



HAL
open science

Interactions humains-éléphants en zone d'interface agriculture-forêt : étude de la zone de Sebitoli, au nord du parc national de Kibale, en Ouganda

Julie Baer-Bonnald

► **To cite this version:**

Julie Baer-Bonnald. Interactions humains-éléphants en zone d'interface agriculture-forêt : étude de la zone de Sebitoli, au nord du parc national de Kibale, en Ouganda. Interactions entre organismes. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2021. Français. NNT : 2021MNHN0008 . tel-03394678

HAL Id: tel-03394678

<https://theses.hal.science/tel-03394678v1>

Submitted on 22 Oct 2021

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.

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE



École Doctorale 227
Sciences de la nature et de l'Homme : évolution et écologie

Année 2021

N° attribué par la bibliothèque



THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Eco-éthologie et Biologie de la conservation

présentée et soutenue publiquement par

Julie Bonnald

le 23 juin 2021

Interactions humains-éléphants en zone d'interface agriculture-forêt : étude de la zone de Sebitoli, au nord du parc national de Kibale, en Ouganda

sous la direction de :

Mme Sabrina KRIEF	Professeure, MNHN, Paris (France)	Directrice
M. Nicolas METRO	Président de Kinomé, Nogent-sur-Marne (France)	Co-encadrant

devant le jury :

Mme Nelly MENARD	Directrice de recherche CNRS, Université de Rennes 1, Paimpont (France)	Rapporteuse
M. Cédric VERMEULEN	Professeur, Université de Liège, Gembloux (Belgique)	Rapporteur
M. Régis DEBRUYNE	Ingénieur de recherche, MNHN, Paris (France)	Examinateur
Mme Fiona MAISELS	Professeure, University of Stirling (Royaume-Uni)	Examinatrice
Mme Emmanuelle POUYDEBAT	Directrice de recherche CNRS, MNHN, Paris (France)	Examinatrice
M. David TUMUSIIME	Associate Professeur, Makerere University (Ouganda)	Examinateur

Remerciements

En premier lieu, mes sincères remerciements aux membres du jury d'avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse et de partager leur expertise scientifique lors de sa soutenance : merci aux rapporteurs Nelly Ménard (Directrice de recherche CNRS, Université de Rennes 1) et Cédric Vermeulen (Professeur, Université de Liège), ainsi qu'aux examinateurs Régis Debruyne (Ingénieur de recherche, MNHN), Fiona Maisels (Professeure, University of Stirling), Emmanuelle Pouydebat (Directrice de recherche CNRS, MNHN) et David Tumusiime (Professeur, Makerere University, Ouganda).

Je souhaiterais remercier les nombreuses institutions qui m'ont permis d'effectuer ces recherches, pour leur soutien scientifique, technique et financier : le Muséum national d'Histoire naturelle et l'UMR 7206 Eco-anthropologie, Kinomé, l'ANRT, le Projet pour la Conservation des Grands Singes, le Sebitoli Chimpanzee Project, le Plateau de Paléogénomique et de Génétique Moléculaire (P2GM), l'Uganda Wildlife Authority, l'université de Makerere, l'Uganda National Council for Science and Technology, l'ambassade d'Ouganda en France ainsi que l'ambassade de France en Ouganda.

Un grand merci à ma directrice de thèse Sabrina Krief, de m'avoir donné la possibilité de réaliser ce travail. Merci pour sa confiance, son soutien sans faille et sa disponibilité, sa rigueur scientifique, et pour m'avoir transmis les outils et les valeurs qui feront de moi j'espère une bonne chercheuse.

Un grand merci à Nicolas Métro, président-fondateur de Kinomé et co-encadrant de cette thèse. La confiance qu'il m'a accordée en finançant ce travail de thèse, son encadrement et ses conseils toujours avisés ont permis de concrétiser ce projet.

Je remercie également les membres de mon comité de thèse, pour m'avoir accompagnée lors de ces années de travail. Merci à Sylvie Le Bomin (maîtresse de conférences au MNHN, UMR 7206) pour son écoute et sa disponibilité, ainsi que pour les photos d'éléphants de forêt du Gabon. Merci à Richard Dumez (maître de conférences au MNHN, UMR 7206) pour ses conseils en ethno-écologie qui m'ont été indispensables pour appréhender cette discipline bien éloignée de celles que j'avais étudiées auparavant. Merci à Sébastien Le Bel (vétérinaire et chercheur au CIRAD) pour ses remarques pertinentes sur le conflit humains-éléphants, qui m'ont permis de prendre de la hauteur sur ce vaste sujet.

Je souhaiterais remercier également l'équipe de terrain du Sebitoli Chimpanzee Project, pour leur accueil et leur aide dans mon travail de thèse. Merci à Nelson Fawoh puis John Paul Okimat pour leur accueil et leur aide lors de mes missions sur le terrain. Merci tout particulièrement à Paul Tusabe, qui a été mon assistant de terrain et mon traducteur durant mes deux missions, et qui a continué le travail de collecte d'information lorsque j'étais en France. Merci aux assistants pour leur accueil, leur aide pour la collecte des échantillons, notamment Charles Twesige, Emmanuel Balinda, Deogratius Kiomuhangi, Joseph Alinaitwe, Ibrahim Nyakana, Wilson Muzahura, Edward Kalyegira, Sulaiti Tusabe, Clovice Alikonyera, Philip Musinguzi, Daniela Zainabu Birungi, Robert Asimwe et Robert Nyakahuma.

Merci aux membres de l'UMR 7206 Eco-anthropologie du MNHN pour leur accueil et les échanges toujours constructifs. Merci à Evelyne Heyer, directrice de l'UMR 7206, pour son soutien et ses remarques pertinentes en génétique. Un grand merci à Jose Utge (Ingénieur d'étude) pour son aide pour les manipulations en laboratoire. Merci à Sophie Lafosse (Ingénieure d'étude) de m'avoir accompagnées lors de mes premiers pas en laboratoire. Merci à l'équipe Interactions Primates et Environnement (IPE) pour leur soutien lors de cette thèse, et pour les nombreux échanges toujours pertinents et bienveillants. Je remercie Taouès Lahrem, Florence Loiseau et Sylvie Ofranc pour leur aide administrative notamment avant et après les missions. Je souhaite également remercier Régis Debruyne pour ses conseils en génétique et en « éléphant », et pour la belle collaboration ayant mené à la publication de mon premier article.

Merci à Raphaël Cornette pour son aide et sa collaboration dans l'étude des phénotypes des éléphants de Sebitoli.

Un grand merci aux membres de Kinomé pour leur accueil et leur bienveillance, et notamment à Yohann Fare pour son encadrement durant ce travail.

Je souhaite remercier l'équipe de recherche du Center for Conservation Biology de la University of Washington à Seattle et notamment Samuel Wasser et Mary Kuhner pour nos échanges sur la génétique des éléphants d'Afrique.

Merci aux villageois de Mugusu, Sebitoli, Nyamigere, Nyakabingo, Munobwa et Kinyantale d'avoir accepté de partager leur temps et leurs connaissances avec moi, et tout particulièrement aux fermiers qui ont accepté de répondre chaque semaine aux questionnaires de suivi. J'espère que mon travail pourra les aider à protéger leurs champs et les amener vers une meilleure cohabitation avec la faune sauvage du parc.

Un grand merci à tous les doctorantes et doctorants avec qui j'ai partagé ces quatre années au Musée de l'Homme, pour les nombreuses discussions, scientifiques ou non, et tout particulièrement aux doctorantes du bureau 207 : Chloé Couturier, Léa Bouteille, Camille Lacroux, Salomé Strauch, Laetitia Aznar Cormano, Clara Boulanger. Une mention spéciale à Chloé Couturier et à Léa Bouteille, pour leur présence, leur soutien et leur écoute à toute heure du jour ou de la nuit.

Enfin, un immense merci à mon mari Quentin pour son amour et soutien depuis déjà tant d'années. A mes parents, merci de m'avoir donné les moyens de réaliser mes rêves. Un grand merci à l'ensemble de ma famille et ma belle-famille pour leur présence et leur amour. Un merci tout particulier à Anne Cécile et Marion pour leurs relectures de mes manuscrits anglophones.

Merci à mes amis pour tous les bons moments passés ensemble.

Table des matières

Remerciements	i
Liste des figures	xv
Liste des tableaux	xxiii
Table des sigles et abréviations	xxvii
Introduction générale.....	1
Interactions humains-faune sauvage : une compétition pour des ressources limitées.....	1
Répartition des éléphants en Afrique.....	6
Interactions humains-éléphants et leur gestion.....	11
Répartition et conservation des éléphants en Ouganda	16
Questions de recherche et hypothèses	19
Site d'étude	19
Contexte de l'étude	27
Plan du travail de thèse	29
Chapitre 1 Entre savane et forêt : qui sont les éléphants de Sebitoli ?.....	33
Introduction	33
Matériel et méthodes	37
Résultats et discussion	39
Article 1 : Phenotypical characterization of savannah and forest elephants with special emphasis on hybrids: the case of Kibale National Park, Uganda.	45
1. Introduction	47
2. Study area	49
3. Methods	49

3. 1. Choice and verification of morphological criteria	49
3. 1. 1. Choice of morphological criteria	49
3. 1. 2. Verification of criteria by quantification of phenotypic distinction of the savannah vs forest elephants.....	50
3. 2. Study of the Sebitoli elephant population	50
3. 2. 1. Sebitoli sample.....	50
3. 2. 2. Global phenotypical variability.....	51
3. 2. 3. Phenotypical variability in Sebitoli elephant population	51
4. Results	55
4. 1. Verification of the morphological criteria.....	55
4. 2. Study of the Sebitoli elephant population	55
4. 2. 1. Global phenotypical variability.....	55
4. 2. 2. Phenotypical variability in Sebitoli elephant population	554
5. Discussion.....	57
6. Supplementary data	60
Article 2 : Who are the elephants living in the hybridization zone? How genetics may guide conservation to better protect the critically endangered forest elephant	65
1. Introduction	67
2. Material and methods	69
2. 1. Study site	69
2. 2. Samples	70
2. 3. DNA extraction, microsatellite locus amplification and genotyping	71
2. 4. Identification of the individuals	72
2. 5. Species and hybrid assignment analyses	73
2. 6. Geographic origin assignment.....	73
3. Results	74
4. Discussion.....	76
5. Acknowledgements	80

Conclusion du chapitre	81
Chapitre 2 Des éléphants à l'interface forêt-agriculture en zone d'hybridation : des comportements particuliers ?	83
Introduction	83
Matériel et méthodes	86
1. Approche ethno-éthologique	86
1. 1. Entretiens semi-directifs.....	87
1. 2. Suivi des agriculteurs	90
2. Etude génétique	92
2. 1. Détermination génétique de l'espèce et identification des individus.....	92
2. 2. Détermination génétique du sexe des éléphants échantillonnés.....	92
3. Approche éco-éthologique.....	93
3. 1. Détermination de l'abondance des éléphants dans la forêt	93
3. 2. Détermination de la taille des groupes	93
3. 3. Etude de la composition des groupes d'éléphants.....	93
3. 3. 1. Structure sociale.....	93
3. 3. 2. Détermination de l'espèce.....	94
Résultats et discussion	94
1. Répartition spatio-temporelle des éléphants.....	94
1. 1. La présence des éléphants en forêt n'est pas constante dans le temps (hypothèse 1a)	94
1. 2. Les éléphants ne sont pas répartis de manière homogène à l'intérieur de la forêt (hypothèse 1b).....	96
1. 3. Les cultures à la bordure déterminent la saisonnalité de la présence des éléphants en lisière, indépendamment de la nourriture sauvage (hypothèse 2a).....	98
1. 3. 1. Saisonnalité des incursions d'éléphants.....	98
1. 3. 2. Type de cultures ciblé par les éléphants.....	100

1. 4. Les fréquences d’incursions des éléphants dans les champs diffèrent entre les villages ainsi qu’au sein d’un même village (hypothèse 2b)	101
1. 4. 1. De fortes variations inter et intra-villages.....	101
1. 4. 2. Identification des déterminants spatiaux.....	102
1. 5. Des visites nocturnes (hypothèse 3)	105
1. 6. Les deux espèces d’éléphants et les hybrides forment des groupes mixtes en forêt (hypothèse 6a)	106
1. 7. Les deux espèces et les hybrides sont impliqués dans les incursions à l’extérieur de la forêt (hypothèse 6b).....	108
2. Comportements sociaux des éléphants	109
2. 1. Les groupes familiaux participent aussi aux incursions dans les cultures (hypothèse 4a)	109
2. 2. Les groupes impliqués dans les incursions dans les champs sont plus petits que ceux retrouvés en forêt (hypothèse 4b)	109
2. 3. Un grand nombre d’éléphants différents impliqué dans les incursions dans les champs (hypothèse 5).....	111
2. 4. Les groupes comprenant des éléphants de savane sont plus grands que les groupes comprenant des éléphants de forêt (hypothèse 7)	112
2. 5. Les éléphants de forêt n’ont pas montré plus d’agressivité que les éléphants de savane lors des incursions dans les champs (hypothèse 8)	114
Article 3 : Crop feeding in a hybridization zone: how do forest and savannah elephants behave when they come out of the forest?.....	115
1. Introduction	117
2. Material and methods	119
2. 1. Study site	119
2. 2. Data collection.....	120
2. 2. 1. Interviews.....	120
2. 2. 2. Elephant incursion survey	121
2. 2. 3. Weather data	122

2. 3. Data analysis	122
3. Results	123
3. 1. Crop feeding temporality	123
3. 2. Elephants involved during the crop feeding episodes	125
3. 3. Location of the crop feeding episodes.....	127
4. Discussion.....	129
4. 1. Crop feeding temporality	130
4. 2. Elephant involved in the crop feeding episodes.....	131
4. 3. Location of the crop feeding episodes.....	132
Article 4 : Molecular sexing of degraded DNA from elephants and mammoths: a genotyping assay relevant both to conservation biology and to paleogenetics	134
1. Introduction	136
2. Materials and Methods	140
2. 1. Design of the novel Zinc-Finger TaqMan assay	140
2. 2. <i>In vitro</i> sensitivity experiments	142
2. 3. Quantitative PCR optimization and genotype analyses	143
2. 4. Specificity analyses	144
2. 5. Case study on elephant fecal extracts.....	144
2. 6. Case study on mammoth ancient DNA	146
3. Results	147
3. 1. Sensitivity of the assay	147
3. 2. Specificity analyses	148
3. 3. Cases studies	149
4. Discussion.....	153
5. Data Accessibility.....	159
6. Acknowledgments	160
Conclusion du chapitre	161

Chapitre 3	Quelles mesures pour une meilleure cohabitation entre humains et faune sauvage ?	165
	Introduction	165
	Matériel et méthodes	173
	1. Entretiens	173
	2. Etude de la géographie de la zone d'étude	173
	3. Observations directes et indirectes grâce aux caméras à détection de présence	174
	Résultats et discussion	174
	1. Conséquences du conflit sur les communautés locales	174
	1. 1. Des conséquences économiques qui impactent directement la sécurité alimentaire des foyers	175
	1. 2. Le conflit humains-éléphants a des impacts directs et indirects sur la santé des communautés locales	176
	1. 3. Un accès à la connaissance compromis par le conflit humains-éléphants	177
	1. 4. Les relations tendues entre les communautés et les autorités du parc sont un frein à la préservation de la faune et de la flore du parc national de Kibale	178
	2. Les mesures présentes dans les six villages de la zone de Sebitoli	181
	2. 1. Mesures préventives	181
	2. 1. 1. Zones tampon	181
	2. 1. 2. Tranchées	185
	2. 1. 3. Clôtures de ruches	188
	2. 2. Systèmes d'alarme : Gardiennage des cultures	191
	2. 3. Mesures répulsives actives	193
	2. 3. 1. Répulsifs traditionnels	193
	2. 3. 2. Tirs d'effarouchement dissuasifs	195
	2. 3. 3. Mesures illégales	196
	2. 4. Mesures de compensation	197

3. Vers une prise en compte plus globale des interactions humains-faune sauvage menacée : mesures pour une meilleure cohabitation entre humains, éléphants et chimpanzés.....	198
3. 1. Les chimpanzés de Sebitoli, l’autre menace aux cultures villageoises	199
3. 2. Conséquences sur les adaptations des mesures de protection des cultures	200
4. Recommandations réalisées dans le cadre du projet FoFauPopU	204
4. 1. Mesures communes aux six villages	204
4. 2. Mesures spécifiques à chaque village	204
4. 2. 1. Mugusu	204
4. 2. 2. Sebitoli	205
4. 2. 3. Nyamigere.....	207
4. 2. 4. Nyakabingo	208
4. 2. 5. Munobwa	209
4. 2. 6. Kinyantale	210
4. 3. Importance de la sensibilisation	211
Article 5 : Corn of wrath: what solutions for a better coexistence between elephants, chimpanzees and humans at the edge of a protected area?.....	213
1. Introduction	216
2. Material and Methods	218
2. 1. Study site	218
2. 2. Interviews	218
2. 3. Fields census	220
2. 4. Direct and indirect observations with camera-traps	220
2. 5. Classification of measures.....	221
3. Results	221
3. 1. The forest, a territory synonymous with ban and prohibition	221
3. 2. Maize fields: self-service buffets for greedy wildlife in the human landscape?....	223
.....	223

