peuplées par l'Homme, les domaines vitaux des chimpanzés sont inévitablement sillonnés par des routes, y compris dans les aires protégées, comme par exemple le parc national du Cantanhez en Guinée-Bissau (Hockings & Sousa 2013) ou celui de Kibale, en Ouganda (Cibot *et al.* 2015a). Andrasi *et al.* (2021) rapportent à cet égard que seuls 4,3 % de l'aire de répartition des chimpanzés de l'Ouest ne sont impactés par aucune route. On sait également que la présence de routes à fort trafic a un effet négatif sur la distribution spatiale des chimpanzés (Vanthomme *et al.* 2013). Pourtant, on dispose encore de peu d'études sur le comportement des chimpanzés vis-à-vis des traversées de route. Des analyses comportementales n'ont été conduites que sur deux sites d'étude connus : Hockings *et al.* (2006) et Cibot *et al.* (2015) ont respectivement analysé les progressions de groupes de chimpanzés sur 28 traversées de route en terre battue à Bossou (Guinée), et sur 20 traversées de route bitumée à Sebitoli (Ouganda).

Leurs travaux démontrent que les chimpanzés perçoivent les routes comme dangereuses, et mettent en évidence la manière dont ils s'adaptent face aux risques posés par les véhicules et les piétons. Par exemple, lors de traversées de route, les individus dominants sont capables de coopérer et d'adapter leur position spatiale dans le groupe pour en maximiser la protection : les mâles adultes occupent les positions les plus exposées, protégeant ainsi les femelles et les jeunes. Ils peuvent également se positionner en tant que gardien du groupe au passage de véhicules ou de piétons (Hockings 2011a), ou présenter des comportements d'attente envers d'autres individus, au même titre que des mères arrêtent leur progression le temps que leur enfant les rejoigne (Cibot *et al.* 2015a). Cependant à l'échelle du groupe, l'organisation socio-spatiale de la traversée diffère entre les deux études : les chimpanzés de Bossou tendent à traverser ensemble en file indienne, tandis qu'à Sebitoli,

où le trafic est plus intense, le groupe se divise souvent en plusieurs sous-groupes qui traversent les uns après les autres. Cette différence de stratégie pourrait être une adaptation au risque de collision, plus fort à Sebitoli.

Par ailleurs, Cibot *et al.* (2015) exposent que les adaptations comportementales des chimpanzés passent par des démonstrations de vigilance : la plupart des sujets adoptent une démarche rapide lors des traversées, limitant ainsi leur durée d'exposition sur la route, et marquent des rotations de la tête afin de surveiller le trafic, voire présentent une posture bipède. Enfin, l'étude suggère que les chimpanzés sont capables de choisir de ne pas prendre le risque de traverser la route, puisque les individus "vulnérables" (juvéniles, femelles adultes portant un ou plusieurs dépendant(s), individus blessés ou mutilés) traversent significativement moins souvent la route que les "non-vulnérables" (mâles et femelles adultes sans dépendant et en bonne santé).

En somme, face à la présence humaine et aux modifications anthropiques de leur habitat, les chimpanzés sont capables de faire preuve d'une grande souplesse, à la fois sociale et comportementale. Néanmoins, cette adaptabilité passe parfois chez les chimpanzés par de longues périodes d'apprentissage social qui peuvent s'avérer incompatibles avec la brutalité des changements environnementaux auxquels ils sont confrontés (Biro *et al.* 2003 ; Masi *et al.* 2012b). De plus, elle ne permet pas aux chimpanzés de faire face à toutes les autres menaces directes qui pèsent sur eux, au-delà de la perte de leur habitat. Le déclin significatif du nombre de chimpanzés dans les forêts exploitées par l'Homme par rapport aux zones non exploitées en est l'évidence (Chapman & Lambert 2000 ; Matthews & Matthews 2004).

Pour résumer :

Le Chimpanzé est une espèce flexible en termes de type d'habitat. Elle possède également d'importantes capacités cognitives lui permettant de s'adapter aux nombreuses modifications anthropiques de son environnement, en exploitant de nouvelles ressources, en ajustant son comportement social et en modifiant son budget d'activité pour limiter les risques de rencontre avec les humains. La présence de routes au sein de la plupart des domaines vitaux des chimpanzés constitue l'une des principales menaces pour ces primates, mais seules deux études existent sur les adaptations comportementales des chimpanzés confrontés à des traversées de route. Elles montrent notamment que les chimpanzés sont capables de coopérer, d'adapter leur position dans le groupe et leur vitesse afin de limiter le risque de collision avec un véhicule ou de rencontre avec un piéton.

II. PROJET DE RECHERCHE

1) Contexte institutionnel

Ce travail a été réalisé en vertu de ma cinquième année à l'École Nationale Vétérinaire, Agroalimentaire et de l'Alimentation Nantes Atlantique (Oniris). Le co-encadrement de cette étude a été réalisé par deux responsables de stage, Matthew McLennan, Directeur du *Bulindi Chimpanzee & Community Project* (BCCP) et Associé de Recherche à l'Université d'Oxford Brookes en Angleterre, rattaché au laboratoire de la *School of Law and Social Sciences*, et Marie Cibot, vétérinaire praticienne et primatologue associée au BCCP et, ainsi que par Nora Navarro-Gonzalez, Professeure à Oniris, en tant que rapporteuse de thèse d'exercice. Ce travail s'inscrit dans le cadre d'une étude à long terme des chimpanzés de la communauté de Bulindi, en Ouganda, visant à évaluer la manière dont les chimpanzés sauvages coexistent avec l'Homme dans un contexte de déforestation massive. Ce programme de recherche est mené par le Dr Matthew McLennan et est soumis à des autorisations de recherches délivrées par l'*Uganda Wildlife Authority* (UWA) et l'*Uganda National Council for Science and Technology* (UNCST).

Le *Bulindi Chimpanzee & Community Project* est une association ougandaise qui travaille en lien étroit avec les universités d'Oxford Brookes et d'Exeter en Angleterre. Elle a été créée en 2014 afin de mettre en place des mesures de sauvegarde pour des chimpanzés sauvages qui habitent une zone non protégée et fortement anthropisée dans l'Ouest de l'Ouganda. Les mesures passent principalement par l'apport d'aides financières aux familles locales, en investissant dans l'éducation (parrainage d'écoliers) et en améliorant leur qualité de vie (aides pour l'élevage, construction de fours économes en énergie, facilitation de l'accès à l'eau potable). En échange, les ménages participants s'engagent à ne plus dégrader la forêt sur leurs terres et à participer à un programme de plantation d'arbres. Les programmes mis en place touchent plus de 200 villages dans les districts de Hoima et de Kikuube (*Figure 4*). Les équipes du BCCP effectuent également le suivi quotidien à long terme de six communautés de chimpanzés qui résident dans la zone du projet (BCCP, s. d.).

2) La zone de Bulindi : historique et description du site de l'étude

La zone d'étude se situe au centre-ouest de l'Ouganda, dans le district de Hoima, à mi-chemin entre les réserves forestières gouvernementales de Budonga et Bugoma. En dehors de ces réserves, l'environnement ne bénéficie d'aucune protection officielle. Quelques petits fragments de forêt (< 50 ha) subsistent le long des cours d'eau et relient les deux aires protégées. Cependant, la zone est fortement peuplée (156 personnes au km² en 2014 (UBOS 2016), principalement par l'ethnie Banyoro (McLennan & Hill 2012). En effet, les terres de ce couloir forestier appartiennent aux familles des villages locaux et depuis les années 1990, elles ont été largement exploitées et progressivement converties en terrains agricoles. L'agriculture étant la principale source de revenus des populations locales, on retrouve majoritairement des cultures de rente telles que le tabac, la canne à sucre ou le cacao (McLennan & Hill 2015). Les terres sont également utilisées pour la production de fruits domestiques tels que la banane, la papaye, la mangue, le maïs ou la courge, ou encore pour la plantation de bois exotiques (principalement pins ou eucalyptus), notamment pour la production de charbon de bois ou la distillerie (McLennan 2008; Mwavu & Witkowski 2008; McLennan & Plumptre 2012).

Ces fragments de forêts encerclés par des terres agricoles et des villages en expansion abritent néanmoins une importante population de chimpanzés. Entre 2011 et 2013, un recensement génétique a été conduit par une équipe du *Max Planck Institute* révélant la présence d'une population d'environ 256 à 319 chimpanzés, répartis en pas moins de neuf communautés (McCarthy *et al.* 2015). Les chimpanzés vivent en sympatrie avec cinq autres espèces diurnes de primates non humains : les colobes guérézas (*Colobus guereza*), les vervets tantales (*Chlorocebus tantalus*), les singes bleus (*Cercopithecus mitis*), les singes à queue rouge (*Cercopithecus ascanius*) et les babouins olives (*Papio anubis*) (McLennan 2008).

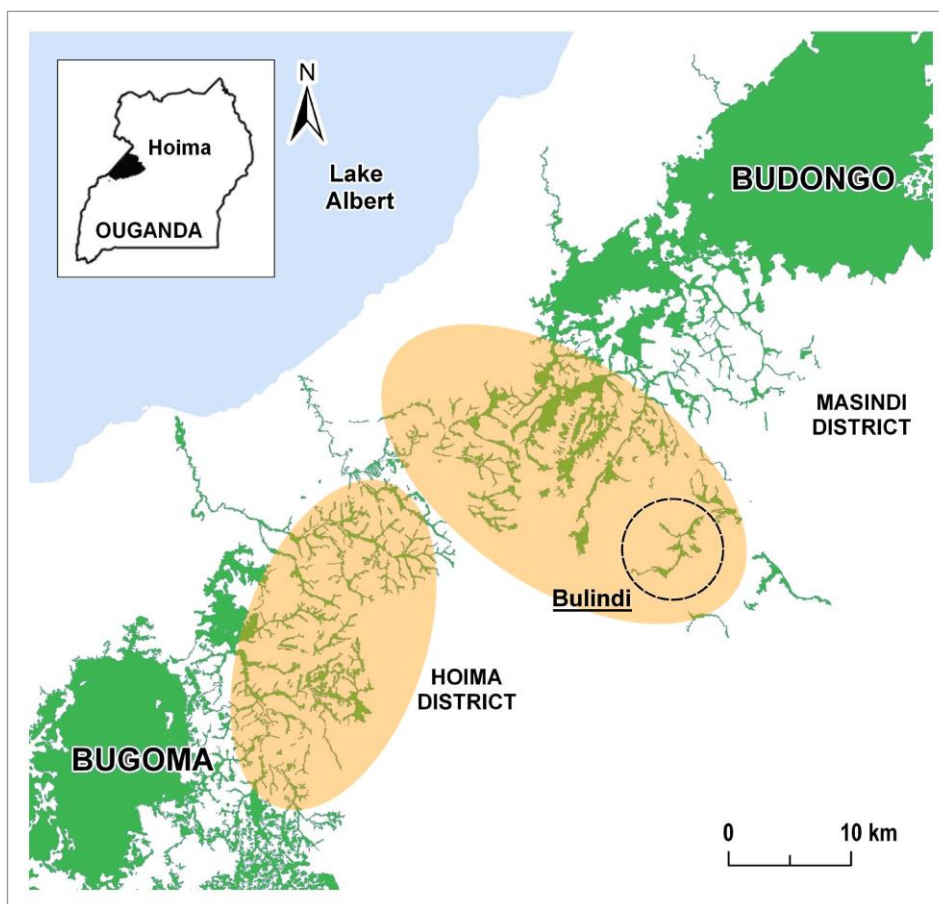


Figure 4 : Carte montrant l'emplacement de Bulindi (cercle noir) en relation avec les deux réserves forestières majeures de Budongo et Bugoma (appartenant respectivement aux districts de Masindi et Hoima, à l'ouest de l'Ouganda) (carte adaptée d'après Cibot *et al.* 2019 et BCCP s.d.). Une bande de parcelles de forêts non protégées, entourées de terres agricoles et de villages, relie ces deux réserves forestières gouvernementales. Cette zone est par ailleurs desservie par de nombreuses routes. Les grands ovales oranges représentent le périmètre d'action du BCCP.

La communauté de Bulindi, étudiée pour la première fois entre 2006 et 2008 ((McLennan & Hill 2010), est l'un des groupes de chimpanzés de la région. Son emplacement est indiqué sur la *Figure 4*. Elle était composée à cette époque d'environ 30 individus non habitués à la présence de chercheurs. Les recherches ont repris en 2012, et le processus d'habituatation a pris fin en 2015 (Cibot *et al.* 2019 ; McLennan *et al.* 2019). Depuis cette date, la taille de la communauté est passée de 18 à 24 individus. Il y a eu un seul mâle dominant depuis la reprise des recherches en 2012, Sylvester, mais il a été vu pour la dernière fois le 13 décembre 2019 et présumé mort car un nouveau mâle alpha, Moses, a pris sa place. Lors des premières vidéos de notre étude, en novembre 2018, la communauté était composée de 20 individus dont trois mâles adultes, cinq femelles adultes, quatre individus adolescents (ou sub-adultes), quatre juvéniles et quatre enfants. Au cours de notre collecte de données, certains individus ont changé de classe d'âge : dans les dernières vidéos enregistrées en décembre 2021, la communauté de Bulindi était composée de 22 individus dont cinq mâles adultes,

six femelles adultes, trois sub-adultes, quatre juvéniles et quatre enfants. Les chimpanzés présentent de manière générale un développement précoce à Bulindi (McLennan & Cibot, comm. pers.). Aussi, les classes d'âge sont délimitées de la façon suivante (adapté d'après Doran 1992 ; Sarringhaus *et al.* 2014) :

- Enfant : de la naissance jusqu'à la fin de la troisième année,
- Juvénile : de quatre à sept ans compris (début de l'adolescence chez les sujets de Bulindi),
- Sub-adulte : de huit ans à l'âge adulte,
- Adulte mâle : à partir de douze ans,
- Adulte femelle : à partir de la première naissance.

Pour les analyses comportementales, nous avons choisi de regrouper les sub-adultes tardifs (à partir de 10 ans) et les adultes sous le terme d'individus matures, et les jeunes sub-adultes (8 et 9 ans) et les juvéniles sous le terme d'individus immatures. En effet, tant sur le plan social que comportemental, les mâles sub-adultes tardifs occupent une place importante dans les réseaux sociaux à Bulindi (Satsias *et al.* 2022), se déplacent indépendamment de leur mère et peuvent prendre la tête des traversées, de la même manière que les mâles adultes. Ce n'est pas le cas des jeunes sub-adultes. Il en va de même pour la seule femelle du groupe qui devient une jeune sub-adulte en 2021, puisqu'elle se déplace systématiquement avec sa mère, de la même manière qu'un individu juvénile.

Un tableau en *Annexe 1* récapitule les informations de chacun des sujets de la communauté (nom, sexe, année de naissance et liens familiaux). Un trombinoscope les représentant est également disponible en *Annexe 2*.

Rien qu'entre 2006 et 2014, plus de 80 % de la forêt a été détruite à Bulindi, réduisant considérablement le domaine vital des chimpanzés. Ces derniers sont donc contraints de s'aventurer plus fréquemment auprès des humains, en se déplaçant et en se nourrissant davantage dans les terres agricoles riveraines (Hockings 2009 ; McLennan & Plumptre 2012 ; *Figure 5*). Bien que la culture de l'ethnie locale Banyoro interdise la consommation de viande de primates, les dommages causés aux cultures par les chimpanzés sont sources de conflits récurrents avec les villageois, en particulier lorsqu'il s'agit de cultures de rente (McLennan 2008 ; McLennan & Hill 2012). Cette cohabitation conflictuelle entraîne parfois la mort des chimpanzés par piégeage ou par représailles.



Figure 5 : Photographies des chimpanzés de Bulindi s’aventurant dans des zones à forte présence humaine. **(a, c)** Captures d’écran de vidéos de l’étude montrant des mâles matures s’aventurant dans les jardins d’habitations qui bordent la route de Hoima-Masindi (source : © BCCP). **(b)** Photographie de Leila (femelle mature) accompagnée de ses deux dépendants (non visibles) traversant des terres cultivées à proximité d’une résidente locale qui s’occupe de ses cultures (source : © Matthew R Lennan, d’après Satsias *et al.* 2022).

Par ailleurs, leur survie est menacée par la route qui traverse le cœur de leur territoire. En effet, à Bulindi, les parcelles de forêt sont dispersées le long des maisons et des champs, de part et d’autre d’un axe routier majeur reliant les villes de Hoima et Masindi, deux grands centres urbains d’environ 110 000 habitants chacun (UBOS 2016) (voir *Figure 6*). Cette route de 10,5 mètres de large reçoit un trafic élevé avec d’une part des véhicules motorisés (motos, voitures, taxis, bus, camions, véhicules agricoles), et d’autre part des cyclistes et des piétons (voir *Planche 1*). L’intensité du trafic n’a d’ailleurs cessé d’augmenter ces dernières années (McLennan & Asiimwe 2016). Étant donné l’activité grandissante de l’industrie du pétrole et du gaz (Mawejje 2018 ; McLennan *et al.* 2021), de la production de charbon de bois (Shively *et al.* 2010) et du secteur touristique (Tumusiime *et al.* 2016 ; McLennan & Hill 2012) dans le district de Hoima, les conducteurs qui empruntent la route de Hoima-Masindi sont en grande partie des travailleurs ou des touristes, provenant souvent d’autres régions ougandaises voire d’autres pays. Les piétons et cyclistes sont au contraire majoritairement des résidents de la zone d’étude qui connaissent bien les chimpanzés (McLennan & Hill 2010).

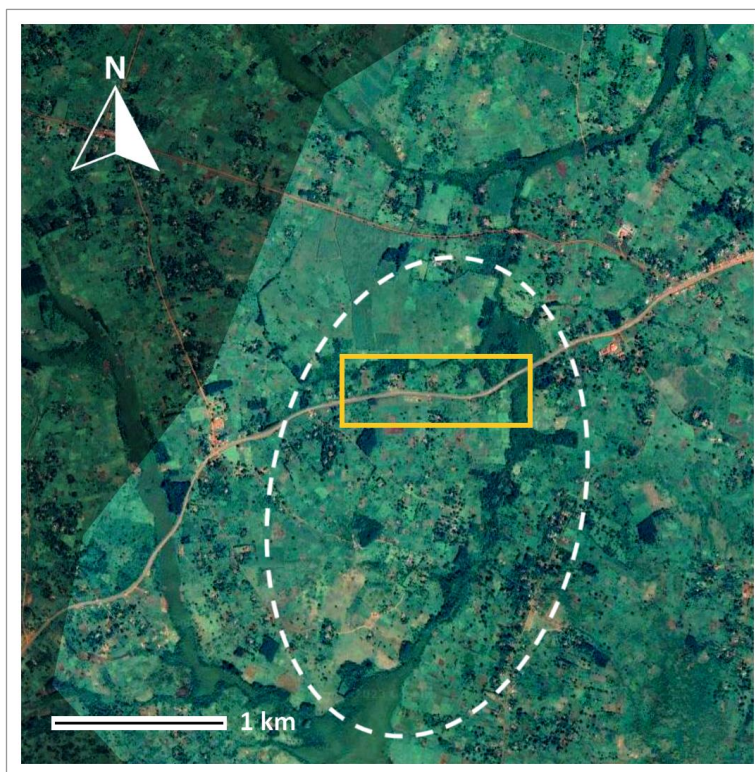


Figure 6 : Vue satellitaire de la zone de Bulindi dans le district de Hoima (Bulindi : 1°29'N, 31°28'E, route Hoima-Masindi) (carte adaptée de Google Earth™, réalisée par Marie Tellier d'après Satsias *et al.* 2022). Le secteur sombre à gauche ne fait pas partie du territoire de la communauté de chimpanzés de Bulindi. Leur domaine vital se compose de fragments de forêt et de marais de papyrus (visibles en vert foncé sur la carte) encerclés par des champs cultivés, des plantations de bois exotiques et des villages. Il est scindé par un axe routier majeur (visible au centre) qui relie la ville de Hoima à celle de Masindi. De nombreuses routes secondaires et chemins de village parcourent également la zone. La portion de route où les chimpanzés sont vus en train de traverser est encadrée en jaune. Le cœur de leur domaine vital est représenté par l'ovale en pointillés clairs (environ 4 km²).

En plus d'être davantage fréquentée, la route a été goudronnée en 2018 au vu des besoins en infrastructures pour le développement du secteur pétrolier (Maweje 2018). Ce revêtement permet aux véhicules de rouler plus vite qu'auparavant (jusqu'à 120 km/h sur certains tronçons ; McLennan, comm. pers.), malgré la présence de piétons et de panneaux de signalisation. Les chimpanzés de Bulindi doivent toutefois traverser quotidiennement cette route, lorsqu'ils se déplacent pour accéder à des sources de nourriture. Selon les populations locales, cette route est empruntée par les chimpanzés depuis des générations (McLennan 2008, 2013 ; McLennan & Asiimwe 2016). Un cas de mort d'un chimpanzé de la communauté dans une collision avec un véhicule a d'ailleurs déjà été rapporté par McLennan et Asiimwe en 2016. Des ralentisseurs ont été installés en 2019 à deux endroits où les chimpanzés étaient souvent vus en train de traverser, afin de diminuer le risque d'accident (visibles sur la *Planche 1*).



a) Piétons, voiture et moto.



b) Moto, camion et cycliste.



c) Piétons, motos et voiture.

Planche 1 : Exemples d'usagers de la route rencontrés sur la route de Hoima-Masindi (captures d'écran des vidéos étudiées, source : © BCCP). (b, c) Les ralentisseurs sont signalés par un astérisque noir.

Pour résumer :

La zone d'étude se trouve en Ouganda de l'ouest, dans le district de Hoima, entre deux réserves forestières. Les terres agricoles ont remplacé une grande partie de la forêt qui reliait ces deux réserves, mais il reste quelques petits fragments forestiers le long des cours d'eau. Malgré une forte présence humaine, la zone abrite une population importante de chimpanzés, dont la communauté de Bulindi fait partie. Cette communauté est étudiée depuis 2006, et comportait à cette époque environ 30 individus, contre 20 au début de notre période d'étude. La déforestation rapide dans la région a réduit le domaine vital des chimpanzés, les contraignant à s'aventurer dans les terres agricoles et à entrer en conflit avec les villageois. Les chimpanzés sont également menacés par la présence d'une route qui traverse leur territoire. Un cas de mort d'un chimpanzé de la communauté par collision a été rapporté en 2016. De plus, avec le développement de l'industrie du pétrole et du gaz, de la production de charbon de bois et du tourisme dans la région, le trafic routier (véhicules motorisés, cyclistes et piétons) a considérablement augmenté ces dernières années, et la route a été élargie et goudronnée en 2018.

3) Objectifs et hypothèses de l'étude

Les populations de chimpanzés, à travers l'ensemble de l'Afrique, sont aujourd'hui menacées et le seront encore davantage dans les années futures. Étudier des populations comme celle de Bulindi qui est déjà soumise à une pression anthropique intense est une opportunité à saisir pour les chercheurs afin de mieux identifier et de mieux comprendre les capacités de résilience des chimpanzés. Les territoires où coexistent humains et chimpanzés sont également des sites d'études idéaux pour étudier leurs interactions et leur perception réciproque. Ces types d'études permettront d'émettre des recommandations pour la conservation de cette espèce dans les années à venir et sur d'autres territoires en Afrique.

Dans cette optique, l'objectif principal de cette thèse est de mieux caractériser la menace représentée par la construction de réseaux routiers au sein des habitats des chimpanzés.

Je propose d'analyser, en premier lieu, les choix et les comportements que les chimpanzés adoptent face aux risques associés à la traversée de route, et de déterminer les facteurs pouvant les influencer. Dans un second temps, il s'agira d'étudier les réactions comportementales des différents usagers de la route vis-à-vis des traversées de chimpanzés, afin de mieux caractériser le risque qu'ils posent à ces derniers.

a) Adaptations comportementales des chimpanzés lors de traversées de route

La traversée d'une route bitumée représente une situation risquée pour la faune sauvage car elle implique de se rendre vulnérable en s'exposant à des véhicules et à des passants. Or, de nombreuses études décrites précédemment démontrent la flexibilité sociale et comportementale dont sont capables les chimpanzés, notamment lorsqu'ils perçoivent un danger. Nous pouvons donc aisément imaginer que les chimpanzés de Bulindi adaptent leur comportement lors des traversées de route afin de limiter le risque de collision avec un véhicule ou de rencontre avec un piéton. Dans le cadre de l'étude, nous définissons les individus vulnérables d'un groupe comme l'ensemble des juvéniles (plus lents, moins expérimentés et moins visibles pour les conducteurs), des femelles transportant un ou plusieurs dépendants (possiblement ralenties et/ou distraites par le dépendant) et des individus blessés (ralentis parce qu'ils boitent, par exemple) (d'après Cibot *et al.* 2015a).

Hypothèse (1) : Les chimpanzés sont capables d'évaluer le risque que représentent la route et ses usagers (Hockings 2011 ; Cibot *et al.* 2015a). Dans cette étude, je m'intéresserai donc, dans un premier temps, à l'influence de cette perception du risque sur les modalités adoptées par les chimpanzés pour traverser la route.

Nous supposons qu'ils choisissent préférentiellement **(1.1)** des périodes creuses de la journée en termes de circulation pour traverser, et **(1.2)** des zones où le passage est plus sûr, c'est-à-dire des portions de route disposant d'une bonne visibilité (faible pente et absence de virage), avec un couvert végétal dense sur au moins un côté de la route (pour s'y cacher pour observer la route avant de traverser ou pour disparaître de la vue des passants juste après - Schwab & Zandbergen 2011 ; Guthrie 2012 ; Find'o *et al.* 2019 ; Kaemmerle *et al.* 2017), et sur lesquelles la vitesse des véhicules est réduite. Par ailleurs, **(1.3)** le temps d'attente individuel avant de traverser devrait augmenter avec le niveau de risque que la route représente, en termes de trafic et de visibilité (Hockings *et al.* 2006) et **(1.4)** les chimpanzés devraient traverser plus rapidement et **(1.5)** se montrer plus prudents lorsque l'intensité du trafic augmente (Cibot *et al.* 2015a).

Hypothèse (2) : A la lumière de l'étude de Cibot *et al.* (2015), nous émettons l'hypothèse que les comportements adoptés par les chimpanzés lors des traversées de route diffèrent selon la taille et la composition du groupe. Il convient donc de s'interroger sur l'effet de la taille du groupe et de sa composition sur l'état de vigilance des chimpanzés, avant et pendant la traversée.

La cohésion au sein d'un groupe de chimpanzés tend à être plus forte dans les petits groupes que dans les grands (Lehmann & Boesch 2004 ; Kutsukake 2006), et il peut falloir davantage de temps à un grand groupe pour s'organiser face à une situation risquée (Hockings 2011a). Chez les humains, les individus ont également tendance à attendre plus longtemps avant de traverser lorsqu'ils sont dans un grand groupe que lorsqu'ils traversent seuls ou en petit groupe (Zhuang & Wu 2011 ; Zafri *et al.* 2019). Nous pouvons donc penser **(2.1)** que plus la taille du groupe augmente, plus les temps d'attente avant de traverser augmentent. De plus, les humains traversent plus rapidement lorsqu'ils traversent en petit groupe que lorsqu'il y a beaucoup de personnes qui veulent traverser (Gates *et al.* 2006 ; Peters *et al.* 2015 ; Onelcin & Alver 2017). En parallèle, nous émettons donc l'hypothèse **(2.2)** que les chimpanzés de Bulindi se sentent plus vulnérables dans un petit groupe que dans un grand, et qu'ils traversent plus rapidement pour limiter leur exposition sur la route (Cibot *et al.* 2015a). Nous supposons également **(2.3)** qu'ils font preuve de davantage de prudence dans un petit groupe.

Hypothèse (3) : Le comportement des chimpanzés varie selon l'âge et le sexe de l'individu.

Il est notamment nécessaire de s'intéresser aux différentes stratégies de coopération que peuvent employer les chimpanzés au cours de ces situations à risque, comme l'évoquent Hockings (2011a) et Cibot *et al.* (2015). En effet, à la différence des rapports faisant état des taux élevés de mortalité sur la route chez de nombreuses espèces de primates (Cibot *et al.* 2015a ; Hetman *et al.* 2019 ; Cunneyworth & Duke 2020), il n'existe à ce jour que trois cas de collisions avec un véhicule décrits chez les chimpanzés (McLennan & Asiimwe 2016 ; Krief *et al.* 2020b). Ce constat pourrait être une preuve de la vigilance et des stratégies de coopération que les chimpanzés adoptent lorsqu'ils

traversent une route. Par conséquent, comme décrit chez les babouins chacma (*Papio ursinus*) (Rhine & Tilson 1987) et les chimpanzés de Bossou et de Sebitoli (Hockings *et al.* 2006 ; Cibot *et al.* 2015a), on prédit (3.1) qu'au cours d'une traversée de route les mâles matures sont davantage susceptibles d'occuper les positions les plus exposées, à l'avant et à l'arrière du groupe, surtout s'il y a une grande proportion d'individus vulnérables dans le groupe. On suppose également (3.2) qu'ils sont capables d'attendre des congénères plus vulnérables en cours de traversée (Cibot *et al.* 2015a) voire de présenter des comportements de réconfort à leur égard, afin de maximiser la protection du groupe.

Enfin, plusieurs études décrivent que chez les chimpanzés de manière générale, les mâles matures font preuve de davantage d'audace que les femelles matures et les plus jeunes (Hockings *et al.* 2006 ; Hockings 2007 ; Wilson *et al.* 2007 ; Satsias *et al.* 2022). Les comportements adoptés par les chimpanzés au cours d'une traversée de route dépendraient donc de l'âge et du sexe de l'individu. Ainsi, on émet l'hypothèse (3.3) qu'au cours d'une traversée de route, femelles matures et immatures sont plus vigilants que les mâles matures, c'est-à-dire :

- (3.3a) qu'ils traversent la route moins fréquemment, comme le suggèrent Cibot *et al.* (2015),
- (3.3b) qu'ils attendent plus longtemps sur le bord de la route avant de commencer à traverser,
- (3.3c) qu'ils traversent plus rapidement,
- (3.3d) et enfin qu'ils présentent davantage de comportements d'appréhension et de prudence tels que des contrôles du trafic avant et pendant la traversée, des évitements (avant de traverser, éloignement du bord de la route au passage d'un véhicule ou d'un piéton) ou des replis (réalisation d'un demi-tour en cours de traversée).

On sait toutefois que les femelles passent davantage de temps avec les mâles lorsqu'elles sont en oestrus (Matsumoto-Oda & Oda 1998 ; Pepper *et al.* 1999). On peut donc s'attendre (3.4) à ce que le comportement des femelles varie au cours de leur cycle sexuel, et notamment à ce que les femelles en période d'oestrus se comportent de façon similaire aux mâles, c'est-à-dire de manière moins vigilante.

b) Comportements des humains face aux traversées de chimpanzés

Étudier les réactions comportementales des usagers de la route lorsqu'ils font face à des traversées d'animaux sauvages est nécessaire pour améliorer les stratégies de gestion du trafic routier voire de conception et de construction des réseaux routiers (Vidya & Thuppil 2010). Par exemple, mieux comprendre la manière dont les différents types d'usagers de la route (piétons, cyclistes et véhicules motorisés de différentes tailles) réagissent et perturbent la faune locale

permettrait de mettre en place des programmes de sensibilisation ciblés et de prendre des décisions éclairées sur les niveaux de trafic autorisés.

Les chimpanzés sauvages sont fréquemment confrontés aux traversées de routes dans leur habitat (Plumptre *et al.* 2010). En tant qu'espèce phare de l'Afrique subsaharienne, ils sont particulièrement susceptibles de susciter l'intérêt des gens. De plus, ce sont des mammifères de grande taille, ce qui leur confère une forte présence physique sur la route et les rend facilement détectables pour les usagers de la route. Pour les conducteurs, entrer en collision avec de grands animaux est également susceptible de causer des dommages aux véhicules et à leurs occupants (Bjornstig *et al.* 1984 ; Huijser & McGowen 2010 ; Kioko *et al.* 2015). Pour les piétons, la proximité physique avec des chimpanzés sauvages représente un risque potentiellement mortel car il arrive que les chimpanzés attaquent les humains (Reynolds 2005 ; Hockings *et al.* 2010 ; McLennan & Hill 2010 ; McLennan & Hockings 2016). Les rencontres avec des chimpanzés peuvent donc être sources d'inquiétude pour les usagers de la route. Malgré cela, les habitants de la zone d'étude admettent qu'il est intéressant d'observer les chimpanzés car ils font preuve d'une intelligence et de comportements semblables aux humains (McLennan & Hill 2012). Ainsi, l'apparition soudaine de chimpanzés sur le bord d'une route peut engendrer diverses réactions comportementales chez les usagers de la route. Nous supposons que :

- (1') Étant donné que les piétons et les cyclistes sont davantage exposés au risque physique représenté par les chimpanzés, ils devraient adopter un comportement prudent lorsqu'ils font face à une traversée de chimpanzés (c'est-à-dire s'arrêter, voire reculer pour se mettre à une plus grande distance). En revanche, les conducteurs (surtout ceux de voitures et de camions) ne sont probablement pas aussi prudents, car ils sont davantage protégés dans leur véhicule.
- (2') Chez les piétons et les cyclistes, nous nous attendons à ce que les femmes adultes et les enfants non accompagnés adoptent un comportement plus prudent et se maintiennent à une plus grande distance des chimpanzés par rapport aux hommes adultes. En effet, les populations locales savent que les chimpanzés mâles de la région sont plus susceptibles d'attaquer les femmes et les enfants (McLennan & Hill 2010, 2012 ; McLennan & Hockings 2016).
- (3') La réaction de freinage d'un conducteur lorsqu'il rencontre des usagers vulnérables traversant une route dépend en grande partie du moment où ces usagers deviennent visibles (Boda 2019). Par conséquent, les conducteurs devraient se montrer plus prudents et plus intéressés lorsque les chimpanzés se trouvent au milieu de la route et sont clairement visibles que lorsqu'ils attendent sur le bord de la route. De même, les piétons et les cyclistes devraient

davantage ignorer la présence des chimpanzés lorsqu'ils se trouvent sur le bas-côté plutôt que sur la route.

- (4') Nous supposons également que les usagers de la route font preuve de plus de prudence quand ils font face à un grand groupe de chimpanzés que lorsqu'ils font face à un petit groupe, qui serait moins visible et moins intimidant.
- (5') De plus, les usagers de la route devraient se montrer plus prudents et plus intéressés par les chimpanzés lorsqu'ils interagissent avec les assistants de terrain.
- (6') Enfin, dans la zone A, où les véhicules roulent plus lentement en raison de la présence de deux ralentisseurs, on s'attend à ce que les conducteurs aient plus le temps de s'intéresser aux chimpanzés que dans la zone B. Ils devraient également se montrer plus prudents car ils ont plus de temps pour anticiper et craignent potentiellement une interaction avec les chimpanzés lorsqu'ils roulent lentement.

4) Matériels et méthodes

a) Période d'étude

L'étude repose sur des observations que j'ai réalisées à partir d'une banque de 218 vidéos couvrant une période de trois ans, de novembre 2018 à décembre 2021, et représentant 150 traversées de route par les chimpanzés de Bulindi. L'échantillon représente 8,14 heures de matériel vidéo et la durée des vidéos varie de 8 secondes à 16 minutes pour une durée moyenne de 2,24 ($\pm 2,37$) minutes.

b) Suivi journalier des chimpanzés

Les séquences vidéos ont été enregistrées sur le site de Bulindi en Ouganda, majoritairement par des assistants de terrain du BCCP, John-Mary Baruzaliire et Tom Sabiiti, avec parfois une vue alternative filmée par Matthew McLennan. A Bulindi, les chimpanzés sont suivis quotidiennement et ce presque tout au long de la journée. Le suivi débute au réveil des chimpanzés à 7h, au pied des nids construits la veille au soir. Le suivi n'est cependant pas réalisé le midi ; ils sont relocalisés à partir de 14h en suivant leurs vocalisations ou en visitant les arbres portant des fruits mûrs qui sont consommés par les chimpanzés.

Au cours de notre étude, les assistants de terrain enregistraient la composition et l'activité du groupe suivi toutes les 30 minutes (selon la technique de *party scans* décrite par Satsias *et al.* 2022), et notaient l'heure des traversées de route lorsqu'elles se produisaient entre les scans. Les vidéos utilisées dans cette étude ont été enregistrées de manière opportuniste, c'est-à-dire que lorsqu'une traversée semblait imminente (lorsque les chimpanzés suivis se dirigeaient vers la route), les chercheurs essayaient de se placer en amont des chimpanzés et de l'enregistrer. Dès lors, certaines vidéos ne filment pas la totalité de la traversée, car les assistants n'avaient parfois pas le temps d'arriver avant le début de la traversée ou parce que les membres du groupe traversaient à différents endroits de la route. Elles ont été enregistrées au plus tôt à 7h du matin et au plus tard à 19h, respectivement aux horaires de travail des assistants de terrain. Sachant que les chimpanzés n'étaient pas suivis de 12h à 14h, certains passages ont potentiellement été manqués. Il est néanmoins probable que les chimpanzés de Bulindi traversent moins fréquemment voire rarement la route sur cette période car ils se reposent généralement dans les sous-bois de la fin de la matinée jusqu'à environ 16h (McLennan & Cibot, comm. pers.).

Les enregistrements des traversées prennent place sur une portion d'un kilomètre de la route de Hoima-Masindi. Ce tronçon est divisible en deux zones, illustrées sur la *Figure 7*, qui se distinguent par leur niveau de dangerosité :

- La zone A (en jaune) : longue de 200 mètres, cette section est délimitée à l'est et à l'ouest par des ralentisseurs. La route prend un virage juste après le ralentisseur ouest. Cette zone est considérée comme la partie sûre de la route, car la vitesse de circulation est limitée par les deux ralentisseurs. La couverture végétale est dense sur la partie nord de la route (forêt en régénération), et moyenne sur la partie sud (taillis et buissons).
- La zone B (en rouge) : elle s'étend sur 730 mètres, et est délimitée à l'est par un virage et un ralentisseur. Du côté ouest, la limite a été fixée au dernier point où les chimpanzés ont été vus en train de traverser. Cette zone de traversée est considérée comme hautement risquée pour les chimpanzés car les véhicules sont ralentis du côté est mais peuvent accélérer rapidement sur le reste de la route. De plus, on y trouve deux virages qui réduisent la visibilité des véhicules arrivant en sens inverse. Sur la majeure partie de ce tronçon, il y a un couvert végétal moyen (buissons) voire faible (champs cultivés et jardins) des deux côtés.

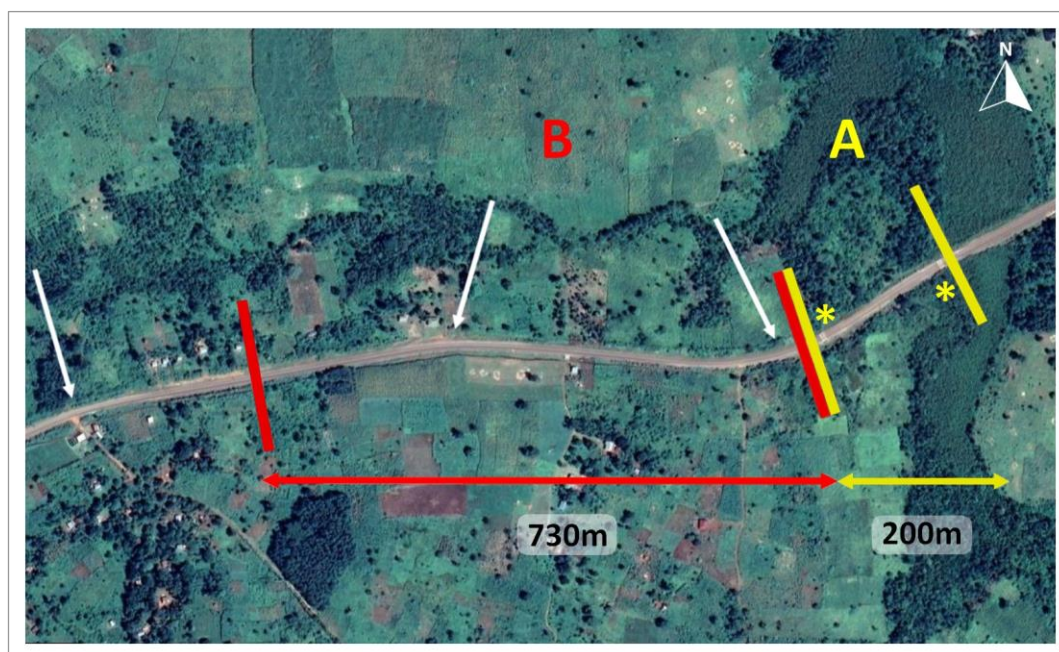


Figure 7 : Vue satellitaire de la portion de route de Hoima-Masindi traversée par les chimpanzés (carte adaptée de Google Earth™, réalisée par Marie Tellier). La zone de traversée A est délimitée par des lignes jaunes, et la zone B, plus dangereuse, par des lignes rouges. Les ralentisseurs sont signalés par des astérisques jaunes. Ils ont été installés en 2019 et leur construction s'est achevée début 2020. Les virages notables sont indiqués par des flèches blanches.

c) Observations comportementales lors des traversées de route

La collecte des données comportementales a été effectuée à l'aide du programme *Behavioral Observation Research Interactive Software* (©Boris, version 7.11.1) (voir *Annexe 3*). L'enregistrement des comportements des chimpanzés et des humains s'est fait via l'utilisation d'éthogrammes, conçus spécifiquement pour ces études et visibles en *Annexes 4* et *5*.

i) Observations des chimpanzés

On définit un événement "traversée de route" comme l'observation d'au moins un chimpanzé traversant la route (Cibot *et al.* 2015a). On considère qu'il s'agit d'un seul et même événement lorsque deux sous-groupes de chimpanzés (ou plus) traversent la route dans la même direction, sur la même portion de route, et dans un délai de 30 minutes (modifié d'après Cibot *et al.* 2015a). Un chimpanzé est considéré dans le même sous-groupe que l'individu qui le précède s'il traverse la route dans la même zone à moins d'une minute d'écart. La durée totale d'une traversée s'étend du moment où le premier chimpanzé du groupe entier (ou *leader*) franchit le bord de la route jusqu'au moment où le dernier individu qui traverse quitte l'asphalte. Le temps d'attente individuel correspond au temps écoulé entre le début de la traversée du premier chimpanzé du sous-groupe et le début de celle de l'individu (Cibot *et al.* 2015a).

Pour chaque traversée de route, de nombreuses variables sont relevées, en vue d'étudier leurs potentielles interactions avec les données comportementales récoltées :

- La date et l'heure du début de la traversée,
- La zone de traversée (A ou B),
- La direction de traversée (Nord-Sud ou Sud-Nord),
- La couverture végétale visible des deux côtés de la route,
- Le nombre de véhicules visibles au cours de la vidéo en fonction de leur type (camion, voiture, moto), et le nombre de piétons et de cyclistes, afin d'avoir une idée de l'intensité du trafic motorisé et non-motorisé par minute pendant la vidéo,
- La taille du groupe de chimpanzés (à l'exclusion des enfants), qui varie entre 1 et 18 individus (on qualifie un groupe de "petit" lorsqu'il comprend entre 1 et 6 individus, de "moyen" lorsqu'il y a 7 à 12 individus et de "grand" à partir de 13 chimpanzés),
- La composition du groupe et des éventuels sous-groupes,
- L'ordre de progression des individus dans le groupe,
- La présence d'éventuelles interventions des assistants de terrain au cours de la traversée (posture de gardien, injonctions aux piétons ou aux véhicules).

Les caractéristiques spécifiques à chaque individu du groupe sont également renseignées pour chacune des traversées, c'est-à-dire : leur nom, leur classe d'âge et leur sexe (soit mâle mature, soit femelle mature, soit immature, soit enfant), et pour les femelles, le stade de leur cycle oestral. La taille du gonflement de la zone ano-génitale des femelles a été relevée quotidiennement pendant toute la durée de l'étude : le stade "0" correspond à l'absence de tuméfaction ano-génitale, le stade "1" à une tuméfaction légère (peau non tendue) et le stade "2" à une tuméfaction marquée (peau tendue), propre à la période d'oestrus.

Les observations comportementales sont faites individuellement sur tous les chimpanzés au cours d'une vidéo et sont rentrées au fur-et-à-mesure du visionnage dans le logiciel ©Boris, via un système de codage. Le comportement d'un individu est relevé à partir du moment où ce dernier apparaît dans la vidéo (ou dès le début de la vidéo s'il est déjà visible) jusqu'au moment où il disparaît du champ de la caméra, ou le cas échéant jusqu'à la fin de la vidéo. Si le comportement en question est un comportement impliquant un autre individu, l'identité du receveur ou de l'émetteur concerné est également enregistrée. Tous les comportements et descriptions pris en compte dans cette étude sont énumérés et définis dans l'éthogramme en *Annexe 4.A*. La plupart des définitions sont tirées d'articles cités en références, ou modifiées pour être adaptées à l'étude. Certains comportements, non définis clairement chez les chimpanzés dans la littérature, ont cependant été ajoutés et définis spécifiquement pour ce travail.