3. 3. The Sebitoli chimpanzees and their greediness for maize	225
3. 4. The Sebitoli elephants, nocturnal scary giants with a huge appetite.....	227
3. 5. Summary of measures already set up and “efficiency”	229
4. Discussion.....	232
Conclusion du chapitre	240
Discussion générale et perspectives	243
Sebitoli, une zone d’étude révélatrice de la situation actuelle des relations humains-faune sauvage	244
Pourquoi une reclassification des éléphants d’Afrique en deux espèces distinctes, malgré la présence de zones d’hybridation et d’hybrides fertiles ?.....	246
Des éléphants en zone d’hybridation : vers une homogénéisation des comportements spécifiques ?	248
Des variations spatio-temporelles dans l’utilisation du nord du parc national de Kibale par les éléphants : des géants devant apprendre à vivre entre corridor et jardins	249
L’étude du conflit humains-éléphants à l’échelle villageoise en zone de lisière forestière permet de faire émerger les facteurs de vulnérabilité des champs	250
Vers une nouvelle cohabitation entre les humains et la faune sauvage.....	254
Références bibliographiques	258
Annexes	282

Liste des figures

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

- Figure 1 : Répartition des deux espèces d'éléphants d'Afrique, d'après Gobush et al., 2021a et Gobush et al., 2021b..... 9
- Figure 2: Aire de répartition des éléphants en Ouganda, en 1929, 1959 et 2016. Les données de 1929 et 1959 ont été tirées de Brooks et Buss, 1962 et les informations qui ont permis la réalisation de la carte de 2016 ont été tirées de Thouless et al., 2016..... 18
- Figure 3 : Carte de la région frontalière entre l'Ouganda et la République Démocratique du Congo. Les aires protégées sont représentées en vert. 20
- Figure 4 : Zonage du Parc national de Kibale. En jaune : tourisme, en violet : usage communautaire, en vert clair : zones sous protection intégrale, en vert foncé : zones en restauration. Source : Uganda Wildlife Authority, 2015. 23
- Figure 5 : Bordure de la forêt dans la zone de Nyamigere. Les champs de maïs (à droite) sont à seulement quelques mètres de la forêt (à gauche)..... 24
- Figure 6 : Localisation des 6 villages présents à la bordure du parc national de Kibale et inclus dans l'étude sur les interactions entre éléphants et agriculteurs. 26
- Figure 7 : Habitation type pour une famille dans la zone de Nyamigere. Photo : Chloé Couturier. 26
- Figure 8 : A. Répartition des deux espèces d'éléphants d'Afrique, et localisation des zones d'hybridations (D'après Gobush et al., 2021a ; Gobush et al., 2021b ; Mondol et al., 2015 et Kim & Wasser, 2019). B. Agrandissement de la zone d'hybridation du complexe de Pendjari-Arli à la frontière entre le Bénin et le Burkina Faso, et celle de Gourma au Mali. C. Agrandissement de la zone d'hybridation située en République Centrafricaine. D. Agrandissement de la zone hybridation situé le long de la frontière entre l'Ouganda et la

République Démocratique du Congo, et celle de Garamba, au nord de la République Démocratique du Congo..... 35

Figure 9: Illustrations des six critères permettant la distinction des éléphants de savane et des éléphants de forêt. Les illustrations A et D présentent les critères morphologiques typiques des éléphants de savane. Les illustrations C et E montrent les critères typiques des éléphants de forêt. L'illustration B représente deux des critères intermédiaires retrouvés dans la population d'éléphants de Sebitoli. La caractérisation détaillée de ces phénotypes est présentée dans l'article n°1. (Illustrations © Julie Bonnald)..... 38

Figure 10 : Répartition des phénotypes sur les deux premiers axes de l'Analyse des Correspondances Multiples. Les éléphants de savane de référence sont représentés en orange, les éléphants de forêt de référence en vert, et la population d'éléphants de Sebitoli est représentée en bleu. Les classes des variables sont notées en rouge..... 40

Figure 11 : Origine géographique des 17 éléphants de savane échantillonnés dans la zone de Sebitoli, au nord du parc national de Kibale. 41

Article 1: Phenotypical characterization of savannah and forest elephants with special emphasis on hybrids: the case of Kibale National Park, Uganda.

Figure 1: Map of the DRC-Uganda border and the Sebitoli area in Kibale National Park (Uganda), with location of the camera-traps..... 51

Figure 2: Illustrations of the classifications of morphological variables. EAR_S: Ear below the mandible; EAR_F: Ear above or at the mandible; SPACE_S: No space between the tusks and the trunk; SPACE_F: Space between the tusks and the trunk; TUSKPROFILE_S: Tusks pointing forward; TUSKPROFILE_I: Intermediate orientation of the tusks; TUSKPROFILE-F: Tusks pointing downward; TUSKFRONT_S: Tusks directing outward; TUSKFRONT_F: Tusks directing inward or parallel; FOREHEAD_S: Narrow temporal fossae; FOREHEAD_F: Wide temporal fossae; BACK_S: Concave back curvature; BACK_I: Intermediate back curvature; BACK_F: Straight back curvature. A, D: Typical phenotype of savannah elephant; C, E: Typical phenotype of forest elephant..... 54

Figure 3: Scatter plot of the two first axes of the Multiple Correspondence Analysis performed on the six variables and the three populations: savannah elephants in orange, forest elephants in green and the Sebitoli elephant population in blue. Red triangles represent the state of the variable with EAR_S: Ear below the mandible; EAR_F: Ear above or at the mandible; SPACE_S: No space between the tusks and the trunk; SPACE_I: Intermediate tusks-trunk distance; SPACE_F: Space between the tusks and the trunk; TUSKPROFILE_S: Tusk pointing forward; TUSKPROFILE_I : Intermediate orientation of the tusk; TUSKPROFILE_F: Tusk pointing downward; TUSKFRONT_S : Tusk directing outward; TUSK_F: Tusk directing inward/parallel; FOREHEAD_S: Narrow temporal fossa; FOREHEAD_I : Intermediate temporal fossa; FOREHEAD_F: Wide temporal fossa; BACK_S: Concave back curvature; BACK_I: Intermediate back curvature; BACK_F: Straight back curvature..... 56

Article 2: Who are the elephants living in the hybridization zone? How genetics may guide conservation to better protect critically endangered forest elephant.

Figure 1: Map of the DRC-Uganda border and the Sebitoli area in Kibale National Park (Uganda), with location of the fecal collection 70

Figure 2: Two examples of geographical origin obtained using SCAT2 software. a) The individual ELE007 appears to originate from the DRC-Uganda border region. b) The individual ELE065 have a very large possible region of origin, suggesting some degree of undetected hybridization..... 75

Figure 3: Geographical origin of the 17 savannah elephants sampled in the Sebitoli area. The Voronoi method recognizes them as a group, originating from the DRC-Uganda border 76

Figure 12 : Localisation du site d'étude, au nord du parc national de Kibale 88

Figure 13 : Evolution de l'abondance des éléphants et des précipitations à l'intérieur de la forêt, sur une période allant de janvier 2017 à juillet 2018. 95

Figure 14 : Répartition spatiale des éléphants en forêt sur une période allant de janvier 2017 à juillet 2018..... 97

Figure 15: Nombre d'incursions d'éléphants par mois. R : Récoltes du maïs. 99

Figure 16 : Représentation des modalités des variables sur les deux premiers axes de l'ACM 103

Figure 17: Répartition des heures de début d'incursions sur la période de fin février 2018 à février 2020. 106

Figure 18 : Taille des groupes d'éléphants selon les espèces. F : groupes composés que d'éléphants de forêt ; S : groupes composés que d'éléphants de savane ; H : groupes composés que d'hybrides ; FH : groupes composés d'éléphants de forêt et d'hybrides ; SH : groupes composés d'éléphants de savane et d'hybrides ; FS : groupes composés d'éléphants de forêt et de savane, pouvant également inclure des hybrides..... 113

Article 3: Crop feeding in a hybridization zone: how do forest and savannah elephants behave when they come out of the forest?

Figure 1: Map of the north of Kibale National Park and the six villages where the study was conducted120

Figure 2: Number of incidents, temperatures and rainfalls along the two years studied. R denotes the harvest of maize fields124

Figure 3: Scatter plot of the two first axes of the Multiple Correspondence Analysis performed on the seven variables. Distance between the field and the forest (D0: less than 100 meters; D100: between 100 and 500 meters; D500: over 500 meters); Trench (Trench_y: presence; Trench_n: absence); Beehive fence (Bee_y : presence; Bee_n: absence); Tea plantations (Tea_y: presence; Tea_n: absence); Other guarded field between the field and the forest (Farmer_y: presence; Farmer_n: absence); incident frequencies (Faible: low frequency; Moyenne : moderate frequency; Forte: high frequency); and the villages128

Article 4: Molecular sexing of degraded DNA from elephants and mammoths: a genotyping assay relevant both to conservation biology and to paleogenetics?

Figure 1: Alignment of the Zinc-Finger amplicon of interest for the ZFX and ZFY alleles from humans and elephantine taxa: *Loxodonta* (African elephants), *Elephas* (Asian elephants) and *Mammuthus* (mammoth). The top sequence represents the elephant ZFX allele; identities are indicated by dots. Primers and MGB probes are displayed in annealing position142

Figure 2: Standard curves for each sex-specific Zinc-Finger allele. Amplification efficiency (e) and correlation factors of the standard series (r^2) are indicated for each fluorescent probe ..148

Figure 3: Allelic discrimination plots for the two case studies. Axes values in Rescaled Fluorescence Units (RFU). Male genotype calls are displayed in blue and female in red (supported calls are filled, putative calls are empty). ◆: specimens of known sex *a priori*; ●: specimens of unknown sex *a priori*; ✕: specimens with inconsistent calls; ■: NTC; □: extraction blanks. **a.** Elephant case study. **b.** Mammoth case study150

Figure 4: Boxplot distribution quantification cycle (Cq) range for the X-VIC allele (detected in both sexes). Left: modern elephant dung samples (n = 105); right: ancient mammoth bone samples (n = 26). ● at the far right indicate the Cq of the quantification standards for comparison153

Figure 19 : Représentation graphique de l'impact des incursions des éléphants dans les champs sur la vie quotidienne des communautés riveraines du parc national de Kibale, relié aux 7 besoins fondamentaux de l'être humain, d'après l'analyse des entretiens individuels de 42 villageois et des 9 entretiens de groupes. 180

Figure 20 : Plantation de thé à l'est du parc national de Kibale..... 182

Figure 21 : Région est de la forêt de Kibale, et localisation du village de Munobwa..... 183

Figure 22 : Zone de Nyamigere, à l'Ouest du parc national de Kibale 184

Figure 23 : Localisation des tranchées de Sebitoli, Nyakabingo et Mugusu 187

Figure 24 : Tranchée du village de Nyakabingo, à gauche avant restauration, à droite après restauration. 188

Figure 25 : Clôture de ruches du village de Sebitoli, ruches kenyanes.....	190
Figure 26 : Localisation des clôtures de ruches à Mugusu, Sebitoli et Kinyantale.....	190
Figure 27 : Eléphant mâle mangeant la végétation au milieu de la clôture de ruches de Sebitoli. (Image prise par une caméra à détection de présence © SCP).....	191
Figure 28 : Hutte utilisée lors des patrouilles de nuit, à Kinyantale.	192
Figure 29 : Hutte d'observation surélevée, localisée le long de la bordure à l'ouest de la forêt, entre Sebitoli et Nyamigere.....	193
Figure 30 : Combinaisons de mesures répulsives actives traditionnelles utilisées lors des incursions des éléphants dans les champs (Nombre total d'incursions = 464).	194
Figure 31 : Représentation des modalités des variables sur les deux premiers axes de l'Analyse des Correspondances Multiples.....	195
Figure 32 : Piège collet destiné aux éléphants, retrouvé à l'intérieur du parc national de Kibale, proche d'un champ.	196
Figure 33 : Chimpanzé sautant par-dessus la tranchée, un épi de maïs dans la bouche (Image prise par une caméra à détection de présence ; © SCP).....	201
Figure 34 : Récapitulatif des mesures utilisées pour protéger les cultures des éléphants et des chimpanzés. En bleu ; mesures utilisées dans le conflit humains-éléphants ; en rose : mesures utilisées dans le conflit humains-chimpanzés ; en violet : mesures retrouvées dans les conflits impliquant les éléphants ou les chimpanzés. Aux extrêmes sont retrouvées les mesures spécifiques à chaque espèce et inefficaces contre l'autre ; puis au centre (en violet) les mesures efficaces contre les éléphants et les chimpanzés ; et de part de d'autre, les mesures spécifiques, soit aux éléphants, soit aux chimpanzés, et pouvant être adaptées à l'autre espèce.	203
Figure 35 : Localisation des mesures de prévention présentes dans le village de Mugusu. Les zones de passage utilisées par les éléphants pour sortir de la forêt sont représentées par des flèches. L'agrandissement présente des recommandations de mesures préventives pouvant être installées dans la zone.	205

Figure 36 : Localisation des mesures de prévention présentes dans le village de Sebitoli. Les zones de passage utilisées par les éléphants pour sortir de la forêt sont représentées par des flèches. L’agrandissement présente des recommandations de mesures préventives pouvant être installées dans la zone. 206

Figure 37 : Localisation des mesures de prévention présentes dans le village de Nyamigere. Les zones de passage utilisées par les éléphants pour sortir de la forêt sont représentées par des flèches. L’agrandissement présente des recommandations de mesures préventives pouvant être installées dans la zone. 207

Figure 38 : Localisation des mesures de prévention présentes dans le village de Nyakabingo. Les zones de passage utilisées par les éléphants pour sortir de la forêt sont représentées par des flèches. Les deux agrandissements présentent des recommandations de mesures préventives pouvant être installées dans la zone. 208

Figure 39 : Localisation des mesures de prévention présentes dans le village de Munobwa. Les zones de passage utilisées par les éléphants pour sortir de la forêt sont représentées par des flèches. L’agrandissement présente des recommandations de mesures préventives pouvant être installées dans la zone. 209

Figure 40 : Localisation des mesures de prévention présentes dans le village de Kinyantale. Les zones de passage utilisées par les éléphants pour sortir de la forêt sont représentées par des flèches. L’agrandissement présente des recommandations de mesures préventives pouvant être installées dans la zone. 211

Article 5: Corn of wrath: what solutions for a better coexistence between elephants, chimpanzees and humans at the edge of a protected area?

Figure 1: Map of the Sebitoli area in Kibale National Park, presenting the location of the villages, the main preventive measures (beehive fences, trenches and tea plantations) and the camera traps.219

Figure 41 : Vers une nouvelle cohabitation entre humains et faune sauvage : éléments à considérer dans la gestion de conflits liés à la destruction des cultures par la faune sauvage. 253

Liste des tableaux

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

Article 1: Phenotypical characterization of savannah and forest elephants with special emphasis on hybrids: the case of Kibale National Park, Uganda.

Table 1: Summary table of the six variables used to distinguish between savannah and forest elephants..... 53

Article 2: Who are the elephants living in the hybridization zone? How genetics may guide conservation to better protect critically endangered forest elephant.

Table 1: Distribution of each sex in the different species/hybrid categories. S: Pure savannah elephants; F1: F1 hybrid; F2: F2 hybrids; BXS: Backcrossed savannah; BXF: Backcrossed forest..... 74

Tableau 1 : Détails des personnes interrogées lors des entretiens individuels. SCP : Sebitoli Chimpanzee Project, LC1 : Local Council One qui correspond au chef du village, les ouvriers agricoles sont des agriculteurs cultivant des terres d'autres personnes contre rémunération. . 89

Tableau 2 : Distance entre deux villages voisins et résultats du test de Chi-2..... 101

Tableau 3 : Variations de fréquences d'incursions entre les fermiers d'un même village..... 102

Tableau 4 : Nombre de groupe de chaque catégorie. F correspond aux éléphants de forêt, S aux éléphants de savane et H aux hybrides..... 108

Tableau 5 : résultats de la p-value du test de Wilcoxon réalisés avec la correction de Bonferroni. F correspond aux éléphants de forêt, S aux éléphants de savane et H aux hybrides..... 113

Article 3: Crop feeding in a hybridization zone: how do forest and savannah elephants behave when they come out of the forest?

Table 1: Crops and type of damage recorded in the six villages located at the north of Kibale National Park..... 125

Table 2: Differences in incident frequencies between two neighboring villages..... 127

Table 3: Differences in incident frequencies between farmers from the same village 127

Article 4: Molecular sexing of degraded DNA from elephants and mammoths: a genotyping assay relevant both to conservation biology and to paleogenetics.

Table 1: Genotyping reactions summary and inferred sex for the 26 mammoth specimens that yielded positive amplifications. The specimens are presented by descending total copy number (CN) per reaction. When the sex of the specimen was known *a priori*, it is indicated next to its ID in parentheses. Replicate details provide the number of positive reactions (PCR+) broken down by genotype (homozygous XX or YY, heterozygous XY, and inconclusive ‘?’). Average fluorescence (RFU, given in arbitrary units) and copy numbers per reaction (‘total’ being the sum of the Y-FAM and X-VIC allele counts) are provided. The $(P_{XX})^n$ column refers to the theoretical risk of allelic dropout for each specimen (see main text and Supplementary Table S6 for details)..... 152

Tableau 6 : Impact des incursions des éléphants dans les champs sur les 7 besoins fondamentaux (7BF) et universels de l’être humain, d’après l’analyse des entretiens individuels et de groupe. 179

Tableau 7 : Caractéristiques des tranchées présentes dans les villages de Mugusu, Sebitoli et Nyakabingo. 186

Tableau 8 : Récapitulatif des mesures présentes dans la zone d’étude. Mug : Mugusu ; Seb : Sebitoli ; Nyam : Nyamigere ; Nyak : Nyakabingo ; Mun : Munobwa ; Kin : Kinyantale. .. 198

Article 5: Corn of wrath: what solutions for a better coexistence between elephants, chimpanzees and humans at the edge of a protected area?

Table 1: Summary of the maize fields located at the West size of the Kibale forest.....	224
Table 2: Summary of the crop foraging behavior observed for elephant and chimpanzee in the Sebitoli area.....	228
Table 3: Alternative resources than farming in the household.....	231
Table 4: Summary table of the crop protection measures	236

Table des sigles et abréviations

7BF : les 7 besoins fondamentaux et universels de l'être humain

ACM : Analyse des Correspondances Multiples

AfESG : Africain Elephant Specialist Group

BSC : Biological Species Concept

CIFRE : Convention Industrielle de formation par la Recherche

CITES : Convention sur le commerce International des Espèces de faune et de flore Sauvage menacées d'extinction

FFEM : Fonds Français pour l'Environnement Mondial

FNH : Fondation Nicolas Hulot pour la Nature et l'Homme

FoFauPopU : Projet "Pour un nouvel équilibre entre forêt, faune et populations en Ouganda"

GPS : Global Positioning System

IDH : Indice de Développement Humain

LC1 : Local Council one, chef du village

MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle

NARO : National Agricultural Research Organisation

PCGS (GACP) : Projet pour la Conservation des Grands Singes (Great Apes Conservation Project)

PIB : Produit Intérieur Brut

PNUD : Programme des Nations Unies pour le développement

RDC : République Démocratique du Congo

SCP : Sebitoli Chimpanzee Project

UGX : Uganda Shilling

UICN (IUCN) : Union Internationale pour la Conservation de la Nature (International Union for Conservation of Nature)

UMR : Unité Mixte de Recherche

UN OCHA : United Nations Office for the Coordination of Humanitarian Affairs

URDT : Uganda Rural Development and Training Program

UWA : Uganda Wildlife Authority

WPC : IUCN World Parks Congress

Introduction générale

Interactions humains-faune sauvage : une compétition pour des ressources limitées

L'accroissement de la population humaine a souvent été identifiée comme un facteur majeur contribuant à la dégradation de l'environnement à l'échelle mondiale (Asongu & Jingwa, 2012). Le développement humain entraîne une augmentation de l'utilisation des ressources naturelles et une réduction des terres sauvages au profit de l'agriculture, plaçant l'humain en compétition directe avec la faune sauvage (Hoare & Du Toit, 1999 ; Woodroffe et al., 2005). La proximité entre humains et faune sauvage engendre régulièrement des interactions négatives, et celles-ci s'intensifient dans les zones de forte expansion démographique (Kangwana, 1995).

Le conflit humains-faune sauvage est défini par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) comme l'ensemble des situations dans lesquelles les besoins vitaux de la faune interfèrent avec ceux des populations humaines, générant des conséquences négatives à la fois pour les populations humaines et pour les populations animales (WPC, 2004). Une large variété d'espèces animales est impliquée dans ce conflit. Les plus fréquemment citées sont les primates, les rongeurs, les ongulés (comprenant antilopes, cochons sauvages, hippopotames, buffles, zèbres...), les éléphants, les lions, les léopards et les hyènes (Naughton Treves, 1998 ; Naughton Treves et al., 1998 ; O'Connell-Rodwell et al., 2000 ; Gadd, 2005). Bien qu'existant sur tous les continents, ce conflit est plus fréquent, avec un impact global plus élevé dans les pays tropicaux, où l'élevage et l'agriculture représentent une part importante des revenus des communautés rurales (Distefano, 2005), et où une grande partie de la mégafaune mondiale est retrouvée.

Les termes de « conflit » entre humains et animaux, de « pillages » et de « déprédation » des cultures, sous-entendent cependant une hostilité consciente entre les humains et la faune sauvage (Peterson et al., 2010), ce qui amène à concevoir le comportement des animaux comme la cause du conflit dans lequel les humains se considèrent victimes. Les conséquences sur leur vie quotidienne leur rendent en effet parfois difficile de considérer que la faune subit également des dommages. Or les animaux sont souvent les premiers à avoir souffert de l'expansion des zones anthropisées au détriment de leur habitat naturel. Ces interactions négatives sont multiples et impactent tant les populations humaines qu'animales. Plusieurs types de dégâts

peuvent être occasionnés par la faune sauvage. Un grand nombre d'espèces herbivores se rend dans les champs pour consommer les cultures (macaques rhésus en Inde, Imam et al., 2002 ; éléphants au Cameroun, Tchamba, 1995). Beaucoup des plantes cultivées sont comestibles et appétentes pour la faune et sont souvent également plus digestibles que les plantes sauvages (Eltringham, 1990). Les carnivores peuvent également engendrer des pertes dans le cheptel (babouins, lions et léopards au Zimbabwe, Butler, 2000 ; lions, léopards, guépards et hyènes tachetées au Kenya, Ogada et al., 2003) et causer des blessures voire la mort des humains habitant à proximité (ours au Canada, Herrero & Higgins, 2003). Les grands herbivores tels que les buffles, les éléphants ou les hippopotames peuvent également être à l'origine de blessures et de décès (Kangwana, 1995 ; Eltringham, 1990). Des destructions de bâtiments ou d'infrastructures ont aussi été rapportées (macaques rhésus en Inde, Imam et al., 2002 ; Lamarque et al., 2009). Ces répercussions peuvent également être moins visibles, voire indirectes, et prendre par exemple la forme d'investissements importants en temps et en argent pour empêcher les dégradations causées par la faune, avoir un impact sur la scolarisation ou encore avoir des effets sur la qualité de vie et la santé (Barua et al., 2013; Nelson et al., 2003; Ogra, 2008; Tchamba, 1995). De son côté, la faune sauvage voit son habitat se réduire, se fragmenter et se dégrader (Barnosky et al., 2012 ; Prugh et al., 2008 ; Woodroffe et al., 2005 ; Ménard et al., 2014a). L'anthropisation du milieu modifie les comportements, les mouvements et les schémas d'utilisation du territoire des populations animales. Les grizzlis et les ours noirs du parc national de Jasper au Canada ont, par exemple, tendance à éviter les zones où les activités de loisir motorisées sont importantes, au profit des zones où celles-ci ne sont pas présentes (Ladle et al., 2018). Les éléphants du plateau de Laikipia au Kenya, passent eux plus de temps la nuit que le jour dans les zones anthropisées, qui présentent un risque de mortalité lié à la présence humaine (Graham et al., 2009a). Blake et al. (2008) ont également montré que les routes situées à l'extérieur des aires protégées, où la chasse des éléphants est alors possible, constituaient une entrave aux déplacements des éléphants de forêt du bassin du Congo. Le seul éléphant sur les 28 suivis ayant franchi une de ces routes, l'a traversé avec une vitesse moyenne 14 fois plus importante que lors de ses autres déplacements.

Ainsi, la perte d'habitat et la fragmentation qui en découlent ont des conséquences sur la structure de ces populations et entraînent une perte de la diversité génétique (Keyghobadi, 2007 ; Aguilar et al., 2008). Les tueries en représailles peuvent également avoir un effet dramatique sur les populations de certaines espèces longévives telles que les éléphants ou les grands carnivores comme les lions, léopards et hyènes (Brooks & Buss, 1962 ; Mishra, 1997 ; Kissui,

2008 ; Lamarque et al., 2009). Le braconnage est aussi une menace pour la survie des populations sauvages, qu'il concerne le trafic de sous-produits animaux (ivoire des défenses d'éléphants, cornes de rhinocéros... ; Wasser et al., 2015 ; Messer, 2010) ou d'animaux vivants (Ménard et al., 2014b). De plus, la suppression d'une espèce clé de voûte - espèce dont l'effet sur son environnement est important et disproportionné par rapport à son abondance (Power et al., 1996) - d'un écosystème peut négativement influencer l'ensemble de cet écosystème (Berger et al., 2001). L'importance des espèces clé de voûte peut être illustrée par l'exemple de la réintroduction de 31 loups en 1995 et 1996 dans le parc national de Yellowstone (Smith, Peterson & Houston, 2003). Le retour du loup a entraîné la diminution des populations de cerfs, ainsi que le changement de leurs comportements, évitant les endroits où ils pouvaient être facilement chassés, ce qui a permis à la végétation de se régénérer. La « re-végétalisation » du parc a attiré à nouveau les oiseaux sédentaires et migrateurs, ainsi que les castors, qui ont à leur tour façonné l'environnement et ont permis le retour entre autres des loutres, canards et poissons (Ripple & Beschta, 2012). Le conflit humains-faune sauvage est un moteur important du déclin de nombreuses espèces menacées d'extinction (Woodroffe et al., 2005) et des mesures doivent être prises avant que les dommages fonctionnels causés sur les écosystèmes par la disparition d'espèces clés de voûtes ne soient irréversibles.

Bien que les animaux de petite taille et agissant en grande quantité (rats, criquets...) soient à l'origine des conséquences économiques les plus importantes, les grands herbivores (éléphants, buffles et hippopotames) et carnivores (lions, léopard, crocodiles...) sont généralement considérés comme les plus grandes menaces pour les humains, et tenus pour responsables de la majorité des conflits entre les humains et la faune sauvage (Lamarque et al., 2009).

Les conflits ont en outre tendance à s'exacerber lorsque les populations locales ont l'impression que les autorités donnent la priorité à la faune sauvage plutôt qu'à leurs besoins (Naughton et al., 1999 ; Madden, 2004 ; Kangwana, 1995). Le ressentiment des populations humaines envers les espèces protégées est alors d'autant plus fort que ces dernières bénéficient de protections supplémentaires qui limitent les actions pouvant être mises en place par les humains pour se défendre (Naughton-Treves & Treves, 2005). Dans certains pays, des mesures de compensation sont mises en place, reversant une indemnisation lors de dégâts causés par la faune sauvage (Ogra, 2008 ; Nyhus, 2016). Dans d'autres régions, une partie des recettes provenant de l'écotourisme est reversée aux communautés locales vivant proches des aires protégées (Naughton Treves, 1997 ; Barua et al., 2013). Ces compensations sont cependant souvent trop faibles ou trop difficilement accessibles du fait de la lourdeur administrative (Barua et al.,

2013). Des éleveurs et agriculteurs en Inde rapportent des compensations de seulement 500 roupies en dédommagement de la perte de vaches en valant 5 000 (Ogra & Badola, 2008). Ces dégâts créent de l'insécurité alimentaire et augmentent la pauvreté des populations riveraines. Tout ceci contribue ainsi à diminuer l'appui de ces communautés locales à l'effort de conservation (Lamarque et al., 2009).

Trouver un équilibre entre développement humain et conservation de la biodiversité semble être une solution durable (Adams et al., 2004). Il est alors nécessaire de comprendre à la fois les besoins des populations humaines et ceux de la faune sauvage (Madden, 2004), afin de favoriser leur prise en compte dans les programmes de gestion, pour les rendre efficaces sur le long terme et permettre ainsi une cohabitation pacifique entre humains et faune sauvage. De même, il est maintenant connu que de nombreux facteurs contribuent à rendre chaque situation unique, et que les solutions doivent être pensées et appliquées localement pour une efficacité optimale (Nelson et al., 2003 ; Madden, 2004).

L'éléphant, partie émergée du conflit humains-faune sauvage

Dans certaines zones géographiques, les incursions de la faune sauvage dans les champs sont le fait de plusieurs espèces et non d'une seule (Naughton Treves, 1998 ; Wallace & Hill, 2016), ce qui fait de la protection des cultures une tâche particulièrement difficile. En Ouganda, cinq espèces sont responsables d'environ 85% des dégâts sur les cultures : les babouins olive (*Papio anubis*), les cochons sauvages (*Potamochoerus porcus* ou *P. larvatus*), les cercopithèques ascagne (*Cercopithecus ascanius*), les chimpanzés (*Pan troglodytes*) et les éléphants (Naughton Treves, 1998). Chaque espèce possède des caractéristiques physiques et écologiques propres, et présente un comportement spécifique lors des incursions dans les cultures. Ceci se traduit par des différences en termes de fréquences d'incursions, de saisonnalité et de temporalité, de cultures ciblées, et de réponses aux mesures de protection mises en place par les agriculteurs (Naughton Treves, 1998). Par ailleurs, certaines espèces sont connues pour leurs capacités d'adaptation rapide aux mesures prises contre elles (Hockings & Humle, 2009). La mise en place de mesures adaptées et efficaces lorsque l'on fait face à plusieurs espèces consommatrices des cultures se trouve alors être un réel défi, et ce d'autant plus lorsque ces espèces sont protégées par un statut de conservation, comme c'est le cas des chimpanzés (classé en danger d'extinction sur la Liste Rouge des espèces menacées de l'UICN ; Humle et al., 2016) et des

éléphants (en danger et en danger critique d'extinction ; Gobush et al., 2021a ; Gobush et al., 2021b), le choix des actions pouvant être utilisées s'en trouvant alors encore réduit.

Nous avons choisi de nous intéresser aux éléphants et aux chimpanzés, deux espèces protégées, ayant des capacités cognitives élevées et présentant des caractéristiques biologiques, morphologiques et comportementales différentes. Les mesures de protection permettant de protéger les cultures contre ces deux espèces seraient également susceptibles de résoudre les conflits entre humains et une grande partie des autres espèces animales impliquées. Pour cette raison, étudier aujourd'hui la façon dont les humains, les éléphants et les chimpanzés interagissent nous semble pertinent pour mieux comprendre les enjeux et les possibilités d'une cohabitation harmonieuse entre faune sauvage et humains.

Les chimpanzés vivent en communautés multi-mâles multi-femelles pouvant compter jusqu'à 150 individus (Caldecott & Miles, 2010), une communauté étant définie comme un ensemble d'individus se connaissant et se rencontrant plus ou moins fréquemment (Goodall, 1986). Ils ont un système social dit en « fission-fusion » : la communauté se divise en sous-groupes de taille et de composition variable, qui se font et se défont au cours de la journée. Ces petits sous-groupes sont favorables à des incursions dans les champs moins détectables par les agriculteurs. Les chimpanzés sont également très habiles, capables de se déplacer aussi bien au sol que dans les arbres. Ils présentent aussi une grande flexibilité alimentaire. Ils sont omnivores, et les fruits représentent près de la moitié de leur alimentation. Leur régime varie selon les communautés et les saisons climatiques (Hladik, 1973). Ils se nourrissent également de feuilles, de bourgeons, d'écorces, de la sève d'arbres, ainsi que d'insectes (Goodall, 1986 ; Yamakoshi, 1998). Certaines communautés de chimpanzés ont également présenté des épisodes de consommation de miel d'abeilles sauvages en forêt (Pruetz, 2006 ; Krief, communication personnelle). Des épisodes de chasse, principalement à l'encontre d'autres primates, ont aussi été observés (Nishida et al., 1979 ; Boesch & Boesch, 1989 ; Krief & Krief, 2014). Leur appétence pour les fruits les attire vers les cultures humaines, et les chimpanzés sont souvent impliqués dans les épisodes de consommation des cultures. Selon les régions et les communautés, les espèces de plantes consommées varient. En Ouganda, ce sont principalement la canne à sucre, les mangues, les papayes, le maïs, les citrouilles, et les bananes qui sont touchés (Naughton Treves et al., 1998 ; Reynolds, 2005 ; McLennan, 2008). Des conflits ont également été occasionnés par la consommation du miel de ruches domestiques, comme à Bwindi, en Ouganda (Hockings & Humle, 2009).