Pour chaque individu, on relève son allure de traversée, ainsi que les éventuelles boiteries causées par des blessures temporaires. Deux allures sont définies, d'après Cibot *et al.* (2015) : la marche ou la course (incluant les vitesses intermédiaires de type *ambling*, définie par Schmitt *et al.* (2006) comme une allure de marche rapide). S'il s'agit d'un dépendant (chimpanzé enfant), on note s'il est porté ou non par sa mère durant la traversée. En termes de comportements, différentes catégories de conduite sont enregistrées : (i) des comportements de protection et d'entraide, comme des gestes de réconfort, des individus qui adoptent des postures de gardiens ou encore qui attendent des congénères, (ii) des comportements de prudence, comme la surveillance du trafic routier, le repli et l'évitement, ou encore (iii) des comportements d'imprudence, tels que des arrêts ou des charges d'intimidation réalisés en cours de traversée, au milieu de la route.

Une partie des observations faites sur les chimpanzés n'a pas été conservée pour les analyses statistiques. Sur les 218 vidéos visionnées, neuf sont des vues alternatives d'un même événement : ont été conservées les vidéos pour lesquelles les observations étaient les plus complètes, selon la durée de la vidéo, l'angle de vue et la qualité de l'image. De plus, 33 vidéos couvrant 22 traversées distinctes n'enregistrent pas la totalité de l'événement, selon les notes des assistants de terrain. Elles n'ont donc pas été prises en compte dans les analyses. Au final, les différentes analyses

comportementales portent sur un total de 176 vidéos couvrant 129 évènements distincts de traversée de route par les chimpanzés de Bulindi.

ii) Observations des usagers de la route

En plus du comptage et de la classification de chacun des usagers de la route en fonction de leur nature, une évaluation de leur distance par rapport aux chimpanzés est réalisée selon le critère “proche” ou “lointain”. Un véhicule, cycliste ou piéton est défini comme “proche” des chimpanzés s’il est suffisamment proche pour être clairement visible des chimpanzés, soit à moins de 50 mètres environ. La classification de la distance des usagers a été vérifiée indépendamment par trois chercheurs sur un échantillon de dix vidéos afin de réduire le biais de cette estimation faite sur du matériel vidéo. Pour les piétons proches, nous notons s’il s’agit de femmes, d’hommes ou d’enfants, et nous comptons le nombre d’individus présents s’ils sont en groupe (deux personnes ou plus ; Pellegrini *et al.* 2010 ; Qiu & Hu 2010). Les usagers de la route clairement audibles (et donc proches de la caméra) mais non visibles dans le champ de la caméra ont également été pris en compte dans le comptage, même si le type du véhicule ou l’identité du piéton n’étaient pas toujours identifiables.

Plus le conducteur, le cycliste ou le piéton est proche des chimpanzés, plus il est susceptible de réagir à leur présence. Les comportements des usagers de la route qualifiés de “proches” des chimpanzés, que ces derniers soient sur la route ou sur le bord de la route, sont donc analysés. Pour cette analyse, nous ne conservons que les vidéos dans lesquelles nous pouvons observer au moins un usager de la route “proche” d’un ou plusieurs chimpanzé(s). Etant donné que, dans un même groupe, tous les piétons se comportent de la même manière, nous enregistrons un seul comportement pour tout le groupe. Nous relevons également toute interaction avec les assistants de terrain, que ce soit une simple discussion ou l’interpellation d’un usager de la route par un des assistants pour qu’il ralentisse ou passe son chemin. Pour chaque comportement observé, nous notons si les chimpanzés sont en train de traverser la route ou s’ils attendent sur le bord de la route. Enfin, nous relevons la zone de l’observation (A ou B) ainsi que la taille du groupe de chimpanzés qui traverse au moment de l’observation.

Quatre grands types de comportements en réaction aux traversées de route de chimpanzés sont observés tant chez les conducteurs des véhicules que chez les piétons et cyclistes : des comportements de prudence d’une part, des comportements imprudents d’autre part, et enfin, des démonstrations de curiosité et d’intérêt ou, au contraire, d’indifférence. Les réactions comportementales des conducteurs de véhicules d’une part et des piétons et cyclistes d’autre part sont répertoriées en *Annexe 5.A*.

Sur les 209 vidéos qui filment des usagers de la route, seules 147 ont été incluses dans cette étude, puisque nous n'avons gardé que celles enregistrant au moins une situation de proximité entre un usager de la route et un chimpanzé. Ces vidéos couvrent 119 événements de traversées de route répartis sur 108 jours différents.

d) Analyses statistiques

L'ensemble des tests statistiques a été réalisé à l'aide du logiciel R (version 4.0.3), avec le logiciel Rstudio comme interface utilisateur. Un seuil de significativité inférieur à 0,05 a été utilisé pour l'interprétation des analyses.

i) Données sur les chimpanzés

Nous avons utilisé des tests d'analyse de la variance (ANOVA) non paramétriques avec permutation pour comparer les valeurs de trafic au cours de la journée ainsi que la proportion de chaque catégorie d'individus présente au cours d'une traversée de route, puisque ces données n'étaient pas normalement distribuées (selon le test de normalité de Shapiro-Wilk). Pour les tests de permutation, nous avons utilisé le package *lmPerm*. La composition observée moyenne des groupes a été comparée à la composition théorique (i.e. la proportion moyenne de chaque catégorie dans le groupe entier au cours de la période d'étude) dans les deux zones de traversées (A et B) grâce à des tests de Khi-deux. De la même manière, nous avons comparé les proportions de femelles aux différents stades de gonflement anogénital dans les deux zones.

Afin d'analyser les comportements des chimpanzés et de déterminer les facteurs qui les influencent, des analyses factorielles multivariées ont été réalisées. Nous avons privilégié des modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM), étant donné que les données n'étaient pas indépendantes. Les comportements analysés étaient les suivants (voir *Annexe 4.A* pour leurs définitions) :

- Allure de traversée (lente ou rapide),
- Positionnement (occupation d'une place exposée ou protégée),
- Comportements de protection (absence ou présence),
- Comportements de prudence (absence ou présence).

Nous avons utilisé la fonction *glmer()* du package *lme4* pour les GLMM et nous avons choisi une distribution binomiale puisque les comportements analysés étaient considérés comme binaires. Les modèles ont été construits avec l'aide de François Druelle, chargé de recherche au Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS).

Ainsi, nous avons pu modéliser la probabilité d'observer ces différents comportements en fonction de huit facteurs fixes (ou prédicteurs) :

- Des facteurs sociaux : la taille du groupe (i.e. petit, moyen ou grand), la proportion de mâles matures dans le groupe et la proportion d'individus vulnérables dans le groupe (cette dernière n'étant testée que sur la position, les comportements de prudence et les comportements de protection),
- Des facteurs développementaux : la catégorie âge-sexe de l'individu [i.e. mâles matures, femelles matures, ou immatures],
- Et enfin, des facteurs extrinsèques comme la zone de traversée (A ou B), le nombre de véhicules motorisés par minute, le nombre de piétons et de cyclistes par minute, ainsi que l'interaction entre la zone de traversée et le nombre de véhicules par minute afin de voir s'il y avait un effet particulier de l'intensité du trafic d'une section à l'autre.

Le facteur "individu" a été ajouté en tant qu'effet aléatoire, afin de prendre en compte les corrélations possibles entre les observations d'un même individu.

Nous avons recherché pour chaque type de comportement le modèle le plus ajusté aux données, en partant d'un modèle complexe comprenant les huit facteurs fixes, et en sélectionnant le meilleur modèle selon le critère d'information d'Akaike (AIC ; Onyango 2009). Le modèle choisi était ensuite comparé au modèle nul à l'aide d'une ANOVA.

De plus, nous avons construit un modèle linéaire généralisé (GLM) gaussien pour analyser l'influence de ces mêmes facteurs sur les temps d'attente individuels, variable quantitative continue. Nous avons sélectionné le meilleur modèle sur la base de l'AIC et de la distribution normale des résidus.

Enfin, nous avons répété toutes ces procédures pour les femelles seulement afin d'inclure deux prédicteurs supplémentaires et d'évaluer leurs effets respectifs sur les comportements des femelles lors des traversées de route : le fait de porter ou non un dépendant sur au moins une partie du trajet, et le stade de leur cycle oestral (0, 1 ou 2).

ii) Données sur les usagers de la route

Comme décrit dans l'*Annexe 5.A*, chaque réaction comportementale d'un usager de la route a été caractérisée de manière binaire en fonction de son imprudence ou de sa prudence, ainsi que de son intérêt ou de son indifférence envers les chimpanzés. Nous avons cherché à déterminer si les

facteurs suivants avaient un effet sur la prudence des usagers de la route d'une part, et sur l'intérêt qu'ils portaient aux chimpanzés d'autre part, lorsque ces derniers traversaient la route à proximité :

- La zone (A ou B),
- La localisation des chimpanzés (sur la route ou sur le bord de la route),
- La taille du groupe de chimpanzés traversant la route,
- L'absence ou la présence d'interactions avec les assistants de terrain,
- La catégorie de l'utilisateur de la route concerné (conducteur de véhicule ou usager vulnérable, c'est-à-dire piéton ou cycliste),
- Pour les conducteurs de véhicule : le type de véhicule (moto, voiture ou camion),
- Pour les piétons et cyclistes : la classe âge-sexe (homme adulte, femme adulte ou enfant).

Pour ce faire, nous avons réalisé des tests du Khi-deux d'homogénéité pour chacun de ces facteurs, puisque chacun d'entre eux était *a priori* indépendant des autres, et puisque nous disposions d'effectifs de données suffisants ($n > 100$).

Certains choix ont été réalisés pour améliorer les tests statistiques. Premièrement, le nombre d'interactions chimpanzés-camions était trop faible pour l'analyse de l'effet du type de véhicule (13 occurrences sur 261). Les voitures et les camions (bus et véhicules agricoles inclus) ont donc été regroupés en considérant que les conducteurs de ces types de véhicules étaient davantage protégés physiquement et voyageaient probablement sur de plus grandes distances que les motocyclistes (Yannis *et al.* 2007 ; McLennan & Hill 2012 ; Hu *et al.* 2018). Chez les piétons, l'échantillon représentant les enfants non accompagnés était également trop faible pour obtenir un résultat significatif (12 occurrences sur 115). L'analyse des différences de comportement en fonction de l'âge chez les piétons n'a donc pas pu être réalisée. Nous avons choisi de regrouper femmes et enfants étant donné qu'il s'agit des catégories les plus à risque d'agression par des chimpanzés (cf. **II.3-b**). Ensuite, les groupes de piétons composés d'hommes et d'enfants ont été assimilés à des groupes d'hommes, en considérant que les enfants suivaient le comportement des adultes (Gergely *et al.* 2002 ; Rakoczy *et al.* 2010 ; Li *et al.* 2013). Enfin, les groupes de piétons mixtes comprenant des hommes et des femmes n'ont pas été retenus pour l'analyse de l'effet de la classe âge-sexe (9 occurrences sur 115).

5) Une thèse sur articles

Le format de ce mémoire de thèse ne reprend pas le schéma classique de rédaction, puisqu'il est construit autour de deux articles, soumis à publication, directement intégrés au manuscrit. Une partie de ce travail est donc rédigée en anglais. Ce choix a été fait pour plusieurs raisons, la première étant qu'un de mes encadrants, Matthew McLennan, est anglophone. Il a également été motivé par la volonté de rendre les résultats de cette thèse accessibles et visibles à l'international et de publier sur ces données, étant donné que ce travail a été fait dans le cadre du programme de recherche du BCCP, à des fins de conservation de l'espèce Chimpanzé.

Les résultats principaux des articles sont repris dans des résumés en français de chacun des articles pour faciliter la lecture. De plus, dans ce manuscrit, la mise en forme des articles a été reprise et homogénéisée afin d'en rendre la lecture la plus claire possible. Leur format ne correspond donc pas exactement aux instructions des auteurs des revues dans lesquelles ils ont été, ou seront, soumis. La numérotation des figures et des tableaux (ou *tables*) est poursuivie tout au long du manuscrit. Aussi, certaines figures sont utilisées à la fois dans le texte en français et dans les articles : elles ont donc été retirées des articles pour alléger la lecture du manuscrit.

Le premier article, retrouvé en **Partie 2 - I.2**, et intitulé "Running the risk: Road-crossing behaviour in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) in an anthropogenic habitat in Uganda", a été soumis en septembre 2023 dans *Animal Behaviour* (IF 3,04). Le second article, retrouvé en **Partie 2 - II.2**, et intitulé "Close encounters: Behavioural responses of road users facing chimpanzee road crossings in a human-dominated landscape", est un travail préliminaire destiné à être soumis dans *Human Dimensions of Wildlife* (IF 1,76) dans les mois qui suivent la soutenance de cette thèse, après quelques ajustements mineurs.

Pour résumer :

La méthode de notre étude s'est déroulée selon les étapes suivantes :

1. *De novembre 2018 à décembre 2021* : Suivi journalier des chimpanzés et enregistrement vidéo des traversées de route par les assistants de terrain John-Mary Baruzaliire et Tom Sabiiti.
2. *De janvier 2022 à février 2022* : Etude bibliographique avec rédaction des hypothèses d'étude, et élaboration d'éthogrammes pour les chimpanzés et les usagers de la route.
3. *De mars 2022 à août 2022* : Visionnage, tri et analyse comportementale des vidéos.
4. *De septembre 2022 à mars 2023* : Analyse statistique des données.
5. *D'avril 2023 à septembre 2023* : Rédaction de deux articles en vue de les soumettre à publication.

Partie 2 :
Résultats de l'étude

I. COMPORTEMENTS DU CHIMPANZÉ LORS DES TRAVERSÉES DE ROUTE

1) Résumé de l'article [1]

Les études sur le comportement qu'adoptent les chimpanzés face aux routes dans leur habitat sont nécessaires pour mieux comprendre l'impact des routes et de leurs usagers sur cette espèce et mettre en place des mesures de conservation efficaces. Pourtant, le comportement de traversée des routes chez les chimpanzés n'a été analysé que dans deux études, chacune basée sur une trentaine d'observations directes, à Bossou et à Sebitoli. Notre article propose d'utiliser une base de données plus importante d'enregistrements de traversées de route des chimpanzés, dans une communauté différente des études précédentes, afin de fournir des descriptions supplémentaires des interactions entre les usagers de la route et les chimpanzés. Cette étude est utile pour déterminer les facteurs qui influencent ces interactions, et pour en savoir plus sur les ordres de progression et la perception du risque chez les chimpanzés. De plus, baser l'observation de ces courts événements sur du matériel vidéo nous permet de détailler de manière plus complète le comportement des chimpanzés.

La communauté de chimpanzés de Bulindi en Ouganda vit dans un secteur non protégé fortement impacté par les activités humaines. Leur territoire, mosaïque de fragments de forêts, de villages et de cultures, est traversé par une route à double sens de circulation reliant deux grands centres urbains. Les chimpanzés traversent cette route depuis des générations, malgré la hausse du trafic ces dernières années ainsi que l'élargissement et le bitumage de la route en 2018, augmentant le risque de collision avec les véhicules avec des vitesses pouvant aller jusqu'à 120 km/h sur certaines portions.

A partir d'observations faites sur une quantité inédite de données, représentant plus de six heures de vidéos enregistrées sur 38 mois, nous avons analysé les adaptations comportementales des chimpanzés de Bulindi sur 129 traversées de route. Dans cet article, nous avons souhaité étudier les comportements de protection et de coopération, et de vigilance individuelle, chez les chimpanzés, avant, pendant et après une traversée de route, ainsi que leur mode de déplacement et leur ordre de progression. Ces comportements ont été analysés en investiguant l'influence de facteurs sociaux (taille et composition du groupe, fait de porter ou non un dépendant pour les femelles matures), développementaux (âge et sexe de l'individu, stade de gonflement anogénital pour les femelles), et extrinsèques (zone de traversée, intensité du trafic motorisé et non motorisé).

Cette étude nous a permis de mettre en évidence des schémas comportementaux chez les chimpanzés, en fonction de la catégorie d'âge et du sexe de l'individu, de la composition du groupe ainsi que du niveau de risque associé à la route, en répondant aux questions suivantes.

Les modalités de traversée de la route varient-elles en fonction du niveau de risque ?

Les chimpanzés, et en particulier les femelles matures et les individus immatures qui sont potentiellement plus vulnérables aux dangers de la route, traversent préférentiellement dans la zone la moins dangereuse (présence de deux ralentisseurs). Cette zone se trouve aussi être celle où le couvert végétal est le plus dense des deux côtés de la route (forêt en régénération). L'intensité du trafic (i.e. nombre de véhicules, de piétons et de cyclistes par minute) ne semble pas avoir d'influence sur la décision de traverser la route ni sur le temps d'attente des chimpanzés sur le bord de la route. Cependant, les chimpanzés traversent plus rapidement lorsque le trafic est plus dense et présentent moins de comportements de prudence, probablement parce qu'en accélérant ils n'ont pas le temps de contrôler le trafic (*Figure 8.c-d*).

La vigilance individuelle varie-t-elle en fonction de la taille et de la composition du groupe ?

Les chimpanzés traversent de manière plus cohésive que les chimpanzés de Sebitoli (1,5 sous-groupes d'environ 5 individus par traversée à Bulindi contre 2,7 sous-groupes de 2,1 individus à Sebitoli). L'allure de traversée des chimpanzés n'est pas influencée par la taille du groupe, mais les chimpanzés attendent plus longtemps avant de traverser lorsqu'ils sont dans des grands groupes (*Figure 8.a*). Les chimpanzés font davantage preuve de prudence (contrôles du trafic principalement) lorsque la proportion d'individus vulnérables dans le groupe (i.e. immatures, femelles portant un dépendant, individus blessés ou mutilés) est grande.

Les comportements adoptés varient-ils en fonction du sexe et de la classe d'âge ?

Les chimpanzés matures, mâles et femelles, occupent plus fréquemment les positions les plus risquées de la progression (à l'avant et à l'arrière du groupe) que les immatures (*Figure 8.b*). Les mâles matures traversent la route plus fréquemment que les femelles et les immatures. Ils traversent souvent en marchant (allure lente). Ils s'assoient parfois même au milieu de la route ou sur le bord, de manière clairement visible et exposée aux véhicules et aux piétons. Ce genre de comportement n'avait encore jamais été décrit chez les chimpanzés. A l'inverse, les individus immatures sont plus souvent protégés au milieu du groupe et traversent la route en courant (*Figure 8.b-c*). Ils traversent parfois sans leur mère. Enfin, les mâles présentent plus de comportements protecteurs et font preuve de plus de prudence que les autres chimpanzés (*Figure 8.d*). Les femelles sont intermédiaires, et le fait de porter un dépendant n'a pas d'impact sur leur comportement. Cependant, en période

d'oestrus, les femelles ont tendance à se comporter de la même manière que les mâles, notamment en traversant lentement et en s'aventurant davantage en zone B.

En résumé, en traversant la route, les chimpanzés de Bulindi présentent des comportements de vigilance et de coopération similaires à ceux précédemment décrits par Hockings (2011) et Cibot *et al.* (2015). Ces observations témoignent de leur perception du risque posé par la route et ses usagers et de leur capacité d'adaptation. Ils semblent néanmoins s'habituer à la présence de cette route et prennent moins de précautions lors de leurs traversées que les chimpanzés de Bossou ou de Sebitoli (e.g. ils n'attendent pas plus longtemps avant de traverser même lorsque le risque est plus élevé, ne traversent pas particulièrement aux heures où le trafic est faible, laissent parfois les jeunes traverser sans leur mère, et prennent leur temps pour traverser), malgré les risques accrus posés par la rénovation de la route. Leur familiarité avec la route est probablement due à leur longue exposition aux humains et aux véhicules. Cependant, le danger demeure très élevé en raison du trafic intense et de la vitesse des véhicules. Cet article souligne donc la nécessité de mettre en place des contrôles policiers le long de la route, de construire d'autres ralentisseurs et d'améliorer ceux déjà existants afin de réduire la vitesse des véhicules et réduire le risque de collision avec les chimpanzés. Ces mesures bénéficieraient également aux piétons. Ces recommandations s'appliquent à toutes les routes actuelles et futures où les chimpanzés sont susceptibles de traverser. Il faudrait également sensibiliser les usagers de la route au comportement des chimpanzés lors de traversées de route afin qu'ils appréhendent au mieux ces événements.

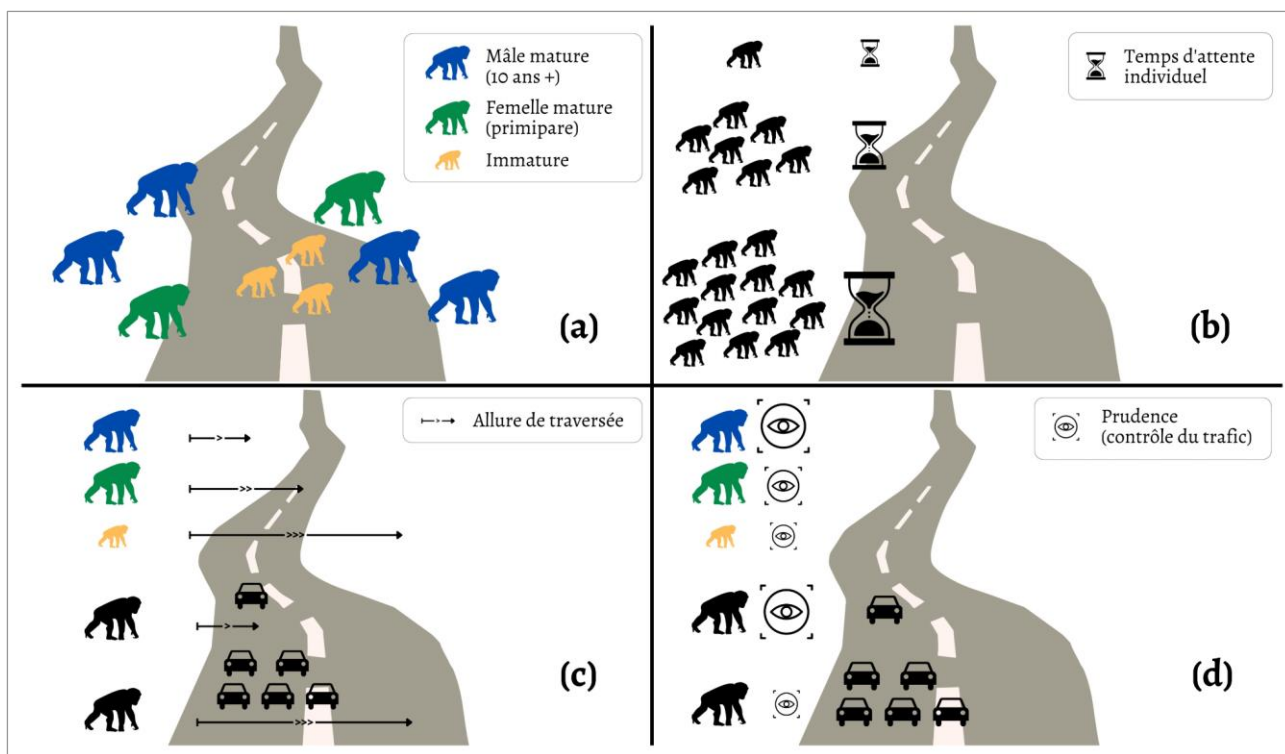


Figure 8 : Représentations schématiques d'une partie des résultats de l'étude des comportements des chimpanzés de Bulindi lors des traversées de route. **(a) Positionnement et fréquence de traversée :** la probabilité qu'un individu immature occupe une position risquée (7 %) est significativement plus faible que pour une femelle mature (21 %) ou un mâle mature (28 % ; NS par rapport aux femelles). Les mâles matures traversent la route significativement plus souvent que les immatures, et encore plus souvent que les femelles matures : en moyenne, les groupes traversant la route sont composés de 35 % des mâles matures de la communauté, de 27 % des immatures et de 25 % des femelles matures. **(b) Temps d'attente individuel :** le temps d'attente augmente significativement avec la taille du sous-groupe. **(c) Allure de traversée :** les chimpanzés immatures traversent la route significativement plus rapidement que les femelles matures et encore plus que les mâles matures. **(d) Prudence :** les mâles matures sont plus prudents que les autres. **(c, d)** De manière générale, les chimpanzés traversent plus rapidement et moins prudemment lorsque le trafic routier (motorisé) augmente.

2) Article [1]**RUNNING THE RISK: ROAD-CROSSING BEHAVIOUR IN WILD CHIMPANZEES (*PAN TROGLODYTES*) IN AN ANTHROPOGENIC HABITAT IN UGANDA**

Marie Tellier^{a, b}, François Druelle^{c, d, e}, Marie Cibot^{b, f}, John-Mary Baruzaliire^b, Tom Sabiiti^b, Matthew R. McLennan^{b, g}

(a) *Oniris - Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes, Agroalimentaire et de l'Alimentation, France*

(b) *Bulindi Chimpanzee and Community Project, Hoima, Uganda*

(c) *Histoire Naturelle de l'Homme Préhistorique (UMR 7194 CNRS/MNHN/UPVD), Paris, France*

(d) *Functional Morphology Laboratory, University of Antwerp, Antwerp, Belgium*

(e) *Primate Station (UAR 846 CNRS), Rousset, France*

(f) *Anicoon Veterinaires, Larmor-Plage/Ploemeur, France*

(g) *Faculty of Humanities and Social Sciences, Oxford Brookes University, Oxford, U.K.*

Abstract

Recent research highlights the behavioural flexibility of wild chimpanzees in response to human-induced changes in their environment, including agricultural and infrastructural development. The expansion of road networks threatens chimpanzee populations across Africa. Studying their road-crossing behaviour, especially in communities living outside protected areas, helps identify factors influencing their choices and flexibility. This study seeks to gain a deeper understanding of how wild chimpanzees navigate busy roads and assess the danger posed by roads. Such insights are needed to develop effective conservation strategies in regions facing escalating human impact, including recommendations for the design and management of traffic on existing and future roads. Based on observations from a unique dataset of 129 videorecorded road crossings spanning 38 months, we analysed the behavioural adjustments of chimpanzees in Bulindi, Uganda, when crossing a recently paved, busy main road in their territory. Using generalised linear mixed models, we investigated chimpanzee risk assessment, protective and cooperative behaviours, vigilance, and progression order during road crossings. We identified variation in their behaviour depending on age-sex of individuals, group composition, and level of risk. We found that Bulindi chimpanzees exhibit behavioural strategies to reduce the risks of collision or close encounters with humans at the road, as

previously described. However, the chimpanzees were less vigilant than expected. We suggest that the chimpanzees in Bulindi have habituated to the road, owing to their long history of crossing the road and familiarity with local people. Since chimpanzees at Bulindi are adapting to roads differently compared to other sites with lower anthropogenic impact, our results provide further evidence of the flexibility of wild chimpanzees. However, road crossings remain highly risky for large mammals such as chimpanzees, necessitating implementing measures to mitigate the impact of road development on this and other endangered species (e.g. speed bumps, police enforcement, public awareness raising).

INTRODUCTION

Human impact on the environment and the stability of ecosystems continues to expand through activities including logging, mining, farming and infrastructure development. Currently, only 2.8% of the global land surface is considered functionally intact with a low human impact (Plumptre *et al.* 2021). In this context, most wild chimpanzee (*Pan troglodytes*) habitats in Africa have been human-transformed in the past decades, leading to a drastic decline in their populations (Plumptre *et al.* 2010; Humle *et al.* 2016; Kühl *et al.* 2017). A marker of human encroachment on wildlife habitats is the expansion of road networks, and a 35-60% increase over the 2010 global road network length is expected by 2050 (Dulac 2013). The ecological and behavioural effects of roads and vehicle traffic have been widely studied in many animal taxa including reptiles, amphibians and birds (Rytwinski & Fahrig 2015), and mammals such as ursids (Guthrie 2012; Find'ò *et al.* 2018), elephants (Wadey *et al.* 2018), felines (Schwab & Zandbergen 2011), cervids (Kaemmerle *et al.* 2017) and non-human primates (e.g. Aldrich-Blake *et al.* 1971; Vanthomme *et al.* 2013; Cibot *et al.* 2015a; Cunneyworth & Duke 2020; Praill *et al.* 2023), among others. Overall, roads adversely affect wildlife survival in terms of habitat loss and fragmentation, population splitting, restricting mobility, as well as direct mortality from vehicle collisions (Jaeger *et al.* 2005; Bennett 2017). Chimpanzees are no exception. For example, only 4.3% of the western chimpanzees' geographical range is not currently impacted by the presence of roads (Andrasi *et al.* 2021), and the same can be imagined for other chimpanzee subspecies, considering the rapid development occurring over much of tropical Africa (Arcus Foundation 2018). Therefore, while road construction supports economic development across the continent (Laporte *et al.* 2007; Fayissa *et al.* 2008; Weng *et al.* 2013), it is also a threat to endangered mammals like chimpanzees because roads divide and fragment their habitat (e.g. Garriga *et al.* 2019; McLennan *et al.* 2021), facilitate poachers' access to their territories (Laurance *et al.* 2006; Vanthomme *et al.* 2013; Perumal *et al.* 2021) and expose them to the risk of collision with motorised traffic

(McLennan & Asiimwe 2016; Krief *et al.* 2020b; McLennan *et al.* 2021). In that respect, it is necessary to understand how wild chimpanzees adapt behaviourally to the presence of road and traffic infrastructures in their home range to better characterise the impact roads have on this great ape species and to assess their long-term ability to persist in environments with roads. Such insights are urgently needed to implement or adapt conservation measures for this endangered species, as applied to traffic control and road design and construction (Laurance *et al.* 2014; Perumal *et al.* 2021).

Recent research has highlighted the behavioural flexibility of chimpanzees, including in response to anthropogenic changes in their environment (Hockings *et al.* 2015; McLennan *et al.* 2017). For example, chimpanzees readily incorporate agricultural crops into their diets (e.g. McLennan 2008; Hockings *et al.* 2009; Hockings & McLennan 2012; Bortolamiol *et al.* 2016) and use exotic and planted species for nest construction (McCarthy *et al.* 2017; McLennan *et al.* 2021). In 'risky' habitats or situations, chimpanzees may modify their grouping patterns by moving in smaller subgroups (Satsias *et al.* 2022), adjust their activity budget by reducing resting time (Hockings *et al.* 2012), nest more cohesively (van Dijk *et al.* 2021), or shift their crop-feeding activities to night time (Krief *et al.* 2014; Lacroux *et al.* 2022) to reduce the risk of encountering humans. Chimpanzees may also modify their vocal behaviour, by vocalising less often in areas with high human presence (Wilson *et al.* 2007; Hicks *et al.* 2013). These adaptations also include behavioural responses to novel risks such as the presence of researchers (McLennan & Hill 2010), domestic animals (Fryns *et al.* 2021), or the presence of roads to cross (Hockings *et al.* 2006).

Paved and unpaved roads run through the ranges of various studied chimpanzee populations, in both protected and unprotected areas: for example, Bossou in Guinea (Hockings *et al.* 2006), Cantanhez National Park in Guinea-Bissau (Hockings & Sousa 2013; Bersacola *et al.* 2021), Lawana in Sierra Leone (Garriga *et al.* 2019), and Kibale National Park (Cibot *et al.* 2015a; Krief *et al.* 2020b) and Bulindi (McLennan & Asiimwe 2016) in Uganda. Chimpanzees may cross roads to access dispersed food resources within their home ranges (Reynolds *et al.* 2003; Hockings *et al.* 2006; Cibot *et al.* 2015a) or when females migrate between groups (McLennan *et al.* 2021). However, road-crossing behaviour in chimpanzees has only been analysed at two study sites, Bossou (Hockings *et al.* 2006; Hockings 2011) and Sebitoli (Cibot *et al.* 2015a), with both studies based on around 30 direct observations of crossings. These studies showed that chimpanzees perceive roads as dangerous and can adapt their behaviour to reduce the risks posed by road users (including vehicle traffic and pedestrians), for example by looking right and left before and during crossing, having adult males occupy the riskiest positions, paying attention to conspecifics, and waiting before crossing. Studies of road crossings in other chimpanzee communities in different habitats, and using larger datasets, are welcome to provide additional descriptions of the interactions between road users and chimpanzees and the factors influencing them, and to increase understanding about risk perception

and progression orders in chimpanzees. Basing the analysis of these short events on video material would allow for a more comprehensive detailing of chimpanzee behaviour in relation to roads (Cibot *et al.* 2015a).

In western Uganda, current infrastructural development including road upgrades threatens the survival of many wild chimpanzee communities, especially those living outside of protected areas (McLennan *et al.* 2021). Here, we focus on the chimpanzees living in Bulindi, Hoima District. The Bulindi chimpanzee community provides an opportunity to better identify and understand the resilience of chimpanzees to anthropogenic landscape change, as it has lived for decades in an unprotected and highly human-impacted area. Their home range is a mosaic of riverine forest fragments, croplands, village homes and trading centres, bisected by a busy two-lanes-wide road linking two major urban centres. The chimpanzees have crossed this road for generations, despite increasing traffic in recent years (McLennan & Asimwe 2016). This road poses a significant danger to the chimpanzees and other wildlife, especially since it was upgraded in 2018 (widened and tarmacked), allowing vehicles to travel faster than before.

Our aim in this study was to analyse the choices and behavioural flexibility of wild chimpanzees when faced with the risk of crossing a busy main road, and to determine the factors that influence their road crossing behaviour as a group or individually, using a unique 3-year database of video material. We tested the following hypotheses:

Hypothesis 1 - Chimpanzee risk assessment: because chimpanzees are able to assess the risk of road crossings (Hockings 2011; Cibot *et al.* 2015a), they adapt the way they cross to the degree of risk involved. Specifically, we predict that they should choose to cross (1.1) during hours of the day with less traffic and (1.2) at safer crossing points, i.e. road sections with good visibility (low gradient and no bend), high vegetal coverage on at least one side of the road (allowing chimpanzees to hide before or disappear from view quickly after crossing), and reduced vehicle speeds (due to the presence of speed humps). Additionally, (1.3) individual waiting time before crossing should increase with the level of risk represented by the road (traffic intensity, visibility; Hockings *et al.* 2006). Chimpanzees should also (1.4) cross faster and (1.5) show more cautious behaviours (such as traffic checking, before and during the crossing) as traffic intensity increases (Cibot *et al.* 2015a).

Hypothesis 2 - Social influences on crossing behaviour: chimpanzee behaviours during road crossings vary with the size and composition of the crossing group (Cibot *et al.* 2015a). Specifically, (2.1) since large groups of chimpanzees tend to be less cohesive than smaller ones (Lehmann & Boesch 2004) and it may take them more time to organise themselves when facing a risky situation such as a road (Hockings 2011), we hypothesise that as group size increases, waiting time before crossing will also increase. In humans, the species most extensively studied in terms of road-crossing

behaviour, individuals also tend to wait longer before crossing when in large groups than when crossing a road alone or in small groups (Zhuang & Wu 2011; Zafri *et al.* 2019). Furthermore, humans cross more rapidly in small groups than when many people cross (Gates *et al.* 2006; Peters *et al.* 2015; Onelcin & Alver 2017). Thus, we hypothesise that chimpanzees should feel more vulnerable in a small group than in a large one, and that (2.2) they will cross more rapidly when in smaller groups to limit their exposure time on the road. We also predict that (2.3) they will show more cautiousness in smaller crossing groups.

Hypothesis 3 - Age-sex influences on crossing behaviour: road crossing behaviour varies according to sex and age class. Specifically, (3.1) as described in chacma baboons (*Papio ursinus*; Rhine & Tilson, 1987) and Bossou and Sebitoli chimpanzees (Hockings *et al.* 2006; Cibot *et al.* 2015a), we assume that mature males are most likely to take up forward and rearward positions (considered the riskier positions in previous studies), especially when the proportion of vulnerable individuals (immatures, mothers with dependents, injured individuals) in the crossing group increases. Similarly, (3.2) mature males should be most likely to display cooperation and attention towards more vulnerable individuals during road crossings, such as waiting for conspecifics (Cibot *et al.* 2015a) or exhibiting reassuring or protective behaviour towards them, to enhance group protection. Finally, several studies describe that in chimpanzees in general, mature males are bolder than females (especially with dependent offspring) and immatures (Hockings 2007; Wilson *et al.* 2007; Bertolani & Boesch 2008; McLennan & Hill 2010; Satsias *et al.* 2022). Thus, we hypothesise that (3.3) when faced with a road crossing, females and immatures will display more vigilant behaviour than mature males, that is to say:

- 3.3a. They cross the road less frequently, as suggested by Cibot *et al.* (2015),
- 3.3b. They wait longer before crossing,
- 3.3c. They travel at a faster gait to limit their exposure time on the road,
- 3.3d. They present more apprehensive and cautious behaviours such as traffic checking before and during road crossing, avoidance, or retreating.

However, (3.4) because females spend more time with males when they are sexually receptive, that is when they display swellings of their anogenital region (Matsumoto-Oda & Oda 1998; Pepper *et al.* 1999), we expect their behaviour to vary during their sexual cycle, and we hypothesise that females with anogenital swellings would behave in a similar way to males, i.e., less vigilantly.

METHODS

Study Site and Subjects

Bulindi (1°28'N, 31°28'E) is located in Hoima District, western Uganda, midway between the Budongo and Bugoma Central Forest Reserves (**Figure 4**). The landscape surrounding these reserves is a mosaic of agriculture land, villages and expanding urban centres, intermixed with fragments of riverine forest and wetlands. Since the 1990s, most unprotected forest regionally has been converted to farmland (McLennan 2008; Mwavu & Witkowski 2008), and the human population has grown rapidly (156 persons per km² in 2014; Uganda Bureau of Statistics [UBOS] 2016). However, small forest remnants are inhabited by a regional population of more than 260 chimpanzees comprising 10 or more communities, of which the Bulindi chimpanzee community is one (McCarthy *et al.* 2015).

The Bulindi chimpanzee community was first studied in 2006-2008 (McLennan & Hill 2010), when it was composed of about 30 unhabituated individuals. Research resumed in 2012, and the chimpanzees were habituated by 2015 (McLennan *et al.* 2019). Since 2012, community size has varied in size from 18 to 22 individuals. The present study covered the period from November 2018 to December 2021. At the start of this period, the community comprised 20 individuals including 3 adult males (≥ 12 years old), 5 adult females (≥ 12 years old or age at first birth), 4 sub-adults or adolescents (≥ 8 years old), 4 juveniles (≥ 4 years old) and 4 infants (newborn to 3 years old) (Sugiyama 2004). There had been a single socially dominant (alpha) male since the resumption of data collection in 2012, SL. He disappeared after December 2019 and was replaced by MO, who was alpha male during the remainder of our study period. Various changes in age-class of individuals occurred during the study. At the end of the study period, community size was 22 individuals including 5 adult males, 6 adult females, 3 sub-adults, 4 juveniles and 4 infants. **Table II** provides information about the composition of the population during the study period. For behavioural analyses, we chose to lump late-subadults (from 10 years old) with adults, hereafter referred to as 'mature individuals', and young sub-adults (8-9 years old) with juveniles, hereafter referred to as 'immature individuals'. Indeed, socially and behaviourally, late subadult males at Bulindi are prominent in social networks (Satsias *et al.* 2022), range independently of their mothers, and may take the lead in travel, in the same way as adult males. This is not the case with young subadults.

Table II: Number of individuals in the Bulindi chimpanzee community by age category and sex, and community size per year (calculated at year-end) during the study period.

YEAR	2018	2019	2020	2021
ADULT MALES (12+)	3	3	2	5
ADULT FEMALES (FIRST BIRTH)	5	5	5	6
SUB-ADULTS (8+)	3	3	4	3
JUVENILES (4-7)	4	4	7	4
INFANTS (0-3)	4	6	3	4
COMMUNITY SIZE	20	22	21	22

Between 2006 and 2014, at least 80% of forest in Bulindi was cleared entirely for farming (McLennan *et al.* 2020), shrinking the chimpanzees' core home range and leading to an increase in their use of farmland for travelling and feeding on crops. As a result, human-chimpanzee interactions became more frequent (McLennan *et al.* 2019). The local Banyoro people's culture forbids killing chimpanzees or other primates for food, but it does not prevent recurrent conflicts about crop damage and human-directed aggression by chimpanzees (McLennan 2008; McLennan & Hill 2012). These conflicts have led to occasional trappings or retaliatory killings of chimpanzees (McLennan *et al.* 2012; Cibot *et al.* 2019). The chimpanzees' survival at Bulindi is also threatened by a main road that crosses their home range (*Figure 6*). Indeed, in Bulindi, remaining forest patches occur on either side of a 10.5 metres-wide major road connecting Hoima city and Masindi town, two main urban centres with over 110,000 inhabitants each (UBOS 2016). This road receives high traffic volumes with motor vehicles (motorbikes, cars, taxis, buses, trucks, agricultural vehicles) along with cyclists and pedestrians. Not only has the volume of traffic increased in recent years (McLennan & Asimwe 2016), but the road was widened and tarmacked in 2018 in response to infrastructure needs including oil sector development occurring throughout the region (Maweje 2018; Ogwang & Vanclay 2019; McLennan *et al.* 2021). The asphalt surface allows vehicles to travel faster than before tarmacking (up to 120 km/h on some sections [pers. observations], December 2021), despite the presence of pedestrians and traffic signs. Living in this highly human occupied area, Bulindi's chimpanzees are confronted with the frequent need to cross this busy road to access food sources on either side (McLennan & Asimwe 2016). One fatality involving an adult female which collided with a taxi vehicle prior to the upgrading of the road has already been reported (McLennan & Asimwe 2016). Two speed humps were being installed by the road authorities at the start of our study on a section of the road where chimpanzees often crossed (*Figure 7*) to slow down vehicles and reduce the risk

of accidents. These humps were under construction from late-2018, including use of temporary humps made from sand; the permanent, single cement humps were completed by 2020.

Data Collection and Analysis

Fieldwork: Data Collection

Road crossing observations took place on a one-kilometre stretch of the Hoima-Masindi road. We divided the road into two sections which we perceived presented the chimpanzees with different levels of danger (*Figure 7*):

- Zone A (in yellow): 200 metres long; boundaries are the speed humps at the west and east sides. There is a road bend just beyond the western hump. We considered this section as a comparatively 'safe' zone because traffic speed is limited by the two speed humps positioned 180 metres apart. The vegetation cover is dense on the northern part of the road (regenerating forest), and medium on the southern part (fallow fields and bushes), providing cover for the chimpanzees prior to and after crossings.
- Zone B (in red): long section of 730 metres; boundaries are the road bend and speed hump on the eastern side (separating zones B and A). On the western side, the boundary was set at the most westerly point where chimpanzees were seen crossing. We considered this section as a 'high-risk' zone because, while vehicles are slowed down by the hump on the east side, they can accelerate quickly and vehicles are able to travel at high speed on the remaining section. Moreover, two road bends affect the visibility of oncoming traffic in this section. On the majority of this section, there is medium (bushes) to low vegetation cover (open croplands and gardens) on both sides making it difficult for chimpanzees to approach the road surreptitiously or stay hidden by the roadside.

The study covers a period of 3 years and 2 months from November 2018 to December 2021. During the observation period, the chimpanzees were followed 5 to 7 days per week by field assistants JB and TS. Both assistants were generally present during morning hours, while only JB worked during afternoon and evening hours. Field assistants recorded party (subgroup) composition and activity every 30 minutes (party scans, as described by Satsias *et al.* 2022), and noted the time of road crossings when these occurred between scans. Road crossings were filmed opportunistically by the field assistants using a digital camera, sometimes with an alternate view filmed by MRM. When a crossing seemed imminent (e.g. as indicated by the direction of chimpanzees' travel towards the road), where possible field assistants would try to get a position ahead of the chimpanzees and film the crossing, usually by waiting at the road near to where the

chimpanzees seemed most likely to cross. Sometimes the field assistants would actively intervene to encourage drivers to slow down or advise pedestrians to wait so that the chimpanzees can cross safely, keeping a minimum distance of 7 metres from chimpanzees. Some videos did not capture the entire crossing, as the assistants sometimes did not have time to reach the road before a crossing began or because individuals crossed at different points on the road. These videos, representing 22 separate road crossings, were not retained in the dataset for behavioural analysis. For these reasons, and due to the fission-fusion social organisation of chimpanzees which meant the field assistants normally followed only a portion of the community, many crossings were undoubtedly missed. Crossings were recorded no earlier than 0700 hours and no later than 1900 hours, corresponding to field assistants' working hours, as well as the times chimpanzees typically leave their nests in the morning and build their nests in the evening. Additionally, the chimpanzees were not normally followed from 1200 to 1400 hours, and sometimes not relocated until 1430 hours or later. Thus, crossings during early afternoons were rarely observed. However, it is worth noting that Bulindi's chimpanzees are unlikely to cross the road in the early afternoon as they usually rest in undergrowth from late morning to about 1600 hours (unpublished data). Overall, our dataset represents a sample of crossings that occurred during the study period; while these were recorded opportunistically, we believe they are sufficiently representative of the chimpanzees' road crossing behaviour.

Video Analysis and Behavioural Observations

Behavioural data collection from the videos was carried out using the Behavioral Observation Research Interactive Software (BORIS ©, v. 7.11.1). All behaviours and descriptions considered in this study are listed in the ethogram in *Annexe 4.B*.

A "road-crossing event" was defined as the observation of at least one chimpanzee crossing the road (Cibot *et al.* 2015a). "Total crossing-group size" was the total number of individuals excluding infants that crossed during a road-crossing event. It was considered a "single crossing-event" when two (or more) subgroups of chimpanzees crossed the road in the same direction, on the same stretch of road, within 30 minutes (modified from Cibot *et al.* 2015a). A chimpanzee was considered to be in the same subgroup as the preceding individual if they crossed the road within one minute of each other at the same location. Hereafter, we will refer to the crossing group as a "(sub)group", depending on whether the chimpanzees crossed as a single group or in 2 or more distinct sub-groups. The total duration of a crossing event - the "crossing duration" - extends from the moment the first chimpanzee (or leader) steps on to the asphalt to the moment the last individual crossing leaves the asphalt. The "individual waiting time" was the time between the start of the

crossing of the first chimpanzee in the (sub)group, and the start of the concerned individual's crossing (modified from Cibot *et al.* 2015a).

For each crossing-event we noted the date and time, location (i.e. zone A or B), direction and extent of cover on both sides of the road (i.e. low vegetation cover is open croplands or gardens; medium cover is fallow fields or bushes; dense cover is regenerating forest), any interventions by the field assistants (i.e. vocalising or gesturing to road users, or adopting a guarding posture on the road), the total crossing-group size (excluding infants, i.e. all individuals visible in the video that are at least four years old at the end of the video year, the age that coincides with the first independent road crossings of young chimpanzees observed at Bulindi) and the size of subgroups when they did not cross all together, the composition of the total crossing-group and subgroups, and the order in which the group members crossed. Crossing (sub)groups were classified as small (1 to 6 individuals, excluding infants), medium (7 to 12 individuals) or large (13 to 18 individuals; limits arbitrarily established by dividing the maximum group size by 3). We also counted the number of motor vehicles (motorbikes, cars, taxis, buses, trucks) and non-motor road users (i.e. cyclists and pedestrians) visible during the video, to gain a measure of the intensity of motor and non-motor traffic per minute during the video. Road users that were clearly audible (i.e. close to the camera and/or interacting with field assistants) but not visible in the camera field were also taken into account, even though the type of vehicle or the number of pedestrians could not always be identified (the default value was 1). These values were minimum estimates because we could not assess all the traffic out of the camera range. Time of crossing and composition of the groups were corroborated by the field assistants' written notes. For each crossing individual, we assigned specific characteristics such as age-sex class (either mature females, mature males, or immature individuals under 10 years old) and females' reproductive status. The anogenital (oestrus) swelling status of each mature female was recorded daily for the duration of the study: '0' = no swelling, '1' = partially swollen and '2' = maximally swollen (Satsias *et al.* 2022).

The behaviour of an individual was analysed from the moment they appeared in the video (or from the beginning of the video if they were already visible) until the moment they disappeared from the camera field, or if applicable until the end of the video. For directed behaviours involving another individual, the identity of the receiver or emitter was also recorded. Individual waiting times could not be calculated for all videos and subjects because the roadside was not always visible in the camera field for a portion or, in some instances, the entire duration of the recording. However, the dataset of usable videos was sufficient to conduct a meaningful analysis of waiting times (N=66 videos representing 416 individual waiting times).

For each individual, crossing gait was recorded, as well as any lameness caused by temporary injuries. Two gaits were defined according to Cibot *et al.* (2015): fast gait (running, including

intermediate speeds such as "ambling", defined by Schmitt *et al.* [2006] as a fast walking gait) or slow gait (walking). For dependents (i.e. infants and juveniles), we noted whether or not they were carried by the mother for at least part of the crossing. We defined vulnerable individuals as immatures (slower, less experienced, less visible to drivers), females with dependents (slower, vigilance can be affected by the dependent) and injured individuals (individuals with temporary injuries that cause them to limp during locomotion and make them slower). Different categories of behaviour were identified (*Annexe 4.B*): protective and cooperative behaviours, such as reassurance gestures, individuals adopting guarding postures or waiting for conspecifics (excluding dependents waiting for their mother); apprehensive and cautious behaviours, such as traffic checking, retreats or avoidance; and reckless behaviours, such as stopping in the middle of the road or charging displays performed during the crossing.

Statistical Analysis

We first compared the traffic intensity values (i.e. number of motor vehicles per minute and number of non-motor road users per minute) in each video according to the time of day it was recorded (6 time slots of 2 hours between 0700 and 1900 hours) to see if traffic intensity varied significantly over the course of the day. We also compared the rate of taking part in road crossing for each category of individual (i.e. immatures, mature females, mature males), to test whether any category crossed more frequently than others. Because these data were not normally distributed (using Shapiro-Wilk normality test), we used ANOVA with permutation tests (non-parametric ANOVA). If the ANOVA was significant, we then applied post hoc permutation tests for independent samples and corrected the p-values with the Bonferroni correction (to avoid type I error, i.e., false-positives).

Second, as we classified the two crossing zones depending on level of danger, we compared the observed age-sex composition of crossing groups in each zone with the expected theoretical proportion (i.e. mean proportion over the study period of each category in the total group) using Chi-square tests. In the same way, we compared crossing rates of females in the different anogenital swelling stages between the two zones.

Third, we applied generalised linear mixed model (GLMM) to the data to investigate the influence of various parameters (social [crossing-(sub)group size - equal to the total crossing-group size when all chimpanzees crossed together, proportion of mature males, proportion of vulnerable individuals], developmental [age-sex class], and extrinsic factors [crossing zone, number of motor vehicles per minute, and number of pedestrians and cyclists per minute]) on road crossing behaviours, considered as binary outcomes, in the chimpanzees (crossing gait, i.e. travelling fast or

not; showing protective behaviours or not; showing apprehensive/cautious behaviours or not; being in a risky position or in a protected position). We did not analyse 'reckless' behaviours because our sample was too small (26 registered occurrences). Various models were fitted with the binary responses as the dependent variables and we started the procedure of finding the best fitting model from complex models including the following fixed effects: the crossing (sub)group size category (i.e. small crossing [sub]group from 1 to 6 individuals, medium [sub]group from 7 to 12 and large [sub]group from 13 to 18, infants excluded), the individual age-sex category (i.e. mature males, mature females, or immatures), the proportion of mature males in the (sub)group, the crossing zone, the number of motor vehicles per minute and the number of pedestrians and cyclists per minute during the recording, and the proportion of vulnerable individuals in the (sub)group (the latter was only tested on crossing position, cautious behaviours, and protective behaviours). We also included the interaction between the crossing zone and the number of vehicles per minute to see if there was a particular effect of traffic intensity from one zone to another. Individual chimpanzees were added as random effects to take into account possible correlations amongst observations of the same individual. We chose the Binomial family for the dependent variables with a Logit link function. In this way, we could model the likelihood of observing the different aforementioned behaviours depending on the context. Model selection was based on the Akaike Information Criteria (AIC; Onyango 2009) and the best model was compared with the null model using an ANOVA. In addition, we fitted a generalised linear model (gaussian family) for individual waiting time (continuous variable). Here, we used a generalised linear model because we observed that all the random effect variance was in the residual term when testing the generalised linear mixed model. We log-transformed the data to achieve a normal distribution of the residuals. We selected the best model based on the AIC and the normal distribution of the residuals.

We repeated this procedure for females separately to include two additional predictors, the effect of carrying a dependent, and the effect of anogenital (oestrus) swelling status (i.e. '0' = no swelling, '1' = partially swollen and '2' = maximally swollen), to test whether they had an influence on female's crossing behaviour.

We used the *glmer* function in the *lme4* package for the GLMM and the *aovp* function in the *lmPerm* package for the permutation tests. All the statistical procedures were performed using R (v.4.0.3, the R Foundation for Statistical Computing) and the significance threshold was set at $P < 0.05$.

Ethical Note

The observations of wild chimpanzees were noninvasive; observers strived to maintain a minimum distance from the chimpanzees of 7 metres and avoided interacting with them. All national and international guidelines were followed. This research adhered strictly to ethics guidelines detailed by the Association for the Study of Animal Behaviour (UK) and the American Society of Primatologists Principles for the Ethical Treatment of Nonhuman Primates. The study was approved by the Uganda Wildlife Authority and the Uganda National Council for Science and Technology.

RESULTS

The dataset comprised a total of 176 analysable videos of chimpanzees crossing the road, recorded on 111 different days and representing 129 distinct road crossing events. Among these events, we recorded 190 different crossing (sub)groups. The sample represents 6.25 hours of video material and the duration of the videos ranges from 14 seconds to 16 minutes with an average duration of 2.1 ± 2.4 (mean \pm SD) minutes.

A summary of the results of the GLMM analyses showing the best models fitted for each road crossing behaviour and for individual waiting time is available in **Annexe 6**. For each variable, the delta AIC value between the best model fitted and the full model (including all predictors) was > 2 . The significance of the difference between the best model and the null model (including only the random effect) is also indicated in **Annexe 6**.

Chimpanzee Risk Assessment

Over the study period of 38 months, we made video recordings of chimpanzees crossing the road an average of 4.2 ± 3.0 (range 0-12 crossing events) times per month. Road crossings were recorded mainly in the morning between 0700 and 0900 hours (33.3% = 43/129) and in the evening between 1700 and 1900 hours (31.8% = 41/129). No recordings were made between 1300 and 1500 hours, which was largely in accordance with the field assistants' working hours (chimpanzees were not normally followed between 1200-1400 hours; they were often relocated around 1430 hours). Mean traffic intensity per minute was 0.8 ± 1.4 (range 0-13.2) pedestrians, 0.2 ± 0.6 (range 0-5.1) cyclists, and 2.4 ± 1.8 (range 0-12.7) motor vehicles, with motorbikes being the most frequent vehicles representing 63.2% (592/936) of motor road users. Traffic intensity during recorded road crossings did not differ significantly depending on the time of day (non-parametric ANOVA: number of motor vehicles per minute: $F_4 = 0.378$, $P = 0.824$; number of pedestrians and cyclists per minute: $F_4 = 0.820$,

$P = 0.514$; **Figure 9**). Thus, chimpanzees did not preferentially cross the road when traffic intensity was lower.

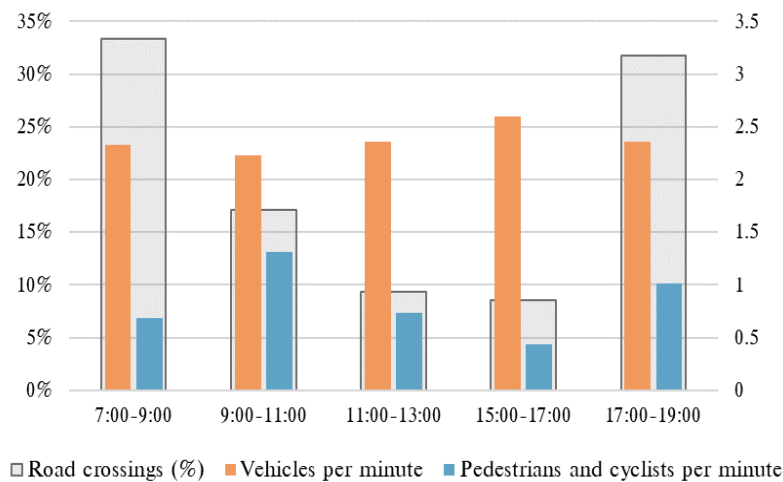


Figure 9: Barplots showing the percentage of road crossing events (left-hand scale), the average number of vehicles per minute and the average number of pedestrians and cyclists (right-hand scale) at different times of day. No crossing events were observed between 1300 and 1500 hours, thus information on traffic intensity was not available.

We observed that the chimpanzees crossed preferentially in zone A (the safer zone) compared to zone B. Of the 129 crossing events in the dataset, 49 took place in zone B (38.0%), which is 3.7 times longer in length than zone A (see **Figure 7**), and 80 crossing events took place in zone A (62.0%) (χ^2 test for given probabilities: $\chi^2 = 7.450$, $P = 0.006$).

The chimpanzees waited an average of 39.4 ± 61.5 seconds before crossing after the (sub)group leader. In the best model for individual waiting times, neither the number of vehicles per minute nor the number of pedestrians and cyclists per minute were included. Therefore, traffic intensity had no effect on chimpanzee waiting times.

In the best model for crossing gaits, the likelihood of a chimpanzee crossing the road at a fast gait (running or ambling) increased significantly with motor and non-motor traffic intensity (number of vehicles per minute: z value = 7.323, $P < 0.0001$; number of pedestrians and cyclists per minute: z value = 2.490, $P = 0.013$; **Figure 10.b-c**).

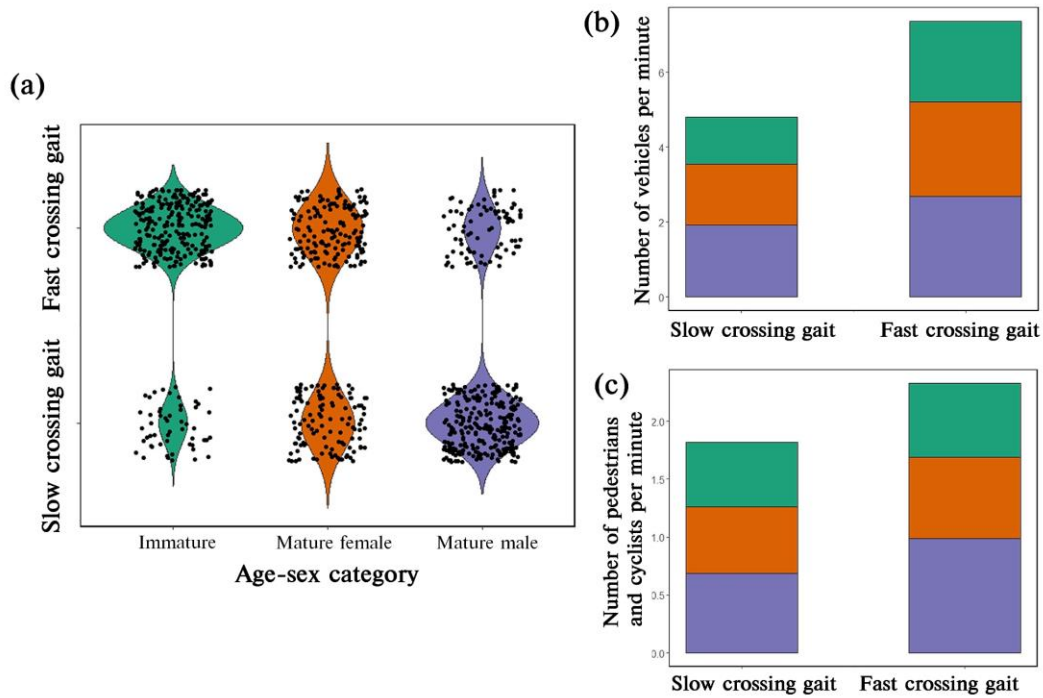


Figure 10: Developmental and extrinsic predictors influencing chimpanzee road crossing gait. (a) Beanplot showing distribution of crossing gait between age-sex categories; immatures in green, mature females in orange, mature males in purple (this colour code remains the same throughout the manuscript). (b, c) Stacked bar plots comparing crossing gaits of the different age-sex categories according to traffic intensity: (b) the number of motor vehicles per minute, (c) the number of pedestrians and cyclists per minute.

Cautious behaviours predominantly involved traffic checking (1103/1143 occurrences; 96.5%), with the remainder comprising avoidance and retreat behaviours (40/1143 occurrences; 3.5%). A greater number of motor vehicles per minute significantly reduced the occurrence of cautious behaviours (z value = -2.454, $P = 0.014$; **Figure 11.c**). However, non-motor traffic intensity had no effect.

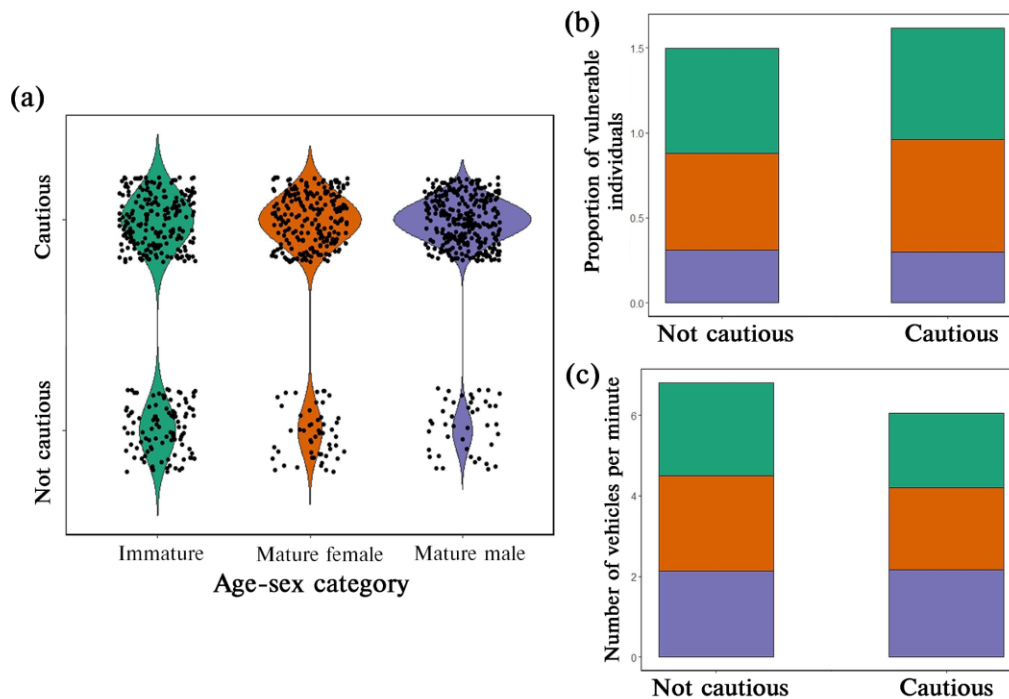


Figure 11: Developmental, social and extrinsic predictors significantly influencing chimpanzee cautiousness during road crossings. (a) Beanplot showing the expression or absence of cautious behaviour by age-sex category. (b, c) Stacked bar plots comparing the proportions of crossings made by individuals of different age-sex categories during which the chimpanzee showed caution, as a function of (b) the proportion of vulnerable individuals in the crossing (sub)group, i.e. immatures, mothers with dependents and, to a lesser extent, injured individuals, and (c) the number of motor vehicles per minute.

Social Influences on Crossing Behaviour

Mean crossing group size was 8.6 ± 4.7 (range 1-18) individuals, excluding infants. On average, chimpanzees crossed in 1.5 ± 0.8 (range 1-5) subgroups, composed of 5.1 ± 3.8 (range 1-18) individuals. A total of 32.6% (42/129) of road crossings comprised crossings made by 2 or more subgroups, while in the remaining crossings (87/129), the chimpanzees all crossed within one minute of each other. Often the chimpanzees crossed in a loose manner with no linear progression discernible. We were therefore not always able to assign a precise progression rank to all the chimpanzees, except for the first and last individuals to step on or off the road. Note that of the 190 crossing (sub)groups, 34 include immatures crossing without their mother in the (sub)group.

In the best model for individual waiting times, the waiting time increased significantly with (sub)group size (small group: t value = -4.408, $P < 0.0001$; medium group: t value = -3.664, $P = 0.0003$; *Figure 12*).

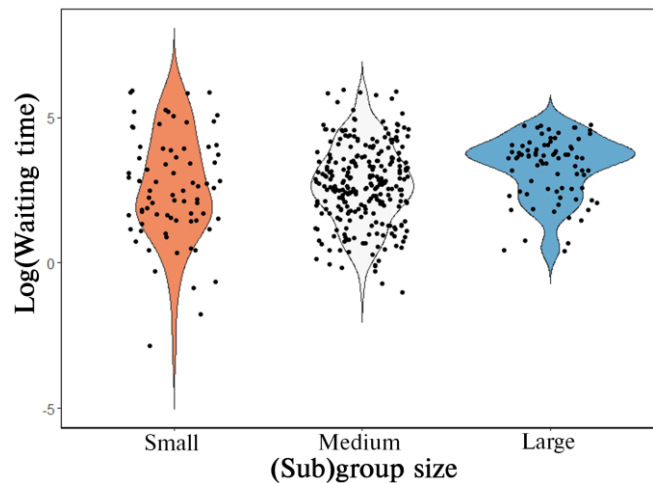


Figure 12: Beanplots showing the distribution of log-transformed individual waiting times (in seconds) according to crossing (sub)group size. A 'small' crossing group contains between 1 and 6 individuals, a 'medium' group between 7 and 12, and a 'large' one between 13 and 18.

According to the best model for crossing gaits, the (sub)group size (not included in the best model) and the proportion of mature males (z -value = -1.158, $P = 0.247$) had no effect on the chimpanzees' crossing gait.

(Sub)group size was not included either in the best model for cautious behaviours. However, the proportion of vulnerable individuals (i.e. immatures, mothers with dependents and, to a lesser extent, injured individuals) in the (sub)group had an influence on cautious behaviours (z value = 2.152, $P = 0.031$; **Figure 11.b**). For example, a mature female crossing while in a (sub)group comprising 20.0% of vulnerable individuals had an 81.3% likelihood of showing cautious behaviours, which increased to 86.7% in a (sub)group comprising 80.0% vulnerable individuals.

Age-Sex Influences on Crossing Behaviour

In the best model for positions, the likelihood of being in a risky position decreased significantly in immatures (z value = -3.751, $P = 0.0002$) as the likelihood to find them in a risky position was 7.4% compared to mature females and mature males, which were 21.9% and 27.6%, respectively (**Figure 13**). However, mature males did not significantly occupy risky positions more often than mature females (z value = 0.899, $P = 0.369$).

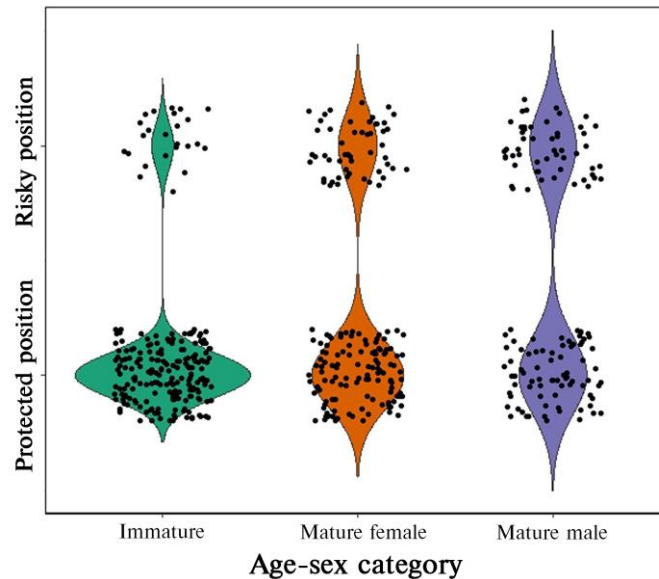


Figure 13: Beanplot showing distribution of position during a road crossing (protected position or risky position, i.e. first or last individual to cross) between different age-sex categories.

Testing different models for the likelihood of observing protective behaviour (**Figure 14**) showed that the best model included only the proportion of mature males in the crossing (sub)group. It was significantly different from the null model ($\chi^2_2 = 7.176$, $P = 0.028$); however, the predictor was not significant. There was important interindividual variation in protective behaviour (e.g. among males, two individuals including MO, who was the alpha male for most of our study period, accounted for 67.9% [36/53] of occurrences). Therefore, we tested the effect of the age-sex category only using GLM and we observed that mature males presented significantly more protective behaviours in general (z value = 3.012, $P = 0.003$) and immatures showed significantly less protective behaviours (z value = -3.568, $P = 0.0004$).



Figure 14: Video screenshots showing mature male chimpanzees exhibiting protective behaviours during road crossings. **(a)** JK (rightmost individual) showing guarding behaviour, i.e. standing in a quadrupedal and alert posture on the road for more than 3s without moving (Hockings 2011), while others cross. Field assistant TS is standing nearby while the chimpanzees cross. **(b)** MR making a reassurance gesture, i.e. gesture produced in reaction to recipient's distress or solicited from another (here, embracing), to GD who was limping from a temporary injury. **(c)** MR (leftmost individual) and MO (third individual from the left) waiting for immature MK (rightmost individual). **(d)** SL gesturing to MR (at the roadside on the left) to cross while JK sits on the road, watched by waiting motorcyclists.

Overall, $34.9 \pm 28.9\%$ of the mature males, $24.8 \pm 26.4\%$ of mature females and $27.4 \pm 29.5\%$ of immatures of the community crossed the road per event recorded. Mature males were recorded crossing significantly more often than females (non-parametric ANOVA: $F_1 = 12.72$, $P = 0.001$) and immature chimpanzees (non-parametric ANOVA: $F_1 = 6.317$, $P = 0.025$).

In addition, over the entire study period, the average proportion of individuals in the different age-sex classes was as follows (excluding infants): 29.9% were mature males, 33.3% were mature females and 36.8% were immatures. The observed distribution of these categories when crossing in zone B was 59.5% for males, 17.2% for females and 23.3% for immatures. This distribution differed significantly from the average distribution of the age-sex categories in the community (χ^2 test for given probabilities: $\chi^2_2 = 94.37$, $P < 0.0001$), while the observed distribution of these age-sex categories when crossings in zone A did not differ from the group average (29.5% for males, 33.2% for females and 37.3% for immatures; χ^2 test for given probabilities: $\chi^2_2 = 0.067$, $P = 0.967$). Thus, mature males were more likely to cross in the riskier zone B than females and immatures.

In the best model for individual waiting times, age-sex category was not included. Therefore, age-sex of individuals had no effect on waiting behaviour.

However, in the best model for crossing gaits, the likelihood of a chimpanzee crossing the road at a fast gait decreased significantly depending on the individual's age-sex category, i.e. immatures crossed faster than mature females and even faster than mature males (immatures: z value = 2.743, $P = 0.006$; mature males: z value = -2.948, $P = 0.003$; **Figure 10.a**). The likelihood that a mature female would cross at a fast gait was 34.7% while the likelihood of a mature male crossing fast was only 8.8% (significantly different from females: z value = -2.948, $P = 0.003$), and 70.4% for an immature.

In the best model for cautious behaviours, the likelihood of a mature female showing cautious behaviours was 77.6%, the likelihood a mature male would show cautious behaviour was significantly higher (88.4%, z value = 2.675, $P = 0.007$), and it was significantly lower in immatures (61.6%, z value = -3.274, $P = 0.001$; **Figure 11.a**).

Considering the influence of females' anogenital (oestrus) swelling status on their crossing behaviour, we observed that females crossed more frequently in zone B when they had anogenital swellings. Among all recorded road crossings, the proportion of females experiencing the different anogenital swelling status was as follows: 59.2% had no swelling (anestrous; scored '0'), 18.7% were partially swollen (scored '1') and 22.1% were maximally swollen (i.e. in oestrus; scored '2'). The observed distribution of these categories when crossing in zone B was 38.5% for stage '0', 28.2% for stage '1' and 33.3% for stage '2'. This distribution differed significantly from the average distribution (χ^2 test for given probabilities: $\chi^2_2 = 6.805$, $P = 0.033$), whereas the observed distribution of females' different swelling status when crossing in zone A did not differ from the group average (62.7% for stage '0', 17.1% for stage '1' and 20.2% for stage '2'; χ^2 test for given probabilities: $\chi^2_2 = 1.310$, $P = 0.519$). Furthermore, on average, 23.2% of female crossings occurred without any mature male in the (sub)group, while at least one male was present in 76.7% of female crossings. The observed distribution for females in oestrus (stage '2') was 5.1% of crossings without any male and 94.9% of crossings with male(s) (χ^2 test for given probabilities: $\chi^2_1 = 10.693$, $P = 0.001$), indicating that females in oestrus generally crossed the road in the company of at least one mature male.

Testing the likelihood of a female being in a risky position or not with the full model did not show a better model than the null model ($\chi^2_5 = 1.457$, $P = 0.918$), as well as when testing the likelihood of presenting protective behaviours ($\chi^2_{10} = 10.822$, $P = 0.372$). Hence, for mature females, anogenital swelling status and dependent carrying had no effect on these behaviours.

In the best model for individual waiting times, waiting time in females increased significantly when the proportion of mature males increased (t value = 3.713, $P = 0.0003$) and decreased

significantly when crossing in zone B (t value = -4.059 , $P < 0.0001$; **Figure 15**). However, anogenital swelling status and dependent carrying had no effect.

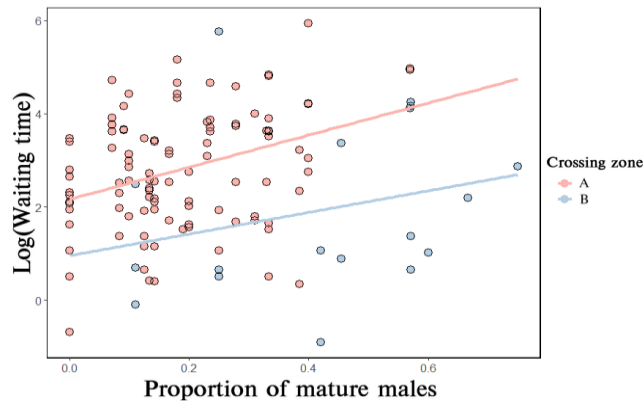


Figure 15: Scatter plot showing the effect of the proportion of mature males in the (sub)group on log-transformed individual waiting times for females, according to the crossing zone. Zone A is shown in pink, zone B in blue. Trend lines are drawn for each zone.

In the best model for crossing gaits, the likelihood of a female crossing the road fast decreased significantly among maximally swollen females (scored '2'; z value = -2.112 , $P = 0.035$) and increased significantly with the number of vehicles per minute (z value = 4.093 , $P < 0.0001$; **Figure 16**). Crossing gaits of partially swollen females (scored '1') were not significantly different from females with no swelling (z value = -1.159 , $P = 0.247$). Dependent carrying was not included in the best model; thus, it had no effect on females' crossing gait.

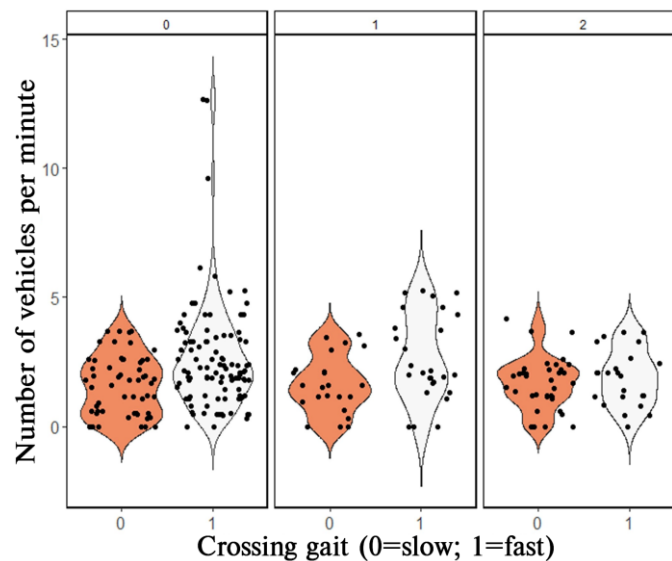


Figure 16: Beanplots showing the effect of anogenital (oestrus) swelling status of females ('0' = no swelling, left plot; '1' = partially swollen, central plot; and '2' = maximally swollen, right plot) on their crossing gait, as a function of motor traffic intensity.

Considering cautious behaviours, the likelihood of a mature female showing cautious behaviours in the comparatively safe zone A was 83.6% and it decreased significantly to 66.3% in the more dangerous zone B (z value = -2.527, P = 0.012), but neither anogenital swelling status nor the act of carrying a dependent had an effect.

DISCUSSION

In this study, which uses a larger dataset of behavioural observations compared to previous studies of road crossing in chimpanzees, we were able to highlight patterns of behaviour that vary according to age and sex, group composition and level of risk.

Do Crossing Modalities Vary According to Degree of Risk?

Contrary to prediction (1.1), the intensity of traffic did not seem to influence when chimpanzees crossed the road. In fact, traffic intensity remained relatively constant throughout the day and the chimpanzees crossed the road at times that correspond to their hours of activity. Thus, the chimpanzees crossed the road most often early in the morning and late in the afternoon because that is when they do most foraging (e.g. Goodall 1986; Carlson et al. 2013). That no crossings were observed between 1300 and 1500 hours, although the chimpanzees were often relocated by 1430 hours, is consistent with the fact that chimpanzees at Bulindi are rarely active in the early afternoon (unpublished data).

Secondly, in agreement with prediction (1.2), chimpanzees, and especially females and immatures, crossed most often in the safer crossing zone A, which had improved visibility, lower vehicle speeds due to humps, and higher vegetation coverage on both sides compared to zone B. Hence, our results support the idea that chimpanzees choose where to cross in order to limit the risk of collisions or unexpected encounters with pedestrians. Nevertheless, this difference could also be explained by the distribution of habitat cover in the chimpanzees' home range. Forest patches used frequently by the chimpanzees occur on the northern side of the road in both zones A and B. Chimpanzees accessing zone A do so directly from riverine forest that extends southwards from the road. This means they can approach zone A with relatively little exposure to human presence (*Figures 6, 7*). In contrast, to reach forest patches above zone B, chimpanzees must either traverse an expanse of farmland and homes (covering a minimum distance of 500 metres from the riverine forest to the southeast) and cross the road where there is little cover, or cross the road at zone A, where they are less conspicuous and can take advantage of vegetation cover on the northern side of the road as they travel to zone B. While a study of their daily travel and foraging routes would shed

further light on this issue, the chimpanzees appeared to adopt the latter strategy most often, especially females. Besides, Satsias *et al.* (2022) showed that Bulindi's female chimpanzees generally venture less often into high-risk 'anthropogenic' habitat (open farmland and village areas such as surrounds zone B) than males, compared with low-risk 'natural' habitat (such as regenerating forest surrounding zone A). Thus, the sex difference in the relative frequency that males and females crossed the road in the safer versus more dangerous zone may relate more to females' perception of risk outside of the forest, rather than to their risk perception of the road per se.

Contrary to prediction (1.3), we found no overall difference in waiting time between the two zones. However, females waited less time before crossing in zone B. This behaviour may be attributed to the limited cover available in zone B, leading to females' reluctance to be exposed near the road. We also found no variation in waiting time as a function of motor and non-motor traffic intensity. At times chimpanzees seemed to wait because of the presence of nearby pedestrians or approaching vehicles, while at other times they crossed in very close proximity to people and vehicles (*Figure 17*). Perhaps the chimpanzees in Bulindi are not as prudent in their road crossing behaviour as those previously observed in Bossou and Sebitoli. At Bulindi, the chimpanzees have a long experience of crossing this road (McLennan & Asiimwe 2016) and may have habituated to the risk it represents despite changes in the danger presented following the recent upgrades (tarmacking and widening; faster vehicles). Note that traffic intensity in our study may be biased because (1) it was assessed over short durations (video recordings with mean duration of 2.1 min; range 14 sec-16 min), (2) we might have missed pedestrians or vehicles that were behind the camera and not audible, and (3) recordings frequently started immediately before a crossing began, whereas chimpanzees sometimes wait a long time for traffic to decrease before approaching the roadside. Besides, in zone A where there was higher vegetation cover (regenerating forest), chimpanzees were often out of view in dense vegetation for long periods near the road. In such instances, they may have been assessing the intensity of traffic before deciding to cross, but we could not record it.



Figure 17: Video screenshots showing instances of close proximity between chimpanzees and road users during road crossings. (a) Mature males (JK, AR, MO) and MN's family crossing the road near to onlookers. (b) JK crossing the road, narrowly avoiding a car, with nearby onlookers (electricity workers) and motorbikes. (c) From left to right: JK, RO (immature male), and MO crossing very close to a pedestrian, with an oncoming truck and motorbikes. (d) Mature males (MO, AR, GD) crossing at a speed hump (boundary between zones A and B) in front of a car that has stopped in the road; the driver is approaching the chimpanzees to film them.

However, in accordance with prediction (1.4), all chimpanzees crossed the road faster when traffic intensity (especially motor vehicle traffic) increased, presumably to reduce risk of collision. At the same time, contrary to prediction (1.5), chimpanzees showed less cautiousness when there were more motor vehicles on the road, probably because by speeding up their pace they did not have time to check traffic. This result implies that higher intensity of traffic may cause chimpanzees to behave more recklessly (e.g. dashing across the road without looking around). Note again that, due to our camera methodological approach, we may have missed occurrences of traffic checking when chimpanzees were waiting to cross at the roadside and out of camera range. In humans, impatience highly influences their cautiousness. The busier the traffic and the faster the vehicles are moving, the longer humans tend to wait, but they are also more inclined to make highly risky crossings (Hamed 2001; Simpson *et al.* 2003; but see also Lobjois *et al.* 2013, for opposite patterns).

Does Individual Vigilance Vary According to Group Size and Composition?

As described in olive baboons (*Papio anubis*) in Ethiopia (Aldrich-Blake *et al.* 1971) and in Sebitoli chimpanzees (Cibot *et al.* 2015a), individuals sometimes split into small subgroups within a crossing group, probably to enhance group protection while crossing a road with high traffic and speeds. However, the Bulindi chimpanzees were more cohesive during crossings than the considerably larger Sebitoli community (i.e. there were fewer and larger subgroups on average in Bulindi: 1.5 subgroups per crossing composed of 5.1 individuals versus 2.7 subgroups per crossing comprising 2.1 individuals in Sebitoli). This difference could be linked to the fact that the small community at Bulindi is socially cohesive generally (Satsias *et al.* 2022), like small chimpanzee communities elsewhere (Lehmann & Boesch 2004).

In agreement with prediction (2.1), chimpanzees waited longer to cross in large groups than in small ones, probably because they waited for others to cross before doing so themselves.

However, against our expectations (2.2) and (2.3), and contrary to the Sebitoli chimpanzees (Cibot *et al.* 2015a), group size did not have an effect on crossing gait at Bulindi. Further, the chimpanzees did not exhibit more caution in small groups compared to large groups, suggesting that they did not feel more vulnerable on the road in small numbers. Considering the chimpanzees at Bulindi are habituated to researchers (McLennan *et al.* 2019), we hypothesise that the nearby presence of familiar field assistants meant the chimpanzees felt safer during the observed crossings, and therefore showed less caution than they might otherwise do when the field assistants are absent. Once again, this lack of fear could also be explained by their long experience of crossing this road, even if it was not previously covered with asphalt.

Does Road-Crossing Behaviour Vary According to Sex and Age Class?

We found mixed support for prediction (3.1): while immatures generally occupied safer places in the middle of crossing progressions, mature males were not more likely to take up forward and rearward positions than females. However, consistent with prediction (3.2), males in general performed protective behaviours more frequently than others (although important inter-individual differences were observed), such as waiting for conspecifics behind them, and adopting reassurance gestures or guarding postures while other individuals crossed (*Figure 14*). Like previous studies at Bossou and Sebitoli (Hockings *et al.* 2006; Cibot *et al.* 2015a), these results show that chimpanzees are capable of acting cooperatively to protect group members during 'risky' situations. However, we did not find an effect of motor and non-motor traffic intensity on the occurrence of protective behaviour. Furthermore, females did not always wait for their immature offspring or agree to carry

them during crossings, and 34 times (out of 190 crossing (sub)groups) immatures crossed in a (sub)group without their mother.

In support of prediction (3.3a), mature males were recorded crossing the road more often than females and immatures. Our sample of videos is assumed to be representative of the composition of crossing groups because the Bulindi chimpanzees are a cohesive community ordinarily (Satsias *et al.* 2022) and we therefore assume that field assistants were no more likely to follow groups with males than without males, even if small family groups (e.g. a female with her offspring) are less likely to be located and followed compared to larger noisy groups with mature males. This sex difference reflects the bolder behaviour of male chimpanzees generally (Bertolani & Boesch 2008; Gilby *et al.* 2017; Haux *et al.* 2023) and specifically in human-dominated environments such as Bulindi (Hockings 2007; McLennan & Hill 2010; Satsias *et al.* 2022). These results also highlight how roads might reduce chimpanzee mobility (Garriga *et al.* 2019), particularly of females and immatures as they may be more reluctant to cross busy roads. Besides, given that chimpanzee societies are male-philopatric (Goodall 1986), greater road avoidance by female chimpanzees raises the question of the impact of roads and other anthropogenic disturbances on the migration of females during adolescence. As pointed out by Cibot *et al.* (2015) for Sebitoli and McLennan *et al.* (2021) for Bulindi and surrounding areas, the presence of busy roads in fragmented landscapes dominated by villages and crop fields could lead to a decrease in female dispersal and an increase in inbreeding within chimpanzee populations (McCarthy *et al.* 2020). Long-term studies at multiple research sites crossed by wide and busy asphalt roads will be needed to assess the impact of these human infrastructures on female dispersal.

Contrary to prediction (3.3b), we found no significant difference in waiting times between age-sex categories. According to our observations, females and immatures did not significantly wait longer than males before crossing.

Considering cautious behaviours (i.e. mostly traffic checking), chimpanzees generally expressed more of these behaviours when the proportion of vulnerable individuals crossing (i.e. immatures, mothers with dependents, injured individuals) increased. However, against expectation (3.3d), mature males showed more cautious behaviours than females and immatures. Nevertheless, males did not show any particular signs of anxiety when surveying for traffic or pedestrians (such as bipedalism [Pierce 2009; Krief *et al.* 2014] or self-scratching [Aureli & de Waal 1997; Hockings *et al.* 2007]). We suggest that this difference reflects the greater willingness of males to be visible to road users (and thus more likely to be recorded checking traffic), for example by waiting in an exposed position at or near the roadside. It may also be related to the species-typical behaviour of male chimpanzees, who are used to patrolling the border and keeping a close watch on the rest of the group (Goodall 1986; Mitani & Watts 2005; Kutsukake 2006; Bates & Byrne 2009). In certain primates,

such as samango monkeys (*Cercopithecus albogularis*), age-sex category has no effect on the number of glances (i.e. scans of the environment) while crossing a canopy overpass (Linden *et al.* 2020), but in others, such as olive baboons, adult males are described as checking traffic before crossing a road (Rowell 1969), similar to the Bulindi chimpanzees. Note also that the traffic checking behaviour we observed might sometimes simply reflect curiosity of road users rather than 'cautiousness'.

Unlike younger chimpanzees, which often crossed faster than others as expected in prediction (3.3c), mature males tended to cross at a leisurely pace, sometimes standing or sitting in the middle of the road without showing signs of apprehension. They also sometimes showed reckless behaviour by remaining visible by the roadside despite passing traffic (although we did not analyse such behaviour specifically) or by moving away from vehicles at the last moment (*Figure 18*). This type of behaviour has not been described in previous studies of chimpanzees. The difference in behaviour with their closest relatives, the bonobos (*Pan paniscus*) described by Druelle *et al.* (2020), is particularly striking: when bonobos crossed a (much less risky) dirt road, all individuals ran very fast, males included, and some even made impressive leaps from tree to tree to avoid crossing the road on the ground, in response to only one cyclist passing by. In the present study, female chimpanzees were intermediate in terms of crossing gait and cautiousness, and they were not more vigilant when carrying a dependent, contrary to our predictions and to what is described in risky situations such as crop feeding (Hockings 2007; Wallace & Hill 2012). These results might suggest that Bulindi chimpanzees do not consider road-crossing to be a high-risk situation in many instances, except when traffic intensity is especially high. Immatures, who generally crossed faster than mature individuals and were less cautious, could therefore be those with the highest probability of colliding with a vehicle.



Figure 18: Screenshots showing mature male chimpanzees behaving ‘recklessly’ during road crossings. (a,b) MR (a) and MO (b) sitting in the middle of the road. (c) JK, standing alone in the middle of the road despite the rapid arrival of a motorbike, and (d) retreating at the last moment.

Finally, consistent with prediction (3.4) regarding the effect of female reproductive status on risk-taking behaviour, we observed that females in oestrus (i.e. maximally swollen) tended to wait longer before crossing when there were proportionally more males in the group, and to cross more slowly, similar to males. Likewise, females were more likely to cross in the more dangerous crossing zone when they were swollen, even partially, compared to non-swollen. These results can be related to our observation that females tend to travel with mature males during oestrus.

In sum, while chimpanzees in Bulindi seem to perceive road crossings as dangerous and they exhibit behavioural strategies to reduce the risks of collision or close encounters with humans - as described in the previous studies (Hockings *et al.* 2006; Hockings 2011; Cibot *et al.* 2015a) - overall they were less vigilant than we expected: their use of the road was related to their hours of activity rather than low traffic intensity, they did not wait for longer before crossing when traffic intensity was highest, they sometimes allowed juveniles to cross without their mother, they often took their time to cross and crossed in a ‘nonchalant’ manner, and they did not increase their vigilance when crossing in small groups. These findings seem to indicate that the chimpanzees of Bulindi were

habituated to the road, even though it was widened and paved shortly before the study began. Prior to its upgrade, the chimpanzees have crossed this road for generations (McLennan & Asiimwe 2016). At the time of this study, they crossed the road several times a week on average (unpublished data). Their growing experience of crossing the upgraded road may mean they pay increasingly less attention to the risk it represents, potentially increasing the likelihood of a collision. In that respect, their overall lack of fear of the road is probably related to their long history of exposure to people, including daily encounters with them, as well as their long familiarity with vehicles on the road (McLennan & Hill 2010; McLennan *et al.* 2019; Satsias *et al.* 2022), despite the fact the road has become busier and - from our perspective - much more dangerous for them, after the tarmacking.

We suggest there are probably regional differences in chimpanzees' responses to roads: Garriga *et al.* (2019) report general avoidance of roads by chimpanzees in West Africa (Sierra Leone), where the human population is much lower than in parts of East Africa, i.e. around 50 persons/km², versus >150 persons/km² in this study. In contrast, chimpanzees in Bulindi and elsewhere in Hoima District (McLennan *et al.* 2021) have frequent contact with people, vehicles and roads, and they do not seem to avoid roads that cross their territories (perhaps especially mature males). Consequently, our results, which suggest that Bulindi chimpanzees are adapting to roads in a very different way from what is described at other sites where anthropogenic impact is lower, would testify to the behavioural flexibility of chimpanzees (Hockings *et al.* 2015; McLennan *et al.* 2017).