L'éléphant est une des espèces faisant l'objet du plus grand nombre de plaintes pour destruction des cultures (Naughton et al., 1999). Sa grande taille et sa capacité à détruire la totalité d'une récolte en un seul passage suscitent les craintes des communautés locales, pouvant mener jusqu'à l'abandon des terres (Treves et al., 1999 ; Naughton Treves, 1998 ; Tchamba, 1996). Ces animaux, emblématiques pour les occidentaux, cristallisent les conflits localement, en engendrant des pertes économiques conséquentes.

Répartition des éléphants en Afrique

L'éléphant d'Afrique est retrouvé dans 37 pays d'Afrique subsaharienne. Sa population totale est aujourd'hui estimée à environ 415 000 individus (Thouless et al., 2016). Il est retrouvé dans presque tous les types d'habitats africains tels que les forêts denses, les savanes ouvertes et fermées, les prairies et les déserts (Turkalo et al., 2013 ; Viljoen, 1989 ; Moss, 2001).

Les éléphants d'Afrique sont les représentants actuels de l'ordre des proboscidiens (de *proboscis* signifiant trompe), et font partie de la famille des éléphantidés. Ils comptent parmi les plus grands animaux terrestres avec une taille pouvant atteindre 4 mètres à l'épaule, et un poids de 7 tonnes (Grubb et al., 2000). Les femelles, plus petites, dépassent rarement 3 mètres à l'épaule (Laws, 1966). Les éléphants ont une croissance continue tout au long de leur vie, avec un ralentissement de cette croissance vers l'âge de 30 ans (Poole, 1996). Parmi les caractéristiques physiques les plus notables des éléphants, on citera leurs immenses oreilles, et leurs défenses, de longues incisives constituées d'ivoire et se développant tout au long de leur vie, très recherchées par les braconniers, mais surtout leur trompe, formée de la réunion du nez et de la lèvre supérieure. Cet organe polyvalent est impliqué dans tous les aspects de la vie des éléphants. En plus de sa fonction de respiration et de perception des odeurs, il sert à se nourrir et boire, permet la préhension et la manipulation d'objets, joue un rôle important dans la communication (sonore, tactile...) entre éléphants... (Fowler & Mikota, 2006 ; Lefeuvre et al., 2020)

Les éléphants sont des animaux longévives, pouvant atteindre l'âge de 60 ans (Laws, 1966). Ils vivent dans un système social fluide et dynamique dans lequel les mâles et les femelles adultes vivent séparément, se côtoyant pour la reproduction (Poole, 1996). Les femelles forment des groupes d'environ 4 à 15 individus, composés d'une matriarche et de femelles apparentées accompagnées de leur progéniture (Buss & Smith, 1966). Les mâles quittent le groupe familial

à leur maturité sexuelle. Ils s'associent alors parfois entre mâles pour former des petits groupes, ou continuent leur vie en solitaire (Moss & Poole 1983).

Au cours de cette thèse, le statut de l'éléphant d'Afrique a changé. On considère depuis très récemment l'existence de deux espèces d'éléphants en Afrique : l'éléphant de savane (*Loxodonta africana*) et l'éléphant de forêt (*Loxodonta cyclotis*). Longtemps considérés comme deux sous-espèces d'une même espèce, l'éléphant d'Afrique, elles sont depuis le 23 février 2021 reconnues comme deux espèces distinctes par l'UICN (Hart et al, 2021). Cette décision s'est appuyée sur de nombreuses données morphologiques, génétique, écologique, biologique, comportementale, et de reproduction, ainsi que sur une étude génétique réalisée par Kim et Wasser (2019), commandée par l'UICN. Ce rapport a évalué l'étendue et la distribution de l'hybridation génétique et a montré que les individus hybrides étaient peu fréquents et localisés à quelques endroits seulement. La seule exception se situe le long de la zone frontalière entre la République Démocratique du Congo et l'Ouganda, où les hybrides ont été retrouvés en grand nombre (Kim & Wasser, 2019).

La notion d'espèce est encore aujourd'hui débattue, et plus de 20 concepts différents sont retrouvés (Mayden, 1997). La définition d'espèce la plus communément citée est celle du concept biologique de l'espèce (Biological Species Concept, BSC), énoncée par Ernst Mayr (1942), où une espèce est un groupe d'organismes interféconds produisant des descendants viables et fertiles. Cependant, cette définition comporte certaines limites, notamment lors de populations distantes géographiquement et ne se côtoyant pas dans le milieu naturel, d'individus retrouvés à l'état de fossiles, ou dans le cas d'organismes asexués, où l'interfécondité, même possible, ne peut alors pas être observée (Agapow et al., 2004). Dans un contexte de conservation, des méthodes plus opérationnelles sont nécessaires. C'est le cas du concept morphologique de l'espèce, consistant à identifier une espèce d'après ses caractéristiques structurales et morphologiques. Ces méthodes sont toutefois sujettes à la subjectivité, notamment dans le choix du niveau de différenciation adéquat à l'échelle de l'espèce (Agapow et al., 2004). Avec le développement de la phylogénie moléculaire s'est popularisé le concept d'espèce phylogénétique (Phylogenetic Species Concept, PSC), qui définit l'espèce comme un groupe d'organismes qui partage au moins un caractère dérivé commun (Wheeler & Meier, 2000). Reposant sur des critères différents, ces deux grands concepts peuvent mener à une classification différente d'une même population, pouvant avoir des implications sur sa conservation. La détermination du statut d'espèce peut aussi être compliquée par la découverte d'hybrides inter-espèces, notamment lorsque que ces individus

sont fertiles (babouin olive et babouin jaune : Alberts & Altmann, 2001 ; Charpentier et al., 2012 ; éléphants d'Afrique : Mondol et al., 2015).

Dans le cas des éléphants d'Afrique, cette décision pourrait avoir été motivée par des questions de stratégies de conservation. Suite à sa reclassification, le statut de conservation de l'éléphant d'Afrique, auparavant « vulnérable » depuis 2004 (Blanc, 2008), a été actualisé et les éléphants de savane sont depuis le 25 mars 2021 classés « en danger d'extinction » et les éléphants de forêt « en danger critique d'extinction » (Gobush et al., 2021a ; Gobush et al., 2021b). Ces deux espèces ont subi de très fortes diminutions de leurs effectifs ces dernières années, avec un déclin de 62% de la population des éléphants de forêt en 9 ans (Maisels et al., 2013), et de 30% des éléphants de savane en 10 ans (Gobush et al., 2021a). Le « African Elephant Status Report 2016 » a enregistré pour la première fois depuis 25 ans un déclin à l'échelle du continent africain, avec une réduction d'environ 100 000 individus depuis le dernier rapport de 2007. Les tailles de population de chaque espèce ne sont aujourd'hui pas encore déterminées avec précision, mais les éléphants de forêt représenteraient seulement 9% de la population totale estimée (Thouless et al., 2016). Nous emploierons la dénomination « éléphant d'Afrique » pour nous référer à l'ensemble des deux espèces.

Les éléphants de forêt sont retrouvés dans les forêts tropicales d'Afrique centrale et dans plusieurs habitats d'Afrique de l'ouest (Gobush et al., 2021b) (Figure 1). La plupart des populations sont isolées et comprennent moins de 200 éléphants. Dans beaucoup de cas, la population effective est en outre inférieure à 50 individus, car de nombreux mâles ont été tués, pour leurs défenses ou dans le conflit avec les populations humaines locales (Barnes, 1999).

Les éléphants de savane sont retrouvés dans les paysages ouverts et occupent une grande variété d'habitats en Afrique subsaharienne (Figure 1). La région du sud de l'Afrique abrite 70% de la population totale d'éléphants estimée sur 42% de leur aire de distribution. L'Afrique de l'est en héberge 20% sur 28% de leur aire de distribution (Thouless et al., 2016).

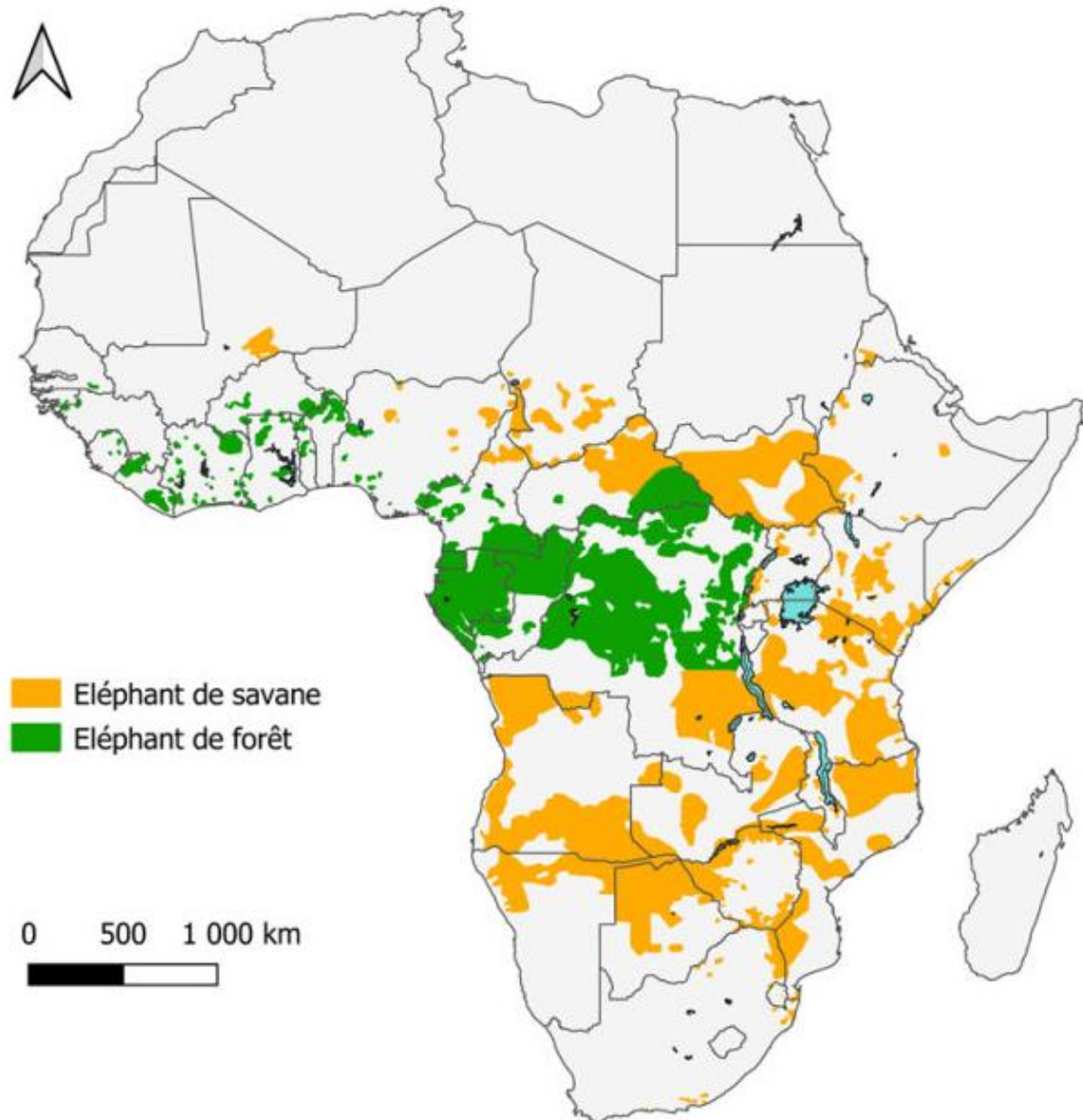


Figure 1 : Répartition des deux espèces d'éléphants d'Afrique, d'après Gobush et al., 2021a et Gobush et al., 2021b.

Dans de rares écotones forêt-savane, les deux espèces ont été observées cohabitant, et des individus au phénotype intermédiaire ont été observés (Groves & Grubb, 2000 ; Roca et al., 2001 ; Comstock et al., 2002 ; Roca et al., 2005 ; Debruyne, 2005 ; Mondol et al., 2015). Cinq zones d'hybridation ont à ce jour été confirmées par des analyses génétiques : le parc national de Garamba au nord-est de la République Démocratique du Congo (Roca et al., 2001 ; Comstock et al., 2002 ; Mondol et al., 2015 ; Kim & Wasser, 2019), le nord de la République Centre Africaine (Mondol et al., 2015 ; Kim & Wasser, 2019), le long du complexe Pendjari-

Arli à la frontière entre le Bénin et le Burkina Faso (Mondol et al., 2015 ; Kim & Wasser, 2019), le long de la frontière entre l'Ouganda et la République Démocratique du Congo (Mondol et al., 2015 ; Kim & Wasser, 2019), et la région de Gourma, au Mali (Kim & Wasser, 2019). À ce jour, seuls quelques individus ont été testés et confirmés être des individus hybrides, et bien que de nombreuses régions soient propices à la cohabitation des deux espèces, les hybrides sont retrouvés principalement le long de la frontière entre l'Ouganda et la République Démocratique du Congo (Kim & Wasser, 2019 ; Hart et al., 2021). Cette zone d'hybridation serait en grande partie due à des pressions de braconnage asymétriques entre la RDC et l'Ouganda, qui ont influencé les mouvements d'éléphants durant le siècle dernier (Keigwin et al., 2016 ; Kim & Wasser, 2019). Aujourd'hui, très peu d'informations sont disponibles sur ces zones d'hybridation ainsi que sur les dynamiques de population qui y ont cours. Il a toutefois été prouvé que les hybrides étaient fertiles (Mondol et al., 2015), malgré une séparation taxonomique très ancienne (3 millions d'années) entre les éléphants de forêt et de savane (Barriel et al., 1999 ; Roca et al., 2001 ; Rohland et al., 2010 ; Eggert et al., 2002).

Les principales menaces pesant sur les éléphants d'Afrique sont la réduction, la fragmentation et la dégradation de leurs habitats, le conflit entre les humains et les éléphants, ainsi que le braconnage pour l'ivoire (Blanc, 2008 ; Thouless et al., 2016). Les pressions de braconnage se sont significativement accrues depuis 2008, atteignant un pic en 2011, ce qui a engendré un fort déclin des populations des deux espèces d'éléphants d'Afrique (Gobush et al., 2021a ; Gobush et al., 2021b).

Bien que les populations d'éléphants ne cessent de diminuer, le conflit opposant humains et éléphants ne s'est pas réduit pour autant (Brown, 1968 ; Barnes, 1996). Au contraire, avec l'augmentation de la population humaine et l'augmentation de la demande en nourriture, la compétition pour les terres va continuer de s'intensifier. Les aires protégées seront peut-être alors les seuls refuges restant pour la faune et les éléphants. Cependant, aujourd'hui, près de 70% de l'aire de répartition des éléphants serait en dehors de ces aires protégées (Blanc, 2008).

Les aires protégées demandent également une gestion minutieuse, afin de ne pas devenir des îlots isolés au milieu de zones anthropisées, ce qui compromettrait la survie des populations sauvages. Les barrières créées, intentionnellement ou non, par l'aménagement de l'habitat affectent le développement des populations d'éléphants en limitant les accès aux sources d'eau et de nourriture et en faisant obstacle aux échanges génétiques entre les populations (Lee & Graham, 2006).

Malgré un déclin global des populations d'éléphants, les évaluations menées par l'UICN ont mis en évidence l'effet positif des efforts de conservation dans certaines régions, notamment grâce à la lutte contre le braconnage sur le terrain, à une législation favorable à la conservation des éléphants et une meilleure planification de l'utilisation des terres favorisant la coexistence entre humains et animaux (Gobush et al., 2021a ; Gobush et al., 2021b). Les efforts de conservation vont être davantage renforcés suite à la récente reclassification de l'éléphant d'Afrique et le changement de statut de conservation, ce qui permettra une meilleure protection de ces espèces.

Interactions humains-éléphants et leur gestion

En Afrique, on trouve mention du conflit entre humains et éléphants dès les premiers écrits, lors de l'époque précoloniale (Naughton et al., 1999). À cette période, les éléphants étaient considérés comme un obstacle majeur à l'expansion de l'agriculture, en raison de leur force bien supérieure à celle des humains et les agriculteurs se trouvaient dans l'impossibilité de protéger leurs champs (Eltringham, 1990 ; Barnes, 1996). Dans les années 1880, l'expansion du colonialisme et l'introduction des armes à feu ont inversé ces rapports de force, ce qui a mené au déclin drastique des populations d'éléphants (Lee & Graham, 2006 ; Eltringham, 1990). Aujourd'hui, la population totale des deux espèces d'éléphants en Afrique est estimée à 415 000 individus (Thouless et al., 2016), contre 10 millions au début des années 1900 (Bradshaw et al., 2005).