These social and behavioural adjustments are nonetheless the result of years of frequent exposure to the road and people by the Bulindi chimpanzees, and the danger of these road crossings remains very high given the intensity of the traffic and the speed of the vehicles (up to 120 km/h on some sections). Moreover, traffic intensity is likely to continue increasing given economic and infrastructure developments taking place regionally. Chimpanzees are an endangered species whose status is being undermined by the extension of road networks throughout their range in tropical Africa, which in addition to contributing to the degradation and fragmentation of their habitats, disrupts their behaviour and increases the risk of mortality due to collisions with vehicles (Jaeger *et al.* 2005; Bennett 2017; Krief *et al.* 2020a, 2020b), as seen already in Bulindi (McLennan & Asiimwe 2016) and nearby areas (McLennan *et al.* 2021). In western Uganda, chimpanzee habitats are subject to ongoing road development, often driven by the demands of the oil industry (Maweje 2018; Ogwang & Vanclay 2019; McLennan *et al.* 2021). It is therefore crucial to implement measures to mitigate the impact of current and future road construction and renovation on wildlife.

We recommend that speed bumps are installed along the entire stretch of road crossed by chimpanzees in Bulindi, and elsewhere where roads are being developed in chimpanzee habitats in Uganda, and that existing humps be improved to make them even more effective (e.g. by elevating them - see Antić *et al.* 2013, or by implementing double bumps - see Kiran *et al.* 2020). Strict and

regular police speed controls on roads passing through chimpanzee habitat could also prove effective in protecting these endangered great apes (McLennan & Asimwe 2016; Krief *et al.* 2020b). These measures would also benefit the many pedestrians who use these roads. These recommendations apply to all existing and future roads where chimpanzees are likely to cross. In addition, studying the behavioural reactions of road users to chimpanzee crossings would be valuable for assessing the effectiveness of mitigation measures. In areas where humans and chimpanzees coexist, such as large portions of western Uganda, we also recommend conducting awareness campaigns among local residents about the behaviours of chimpanzees when crossing roads. This would allow them to better understand their encounters with the chimpanzees and adapt their own behaviour to limit the risk of collision or even aggression from the animals (Tellier *et al.*, in prep). In Bulindi, for example, local people should be informed that chimpanzees have grown accustomed to the risks posed by the road and, as a result, often cross with little caution. Immature chimpanzees, in particular, are the least detectable on the road, but they also are less cautious than mature individuals and individuals as young as 4 years have been seen to cross without their mothers. Notably, however, chimpanzees tend to cross in social groups, one individual following the other, and immatures often occupy intermediate positions. Road users must therefore expect to see other chimpanzees emerging onto the road, even if they only see one or a small number of individuals initially. Finally, broadcasting a radio awareness campaign to encourage people to drive more slowly in areas frequented by chimpanzees, and to give them space to cross when encountered, would reach a wider population, including non-local workers commuting along these roads and also tourists – both groups that are less familiar with chimpanzee behaviour than most local persons.

II. COMPORTEMENTS DES USAGERS DE LA ROUTE FACE AUX TRAVERSÉES DE CHIMPANZÉS

1) Résumé de l'article [2]

Jusqu'à lors, les études sur l'impact des routes sur la faune sauvage se sont principalement focalisées sur la mortalité par collision et la fragmentation des habitats causées par l'extension des réseaux routiers. Il existe cependant très peu d'études sur les réactions immédiates et sur les interactions de la faune et des usagers de la route lors de traversées d'animaux. Pourtant, mieux connaître la manière dont les différentes catégories d'usagers de la route (piétons, cyclistes et conducteurs) réagissent dans ces situations serait utile pour améliorer les plans de conservation des espèces menacées par ces routes.

Notre étude se concentre sur les réactions des usagers de la route face aux traversées de chimpanzés sauvages. Le Chimpanzé est une espèce d'intérêt pour cette étude puisqu'il s'agit d'une espèce emblématique de l'Afrique sub-saharienne, qu'elle est menacée d'extinction, notamment à cause de l'expansion des routes dans leur habitat, qu'elle présente tous les facteurs de risque de collision avec un véhicule (mammifère de grande taille, se déplaçant principalement au sol), et qu'elle représente un danger potentiel pour les piétons (agressions, transmission de pathogènes).

Le site de l'étude se situe dans une zone non protégée et fortement anthropisée, à Bulindi, en Ouganda. Une communauté d'une vingtaine de chimpanzés habite cette zone, composée de fragments de forêt, de cultures et de villages, et traversée par une route, élargie et bitumée en 2018. Cette route relie deux centres urbains en forte croissance et est empruntée par de nombreux véhicules, cyclistes, et piétons. Les chimpanzés de la zone traversent cette route depuis des générations. Cependant, malgré la présence de deux ralentisseurs sur une portion de la route traversée par les chimpanzés, les véhicules peuvent atteindre des vitesses élevées sur le reste de la route. De plus, la visibilité des usagers de la route peut être gênée par les virages et par la végétation qui borde la route, ce qui accroît le risque de collision d'un chimpanzé avec un véhicule ou de rencontre avec un piéton.

A partir d'une banque de 147 vidéos de traversées de route des chimpanzés de Bulindi, nous avons pu étudier 376 situations de proximité (moins de 50 mètres) entre un usager de la route et un ou plusieurs chimpanzés, au cours desquelles l'usager était susceptible de réagir. Dans cette étude, nous relevions si les usagers de la route présentaient un comportement prudent ou imprudent, et s'ils démontraient de l'intérêt pour les chimpanzés ou non, au cours de ces situations de proximité sur la route. Nous avons analysé ces différentes réactions comportementales en fonction de la

configuration de la route (zone A ou B), de la visibilité des chimpanzés (taille du groupe, localisation), de la catégorie de l'utilisateur de la route (vulnérable ou non, type de véhicule pour les conducteurs, classe âge-sexe pour les piétons et cyclistes), et de facteurs sociaux comme la présence ou non d'interactions de l'utilisateur de la route avec les assistants de terrain.

Les résultats de cette étude indiquent que les réactions comportementales des usagers de la route face aux traversées de chimpanzés sont principalement influencées par la visibilité, leur vulnérabilité individuelle et leur familiarité avec les chimpanzés.

Les piétons et les cyclistes font preuve de plus de prudence que les conducteurs de véhicules, qui sont moins vulnérables et qui sont probablement moins familiers avec le danger que représentent les chimpanzés s'ils ne résident pas dans la zone. Cependant, les piétons et les cyclistes montrent plus d'intérêt envers les chimpanzés que les automobilistes. Chez les conducteurs, aucune différence significative n'est observée entre les motocyclistes et les conducteurs de voiture ou de camion. Chez les piétons, il n'y a pas de différence significative entre les comportements des hommes, des femmes et des enfants. Même s'ils le sont davantage que les conducteurs de véhicule, les piétons ne sont pas suffisamment prudents lorsqu'ils rencontrent des chimpanzés, probablement parce qu'ils sont habitués à les côtoyer.

D'autre part, les usagers de la route se montrent plus prudents et plus curieux lorsque les chimpanzés sont au milieu de la route que lorsqu'ils attendent sur le côté et qu'ils sont moins visibles. Le danger est donc particulièrement grand lorsque les chimpanzés font des irrptions soudaines sur la route. Cependant, les usagers de la route sont moins prudents lorsqu'ils font face à de grands groupes de chimpanzés que lorsqu'ils rencontrent des plus petits groupes, qui sont pourtant *a priori* moins visibles et moins impressionnants. Il n'y a aucune différence notable en termes d'intérêt porté aux chimpanzés.

En outre, malgré la présence de ralentisseurs en zone A, il n'existe aucune variation significative des comportements des usagers de la route entre les deux zones de traversée. Les usagers de la route sont néanmoins plus prudents et montrent davantage d'intérêt envers les chimpanzés lorsqu'il y a une interaction assistant-usager au cours de l'évènement.

Enfin, bien qu'aucune collision n'ait eu lieu pendant la période d'étude, nous avons observé et décrit sept situations particulièrement dangereuses au cours desquelles des chimpanzés ont évité de justesse d'être percutés par un véhicule. Conformément à nos précédents résultats, les situations les plus risquées sont principalement liées à une mauvaise visibilité (virages, pentes, couverture végétale dense, petits groupes de chimpanzés moins détectables). Le comportement imprévisible des chimpanzés (principalement des mâles matures) est également un facteur secondaire.

Dans l'ensemble, nos résultats nous permettent d'émettre des recommandations pour toutes les routes, existantes et futures, qui traversent l'habitat de chimpanzés. Des mesures visant à limiter la vitesse des véhicules et à améliorer la visibilité doivent être mises en place. En outre, nous recommandons de mener des campagnes de sensibilisation auprès des communautés locales, et des touristes et travailleurs susceptibles d'emprunter ces routes, concernant le comportement des chimpanzés lors de la traversée de la route et les risques liés à leurs interactions.

2) Article [2]**CLOSE ENCOUNTERS: BEHAVIOURAL RESPONSES OF ROAD USERS FACING CHIMPANZEE ROAD CROSSINGS IN A HUMAN-DOMINATED LANDSCAPE**

Marie Tellier^{a, b}, Marie Cibot^{b, c}, François Druelle^{d, e, f}, John-Mary Baruzaliire^b, Tom Sabiiti^b, Matthew R. McLennan^{b, g}

Abstract

Expanding road networks continue to encroach on wildlife home ranges. Previous research has concentrated predominantly on the impacts of roads on habitat fragmentation and mortality from vehicle collisions on wildlife populations. However, there has been limited attention to the immediate behavioural reactions of road users and wildlife. Understanding how various road users (pedestrians, cyclists, and motorists) react when encountering wildlife crossings is crucial for developing conservation strategies related to the management of existing and future roads. This study focuses on the behavioural responses of vulnerable (pedestrians and cyclists) and non-vulnerable (motorists) road users facing wild chimpanzee (*Pan troglodytes*) crossings in a human-dominated landscape in Bulindi, Uganda. Based on 376 road user-chimpanzee interactions filmed opportunistically during 119 chimpanzee road crossings between November 2018 and December 2021, we examined the effect of variables such as vehicle type, pedestrian age-sex category, chimpanzee visibility, amongst others. We found that pedestrians and cyclists, who are mostly local residents, exhibited greater caution than motorists during close encounters with chimpanzees on the road. We suggest this is due to their increased physical vulnerability and familiarity with chimpanzees. Among pedestrians, we found no differences between age-sex categories in their caution and interest in the chimpanzees. Road users were more cautious and more curious when chimpanzees were clearly visible (i.e. in the middle of the road). While no vehicle-chimpanzee collisions occurred in our study, seven 'close calls' were observed, mostly due to poor visibility and unpredictable chimpanzee behaviour. Even though chimpanzees are highly adaptable to anthropogenic changes in their environment, roads and road users remain a significant threat to this endangered species. We recommend implementing measures to limit vehicle speed and improve visibility on all roads that traverse chimpanzee habitats. Additionally, there should be awareness campaigns targeting local communities, as well as tourists and non-resident workers who may use these roads, regarding chimpanzee road-crossing behaviour and the risks involved in interactions.

INTRODUCTION

In response to the increasing demands of a growing human population and thriving economies, road networks have expanded extensively, reaching even the most remote regions of the globe (Laurance *et al.* 2014). Nevertheless, the extension of highway and road networks have significant impacts on wildlife populations. Numerous studies have demonstrated negative effects on wildlife such as habitat loss and fragmentation (e.g. Barber *et al.* 2014 ; Sánchez-Fernández *et al.* 2022), altered movement patterns (e.g. Shepard *et al.* 2008; Asensio *et al.* 2017; Andrasi *et al.* 2021), increased pollution (Bignal *et al.* 2007; Krief *et al.* 2020), and mortality from vehicle collisions (e.g. Schwab & Zandbergen 2011; Cunneyworth & Duke 2020; Grilo *et al.* 2020) due to the presence of roads, emphasising the importance of considering ecological impacts during transportation planning and implementing measures to mitigate these effects (e.g. Jaeger *et al.* 2005; van der Ree *et al.* 2011; Bennett 2017).

Although previous research on the impact of road traffic on wildlife has primarily centred on wildlife mortality and habitat fragmentation (e.g. Trombulak & Frissell 2000; Bennett 2017), there has been a notable lack of investigation into the immediate behavioural reactions of human road users and wildlife to road crossing encounters (Vidya & Thuppil 2010). Most existing studies have focused on incidents involving collisions between vehicles and ungulates, a serious road safety concern across the United States and Europe (e.g. Groot Bruinderink & Hazebroek 1996; Jägerbrand & Antonson 2016; see e.g. Stanley *et al.* 2006 and Grace *et al.* 2015 for simulated environments). One study examined motorists' reactions to elephant crossings in southern India (Vidya & Thuppil 2010), while no literature seems to be available regarding the responses of pedestrians to animal crossings. However, understanding how different categories of road users (pedestrians, cyclists, and motorists) react when encountering wildlife crossings holds valuable insights for conservation management strategies. Such insights can include raising awareness among road users, minimising disturbance to wildlife, and preventing traffic collisions with them (Kioko *et al.* 2015; Shilling *et al.* 2020). For instance, understanding specific disturbances created by different types of road users would allow for a targeted public awareness program and for making informed decisions on authorised traffic levels and their management.

In this study we investigated the behavioural reactions of road users facing wild chimpanzee road crossings in an unprotected and human-occupied area in Uganda. The present study focuses on chimpanzees (*Pan troglodytes*) because they are endangered (Humble *et al.* 2016), are increasingly confronted with road infrastructural developments in their habitats (Arcus Foundation 2018) and particularly likely to arouse people's interest as a flagship species of sub-Saharan Africa (Plumptre *et al.* 2010; Albert *et al.* 2018). In addition, they are large-bodied mammals with high terrestrial

mobility, which gives them a strong physical presence on the road and makes them easy to detect but also more susceptible to road mortality (Rytwinski & Fahrig 2015; McLennan & Asiimwe 2016). For motorists, colliding with large mammals is likely to cause damage to vehicles and risks injury to occupants (Bjornstig *et al.* 1984; Huijser & McGowen 2010; Kioko *et al.* 2015), unlike other taxa such as reptiles or other smaller animals (Mesquita *et al.* 2014; Crawford & Andrews 2016). Besides, chimpanzees are potentially dangerous animals that are known to threaten and occasionally attack people, especially children (Reynolds 2005; Hockings *et al.* 2010; McLennan & Hill 2010; McLennan & Hockings 2016). Thus, for pedestrians, close encounters with chimpanzees also represent a threat to their physical safety and can provoke fear (McLennan & Hill 2012). Consequently, the sudden appearance of chimpanzees at roadsides or on the road is expected to provoke various reactions from road users, whether pedestrians or drivers or passengers of motor vehicles.

This study aims to reveal patterns of behaviour of road users when faced with wild chimpanzees crossing a busy paved road at Bulindi, western Uganda, in order to make recommendations to aid the management and conservation of chimpanzees in increasingly anthropized areas subject to road development in Africa. We sought to identify the various factors influencing the behaviour of road users, particularly their level of caution in response to the potential physical risk posed by chimpanzees on the road (i.e. risk of collision or perceived risk of aggression), as well as their curiosity upon seeing this charismatic great ape species. Our predictions were as follows:

1. As pedestrians and cyclists are more exposed to the physical risk chimpanzees pose and might fear close encounters with a potentially dangerous animal, they should behave cautiously when faced with a chimpanzee crossing (i.e. stop moving forward, retreat to be at a greater distance). On the contrary, drivers (especially of cars and trucks) may not be as cautious, given that they are more physically protected from chimpanzees.
2. Regarding pedestrians, women and unsupervised children are expected to show more cautious behaviour and maintain distance from chimpanzees compared to men. This is due to local knowledge that male chimpanzees are more likely to confront women and children, and are known to occasionally attack and injure children including in the Bulindi area (McLennan & Hill 2010, 2012; McLennan & Hockings 2016).
3. Considering that a driver's braking response is primarily influenced by the moment when a vulnerable road user becomes visible (Boda 2019), drivers are less likely to be cautious and to show interest in the chimpanzees when they are at the roadside because they are less visible compared to when they are on the road itself (even though they can start to cross at any time). Similarly, pedestrians and cyclists should be more likely to ignore the presence of chimpanzees when they are at the roadside rather than on the road.

4. Intuitively, a large group of chimpanzees crossing the road should generally encourage road users to be more cautious or show more interest than a small group, which might be less visible, less intimidating and of less interest.
5. Moreover, road users should exhibit more cautious behaviours and show more interest in the chimpanzees when field assistants are interacting with the road users.
6. In a section of the road where vehicles travel at slower speeds due to the presence of speed humps, drivers are expected (6a) to be more curious about the presence of chimpanzees compared to a section of the road without humps where vehicles can travel faster, since they have more time to watch them, and (6b) to exercise greater caution, given they have more time to anticipate and might fear that chimpanzees will interact with them as they are driving slowly.

METHODS

Study site

The study was conducted in Bulindi (1°28'N, 31°28'E), which is located in Hoima District in the Bunyoro Kingdom of western Uganda, 25 km south and 40 km northeast respectively of the nearest main forest blocks, the Budongo and Bugoma Forest Reserves (*Figure 4*). The landscape in this area comprises a mosaic of riverine forest fragments interspersed among agricultural land, villages, and expanding urban centres. The human population density in Hoima District was approximately 156 individuals per km² as per the most recent census in 2014 (UBOS 2016). Since the 1990s, significant land-use changes have transpired in this human-dominated territory. Subsequent to extensive deforestation regionally, the majority of unprotected forest areas between the Budongo and Bugoma forests have been transformed into farmland (McLennan 2008; Mwavu & Witkowski 2008). Despite these anthropogenic disturbances, a regional population of over 260 chimpanzees, residing in more than 10 communities, still occupies small remnants of unprotected forest amidst farmland outside the main forest blocks. Bulindi hosts one such community (McCarthy *et al.* 2015).

Agriculture is the primary economic activity in Bulindi, with tobacco and sugarcane among the main cash crops (Mwavu & Witoski 2008; McLennan & Hill 2015). Cultivated fruits such as bananas, papayas, mangos and jackfruits are grown around homes, and exotic trees such as Eucalyptus and pine are commonly planted for timber and charcoal production since native timber trees have been largely depleted (McLennan 2008; Mwavu & Witkowski 2008; McLennan & Plumptre 2012). Although the local Banyoro people's culture forbids consuming chimpanzees or other primates, recurring conflicts arise due to crop damage by chimpanzees. Agricultural foods

comprise a major portion of their diet (McLennan 2013; McLennan *et al.* 2020). These large-bodied primates frequently travel and forage on villagers' cultivated land and near homes (McLennan & Hill 2012; Satsias *et al.* 2022). In Bulindi, chimpanzees are not generally perceived as ancestors of people, as a source of food, or as an endangered species. Rather, many village residents view them primarily as wild animals that endanger both livelihoods and physical safety (McLennan & Hill 2012). Indeed, several chimpanzee attacks on humans, especially children, have been documented in the region, including in Bulindi (Reynolds 2005; McLennan 2008; McLennan & Hockings 2016). Even so, many residents acknowledge that chimpanzees exhibit human-like intelligence and behaviour and are interesting to watch (McLennan & Hill 2012).

An increasing frequency of human-chimpanzee interactions in this area is related to the drastic reduction in the chimpanzees' natural habitat. From 2006 to 2014, around 80% of the forest in Bulindi was cleared entirely for agriculture (McLennan *et al.* 2020). Consequently, remaining forest patches within the chimpanzees' 20 km² home range are scattered alongside houses and fields on either side of a 10.5-meter-wide major road. This road serves as a crucial link connecting Hoima City and Masindi town, two expanding urban centres, each populated by over 110,000 inhabitants (UBOS 2016). This section is part of a 238 km road corridor that runs through western Uganda, connecting traffic from Rwanda, Burundi, eastern Democratic Republic of Congo (DRC), and Sudan (*Figure 19*; African Development Bank 2012). The road experiences heavy vehicle traffic including motorbikes, cars, taxis, buses, trucks, agricultural vehicles, as well as cyclists and pedestrians. This road is therefore used by a wide variety of road users, including local residents and those travelling from distant locations. Importantly, traffic volume has risen in recent years (McLennan & Asimwe 2016), and in 2018, the road was widened and tarmacked to meet the infrastructural needs of the developing oil and gas industry in the region (Mawejje 2018; McLennan *et al.* 2021). Despite the presence of pedestrians and traffic signs, the new asphalt surface allows vehicles to travel considerably faster than before, reaching speeds of up to 120 km/h in certain sections (pers. observations).

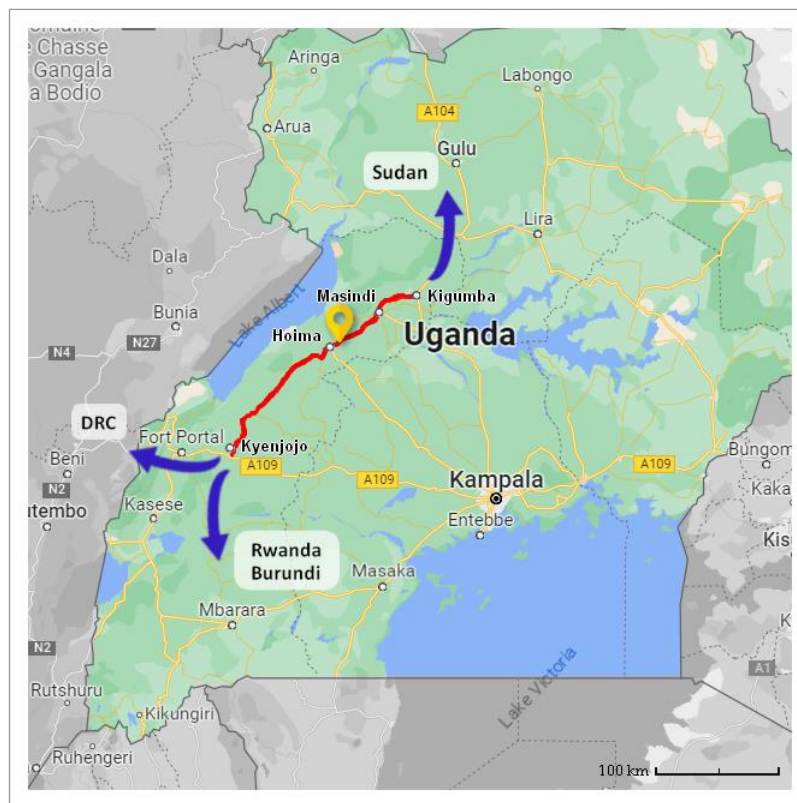


Figure 19: Map showing the 238 km Kyenjojo–Hoima–Masindi–Kigumba road corridor in western Uganda (red line), with potential traffic connections to neighbouring countries (map adapted from Google Earth™). The location of the study site is indicated by a yellow marker.

Nevertheless, Bulindi's chimpanzees cross this dangerous road multiple times per week in search of food sources (McLennan & Asimwe 2016; Satsias *et al.* 2022). An unfortunate incident involving a fatal collision between an adult female chimpanzee and a vehicle occurred in 2015 before the road was upgraded (McLennan & Asimwe 2016). In response to the risks faced by both chimpanzees and road users, road authorities took action by installing two speed humps at locations where chimpanzees were often observed crossing (*Figure 7*). The construction began at the start of our study in late-2018 and was completed by February 2020.

Data collection

Interactions between road users and chimpanzees were documented along a one-kilometre stretch of the Hoima-Masindi road, where the chimpanzees have been observed to cross frequently (McLennan & Asimwe 2016). This portion of the road was divided into two sections with differing levels of danger for both chimpanzees and road users, in terms of vehicle speed and visibility (*Figure 7*):

- Zone A (in yellow): 200 metres long, boundaries are the speed humps at the west and east sides. There is a road bend just beyond the western hump. Considered as the 'safe' part of the road as traffic speed is limited by the two speed humps. However, the vegetation cover is dense on the northern part of the road (regenerating forest), and medium on the southern part (fallow fields and bushes), limiting drivers' ability to anticipate the presence of chimpanzees on the roadside.
- Zone B (in red): 730 metres long, it is bounded on the east by the bend and the speed hump that separates zones A and B. On the west side, the boundary was set at the most westerly point where chimpanzees were seen crossing. We considered this segment as a 'high-risk' zone because, while vehicles are slowed down on the east side, they can accelerate quickly on the rest of the road. Moreover, two road bends affect the visibility of oncoming traffic in this section. For most of this stretch, there is medium (bushes) to low vegetation cover (open croplands and gardens) on both sides of the road.

The chimpanzees of Bulindi were first studied between 2006 and 2008; research resumed in 2012 and continues to the present. The chimpanzees were habituated by 2015 (Satsias *et al.* 2022). During a period of 38 months, from November 2018 to December 2021, local field assistants (JMB and TS) monitored the activities of Bulindi chimpanzees for 5 to 7 days each week. The community consisted of an average of 20 individuals during this period, including 6 mature males (late sub-adults and adults; ≥ 10 years old), 5 mature females, 5 immatures (young sub-adults and juveniles; ≥ 4 years old) and 4 infants (newborn to 3 years old). Typically, both field assistants were present during the morning hours, and only one during afternoon and evening hours. The field assistants recorded party composition and activity every 30 minutes (party scans, as described by Satsias *et al.* 2022), and noted the time of road crossings when they occurred between scans. All observations of chimpanzee road crossings were made from videos recorded opportunistically by the field assistants using handheld digital cameras. When chimpanzees were observed travelling towards the road, the field assistants would attempt to position themselves ahead of the chimpanzees whenever possible. They would then record the crossing with a digital camera, often by stationing themselves near the road where it appeared most likely that the chimpanzees would cross. On occasion, the field assistants would actively intervene by encouraging drivers to slow down or proceed with caution, or by requesting pedestrians to wait so that the chimpanzees can cross. We retained for analysis only the videos in which at least one road user was at a relatively close distance to the chimpanzees [i.e. close enough to be clearly visible to chimpanzees (ca. within 50m)], and therefore in which we were likely to observe a reaction from the road user.

Behavioural data collection from the videos was carried out using the Behavioral Observation Research Interactive Software (BORIS ©, v. 7.11.1).

A “road-crossing event” was defined as the observation of at least one chimpanzee crossing the road (Cibot *et al.* 2015a). Sometimes, chimpanzees crossed in a cohesive group and sometimes in several subgroups. It was considered a “single crossing-event” when two (or more) subgroups of chimpanzees crossed the road in the same direction, on the same stretch of road, within 30 minutes. The “crossing (sub)group size” was the number of individuals in the subgroup or group, excluding infants. For each crossing-event with identifiable proximity between chimpanzees and at least one road user, we noted the date and hour, zone, the number of chimpanzees on the roadside and crossing during the event, the total amount of motorised vehicles and non-motorised road users (i.e. cyclists and pedestrians) visible during the video and their closest respective distance from the chimpanzees (close - i.e. close enough to be clearly visible to chimpanzees [ca. within 50 metres]; or distant - greater than 50 metres), and any interventions of the field assistants (conversing with, vocalising or gesturing towards road users, or adopting a guarding posture on the road). Estimated distance was verified independently by three researchers on a sample of ten videos to reduce the bias of this assessment, which may be difficult to assess accurately from video material. Road users who were clearly audible (i.e. close to the camera and/or interacting with a field assistant) but not visible in the camera field were also taken into account when calculating traffic intensity, even though the type of vehicle or the number (number of different voices; when in doubt, default value was 1) and identity of the pedestrian could not always be identified. The crossing time and composition of the (sub)groups of chimpanzees were corroborated by the field assistants' written notes on data sheets.

For each close vehicle, cyclist or pedestrian, we noted how they reacted to the presence of chimpanzees on the road or by the side of the road. Overall, we noted whether road users were cautious or reckless, and whether they appeared curious or seemed indifferent and showed no obvious reaction to the chimpanzees. The different behaviours recorded for drivers, and for cyclists and pedestrians are listed in *Annexe 5.B*, including whether these behaviours were classified as reckless or as showing interest or not. We created this classification according to our subjective opinion since such a classification appears not to have been made before in the literature. In addition, we recorded any interaction between the field assistants and road users (e.g. to chat or to encourage the road user to proceed or slow down). We also noted the size of the (sub)group of chimpanzees to which the chimpanzee(s) involved in the interaction with the road user belong(s) and whether the chimpanzees were at the roadside or actively crossing the road during the observation. Finally, we identified the category of each vehicle: either a motorbike, a mid-sized vehicle (including cars, taxis and vans) or a larger truck (including mini-buses, buses, trucks and agricultural vehicles). For

pedestrians, we identified their age-sex category (women, men, or children - including young teenagers). Sometimes, pedestrians travelled in groups (i.e. 2 persons or more; Pellegrini *et al.* 2010; Qiu & Hu 2010). Since all pedestrians in a group behaved in a similar way, we recorded the behaviour of the group as if it were a single entity, like a single pedestrian.

Data analysis

Each road user reaction was binary characterised as cautious or reckless, and as interested in the chimpanzees or not interested, as shown in *Annexe 5.B*. Chi-square tests were used to examine whether the following parameters had an influence on the recklessness and interest of road users: zone (A or B), chimpanzees location (visible on the roadside or on the road surface), chimpanzee crossing subgroup size (small subgroup from 1 to 6 individuals; medium from 7 to 12; large from 13 to 18), interaction with field assistant (absence or presence), vehicle category for drivers (motorbike, mid-size vehicle such as a car or taxi or larger truck), and age-sex category (man, woman or child) for cyclists and pedestrians. The sample size for larger trucks was too small ($n = 13$ out of 261 cases involving drivers) for a meaningful analysis. We therefore chose to group mid-size vehicles and trucks together, since these are all vehicles in which drivers are physically protected and which potentially cover greater distances than motorcyclists (i.e. they are more likely to be non-locals) (Yannis *et al.* 2007; Hu *et al.* 2018). Similarly, for pedestrians, sample size for children travelling alone was too small ($n = 12$ out of 115 cases involving vulnerable road users; i.e. cyclists or pedestrians) to examine the influence of age on road user reactions when facing chimpanzee road crossings. We therefore chose to lump children and women for analyses, as both are locally perceived to be more vulnerable than men to chimpanzee attacks and because chimpanzees are considered to fear adult men only (McLennan & Hill 2010, 2012). Pedestrian groups composed of men and children were assimilated to groups of men, on the assumption that children follow the behaviour of adults (e.g. Gergely *et al.* 2002; Rakoczy *et al.* 2010; Li *et al.* 2013). Pedestrian groups composed of men and women ($n = 9$) were not retained for the gender effect analysis. Among pedestrians, we did not investigate the influence of being in a group versus being alone, since our dataset was not normally distributed. Out of the 115 recorded instances engaging vulnerable road users, only 21 involved groups of adult pedestrians, and another 10 groups comprised adults accompanying children.

Data analysis was carried out using R (version 4.0.3; R Core Team 2022). The significance threshold was set at $P < 0.05$. Qualitative data presented without statistical analyses (e.g. descriptions of near-collision situations between a vehicle and a chimpanzee, see *Table III*) are included for supplementary purposes only.

RESULTS

We retained for analysis a total of 147 videos for our study (out of the entire set of 209 videos) of chimpanzees crossing the road in close proximity to motorists, pedestrians or cyclists, covering 108 different days and representing 119 distinct road crossing events. The sample represents 5 hours and 57 minutes of video material and the duration of the videos ranges from 14 seconds to 16 minutes with an average duration of 2.43 ± 2.60 (Mean \pm SD) minutes.

Among all road users recorded in the entire set of 209 videos (regardless of their distance from the chimpanzees), 78% (=936/1198) were vehicles, of which 63% (=592/936) were motorbikes. For the vulnerable road user categories, 77% (=202/262) were pedestrians and 23% (=60/262) were cyclists.

Within the database, we recorded 376 instances of identifiable proximity between a road user and a chimpanzee, with 63% (=238/376) of these occurring while the chimpanzees were actively crossing the road (see examples in *Figure 20*). The remaining 138 instances were situations when chimpanzees were at the roadside, varying in visibility to road users. Vehicles were involved in 69% (=261/376) of the cases (significantly different from the average distribution; χ^2 test for given probabilities: $\chi^2_1 = 16.15$, $P < 0.0001$), with motorbikes (71%) being the most prevalent type (significantly different from the average distribution; χ^2 test for given probabilities: $\chi^2_1 = 7.65$, $P = 0.006$). Pedestrians constituted 85% (=98/115) of the vulnerable road users, whereas cyclists accounted for only 14% (=17/115). This distribution also significantly differed from the average distribution (χ^2 test for given probabilities: $\chi^2_1 = 4.38$, $P = 0.04$). All recorded cyclists were male. Among pedestrians, we documented 43 instances involving men or groups of men, 46 instances involving women or groups of women or children, and 9 instances featuring mixed groups comprising at least one man and one woman.

Although no chimpanzee-vehicle collisions occurred during the study period, we observed 7 particularly risky situations in which chimpanzees were crossing the road and narrowly avoided being hit by a vehicle. These incidents are detailed in *Table III* below.



Figure 20: Screenshots showing close proximity between chimpanzees and road users during road crossing events. **(a)** Zone B: Mature males crossing the road in front of a waiting pedestrian (woman). **(b)** Zone A: Alpha male displaying across the road in front of an approaching motorbike and pedestrians (man and woman). **(c)** Zone B: Mature female carrying her dependent crossing the road and narrowly avoiding a motorbike (description in *Table II - 2*). **(d)** Zone A: Pregnant female carrying her dependent and running across the road in front of a truck (slowed down by the speed hump).

We observed that vulnerable road users (i.e. pedestrians and cyclists) were significantly more cautious than motor vehicle drivers when in proximity to chimpanzees ($\chi^2_1 = 46.64$, $P < 0.0001$). Note that in one case, we observed a truck driver trying to offer water to a chimpanzee. Vulnerable road users also showed a statistically higher interest in the chimpanzees than drivers ($\chi^2_1 = 8.92$, $P = 0.003$), although in 88% (=7/8) of instances where individuals were observed filming chimpanzees, they were either passengers or drivers of vehicles, with the remaining case being a pedestrian. However, women and children were not more cautious than men ($\chi^2_1 = 1.65$, $P = 0.20$) nor more interested in the chimpanzees ($\chi^2_1 = 0.001$, $P = 0.97$).

As for differences in behaviour between the different types of vehicles, we found no significant difference in responses between the motorcyclists and the mid-size vehicle and truck drivers (recklessness: $\chi^2_1 = 0.57$, $P = 0.45$; interest: $\chi^2_1 = 0.19$, $P = 0.66$).

In general, road users were significantly more cautious ($\chi^2_1 = 78.33$, $P < 0.0001$) and showed more interest ($\chi^2_1 = 109.18$, $P < 0.0001$) in the chimpanzees when they were crossing the road, compared to when they were at the roadside: a road user was 73% likely to show cautious behaviour

and 75% likely to show interest in the chimpanzees when they were crossing, compared with 25% and 19%, respectively, when chimpanzees were waiting at the side of the road.

However, road users were also less cautious when faced with large crossing chimpanzee groups compared to medium groups ($\chi^2_1 = 9.23$, $P = 0.002$) and compared to small groups ($\chi^2_1 = 5.15$, $P = 0.02$). We found no significant difference in their interest in chimpanzees ($\chi^2_2 = 2.55$, $P = 0.28$).

We recorded 35 situations out of a total of 376 instances of proximity between a road user and a chimpanzee in which there was interaction between a field assistant and a road user (*Figure 21*). Road users were more likely to be cautious and to show interest in the chimpanzees when there was an interaction between the road user and a field assistant (recklessness: probability of 26% versus 46% when there was no interaction, $\chi^2_1 = 4.68$, $P = 0.03$; interest: probability of 86% versus 51% when there was no interaction, $\chi^2_1 = 13.80$, $P < 0.001$).



Figure 21: Screenshots showing interactions between road user and field assistant. (a) Motorcyclist and TS conversing about the chimpanzees. (b) TS gesturing towards a motorcyclist to encourage him to proceed. (c) TS signalling to a pedestrian to wait while the chimpanzees cross.

Finally, we observed no variation in the responses of drivers (interest: $\chi^2_1 = 0.75$, $P = 0.39$, recklessness: $\chi^2_1 = 0.51$, $P = 0.48$) or road users in general (interest: $\chi^2_1 = 1.05$, $P = 0.31$, recklessness: $\chi^2_1 = 0.84$, $P = 0.36$) to chimpanzee road crossings based on the zone of the observed crossing.

Table III: Descriptions of seven near-collision situations between a chimpanzee and a vehicle.

ID	ZONE	VEHICLE CATEGORY	CHIMPANZEE INVOLVED	CSS*	DESCRIPTION
1	B	Mid-size vehicle	JK (mature male)	1	A car is travelling quickly round a bend (despite warning shouts and probable gestures of the field assistants) and does not see the chimpanzee approaching the road.
2	B	Motorbike	MD (mature female, carrying a dependent)	2	Three motorbikes are coming quickly round a bend , but the view of the road is clear . Mirinda, following her adult daughter Jemima (both carrying infants), dashes across the road in front of a motorbike. Motorcyclist clearly sees the chimpanzees crossing but does not slow down
3	B	Motorbike	GD (mature male)	1	A bend and slope obscure the view of oncoming vehicles: the chimpanzee alternates between avoidance and retreat behaviours in response to approaching vehicles (including repeatedly entering the road and turning back) and finally crosses after the sixth attempt. On the fourth attempt, a closely approaching motorbike honks at the chimpanzee but does not slow down .
4	A	Mid-size vehicle	KJ (mature female)	6	The chimpanzee bursts onto the road from dense undergrowth , seems to hesitate and then hurriedly crosses, while a car arrives and brakes at the last moment.
5	A	Motorbike	MO (mature male)	6	The road is initially quiet. The chimpanzee is the last of his group to cross the road, walking slowly, until a motorbike arrives quickly and honks without slowing down , forcing the chimpanzee to move rapidly to avoid a collision.
6	B	Mid-size vehicle	JK (mature male)	12	The chimpanzee abruptly emerges from roadside bushes (medium vegetation coverage , i.e. not easily visible from the road) and runs across the road. A car approaches rapidly, honks and then brakes until it stops once the chimpanzee has passed.
7	B	Motorbike	JK (mature male)	4	The event was not entirely recorded (the recording starts when the chimpanzee is already on the road) but it probably transpired in the same way as no. 6, except with a rapidly approaching motorbike.
Total	B: 71%	Motorbike: 57%	Mature males: 71%	Median = 5	(*) CSS : crossing subgroup size

DISCUSSION

Our novel study reveals behavioural patterns of road users in response to wild chimpanzee crossings in Uganda.

Consistent with prediction (1), vulnerable road users (i.e. pedestrians and cyclists) were more cautious than drivers when encountering chimpanzees on (or by) the road. This aligns with the fact that pedestrians and cyclists are physically more exposed to the chimpanzees, and may have more concerns about personal safety, compared to drivers of motor vehicles. Additionally, we hypothesise that pedestrians and cyclists are more familiar with and aware of the potential dangers posed by chimpanzees, unlike drivers of larger vehicles. Indeed, many drivers of cars and larger trucks especially using this busy road are likely to be non-residents including those who have never or rarely encountered chimpanzees before, since the Hoima-Masindi road is part of a 238 km major transport route connecting traffic from the north and south of Western Uganda with neighbouring countries (*Figure 19*; African Development Bank 2012). On the contrary, the majority of pedestrians, cyclists and also motorcyclists are more likely to be residents of the study area - although we did not identify any significant behavioural differences between motorcyclists and drivers of mid-size vehicles and trucks. These local individuals are generally well-acquainted with chimpanzees due to their well-known presence in the area (McLennan & Hill 2010, 2012). Given that cases of chimpanzees attacking and injuring humans in western Uganda - including in Bulindi and nearby areas - have been well-documented by local and national media, it is reasonable to assume that local residents would exercise greater caution in close encounters with them (i.e. less recklessness) compared to other road users. Alternatively, some local road users may show less caution because they are used to seeing the chimpanzees (i.e. over-familiarity). We could also expect them to be less curious about the chimpanzees than non-local individuals (given their greater familiarity with them), and indeed we observed that people filming the chimpanzees were mainly motorists. Overall, however, pedestrians and cyclists showed more interest in the chimpanzees compared to drivers. This result could be attributed to the simple fact that pedestrians and cyclists have more opportunities to observe the chimpanzees due to their slower pace on the road.

Contrary to prediction (2), there was no significant difference between the behaviour of men and that of women and children. Additionally, we did not observe a higher frequency of instances where chimpanzees were in close proximity (i.e. within 50 metres) to men as opposed to women and children. Even though they are more cautious than vehicle drivers, vulnerable road users may not be sufficiently careful when encountering chimpanzees. Again, this could be because most pedestrians and cyclists have probably seen chimpanzees on the road multiple times before. It is also possible that women and children maintained greater distances from chimpanzees (within ca. 50

metres) than men did. However, assessing this bias with precision was challenging due to the difficulty in estimating distances from full-length video recordings without a size scale. It would have been interesting to have precise measurements for each recording, but this would have required additional resources and personnel in the field. We also considered comparing the number of pedestrians in each category who were close to the chimpanzees with the number of pedestrians who were more distant to determine if women and children indeed tended to keep a greater distance. However, categorising distant pedestrians was not feasible with our video material. Conducting surveys among the local population to understand their perception of chimpanzees and their attitudes toward them when meeting chimpanzees on the road (e.g. whether they feel in danger) would offer valuable insights, contributing to a better understanding of the behaviour of pedestrians. With a larger dataset, it would also have been interesting to investigate the influence of age, comparing the behaviour of children and adults. Likewise, it would have been valuable to examine whether being in a group - either with or without children - affects pedestrian conduct compared to individuals walking alone (Stoner 1961).

As predicted in hypothesis (3), the location of the chimpanzees had a significant impact on road users' behaviour. People exhibited more caution and interest towards the chimpanzees when the apes were crossing the road, as opposed to when they were waiting at the roadside - presumably because they were most visible (and active) when moving on the road surface. However, chimpanzees sometimes waited for long periods by the roadside, concealed behind bushes or trees, and then appeared suddenly on the road, running. These are the most dangerous situations for both the chimpanzees and road users, as described in *Table III*.

Contrary to prediction (4), road users were less cautious when faced with a crossing of a larger (sub)group of chimpanzees. Road users may want to get away as quickly as possible and not slow down for fear that the group may attack them or jump on the car. Therefore, they show no interest in the chimpanzees, and their caution is reduced because they are in a hurry.

As expected regarding the effect of interactions between road users and field assistants, we found that road users exhibited more cautious behaviours and more interest in the chimpanzees when they engaged with a field assistant (whether for a conversation about the chimpanzees or when receiving instructions from the assistant to slow down or proceed). The presence of field assistants may make people feel safer and more inclined to show interest in the chimpanzees. Besides, their presence allows some locals the opportunity to see the chimpanzees at a closer distance than they would if the field assistants were not present. Additional studies would be necessary to determine the influence of field assistant presence on the confidence level (and consequently, recklessness) of road users. In fact, the mere presence of assistants alongside the chimpanzees, without any

intervention on their part, could instil a sense of security in road users. These findings also demonstrate that road users are responsive to the expertise and interventions of external agents. Installing traffic controls along this, and other segments of road crossed by chimpanzees, would thus represent an effective approach to mitigating the risks of vehicle collisions or sudden close encounters with chimpanzees.

Contrary to our expectation (6), we did not observe any difference in drivers' reactions between the two crossing zones, despite the presence of two speed humps in zone A that necessitated slower vehicle speeds. This outcome can be attributed to the limited visibility surrounding zone A due to the dense vegetation coverage on both sides, which meant chimpanzees at the roadside were often concealed from road-users. This factor could indeed introduce bias to our analysis, as drivers may face challenges in anticipating the chimpanzees' crossings due to their reduced capability of spotting them at the side of the road.

Finally, we observed seven near-collisions involving chimpanzees and vehicles in our dataset, highlighting the dangers of the road and its users to the chimpanzees. Besides, the descriptions of these situations align with our statistical results. The riskiest situations are primarily related to poor visibility. In each scenario, we consistently encounter factors such as road bends, slopes or dense vegetation covering the sides of the road that affect drivers' visibility, or chimpanzees travelling individually or in small, less detectable groups. The unpredictable behaviour of chimpanzees, mainly mature males, is also a secondary factor. Indeed, after waiting by the roadside for several minutes, chimpanzees may suddenly emerge onto the road, even when it is busy. In three cases, the reckless driving of motorcyclists - possibly ignoring the presence of chimpanzee(s) on the road or hurrying to get past them - seemed to be the main factor in near-collisions.

Pedestrians and cyclists were more frequently in close proximity with chimpanzees on the road (31%) compared to the average proportions of vehicles and vulnerable road users in all the videos, regardless of their proximity to the chimpanzees (22%). This indicates that chimpanzees are more inclined to cross in front of vulnerable road users than in front of vehicles. Additionally, we recorded even more motorcycles than larger vehicles when chimpanzees crossed the road close to road users (71%) in comparison to the average proportion (63%). Therefore, our findings suggest that larger motor vehicles, especially cars and trucks, are the road users that chimpanzees are most likely to avoid. The recklessness of some motorcyclists is therefore a significant risk factor for collisions, since chimpanzees are more likely to cross near motorcycles than larger motorised vehicles.

Taken together, these results allow us to formulate recommendations for all existing and future roads in chimpanzee habitats. First, our results emphasise the necessity of installing effective

speed humps in low-visibility areas to reduce the risk of collisions between vehicles and chimpanzees (as well as other wildlife and vulnerable road users). Visibility could also be enhanced by clearing the sides of the road (e.g. Rea 2003; Milton *et al.* 2015) in zones with dense vegetation cover, allowing drivers to better anticipate wildlife crossings. This might seem contradictory to the conservation of the forested areas, but it serves the purpose of improved safety. Ideally, compensatory habitats should be recreated away from roads (Milton *et al.* 2015). Nevertheless, in the case of chimpanzees, this measure might inhibit some chimpanzees from crossing a road, as they would not be able to hide by the road and take their time deciding when to cross (Tellier *et al.*, in prep). Applied to females especially, this would limit ranging and migration during adolescence. Another solution would be to build underground passages or large vegetated overpasses in the area (e.g. Huijser & McGowen 2010; Plumptre *et al.* 2010; Sawaya *et al.* 2013; Smith *et al.* 2015; Huijser *et al.* 2016) where chimpanzees cross most frequently, but this would require much more substantial financial resources and there is no guarantee chimpanzees would use them. Trials need to be undertaken in areas such as Bulindi where chimpanzees habitually cross roads to see whether underpasses or bridges would be effective. Furthermore, installing signs warning of the presence of chimpanzees in the area and traffic controls would be beneficial, especially for non-local road users. However, we note that signs drawing attention to the presence of chimpanzees along roads traversed by tour companies, such as the Hoima-Masindi road, could result in increased instances of tourist vehicles stopping on the road potentially leading to tourists trespassing on private land in an attempt to 'track' chimpanzees, as has occurred at Bulindi (pers. observations).

In landscapes where humans and chimpanzees coexist, such as Bulindi, conducting awareness campaigns among the local population about chimpanzee behaviour when crossing the road would also contribute to safer interactions. It is necessary to inform residents, particularly, that chimpanzees tend to cross in groups, one after the other (Cibot *et al.* 2015a; Tellier *et al.*, in prep). Road users must therefore expect to see others bursting onto the road, even if they only see one individual at first. They should also know that chimpanzees can become accustomed to the risks posed by roads and exhibit little caution when crossing them (Tellier *et al.*, in prep). Even though we could not analyse their behaviour specifically, children should not be allowed to travel alone on the roads used by chimpanzees, given their potential vulnerability to aggression from these great apes (Hockings *et al.* 2010; McLennan & Hill 2010; McLennan & Hockings 2016). Emphasising safety awareness for motorcyclists is also crucial, as they should exercise increased caution while riding on road sections where chimpanzees are known to cross given that chimpanzees appear more willing to cross in front of motorcycles compared to cars or trucks. Additionally, as with other primates, road users should be warned about the risks of feeding chimpanzees. Even though we observed only one occurrence of this kind of behaviour in our study, we recognise it as a risk in tourist areas and

in human-wildlife cohabitation zones. For instance, in the Ugandan Sebitoli Park, olive baboons (*Papio anubis*) developed the habit of feeding on anthropogenic food remains on the road and started to assault people directly in their vehicles to retrieve food (Maille *et al.* 2017; see other examples of road-provisioned primates: e.g. Drews 1995; Pragatheesh 2011). Given their behavioural flexibility and their propensity to eat cultivated foods, such interactions could potentially occur with chimpanzees – particularly habituated populations such as those at Bulindi - posing numerous risks such as aggression, pathogen transmission, or traffic accidents. Broadcasting radio awareness programs would help reach a wider audience, including foreign workers and tourists.

Finally, chimpanzees are generally considered an excellent flagship and umbrella species for conservation (Plumptre *et al.* 2010; Albert *et al.* 2018; but see Sun *et al.* 2022 for opposite pattern in a Rwandan park). They are not the only wild animals crossing the busy road in Bulindi: for example, colobus monkeys (*Colobus guereza*), vervets (*Chlorocebus tantalus*), snakes and even a pangolin (*Manis sp.*) have been found dead on this road (pers. observations). At Sebitoli in Kibale National Park (ca. 200 km southwest of Bulindi), the road that traverses the chimpanzee home range is used by various species of reptiles, amphibians, birds, and mammals (Cibot *et al.* 2015a). Consequently, implementing protective measures for chimpanzees would likely have a positive impact on the preservation of numerous other species.

III. DISCUSSION GÉNÉRALE

1) Adaptations comportementales des chimpanzés au cours des traversées de route

a) Impact de la route et de ses usagers sur les comportements du Chimpanzé

i) Evaluation du risque par les chimpanzés

Les traversées de route sont des événements hautement risqués pour les chimpanzés, notamment en raison du risque de mort par collision avec un véhicule (McLennan & Asiimwe 2016 ; Krief *et al.* 2020b), ou de rencontre hostile avec un piéton (McLennan 2008). Ce risque dépend de plusieurs facteurs, comme l'intensité du trafic (motorisé ou non), la vitesse des véhicules, la largeur de la route ou encore, la présence de virages ou de pentes masquant la visibilité des véhicules qui arrivent. Nous avons émis l'hypothèse, en (1), que les chimpanzés étaient capables d'adapter leur comportement en fonction du niveau de risque associé à la traversée.

Dans un premier temps, les résultats de l'Article [1] montrent que, contrairement à ce que nous avons supposé, les chimpanzés de Bulindi traversent la route pendant leurs heures d'activité, indifféremment de l'intensité du trafic. De plus, ils n'attendent pas plus longtemps avant de traverser lorsque le trafic est plus élevé. Notons que notre estimation de l'intensité du trafic était en partie biaisée, puisque (i) nous avons utilisé des moyennes faites sur des courtes durées (durée moyenne de 2 minutes, entre 14 secondes et 16 minutes), (ii) nous avons sûrement manqué des usagers de la route qui étaient hors champ de la caméra, bien que visibles par les chimpanzés, et (iii) les vidéos démarraient généralement juste avant le début de la traversée tandis que les chimpanzés attendaient parfois longtemps que le trafic diminue avant de s'approcher de la route. L'idéal aurait été d'évaluer le trafic routier en temps réel sur les heures d'activité des chimpanzés tout au long de notre période d'étude en installant des capteurs, ou de le faire au moins sur plusieurs semaines grâce à une personne sur le terrain, afin de comparer les valeurs à celles que nous avons calculées. Ces premiers résultats suggèrent malgré tout que ni le trafic motorisé ni le trafic non-motorisé n'ont d'influence sur leur décision de traverser la route.

Toutefois, les chimpanzés adaptent effectivement leur comportement en traversant la route plus rapidement lorsque le nombre de véhicules, de piétons ou de cyclistes est plus élevé. Un grand nombre de véhicules par minute est néanmoins corrélé à une diminution des comportements de prudence chez les chimpanzés (i.e. principalement des contrôles du trafic routier). L'intensité du trafic non-motorisé n'a pas d'effet. Même si nous avons sûrement manqué certaines occurrences de

ces comportements lorsque les chimpanzés étaient dissimulés sur le bord de la route, il est probable que les chimpanzés n'aient simplement pas le temps de contrôler le trafic lorsqu'ils accélèrent pour traverser entre deux véhicules. Chez les humains, espèce la plus étudiée en matière de comportement de traversée de route, l'impatience influence fortement leur niveau de prudence. Plus le trafic est dense et plus les véhicules roulent vite, plus les humains ont tendance à attendre, et plus ils sont enclins à prendre des risques pour traverser (Hamed 2001 ; Simpson *et al.* 2003 ; mais voir aussi, à l'inverse, Lobjois *et al.* 2013).

Deuxièmement, contrairement à notre hypothèse, les chimpanzés de Bulindi n'attendent pas plus longtemps avant de traverser ni ne modifient leur manière de traverser la route dans la zone la plus à risque (zone B). Néanmoins, ils traversent significativement plus souvent en zone A. Cette portion de la route présente une meilleure visibilité, des vitesses de trafic plus faibles et un couvert végétal plus dense sur les bords de la route qu'en zone B. Nous suggérons donc que les chimpanzés choisissent de traverser sur des portions de route plus sûres, contrairement aux chimpanzés de Sebitoli (Cibot *et al.* 2015a). Cette différence de fréquentation pourrait également s'expliquer par la distribution du couvert végétal au sein de ces deux zones. En effet, pour rejoindre la partie de leur domaine vital qui se trouve en zone B, les chimpanzés peuvent soit parcourir des grandes étendues agricoles puis traverser directement la route en zone B (trajet représenté par des flèches en trait plein sur la *Figure 22*), soit passer par les parcelles de forêt au sud-est pour éviter de s'exposer à la présence humaine, traverser en zone A, et rejoindre la zone B (trajet en pointillés sur la *Figure 22*). Ainsi, il est nécessaire d'étudier les trajets quotidiens des chimpanzés de Bulindi pour préciser l'influence de leur perception du risque de la route sur leurs modalités de traversée. Il serait pertinent de les mettre en lien avec la présence de sources de nourriture comme les arbres fruitiers. Les chimpanzés possèdent effectivement une mémoire spatiale précise leur permettant de se souvenir de l'emplacement de nombreuses ressources (Normand *et al.* 2009). Une étude comparative de la fréquentation des deux zones au fil des saisons serait intéressante car les trajets quotidiens des chimpanzés sont principalement gouvernés par les périodes de fructification des différents arbres de leur territoire (Doran 1997 ; Tweheyo & Lye 2005 ; McLennan 2013).

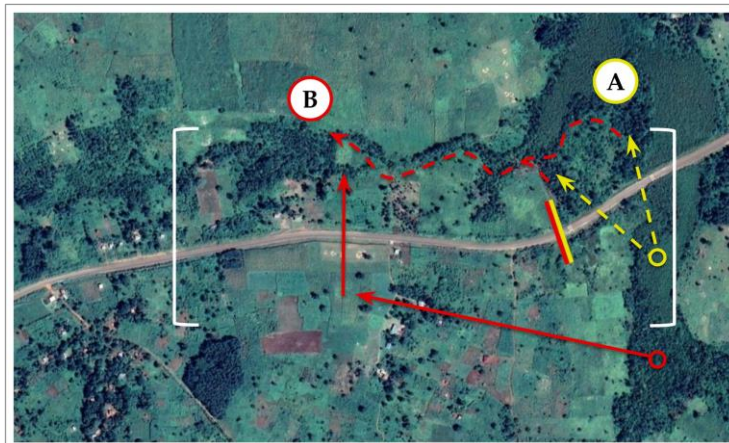


Figure 22 : Représentation schématique des itinéraires potentiellement pris par les chimpanzés de Bulindi pour atteindre la partie nord de la zone B de la route de Hoima-Masindi, en partant de la parcelle de forêt au sud-est (carte adaptée de Google Earth™, réalisée par Marie Tellier). La portion de route où les chimpanzés sont observés en train de traverser est encadrée par des crochets blancs.

En résumé, malgré l'augmentation du danger représenté par la route suite à son élargissement et à son bitumage quelques mois avant le début de notre étude, les chimpanzés de Bulindi font preuve de moins de vigilance (définie dans notre étude par une faible fréquence de traversée de route, une longue attente avant de traverser, une allure de traversée rapide et de nombreux comportements de prudence) que les individus étudiés à Bossou, par exemple, qui se montraient plus anxieux et hésitaient davantage avant de traverser, en particulier sur la route la plus dangereuse (Hockings 2011). Ils perçoivent néanmoins le risque des traversées, puisqu'ils sont capables d'adapter leur allure en fonction de la fréquentation de la route, et de choisir des endroits plus sûrs pour traverser.

ii) *Attitude des usagers de la route envers les chimpanzés*

Pour les chimpanzés, le risque encouru en traversant une route dépend aussi fortement de la manière dont réagissent les usagers de la route à leur présence. En observant les réactions comportementales des différents usagers de la route face aux traversées de chimpanzés, j'ai pu mettre en évidence des facteurs qui influencent leur attitude, et donc leur niveau de dangerosité sur la route, vis-à-vis des chimpanzés (**Article [2]**).

En premier lieu, les usagers de la route sont influencés par la visibilité qu'ils ont des chimpanzés. Comme attendu, ils se montrent plus prudents et plus curieux envers les chimpanzés lorsque ces derniers sont visibles au milieu de la route que lorsqu'ils se trouvent sur le bord de la route. Par ailleurs, les situations les plus risquées que nous avons décrites sont presque

systématiquement en lien avec un manque de visibilité pour les conducteurs, qu'il s'agisse de la configuration de la route (virage ou pente), du couvert végétal qui borde la route, ou de situations impliquant des petits groupes de chimpanzés, moins visibles. Cependant, en incohérence avec notre hypothèse, nos résultats montrent que, de manière générale, les usagers de la route se montrent moins prudents lorsqu'ils font face à des grands groupes de chimpanzés qu'à des plus petits groupes, et aucune différence n'est observée dans l'intérêt porté aux chimpanzés. Peut-être que la peur suscitée par les rencontres de grands groupes de chimpanzés incitent les usagers de la route à s'éloigner au plus vite et à ne pas ralentir de peur que le groupe attaque ou ne saute dans le véhicule. Leur prudence est donc diminuée parce qu'ils cherchent à se dépêcher. Enfin, les comportements des usagers de la route sont similaires entre les deux zones de traversée, malgré la présence de deux ralentisseurs dans la zone A. Ces ralentisseurs auraient pu permettre notamment aux conducteurs d'anticiper davantage et de se montrer plus prudents et plus curieux. En zone A, la visibilité est néanmoins limitée par une végétation dense, ce qui pourrait expliquer cette absence de différence puisque, même s'ils roulent plus lentement, les conducteurs peuvent avoir des difficultés à repérer les chimpanzés sur le bord de la route et à anticiper leurs traversées.

La vulnérabilité individuelle des usagers de la route influence également leur comportement. Conformément à notre hypothèse (1'), les usagers qui sont les plus vulnérables devant les chimpanzés (piétons et cyclistes) font preuve de plus de prudence que les conducteurs. On peut également imaginer que cette différence de comportement a un lien avec leur familiarité avec les chimpanzés : les piétons et cyclistes sont des résidents locaux de la zone d'étude qui connaissent les chimpanzés et leur potentielle agressivité (McLennan & Hill 2010, 2012). Spécifiquement, pendant notre période d'étude, onze attaques d'enfants par des chimpanzés ont été enregistrées à Bulindi. Aucun incident n'a été mortel, mais trois agressions ont été à l'origine de blessures graves qui ont nécessité des soins intensifs, vraisemblablement infligées par les doigts et les ongles des chimpanzés (McLennan, comm. pers.). Plusieurs études dans différents sites de recherche évoquent des attaques de chimpanzés sur les humains, en particulier dans des zones où les densités de population humaine sont élevées et où chimpanzés et humains partagent le même espace, voire les mêmes ressources (Goodall 1986 ; Wrangham *et al.* 2000 ; Reynolds *et al.* 2005 ; McLennan 2008 ; Hockings *et al.* 2010). Bien que les attaques physiques demeurent rares, les populations locales peuvent développer une crainte des chimpanzés et les considérer comme une menace pour leur sécurité personnelle (McLennan & Hill 2012 ; Hockings *et al.* 2010). Au contraire, les conducteurs qui empruntent cette route, notamment les conducteurs de voitures ou de camions, sont probablement majoritairement des personnes non-locales qui n'ont jamais ou rarement rencontré de chimpanzés, comme des travailleurs du secteur pétrolier ou des touristes (McLennan & Hill 2010, 2012). En effet, la route de Hoima-Masindi appartient à un axe routier majeur de 238 kilomètres de long qui traverse tout

l'Ouganda de l'ouest et assure la connexion de cette région avec des pays voisins comme le Rwanda, la RDC ou le Soudan (*African Development Bank* 2012). Les conducteurs qui empruntent cette route sont donc susceptibles d'avoir parcouru de grandes distances et de ne pas habiter dans la zone d'étude. Par conséquent, ils sont potentiellement moins sensibilisés aux risques représentés par les chimpanzés, voire ignorent leur présence dans la zone (un panneau signalant la présence de chimpanzés a été mis en place au milieu de notre période d'étude, en août 2020, mais a été renversé puis a disparu au bout de trois mois ; *Figure 23*). Dans cette logique, nous pourrions également nous attendre à ce que les non-locaux soient plus curieux que les résidents de la zone d'étude. Les cas d'utilisateurs de la route cherchant à filmer les chimpanzés sont d'ailleurs en grande majorité (88 %) des conducteurs ou des passagers de véhicules. Or, dans l'ensemble, les piétons et les cyclistes montrent davantage d'intérêt envers les chimpanzés que les conducteurs. Ce résultat pourrait s'expliquer par le simple fait que les usagers vulnérables ont plus de temps pour observer les chimpanzés puisqu'ils se déplacent moins vite.



Figure 23 : Panneau de limitation de vitesse signalant la présence de chimpanzés sur la route de Hoima-Masindi (source : © BCCP). Ce panneau a été en place pendant seulement trois mois au cours de notre période d'étude de 38 mois.

Le fait d'interagir avec les assistants de terrain pousse également tous les usagers de la route à se montrer plus prudents et plus curieux envers les chimpanzés. Cette observation suggère, d'une part, que les usagers sont sensibles à la présence d'agents sur la route, et d'autre part, que le simple fait d'apercevoir des agents de la conservation sur le bord de la route influence probablement leur comportement, soit en conférant aux usagers de la route un sentiment de sécurité, soit en accentuant leur prudence. La présence d'agents extérieurs et la sensibilisation des usagers de la route contribueraient donc potentiellement à améliorer la sécurité le long de la route. Des études supplémentaires seraient nécessaires pour préciser l'impact de la présence des assistants de terrain sur le comportement des usagers de la route.

Enfin, les chimpanzés sont plus enclins à traverser près de piétons que de véhicules, probablement parce qu'ils perçoivent les usagers de la route vulnérables comme moins dangereux que les véhicules. Les populations locales doivent donc être sensibilisées sur les risques potentiels des interactions humains-chimpanzés sur la route. D'après nos observations, bien que les piétons et les cyclistes soient plus prudents que les conducteurs de véhicules, les femmes et les enfants n'adoptent pas un comportement plus prudent que les hommes. Or, les attaques de chimpanzés dans la région concernent ces catégories d'individus (McLennan & Hill 2010, 2012). Si nous avons comptabilisé autant d'hommes que de femmes et d'enfants impliqués dans des situations de proximité des chimpanzés (ca. moins de 50 mètres), il se peut toutefois que les femmes et les enfants maintiennent de plus grandes distances avec les chimpanzés dans la marge de ces 50 mètres. Cependant, étant donné que l'évaluation des distances repose sur des estimations faites sur des vidéos, et non sur des mesures précises sur le terrain, cette hypothèse ne peut pas être vérifiée avec précision. Similairement, j'ai envisagé de comparer le nombre de piétons dans chaque catégorie qui étaient qualifiés de "proches" des chimpanzés avec le nombre de piétons qui étaient plus éloignés afin de déterminer si les femmes et les enfants avaient effectivement tendance à garder une plus grande distance, mais la catégorisation des piétons lointains n'était pas envisageable avec notre matériel vidéo. Il aurait été utile d'avoir accès à des distances précises pour chaque enregistrement, mais cela aurait nécessité davantage de ressources et de personnel sur le terrain. Mener des enquêtes auprès des résidents de la zone d'étude afin de mieux connaître leur perception des chimpanzés lorsqu'ils les rencontrent sur la route et leur niveau de connaissance sur les risques liés à ces interactions permettrait de mieux comprendre le comportement des usagers de la route. Les résultats de ces enquêtes seraient utiles pour cibler efficacement les programmes de sensibilisation à mettre en place (Krief & Krief 2014). Les acteurs de la conservation pourraient utiliser des questionnaires similaires à ceux utilisés dans les études préliminaires à l'habituation des grands singes dans des zones protégées, dans le but de développer l'écotourisme (Meijaard *et al.* 2011 ; un exemple est fourni en *Annexe 7*).

Avec un jeu de données plus conséquent, il serait intéressant d'étudier l'influence de l'âge sur le comportement des piétons en comparant les enfants et les adultes. De même, avec davantage de données, nous pourrions explorer l'effet du groupe sur le comportement des piétons, qui pourraient se sentir moins vulnérables en groupe et agir moins prudemment que les piétons voyageant seuls (Stoner 1961). Par ailleurs, bien que nous n'ayons pas observé de différence de comportement entre les motocyclistes et les conducteurs de plus grands véhicules, ce sont les voitures et les camions que les chimpanzés évitent le plus, probablement parce qu'ils sont plus impressionnants et qu'ils sont capables de percevoir le danger représenté par ces véhicules. Les

situations dans lesquelles les motocyclistes se montrent imprudents sont donc d'autant plus risquées que les chimpanzés ont tendance à traverser plus fréquemment devant eux.

Afin de limiter l'impact de la route et de ses usagers sur les populations de chimpanzés qui y sont confrontés, il faudrait donc prévoir de sensibiliser les différentes catégories d'usagers de la route aux risques liés aux traversées de chimpanzés et aux comportements à adopter dans ce genre de situations. Il faudrait également mettre en place des mesures permettant d'améliorer la visibilité offerte aux conducteurs et de limiter leur vitesse (cf. III.2-b).

b) Influence de la structure sociale du groupe

Lorsqu'ils traversent la route, les chimpanzés de Bulindi adoptent parfois la même stratégie que celle observée chez les babouins olives en Éthiopie (Aldrich-Blake *et al.* 1971) ou les chimpanzés de Sebitoli (Cibot *et al.* 2015a) en se divisant en plusieurs petits sous-groupes. Cette adaptation semble être une manière de renforcer la protection du groupe et de réduire le risque de collisions lorsqu'ils sont confrontés à des véhicules circulant à grande vitesse. Elle a été observée sur près d'un tiers des traversées (33 %). Or, nous avons vu que les usagers de la route, et notamment les conducteurs, sont moins prudents, et donc plus dangereux pour les chimpanzés, lorsqu'ils font face à des traversées de petits groupes. Il est donc nécessaire de les sensibiliser à ce sujet, et au fait que si un usager de la route aperçoit un chimpanzé traverser, il doit ralentir voire s'arrêter car d'autres individus suivront très probablement.

A Bulindi, les groupes formés au cours des traversées de route sont cependant moins divisés que ceux observés dans la communauté de Sebitoli (1,5 sous-groupes par traversée chacun composés de 5,1 individus à Bulindi contre 2,7 sous-groupes par traversée composés de 2,1 individus à Sebitoli). Ce résultat n'est pas surprenant, étant donné que la communauté de Bulindi est particulièrement cohésive sur le plan social (Satsias *et al.* 2022), comme la majorité des petites communautés de chimpanzés (Lehmann & Boesch 2004).

Conformément à notre hypothèse (2), la taille et la composition de ces groupes de traversée ont une influence sur le comportement des chimpanzés. Les chimpanzés attendent plus longtemps avant de traverser lorsqu'ils traversent en grands groupes, comme les chimpanzés de Bossou (Hockings 2011). En outre, plus la proportion d'individus vulnérables (i.e. immatures, femelles portant un dépendant et individus blessés) dans un groupe est grande, plus les chimpanzés font preuve de prudence (i.e. comportements de contrôles du trafic, de repli, d'évitement). Cependant, les chimpanzés de Bulindi ne semblent pas se sentir davantage vulnérables en petits groupes qu'en grands groupes, car la structure sociale du groupe n'a d'influence ni sur leur allure de traversée ni

sur le nombre de comportements de prudence. La présence d'assistants de terrain avec lesquels ils sont familiers leur confère peut-être un sentiment de sécurité (les chimpanzés de Bulindi sont habitués complètement aux chercheurs depuis 2015 ; McLennan *et al.* 2019). Leur longue expérience des traversées de route (McLennan 2008, 2013) pourrait également expliquer ce manque de prudence : les chimpanzés de Bulindi se sont peut-être "habitués" au danger représenté par la route et ses usagers, comme ils se sont habitués à la présence de chercheurs.

c) Influence de l'âge et du sexe

Nous avions prédit dans l'hypothèse (3) que les adaptations comportementales des chimpanzés différaient selon la classe d'âge-sexe de l'individu. Dans un premier temps, j'ai étudié l'ordre de progression et les stratégies de coopération des groupes de chimpanzés au cours des traversées de route. Comme attendu, les chimpanzés immatures occupent majoritairement les places les plus protégées, au centre du groupe. A l'inverse, les mâles matures occupent souvent les positions les plus exposées, à l'avant et à l'arrière du groupe, mais indifféremment des femelles matures. Les mâles matures sont les chimpanzés qui présentent le plus de comportements de protection et de coopération, comme des gestes de réconfort ou des comportements d'attente envers des individus plus vulnérables. Comme décrit à Bossou et à Sebitoli, nous suggérons donc que les chimpanzés de Bulindi sont capables de s'organiser et de coopérer pour protéger les individus plus vulnérables, les immatures en particulier, au cours de situations risquées comme les traversées de route. Notons néanmoins que les mères chimpanzés n'attendent pas toujours leurs dépendants pour traverser, et que les immatures traversent parfois dans des groupes sans leur mère.

Je me suis ensuite penchée sur la vigilance manifestée par les différentes catégories d'individus. En accord avec notre hypothèse, les mâles matures traversent plus fréquemment que les femelles et les immatures. Le suivi journalier des chimpanzés par les assistants de terrain aurait pu constituer un biais à cette étude, puisqu'il est souvent plus facile de localiser et de suivre un groupe comprenant des mâles, plus bruyants (Goodall 1986 ; Clark 1993), qu'un petit groupe familial composé d'une mère et de ses dépendants. Nous estimons néanmoins que ce biais est négligeable et que notre échantillon de vidéos est représentatif des mouvements de la communauté de Bulindi, puisqu'il s'agit d'une communauté très cohésive (Satsias *et al.* 2022) : quand un chercheur suit un groupe de chimpanzés, il suit déjà une majeure partie de la communauté. Nos résultats reflètent donc une différence de comportement entre les mâles, qui ont tendance à prendre davantage de risques, et les femelles et les immatures, qui cherchent probablement à éviter la route. De manière générale, les mâles matures sont effectivement plus enclins à se confronter au risque que les femelles (Bertolani & Boesch 2008 ; Gilby *et al.* 2017 ; Haux *et al.* 2023), notamment dans des zones fortement

anthropisées comme celle de Bulindi, où ils s'exposent plus fréquemment à la présence humaine que les femelles (Hockings 2007 ; McLennan & Hill 2010 ; Satsias *et al.* 2022).

Au regard de ces résultats, se pose la question de l'impact des routes sur la dispersion des femelles à l'adolescence (Cibot *et al.* 2015a ; McCarthy *et al.* 2018). En effet, les sociétés de chimpanzés sont philopatriques ; les femelles quittent donc généralement leur communauté à l'adolescence pour rejoindre une communauté voisine (Goodall 1986 ; Boesch & Boesch-Achermann 2000 ; Nishida *et al.* 2003). Or, les femelles migrantes confrontées à une route passante comme celle de Hoima-Masindi pourraient hésiter à la traverser et rester dans leur communauté natale, augmentant le risque de consanguinité. Depuis le début des recherches à Bulindi en 2012, soit en plus de dix ans, seules deux nouvelles femelles ont migré dans la communauté (McLennan & Cibot, comm. pers.). D'autres communautés présentent des fréquences d'immigration plus de deux fois supérieures : par exemple, on comptabilise huit femelles immigrantes entre 1967 et 1977 dans une communauté d'environ 25 individus à Mahale, en Tanzanie (Nishida *et al.* 1985), et cinq dans celle de Kanyawara en Ouganda, composée d'environ 50 individus, entre 1996 et 2006 (Kahlenberg *et al.* 2008). De plus, à Bulindi, une femelle de la communauté n'est partie qu'à l'âge adulte, après avoir donné naissance à son premier petit, à 16 ans. Cependant, ces migrations se sont faites après la rénovation de la route, alors qu'elle représente un plus grand danger pour les chimpanzés. Des études sur plusieurs années des schémas de migration des femelles chimpanzés à travers le couloir forestier de Bugondo-Bugoma sont nécessaires pour explorer l'influence de la présence de routes sur la dispersion des femelles des populations de chimpanzés.

Si les fréquences de traversée de route diffèrent entre les classes d'âge-sexe, il n'y a aucune différence dans les temps d'attente avant de traverser. De plus, contrairement à notre hypothèse, ce sont les mâles matures qui présentent le plus de comportements de prudence, notamment de contrôles du trafic routier. Néanmoins, ils ne présentent aucun signe d'anxiété, comme du grattage (Aureli & de Waal 1997 ; Hockings *et al.* 2007) ou de la bipédie (Pierce 2009 ; Krief *et al.* 2014), lorsqu'ils surveillent le trafic. Ce résultat ne témoigne donc pas d'un sentiment de plus grande vulnérabilité. Au contraire, nous suggérons que les mâles sont plus enclins à se rendre visibles aux usagers de la route, et donc davantage susceptibles d'être enregistrés en train de contrôler le trafic. Cette différence pourrait également être due au comportement typique des mâles, qui ont l'habitude de patrouiller aux abords de leurs territoires et de surveiller le reste du groupe (Goodall 1986 ; Mitani & Watts 2005 ; Kutsukake 2006 ; Bates & Byrne 2009). Chez certains primates, comme les singes samango (*Cercopithecus albogularis*), l'âge et le sexe n'ont aucun impact sur le niveau de prudence des individus (i.e. surveillance de l'environnement) lorsqu'ils traversent un pont suspendu au-dessus d'une route (Linden *et al.* 2020), tandis que chez d'autres, comme les babouins, les mâles matures contrôlent le trafic avant de traverser la route (Rowell 1969), à l'instar des chimpanzés de Bulindi.

Notons que le comportement de contrôle du trafic routier que nous observons peut parfois simplement refléter de la curiosité plutôt que de la prudence.

Enfin, comme attendu, les immatures traversent la route plus rapidement que les autres, tandis que les mâles matures traversent souvent en marchant, voire s'arrêtent au milieu de la route sans montrer aucun signe d'anxiété. Les mâles sont également capables de rester longtemps sur le bord de la route, exposés à la vue des usagers de la route, malgré un trafic dense. Ce genre de comportement imprudent n'avait encore jamais été décrit chez les grands singes, sinon chez les babouins de Sebitoli (Maille *et al.* 2017), et suggère que les chimpanzés de Bulindi ne perçoivent pas ces traversées de route comme des situations à haut risque. Par ailleurs, la différence de comportement est particulièrement frappante avec les traversées de route décrites chez les bonobos par Druelle *et al.* (2020). Pour traverser un chemin de terre, tous les individus du groupe décrit, mâles inclus, couraient voire sautaient d'arbre en arbre pour éviter de se déplacer au sol lorsqu'un cycliste passait, malgré le faible risque représenté par la traversée. Selon notre étude, les immatures, qui traversent généralement plus vite que les individus matures et qui sont moins prudents, pourraient donc être ceux qui sont les plus susceptibles d'entrer en collision avec un véhicule. Les femelles, quant à elles, sont intermédiaires en termes d'allure de traversée et en termes de comportements de prudence. Contrairement à notre prédiction et à ce qui est décrit dans d'autres situations risquées comme lorsqu'elles s'alimentent dans des zones cultivées (Hockings 2007 ; Wallage & Hill 2012), les femelles ne sont pas plus vigilantes lorsqu'elles portent un dépendant avec elles. Cependant, comme attendu, le statut reproducteur des femelles a un impact sur leur comportement. Ce paramètre n'a pourtant jamais été pris en compte dans les précédentes études sur les traversées de route de chimpanzés. Lorsqu'elles sont en oestrus, les femelles tendent à se comporter de la même manière que les mâles, en traversant plus lentement et en fréquentant davantage la zone de la route la plus risquée. Cette observation est cohérente avec le fait que les femelles passent davantage de temps avec les mâles lorsqu'elles sont en oestrus (périodes de copulations).

Dans cet environnement sur-anthropisé, les chimpanzés semblent s'être adaptés en s'habituant au risque que représentent la route et ses usagers, et en réduisant leur vigilance, malgré le fait que la route ait été élargie et bitumée juste avant le début de notre étude. Avant sa rénovation, les chimpanzés ont traversé cette route pendant plusieurs générations. Leur manque de vigilance est donc probablement dû à leur longue exposition aux humains, qu'ils rencontrent quotidiennement, et à leur familiarité avec les véhicules qui empruntent cette route. Cette notion d'habituation au risque avait été évoquée par Hockings (2011), qui suggérait que la raison pour laquelle les chimpanzés attendaient moins longtemps avant de traverser la route, plusieurs mois après son élargissement, était qu'ils s'étaient habitués à ce nouveau risque. Or, depuis sa rénovation en 2018, la route de Hoima-Masindi est davantage fréquentée et les véhicules circulent à des vitesses plus

élevées (McLennan, comm. pers.). Bien que nous n'ayons observé aucune collision entre un véhicule et un chimpanzé au cours de notre étude, nous avons enregistré au moins sept situations particulièrement dangereuses, au cours desquelles un chimpanzé aurait pu être percuté. Le risque représenté par les traversées de route demeure donc considérable pour les chimpanzés. La sensibilisation des usagers de la route et la mise en place de mesures d'aménagement des routes dans les zones connues de cohabitation humains-chimpanzés, mais aussi dans les aires protégées traversées par des routes, doivent donc devenir une priorité auprès des autorités locales et régionales, afin de limiter leur impact sur les populations de chimpanzés restantes.

d) Autres perspectives de recherche

De nombreuses perspectives de recherche sont envisageables à la lumière de notre étude, en plus de celles précédemment citées.

Premièrement, je ne peux qu'encourager la poursuite de ce travail sur le site de Bulindi. Poursuivre ce protocole pour analyser l'évolution des comportements des chimpanzés de Bulindi au cours de ces prochaines années serait l'occasion d'objectiver, sur le long terme, l'impact de cette route passante sur la survie des chimpanzés et sur leur cohabitation avec les humains.

De plus, cela serait l'occasion d'étudier la transmission culturelle de ces comportements de traversée de route aux plus jeunes. Au cours de notre période d'étude, nous n'avons pas observé de changement de classe d'âge telle que définie dans nos analyses (d'individu immature à mature). Nous avons fait le choix de regrouper les sub-adultes tardifs avec les adultes, d'une part, pour simplifier les modèles statistiques, et d'autre part, car les sub-adultes tardifs tendent à se comporter de la même manière que les adultes et à occuper une place importante dans la communauté (Satsias *et al.* 2022). Il serait donc intéressant d'étudier la transmission culturelle de ces comportements, autrement dit, la manière dont les juvéniles (immatures), mais aussi les enfants, copient et apprennent des comportements de leurs congénères matures (Biro *et al.* 2003 ; Horner *et al.* 2010 ; Masi *et al.* 2012) dans ce contexte de traversées de route. Cette notion de transmission culturelle pourrait également s'appliquer aux femelles chimpanzés immigrées d'autres communautés qui sont moins familières avec ces situations risquées. Au cours de l'étude, nous avons eu l'opportunité d'observer l'arrivée d'une nouvelle femelle dans la communauté de Bulindi (Kaije, intégrée à la communauté en janvier 2020). Kaije faisait partie des femelles dont le comportement se rapprochait le plus des mâles matures, ce qui peut s'expliquer par sa personnalité et, selon notre étude, par ses nombreuses périodes d'oestrus. Il serait néanmoins intéressant d'étudier l'évolution de son comportement au cours des traversées de route, maintenant qu'elle est complètement intégrée à la

communauté et qu'elle a des petits, et d'étudier le comportement d'autres nouvelles femelles, en s'affranchissant de l'influence de leur statut sexuel. Comprendre ces dynamiques culturelles pourrait nous éclairer sur l'évolution des comportements de traversée de route au fil du temps.

Dans un second temps, mettre en place un protocole similaire dans d'autres sites d'étude permettrait de mettre en perspective nos résultats et d'avoir une compréhension plus large des comportements de traversée de route des chimpanzés. Cette démarche servirait aussi à adapter à chaque site les recommandations pour réduire l'impact de la route et de ses usagers. Pour améliorer la méthodologie et palier aux principaux biais de notre étude, des notes complémentaires pourraient être prises en parallèle des enregistrements vidéo, comme les temps d'attente des chimpanzés - étant donné que les chimpanzés ne sont pas toujours visibles sur le bord de la route dans les vidéos - ainsi que les interactions des usagers de la route avec les assistants de terrain, qui ne sont pas toujours visibles lorsque les assistants sont placés derrière la caméra. Une évaluation plus précise de l'intensité du trafic motorisé et non-motorisé au cours de la journée ainsi qu'une estimation de la vitesse des véhicules seraient également intéressantes à ajouter à ce protocole pour mieux évaluer l'impact du trafic sur la fréquence de traversée des chimpanzés. Par ailleurs, une attention particulière doit être portée aux mesures des distances chimpanzés-usagers de la route. Afin de réduire les biais potentiels introduits par la présence des assistants de terrain, l'installation de caméras le long de la route en l'absence de ces derniers pour enregistrer les traversées de route serait idéale. Cette méthode pourrait fournir des informations plus objectives sur les interactions des chimpanzés avec les usagers de la route et permettrait d'avoir des enregistrements complets des traversées. Néanmoins, cela semble difficilement réalisable, notamment sur un plan logistique (choix de placement des caméras, capacité de mémoire des appareils, sécurisation antivols, durée des enregistrements et exploitation des vidéos) et financier. Enfin, les observations comportementales devraient idéalement être menées de manière indépendante par au moins deux chercheurs, malgré la charge de travail supplémentaire que cela implique. L'idéal aurait été de tester la reproductibilité de ces observations sur un échantillon d'au moins 20 % des vidéos.

Une autre perspective de recherche serait d'étudier les éventuels déplacements nocturnes des chimpanzés. Les chimpanzés de Sebitoli, par exemple, sont capables de décaler leurs heures d'activité pour aller se nourrir sur des cultures la nuit, lorsqu'ils ont le plus de chance d'éviter les humains (Krief *et al.* 2014). Ils sont peut-être également capables d'attendre la nuit pour traverser la route, dans l'hypothèse où le trafic est plus calme.

Enfin, il serait intéressant d'étudier les adaptations comportementales des chimpanzés dans des zones traversées par des voies de chemin de fer, avec un protocole similaire à notre étude. En effet, ces dernières années, l'Afrique a connu un réaménagement significatif de ses réseaux

ferroviaires. Ces travaux, principalement financés par la Chine (Jiang 2020 ; Marson *et al.* 2021), visent à optimiser les avantages économiques et la connectivité des différentes régions à travers le continent (Bouraima *et al.* 2023). Ces chemins de fer traversent inévitablement l'habitat des chimpanzés, les confrontant aux mêmes enjeux de fragmentation du territoire et de barrière à la mobilité que les routes (Kormos *et al.* 2014 ; Jiang 2020 ; Lala *et al.* 2022), mais aussi à un risque de collision encore plus élevé étant donné que les trains se déplacent sur des lignes droites (pas d'évitement possible) et à des vitesses très élevées. Malgré les menaces avérées et sans précédent que représentent ces constructions sur l'environnement et la faune locale, de nombreux projets, comme celui de Simandou en République de Guinée (Kormos *et al.* 2014), voient le jour. Les montagnes de Simandou abritent l'un des plus grands gisements inexploités de minerai de fer du monde. Son exploitation, qui doit débuter fin 2024, sera permise notamment par la construction d'une voie ferrée qui s'étendra sur presque 700 km de part et d'autre de la Guinée (**Figure 24**), disséquant l'habitat du Chimpanzé de l'Ouest et de nombreuses autres espèces. Dans ce contexte, il est nécessaire de connaître au mieux la manière dont les chimpanzés s'adaptent aux chemins de fer et de savoir dans quelle mesure leur résilience atteint ses limites, afin d'imposer des lignes de conduite pour l'aménagement de ces infrastructures (Morgan & Sanz 2007 ; Morgan *et al.* 2013).

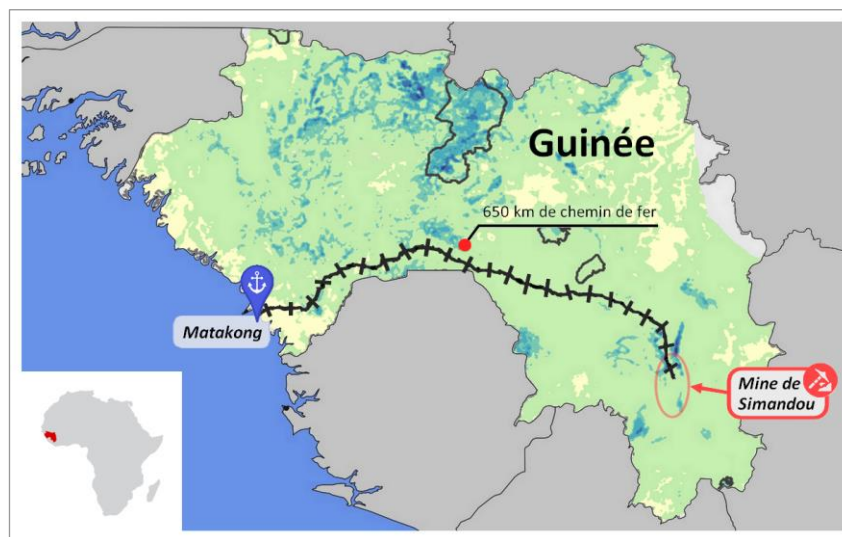


Figure 24 : Carte représentant le projet de construction des 650 km de chemin de fer reliant le minerai de fer de Simandou au port de Matakong, en Guinée (réalisée par Marie Tellier, d'après une carte de Rio Tinto et d'après Heinicke *et al.* 2019). La distribution des densités de populations de chimpanzés d'Afrique de l'Ouest sur le territoire guinéen est également représentée, des plus faibles densités (< 0.01 individu / km² ; en jaune) aux plus fortes densités (> 1-2 individu(s) / km² ; en bleu). On remarque notamment de fortes densités de chimpanzés autour du futur site minier.

Pour résumer :***Limites de l'étude***

Une des limites principales de notre méthode repose sur l'utilisation de matériel vidéo, notamment pour l'évaluation du trafic routier puisque (i) il est évalué sur de courtes durées, (ii) certains usagers de la route hors du champs de la caméra et inaudibles n'ont pas pu être comptabilisés, et (iii) les vidéos commencent souvent juste avant le début de la traversée alors que les chimpanzés attendent parfois longtemps que le trafic diminue avant de s'approcher de la route. De plus, l'observation des chimpanzés lorsqu'ils attendent sur le bord de la route avant de traverser est souvent limitée par le champ de la caméra et la végétation, et les traversées ne sont pas toujours filmées en entier. Bien que la reproductibilité inter-observateurs de la classification des usagers de la route ait été testée sur une dizaine de vidéos, l'évaluation des distances des usagers de la route par rapport aux chimpanzés demeure trop imprécise pour comparer finement les réactions comportementales des différentes catégories de piéton. Notons également que l'ensemble des analyses comportementales n'a été réalisé que par un observateur. Par ailleurs, des études supplémentaires seraient nécessaires pour préciser la manière dont les chimpanzés de Bulindi perçoivent le risque représenté par la route et comment cela influe sur leur fréquentation des deux zones, notamment en étudiant les trajets journaliers des chimpanzés à Bulindi. Nous avons également manqué de données pour analyser le comportement des piétons voyageant en groupe ou des enfants. Enfin, l'influence de la familiarité des chimpanzés avec les assistants de terrain sur leur sentiment de sécurité au cours des traversées de route pourrait être explorée, au même titre que l'influence de la présence des assistants sur l'attitude des usagers de la route.

2) Implications pour la conservation du Chimpanzé

a) Flexibilité comportementale du Chimpanzé dans des environnements sur-anthropisés

L'étude de communautés de chimpanzés vivant au sein de territoires largement affectés par l'activité humaine, telles que celle de Bulindi, revêt un intérêt particulier pour la conservation de l'espèce. En effet, cette communauté reflète malheureusement l'avenir de la grande majorité, voire de l'ensemble, des chimpanzés sauvages, étant donné les mutations auxquelles fait face le continent africain et la vitesse à laquelle l'environnement est transformé par l'Homme (Andrasi *et al.* 2021 ; Plumptre *et al.* 2021). Les chimpanzés sont voués à cohabiter avec les humains, et la persistance de grands singes dans des habitats fortement modifiés et dominés par l'Homme est déjà un phénomène largement répandu. Aujourd'hui, aucun site de recherche à long terme sur les grands singes n'est préservé de l'activité humaine, même en zones protégées (Hockings *et al.* 2015b ; McLennan *et al.* 2017). Il est donc urgent d'étudier la sensibilité des chimpanzés et la manière dont ils s'adaptent (ou non), à court et à long terme, aux modifications anthropiques de leur environnement pour mieux protéger cette espèce en voie de disparition, classée sur la Liste rouge de l'UICN (Humle *et al.* 2016).