Auparavant chassés par les communautés locales pour leur viande, les éléphants ont subi, avec l'expansion coloniale, une chasse intensive pour leur ivoire, très prisé sur le marché asiatique et européen. Cette quête de l'« or blanc » aurait d'ailleurs été un des moteurs ayant permis la découverte par les occidentaux des régions les plus reculées d'Afrique (Pfeffer, 1989). Le commerce d'ivoire à destination de l'occident aurait été à l'origine de la mort de 3,5 à 4,4 millions d'éléphants entre 1840 et 1910 (Pfeffer, 1989). Les autorités colonisatrices, puis des pays africains, ont aussi participé à ce massacre, souvent sous le prétexte de réduire le conflit entre humains et éléphants. En Ouganda, plus de 30 000 éléphants ont été abattus en 30 ans pour réguler les populations d'éléphants (Brooks & Buss, 1962). En plus de calmer la colère des agriculteurs dont les champs avaient été détruits par ces animaux, la viande était redistribuée aux villageois (Osborn & Parker, 2002). Toutefois celle-ci ne parvenait que rarement jusqu'aux communautés locales (Tchamba, 1996). Aujourd'hui la chasse à l'éléphant est interdite dans

presque tous les pays. Le Botswana l'a cependant ré-autorisé en mai 2019, après une suspension de cinq ans (Mogende & Ramutsindela, 2020). La chasse au trophée est destinée à une clientèle fortunée, qui dit ainsi participer à la conservation de l'espèce grâce à sa contribution financière (environ 35 000 euros pour un permis de chasse au Botswana permettant d'abattre un éléphant, selon l'ONG américaine Humane Society). Le Botswana, l'Afrique du Sud, le Zimbabwe et la Namibie délivrent ainsi des permis chaque année (CITES, 2019).

Malgré un déclin des populations d'éléphants, la fréquence des conflits entre agriculteurs et éléphants n'a pas diminué (Barnes, 1996). En 10 ans, le nombre d'éléphants abattus par les autorités kenyanes pour la régulation des animaux perturbateurs est passé de 91 en 1950, 277 en 1955, à 329 en 1960 (Brown, 1968). Au contraire, la question du conflit entre humains et éléphants est devenue de plus en plus répandue à mesure que les populations humaines se sont développées et ont empiété sur l'habitat des éléphants (Hoare & du Toit, 1999 ; Joppa et al., 2009). Le conflit entre humains et éléphants est retrouvé sur l'ensemble de l'aire de répartition des éléphants (Barnes, 1996 ; O'Connell-Rodwell et al., 2000 ; Thouless, 1994), mais il se concentre principalement à proximité des aires protégées (Hart & O'Connell, 1998), qui jouent le rôle de refuges pour la faune sauvage (Parker & Osborn, 2001). Pour faire face à la dégradation des sols causée par une agriculture intensive, les agriculteurs empiètent petit à petit sur les terres proches des aires protégées forestières, souvent plus fertiles ou considérées comme telles (Nelson et al., 2003 ; Mulley & Unruh, 2004). De plus, la transformation de zones forestières en terres agricoles favorise la croissance secondaire de végétaux très appréciés des éléphants (Nelson et al., 2003 ; Barnes et al., 1991). Cette végétation secondaire, abondante, se développe également à la suite des activités d'exploitation forestière, attirant les éléphants près des habitations et des activités humaines (Eltringham, 1990 ; Nelson et al., 2003). L'abandon des fermes, causé notamment par l'exode rural, entraîne également le développement de végétations secondaires autour des fermes restantes (Houghton, 1994), les rendant plus vulnérables aux incursions des éléphants. La création et le maintien de points d'eau artificiels attirent également les éléphants, en particulier durant les périodes de sécheresse (Nelson et al., 2003).

Les dégâts occasionnés par les éléphants sont principalement des destructions des cultures, par consommation ou par piétinement, mais on note également des destructions des greniers à grains, une compétition pour les points d'eau, des dégâts sur les bâtiments ou les infrastructures, ou encore des blessures et des décès (Naughton-Treves, 1997 ; Lamarque et al., 2009 ; Barnes, 1996 ; Hoare, 1999). Les incursions dans les cultures ont lieu presque exclusivement la nuit

(Barnes et al., 2006 ; Hillman-Smith et al., 1995 ; Sitati et al., 2003 ; Graham et al., 2010). On a rapporté jusqu'à 20 aliments cultivés différents consommés par les éléphants, le maïs, lorsqu'il est présent, étant de loin la culture la plus attractive, et donc la plus impactée (Naughton et al., 1999 ; Barnes et al., 1995).

L'éléphant est couramment décrit comme une espèce très destructrice. En effet, si elle n'est pas l'espèce la plus fréquemment impliquée dans les épisodes de destruction des cultures, en raison de sa grande taille et du nombre parfois important d'éléphants présents dans les champs, elle est capable de faire des dégâts considérables lors d'un seul événement, pouvant aller jusqu'à la destruction totale de la récolte d'une année (Graham et al., 2010 ; Tchamba, 1996 ; Hillman-Smith et al., 1995 ; Naughton Treves, 1998). Cependant ces cas sont rares et la perception qu'ont les agriculteurs des dégâts sur les cultures, reflète une focalisation sur des événements extrêmes. Il y a souvent un décalage important entre la réalité des dommages et la perception de la perte (Naughton Treves, 1997 ; Gillingham & Lee, 2003).

L'anthropisation de l'habitat de l'éléphant a un effet délétère sur cette espèce. Les mouvements des éléphants sont entravés par le développement de routes et l'utilisation du territoire par les populations humaines (Kangwana, 1995). La fragmentation en petites zones de leur habitat empêche les migrations saisonnières, aussi bien que les mouvements quotidiens (Douglas-Hamilton et al., 2005 ; Graham et al., 2009). On a également noté une adaptation de l'utilisation du territoire par les éléphants, avec un évitement des zones anthropisées durant la journée (Eltringham & Malpas, 1980 ; Hoare, 1999 ; de Boer et al., 2000 ; Graham et al., 2009). De plus, les éléphants ayant des besoins énergétiques importants et pouvant consommer de 170 à 300 kg de végétaux par jour (Laws, 1970), la réduction et la fragmentation de leur habitat peuvent rendre difficile l'accès aux ressources nécessaires à leur survie, notamment dans les zones les plus arides où ces ressources sont rares et dispersées. La présence de cultures appétentes et très nutritives à proximité directe de leurs zones de refuge est donc une alternative intéressante pour combler leurs besoins nutritionnels (Tchamba, 1995). De même, l'augmentation des densités d'éléphants dans les zones protégées mène inexorablement vers la consommation des cultures de la part des éléphants quand elles sont présentes à proximité (Nelson et al., 2003).

Dans une très grande majorité des cas, on a observé une prépondérance de mâles impliqués dans les incursions dans les cultures (Chiyo et al., 2011a ; Hoare, 1999 ; Chiyo & Cochrane, 2005). Une des hypothèses avancées est que ce comportement à risque permettrait aux mâles d'être plus compétitifs lors de la reproduction. En effet, les performances lors de la reproduction

sont positivement corrélées avec la durée du musth (Hollister-Smith et al., 2007), un état hormonal analogue au rut, caractérisé par une compétition agressive pour les femelles (Moss, 1983 ; Poole, 1987), lui-même dépendant de la santé, de la taille ainsi que de l'âge des mâles (Payne, 2003). Les individus consommant les cultures, très nutritives, auraient ainsi un succès reproducteur plus important (Chiyo et al., 2011a). Les femelles participeraient peu à ces incursions en raison du fort risque encouru pour elles et leur progéniture (Chiyo & Cochrane, 2005). Il a cependant été rapporté qu'au Kenya, les groupes familiaux étaient majoritairement impliqués dans les épisodes de consommation des cultures en bordure du parc national de Tsavo (Smith & Kasiki, 2000).

En réponse aux incursions des éléphants, les agriculteurs et communautés locales ont développé un certain nombre de mesures. Les répulsifs traditionnels sont des mesures inventées et mises en place par les communautés locales vivant à proximité des éléphants. Ils sont généralement simples et fabriqués à partir de matériaux facilement disponibles dans les régions rurales (Parker et al., 2007). On retrouve parmi ces répulsifs traditionnels la production d'une grande variété de sons (Osborn, 2002 ; Davies et al., 2011 ; Tchamba, 1995), des jets de pierres, de bâtons enflammés ou de lances pour faire fuir les éléphants (Parker et al., 2007 ; Kangwana, 1995). Certains allument des feux le long de la bordure du champ, ou au niveau de ses entrées (Osborn, 2002 ; Davies et al., 2011). Des lampes torches sont également utilisées pour effrayer les éléphants (Sitati et al., 2005 ; Davies et al., 2011). Ces diverses mesures nécessitent la présence des fermiers et donc un gardiennage des champs la nuit. Les fermiers peuvent également demander l'aide des autorités des parcs, afin qu'elles effectuent des tirs d'intimidation (Parker et al., 2007). Des coups de feu sont alors tirés au-dessus de la tête des éléphants afin de les faire sortir des cultures. Diverses mesures préventives, empêchant l'entrée des éléphants dans le champ, ont aussi été mises en place. Elles vont de la barrière simple (Nelson et al., 2003), accessoirisée de produits odorants répulsifs tel que le piment (Chelliah et al., 2010 ; Davies et al., 2011 ; Ngama et al., 2018) ou de clochettes (Nelson et al., 2003), jusqu'aux clôtures électriques (Davies et al., 2011 ; O'Connell-Rodwell et al., 2000), en passant par des tranchées creusées à la limite des parcs naturels (Nelson et al., 2003), ou encore la mise en place de clôtures de ruches (King et al., 2009 ; Ngama et al., 2016) ou de zones tampons (Nelson et al., 2003).

Une autre méthode, plus controversée, voire interdite et illégale en fonction des périodes et des pays, consiste à tuer les éléphants habitués à entrer dans les champs. C'est souvent une solution de facilité de la part des autorités des parcs, surtout destinée à apaiser les communautés locales

(Nelson et al., 2003). Cependant, cette pratique peut parfois avoir l'inverse de l'effet recherché, les éléphants ayant tendance à former des groupes plus grands dans les zones où ont lieu ces tueries ou la chasse, ce qui cause des dégâts plus importants à la végétation et aux cultures (Nelson et al., 2003 ; Tchamba, 1995).

En plus des mesures préventives et des actions répulsives mises en place lorsque les éléphants sont dans les champs, des compensations, lors de dégâts subis par la faune, sont instaurées dans certaines régions. Cependant, cela mène souvent les agriculteurs à négliger les mesures répulsives, ou à les rendre dépendants de ces paiements (Bulte & Rondeau, 2005). Dans d'autres régions, une partie des recettes provenant de l'écotourisme est redistribuée aux populations locales vivant autour des aires protégées (Archabald & Naughton-Treves, 2001 ; Tchamba, 1995 ; Kangwana, 1995).

Le conflit humains-éléphants est une des principales menaces pesant sur la survie des éléphants (Kangwana, 1995 ; Tchamba, 1995). Dans certaines régions, ce conflit est un obstacle majeur à la conservation des éléphants et, plus largement, de la biodiversité (Naughton-Treves, 1997). Ce conflit et ses conséquences sur la protection des éléphants impliquent également les plus hauts niveaux politiques, avec notamment la lutte contre le trafic d'ivoire et d'autres sous-produits. Le développement du tourisme a par ailleurs engendré la monétisation de la biodiversité, rendant certains animaux plus précieux vivants que morts. La valeur touristique d'un seul éléphant vivant a par exemple été estimée à plus de 1,6 millions de dollars américains pour les compagnies aériennes, compagnies de voyage, et les économies locales, soit la valeur de 76 éléphants morts (David Sheldrick Wildlife Trust, 2014). La tolérance envers les éléphants est dépendante de l'impact sur l'activité économique, les personnes pratiquant l'agriculture se montrant ainsi moins tolérantes que les éleveurs (Gadd, 2005).

Sous le conflit humains-éléphants se cache en fait souvent un problème humain-humain (Peterson et al., 2010), où les acteurs du secteur économique et de la conservation s'affrontent (Madden, 2004). La coopération entre les agriculteurs – et plus largement les populations humaines vivant à proximité des éléphants – et les acteurs de la conservation est un prérequis indispensable pour stabiliser ce conflit et entrer dans une ère de coexistence (Kangawana, 1995 ; Madden, 2004). Afin de limiter l'impact des éléphants sur les communautés locales et de protéger les populations sauvages, les acteurs de la conservation doivent élaborer un plan de gestion qui réduise l'ampleur des dégâts sur les cultures tout en améliorant la perception qu'ont les villageois de la faune sauvage afin de renforcer les efforts de conservation locaux (Naughton et al., 1999 ; Tchamba, 1995).

Parmi les régions d'Afrique permettant de mieux comprendre le conflit humains-éléphants, la zone frontalière entre la RDC et l'Ouganda nous a paru judicieux. L'Ouganda, dans cette région, héberge la principale zone d'hybridation des éléphants d'Afrique. De plus, dans ce pays majoritairement rural, 85% de la population dépend en partie ou en totalité de l'agriculture (Mukwaya et al., 2012), tout particulièrement présente à l'ouest de l'Ouganda, ce qui rend les ougandais très vulnérable face aux destructions des cultures par la faune sauvage. L'étude des zones de mosaïques forêt-savane de cette région permet de comprendre l'évolution de ce conflit, ainsi que les particularités liées à la présence des deux espèces d'éléphants. Le parc national de Kibale, localisé dans cette zone, est le théâtre d'un conflit entre humains et éléphants, exacerbé par la proximité entre l'habitat naturel forestier et les cultures vivrières.

Répartition et conservation des éléphants en Ouganda

En 1929, les éléphants disposaient d'un vaste domaine vital, qui s'étendait alors sur 70% du territoire ougandais (Brooks & Buss, 1962 ; Figure 2). À la suite d'une forte augmentation de la population humaine en Ouganda, passée d'environ 3,5 millions en 1929 à près de 5,5 millions d'habitants en 1960 (Martin, 1955 cité par Brooks & Buss, 1962), couplée à l'augmentation de la demande de terres pour s'installer et cultiver, l'habitat des éléphants a été considérablement réduit. À mesure que les populations humaines s'approprièrent le domaine vital des éléphants, les dégâts sur les cultures causés par cette espèce se sont faits de plus en plus fréquents. Près de 32 000 éléphants ont par conséquent été abattus entre 1926 et 1958 par les autorités des parcs, afin de réguler les populations. Par ailleurs, plus de 9 000 éléphants ont été victimes d'une chasse récréative aux trophées, alimentant le commerce de l'ivoire, sur cette même période (Brooks & Buss, 1962). Ainsi, en 1959, seul 17% du territoire ougandais abritait encore des éléphants, et près de 95% de la population était confinée dans des aires protégées (Brooks & Buss, 1962 ; Figure 2). Certaines populations se sont retrouvées complètement isolées, et les éléphants ont totalement disparu dans certaines régions d'Ouganda (Brooks & Buss, 1962).

Les années 1970 et 1980 ont également été dévastatrices pour les populations ougandaises d'éléphants, en raison de l'instabilité politique et économique qui a entraîné un important braconnage commercial, principalement pour la viande et l'ivoire (Eltringham & Malpas, 1980). En conséquence, la population d'éléphants est passée d'environ 30 000 individus dans les années 1960, à environ 2 000 dans les années 1980 (Uganda Wildlife Authority, 2016). Depuis la fin des années 1980, les populations d'éléphants ont lentement augmenté de nouveau

dans les trois grandes aires protégées : le parc national de Queen Elizabeth, le parc national de Murchison Falls et le parc national de Kidepo Valley. Aujourd'hui, le nombre d'éléphants en Ouganda est estimé à environ 5 000 au moment du dernier recensement de chaque zone (réalisé entre 1998 et 2015 selon les zones) (Thouless et al., 2016). Cette augmentation est attribuée aux efforts de conservation de l'Uganda Wildlife Authority, à l'amélioration des législations et des politiques de conservation, ainsi qu'à la stabilité et la sécurité restaurées dans le pays (Uganda Wildlife Authority, 2016). Aujourd'hui, les éléphants ne sont plus répartis que sur 6% du territoire Ougandais (17 048 km²), dans 11 aires protégées (Figure 2). Plus de 95% de la population d'éléphants est regroupée dans quatre parcs nationaux : le parc national de Queen Elizabeth, le parc national de Murchison Falls, le parc national de Kidepo Valley et le parc national de Kibale.

Des mouvements entre les populations d'éléphants ougandaises sont encore possibles entre certaines aires protégées, grâce à des couloirs de migrations. C'est notamment le cas entre le parc national de Kibale et le parc national de Queen Elizabeth. Certaines populations ougandaises d'éléphants migrent également vers les pays voisins. De nombreuses migrations ont été observées entre le parc national de Queen Elizabeth et le parc national des Virunga, en République Démocratique du Congo (Keigwin et al., 2016).

Cependant, l'augmentation du nombre d'éléphants et, par conséquent, la forte densité dans certaines régions proches des zones d'activités humaines, parallèlement à l'accroissement des populations humaines, s'est accompagnée d'une augmentation des conflits entre ces deux espèces (Naughton Treves, 1999).