Notre étude apporte une nouvelle preuve de la flexibilité comportementale des chimpanzés dans des environnements sur-anthropisés. Lorsqu'ils traversent la route, ils sont capables d'adopter des stratégies leur permettant de limiter le risque de collision avec un véhicule ou de rencontre avec un humain, en choisissant de traverser sur une section moins risquée, en accélérant lorsque le trafic est dense, en plaçant les individus immatures, plus vulnérables, au centre du groupe, en contrôlant le trafic environnant avant et pendant la traversée, ou encore en présentant des comportements de protection ou de coopération envers leurs congénères. Parallèlement, les chimpanzés étudiés se sont également adaptés à la route et à ses usagers en s'habituant aux risques qu'ils représentent : contrairement à d'autres communautés qui vivent dans zones moins anthropisées et qui ne sont pas quotidiennement confrontés à la présence humaine (Garriga *et al.* 2019), les chimpanzés de Bulindi, et notamment les mâles, ne semblent pas éviter la route qui traverse leur domaine vital. Face à la présence humaine et aux modifications anthropiques de leur habitat, les chimpanzés sont donc capables de faire preuve d'une grande souplesse, à la fois sociale et comportementale. En plus d'être capables de s'adapter aux traversées de route, ils peuvent modifier leurs dynamiques de groupe (Wilson *et al.* 2007 ; Satsias *et al.* 2022) et leur comportement vocal (Wilson *et al.* 2007 ; Hicks *et al.* 2013) lorsqu'ils sont exposés à la présence humaine, explorer des nouveaux matériaux pour construire leur nid (McCarthy *et al.* 2017 ; van Dijk *et al.* 2021), s'adapter à la présence de troupeaux domestiques (Fryns *et al.* 2021), ou encore ajuster leur régime alimentaire (Hockings 2009 ;

Bortolamiol *et al.* 2016 ; McLennan *et al.* 2020). D'autres espèces de primates non humains sont capables d'aller se nourrir sur des cultures en lisière de forêt, comme les babouins olives, les singes à queue rouge, les vervets (*Chlorocebus pygerythrus*) (Naughton-Treves 1998), les macaques de Muna (*Macaca ochreata brunnescens*) (Priston 2005) ou encore les singes hurleurs (*Alouatta palliata*) (McKinney *et al.* 2015), voire de récupérer des restes alimentaires humains (McKinney 2011 ; Maille *et al.* 2017). Les chimpanzés décalent également leurs heures d'activité pour minimiser les rencontres avec les humains (Hockings 2012 ; Krief *et al.* 2014), comme décrit chez les vervets (Thatcher *et al.* 2016) et les géladas (*Theropithecus gelada*) (Kifle & Bekele 2022).

Cette capacité d'adaptation constitue un avantage précieux pour cette espèce menacée, qui évolue dans des zones en pleine mutation en Afrique équatoriale. En effet, cette région connaît une explosion démographique telle que la population du continent africain devrait passer de 17 % en 2010 à 24 % de la population mondiale en 2050 (Akitunde *et al.* 2013 ; Canning *et al.* 2015), associée à un développement économique important. Ces mutations se traduisent notamment par la transformation des habitats naturels en zones agricoles ou en sites d'extraction minière (Lamarque *et al.* 2009 ; Edwards *et al.* 2013 ; McKinney 2015), et par la construction d'infrastructures de transport, considérées comme indispensables à la croissance économique du continent (Kodongo & Ojah 2016 ; Polyzos & Tsiotas 2020). Ces infrastructures sont notamment utiles pour développer l'économie touristique dans de nombreux pays sub-sahariens (Dieke 2020). Par exemple, entre 2016 et 2026, l'Ouganda devrait figurer parmi les dix destinations touristiques qui connaîtront la plus forte croissance (WTTC 2018). De nombreuses routes sont également construites à travers l'aire de répartition des grands singes pour soutenir des projets industriels du secteur du pétrole et du gaz (Arcus Foundation 2018), comme le méga-projet d'oléoduc chauffé *East African Crude Oil Pipeline* (EACOP) qui transporterait du pétrole depuis le lac Albert du district de Hoima, en Ouganda (visible sur la **Figure 4**), jusqu'à la côte est de la Tanzanie (NCEA 2019). Au total, près de 2 000 km² d'habitats protégés pour la faune, dont 500 km² de corridors faunistiques destinés aux chimpanzés d'Afrique de l'Est et aux éléphants d'Afrique (*Loxodonta sp.*) seront gravement dégradés si ce projet est achevé (WWF & CSCO 2017), et plus de 100 000 personnes seront forcées de quitter leurs terres, d'après un rapport de *Human Rights Watch* (2023). Les effets globaux du changement climatique participent aussi à la transformation des paysages de cette région du monde, notamment en modifiant la structure et la composition de la canopée de la forêt tropicale africaine (Abernethy *et al.* 2016 ; Abrams *et al.* 2018). En conséquence, la faune locale est confrontée à des changements drastiques de son environnement auxquels elle doit s'adapter, et ce, même au sein d'aires protégées (Wilkie *et al.* 2008 ; Hockings & Sousa 2013 ; Cibot *et al.* 2015a). Les espèces moins adaptables sont néanmoins susceptibles de s'éteindre dans les décennies à venir (Minhós & Ferreira da Silva 2019). Le Colobe rouge (*Ptilocolobus ssp.*), par exemple, est un primate moins résilient sur le plan socio-écologique et

sa population tend à décliner plus rapidement que d'autres espèces en raison des changements dans son habitat (Onderdonk & Chapman 2000 ; Minhós *et al.* 2016 ; Ndzai *et al.* 2019).

Si les chimpanzés font preuve d'une flexibilité comportementale et sociale à court terme face aux pressions anthropiques, leur capacité à survivre est limitée par leur besoin de territoires forestiers intacts pour se nourrir et s'abriter. Les activités humaines, comme la déforestation, confinent ces grands singes dans des zones de plus en plus restreintes, d'autant plus que les changements climatiques affectent la distribution des forêts et la saisonnalité des disponibilités des ressources alimentaires (Cowlshaw & Dunbar 2000 ; Masi *et al.* 2012a). Par ailleurs, certaines adaptations comportementales des grands singes, comme le fait d'aller s'alimenter dans les cultures ou d'attaquer des humains, provoquent des situations conflictuelles menant à des représailles humaines, et augmentent le risque d'exposition à des agents pathogènes, augmentant encore leur risque d'extinction (Hockings 2009 ; McLennan & Hill 2010 ; Hockings & McLennan 2016 ; McLennan & Hockings 2016). De la même façon, l'habituation des chimpanzés au danger des traversées de route, observée dans notre étude des chimpanzés de Bulindi, représente une menace supplémentaire. En adoptant des comportements imprudents en traversant la route, leur risque d'entrer en collision avec un véhicule augmente. De plus, la route devient un lieu de partage étroit entre les humains et les chimpanzés, favorisant le risque de transmission de maladies en raison de leur proximité phylogénétique (Goodman 1999 ; Rwego *et al.* 2008 ; Cibot *et al.* 2015b).

La survie de l'espèce Chimpanzé est donc conditionnée par l'élaboration et l'application de mesures de conservation strictes permettant de limiter l'impact des activités humaines.

b) Enjeux de la conservation de l'espèce

i) Protéger le Chimpanzé

Les populations de chimpanzés sont en déclin à cause du braconnage, notamment pour la viande de brousse, de la transmission de maladies, d'une application insuffisante des lois existantes, de la corruption, et de la déforestation qui détruit leurs domaines vitaux et facilite l'accès à des habitats autrefois isolés, en lien notamment avec la construction d'infrastructures de transport (Humle *et al.* 2016). Les stratégies et les mesures de conservation doivent répondre à ces menaces afin de préserver les populations de grands singes. Plus particulièrement, les enjeux de la conservation du Chimpanzé reposent sur (i) une connaissance complète du statut, de la distribution, de l'évolution et du comportement de l'espèce en matière de recherche, permettant l'établissement de normes et de bonnes pratiques sur lesquelles se baser (Plumptre *et al.* 2010 ; Wessling *et al.* 2020),

(ii) la création, le maintien et le renforcement des zones protégées (Kühl *et al.* 2017 ; Heinicke *et al.* 2019), et (iii) la mise en place de mesures assurant la survie de l'espèce en dehors de ces zones, notamment en planifiant stratégiquement l'utilisation des terres et la construction des infrastructures (Morgan *et al.* 2013 ; Kormos *et al.* 2014), et en sensibilisant et créant de nouvelles sources de revenus pour les populations locales pour épargner les chimpanzés de la chasse et conserver leur habitat (Wessling *et al.* 2020 ; BCCP, s. d.).

Afin de répondre à ces enjeux, la Commission de la sauvegarde des espèces (CSE) de l'UICN réunit environ tous les cinq ans des experts impliqués dans la recherche ou la conservation du Chimpanzé. Ces ateliers internationaux sont organisés pour faire un état des lieux des connaissances et établir des lignes directrices pour la préservation des différentes sous-espèces. Le dernier plan d'action en date pour les chimpanzés d'Afrique de l'Est, organisé en Ouganda, affichait des objectifs pour les années 2010 à 2020 (Plumptre *et al.* 2010). La dernière commission a eu lieu en 2020 au Liberia, et a permis l'écriture d'un plan d'action régional sur les dix prochaines années pour la conservation du Chimpanzé d'Afrique de l'Ouest (Wessling *et al.* 2020). Dans ce rapport, la présence de routes au sein des territoires des chimpanzés est considérée comme une menace "élevée" pour l'espèce, bien qu'aucun plan d'action ne soit renseigné à ce sujet. Dans un document de l'UICN sur la réduction de l'impact de l'exploitation forestière sur les grands singes d'Afrique centrale, différentes recommandations sont émises pour la planification stratégique des routes (Morgan *et al.* 2013). Ces recommandations sont transposables à toutes les constructions de routes qui traversent l'habitat des chimpanzés, peu importe le contexte :

- Planifier les routes loin des aires protégées, afin de limiter l'accès des chasseurs et de respecter les territoires des grands singes,
- Réduire la largeur des routes à 7,5 mètres pour les routes principales (12,5 mètres en comptant les accotements) et 4,5 mètres pour les routes secondaires (8,5 mètres respectivement),
- Construire les routes dans des types spécifiques d'habitat, choisis en se basant sur les résultats d'inventaires sur la distribution et l'abondance d'espèces d'arbres importants pour l'espèce,
- Minimiser les routes secondaires, afin de réduire la longueur totale des réseaux routiers et limiter la déforestation, l'accès aux chasseurs et le nombre de routes que les chimpanzés devront traverser,
- Réutiliser les anciennes routes plutôt qu'en construire des nouvelles, et fermer ou contrôler par des barrières aux points d'accès principaux les routes qui ne seront plus utilisées après la période d'exploitation.

Les résultats de nos études sur les traversées de route de chimpanzés nous permettent d'émettre d'autres suggestions applicables à toutes les routes, existantes et futures, où des chimpanzés sont susceptibles de traverser. Un tableau en *Annexe 8* résume toutes nos recommandations. Ces items viennent appuyer ou compléter les recommandations déjà faites dans les précédentes études sur l'impact des routes sur cette espèce.

En premier lieu, il convient d'aménager correctement les routes pour limiter au maximum les risques de collision avec un véhicule ou de situations de proximité avec un piéton. Nous recommandons d'installer des ralentisseurs efficaces afin de réduire la vitesse des véhicules, notamment dans les zones de faible visibilité où les conducteurs se montrent moins prudents vis-à-vis des chimpanzés. Il faudrait également améliorer les ralentisseurs déjà existants pour les rendre plus efficaces, notamment à Bulindi, en les surélevant ou en les doublant (exemples : Antić *et al.* 2013 ; Kiran *et al.* 2020). L'installation de panneaux signalant la présence des chimpanzés dans les zones concernées permettrait aussi de limiter la vitesse des véhicules, notamment chez les non-locaux (*Figure 23*). Cette signalisation pourrait néanmoins susciter l'intérêt des touristes et les encourager à s'arrêter et à essayer de traquer les chimpanzés en pénétrant sur des territoires privés. D'autre part, comme suggéré dans de précédentes études (Cibot *et al.* 2015a ; McLennan & Asimwe 2016 ; Krief *et al.* 2020b), nous recommandons fortement de mettre en place des contrôles de police stricts et réguliers le long de ces routes afin de faire appliquer les limitations de vitesse imposées. Nos résultats montrent effectivement que les usagers de la route sont sensibles à la présence d'agents extérieurs sur la route.

Par ailleurs, la visibilité pourrait être améliorée en éclaircissant les bords de la route dans les zones à couvert végétal dense (Rea 2003 ; Milton *et al.* 2015). Cette mesure permettrait aux conducteurs d'anticiper plus facilement et améliorerait la sécurité sur ces sections de route, mais elle ne respecterait pas la logique de préservation des zones forestières encore existantes. L'idéal serait donc de créer des habitats compensatoires à l'écart des routes (Milton *et al.* 2015).

Une alternative serait de construire des écoponts (ponts végétalisés qui enjambent les routes ; *Planche 2-A*) ou des passages souterrains adaptés au gabarit des chimpanzés dans les zones où ils traversent le plus fréquemment. Ces structures de passages pour la faune sont largement répandues en Europe et en Amérique du Nord, et plus récemment en Australie, en Asie, en Afrique et en Amérique du Sud. Généralement associées à des clôtures pour guider les animaux vers les structures, elles profitent à de nombreuses espèces allant des salamandres aux éléphants (Smith *et al.* 2015). L'équipe de recherche qui suit les chimpanzés d'une autre communauté du district de Hoima, en Ouganda, suspecte d'ailleurs qu'ils utilisent certaines canalisations comme passage souterrain pour traverser la large route présente au sein de leur territoire (McLennan, comm. pers. ;

Planche 2-B). Toutefois, des études complémentaires seraient nécessaires pour évaluer l'efficacité de ces structures pour les chimpanzés, sachant que Krief *et al.* (2020) doutent fortement que les chimpanzés du parc de Sebitoli les utiliseraient par exemple, et qu'il n'existe aucun consensus dans la littérature sur l'efficacité de ces structures pour plusieurs espèces d'amphibiens ou de mammifères (Bennett 2017). La construction et l'entretien de ce type de structures représentent un investissement financier considérable qui rend cette mesure difficilement applicable à toutes les routes concernées. Néanmoins, il serait envisageable d'imposer aux industries de l'exploitation forestière qui veulent construire des routes dans des zones habitées par des grands singes de financer la construction de passages dédiés à la faune. Il existe également des ponts suspendus et des ponts naturels (**Planche 2-C**), moins coûteux, qui permettent à certains mammifères de traverser la route sans toucher le sol (Goosem *et al.* 2006 ; Das *et al.* 2009 ; Gregory *et al.* 2013 ; Linden *et al.* 2020). Ces structures se sont montrées efficaces pour certains primates comme les singes nocturnes à tête noire (*Aotus nigriceps* ; Gregory *et al.* 2013), les singes samango (Linden *et al.* 2020) ou encore les ouistitis de Geoffroy (Franceschi *et al.* 2022). Néanmoins, ces ponts ne sont probablement pas adaptés aux chimpanzés car leur locomotion est essentiellement terrestre, ils ne se déplacent dans les arbres que pour se nourrir (Goodall 1986 ; Inskipp 2005), contrairement aux singes arboricoles précédemment cités qui se déplacent principalement d'arbre en arbre.



A. Image satellite illustrant le projet Wallis Annenberg Wildlife Crossing en Californie, États-Unis (source : © National Wildlife Federation). Son achèvement est prévu pour l'automne 2024. Il s'agira du plus grand écopont au monde. Le coût total du projet s'élève à environ 88 millions de dollars.



B. Exemples de canalisations pouvant être utilisées par la faune comme des passages souterrains (sources : à gauche : González-Gallina *et al.* 2018, à droite : ©Paul Marangelo).



C. Exemples de ponts utilisés par les espèces arboricoles pour traverser la route : à gauche : pont suspendu (source : © National Geographic), à droite : pont naturel consistant à laisser une portion de canopée fermée au-dessus de la route (source : Gregory *et al.* 2013).

Planche 2 : Exemples de passages à faune permettant aux animaux de traverser la route sans s'exposer au trafic routier.

Ces différentes mesures d'aménagement de la route ne suffiront pas seules à protéger les chimpanzés de l'impact des routes. Elles doivent être coordonnées à des efforts de sensibilisation des populations. En effet, l'éducation et l'opinion des populations locales jouent un rôle essentiel dans la conservation des grands singes (Wessling *et al.* 2020).

Dans les zones où les humains et les chimpanzés cohabitent, nous recommandons de mener des campagnes de sensibilisation auprès des habitants sur les comportements adoptés par les chimpanzés lorsqu'ils traversent la route (*Figure 25*). Cela leur permettrait de mieux appréhender leurs rencontres avec les chimpanzés sur la route en adaptant leur propre comportement pour limiter le risque de collision, et d'améliorer leur sécurité personnelle en réduisant le risque d'agression par un chimpanzé.



Figure 25 : Programme de sensibilisation scolaire dans la zone de Wagaisa où vit une autre communauté de chimpanzés étudiée par l'équipe du BCCP (source : © BCCP). Les élèves de primaire sont sensibilisés sur le comportement des chimpanzés et apprennent comment rester en sécurité lorsqu'ils les rencontrent sur le chemin de l'école.

Afin de limiter le risque de collision à Bulindi, par exemple, il faudrait informer les populations locales que les chimpanzés se sont habitués aux dangers posés par la route et, par conséquent, traversent souvent avec peu de prudence. Les jeunes chimpanzés, en particulier, sont les moins détectables sur la route, mais ils sont aussi moins prudents que les individus matures et traversent parfois sans leur mère. Les usagers de la route doivent donc être particulièrement prudents dans les zones fréquentées par les chimpanzés, et ces zones devraient être indiquées clairement sur des panneaux de signalisation. Il est à noter que les chimpanzés ont tendance à traverser en groupes, un individu suivant l'autre, et que les jeunes occupent souvent des positions intermédiaires. Les usagers de la route doivent donc s'attendre à voir d'autres chimpanzés surgir sur la route, même s'ils ne voient qu'un individu ou un petit groupe d'individus initialement. Il faudrait également insister sur la sensibilisation des motocyclistes en raison de la propension des chimpanzés à traverser devant des motos plutôt que des voitures ou des camions.

Dans les zones similaires à celle de notre étude, en plus d'informer les populations locales sur le comportement des chimpanzés, il faudrait réaliser un état des lieux de leurs connaissances et de leurs croyances vis-à-vis de ces grands singes. Ces ateliers seraient l'occasion d'ouvrir le dialogue et de sensibiliser les populations sur les dangers encourus par chacune des parties lors d'interactions Homme-Chimpanzé. Afin de limiter les risques d'agression et de transmission de zoonoses, il faudrait notamment leur expliquer qu'il faut se maintenir à une distance suffisante des chimpanzés lorsqu'ils les rencontrent (strictement plus de 7 mètres, selon les recommandations de l'UICN ; Gilardi *et al.* 2016), et que les enfants ne devraient pas voyager seuls sur les routes empruntées par les chimpanzés. Bien que nous n'ayons pas observé ce comportement au cours de notre étude, les usagers de la route devraient également être avertis des risques liés au fait de nourrir les chimpanzés ou de jeter des déchets alimentaires sur la route : par exemple, à Sebitoli en Ouganda, les babouins ont développé l'habitude de se nourrir des restes de nourriture humaine sur la route et ont commencé à attaquer les personnes dans leurs véhicules pour récupérer de la nourriture (Maille *et al.* 2017). Étant donné leur flexibilité comportementale, de telles interactions pourraient potentiellement se produire avec les chimpanzés, augmentant les risques d'agression, d'accidents de la route et de transmission de pathogènes. Comme proposé dans l'étude de Krief *et al.* (2020), des amendes devraient être données non seulement pour les excès de vitesse des véhicules, mais aussi pour ce genre de comportement.

Enfin, afin de toucher une population plus large comprenant les travailleurs non-locaux et les touristes qui empruntent ces routes, nous recommandons de diffuser des campagnes de sensibilisation à la radio pour encourager les gens à conduire plus lentement dans les zones fréquentées par les chimpanzés et à se maintenir à distance des animaux.

ii) Difficultés et enjeux de la mise en place des mesures de conservation

Les efforts de conservation d'une espèce se heurtent malheureusement souvent à des difficultés politiques et financières, en particulier dans les pays en voie de développement de l'Afrique sub-saharienne où sont retrouvés les chimpanzés sauvages.

Dans cette région, la gouvernance et la coordination des acteurs locaux et régionaux sont souvent limitées en raison de l'instabilité politique des pays (Mason *et al.* 2020). Or, ce sont deux facteurs essentiels à l'application de la législation sur la faune et des stratégies de lutte contre la dégradation de l'habitat des grands singes (Wessling *et al.* 2020). La gestion des aires protégées, cruciales pour la préservation des chimpanzés et de leur habitat, est un bon exemple de la nécessité de coordination entre les partenaires régionaux, nationaux et même internationaux, puisque la

distribution géographique des chimpanzés ne s'arrête pas aux frontières de chaque pays. En effet, les espaces naturels protégés ne sont efficaces que s'ils sont correctement gérés, c'est-à-dire s'il existe une réglementation stricte de leur accès avec des patrouilles de gardes forestiers (ou *rangers*) permettant de faire appliquer les lois en vigueur, et une dynamique de protection de la faune animée par la présence de projets de recherche ou d'écotourisme sur le long terme (Kühl *et al.* 2017). Par ailleurs, de nombreuses populations de chimpanzés (voire la majorité pour certaines sous-espèces) sont retrouvées en dehors de ces zones protégées (McCarthy *et al.* 2015 ; Garriga *et al.* 2019 ; Heinicke *et al.* 2019). Le réseau actuel d'aires protégées en Afrique ne suffira pas à sauvegarder l'habitat des grands singes et à maintenir les populations connectées entre elles (Carvalho *et al.* 2021). Les gouvernements nationaux doivent donc intégrer pleinement la sauvegarde des chimpanzés dans la planification de l'utilisation des terres, en dehors des aires protégées (Wessling *et al.*, 2020). De manière générale, des efforts politiques doivent être faits pour mieux légiférer à des fins de conservation. Par exemple, les projets de construction d'infrastructures comme les réseaux routiers ne sont pas assez réglementés sur l'évaluation de leur impact sur les chimpanzés et la biodiversité (Edwards *et al.* 2014), et les cadres légaux conçus pour protéger les ressources environnementales sont souvent contournés ou ignorés (Laurance 2004). Les mesures d'aménagement de ces infrastructures ne prennent donc pas suffisamment en compte les recommandations existantes pour limiter voire éviter de perturber la faune. En outre, les troubles politiques, la corruption et les conflits armés contribuent à la dégradation de l'habitat et à l'augmentation du braconnage pour le commerce de viande de brousse (Laurance 2004 ; Nackoney *et al.* 2014 ; Tacconi & Williams 2020). Par conséquent, le cadre législatif imposé par la CITES et par la Convention africaine pour la conservation de la nature et des ressources naturelles, qui prohibent tout abattage ou transaction commerciale de chimpanzés, pose d'importantes bases pour la sauvegarde de l'espèce, mais il n'est pas suffisant (Rodriguez *et al.* 2018). La promulgation de lois pour la sauvegarde des chimpanzés doit être faite au niveau national dans chaque gouvernement concerné et les autorités locales et régionales doivent se coordonner pour les faire appliquer.

De plus, l'application concrète de mesures de conservation des chimpanzés, comme celles proposées dans ce manuscrit pour limiter l'impact des routes présentes dans leurs territoires, dépend avant tout de l'importance du soutien financier des efforts de conservation. Les acteurs du financement regroupent des organismes publics (gouvernements), qui génèrent des fonds principalement par le biais de taxes, des organisations non gouvernementales (ONG), comme celle du BCCP, qui collectent des dons, et des entreprises privées, comme les agences touristiques qui sont en plein développement (Dieke 2020), qui utilisent le produit de leurs ventes (Meyers *et al.* 2020). Or, au vu de la fragilité des systèmes socio-politiques sub-sahariens, le développement de programmes

de gestion de la conservation n'apparaît pas toujours comme une priorité pour les différents acteurs économiques régionaux (Mason *et al.* 2020).

La mise en place des mesures de conservation porte malgré tout ses fruits chez les grands singes, notamment chez une sous-espèce de gorilles, celle des gorilles des montagnes d'Afrique centrale et de l'Est (*Gorilla beringei beringei*). En effet, leur population est en augmentation depuis la campagne de conservation initiée à la fin des années 1960 par la primatologue américaine Dian Fossey (Hickey *et al.* 2019). Cette lueur d'espoir dans le parc national des Virunga est attribuée à l'efficacité des politiques et des stratégies de conservation, comme les interventions vétérinaires pour les gorilles monitorés, leur protection quotidienne par des forces militaires et les financements obtenus grâce au développement d'un tourisme réglementé, ainsi que l'application stricte des lois existantes, les actions des projets de conservation communautaires et la collaboration transfrontalière entre les institutions gouvernementales du parc et les acteurs des ONG qui ont profité à l'ensemble des gorilles. La recherche scientifique, les organismes de conservation et les autorités politiques ne doivent pas relâcher leurs efforts car la population demeure vulnérable en raison de sa petite taille et des nombreuses menaces qui pèsent sur elle (e.g. habitat limité, braconnage, risque de transmission de pathogènes ; Hickey *et al.* 2019), mais ces efforts ne sont pas vains, et l'Homme est capable et se doit d'inverser la tendance (Dasgupta 2021).

iii) Le Chimpanzé, une espèce parapluie

Les espèces phares sont des espèces animales mises en avant dans des campagnes de sensibilisation à la conservation, parce qu'elles sont susceptibles de susciter l'intérêt du public. Ce sont des espèces charismatiques, souvent de grands vertébrés terrestres qui sont exotiques pour le public occidental, comme les chimpanzés (Albert *et al.* 2018). Ces espèces sont souvent qualifiées de "parapluies", car elles occupent une diversité d'habitats telle que leur sauvegarde est censée profiter à de nombreuses autres espèces partageant le même environnement et pour lesquelles il est plus difficile de trouver des financements (Simberloff 1998). En Asie, le tigre (*Panthera tigris*) ou le panda géant (*Ailuropoda melanoleuca*) sont des exemples de ces espèces emblématiques (Yang *et al.* 2023), au même titre que la loutre d'Europe (*Lutra lutra* ; Bifulchi & Lodé 2005) ou le hérisson commun (*Erinaceus europaeus* ; Ploi *et al.* 2020) en Europe, que le jaguar (*Panthera onca* ; Yang *et al.* 2023) en Amérique du Sud ou que le loup (*Canis lupus* ; Steenweg *et al.* 2023) dans les Rocheuses d'Amérique du Nord. Le Chimpanzé correspond également à cette définition. Dans les aires protégées du Liberia par exemple, l'abondance des chimpanzés est fortement corrélée à l'abondance d'autres mammifères et à la diversité des arbres (Junker *et al.* 2015). Il ne faut toutefois pas généraliser cet effet parapluie à toutes les communautés de chimpanzés (Sun *et al.* 2022), ni minimiser l'importance de la

biodiversité ou invisibiliser d'autres espèces menacées qui pourraient ainsi ne pas bénéficier des efforts de conservation adéquats (Runge *et al.* 2019).

Par ailleurs, les chimpanzés jouent un rôle essentiel en tant qu'indicateurs de l'état des forêts et participent au bon fonctionnement de l'écosystème. On parle d'espèce "clé de voûte". Grâce à leur alimentation en partie frugivore, ils favorisent la dispersion des graines, qu'ils sont parfois les seuls à consommer, ce qui contribue à préserver la flore locale et à régénérer leur habitat (Caldecott & Miles 2009 ; Haurez *et al.* 2015).

Ainsi, les effets positifs des mesures de protection mises en place pour le Chimpanzé, espèce clé de voûte et parapluie, peuvent s'étendre à de nombreuses autres espèces végétales et animales qui partagent le même habitat. Plus particulièrement, toutes les initiatives pouvant être prises pour limiter l'impact des routes, comme la construction de ralentisseurs et de passages souterrains ou la diffusion de campagnes de sensibilisation, ne feront pas que protéger le Chimpanzé. Il est donc d'autant plus important que les chercheurs étudient les interactions des chimpanzés avec leur milieu en pleine mutation afin de prendre des décisions éclairées concernant les stratégies de conservation de ces primates, qui bénéficieront à de nombreuses autres espèces.

Pour résumer :

Notre étude apporte une nouvelle preuve de la flexibilité comportementale des chimpanzés face aux modifications de leur environnement. Cependant, leur survie à long terme dépend de la mise en place de mesures de conservation strictes visant à réduire la destruction de leur habitat et à pallier aux menaces représentées par certaines de leurs adaptations, comme leur habituation au danger des traversées de route. Pour limiter l'impact des routes sur les chimpanzés, il faudrait planifier leur aménagement en améliorant la visibilité et en installant des ralentisseurs, des panneaux de signalisation, et éventuellement des passages pour la faune, mettre en place des contrôles de police, et enfin sensibiliser les populations aux risques des interactions avec les chimpanzés. La conservation des espèces en Afrique subsaharienne se heurte néanmoins à des défis politiques et financiers, en lien avec l'instabilité politique de la région. La coordination entre les acteurs locaux et régionaux, cruciale pour l'application des lois, est souvent insuffisante. Malgré ces obstacles, certains efforts de conservation ont eu du succès, grâce à la recherche scientifique et aux autorités politiques. Il est essentiel de maintenir ces efforts, d'autant plus que les chimpanzés sont des espèces "parapluies" et "clés de voûte" pour la conservation. Leur protection bénéficie donc à de nombreuses autres espèces partageant leur habitat.

Conclusion

En dressant un inventaire des comportements des chimpanzés de Bulindi lorsqu'ils traversent la route, nous avons pu préciser l'état des connaissances sur la flexibilité comportementale et sociale de cette espèce lors de situations risquées.

Les chimpanzés de Bulindi adaptent leur comportement en adoptant des stratégies de coopération et de vigilance qui leur permettent de limiter dans une certaine mesure le risque de collision ou de rencontre hostile avec un humain. Le risque encouru lors de ces traversées dépend notamment de l'intensité du trafic, de la largeur de la route et du comportement de ses usagers. Traverser la route de notre site d'étude est donc un événement particulièrement risqué pour les chimpanzés puisque, d'une part, elle a été élargie et goudronnée quelques mois avant le début de notre étude et, d'autre part, nous avons vu que les conducteurs, cyclistes et piétons qui la fréquentent ne réagissent pas toujours de manière prudente lorsqu'ils font face à des chimpanzés. Toutefois, les individus de cette communauté vivant au sein d'un territoire fortement anthropisé se montrent moins vigilants qu'attendu au cours de ces traversées. Les mâles matures sont par exemple capables de s'exposer longuement à la vue des usagers de la route sur le bord voire au milieu de la route, sans montrer de signe d'anxiété. Nous suggérons que ces adaptations comportementales témoignent de l'habitation des chimpanzés de Bulindi au danger représenté par la route et ses usagers, résultat de nombreuses années de fréquentation de la route et des humains. Ce phénomène d'habitation au risque est potentiellement observable dans de nombreuses autres communautés, en particulier dans celles qui vivent dans des zones non protégées avec une forte présence humaine. Il serait donc particulièrement intéressant de reproduire notre protocole dans d'autres sites d'étude à titre de comparaison, d'autant plus qu'au regard de la vitesse à laquelle les milieux du continent africain sont transformés par l'Homme, toutes les communautés de chimpanzés sont vouées à survivre dans des habitats fortement anthropisés et à cohabiter avec les humains.

En adoptant des comportements imprudents en traversant la route, les chimpanzés risquent davantage d'être percutés par un véhicule et la route devient un lieu de partage étroit entre les humains et les chimpanzés, favorisant notamment le risque de transmission de pathogènes. Par ailleurs, nos résultats montrent que le niveau de dangerosité des usagers de la route pour les chimpanzés dépend de la visibilité offerte, de leur vulnérabilité individuelle et certainement du niveau de sensibilisation qu'ils ont des risques associés aux interactions Homme-Chimpanzé. Ce travail souligne donc les limites de l'adaptabilité des chimpanzés face à la transformation de leur environnement, et l'urgence de mettre en place des mesures visant à atténuer voire éviter les risques représentés par les traversées de route de chimpanzés, notamment en aménageant les routes qui traversent leur habitat afin d'améliorer la visibilité et de réguler le trafic, et en sensibilisant les

différents usagers de la route aux comportements des chimpanzés et aux risques associés à leur proximité. La réussite de ces mesures dépend principalement de l'efficacité de la coordination entre les acteurs locaux, régionaux et internationaux de la conservation, de la régularité des financements alloués par les gouvernements et les entreprises privées à la sauvegarde du Chimpanzé et de l'environnement, et de l'élaboration de lois pour encadrer notamment les projets de construction d'infrastructures dans les 21 pays où cette espèce est retrouvée.

Aussi, cette étude contribue à obtenir une meilleure compréhension des interactions entre les chimpanzés, les populations locales et leur environnement et pourra servir de support pour mieux aborder les problématiques locales liées à la cohabitation des humains et des grands singes, particulièrement en lien avec l'utilisation des routes.

Dans la suite de ce travail, il faudra s'interroger notamment sur l'impact des routes sur la migration des femelles chimpanzés à l'adolescence, sur l'influence de la présence d'assistants de terrain sur le comportement des chimpanzés et des usagers de la route au cours de notre étude, et sur l'efficacité des mesures qui pourront, je l'espère, être mises en place dans la zone d'étude pour la conservation des chimpanzés et celle des autres espèces qui subsistent à Bulindi, grâce à la collaboration entre le BCCP et l'*Uganda Wildlife Authority*.

Si ces différentes initiatives de conservation concernent avant tout l'Afrique, je crois aussi que, de manière générale, chacun peut avoir un rôle à jouer. Dans notre société occidentale, faire évoluer de manière durable nos habitudes de consommation pourrait contraindre à terme les industriels à s'adapter et à réviser leurs stratégies de production et de vente pour réduire notre impact sur l'habitat des grands singes. Enfin, plus largement, des mesures d'atténuation du changement climatique doivent être intégrées à tous les niveaux de décision, à la fois dans les pays concernés et à l'échelle internationale, pour limiter cette empreinte. Je suis convaincue que l'ensemble de ces actions, combinées à des efforts intensifs des politiques et à l'application stricte des lois dans chaque pays concerné, peuvent permettre la sauvegarde des chimpanzés et des autres grands singes, et rendre possible la cohabitation des humains avec les animaux.

Bibliographie

A

- Abernethy K, Maisels F, White L. 2016. Environmental Issues in Central Africa. *Annual Review of Environment and Resources*, 41 : 1–33. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085415>.
- Abrams RW, Abrams JF, Abrams AL. 2018. Climate Change Challenges for Africa. Dans : Dellasala D, Goldstein M (Eds.), *Encyclopedia of the Anthropocene*, vol. 2 (p. 177–194). Elsevier, Amsterdam, Netherlands. ISBN : 9780128135761.
- Akintunde T, Olomola PA, Oladeji SI. 2013. Population Dynamics and Economic Growth in Sub-Saharan Africa. *Journal of economics and sustainable development*, 4, 148-157.
- African Development Bank. 2012. Road Sector Support Project 4: Upgrading of Kigumba-Masindi-Hoima-Kabwoya Road to Bituminous Standard - Executive Environment and Social Impact Assessment Summary. Uganda.
- Albert C, Luque GM, Courchamp F. 2018. The twenty most charismatic species. *PLOS One*, 13 : Article e0199149. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199149>.
- Aldrich-Blake F, Bunn T, Dunbar R, Headley P. 1971. Observations on baboons, *Papio anubis*, in an Arid Region in Ethiopia. *Folia Primatologica*, 15 : 1–35. <https://doi.org/10.1159/000155365>.
- Amsler S. 2009. Ranging behavior and territoriality in chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. 174 p. Doctoral Dissertation, University of Michigan.
- Anderson C. 1986. Female age: Male preference and reproductive success in primates. *International Journal of Primatology*, 7 : 305–326. <https://doi.org/10.1007/BF02736394>.
- Anderson D, Nordheim E, Boesch C, Moermond T. 2002. Factors influencing fission–fusion grouping in chimpanzees in the Tai National Park, Côte d'Ivoire. Dans : Marchant L (author) & Boesch C, Hohmann G (Eds.), *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos* (p. 90–101). Cambridge : Cambridge University Press. ISBN : 9780511606397.
- Andrasi B, Jaeger JAG, Heinicke S, Metcalfe K, Hockings KJ. 2021. Quantifying the road-effect zone for a critically endangered primate. *Conservation Letters*, 14 : Article e12839. <https://doi.org/10.1111/conl.12839>.
- Antić B, Pešić D, Vujanić M, Lipovac K. 2013. The influence of speed bumps heights to the decrease of the vehicle speed – Belgrade experience. *Safety Science*, 57 : 303–312. <https://doi.org/10.1016/j.ssci.2013.03.008>.
- Arcus Foundation (Ed.). 2018. Infrastructure Development and Ape Conservation (State of the Apes). Cambridge : Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108436427>.

Asensio N, Murillo-Chacon E, Schaffner CM, Aureli F. 2017. The effect of roads on spider monkeys' home range and mobility in a heterogeneous regenerating forest. *Biotropica*, 49 : 546–554. <https://doi.org/10.1111/btp.12441>.

Atsalis S, Videan E. 2009. Reproductive aging in captive and wild common chimpanzees: factors influencing the rate of follicular depletion. *American Journal of Primatology*, 71 : 271–282. <https://doi.org/10.1002/ajp.20650>.

Aureli F, de Waal FB. 1997. Inhibition of social behavior in chimpanzees under high-density conditions. *American Journal of Primatology*, 41 : 213–228. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1997\)41:3%3C213::AID-AJP4%3E3.0.CO;2-%23](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1997)41:3%3C213::AID-AJP4%3E3.0.CO;2-%23).

B

Barber CP, Cochrane MA, Souza CM, Laurance WF. 2014. Roads, deforestation, and the mitigating effect of protected areas in the Amazon. *Biological Conservation*, 177 : 203–209. <https://doi.org/10.1016/j.BIOCON.2014.07.004>.

Bates L, Byrne R. 2009. Sex differences in the movement patterns of free-ranging chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*): foraging and border checking. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64 : 247–255. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0841-3>.

Bennett V. 2017. Effects of Road Density and Pattern on the Conservation of Species and Biodiversity. *Current Landscape Ecology Reports*, 2 : 1–11. <https://doi.org/10.1007/s40823-017-0020-6>.

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. <https://doi.org/10.1159/000111720>.

Bifolchi A, Lodé T. 2005. Efficiency of conservation shortcuts: an investigation with otters as umbrella species. *Biological Conservation*, 126 : 523–527. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.07.002>.

Bignal KL, Ashmore MR, Headley AD, Stewart K, Weigert K. 2007. Ecological impacts of air pollution from road transport on local vegetation. *Applied Geochemistry*, 22 : 1265–1271. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2007.03.017>.

Biro D, Inoue-Nakamura N, Tonooka R, Yamakoshi G, Sousa C, Matsuzawa T. 2003. Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: evidence from field experiments. *Animal Cognition*, 6 : 213–223.

Bjornstig U, Bylund PO, Eriksson A, Thorson J. 1984. Moose collisions and injuries to car occupants. *Proceedings: American Associate for Automotive Medicine Annual Conference*, 28 : 149–153.

Blake S, Deem SL, Strindberg S, Maisels F, Momont L, Isia IB, Douglas-Hamilton I, Karesh WB, Kock MD. 2008. Roadless Wilderness Area Determines Forest Elephant Movements in the Congo Basin. *PLoS One*, 3 : Article e3546. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003546>.

Boda CN. 2019. Driver interaction with vulnerable road users modelling driver behaviour in crossing scenarios. Thèse de doctorat. Chalmers University of Technology, Gothenburg, Sweden. 74 p. Disponible sur : <https://research.chalmers.se/publication/514013> (consulté le 29 août 2023).

- Boesch C. 1991. The Effects of Leopard Predation on Grouping Patterns in Forest Chimpanzees. *Behaviour*, 117 : 220–242. <https://doi.org/10.1163/156853991X00544>.
- Boesch C. 1996. Social grouping in Tai chimpanzees. Dans : Goodall J, Itani J, & Foundation W (Authors) & McGrew W, Marchant L, Nishida T (Eds.), *Great Ape Societies* (p. 101–113). Cambridge : Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511752414.010>.
- Boesch C, Boesch–Achermann H. 2000. *The Chimpanzees of the Tai Forest: Behavioural Ecology and Evolution*. 326 p. Oxford : Oxford University Press.
- Boesch C, Bolé C, Eckhardt N, Boesch H. 2010. Altruism in forest chimpanzees: the case of adoption. *PLoS One*, 5 : Article e8901. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008901>.
- Bortolamiol S, Cohen M, Jiguet F, Pennec F, Seguya A, Krief S. 2016. Chimpanzee Non–avoidance of Hyperproximity with Humans. *Journal of Wildlife Management*, 80 : 924–934. <https://doi.org/10.1002/jwmg.1072>.
- Bouraima MB, Alimo PK, Agyeman S, Sumo PD, Lartey-Young G, Ehebrect D, Qiu Y. 2023. Africa’s railway renaissance and sustainability: Current knowledge, challenges, and prospects. *Journal of Transport Geography*, 106 : Article 103487. <https://doi.org/10.1016/j.jtrangeo.2022.103487>.
- Bowden R, MacFie TS, Myers S, Hellenthal G, Nerrienet E, Bontrop RE, Freeman C, Donnelly P, Mundy NI. 2012. Genomic tools for evolution and conservation in the chimpanzee: *Pan troglodytes ellioti* is a genetically distinct population. *PLoS Genetics*, 8 : Article e1002504. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002504>.
- Brownlow AR, Plumptre AJ, Reynolds V, Ward R. 2001. Sources of variation in the nesting behavior of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo forest, Uganda. *American Journal of Primatology*, 55 : 49–55.
- Bulindi Chimpanzee & Community Project (s. d.). Disponible sur : <https://bulindichimpanzees.weebly.com/> (consulté le 3 juillet 2023).
- Butynski TM. 2003. The robust chimpanzee *Pan troglodytes*: Taxonomy, distribution, abundance, and conservation status. Dans : Kormos R, Boesch C, Bakarr MI, Butynski TM (Eds.), *West African Chimpanzees, Status Survey and Conservation Action Plan* (p. 5–12). Groupe de spécialistes des primates de la CSE/UICN, Gland, Suisse et Cambridge, UK.

C

- Caldecott J, Miles L. 2009. *Atlas mondial des grands singes et de leur conservation*. 492 p. UNESCO, Paris. ISBN : 9789232040985.
- Canning DJ, Jobanputra SR, Yazbeck AS. 2015. Africa’s demographic transition: dividend or disaster? Africa development forum. World Bank Group, Washington DC, USA. Disponible sur : <http://hdl.handle.net/10986/22036> (consulté le 13 septembre 2023).
- Carlson BA, Rothman JM, Mitani JC. 2013. Diurnal variation in nutrients and chimpanzee foraging behavior. *American Journal of Primatology*, 75 : 342–349. <https://doi.org/10.1002/ajp.22112>.

- Carvalho JS, Graham B, Bocksberger G, Maisels F, Williamson EA, Wich S, Sop T, Amarasekaran B, Barca B, Barrie A, Bergl RA, ... Köhl HS. 2021. Predicting range shifts of African apes under global change scenarios. *Diversity and Distributions*, 27 : 1663–1679. <https://doi.org/10.1111/ddi.13358>.
- Chapman CA, Lambert JE. 2000. Habitat alteration and the conservation of African primates: case study of Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology*, 50 : 169–185. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(200003\)50:3%3C169::AID-AJP1%3E3.0.CO;2-P](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(200003)50:3%3C169::AID-AJP1%3E3.0.CO;2-P).
- Chapman CA, Wrangham RW. 1993. Range use of the forest chimpanzees of Kibale: Implications for the understanding of chimpanzee social organization. *American Journal of Primatology*, 31 : 263–273. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350310403>.
- Cibot M, Bortolamiol S, Seguya A, Krief S. 2015a. Chimpanzees facing a dangerous situation: A high-traffic asphalted road in the Sebitoli area of Kibale National Park, Uganda: Chimpanzee Road-Crossing Behavior. *American Journal of Primatology*, 77 : 890–900. <https://doi.org/10.1002/ajp.22417>.
- Cibot M, Guillot J, Lafosse S, Bon C, Seguya A, Krief S. 2015b. Nodular Worm Infections in Wild Non-human Primates and Humans Living in the Sebitoli Area (Kibale National Park, Uganda): Do High Spatial Proximity Favor Zoonotic Transmission? *PLoS Neglected Tropical Diseases* 9 : Article e0004133. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004133>.
- Cibot M, Le Roux S, Rohen J, McLennan MR. 2019. Death of a trapped chimpanzee: Survival and conservation of great apes in unprotected agricultural areas of Uganda. *African Primates*, 13 : 47–56.
- Clark AP. 1993. Rank differences in the production of vocalizations by wild chimpanzees as a function of social context. *American Journal of Primatology*, 31 : 159–179. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350310302>.
- Cowlshaw G, Dunbar RIM (Eds.). 2000. *Primate Conservation Biology*. 498 p. Chicago University Press.
- Crawford BA, Andrews KM. 2016. Drivers' attitudes toward wildlife-vehicle collisions with reptiles and other taxa. *Animal Conservation*, 19 : 444–450. <https://doi.org/10.1111/acv.12261>.
- Cunneyworth PMK, Duke J. 2020. Vehicle Collisions Among Four Species of Monkeys Between 2000 and 2018 on a Suburban Road in Diani, Kenya. *International Journal of Primatology*, 41 : 45–60. <https://doi.org/10.1007/s10764-020-00135-w>.

D

- Das J, Biswas J, Bhattacharjee Pc, Rao S. 2009. Canopy bridges: An effective conservation tactic for supporting gibbon populations in forest fragments. Dans : Whittaker D, Lappan S (Eds.), *The gibbons* (p. 467–475). *Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer, New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-88604-6_22.
- Dasgupta S. 2021. For Africa's great apes, even 'best-case' climate change will decimate habitat. *Mongabay Series: Great Apes*. Mongabay, 13.7.2021. <https://news.mongabay.com/>.
- Dieke PUC. 2020. Tourism in Africa: Issues and Prospects. Dans : Baum T, Ndiuini A (Eds.), *Sustainable Human Resource Management in Tourism. Geographies of Tourism and Global Change*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-41735-2_2.

- Doran D. 1992. The ontogeny of chimpanzee and pygmy chimpanzee locomotor behavior: a case study of pedomorphism and its behavioral correlates. *Journal of Human Evolution*, 23 : 139–157. [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(92\)90104-H](https://doi.org/10.1016/0047-2484(92)90104-H).
- Doran D. 1997. Influence of Seasonality on Activity Patterns, Feeding Behavior, Ranging, and Grouping Patterns in Tai Chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 18 : 183–206. <https://doi.org/10.1023/A%3A1026368518431>.
- Drews, C. 1995. Roadkills of animals by public traffic in Mikumi National Park, Tanzania, with notes on baboon mortality. *African Journal of Ecology*, 33 : 89–100. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1995.tb00785.x>.
- Druelle F, Aerts P, Ngawolo JCB, Narat V. 2020. Impressive Arboreal Gap–Crossing Behaviors in Wild Bonobos, *Pan paniscus*. *International Journal of Primatology*, 41 : 129–140. <https://doi.org/10.1007/s10764-020-00140-z>.
- Dulac J. 2013. Global land transport infrastructure requirements to 2050. International Energy Agency. Disponible sur : <https://www.ctc-n.org/resources/global-land-transport-infrastructure-requirements-estimating-road-and-railway> (consulté le 9 mai 2023).
- Dunbar RIM. 1993. Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, 57 : 121–131. <https://doi.org/10.1159/000156574>.
- Dyke B, Gage T, Alford P, Swenson B, Williams-Blangero S. 1995. Model life table for captive chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 37 : 25–37. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350370104>.
- E**
- Edwards DP, Sloan S, Weng L, Dirks P, Sayer J, Laurance WF. 2014. Mining and the African environment. *Conservation Letters*, 7 : 302–311. <https://doi.org/10.1111/conl.12076>.
- F**
- Fayissa B, Nsiah C, Tadasse B. 2008. Impact of tourism on economic growth and development in Africa. *Tourism Economics*, 14 : 807–818. <https://doi.org/10.5367/000000008786440229>.
- Find'o S, Skuban M, Kajba M, Chalmers J, Kalaš M. 2019. Identifying attributes associated with brown bear (*Ursus arctos*) road–crossing and roadkill sites. *Canadian Journal of Zoology*, 97 : 156–164. <https://doi.org/10.1139/cjz-2018-0088>.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2020. Global Forest Resources Assessment 2020, Report, Uganda. Rome. Disponible sur : <https://www.fao.org/forest-resources-assessment/fra-2020/country-reports/fr/> (consulté le 1^{er} février 2023).
- 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 Côte d'Ivoire. *Journal of Infectious Diseases*, 179 : S120–S126. <https://doi.org/10.1086/514296>.
- Fowler A, Sommer V. 2007. Subsistence Technology of Nigerian Chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 28 : 997–1023. <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9166-0>.
- Franceschi IC, Dasoler BT, Menger T, Kindel A, Almeida da Silva F, Gonçalves Leonardo JC, Braga RM, Zimmermann Teixeira F. 2022. Monitoring the use of a canopy bridge and underpasses by arboreal

mammals on a Brazilian coastal road. *Folia Primatologica*, 93 : 507–518. <https://doi.org/10.1163/14219980-20211202>.

Fryns C, Badihi G, Crunchant AS, Drummond-Clarke RC, Howell C, Stewart F, Piel A. 2021. Interactions between chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) and cattle (*Bos taurus*) in the Issa Valley, Western Tanzania. *African Primates*, 15 : 19–30. Retrieved from <https://discovery.ucl.ac.uk/id/eprint/10139995/>.

G

Garriga RM, Marco I, Casas-Díaz E, Acevedo P, Amarasekaran B, Cuadrado L, Humle T. 2019. Factors influencing wild chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) relative abundance in an agriculture-swamp matrix outside protected areas. *PLoS One*, 14 : Article e0215545. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215545>.

Gates TJ, Noyce DA, Bill AR, Van Ee N. 2006. Recommended Walking Speeds for Timing of Pedestrian Clearance Intervals Based on Characteristics of the Pedestrian Population. *Transportation Research Record*, 1982 : 38–47. <https://doi.org/10.1177/0361198106198200106>.

Gergely G, Bekkering H, Kira'ly I. 2002. Rational imitation of goal-directed actions. *Nature*, 415 : 755. <https://doi.org/10.1038/415755a>.

Gilardi KV, Gillespie TR, Leendertz FH, Macfie EJ, Travis DA, Whittier CA, Williamson EA. 2016. Lignes directrices pour de meilleures pratiques en matière de suivi de la santé et de contrôle des maladies des populations de grands singes. Groupe de spécialistes des primates de la CSE/UICN, Gland, Suisse. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2016.SSC-OP.56.fr>.

Gilby IC, Machanda ZP, O'Malley RC, Murray CM, Lonsdorf EV, Walker K, Mjungu DC, Otali E, Muller MN, Emery Thompson M, Pusey AE, Wrangham RW. 2017. Predation by female chimpanzees: Toward an understanding of sex differences in meat acquisition in the last common ancestor of *Pan* and *Homo*. *Journal of Human Evolution*, 110 : 82–94. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.06.015>.

Gilby IC, Wrangham RW. 2008. Association patterns among wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) reflect sex differences in cooperation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62 : 1831–1842. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0612-6>.

Gonder MK, Oates JF, Disotell TR, Forstner MR, Morales JC, Melnick DJ. 1997. A new West African chimpanzee subspecies? *Nature*, London, 388 : 337. <https://doi.org/10.1038/41005>.

González-Gallina A, Hidalgo-Mihart MG, Castelazo-Calva V. 2018. Conservation implications for jaguars and other neotropical mammals using highway underpasses. *PLoS One*, 13 : Article e0206614. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206614>.

Goodall J. 1986. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. 673 p. Cambridge : Harvard University Press (Massachusetts). ISBN : 0674116496.

Goodman M. 1999. The genomic record of humankind's evolutionary roots. *American Journal of Human Genetics*, 64 : 31–39. <https://doi.org/10.1086/2F302218>.

Goosem M, Weston N, Bushnell S. 2006. Effectiveness of rope bridge arboreal overpasses and faunal underpasses in providing connectivity for rainforest fauna. Dans : Irwin CL, Garrett P, McDermott KP (Eds.), *Proceedings of the 2005 International Conference on Ecology and Transportation* (p. 304–316). Road Ecology Center, UC Davis, North Carolina. Disponible sur : <https://escholarship.org/uc/item/8br4h1kb>

(consulté le 15 septembre 2023).

- Grace MK, Smith DJ, Noss RF. 2015. Testing alternative designs for a roadside animal detection system using a driving simulator. *Nature Conservation*, 11 : 61–77. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.11.4420>.
- Gregory T, Carrasco Rueda F, Deichmann J, Kolowski J, Costa Faura M, Dallmeier F, Alonso A. 2013. Methods To Establish Canopy Bridges To Increase Natural Connectivity in Linear Infrastructure Development. SPE Latin–American and Caribbean Health, Safety, Environment and Social Responsibility Conference, Lima, Pérou. <https://doi.org/10.2118/165598-MS>.
- Grilo C, Koroleva E, Andrášik R, Bíl M, González-Suárez M. 2020. Roadkill risk and population vulnerability in European birds and mammals. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 18 : 323–328. <https://doi.org/10.1002/fee.2216>.
- Groot Bruinderink GWTA, Hazebroek E. 1996. Ungulate Traffic Collisions in Europe. *Conservation Biology*, 10 : 1059–1067. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10041059.x>.
- Groves CP. 2005. Geographic variation within eastern chimpanzees (*Pan troglodytes cf. schweinfurthii* Giglioli, 1872). *Australasian Primatology*, 17 : 19–46.
- Guthrie JM. 2012. Modeling movement behavior and road crossing in the Black Bear of South Central Florida. Thèse universitaire. University of Kentucky, Lexington, Kentucky, USA. 131 p.
- ## H
- Hamed M. 2001. Analysis of pedestrians' behavior at pedestrian crossings. *Safety Science*, 38 : 63–82. [https://doi.org/10.1016/S0925-7535\(00\)00058-8](https://doi.org/10.1016/S0925-7535(00)00058-8).
- Harrell WA. 1991. Factors Influencing Pedestrian Cautiousness in Crossing Streets. *The Journal of Social Psychology*, 131 : 367–372. <https://doi.org/10.1080/00224545.1991.9713863>.
- Haurez B, Daïnou K, Tagg N, Petre C-A, Doucet J-L. 2015. The role of great apes in seed dispersal of the tropical forest tree species *Dacryodes normandii* (Burseraceae) in Gabon. *Journal of Tropical Ecology*, 31 : 395–402. <https://doi.org/10.1017/S0266467415000322>.
- Haux LM, Engelmann JM, Arslan RC, Hertwig R, Herrmann E. 2023. Chimpanzee and Human Risk Preferences Show Key Similarities. *Psychological Science*, 34 : 358–369. <https://doi.org/10.1177/09567976221140326>.
- Heinicke S, Mundry R, Boesch C, Amarasekaran B, Barrie A, Brncic T, Brugière D, Campbell G, Carvalho J, Danquah E, Dowd D, Eshuis H, Fleury-Brugière M-C, Gamys J, Ganas J, Gatti S, Ginn L, Goedmakers A, Granier N, ... Kühl HS. 2019. Advancing conservation planning for western chimpanzees using IUCN SSC APES: The case of a taxon-specific database. *Environmental Research Letters*, 14 : Article 064001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab1379>.
- Hetman M, Kubicka AM, Sparks TH, Tryjanowski P. 2019. Road kills of non-human primates: a global view using a different type of data. *Mammal Review* 49 : 276–283. <https://doi.org/10.1111/mam.12158>.
- Hickey JR, Granjon AC, Vigilant L, Eckardt W, Gilardi KV, Cranfield M, Musana A, MAsozera AB, Babaasa D, Ruzigandekwe F, Robbins MM. 2019. Virunga 2015–2016 surveys: monitoring mountain gorillas, other select mammals, and illegal activities. GVTC, IGCP & partners, Kigali, Rwanda.

- Hicks TC, Roessingh P, Menken SBJ. 2013. Impact of humans on long–distance communication behavior of Eastern chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Northern Democratic Republic of the Congo. *Folia Primatologica*, 84 : 135–156. <https://doi.org/10.1159/000350650>.
- Hill K, Boesch C, Goodall J, Pusey A, Williams J, Wrangham R. 2001. Mortality rates among wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 40 : 437–450. <https://doi.org/10.1006/jhev.2001.0469>.
- Hirata, S. 2008. Communication Between Mother and Infant Chimpanzees and Its Role in the Evolution of Social Intelligence. Dans : Itakura S, Fujita K (Eds.), *Origins of the Social Mind* (p. 21–38). Springer, Tokyo. https://doi.org/10.1007/978-4-431-75179-3_2.
- Hirata S. 2009. Chimpanzee social intelligence: selfishness, altruism, and the mother–infant bond. *Primates*, 50 : 3–11. <https://doi.org/10.1007/s10329-008-0122-1>.
- Hockings KJ. 2007. Human–chimpanzee coexistence at Bossou, the Republic of Guinea: a chimpanzee perspective. Thèse de doctorat. University of Stirling, UK. 272 p.
- Hockings KJ. 2009. Living at the interface: Human–chimpanzee competition, coexistence and conflict in Africa. *Interaction Studies*, 10 : 183–205. <https://doi.org/10.1075/is.10.2.05hoc>.
- Hockings KJ. 2011a. Behavioral flexibility and division of roles in chimpanzee road–crossing. Dans : Matsuzawa T, Humle T, Sugiyama Y (Eds.), *The chimpanzees of Bossou and Nimba* (p. 221–229). Primatology Monographs. Springer, Tokyo.
- Hockings KJ. 2011b. The crop–raiders of the sacred hill. Dans: Matsuzawa T, Humle T, Sugiyama Y (Eds.), *The chimpanzees of Bossou and Nimba* (p. 211–220). Primatology Monographs. Springer, Tokyo.
- Hockings KJ, Anderson JR, Matsuzawa T. 2006. Road crossing in chimpanzees: a risky business. *Current Biology*, 16 : 668–670. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.08.019>.
- Hockings KJ, Anderson JR, Matsuzawa T. 2012. Socioecological adaptations by chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, inhabiting an anthropogenically impacted habitat. *Animal Behaviour*, 83 : 801–810. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.01.002>.
- Hockings KJ, Bryson-Morrison N, Carvalho S, Fujisawa M, Humle T, McGrew WC, Nakamura M, Ohashi G, Yamanashi Y, Yamakoshi G, Matsuzawa T. 2015a. Tools to tipple: ethanol ingestion by wild chimpanzees using leaf-sponges. *Royal Society Open Science*, 2 : Article 150150. <https://doi.org/10.1098/rsos.150150>.
- Hockings KJ, Humle T, Anderson JR, Biro D, Sousa C, Ohashi G, Matsuzawa T. 2007. Chimpanzees Share Forbidden Fruit. *PLoS One*, 2 : Article e886. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000886>.
- Hockings KJ, McLennan MR. 2012. From forest to farm: systematic review of cultivar feeding by chimpanzees–management implications for wildlife in anthropogenic landscapes. *PLoS One*, 7 : Article e33391. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033391>.
- Hockings KJ, McLennan MR. 2016. Problematic Primate Behaviour in Agricultural Landscapes: Chimpanzees as ‘Pests’ and ‘Predators’. Dans Waller M (Ed.), *Ethnoprimatology. Developments in Primatology: Progress and Prospects* (p. 137–156). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30469-4_8.
- Hockings KJ, McLennan MR, Carvalho S, Ancrenaz M, Bobe R, Byrne RW, Dunbar RIM, Matsuzawa T, McGrew WC, Williamson EA, Wilson ML, Wood B, Wrangham RW, Hill CM. 2015b. Apes in the

Anthropocene: flexibility and survival. *Trends in Ecology & Evolution*, 30 : 215–222. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.02.002>.

Hockings KJ, Sousa C. 2013. Human-Chimpanzee Sympatry and Interactions in Cantanhez National Park, Guinea-Bissau: Current Research and Future Directions. *Primate Conservation*, 26 : 57–65. <https://doi.org/10.1896/052.026.0104>.

Hockings KJ, Yamakoshi G, Kabasawa A, Matsuzawa T. 2010. Attacks on local persons by chimpanzees in Bossou, Republic of Guinea: long-term perspectives. *American Journal of Primatology*, 72 : 887–896. <https://doi.org/10.1002/ajp.20784>.

Hu H, Xu J, Shen Q, Shi F, Chen Y. 2018. Travel mode choices in small cities of China: A case study of Changting. *Transportation Research Part D: Transport and Environment*, 59 : 361–374. <https://doi.org/10.1016/j.trd.2018.01.013>.

Huijser MP, McGowen PT. 2010. Reducing wildlife-vehicle collisions. Dans Beckmann JP, Cleverger AP, Huijser MP, and Hilty JA (Eds.), *Safe passage: Highways, wildlife, and habitat connectivity* (p. 51-74). Island Press, Washington DC.

Huijser MP, Fairbank ER, Camel-Means W, Graham J, Watson V, Basting P, Becker D. 2016. Effectiveness of short sections of wildlife fencing and crossing structures along highways in reducing wildlife–vehicle collisions and providing safe crossing opportunities for large mammals. *Biological Conservation*, 197 : 61–68. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.02.002>.

Human Rights Watch. 2023. « Notre confiance est brisée. » *Perte de terres et de moyens de subsistance au profit d'un projet d'exploitation pétrolière en Ouganda*. 125 p. ISBN : 9798887080604. Disponible sur : https://www.hrw.org/sites/default/files/media_2023/08/uganda0723fr_web.pdf (consulté le 20 septembre 2023).

Humle T, Maisels F, Oates JF, Plumptre A, Williamson EA. 2016. *Pan troglodytes* (errata version published in 2018). The IUCN Red List of Threatened Species 2016. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T15933A17964454.en>.

I

Inskipp T. 2005. Chimpanzee (*Pan troglodytes*). Dans : Caldecott J, Miles L (Eds.), *World Atlas of Great Apes and Their Conservation* (p. 53–81). University of California Press. ISBN : 9780520246331.

J

Jiang F. 2020. Chinese contractor involvement in wildlife protection in Africa: Case study of Mombasa-Nairobi Standard Gauge Railway Project, Kenya. *Land Use Policy*, 95 : Article 104650. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104650>.

Jaeger JAG, Bowman J, Brennan J, Fahrig L, Bert D, Bouchard J, Charbonneau N, Frank K, Gruber B, Tluk von Toschanowitz K. 2005. Predicting when animal populations are at risk from roads: an interactive model of road avoidance behavior. *Ecological Modelling*, 185 : 329–348. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.12.015>.

Jägerbrand AK, Antonson H. 2016. Driving behaviour responses to a moose encounter, automatic speed camera, wildlife warning sign and radio message determined in a factorial simulator study. *Accident; analysis and prevention*, 86 : 229–238. <https://doi.org/10.1016/j.aap.2015.11.004>.

- Jiang F. 2020. Chinese contractor involvement in wildlife protection in Africa: Case study of Mombasa-Nairobi Standard Gauge Railway Project, Kenya. *Land Use Policy*, 95 : Article 104650. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104650>.
- Junker J, Boesch C, Freeman T, Mundry R, Stephens C, Kühl HS. 2015. Integrating wildlife conservation with conflicting economic land-use goals in a West African biodiversity hotspot. *Basic and Applied Ecology*, 16: 690–702. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.07.002>.
- K**
- Kaemmerle JL, Brieger F, Kroeschel M, Hagen R, Storch I, Suchant R. 2017. Temporal patterns in road crossing behaviour in roe deer (*Capreolus capreolus*) at sites with wildlife warning reflectors. *PLoS One*, 12 : Article e0184761. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184761>.
- Kahlenberg SM, Thompson ME, Muller MN, Wrangham RW. 2008. Immigration costs for female chimpanzees and male protection as an immigrant counterstrategy to intrasexual aggression. *Animal Behaviour*, 76 : 1497–1509. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.05.029>.
- Kano T. 1971. The chimpanzee of Filabanga, western Tanzania. *Primates*, 12 : 229–246. <https://doi.org/10.1007/BF01730413>.
- Kifle Z, Bekele A. 2022. Time budgets and activity patterns of the southern gelada (*Theropithecus gelada obscurus*) in a human-modified landscape, Wollo, Ethiopia. *African Journal of Ecology*, 60 : 324–335. <https://doi.org/10.1111/aje.12962>.
- King J, Figueredo A. 1997. The Five-Factor Model plus Dominance in Chimpanzee Personality. *Journal of Research in Personality*, 31 : 257–271. <https://doi.org/10.1006/jrpe.1997.2179>.
- Kioko J, Kiffner C, Phillips P, Patterson-Abrolat C, Collinson W, Katers S. 2015. Driver Knowledge and Attitudes on Animal Vehicle Collisions in Northern Tanzania. *Tropical Conservation Science*, 8 : 352–366. <https://doi.org/10.1177/194008291500800206>.
- Kiran KR, Kumar M, Abhinay B. 2020. Critical Analysis of Speed Hump and Speed Bump and Geometric Design of Curved Speed Hump. *Transportation Research Procedia*, 48 : 1211–1226. <https://doi.org/10.1016/j.trpro.2020.08.144>.
- Kodongo O, Ojah K. 2016. Does infrastructure really explain economic growth in Sub-Saharan Africa? *Review of Development Finance*, 6 : 105–125. <https://doi.org/10.1016/j.rdf.2016.12.001>.
- Kormos R, Kormos CF, Humle T, Lanjouw A, Rainer H, Victurine R, Mittermeier RA, Diallo MS, Rylands AB, Williamson EA. 2014. Great Apes and Biodiversity Offset Projects in Africa: The Case for National Offset Strategies. *PLoS One*, 9 : Article e111671. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111671>.
- 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 : Article e109925. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109925>.
- Krief S, Krief JM. 2014. Les chimpanzés des Monts de la Lune. *Muséum national d'histoire naturelle*.
- Krief S, Couturier C, Bonnard J, Okimat JP, Edward A, Krief JM. 2020a. COVID-19 and chimpanzees from a field perspective: Mitigation measures, ecological and economical situation after four months in Sebitoli, Kibale National Park, Uganda. *Pan Africa News*, 27 : 16–20. <https://doi.org/10.5134/261166>.

Krief S, Iglesias-González A, Appenzeller BMR, Okimat JP, Fini JB, Demeneix B, Vaslin-Reimann S, Lardy-Fontan S, Guma N, Spirhanzlova P. 2020b. Road impact in a protected area with rich biodiversity: the case of the Sebitoli road in Kibale National Park, Uganda. *Environmental Science and Pollution Research*, 27 : 27914–27925. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-09098-0>.

Kühl HS, Sop T, Williamson EA, Mundry R, Brugière D, Campbell G, Cohen H, Danquah E, Ginn L, Herbinger I, Jones S, Junker J, Kormos R, Kouakou CY, N'Goran PK, Normand E, Shutt-Phillips K, Tickle A, Vendras E, Welsh A, Wessling EG, Boesch C. 2017. The Critically Endangered western chimpanzee declines by 80. *American Journal of Primatology*, 79. <https://doi.org/10.1002/ajp.22681>.

Kutsukake N. 2006. The Context and Quality of Social Relationships Affect Vigilance Behaviour in Wild Chimpanzees. *Ethology*, 112 : 581–591. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01200.x>.

L

Lacroux C, Robira B, Kane-Maguire N, Guma N, Krief S. 2022. Between forest and croplands: Nocturnal behavior in wild chimpanzees of Sebitoli, Kibale National Park, Uganda. *PLoS One*, 15 : Article e0268132. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.02681>.

Lala F, Chiyo PI, Omondi P, Okita-Ouma B, Kanga E, Koskei M, Tiller L, Morris AW, Severud WJ, Bump JK. 2022. Influence of infrastructure, ecology, and underpass-dimensions on multi-year use of Standard Gauge Railway underpasses by mammals in Tsavo, Kenya. *Scientific Reports*, 12 : 5698. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-09555-5>.

Lamarque F, Anderson J, Fergusson R, Lagrange M, Osei-Owusu Y, Bakker L. 2009. Human-Wildlife conflict causes, consequences and management strategies. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 112 p. ISBN : 9789251063729.

Laporte NT, Stabach JA, Grosch R, Lin TS, Goetz SJ. 2007. Expansion of industrial logging in Central Africa. *Science*, 316 : 1451. <https://doi.org/10.1126/science.1141057>.

Laurance WF. 2004. The perils of payoff: corruption as a threat to global biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 : 399–401. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.06.001>.

Laurance WF, Croes BM, Tchignoumba L, Lahm SA, Alonso A, Lee ME, Campbell P, Ondzeano C. 2006. Impacts of roads and hunting on central African rainforest mammals. *Conservation Biology*, 20 : 1251–1261. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00420.x>.

Laurance WF, Reuben Clements G, Sloan S, O'Connell CS, Mueller ND, Goosem M, Venter O, Edwards DP, Phalan B, Balmford A, Van Der Ree R, Burgues Arrea I. 2014. A global strategy for road building. *Nature*, 514 : 262. <https://doi.org/10.1038/nature13876>.

Lehmann J, Boesch C. 2004. To fission or to fusion: effects of community size on wild chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) social organisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56 : 207–216. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0781-x>.

Lehmann J, Korstjens A, Dunbar R. 2006. Fission–fusion social systems as a strategy for coping with ecological constraints: A primate case. *Evolutionary Ecology*, 21 : 613–634. <https://doi.org/10.1007/s10682-006-9141-9>.

- Li P, Bian Y, Rong J, Zhao L, Shu S. 2013. Pedestrian Crossing Behavior at Unsignalized Mid-block Crosswalks Around the Primary School. *Procedia - Social and Behavioral Sciences*, 96 : 442–450. <https://doi.org/10.1016/j.sbspro.2013.08.052>.
- Linden B, Foord S, Horta–Lacueva QJB, Taylor PJ. 2020. Bridging the gap: How to design canopy bridges for arboreal guenons to mitigate road collisions. *Biological Conservation*, 246 : Article 108560. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108560>.
- Lobjois R, Benguigui N, Cavallo V. 2013. The effects of age and traffic density on street-crossing behavior. *Accident Analysis & Prevention*, 53 : 166–175. <https://doi.org/10.1016/j.aap.2012.12.028>.
- Lycett SJ, Collard M, McGrew WC. 2007. Phylogenetic analyses of behavior support existence of culture among wild chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 104 : 17588–17592. <https://doi.org/10.1073/pnas.0707930104>.

M

- Maille A, Rataud A, Krief S, Ndimbe MS, Seguya A. 2017. Behaviours Used by Olive Baboons to Raid Food on an Asphalted Road Crossing Sebitoli Area, Kibale National Park, Uganda. 7th European Federation for Primatology Meeting. 30e Colloque de la Société Francophone de Primatologie, Strasbourg, France. *Folia Primatologica* 88 : 132. <https://doi.org/10.1159/000479094>.
- Marson M, Maggi E, Scacchi M. 2021. Financing African infrastructure: the role of China in African railways. *Research in Transportation Economics*, 88 : Article 101111. <https://doi.org/10.1016/j.retrec.2021.101111>.
- 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 : Article e49805. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049805>.
- Masi S, Gustafsson E, Saint Jalme M, Narat V, Todd A, Bomsel MC, 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 and Behavior*, 105 : 337–349. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2011.08.012>.
- Mason N, Ward M, Watson JEM, Venter O, Runting RK. 2020. Global opportunities and challenges for transboundary conservation. *Natural Ecology & Evolution*, 4 : 694–701. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1160-3>.
- Matsumoto-Oda A, Oda R. 1998. Changes in the activity budget of cycling female chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 46 : 157–166. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1098-2345\(1998\)46:2%3C157::aid-ajp5%3E3.0.co;2-v](https://doi.org/10.1002/(sici)1098-2345(1998)46:2%3C157::aid-ajp5%3E3.0.co;2-v).
- Matthews A, Matthews A. 2004. Survey of gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) and chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) in Southwestern Cameroon. *Primates*, 45 : 15–24. <https://doi.org/10.1007/s10329-003-0058-4>.
- Maweje J. 2018. The oil discovery in Uganda’s Albertine region: Local expectations, involvement, and impacts. *The Extractive Industries and Society*, 6 : 129–135. <https://doi.org/10.1016/j.exis.2018.09.007>.
- McCarthy MS, Lester JD, Cibot M, Vigilant L, McLennan MR. 2020. Atypically high reproductive skew in a small wild chimpanzee community in a human-dominated landscape. *Folia Primatologica*, 91 : 688–696. <https://doi.org/10.1159/000508609>.

- McCarthy MS, Lester JD, Howe EJ, Arandjelovic M, Stanford CB, Vigilant L. 2015. Genetic censusing identifies an unexpectedly sizeable population of an endangered large mammal in a fragmented forest landscape. *BMC Ecology*, 15 : 21. <https://doi.org/10.1186/s12898-015-0052-x>.
- McCarthy MS, Lester JD, Langergraber KE, Stanford CB, Vigilant L. 2018. Genetic analysis suggests dispersal among chimpanzees in a fragmented forest landscape in Uganda. *American Journal of Primatology*, 80 : Article e22902. <https://doi.org/10.1002/ajp.22902>.
- McCarthy, MS, Lester JD, Cibot M, Vigilant L, McLennan MR. 2020. Atypically high reproductive skew in a small wild chimpanzee community in a human-dominated landscape. *Folia Primatologica*, 91 : 688–696. <https://doi.org/10.1159/000508609>.
- McCarthy MS, Lester JD, Stanford CB. 2017. Chimpanzees (*Pan troglodytes*) flexibly use introduced species for nesting and bark feeding in a human-dominated habitat. *International Journal of Primatology*, 38 : 321–337. <https://doi.org/10.1007/s10764-016-9916-y>.
- McKinney T. 2011. The effects of provisioning and crop-raiding on the diet and foraging activities of human-commensal white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology*, 73 : 439–448. <https://doi.org/10.1002/ajp.20919>.
- McKinney T. 2015. A classification system for describing anthropogenic influence on nonhuman primate populations. *American Journal of Primatology*, 77 : 715–726. <https://doi.org/10.1002/ajp.22395>.
- McKinney T, Westin JL, Serio-Silva JC. 2015. Anthropogenic habitat modification, tourist interactions and crop-raiding in howler monkeys. Dans : Kowalewski M, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D (Eds.), *Howler Monkeys* (p. 281–311). *Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer, New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4_11.
- McLennan MR. 2008. Beleaguered chimpanzees in the agricultural district of Hoima, western Uganda. *Primate Conservation*, 23 : 45–54. <https://doi.org/10.1896/052.023.0105>.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s10764-013-9683-y>.
- McLennan MR, Asimwe C. 2016. Cars kill chimpanzees: case report of a wild chimpanzee killed on a road at Bulindi, Uganda. *Primates*, 57 : 377–388. <https://doi.org/10.1007/s10329-016-0528-0>.
- McLennan MR, Hill CM. 2010. Chimpanzee responses to researchers in a disturbed forest–farm mosaic at Bulindi, western Uganda. *American Journal of Primatology*, 72 : 907–908. <https://doi.org/10.1002/ajp.20839>.
- McLennan MR, Hill CM. 2012. Troublesome neighbours: changing attitudes towards chimpanzees (*Pan troglodytes*) in a human-dominated landscape in Uganda. *Journal for Nature Conservation*, 20 : 219–227. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.03.002>.
- McLennan MR, Hill CM. 2015. Changing agricultural practices and human-chimpanzee interactions: tobacco and sugarcane farming in and around Bulindi, Uganda. Dans : Arcus Foundation (Ed.), *State of the Apes. Volume II: Industrial Agriculture and Ape Conservation* (p. 29–31). Cambridge : Cambridge University Press. ISBN : 9781316488959.

- McLennan MR, Hintz B, Kiiza V, Rohen J, Lorenti G, Hockings KJ. 2021. Surviving at the extreme: Chimpanzee ranging is not restricted in a deforested human-dominated landscape in Uganda. *African Journal of Ecology*, 59 : 1–12. <https://doi.org/10.1111/aje.12803>.
- McLennan MR, Hockings KJ. 2016. The aggressive ape? Cause and contexts of great ape attacks on local persons. Dans Angelici FM (Ed.), *Problematic wildlife* (p.373–394). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-22246-2_18.
- McLennan MR, Howell CP, Bardi M, Heistermann M. 2019. Are human-dominated landscapes stressful for wild chimpanzees (*Pan troglodytes*)? *Biological Conservation*, 233 : 73–82. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.02.028>.
- McLennan M, Hyeroba D, Asimwe C, Reynolds V, Wallis J. 2012. Chimpanzees in mantraps: Lethal crop protection and conservation in Uganda. *Oryx*, 46 : 598–603. <https://doi.org/10.1017/S0030605312000592>.
- McLennan MR, Lorenti GA, Sabiiti T, Bardi M. 2020. Forest fragments become farmland: Dietary response of wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) to fast-changing anthropogenic landscapes. *American Journal of Primatology*, 82 : Article e23090. <https://doi.org/10.1002/ajp.23090>.
- McLennan MR, Plumptre A. 2012. Protected apes, unprotected forest: Composition, structure, and diversity of riverine forest fragments and their conservation value in Uganda. *Tropical Conservation Science*, 5 : 79–103. <https://doi.org/10.1177/194008291200500108>.
- McLennan MR, Spagnoletti N, Hockings KJ. 2017. The Implications of Primate Behavioral Flexibility for Sustainable Human-Primate Coexistence in Anthropogenic Habitats. *International Journal of Primatology*, 38 : 105–121. <https://doi.org/10.1007/s10764-017-9962-0>.
- Meijaard E, Mengersen K, Buchori D, Nurcahyo A, Ancrenaz M, Wich S, Atmoko SS, Tjiu A, Prasetyo D, Nardiyono, Hadiprakarsa Y, Christy L, Wells J, Albar G, Marshall AJ. 2011. Why don't we ask? A complementary method for assessing the status of great apes. *PLoS One*, 6 : Article e18008. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018008>.
- Melis AP, Hare B, Tomasello M. 2008. Do chimpanzees reciprocate received favours? *Animal Behaviour*, 76 : 951–962. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.05.014>.
- Mesquita PCMD, Lipinski VM, Polidoro GLS. 2014. Less charismatic animals are more likely to be “road killed”: human attitudes towards small animals in Brazilian roads. *Biotemas*, 28 : 85. Disponible sur : <https://periodicos.ufsc.br/index.php/biotemas/article/view/2175-7925.2015v28n1p85> (consulté le 15 août 2023).
- Meyers D, Bohorquez J, Cumming T, Emerton L, Heuvel OVD, Riva M, Victurine R. 2020. Conservation Finance: A Framework. Conservation Finance Alliance. Disponible sur : <https://www.conservationfinancealliance.org/cfa-white-paper> (consulté le 20 septembre 2023).
- Milton SJ, Dean WR, Sielecki LE, van der Ree R. 2015. The function and management of roadside vegetation. Dans : Ree R, Smith D and Grilo C (Eds.), *Handbook of road ecology* (p. 373–381). John Wiley & Sons. <https://doi.org/10.1002/9781118568170.ch46>.
- Minhós T, Chikhi L, Sousa C, Vicente LM, Ferreira da Silva M, Heller R, Casanova C, Bruford MW. 2016. Genetic consequences of human forest exploitation in two colobus monkeys in Guinea Bissau. *Biological Conservation*, 194 : 194–208. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.019>.

- Minhós T, Ferreira da Silva M. 2019. Primate behavioral adaptations to anthropogenic habitats – the case of Cantanhez National Park in Guinea–Bissau. Dans : Roque AC, Brito C and Veracini C (Eds.), *Peoples, Nature and Environments: Learning to Live Together* (p. 129–144). Cambridge Scholars Publishing. ISBN : 1527541312.
- Mitani J. 2009. Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds. *Animal Behaviour*, 77 : 633–640. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.021>.
- Mitani J, Watts D, Lwanga J. 2002. Ecological and social correlates of chimpanzee party size and composition. Dans : Marchant L (Author) & Boesch C, Hohmann G (Eds.), *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos* (p. 102–111). Cambridge : Cambridge University Press. ISBN : 9780511606397.
- Mitani J, Watts D. 2005. Correlates of territorial boundary patrol behaviour in wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, 70 : 1079–1086. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.02.012>.
- Morgan D, Sanz C. 2007. Best Practice Guidelines for Reducing the Impact of Commercial Logging on Great Apes in Western Equatorial Africa. IUCN/SSC Primate Specialist Group, Gland, Switzerland. Disponible sur : <https://portals.iucn.org/library/node/9059> (consulté le 24 août 2023).
- Morgan D, Sanz C, Greer D, Rayden T, Maisels F, Williamson EA. 2013. Great Apes and FSC: Implementing ‘Ape Friendly’ Practices in Central Africa’s Logging Concessions. IUCN/SSC Primate Specialist Group, Gland, Switzerland. Disponible sur : <https://portals.iucn.org/library/node/10378> (consulté le 24 août 2023).
- Muller M, Mitani J. 2005. Conflict and Cooperation in Wild Chimpanzees. *Advances in the Study of Behavior*, 35 : 275–331. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(05\)35007-8](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(05)35007-8).
- Muller M, Thompson ME, Wrangham RW. 2006. Male chimpanzees prefer mating with old females. *Current Biology*, 16 : 2234–2238. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.09.042>.
- Mwavu E, Witkowski E. 2008. Land use and cover changes (1988–2002) around Budongo Forest Reserve, NW Uganda: Implications for forest and woodland sustainability. *Land Degradation & Development*, 19 : 606–622. <https://doi.org/10.1002/ldr.869>.
- N**
- Nackoney J, Molinario G, Potapov PV, Turubanova S, Hansen MC, Furuichi T. 2014. Impacts of civil conflict on primary forest habitat in northern Democratic Republic of the Congo, 1990–2010. *Biological Conservation*, 170 : 321–328. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2013.12.033>.
- Naughton-Treves L. 1998. Temporal patterns of crop-raiding by primates: linking food availability in croplands and adjacent forest. *Journal of Applied Ecology*, 35 : 596–606. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.3540596.x>.
- Ndzai C, Malonga P, Maisels F. 2019. Rediscovery of Bouvier’s Red Colobus in the Southern Republic of Congo. *Primate Conservation*, 33 : 43–46.
- Negrey JD, Reddy RB, Scully EJ, Phillips–Garcia S, Owens LA, Langergraber KE, Mitani JC, Emery Thompson M, Wrangham RW, Muller MN, Otali E, Machanda Z, Hyeroba D, Grindle KA, Pappas TE, Palmenberg AC, Gern JE, Goldberg TL. 2019. Simultaneous outbreaks of respiratory disease in wild chimpanzees caused by distinct viruses of human origin. *Emerging Microbes & Infections*, 8 : 139–149. <https://doi.org/10.1080/22221751.2018.1563456>.

Netherlands Commission for Environmental Assessment (NCEA). 2019. *Advisory Review of the Environmental and Social Impact Assessment for the East Africa Crude Oil Pipeline (EACOP)*. 16 p. Disponible sur : https://www.eia.nl/docs/os/i72/i7228/7228_advisory_report_eacop_uganda_27_june_2019.pdf (consulté le 19 septembre 2023).

Nishida T. 1983. Alpha status and agonistic alliance in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Primates*, 24 : 318–336. <https://doi.org/10.1007/BF02381978>.

Nishida T, Hiraiwa-Hasegawa M, Hasegawa T, Takahata Y. 1985. Group extinction and female transfer in wild chimpanzees in the Mahale National Park, Tanzania. *Ethology*, 67 : 284–301. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1985.tb01395.x>.

Nishida T, Kano T, Goodall J, McGrew WC, Nakamura M. 1999. Ethogram and Ethnography of Mahale Chimpanzees. *Anthropological Science*, 107 : 141–188. <https://doi.org/10.1537/ase.107.141>.

Nishida T, Corp N, Hamai M, Hasegawa T, Hiraiwa-Hasegawa M, Hosaka K, Hunt KD, Itoh N, Kawanaka K, Matsumoto-Oda A, Mitani JC, Nakamura M, Norikoshi K, Sakamaki T, Turner L, Uehara S, Zamma K. 2003. Demography, female life history, and reproductive profiles among the chimpanzees of Mahale. *American Journal of Primatology*, 59 : 99–121. <https://doi.org/10.1002/ajp.10068>.

Normand E, Ban SD, Boesch C. 2009. Forest chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) remember the location of numerous fruit trees. *Animal Cognition*, 12 : 797–807. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0239-7>.

O

Oates JF, Groves CP, Jenkins PD. 2009. The type locality of *Pan troglodytes vellerosus* (Gray, 1862), and implications for the nomenclature of West African chimpanzees. *Primates*, 50 : 78–80. <https://doi.org/10.1007/s10329-008-0116-z>.

Ogwang T, Vanclay F. 2019. Social impacts of land acquisition for oil and gas development in Uganda. *Land*, 8 : 109. <https://doi.org/10.3390/land8070109>.

Onelcin P, Alver Y. 2017. The crossing speed and safety margin of pedestrians at signalized intersections. *Transportation Research Procedia*, 22 : 3–12. <https://doi.org/10.1016/j.trpro.2017.03.002>.

Onyango N. 2009. On the Linear Mixed Effects Regression (lmer) R Function for Nested Animal Breeding Data. *Case studies in business, industry and government statistics*, 4 : 44–58.

P

Pederson A, King J, Landau V. 2005. Chimpanzee (*Pan troglodytes*) personality predicts behavior. *Journal of Research in Personality*, 39 : 534–549. <https://doi.org/10.1016/j.jrp.2004.07.002>.

Pellegrini S, Ess A, Van Gool L. 2010. Improving Data Association by Joint Modeling of Pedestrian Trajectories and Groupings. Dans : Daniilidis K, Maragos P, Paragios N (Eds.), *Computer Vision – ECCV* (p. 452–465). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-15549-9_33.

Pepper J, Mitani J, Watts D. 1999. General Gregariousness and Specific Social Preferences among Wild Chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 20 : 613–632. <https://doi.org/10.1023/A:1020760616641>.

- Perumal L, New MG, Jonas M, Liu W. 2021. The impact of roads on sub-Saharan African ecosystems: a systematic review. *Environmental Research Letters*, 16 : Article e113001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326%2Fac2ad9>.
- Peters D, Kim L, Zaman R, Haas G, Cheng J, Ahmed S. 2015. Pedestrian Crossing Behavior at Signalized Intersections in New York City. *Transportation Research Record*, 2519 : 179–188. <https://doi.org/10.3141/2519-20>.
- Pierce AH. 2009. An encounter between a leopard and a group of chimpanzees at Gombe National Park. *Pan African News*, 16 : 22–24. <https://doi.org/10.5134/143505>.
- Ploi K, Curto M, Bolfíková BČ, Loudová M, Hulva P, Seiter A, Fuhrmann M, Winter S, Meimberg H. 2020. Evaluating the Impact of Wildlife Shelter Management on the Genetic Diversity of *Erinaceus europaeus* and *E. roumanicus* in Their Contact Zone. *Animals*, 10 : 1452. <https://doi.org/10.3390/ani10091452>.
- Plumptre AJ, Arnold M, Nkuuta D. 2003. Conservation Action Plan for Uganda’s Chimpanzees 2003–2008. Wildlife Conservation Society/Jane Goodall Institute.
- Plumptre AJ, Reynolds V. 1997. Nesting Behavior of Chimpanzees: Implications for Censuses. *International Journal of Primatology*, 18 : 475–485. <https://doi.org/10.1023/A:1026302920674>.
- Plumptre AJ, Nixon S, Critchlow R, Vieilledent G, Nishuli R, Kirkby A, Williamson EA, Hall JS, Kujirakwinja D. 2015. Status of Grauer’s Gorilla and Chimpanzee in eastern Democratic Republic of Congo: Historical and Current Distribution and Abundance. Wildlife Conservation Society, Fauna & Flora International and Institut Congolais pour la Conservation de la Nature, New York.
- Plumptre AJ, Rose R, Nangendo G, Williamson EA, Didier K, Hart J, Mulindahabi F, Hicks C, Griffin B, Ogawa H, Nixon S, Pintea L, Vosper A, McClennan M, Amsini F, McNeilage A, Makana JR, Kanamori M, Hernandez A, Piel A, ... Bennett E. 2010. Chimpanzé de Schweinfurth (*Pan troglodytes schweinfurthii*) : État de conservation de l’espèce et plan d’action 2010-2020. Groupe de spécialistes des primates de la CSE/UICN, Gland, Suisse. ISBN : 9782831713823.
- Plumptre AJ, Baisero D, Belote RT, Vázquez-Domínguez E, Faurby S, Jędrzejewski W, Kiara H, Kühl H, Benítez-López A, Luna-Aranguré C, Voigt M, Wich S, Wint W, Gallego-Zamorano J, Boyd C. 2021. Where might we find ecologically intact communities?. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4 : 26. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.626635>.
- Polyzos S, Tsiotas D. 2020. The Contribution Of Transport Infrastructures To The Economic And Regional Development: A Review Of The Conceptual Framework. *Theoretical and Empirical Researches in Urban Management*, 15 : 5–23.
- Pontzer H, Wrangham RW. 2006. Ontogeny of ranging in wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 27 : 295–309. <https://doi.org/10.1007/s10764-005-9011-2>.
- Potapov P, Hansen MC, Pickens A, Hernandez-Serna A, Tyukavina A, Turubanova S, Zalles V, Li X, Khan A, Stolle F, Harris N, Song X-P, Baggett A, Kommareddy I, Kommareddy A. 2022. The Global 2000-2020 Land Cover and Land Use Change Dataset Derived From the Landsat Archive: First Results. *Frontiers in Remote Sensing*, 3 : Article 856903. <https://doi.org/10.3389/frsen.2022.856903>.
- Pragatheesh A. 2011. Effect of human feeding on the road mortality of rhesus macaques on National Highway-7 routed along Pench Tiger Reserve, Madhya Pradesh, India. *Journal of Threatened Taxa*, 3 : 1656–1662. <https://doi.org/10.11609/JoTT.o2669.1656-62>.

Praill LC, Eppley TM, Shanee S, Cunneyworth PMK, Abra FD, Allgas N, Al-Razi H, Campera M, Cheyne SM, Collinson W, Donati G, Linden B, Manson S, Maria M, Morcatty TQ, Nekarai KAI, Oklandr LI, Nijman V, Svensson MS. 2023. Road Infrastructure and Primate Conservation: Introducing the Global Primate Roadkill Database. *Animals*, 13 : Article 1692. <https://doi.org/10.3390/ani13101692>.

Priston N. 2005. Crop-raiding by *Macaca ochreata brunnescens* in Sulawesi: reality, perceptions and outcomes for conservation. Thèse de doctorat. University of Cambridge, Cambridge, UK. 375 p.

Pusey A. 1990. Behavioural Changes at Adolescence in Chimpanzees. *Behaviour*, 115 : 203–246. <https://doi.org/10.1163/156853990X00581>.

Pusey A. 1997. The Influence of Dominance Rank on the Reproductive Success of Female Chimpanzees. *Science*, 277 : 828–831. <https://doi.org/10.1126/science.277.5327.828>.

Q

Qiu F, Hu X. 2010. Modeling group structures in pedestrian crowd simulation. *Simulation Modelling Practice and Theory*, 18 : 190–205. <https://doi.org/10.1016/j.simpat.2009.10.005>.

R

R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. Disponible sur : <https://www.R-project.org/> (consulté le 15 août 2023).

Rakoczy H, Hamann K, Warneken F, Tomasello M. 2010. Bigger knows better: Young children selectively learn rule games from adults rather than from peers. *British Journal of Developmental Psychology*, 28 : 785–798. <https://doi.org/10.1348/026151009X479178>.