Encore aujourd'hui, les éléphants font donc face à de nombreuses menaces, telles que la compétition pour l'utilisation des terres, l'expansion de l'agriculture commerciale, et l'exploration pétrolière, minière et gazière dans des zones protégées (Uganda Wildlife Authority, 2016). Par ailleurs, malgré sa ratification de la convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvage menacées d'extinction (CITES) en 1991, l'Ouganda a été identifié comme un pays ayant une implication inquiétante dans le commerce illégitime d'ivoire (Thouless et al., 2016). D'autres trafics illégaux, tels que celui de pénis d'éléphants, utilisés dans la médecine traditionnelle asiatique, auraient également leur plaque tournante en Ouganda (ISSAfrica.org, 25 janvier 2021). Les populations d'éléphants d'Ouganda sont pourtant inscrites à l'Annexe I de la CITES, ce qui implique que le commerce d'ivoire ou de tout autre sous-produit d'éléphants est interdit.

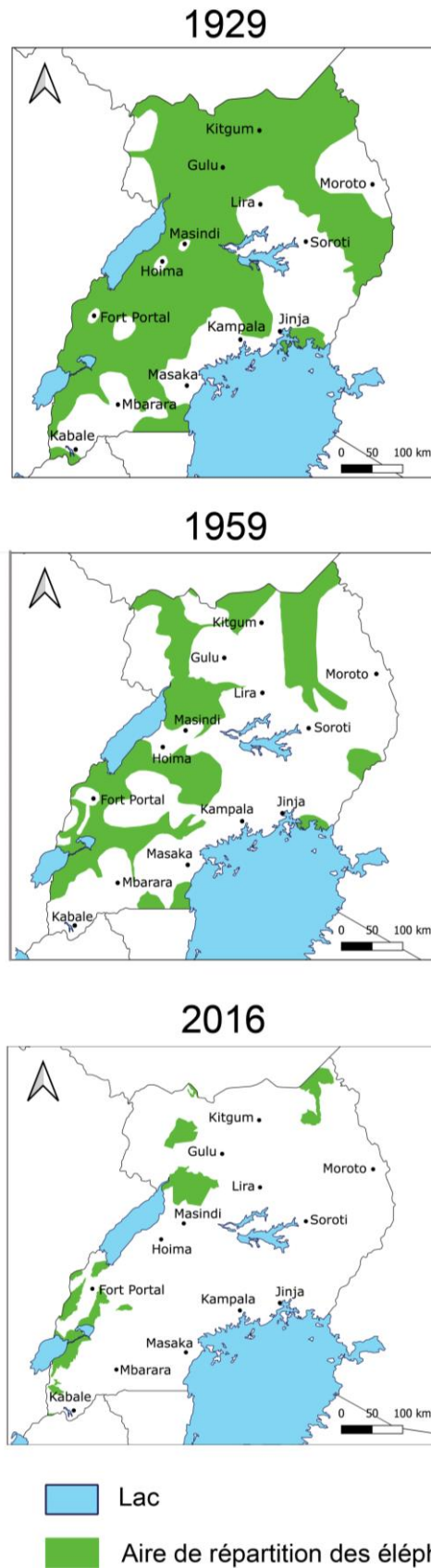


Figure 2: Aire de répartition des éléphants en Ouganda, en 1929, 1959 et 2016. Les données de 1929 et 1959 ont été tirées de Brooks et Buss, 1962 et les informations qui ont permis la réalisation de la carte de 2016 ont été tirées de Thouless et al., 2016.

En 2015, l'Ouganda a mis en place un plan d'action de conservation des éléphants, pour une période allant de 2016 à 2026, et ayant pour objectifs 1) d'éradiquer le braconnage des éléphants et le commerce de sous-produits, 2) de réduire le conflit entre humains et éléphants, 3) de contrôler la réduction et la dégradation de l'habitat, 4) de renforcer les recherches sur les questions de conservation des éléphants, 5) de protéger efficacement les éléphants grâce à la sensibilisation, la collaboration, la mobilisation et la gestion des ressources, et enfin 6) que les avantages de la conservation des éléphants profitent aux ougandais (Uganda Wildlife Authority, 2016).

Questions de recherche et hypothèses

Durant ce travail de thèse, nous nous sommes demandés si, dans les zones d'hybridation, où les deux espèces d'éléphants d'Afrique sont présentes dans un même environnement, celles-ci présentaient des différences de comportement lors des épisodes de conflit, qui nécessiteraient d'adapter la gestion de ce conflit dans ces zones. Nous avons ainsi divisé cette question de recherche en trois étapes :

- Les deux espèces ainsi que les hybrides sont-ils présents dans la zone d'étude, et en quelles proportions ?
- Pouvons-nous observer des différences de comportement, qui entraîneraient une adaptation de la gestion du conflit selon l'espèce impliquée ?
- Quelles autres caractéristiques doivent être prises en compte lors de la gestion du conflit ?

Notre objectif est de mieux caractériser les acteurs humains et animaux du conflit et leurs interactions afin de proposer des solutions à la fois efficaces et durables, adaptées à la zone de conflit et aux besoins des populations humaines locales.

Site d'étude

Notre étude a été réalisée à l'extrême nord du parc national de Kibale, créé en 1993, et se situant au sud-ouest de l'Ouganda (Figure 3). C'est une forêt tropicale humide s'étendant sur 795 km² (0°13' - 0°41' N et 30°19' - 30°22' E), dont l'altitude est comprise entre 1 100 et 1 600 mètres. Elle est composée de forêts matures, de marécages, et de forêts en cours de régénération (Struhsaker, 1997). Un gradient a été mis en évidence avec une augmentation des températures

et une diminution des pluies en allant du nord vers le sud du parc (Struhsaker, 1997). Cette forêt est connue pour abriter une très grande diversité d'espèces animales. Parmi elles, 13 espèces de primates dont des chimpanzés (*Pan troglodytes schweinfurthii*), des babouins olives (*Papio anubis*) et des singes de l'hoest (*Allochrocebus lhoesti*) (Uganda Wildlife Authority, 2015), des éléphants, des chats dorés africains (*Caracal aurata*), des pangolins (*Phataginus sp.*), des antilopes, ou encore des potamochères (*Potamochoerus sp.*).

La population d'éléphants vivant dans le parc national de Kibale a été estimée à 487 individus (Thouless et al., 2016). Les éléphants peuvent se déplacer entre cette forêt et les savanes du parc national de Queen Elizabeth grâce à un couloir écologique créé en 1926. Le parc de Kibale fait partie de la zone principale d'hybridation (Kim & Wasser, 2019), et on peut y observer les deux espèces d'éléphants ainsi que des hybrides (Mondol et al., 2015 ; Kim & Wasser, 2019).

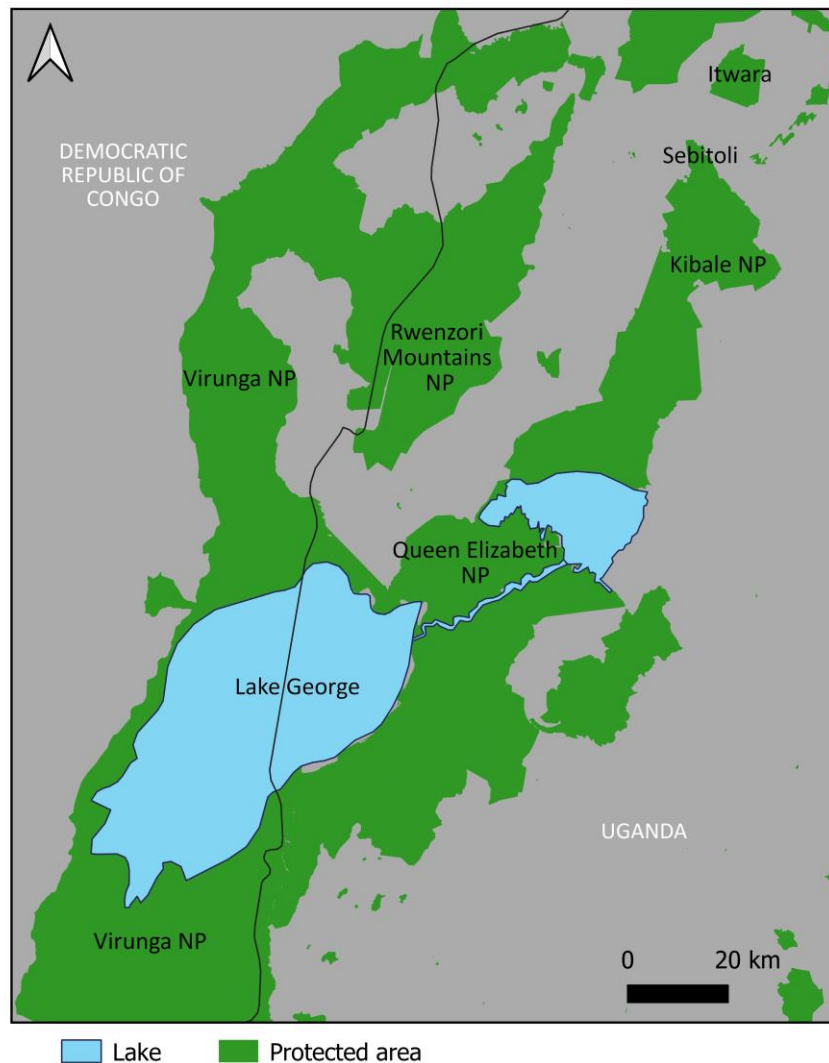


Figure 3 : Carte de la région frontalière entre l'Ouganda et la République Démocratique du Congo. Les aires protégées sont représentées en vert.

Ce parc national a été bâti sur un modèle de conservation proche de celui de Yellowstone, c'est-à-dire en excluant l'humain (Mulley & Unruh, 2004). Il est géré par l'Uganda Wildlife Authority (UWA), une agence gouvernementale semi-autonome sous la tutelle du ministère du tourisme.

Les pressions anthropiques présentes à la bordure de la forêt sont fortes. Entre 1991 et 2001, cette région a vu sa population humaine presque doubler (Wittek & Armstrong, 2009). En 2006, la population était estimée à 262 individus/km² à l'ouest et 335 individus/km² à l'est de la forêt, dans un rayon de 5 km autour du parc (Hartter, 2010).

Deux groupes ethniques majoritaires sont présents en bordure du parc : les Batoro et les Bakiga (Naughton Treves, 1997). Les Batoro, habitants du royaume Toro, se sont installés autour de la forêt de Kibale durant la première moitié du 20^e siècle (Hartter, 2009 ; Naughton Treves, 1999). Les Bakiga, originaires du sud-ouest de l'Ouganda ont immigré à partir des années 1940, sous l'impulsion du gouvernement colonial, qui cherchait à diminuer les pressions démographiques dans le sud du pays (Wittek & Armstrong, 2009). Grâce à leurs liens forts avec le roi du royaume Toro, des terres leurs ont été allouées, souvent en périphérie des propriétés des Batoro, et les parcelles des Bakiga ont ainsi joué le rôle de tampon entre les animaux sauvages et les plantations (Naughton-Treves, 1997). La migration des Bakiga vers Kibale s'est poursuivie en deux vagues successives, dans les années 1970 et dans les années 1990 (Wittek & Armstrong, 2009). Nombre de ces nouveaux arrivants ont élu domicile dans la région du « Kibale Game Corridor », situé dans la partie sud du parc. Mais le changement de statut de la forêt de Kibale en parc national, en 1993, a occasionné l'expulsion et la relocalisation de près de 35 000 résidents, notamment en périphérie du parc nouvellement créé (Mulley & Unruh, 2004). Cette immigration des Bakiga, mais aussi d'autres groupes ethniques minoritaires tels que les Banyoro et les Banyankole, a considérablement augmenté la demande locale en terres cultivables et en nourriture, en médicaments traditionnels, et autres ressources comme le bois de chauffage et les matériaux de construction (Hartter, 2009).

Les deux groupes ethniques majoritairement représentés à la bordure du parc pratiquent une agriculture de subsistance et de rente, dont les principaux aliments de base sont les bananes, le maïs, les haricots et le manioc (Hartter, 2009). En complément de ces cultures, une grande partie des familles travaille à l'année ou occasionnellement dans les plantations de thé adjacentes au parc, appartenant à de grandes entreprises telle que Rwenzori Commodities Ltd.

Malgré le déclin des populations d'animaux sauvages, principalement causé par la conversion des terres sauvages en terres agricoles, les agriculteurs vivant à moins de 1 km de la bordure du parc de Kibale se plaignent fréquemment de la perte de leurs récoltes au profit des animaux sauvages (Naughton et al., 1999). Si leur colère est tournée vers la faune sauvage, elle l'est également vers les autorités qui, selon eux, ne les soutiennent pas assez dans ce conflit (Kangwana, 1995). En effet, en 1906, tous les animaux sauvages ougandais ont été revendiqués propriété de la Couronne par les autorités coloniales britanniques, qui assumaient alors la responsabilité de tout dommage causé par la faune sauvage (Naughton Treves, 1997 ; Treves & Naughton Treves., 1999), et répondaient notamment par l'élimination des animaux perturbateurs. L'accroissement de l'intérêt mondial pour la conservation de la biodiversité ainsi que la ratification des accords CITES en 1991 par l'Ouganda, ont obligé les autorités à changer leurs pratiques de gestion de la faune sauvage et à utiliser des mesures non létales pour lutter contre la consommation des cultures par les animaux. Par ailleurs, la création du parc national de Kibale a entraîné l'interdiction pour les communautés locales de pénétrer dans la forêt, les empêchant d'en exploiter ses ressources (Bortolamiol, 2014). L'entrée dans le parc national est maintenant payante et réglementée. Le parc est divisé en quatre catégories de zones (Figure 4) : les zones touristiques, les zones d'usage communautaire, les zones sous protection intégrale, et les zones en restauration. Les activités de recherche peuvent être réalisées dans toutes les zones. Les zones d'usage communautaire consistent en une bande continue d'un kilomètre de large, le long de la lisière du parc national, où les communautés riveraines du parc sont autorisées à exploiter les ressources du parc (ramasser du bois du chauffage, des plantes médicinales...). L'entrée et l'extraction des ressources sont soumises à des autorisations accordées par l'UWA (Uganda Wildlife Authority, 2015).

Dans la majorité des villages situés en bordure du parc, les agriculteurs subissent donc les inconvénients liés à la vie proche d'une aire protégée, sans percevoir les bénéfices de la proximité des ressources forestières (collecte de bois de chauffage, de plantes médicinales...). Ils ressentent ainsi une forte injustice face au déséquilibre entre la protection de la faune sauvage et la déconsidération de leurs besoins vitaux par les autorités (Bortolamiol, 2014).

Notre site d'étude, la zone de Sebitoli, nommée ainsi par l'équipe du Sebitoli Chimpanzee Project en raison de sa proximité avec le village de Sebitoli, est située à l'extrême nord du parc national de Kibale et s'étend sur environ 25 km². Le Sebitoli Chimpanzee Project (SCP), créé et dirigé par Sabrina Krief (Professeure au MNHN, dans l'UMR Eco-anthropologie du département Hommes et Environnements) et Jean-Michel Krief (Directeur de l'association

franco-ougandaise « Projet pour la conservation des grands singes » qui gère la station et l'équipe locale) en 2008, vise à étudier et protéger la communauté de chimpanzés vivant dans cette zone, et son habitat (Krief et al., 2014a ; Krief et al., 2014b ; Cibot et al., 2015 ; Krief et al., 2017 ; Spirhanzlova et al., 2019). L'objectif principal des travaux de recherche conduits dans cette zone est une meilleure compréhension de la résilience des chimpanzés et de leur écosystème aux activités anthropiques.