Rea RV. 2003. Modifying roadside vegetation management practices to reduce vehicular collisions with moose *Alces alces*. *Wildlife Biology*, 9 : 81–91. <https://doi.org/10.2981/wlb.2003.030>.

Reddy R, Sandel A. 2020. Social relationships between chimpanzee sons and mothers endure but change during adolescence and adulthood. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 74 : 150. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02937-7>.

Reynolds V. 2005. The chimpanzees of the Budongo forest: ecology, behaviour and conservation. 320 p. New York : Oxford University Press.

Reynolds V, Wallis J, Kyamanywa R. 2003. Fragments, Sugar, and Chimpanzees in Masindi District, Western Uganda. Dans : Marsh LK (Eds.), *Primates in Fragments* (p. 309–320). Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3770-7_20.

Rhine RJ, Tilson R. 1987. Reactions to fear as a proximate factor in the sociospatial organization of baboon progressions. *American Journal of Primatology*, 13 : 119–128. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350130203>.

Roberts A, Roberts S. 2016. Wild chimpanzees modify modality of gestures according to the strength of social bonds and personal network size. *Scientific Reports*, 6 : Article 33864. <https://doi.org/10.1038/srep33864>.

Rodriguez M, Pascual M, Wingard J, Bhatri N, Rydannnykh A, Russo A, Janicki J. 2018. Legal Protection of Great Apes & Gibbons: Country Profiles for 17 Range Countries. *Legal Atlas*. Disponible sur : <https://www.legal-atlas.com/legal-atlas-publications.html> (consulté le 20 septembre 2023).

- Rowell T. 1969. Long-term changes in a population of Ugandan baboons. *Folia primatologica*, 11 : 241–254. <https://doi.org/10.1159/000155273>.
- Runge CA, Withey JC, Naugle DE, Fargione JE, Helmstedt KJ, Larsen AE, Martinuzzi S, Tack JD. 2019. Single species conservation as an umbrella for management of landscape threats. *PLoS One*, 14 : Article e0209619. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209619>.
- Rwego IB, Isabirye-Basuta G, Gillespie TR, Goldberg TL. 2008. Gastrointestinal bacterial transmission among humans, mountain gorillas, and livestock in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *Conservation Biology*, 22 : 1600–1607. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01018.x>.
- Rytwinski T, Fahrig L. 2015. The Impacts of Roads and Traffic on Terrestrial Animal Populations. Dans : van der Ree R, Smith D, Grilo C (Eds.), *Handbook of Road Ecology* (p.237–246). John Wiley & Sons, Hoboken, NJ. <https://doi.org/10.1002/9781118568170.ch28>.
- S**
- Samuni L, Crockford C, Wittig R. 2021. Group-level cooperation in chimpanzees is shaped by strong social ties. *Nature Communications*, 12 : 539. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20709-9>.
- Sánchez-Fernández M, Barrigón Morillas JM, Montes González D, de Sanjosé Blasco JJ. 2022. Impact of Roads on Environmental Protected Areas: Analysis and Comparison of Metrics for Assessing Habitat Fragmentation. *Land*, 11 : 1843. <https://doi.org/10.3390/land11101843>.
- Sandel A, Reddy R. 2021. Sociosexual behaviour in wild chimpanzees occurs in variable contexts and is frequent between same-sex partners. *Behaviour*, 158 : 249–276. <https://doi.org/10.1163/1568539X-bja10062>.
- Sarringhaus L, MacLatchy L, Mitani J. 2014. Locomotor and postural development of wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 66 : 29–38. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.09.006>.
- Satsias Z, Silk M, Hockings K, Cibot M, Rohen J, McLennan M. 2022. Sex-specific responses to anthropogenic risk shape wild chimpanzee social networks in a human-impacted landscape. *Animal Behaviour*, 186 : 29–40. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.01.016>.
- Sawaya MA, Clevenger AP, Kalinowski ST. 2013. Demographic Connectivity for Ursid Populations at Wildlife Crossing Structures in Banff National Park. *Conservation Biology*, 27 : 721–730. <https://doi.org/10.1111/cobi.12075>.
- Schmitt D, Cartmill M, Griffin TM, Hanna JB, Lemelin P. 2006. Adaptive value of ambling gaits in primates and other mammals. *The Journal of Experimental Biology*, 209 : 2042–2049. <https://doi.org/10.1242/jeb.02235>.
- Schwab A, Zandbergen P. 2011. Vehicle-related mortality and road crossing behaviour of the Florida panther. *Applied Geography*, 31 : 859–870. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2010.10.015>.
- Scott NM. 2013. Gesture use by chimpanzees (*Pan troglodytes*): differences between sexes in inter- and intra-sexual interactions. *American Journal of Primatology*, 75 : 555–567. <https://doi.org/10.1002/ajp.22133>.
- Scully EJ, Basnet S, Wrangham RW, Muller MN, Otali E, Hyeroba D, Grindle KA, Pappas TE, Thompson ME, Machanda Z, Watters KE, Palmenberg AC, Gern JE, Goldberg TL. 2013. Lethal Respiratory Disease Associated with Human Rhinovirus C in Wild Chimpanzees, Uganda, 2013. *Emerging Infectious Diseases*, 24 : 267–274. <https://doi.org/10.3201/eid2402.170778>.

- Shepard DB, Kuhns AR, Dreslik MJ, Phillips CA. 2008. Roads as barriers to animal movement in fragmented landscapes. *Animal Conservation*, 11 : 288–296. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2008.00183.x>.
- Shilling F, Collison W, Bil M, Vercayie D, Heigl F, Perkins SE, MacDougall S. 2020. Designing wildlife-vehicle conflict observation systems to inform ecology and transportation studies. *Biological Conservation*, 251 : Article 108797. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108797>.
- Shively G, Jagger P, Sserunkuuma D, Arinaitwe A, Chibwana C. 2010. Profits and margins along Uganda's charcoal value chain. *International Forestry Review*, 12 : 270–283. <https://doi.org/10.1505/ifor.12.3.270>.
- Silk JB, Brosnan SF, Vonk J, Henrich J, Povinelli DJ, Richardson AS, Lambeth SP, Mascaró J, Schapiro SJ. 2005. Chimpanzees are indifferent to the welfare of unrelated group members. *Nature*, 437 : 1357–1359. <https://doi.org/10.1038/nature04243>.
- Simberloff D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation*, 83 : 247–257. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00081-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00081-5).
- Simpson G, Johnston L, Richardson M. 2003. An investigation of road crossing in a virtual environment. *Accident Analysis and Prevention*, 35 : 787–796. [https://doi.org/10.1016/S0001-4575\(02\)00081-7](https://doi.org/10.1016/S0001-4575(02)00081-7).
- Smith DJ, van der Ree R, Rosell C. 2015. Wildlife crossing structures: an effective strategy to restore or maintain wildlife connectivity across roads. Dans : van der Ree R, Smith DJ & Grilo C (Eds.), *Handbook of Road Ecology* (p. 172–183). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118568170.ch21>.
- Stanley L, Hardy A, Lassacher S. 2006. Responses to Enhanced Wildlife Advisories in a Simulated Environment. *Transportation Research Record: Journal of the Transportation Research Board*, 1980 : 126–133. <https://doi.org/10.1177/0361198106198000117>.
- Steenweg R, Hebblewhite M, Burton C, Whittington J, Heim N, Fisher JT, Ladle A, Lowe W, Muhly T, Paczkowski J, Musiani M. 2023. Testing umbrella species and food-web properties of large carnivores in the Rocky Mountains. *Biological Conservation*, 278 : Article 109888. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109888>.
- Stoner JA. 1961. A comparison of individual and group decisions involving risk. Thèse de Master non publiée. Massachusetts Institute of Technology, MA.
- Sugiyama Y. 2004. Demographic parameters and life history of chimpanzees at Bossou, Guinea. *American Journal of Physical Anthropology*, 124 : 154–165. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10345>.
- Sun P, Umuntunundi P, Wronski T. 2022. Species richness, relative abundance and occupancy of ground-dwelling mammals denote the ineffectiveness of chimpanzee as flagship species. *Mammalian Biology*, 102 : 1835–1850. <https://doi.org/10.1007/s42991-022-00289-5>.
- Sussman RW, Garber PA, Cheverud JM. 2005. Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *American Journal of Physical Anthropology*, 128 : 84–97. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20196>.

T

- Tacconi L, Williams DA. 2020. Corruption and Anti-Corruption in Environmental and Resource Management. *Annual Review of Environment and Resources*, 45 : 305–329. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-012320-083949>.

Thatcher HR, Downs CT, Koyama NF. 2019. Anthropogenic influences on the time budgets of urban vervet monkeys. *Landscape and Urban Planning*, 181 : 38–44. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.09.014>.

Tourkakis CA. 2009. Savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) as a referential model for the evolution of habitual bipedalism in hominids. 114 p. Graduate Theses and Dissertations. Paper 10584.

Trombulak SC, Frissell CA. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology*, 14 : 18–30. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99084.x>.

Tumusiime DM, Maweje J, Byakagaba P. 2016. Discovery of Oil: Community Perceptions and Expectations in Uganda's Albertine Region. *Journal of Sustainable Development*, 9 : 1. <https://doi.org/10.5539/jsd.v9n6p1>.

Tweheyo M, Hill CM, Obua J. 2005. Patterns of crop raiding by primates around the Budongo Forest Reserve, Uganda. *Wildlife Biology*, 11 : 237–247. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2005\)11\[237:POCRBP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2005)11[237:POCRBP]2.0.CO;2).

Tweheyo M, Lye KA. 2005. Patterns of frugivory of the Budongo Forest chimpanzees, Uganda. *African Journal of Ecology*, 43 : 282–290. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2005.00566.x>.

U

Uganda Bureau of Statistics. 2016. The National Population and Housing Census 2014 – Main Report. Kampala, Uganda. Disponible sur : https://www.ubos.org/?pagename=explore-publications&p_id=20 (consulté le 15 mars 2023).

V

van Der Ree R, Jaeger JAG, Van Der Grift EA, Clevenger AP. 2011. Effects of Roads and Traffic on Wildlife Populations and Landscape Function: Road Ecology is Moving toward Larger Scales. *Ecology and Society*, 16: 48. <http://www.jstor.org/stable/26268822>.

van Dijk K, Cibot M, McLennan MR. 2021. Chimpanzees (*Pan troglodytes*) adapt their nesting behavior after large-scale forest clearance and community decline. *American Journal of Primatology*, 83 : Article e23323. <https://doi.org/10.1002/ajp.23323>.

van Lawick-Goodall J. 1973. The behavior of chimpanzees in their natural habitat. *American Journal of Psychiatry*, 130 : 1–12. <https://doi.org/10.1176/ajp.130.1.1>.

Vanthomme H, Kolowski J, Korte L, Alonso A. 2013. Distribution of a community of mammals in relation to roads and other human disturbances in Gabon, Central Africa. *Conservation Biology*, 27 : 281–291. <https://doi.org/10.1111/cobi.12017>.

Videan E, McGrew WC. 2001. Are bonobos (*Pan paniscus*) really more bipedal than chimpanzees (*Pan troglodytes*)? *American Journal of Primatology*, 54 : 233–239. <https://doi.org/10.1002/ajp.1033>.

Vidya TNC, Thuppil V. 2010. Immediate behavioural responses of humans and Asian elephants in the context of road traffic in southern India. *Biological Conservation*, 143 : 1891–1900. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.04.043>.

Vonk J, Brosnan SF, Silk JB, Henrich J, Richardson AS, Lambeth SP, Schapiro SJ, Povinelli DJ. 2008. Chimpanzees do not take advantage of very low cost opportunities to deliver food to unrelated group members. *Animal Behaviour*, 75 : 1757–1770. <https://doi.org/10.1007/s10329-008-0122-1>.

W

de Waal FBM. 2008. Putting the altruism back into altruism: the evolution of empathy. *Annual Review of Psychology*, 59 : 279-300. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.59.103006.093625>.

de Waal FBM, Van Roosmalen A. 1979. Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5 : 55–66.

Wadey J, Beyer HL, Saaban S, Othman N, Leimgruber P, Campos-Arceiz A. 2018. Why did the elephant cross the road? The complex response of wild elephants to a major road in Peninsular Malaysia. *Biological Conservation*, 218 : 91–98. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.11.036>.

Wallace G, Hill C. 2012. Crop Damage by Primates: Quantifying the Key Parameters of Crop-Raiding Events. *PLoS One*, 7 : Article e46636. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046636>.

Wallis J, Rick Lee D. 1999. Primate Conservation : The Prevention of Disease Transmission. *International Journal of Primatology*, 20 : 803–826. <https://doi.org/10.1023/A:1020879700286>.

Walker K, Walker C, Goodall J, Pusey A. 2018. Maturation is prolonged and variable in female chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 114 : 131–140. <https://doi.org/10.1016%2Fj.jhevol.2017.10.010>.

Warneken F, Tomasello M. 2006. Altruistic helping in human infants and young chimpanzees. *Science*, 311 : 1301–1303. <https://doi.org/10.1126/science.1121448>.

Warneken F, Hare B, Melis AP, Hanus D, Tomasello M. 2007. Spontaneous altruism by chimpanzees and young children. *PLoS Biology*, 5 : 1114–1120. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050184>.

Watts D, Mitani J. 2001. Boundary patrols and intergroup encounters in wild chimpanzees. *Behaviour*, 138 : 299–327. <https://doi.org/10.1163/15685390152032488>.

Weng L, Boedihartono AK, Dirks PH, Dixon J, Lubis MI, Sayer JA. 2013. Mineral industries, growth corridors and agricultural development in Africa. *Global Food Security*, 2 : 195–202. <https://doi.org/10.1016/j.gfs.2013.07.003>.

Wessling EG, Humle T, Heinicke S, Hockings KJ, Byler D, Williamson EA. 2020. Regional action plan for the conservation of western chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) 2020–2030. IUCN SSC Primate Specialist Group (Editor). Gland, Switzerland: IUCN, International Union for Conservation of Nature. <https://doi.org/10.2305/iucn.ch.2020.ssc-rap.2.en>.

Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CE, Wrangham RW, Boesch C. 1999. Cultures in chimpanzees. *Nature*, 399 : 682–685. <https://doi.org/10.1038/21415>.

Whiten A, Spiteri A, Horner V, Bonnie KE, Lambeth SP, Schapiro SJ, de Waal FB. 2007. Transmission of multiple traditions within and between chimpanzee groups. *Current Biology*, 17 : 1038–1043. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.05.031>.

Wilkie D, Shaw E, Rotberg F, Morelli G, Auzel P. 2000. Roads, Development, and Conservation in the Congo Basin. *Conservation Biology*, 14 : 1614–1622. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2000.99102.x>.

- Wilson D, Reeder D (Eds). 2005. *Mammal Species of the World* (3^e éd.). 142 p. Johns Hopkins University Press.
- Wilson M, Hauser M, Wrangham R. 2007. Chimpanzees (*Pan troglodytes*) modify grouping and vocal behaviour in response to location-specific risk. *Behaviour*, 144 : 1621. <https://doi.org/10.1163/156853907782512137>.
- Wittig RM, Boesch C. 2003. Food Competition and Linear Dominance Hierarchy Among Female Chimpanzees of the Tai National Park. *International Journal of Primatology*, 24 : 847–867. <https://doi.org/10.1023/A:1024632923180>.
- World Travel & Tourism Council (WTTC). (2018). *Travel & tourism economic impact 2018*. WTTC, London.
- World Wildlife Fund (WWF), Civil Society Coalition on Oil and Gas (CSCO). 2017. *Safeguarding People & Nature in the East African Crude Oil (EACOP) Pipeline Project, A preliminary environmental and socio-economic threat analysis*. 41 p. WWF & CSCO Research Paper No. 3, Kampala, Uganda. Disponible sur : https://media.wwf.no/assets/attachments/99-safeguarding_nature_and_people___oil_and_gas_pipeline_factsheet.pdf (consulté le 19 septembre 2023).
- Wormington J. 2018. "What Do We Get Out of It?" The Human Rights Impact of Bauxite Mining in Guinea. Human Rights Watch, Washington DC. Disponible sur : https://www.hrw.org/sites/default/files/report_pdf/guinea1018_web2.pdf (consulté le 14 septembre 2023).
- Wrangham RW, Wilson ML, Hare BA, Wolfe ND. 2000. Chimpanzee predation and the ecology of microbial exchange. *Microbial Ecology in Health and Disease*, 12: 186–188.
- Wroblewski E, Murray C, Keele B, Schumacher–Stankey J, Hahn B Pusey A. 2009. Male dominance rank and reproductive success in chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *Animal Behaviour*, 77 : 873–885. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.014>.
- Y**
- Yang N, Price M, Xu Y, Zhu Y, Zhong X, Cheng Y, Wang B. 2023. Assessing Global Efforts in the Selection of Vertebrates as Umbrella Species for Conservation. *Biology*, 12 : 509. <https://doi.org/10.3390/biology12040509>.
- Yannis G, Golias J, Spyropoulou I, Papadimitriou E. 2007. Mobility Patterns of Motorcycle and Moped Riders in Greece. *Transportation Research Record*, 2031 : 69–75. <https://doi.org/10.3141/2031-09>.
- Z**
- Zafri NM, Rony AI, Adri N. 2019. Analysis of Pedestrian Crossing Speed and Waiting Time at Intersections in Dhaka. *Infrastructures*, 4 : 39. <https://doi.org/10.3390/infrastructures4030039>.
- Zhuang X, Wu C. 2011. Pedestrians' crossing behaviors and safety at unmarked roadway in China. *Accident; analysis and prevention*, 43 : 1927–1936. <https://doi.org/10.1016/j.aap.2011.05.005>.

Annexes

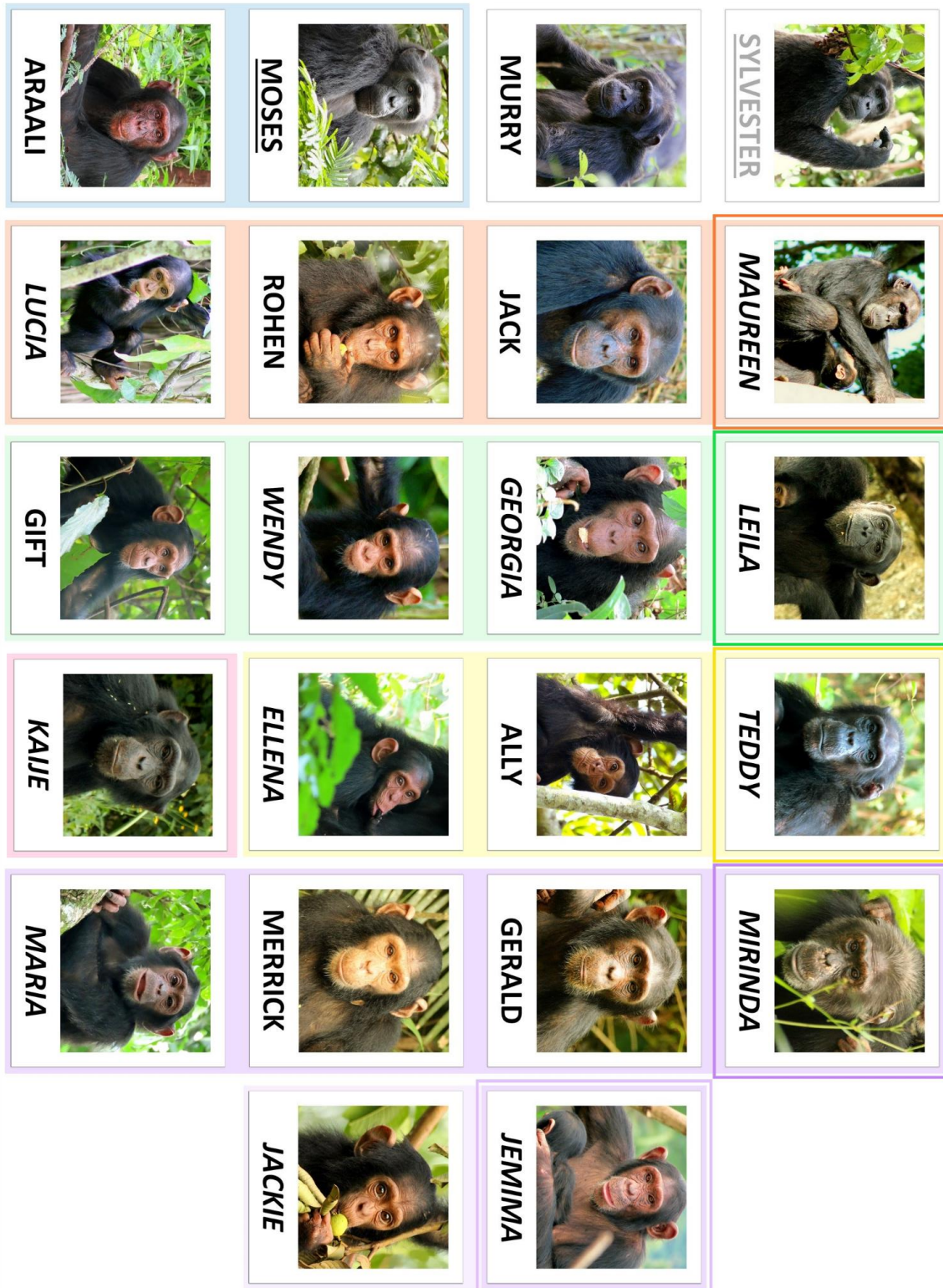
Annexe 1 : Composition de la communauté de chimpanzés de Bulindi entre 2018 et 2021 (données du BCCP).

Pour chaque individu, sont renseignées leur année de naissance, leur classe d'âge au début et à la fin de la collecte de données, leurs relations maternelles et fraternelles (blocs de couleur), et la catégorie âge-sexe qui leur a été attribuée dans notre étude. Les mâles sans mère sont listés en premiers par âge, suivis des femelles par âge avec leur progéniture respective. Les noms des femelles sont en caractères italiques et le nom du mâle alpha est souligné. Pour les individus nés avant 2012 (dont l'âge exact est inconnu), l'année de naissance estimée la plus récente a été retenue (écrite en caractères gras). Les chimpanzés enfants n'étaient pas comptabilisés dans notre étude.

Nom	Année de naissance	Classe d'âge en 2018	Classe d'âge en 2020	Remarque	Catégorie âge-sexe
Sylvester	1984-1988(?)	Adulte		Ancien mâle alpha ; disparu, probablement décédé en 2019	Mâle mature
Murry	1990-1992(?)	Adulte	Adulte		Mâle mature
Moses	2005(?)	Adulte	Adulte	Mâle alpha	Mâle mature
Araali	2009(?)	Sub-adulte	Adulte	Changement de classe d'âge (CA) en 2021	Mâle mature
Maureen	1976-1980(?)	Adulte	Adulte		Femelle mature
Jack	2008-2009(?)	Sub-adulte	Adulte	Changement de CA en 2021	Mâle mature
Rohen	2013	Juvénile	Sub-adulte	Changement de CA en 2021	Immature
Lucia	2016	Enfant	Juvénile	Changement de CA en 2020	Immature (2020)
Teddy	1980-1984(?)	Adulte	Adulte		Femelle mature
Ally	2014	Juvénile	Juvénile		Immature
Ellena	2019	Enfant	Enfant		Immature
Mirinda	1990-1992(?)	Adulte	Adulte		Femelle mature
Jemima	2005(?)	Adulte	Adulte		Femelle mature
Jackie	2018	Enfant	Enfant		
Gerald	2009(?)	Sub-adulte	Adulte	Changement de CA en 2021	Mâle mature
Merrick	2013	Juvénile	Sub-adulte	Changement de CA en 2021	Immature
Maria	2016	Enfant	Juvénile	Changement de CA en 2020	Immature (2020)
Leila	2000-2001(?)	Adulte	Adulte		Femelle mature
Georgia	2013	Juvénile	Sub-adulte	Changement de CA en 2021	Immature
Wendy	2016	Enfant	Juvénile	Changement de CA en 2020	Immature (2020)
Gift	2019		Enfant		
Kaije	2009(?)		Adulte	Sub-adulte arrivée dans la communauté en 2020 ; changement de CA en 2021	Femelle mature
Kasangwe	2021		Enfant		

Annexe 2 : Trombinoscope de la communauté de chimpanzés de Bulindi (sources des photographies : ©The Bulindi Chimpanzee & Community Project, ©Jacqueline Rohen).

Les plages de couleur représentent les liens familiaux (mères [encadrées] et progéniture, frères et soeurs). Les noms des femelles sont écrits en italique et ceux des mâles dominants (alpha), dont Sylvester décédé en 2019 (grisé), sont soulignés. L'enfant de Kaije nommé Kasangwe et né en novembre 2021 n'y est pas représenté.



Annexe 3 : Exemple d'utilisation du logiciel ©Boris pour la collecte des données comportementales (codage vidéo des comportements observés au cours du visionnage).

062.2.MO,MN,LC,RO,MK,JM&JA,KJ,MD&MA,LL(carrying GF&WD),GG,AL,TD&EL,AR crossing road 12.7.20 - obs...

Titre de la vidéo observée

Player #1

File Observations Playback Tools Analysis Help

1 Sélection du sujet observé (key = code clavier)

2 Sélection du comportement observé

3 Ajout automatique de l'observation à la base de données

Subjects

Key	Name	Description	Current state(s)
7 1	Maureen	1976-80	
8 R	Rohen	2013	
9 L	Lucia	2016	
10 T	Teddy	1980-4	

Ethogram

Key	Code	Type	Description
32 r	Retreat	Point event	Turning back after starting to cross
33 R	Reassurance gestures	Point event	Gestures produced in reaction to...
34 S	Slow crossing gait	Point event	Walking while crossing
35 S	Standing or sitting	Point event	Stopping on the road (standing or sitti

Events for "062.2.MO,MN,LC,RO,MK,JM&JA,KJ,MD&MA,LL(carrying GF&WD),GG,AL,TD&EL,AR crossing road 12.7.20" - obs...

time	subject	code	type	modifier
1 000000.410		Group waiting time	START	
2 000002.400		Crossing duration	START	
3 000002.400	Moses	Leading position		
4 000002.908	Lucia	Traffic or pedestrian checking		
5 000003.417	Moses	Slow crossing gait		
6 000003.928	Maureen	Traffic or pedestrian checking		
7 000005.909	Maureen	Slow crossing gait		
8 000006.421	Rohen	Traffic or pedestrian checking		
9 000008.906	Lucia	Fast crossing gait		
10 000009.920	Jackie	Carried		Jemima
11 000011.409	Rohen	Fast crossing gait		
12 000011.413	Jemima	Traffic or pedestrian checking		
13 000012.909	Merrick	Fast crossing gait		
14 000013.432	Jemima	Fast crossing gait		

062.2.
MO,MN,LC,RO,MK,JM&JA,KJ,MD&MA,LL(carrying GF&WD),GG,AL,TD&EL,AR crossing road 12.7.20.MOV: 00:00:06.228 / 00:00:55.556
Focal subject: **Maureen**

x1,000

Annexe 4 : Éthogramme présentant l'ensemble des comportements utilisés pour la collecte des données lors des observations comportementales sur les chimpanzés de Bulindi.

(A) Version française :

Catégorie comportementale	Comportement spécifique	Définition	Références
Mode de déplacement	Allure lente	L'individu se déplace en marchant tout au long de la traversée.	Cibot <i>et al.</i> 2015a
	Allure rapide	L'individu se déplace en courant ou en marchant rapidement (de type <i>ambling</i>) sur au moins une partie de la traversée.	Cibot <i>et al.</i> 2015a ; Schmitt <i>et al.</i> 2006
	Boiterie	L'individu boite sur au moins une partie de la traversée.	
	Porté	Dépendant porté par sa mère pendant toute la traversée.	
	Porté partiellement	Dépendant porté par sa mère seulement sur une partie de la traversée.	
	Port refusé	Dépendant qui a essayé de s'accrocher à sa mère pour être porté mais qui a été repoussé par celle-ci : se déplace donc au sol.	
Ordre de progression	Position exposée	Individus qui encadrent le sous-groupe : premier et dernier chimpanzés à franchir le bord de la route (on inclut l'individu qui traverse seul).	Cibot <i>et al.</i> 2015a*
	Position protégée	Dans un sous-groupe, individu qui occupe une position intermédiaire.	
Protection et coopération	Gestes de réconfort	Gestes comme le toucher, l'étreinte ou l'embrassade produits en réaction à la détresse du destinataire ou sollicités par un autre individu.	Roberts & Roberts 2016
	Comportement d'attente	L'individu s'arrête ou ralentit en regardant derrière lui pendant ou après la traversée, ou traverse de retour lorsque d'autres chimpanzés n'ont pas suivi (on exclut les dépendants qui attendent leur mère).	Cibot <i>et al.</i> 2015a*
	Comportement de garde	L'individu s'immobilise en position quadrupède sur la route et reste alerte pendant plus de 3 secondes, pendant que d'autres traversent.	Hockings 2011a*

Prudence	Contrôle du trafic routier	L'individu marque au moins une rotation de la tête entre 45° et 90° vers la droite et/ou la gauche, en position bipède ou quadrupède.	Cibot <i>et al.</i> 2015a
	Contrôle du trafic routier en hauteur	L'individu est grimpé dans un arbre et observe la route avant de traverser.	
	Repli	L'individu fait demi-tour après avoir commencé à traverser.	
	Evitement	L'individu attend sur le bord de la route et s'éloigne suite au passage d'un véhicule ou d'un piéton.	Jaeger <i>et al.</i> 2005*
Imprudence	Pause	L'individu marque un arrêt sur la route (en position debout ou assise), indifférent aux autres individus ou usagers de la route.	
	Charge d'intimidation	Le poil hérissé, l'individu charge, se balance en se dressant sur ses postérieurs, vocalise, frappe le sol ou lance des projectiles, voire combine plusieurs de ces menaces.	Scott 2013

(*) La définition est basée sur la définition originale de l'article cité en référence, mais a été adaptée à cette étude.

(B) English version:

Behavioural category	Specific behaviour	Definition	References
Mode of travel	Slow crossing gait	Walking throughout the entire crossing.	Cibot et al. 2015
	Fast crossing gait	Running for at least part of the crossing, including intermediate-speed gait, i.e. "ambling".	Cibot et al. 2015 Schmitt et al. 2006
	Limping	Limping for a part or throughout the entire crossing.	
	Carried	Dependent carried by its mother throughout the entire crossing.	
	Part-carried	Dependent carried by its mother for only part of the crossing.	
	Not carried	Dependent wanted to be carried but refused by the mother: therefore travelling on the ground.	
Progression order (Position)	Risky position	Individuals flanking the crossing (sub)group: first and last chimpanzees to step on to the asphalt (including an individual crossing alone).	Cibot et al. 2015
	Protected position	Intermediate position between first and last.	
Protective behaviours	Reassurance gestures	Gestures produced in reaction to recipient's distress or solicited from another, such as touching, kissing or embracing.	Roberts & Roberts 2016
	"Waiting for others" behaviour	Stopping or slowing while looking behind during or after crossing; or crossing back over when other chimpanzees haven't followed (excluding dependents waiting for their mother).	Cibot et al. 2015
	Guarding behaviour	Standing in a quadrupedal and alert posture on the road for more than 3s without moving while others cross.	Hockings 2011
Cautious behaviours	Traffic checking	Rotation of the head between 45° and 90° to the right and/or left at least once.	Cibot et al. 2015
	Traffic checking from tree	Chimpanzee, having climbed a tree, watching the road before crossing.	
	Retreat	Turning back after starting to cross.	
	Avoidance	Chimpanzee at roadside moving away in response to approaching or passing vehicle or pedestrians.	Jaeger et al. 2005
Reckless behaviours	Stop	Stopping on the road (standing or sitting), indifferent to other crossing individuals or road users.	
	Displaying	Charging fast or swinging rapidly on the road while pilo-erection, with or without vocalisations.	

Annexe 5 : Éthogramme présentant l'ensemble des réactions comportementales observées chez les usagers de la route face aux traversées de chimpanzés.

Chaque comportement est classifié en fonction de son imprudence (imprudence +) ou de sa prudence (imprudence -), et de son intérêt envers les chimpanzés (intérêt +) ou de son indifférence (intérêt -).

(A) Version française :

Réaction comportementale	Intérêt	Imprudence
<i>Chez les conducteurs</i>		
S'arrête à plus de 10 mètres des chimpanzés et les observe sans intervenir.	+	-
Ralentit pour laisser les chimpanzés passer.	+	-
Passe sans ralentir alors que les chimpanzés se trouvent sur le bord de la route.	-	+
Dévie sa trajectoire pour éviter les chimpanzés, sans ralentir.	-	+
Dévie sa trajectoire sans ralentir puis s'arrête pour regarder les chimpanzés, voire fait demi-tour ou marche arrière pour s'en rapprocher et mieux les observer.	+	+
S'arrête à moins de 10 mètres des chimpanzés et/ou sort du véhicule pour approcher les chimpanzés, souvent pour les filmer.	+	+
Passe sans ralentir alors que les chimpanzés traversent et manque de renverser un chimpanzé.	-	+
<i>Chez les piétons et les cyclistes</i>		
Prend ses distances par rapport aux chimpanzés tout en continuant à les observer.	+	-
S'arrête et observe les chimpanzés sans intervenir.	+	-
Poursuit son chemin sans montrer d'intérêt envers les chimpanzés.	-	+
S'approche des chimpanzés, souvent pour les filmer.	+	+

(B) English version:

Registered behaviour	Interest	Recklessness
<i>Driver responses</i>		
Stop the vehicle at a distance of more than ca. 10 metres from the chimpanzees and watch them without interfering	+	-
Slow down to let the chimpanzees pass	+	-
Drive past without slowing down when chimpanzees are on the roadside	-	+
Swerve without slowing down	-	+
Swerve without slowing down then stop further away to look at the chimpanzees, or reverse or turn back to get a better look at them	+	+
Stop the vehicle within 10 metres of the chimpanzees or get out to approach the chimpanzees on foot (often to film them using a phone)	+	+
Continue driving without slowing down and nearly hitting a chimpanzee	-	+
<i>Cyclist and pedestrian responses</i>		
Retreat to be at greater distance (still watching/showing interest)	+	-
Stop and watch the chimpanzees without interfering	+	-
Continue straight on without showing apparent interest or concern for the close proximity of the chimpanzees	-	+
Approach the chimpanzees (often to film them using a phone)	+	+

Annexe 6 : Summary of the best models fitted with AIC and significance of the difference between best models and null models.

Variable	Model	Fixed effects								AIC	Null model
<u>All individuals</u>		Age-sex category	Proportion of mature males	Proportion of vulnerable individuals	Crossing (sub)group size	Zone	Number of motor vehicles per min.	Number of non motor road users per min.	Zone ~ nb of motor vehicles per min.		
Position	Full	X	X	X						545	
	Best	X	X	X						545	$\chi^2_4 = 22.864$ $P = 0.0001$
Protective behaviour	Full	X	X	X	X	X	X	X		506	
	Best		X							500	$\chi^2_2 = 7.176$ $P = 0.028$
Crossing gait	Full	X	X		X	X	X	X	X	926	
	Best	X	X			X	X	X		921	$\chi^2_6 = 93.207$ $P < 0.0001$
Cautious behaviour	Full	X	X	X	X	X	X	X	X	921	
	Best	X		X			X			919	$\chi^2_4 = 27.957$ $P < 0.0001$
Waiting time	Full	X	X		X	X	X	X		1477	
	Best	X	X		X					1465	

Variable	Model	Fixed effects									AIC	Null model
<u>Mature females only</u>		Proportion of mature males	Proportion of vulnerable individuals	Crossing (sub)group size	Zone	Nb of motor vehicles per min.	Nb of non motor road users per min.	Zone ~ nb of motor vehicles per min.	Dependent carrying	Swelling status		
Position	Full	X	X						X	X	223	
	Best	Null model									215	$\chi^2_3 = 1.457$ $P = 0.918$
Protective behaviour	Full	X	X	X	X	X	X	X	X	X	174	
	Best	Null model									165	$\chi^2_{10} = 10.822$ $P = 0.372$
Crossing gait	Full	X		X	X	X	X	X	X	X	323	
	Best					X	X			X	319	$\chi^2_4 = 29.435$ $P < 0.0001$
Cautious behaviour	Full	X	X	X	X	X	X	X	X	X	271	
	Best				X						264	$\chi^2_1 = 5.963$ $P = 0.015$
Waiting time	Full	X		X	X	X	X	X	X	X	433	
	Best	X			X	X					416	

Annexe 7 : Exemple de questionnaire préliminaire au lancement de campagnes de sensibilisation des populations vivant dans des zones de cohabitation humains-grands singes (rédigé par Marie Tellier et Christian Ndzai, dans le cadre du projet d'habituation des gorilles de la zone d'Ahouba dans le Parc National de Ntokou-Pikounda, en République du Congo).



**QUESTIONNAIRE SUR LA COHABITATION HOMMES-GORILLES
DANS LA ZONE DU LAC AHOUBA**

Lieu de l'enquête :

Date :

<ul style="list-style-type: none"> • Enquêteur 1 : NOM Prénom : Mail : Téléphone : Fonction :	<ul style="list-style-type: none"> • Enquêteur 2 : NOM Prénom : Nationalité : Campement : Communauté : <input type="checkbox"/> Bantou <input type="checkbox"/> Peuple autochtone Sexe : <input type="checkbox"/> Homme <input type="checkbox"/> Femme <input type="checkbox"/> Autre (à préciser) : Âge :
--	--

I – Perception du gorille par les populations locales			
N°	Question	OUI	NON
1	Dans votre campement, il y a-t-il un chef ?		
2	SI OUI : est-ce qu'il vous encourage à conserver la faune (comme les gorilles et les colobes rouges) qui est dans votre zone ?		
3	Considérez-vous le gorille comme un animal dangereux ?		
4	Chassez-vous souvent le gorille ?		
5	Comment considérez-vous le gorille dans votre tradition ?	<i>Totem</i>	
		<i>Fétiche</i>	
		<i>Nourriture</i>	
		<i>« Médicinal »</i>	
6	Dans quelle catégorie classez-vous le gorille : intégralement protégé (IP), partiellement protégé (PP) ou non protégé (NP) ?	IP	
		PP	
		NP	
7	La cohabitation avec les gorilles vous pose-t-elle problème ?		

II – Connaissances sur le mode de vie et le comportement des gorilles de la zone d'Ahouba			
N°	Question	OUI	NON
8	Savez-vous ce que les gorilles mangent ?		
9	SI OUI : pouvez-vous nous donner des exemples ?		
10a	Dans quelle zone sont les gorilles le plus souvent ?		
10b	Dans quel type de végétation ?		

11	Voyez-vous souvent les gorilles ?	Peur			
		Aggression			
12	Si OUI : quelle est leur réaction ?	Ignorance			
		Curiosité			
		< 5 m			
13	A quelle distance sont-ils ?] 5 ; 10[m			
] 10 ; 15[m			
		> 15 m			
		≤ 2 min			
14	Combien de temps dure le contact, en général ?] 2 ; 5[min			
] 5 ; 10[min			
		> 10 min			
		Mâles			
15	Quelle est la taille du groupe que vous observez ? (nombre de mâles, nombre de femelles, nombre de juvéniles)	Femelles			
		Juéniles			
		Inconnu			
		Mâtin			
		Mâle			
16	A quelle heure les observez-vous ?	Soir			
		Nuit			
		Mingaux			
		Pluvieux			
17	Quel temps fait-il quand vous les observez ?	Ensoleillé			
		TC			
18	Quelle chaleur fait-il quand vous les observez : très chaud (TC), moyennement chaud (MC) ou peu chaud (PC) ?	MC			
		PC			
		TC			

3

III – Connaissances sur le braconnage des gorilles, le risque zoonotique et l'hygiène environnementale				
N°	Question	OUI	NON	
19	Observez-vous des carcasses de gorilles ?			
20	Si OUI : quelle est la cause de la mort ?	Braconnage		
		Maladie		
		Naturel		
		Inconnu		
		Adulte		
21	Quel est l'âge de l'individu mort ?	Juénile		
		Inconnu		
		Toucher		
22	Que faites-vous avec la carcasse ?	Manger		
		Laisser		
23	Informez-vous les gens de la conservation de la présence de la carcasse ?			
24	Observez-vous des signes de maladie ou des blessures chez les gorilles ?			
25	Si OUI : lesquels ?			
26	Savez-vous que les maladies des gorilles peuvent se transmettre aux hommes, et vice-versa ?			
27	Si OUI : quels types de maladie pouvez-vous citer ?			
28	Avez-vous des endroits spécifiques prévus pour jeter les ordures ménagères dans le campement ?			
29	Avez-vous des latrines (toilettes) dans le campement ?			

4

<i>IV – Motivation pour le projet d'habitation</i>			
N°	Question	OUI	NON
30	Savez-vous qu'il existe des sites où l'on habite les gorilles à la présence humaine, et que cela procure des revenus aux populations autochtones ?		
31	Si OUI : pouvez-vous nous donner des exemples de sites ?		
32	Seriez-vous « pour » le lancement d'un programme d'habitation des gorilles de la zone d'Ahouba ?		

Autres remarques :

Annexe 8 : Tableau résumant les recommandations émises à la suite de nos deux études pour limiter l'impact de la route et des usagers sur les chimpanzés.

CATÉGORIES		RECOMMANDATIONS
Aménagement des routes	Régulation du trafic	Installer des ralentisseurs efficaces pour réduire le risque de collisions, notamment dans les zones de faible visibilité.
		Améliorer les ralentisseurs existants pour les rendre plus efficaces si besoin, par exemple en les surélevant ou en les doublant.
		Mettre en place des contrôles de vitesse stricts et réguliers par la police pour faire respecter les limitations de vitesse.
	Amélioration de la visibilité	Éclaircir la végétation des bords de route lorsqu'elle est trop dense. Recréer des habitats compensatoires à distance des routes.
	Création de passages pour la faune	Étudier l'efficacité et construire des passages souterrains ou des grands écoponts végétalisés dans les zones où les chimpanzés traversent le plus fréquemment.
Sensibilisation	Limiter les risques des interactions humains-chimpanzés	Sensibiliser au risque de transmission de zoonoses.
		Sensibiliser au danger de nourrir les chimpanzés ou de jeter des déchets alimentaires sur la route.
		Les chimpanzés peuvent manquer de prudence et traversent parfois en très grande proximité avec des usagers de la route : les bonnes pratiques sont de se maintenir à distance des chimpanzés sans interagir.
		Les chimpanzés peuvent se montrer agressifs, en particulier envers les enfants : il faut éviter de laisser des enfants voyager seuls sur la route.
	Limiter les risques de collision	Les chimpanzés traversent souvent en groupe et les individus immatures occupent généralement des positions intermédiaires : les usagers de la route doivent s'attendre à voir d'autres chimpanzés surgir sur la route, même s'ils ne voient qu'un individu/groupe initialement.
		Sensibiliser les motocyclistes au fait que les chimpanzés traversent plus fréquemment devant des motos que devant des voitures ou des camions.
		Mener des campagnes de sensibilisation transmises à la radio pour encourager les gens à conduire lentement dans les zones fréquentées par des chimpanzés et à garder leurs distances des animaux.
		Identifier clairement les routes fréquentées par des chimpanzés.

Marie TELLIER

**ADAPTATIONS COMPORTEMENTALES DES CHIMPANZÉS SAUVAGES
FACE AUX RISQUES DANS UN HABITAT ANTHROPIsé : EXEMPLE DES
TRAVERSÉES DE ROUTE À BULINDI, OUGANDA**

**BEHAVIOURAL ADAPTATIONS OF WILD CHIMPANZEES TO RISKS IN AN
ANTHROPOGENIC HABITAT: ROAD CROSSINGS AT BULINDI, UGANDA**

Thèse d'État de Doctorat Vétérinaire : Nantes, le 9 novembre 2023

RÉSUMÉ :

La construction de routes en Afrique sub-saharienne menace gravement les chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes*), mais nous manquons d'informations sur le comportement qu'ils adoptent lorsqu'ils doivent les traverser. A partir de vidéos enregistrant 129 traversées de route de chimpanzés sur 38 mois, cette étude analyse les adaptations comportementales d'une communauté de chimpanzés vivant dans une zone fortement anthropisée en Ouganda, et identifie les réactions des conducteurs, cyclistes et piétons face à ces traversées. L'objectif est de mieux définir la menace posée par la route, d'étudier la flexibilité comportementale du Chimpanzé face au risque et de proposer des mesures de conservation applicables aux routes traversant leur habitat. Les résultats montrent que les chimpanzés perçoivent le risque des traversées de route et s'adaptent en faisant preuve de coopération et de vigilance. Ils semblent néanmoins s'habituer à cette route qu'ils traversent depuis des années et prennent moins de précautions que les individus d'autres communautés, bien que le danger soit élevé en raison de l'intensité du trafic et de la vitesse des véhicules sur cette route récemment rénovée. Le comportement des usagers de la route face aux traversées de chimpanzés dépend surtout de la visibilité offerte et de leur propre vulnérabilité. Des mesures d'aménagement de la route, notamment pour réguler le trafic et améliorer la visibilité, et la sensibilisation de ses usagers aux comportements des chimpanzés, au risque de collision et aux dangers des interactions Homme-Chimpanzé doivent être instaurées pour limiter l'impact des routes sur ces primates et les autres espèces partageant leur habitat.

MOTS CLÉS :

- Chimpanzé
- Ouganda
- Comportement animal
- Ethologie
- Anthropisation
- Relation Homme-animal
- Conservation des espèces

DATE DE SOUTENANCE : 9 novembre 2023