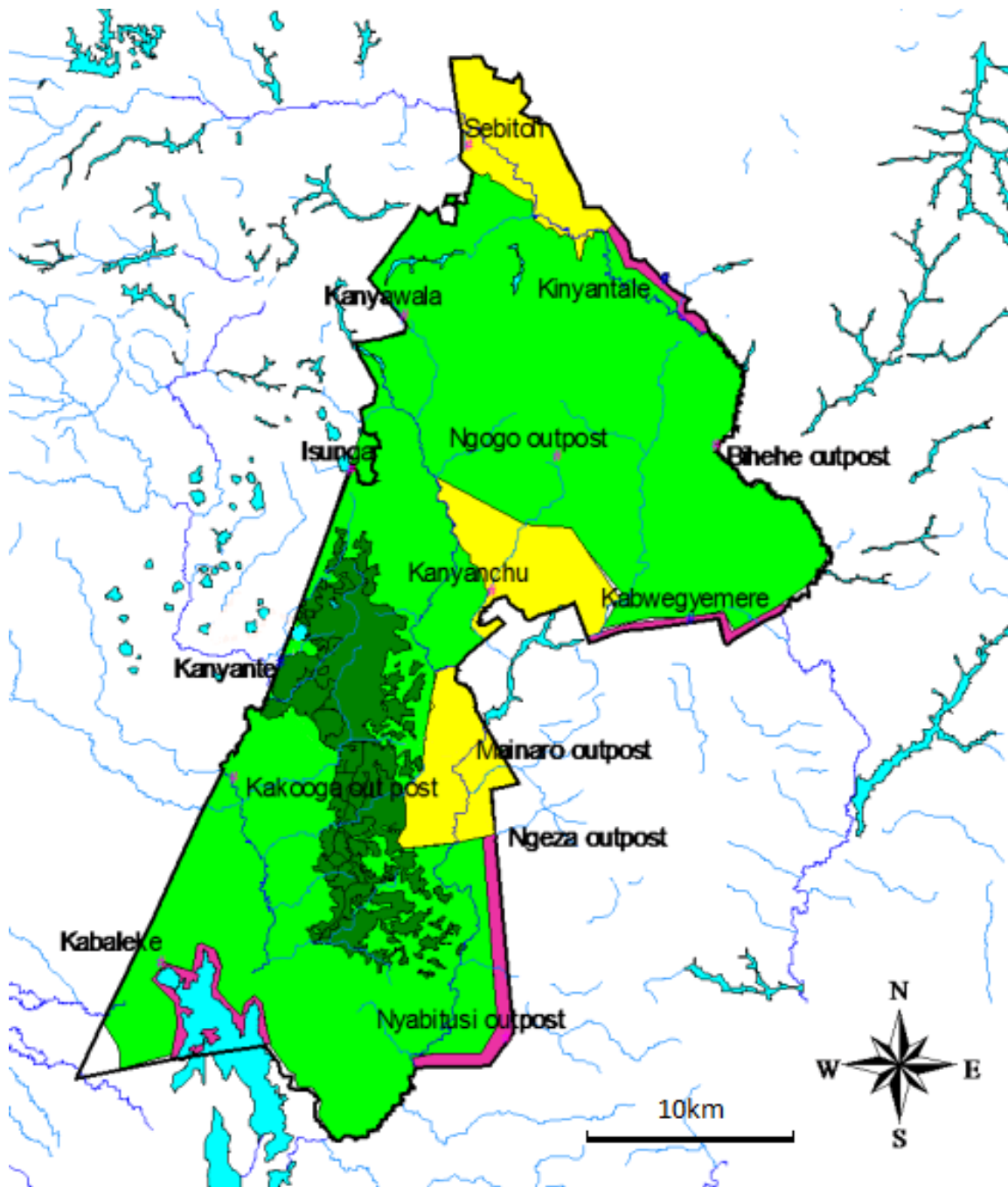


Figure 4 : Zonage du Parc national de Kibale. En jaune : tourisme, en violet : usage communautaire, en vert clair : zones sous protection intégrale, en vert foncé : zones en restauration. Source : Uganda Wildlife Authority, 2015.

Cette partie de la forêt a été fortement touchée par l'exploitation commerciale du bois dans les années 1960 et 1970. Aujourd'hui, 70% de cette portion de forêt est en cours de régénération. Quant aux forêts matures, elles ne représentent que 14% de cette zone (Bortolamiol et al., 2014). Les activités humaines sont multiples autour de la forêt protégée : des villages, d'immenses plantations de thé (*Camellia sinensis*) et leurs usines, des plantations d'eucalyptus (*Myrtaceae sp.*), ainsi que de nombreuses cultures vivrières. Aussi les opportunités de rencontres entre les humains et les éléphants sont fréquentes, et ce d'autant que la distance entre la forêt et les cultures est faible, voire inexistante (Figure 5). Une route bitumée très fréquentée, assurant la liaison entre Kampala, la capitale de l'Ouganda, et la République Démocratique du Congo, traverse le parc. Récemment élargie (Krief et al., 2020a), elle isole un fragment de forêt d'environ 15km² du reste du parc de Kibale (Figure 6). Une station de l'Uganda Wildlife Authority (UWA), abritant les écogardes du parc, est située le long de la route, proche du village de Sebitoli. Enfin, à proximité de cette station de l'UWA, se trouve la station de recherche du Sebitoli Chimpanzee Project.



Figure 5 : Bordure de la forêt dans la zone de Nyamigere. Les champs de maïs (à droite) sont à seulement quelques mètres de la forêt (à gauche).

Nous nous sommes concentrés sur le conflit se déroulant dans les six villages situés à la bordure de la forêt, communautés avec lesquelles le Sebitoli Chimpanzee Project échange depuis le début de ses travaux : Mugusu, Sebitoli, Nyamigere, Nyakabingo, Munobwa et Kinyantale (Figure 6). L'étude de ces villages aux caractéristiques géographiques, foncières, socio-culturelles et économiques différentes nous permettent d'identifier les différents facteurs à prendre en compte dans la gestion du conflit.

Le village de Mugusu est très étendu, et est situé proche de grandes plantations de thé. Bien que la majorité de ses habitants vivent à plus de 500 mètres de la bordure et sont ainsi peu concernés par la destruction des cultures par les éléphants, certains agriculteurs cultivent des champs directement adjacents à la forêt. Une tranchée et une clôture de ruches ont été installées pour protéger les champs de la venue des éléphants.

Le village de Sebitoli est situé le long de la route bitumée, à la sortie de la forêt. Des tranchées ainsi qu'une clôture de ruches ont été installées afin de protéger les champs de la faune sauvage.

La zone de Nyamigere est située à l'ouest du parc. Cette zone est particulière puisqu'il s'agit de parcelles cultivées appartenant à un unique propriétaire terrien, et on n'y retrouve donc pas de réelle organisation villageoise. Elle est administrativement dépendante du village de Sebitoli. Les agriculteurs sont presque uniquement des migrants d'autres régions d'Ouganda qui se sont installés pour cultiver cette terre, dont la location est peu chère en raison de sa vulnérabilité liée à sa localisation proche de la forêt. Les familles vivent dans leurs champs dans des tentes et les cultures sont plantées à quelques mètres seulement de la lisière de la forêt (Figure 7).

Le village de Nyakabingo est situé à l'extrême nord du parc, et les champs sont directement accolés à la bordure de la forêt. Une tranchée d'environ 1 km a été creusée à la lisière, permettant une protection des champs. Le village est proche des grandes plantations de thé où la majorité des habitants travaillent.

Munobwa est un village localisé à l'est de la forêt. Il est séparé du parc par environ 1 km de plantations de thé faisant office de zone tampon, ce qui en fait le village le plus éloigné de la forêt.

Enfin, Kinyantale est le village le plus au sud de notre site d'étude. Il est très étendu et comprend de plusieurs grandes plantations de thé. La majorité des champs est éloignée de la forêt, et une clôture de ruches a été installée pour protéger les champs adjacents au parc.

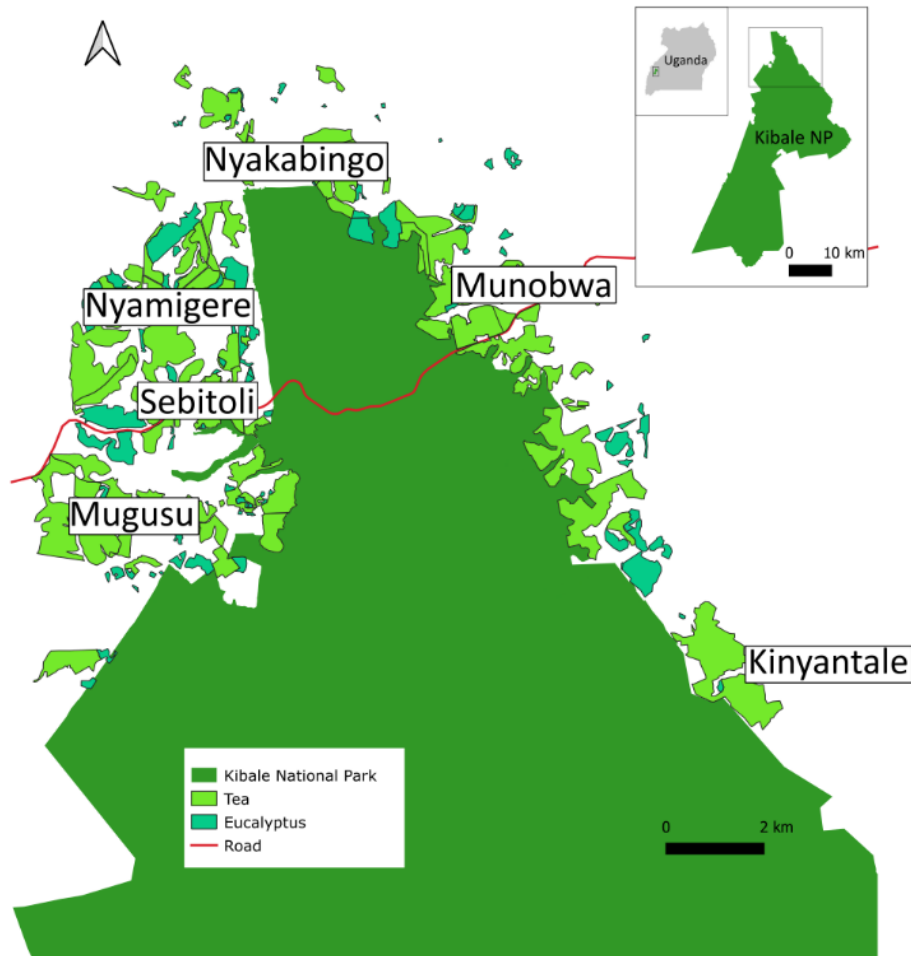


Figure 6 : Localisation des 6 villages présents à la bordure du parc national de Kibale et inclus dans l'étude sur les interactions entre éléphants et agriculteurs.



Figure 7 : Habitation type pour une famille dans la zone de Nyamigere. Photo : Chloé Couturier.

Contexte de l'étude

Ce travail s'inscrit dans un projet plus vaste, visant à restaurer l'équilibre entre les communautés humaines et la biodiversité du parc national de Kibale. Le projet "Pour un nouvel équilibre entre forêt, faune et populations en Ouganda" (FoFauPopU), a été initié en 2018 par le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), en partenariat avec l'association « Projet pour la Conservation des Grands Singes » (PCGS) et l'entreprise sociale et solidaire Kinomé, grâce au co-financement par le Fonds Français pour l'Environnement Mondial (FFEM), la Fondation Prince Albert II et la Fondation Nicolas Hulot pour la Nature et l'Homme (FNH).

Depuis 2008, l'équipe du PCGS et les chercheurs de l'UMR 7206 du MNHN étudient les chimpanzés et leur écosystème dans la zone de Sebitoli, et en particulier leurs réponses aux activités humaines, dans le cadre d'accords de collaboration avec l'UWA. Les études réalisées ont montré que les chimpanzés, babouins et éléphants se rendent quasi-quotidiennement dans les champs pour consommer les cultures (Krief et al., 2014a ; Bortolamiol, 2014), augmentant pauvreté et malnutrition. Démunis, pour faire face au manque de nourriture, et en représailles des incursions dans les cultures, les fermiers posent des pièges en bordure de leurs champs ou dans la forêt, malgré l'interdiction de la chasse en Ouganda (Cibot et al., 2016). En 2020, 238 pièges ont été retirés, majoritairement des collets visant la capture de petits gibiers sauvages (SCP, données non publiées). Les chimpanzés et les éléphants sont des victimes indirectes de ces pièges. Les blessures causées sont nombreuses : près d'un tiers des chimpanzés de la communauté présentent des amputations d'un ou plusieurs membres (Cibot et al., 2016). Les éléphants sont aussi porteurs de blessures, allant jusqu'à l'amputation d'une partie de la trompe. Les autres activités illégales, telles que la récolte en forêt du *Piper guineense* ou la coupe de *Prunus africana* pour collecter l'écorce de cet arbre médicinal, continuent également d'augmenter (Krief et al., 2020b). Ceci accroît les tensions entre les communautés vivant à la lisière du parc national et l'UWA. Par ailleurs, les compagnies de thé et les agriculteurs cultivant à la bordure de la forêt utilisent de nombreux produits chimiques, qui menacent à la fois la santé des populations humaines vivant sur ces territoires, et celle des écosystèmes de la forêt et de sa faune. Au moins 13 pesticides différents, dont certains en grandes quantités, ont été retrouvés dans les rivières à l'intérieur de la forêt (Spirhanzlova et al., 2019).

Au cours des premières années de recherche dans cette zone, plusieurs études multidisciplinaires ont été menées en collaboration avec des éthno-écologues comme Richard Dumez de l'UMR 7206. Elles ont notamment porté sur les relations entre les fermiers vivant en

bordure du parc et la faune sauvage. Centrées initialement sur les chimpanzés, il est très rapidement apparu que parmi les acteurs principaux du conflit humains-faune, les éléphants jouaient un rôle particulier, cristallisant les tensions entre les gestionnaires du parc et les communautés locales (Bortolamiol, 2014 ; Edé, 2017 ; Capelot, 2013). Bien que les éléphants ne soient pas les seules espèces impliquées dans le conflit entre humains et faune sauvage, leur fréquence de visite ainsi que les dégâts causés ont très souvent tendance à être exagérés. Ceci est en partie dû à leur grande taille et leur force, qui effrayent les agriculteurs, ainsi qu'à leur capacité à détruire de grandes surfaces de culture en un seul passage. Par ailleurs, les villageois, dès les premières enquêtes ethnoécologiques, rapportaient régulièrement l'existence de deux sortes d'éléphants, des éléphants de petite taille et sombres, venant de la République Démocratique du Congo voisine (probablement des éléphants de forêt), et des éléphants de grande taille, plus clairs, Ougandais (probablement des éléphants de savane ; Capelot, 2013), observations également confirmées par les assistants du SCP (Krief, communication personnelle). Certains fermiers ont également rapporté des comportements différents selon les phénotypes, où les petits éléphants Congolais seraient plus agressifs que les grands éléphants Ougandais (Capelot, 2013).

Ce travail de thèse a pu être réalisé grâce au dispositif CIFRE et au financement de l'entreprise Kinomé. Il bénéficie ainsi d'un contexte particulier, associant les connaissances de 10 ans de recherche sur ce terrain du Sebitoli Chimpanzee Project (SCP), à l'expérience pratique de Kinomé, dans le conseil aux institutions de développement, et dans la création et le suivi de projets de terrain visant à améliorer la qualité de vie des populations rurales, tout en préservant la nature, dans de nombreuses régions du monde. Ce travail cherche à mettre en relation les données scientifiques collectées sur le terrain et les besoins des communautés locales, afin de fournir des propositions concrètes de mesures de protection des cultures, compatibles avec les caractéristiques géographiques, économiques et socio-culturelles de la zone de Sebitoli. Ces recommandations seront, par la suite, utilisées dans le cadre du projet FoFauPopU, et serviront lors des discussions avec les communautés locales, portant sur les mesures de protection qu'elles souhaitent mettre en place dans chaque village.

Plan du travail de thèse

Afin d'avoir une vision holistique des interactions entre humains et éléphants, ce travail de thèse s'appuie sur une approche pluridisciplinaire alliant des disciplines de la biologie telles que la génétique, morphologie, et l'écologie comportementale, et des méthodes de sciences sociales. Cette approche nous permet également de faire face aux difficultés du terrain (végétation dense, marécages, dénivelé important) qui rendent les observations et la collecte d'échantillons biologiques identifiés difficiles. Ce travail a été réalisé à partir de données de long terme, collectées par le SCP, et de données recueillies durant la période de thèse lors de deux missions totalisant 6 mois de terrain.

Ce travail s'articule autour de trois axes.

1. Entre savane et forêt : qui sont les éléphants de Sebitoli ?

Notre étude se déroulant dans la principale zone d'hybridation des éléphants d'Afrique, il est nécessaire de déterminer quelles sont les espèces d'éléphants présentes dans la zone de Sebitoli. Compte tenu de cette localisation géographique, des résultats des premières études réalisées au sud du parc national de Kibale (Mondol et al., 2015 ; Kim & Wasser, 2019), et conformément aux enquêtes auprès des riverains et aux observations réalisées préalablement dans la zone de Sebitoli, nous nous attendons à trouver les deux espèces d'éléphants, l'éléphant de savane et l'éléphant de forêt, ainsi que des hybrides. Le faible nombre de zones d'hybridation confirmées et d'hybrides échantillonnés, nous laisse supposer que les hybrides ont une faible fécondité, ce qui limiterait l'étendue de ces zones d'hybridation. Nous pensons donc retrouver une grande proportion d'hybrides de première génération dans la zone de Sebitoli.

2. Des éléphants à l'interface forêt-agriculture en zone d'hybridation : des comportements particuliers ?

Les deux espèces d'éléphants d'Afrique étant connues pour avoir des caractéristiques biologiques, écologiques et comportementales propres (Roth & Douglas-Hamilton, 1991 ; Grubb et al., 2000 ; Turkalo & Fay, 2001), nous nous sommes demandés si ces espèces conservaient ces différences de comportements lorsqu'elles partageaient le même habitat forestier. Nous avons également cherché à savoir si les deux espèces présentaient des comportements différents lors des incursions dans les cultures. L'étude des images prises par des caméras à détection de présence nous a permis de recueillir des informations sur le comportement spatio-temporel des éléphants en forêt, ainsi que sur la taille et la composition

des groupes. Des entretiens auprès des agriculteurs ainsi qu'un suivi des visites des éléphants dans les champs nous ont permis d'étudier la temporalité des incursions des éléphants dans les champs, de déterminer le type d'éléphants impliqué et d'explorer la localisation de ces interactions.

3. Quelles mesures pour une meilleure cohabitation entre humains et faune sauvage ?

Les éléphants ne sont cependant pas les seuls animaux impliqués dans le conflit avec les populations humaines locales. Dans l'objectif de fournir des outils d'aide à la décision pour la gestion du conflit humains-faune sauvage, nous avons tout d'abord étudié l'impact du conflit entre humains et faune sauvage sur les communautés locales, ainsi que les besoins à considérer. Puis nous avons recensé l'ensemble des mesures mises en œuvre dans la zone de Sebitoli, et dressé un inventaire de leurs améliorations possibles. .

Enfin, alors que les recommandations ne prennent généralement en compte qu'une seule espèce, nous avons ensuite proposé un ensemble de mesures de protection des cultures pouvant être mises en place dans la zone de Sebitoli. Nous nous sommes assurés que ces propositions soient en cohérence avec les caractéristiques géographiques, foncières, économiques et socio-culturelles de cette zone, et qu'elles soient adaptées aux cas de conflits impliquant les humains et plusieurs espèces animales, à partir de l'exemple fourni par le conflit entre humains, éléphants et chimpanzés, se déroulant dans la zone de Sebitoli.

Chapitre 1

Entre savane et forêt : qui sont les éléphants de Sebitoli ?

Introduction

Les éléphants de savane et les éléphants de forêt sont depuis le 23 février 2021 considérés comme deux espèces distinctes par l'UICN, suite à l'analyse des données morphologiques, génétiques, reproductives, écologiques et comportementales (Hart et al., 2021).

En effet, de nombreuses caractéristiques morphologiques permettent de les distinguer (Fallon, 1944 ; Morrison-Scott, 1947 ; Pfeffer, 1989 ; Shoshani, 1993 ; Grubb et al., 2000 ; Debruyne, 2003 ; Fowler & Mikota, 2006 ; Morgan & Lee, 2003). Les éléphants de forêt sont plus petits que ceux de savane, avec de petites oreilles arrondies, à l'origine de leur nom, « *cyclotis* » (cycl- : de forme arrondie, -otis : oreille). Leurs défenses sont souvent longues et dirigées vers le sol. Les fosses temporales sont moins développées chez les éléphants de forêt ce qui donne à leur front un aspect large et plat. Les éléphants de savane ont de larges oreilles triangulaires, des fosses temporales profondes, avec un front étroit et pointu. Leurs défenses sont souvent plus épaisses et recourbées vers l'avant. Leur dos est également plus concave que celui des éléphants de forêt, plus rectiligne.

Par ailleurs, des variations morphologiques régionales ont été observées chez les éléphants de savane, en particulier dans la taille et la forme des oreilles et des défenses (Hanks, 1972 ; Pfeffer, 1989 ; Ishida et al., 2016). Cependant, la plupart des études morphologiques comparatives se sont concentrées sur l'étude du squelette et principalement du crâne, et ce sur des spécimens non-vivants (Van der Merwe et al., 1995 ; Grubb et al., 2000 ; Debruyne, 2003).

Les deux espèces se distinguent également par leur régime alimentaire, leur comportement, ainsi que par leur structure sociale. Les éléphants de forêt sont davantage frugivores (Merz, 1981 ; Short, 1981 ; Short, 1983 ; White et al., 1993 ; Morgan & Lee, 2007, Grubb et al., 2000 ; Turkalo & Fay, 2001) que les éléphants de savane, principalement herbivores (Napier Bax & Sheldrick, 1963 ; Field, 1971). Les éléphants de forêt sont souvent organisés en petits groupes d'un à quatre individus, le plus généralement constitués d'une mère et de ses descendants (White et al., 1993 ; Grubb et al., 2000 ; Turkalo & Fay, 2001). Les éléphants de savane vivent en large groupes familiaux de 10 à 15 individus en moyenne (Douglas-Hamilton, 1973 ; Buss,

1961), mais qui peuvent atteindre jusqu'à plusieurs centaines d'individus (Pfeffer, 1989). Par ailleurs, l'âge moyen à la première naissance pour les éléphants de forêt est de 23 ans (Turkalo et al., 2018), ce qui est bien supérieur à la moyenne d'âge de 14 ans chez les éléphants de savane (Moss, 2001). Même leur communication diffère, les éléphants de forêt pouvant émettre des sons à une plus basse fréquence (minimum 5 Hz ; Thompson et al., 2010) que les éléphants de savane (minimum 14 Hz ; Poole et al., 1988). On note également des différences dans la structure des barrissements entre les éléphants de savane et de forêt, et une plus grande variété de combinaisons chez les éléphants de forêt (Pardo et al., 2018).

Malgré une répartition et des préférences d'habitat différentes, leurs aires de distribution se superposent dans certains écotones forêt-savane, où les deux espèces cohabitent (Pfeffer, 1989 ; Groves & Grubb, 2000). Des individus au phénotype intermédiaire ont également été observés dans ces zones de mosaïque forêt-savane (Pfeffer, 1989 ; Groves & Grubb, 2000 ; Debruyne, 2003). Des études génétiques ont permis de confirmer la présence d'hybrides dans cinq régions d'Afrique (Figure 8) : dans le parc national de Garamba, au nord-est de la RDC (4 hybrides ; Roca et al., 2001 ; Comstock et al., 2002 ; Roca et al., 2005 ; Mondol et al., 2015 ; Kim & Wasser, 2019) ; à la frontière entre la RDC et l'Ouganda (108 hybrides ; Mondol et al., 2015 ; Kim & Wasser, 2019) ; en République Centrafricaine (4 hybrides ; Mondol et al., 2015 ; Kim & Wasser, 2019) ; dans le complexe W-Pendjari-Arli, à la frontière entre le Bénin et le Burkina Faso (2 hybrides ; Mondol et al., 2015 ; Kim & Wasser, 2019), et dans la région de Gourma, au Mali (8 hybrides ; Kim & Wasser, 2019). Bien que de nombreuses régions soient propices à la cohabitation des deux espèces, les hybrides sont retrouvés principalement le long de la frontière entre l'Ouganda et la République Démocratique du Congo (Kim & Wasser, 2019 ; Hart et al., 2021). Cette zone d'hybridation trouverait son origine aux pressions de braconnage asymétriques entre ces deux pays, et qui ont influencé les mouvements d'éléphants durant le siècle dernier (Keigwin et al., 2016 ; Kim & Wasser, 2019). Aujourd'hui, très peu d'informations sont disponibles sur ces zones d'hybridation ainsi que sur les dynamiques de population qui y ont cours.

L'étude précise du phénotype de ces hybrides n'a également encore jamais été réalisée, rendant la distinction entre les deux espèces et les hybrides difficile dans ces zones d'hybridation.

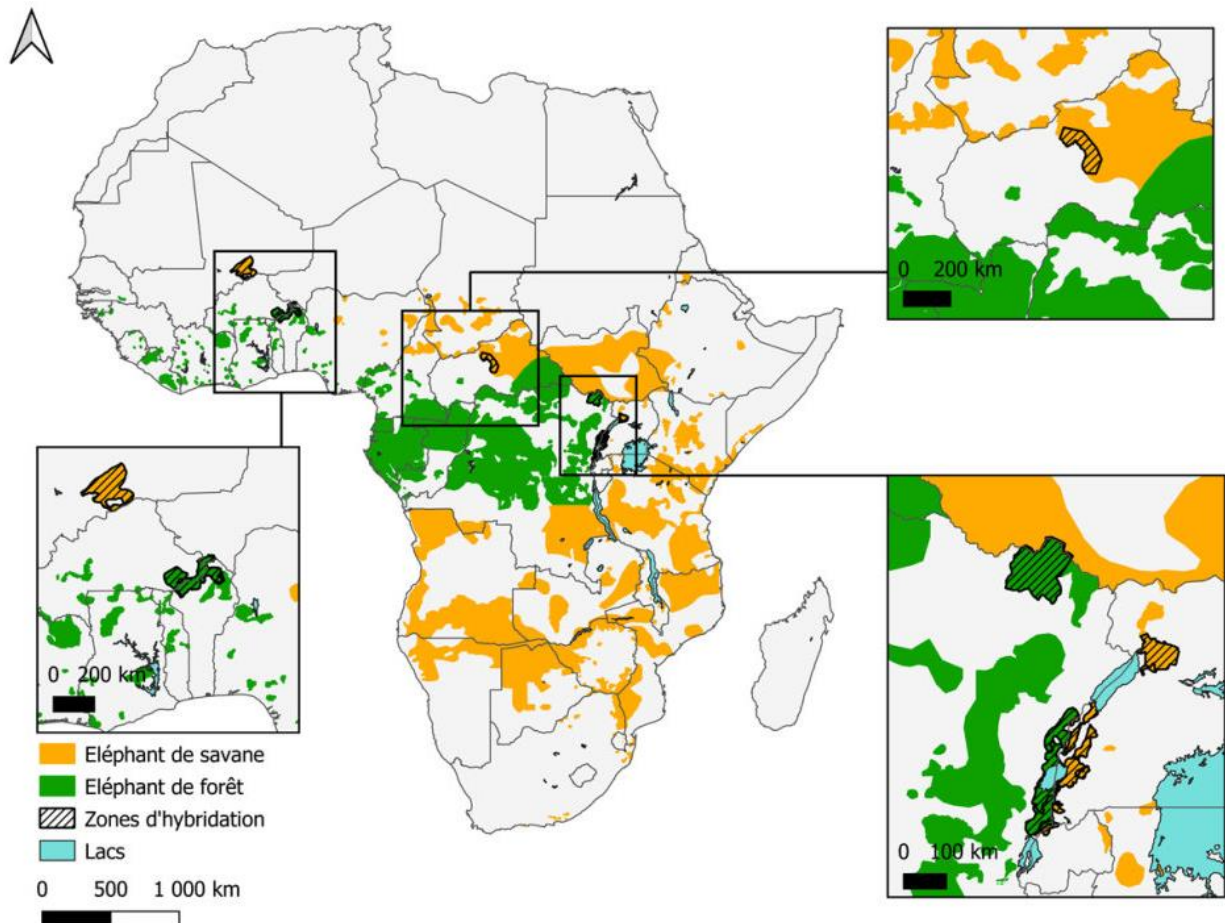


Figure 8 : A. Répartition des deux espèces d'éléphants d'Afrique, et localisation des zones d'hybridations (D'après Gobush et al., 2021a ; Gobush et al., 2021b ; Mondol et al., 2015 et Kim & Wasser, 2019). B. Agrandissement de la zone d'hybridation du complexe de Pendjari-Arli à la frontière entre le Bénin et le Burkina Faso, et celle de Gourma au Mali. C. Agrandissement de la zone d'hybridation située en République Centrafricaine. D. Agrandissement de la zone hybridation situé le long de la frontière entre l'Ouganda et la République Démocratique du Congo, et celle de Garamba, au nord de la République Démocratique du Congo.

Notre étude a été réalisée dans le nord du parc national de Kibale, en Ouganda, qui se situe dans la région frontalière entre la RDC et l'Ouganda, considérée comme la principale zone d'hybridation (Kim & Wasser, 2019 ; Hart et al., 2021). La présence des deux espèces et de celle des hybrides dans le sud du parc national de Kibale a déjà été publiée mais les proportions de chaque catégorie et les dynamiques de population ne sont pas connues (Mondol et al., 2015). Quelques fermiers vivant en bordure de la forêt ont également rapporté la présence de deux types d'éléphants au comportement différent, pouvant être distingués par leur taille et leur couleur. Les assistants du Sebitoli Chimpanzee Project, qui travaillent au quotidien dans cette zone et rencontrent très fréquemment des éléphants, confirment ces observations

(Capelot, 2013 ; Krief, communications personnelles ; Bonnald, communications personnelles). Cependant, mes premières observations de terrain n'ont pas mis en évidence de distinctions claires entre les deux espèces. Ceci pourrait être dû à une présence importante d'hybrides présentant des phénotypes intermédiaires, ou aux difficultés d'observations liées au milieu forestier ainsi qu'au comportement des éléphants. Nos recherches visent à tester l'hypothèse de la présence des deux espèces d'éléphants d'Afrique et d'hybrides en fréquence non négligeable dans la zone de Sebitoli.

Mondol et al. (2015) ont mis en évidence que les hybrides étaient fertiles. Cependant, compte tenu du faible nombre de zones d'hybridation confirmées, et du peu d'hybrides échantillonnés, nous pouvons supposer que les hybrides ont une faible fécondité, ce qui limiterait l'étendue de ces zones d'hybridation. Nous nous attendons alors à retrouver, parmi les hybrides, une grande proportion de première génération et peu d'hybrides de seconde génération dans la zone de Sebitoli.

Les résultats de ces travaux permettront de mieux connaître les espèces d'éléphants impliquées dans les interactions entre humains et éléphants se déroulant à la bordure du parc national de Kibale.

Notre étude se déroulant dans un milieu de forêt secondaire de moyenne altitude (Chapman & Lambert, 2000), la végétation du sous-bois est dense, les marécages nombreux et le dénivelé important. Les observations directes sont donc presque impossibles, rendant également difficile l'accès aux échantillons biologiques identifiés. De plus, approcher les éléphants à une distance qui nous aurait permis de les observer correctement (moins de 10 mètres) aurait été très dangereux, les éléphants chargeant lorsqu'ils se sentent menacés (Omeja et al., 2016) et la fuite étant rendue difficile par les conditions de terrain.

Afin de contourner ces difficultés, nous avons utilisé deux méthodes indirectes, donnant des résultats complémentaires pour déterminer si les deux espèces ainsi que des hybrides sont présents dans la zone de Sebitoli : i) l'étude du phénotype à partir d'images collectées grâce à des caméras à détection de présence disposées à l'intérieur de la forêt, et ii) l'étude génétique à partir d'échantillons fécaux. Chacune de ces études fait l'objet d'un article présenté à la fin du chapitre. La contribution de chaque collaborateur est présentée dans l'Annexe 1.

Matériel et méthodes

Dans notre première étude, nous avons mis au point une clé de détermination de l'espèce reposant sur six critères morphologiques (Figure 9). L'objectif est de pouvoir déterminer l'espèce de l'individu à partir de critères facilement observables sur photos et a fortiori par observation directe. Les six critères retenus sont : 1) la taille des oreilles, 2) la présence ou non d'un espace entre la trompe et les défenses, 3) l'orientation selon l'axe antéro-postérieur des défenses, 4) l'orientation selon l'axe médio-latéral des défenses, 5) la largeur entre les fosses temporales et 6) la courbure du dos. Nous avons tout d'abord vérifié que ces six critères permettaient en effet de distinguer l'espèce forêt ou savane, en quantifiant la distinction phénotypique entre les deux espèces grâce à une approche de Machine Learning (ou apprentissage automatisé) supervisée. Ici, nous avons utilisé la méthode des k plus proches voisins (Knn) et l'avons appliquée à près de 300 images d'éléphants dont l'origine géographique était connue permettant ainsi d'être certains de l'espèce photographiée, et qui ont ainsi constituées des photos de référence. Nous nous sommes ensuite intéressés à la variabilité phénotypique globale de ces éléphants de référence et à celle des individus présents dans la zone de Sebitoli, en réalisant une analyse des correspondances multiples ACM (Abdi & Williams, 2010). Puis, nous avons appliqué la clé de détermination de l'espèce sur les 705 images des éléphants présents à Sebitoli et comparé le résultat obtenu pour chaque individu avec celui du partitionnement en k-moyennes (k-means). Cette méthode sans a priori permet de regrouper les données en minimisant la somme des carrés des distances d'un point à la moyenne des points de son groupe. Le nombre de groupes est déterminé en amont de l'analyse. Nous nous attendons à observer trois types de phénotypes différents parmi les éléphants de la zone de Sebitoli, le phénotype forêt, le phénotype savane et un groupe de phénotypes intermédiaire. Cette étude a été conduite en collaboration avec Raphaël Cornette, chercheur au Muséum national d'Histoire naturelle dans l'UMR 7205, L'Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité. Elle a mené à la rédaction d'un article soumis à la revue *Oryx*, intitulé « Phenotypical characterization of savannah and forest elephants with special emphasis on hybrids: the case of Kibale National Park, Uganda » et coécrit par Julie Bonnard, Raphaël Cornette, Maëllie Pichard, Edward Asalu et Sabrina Krief. L'article est présenté à la fin de ce chapitre (Article 1).

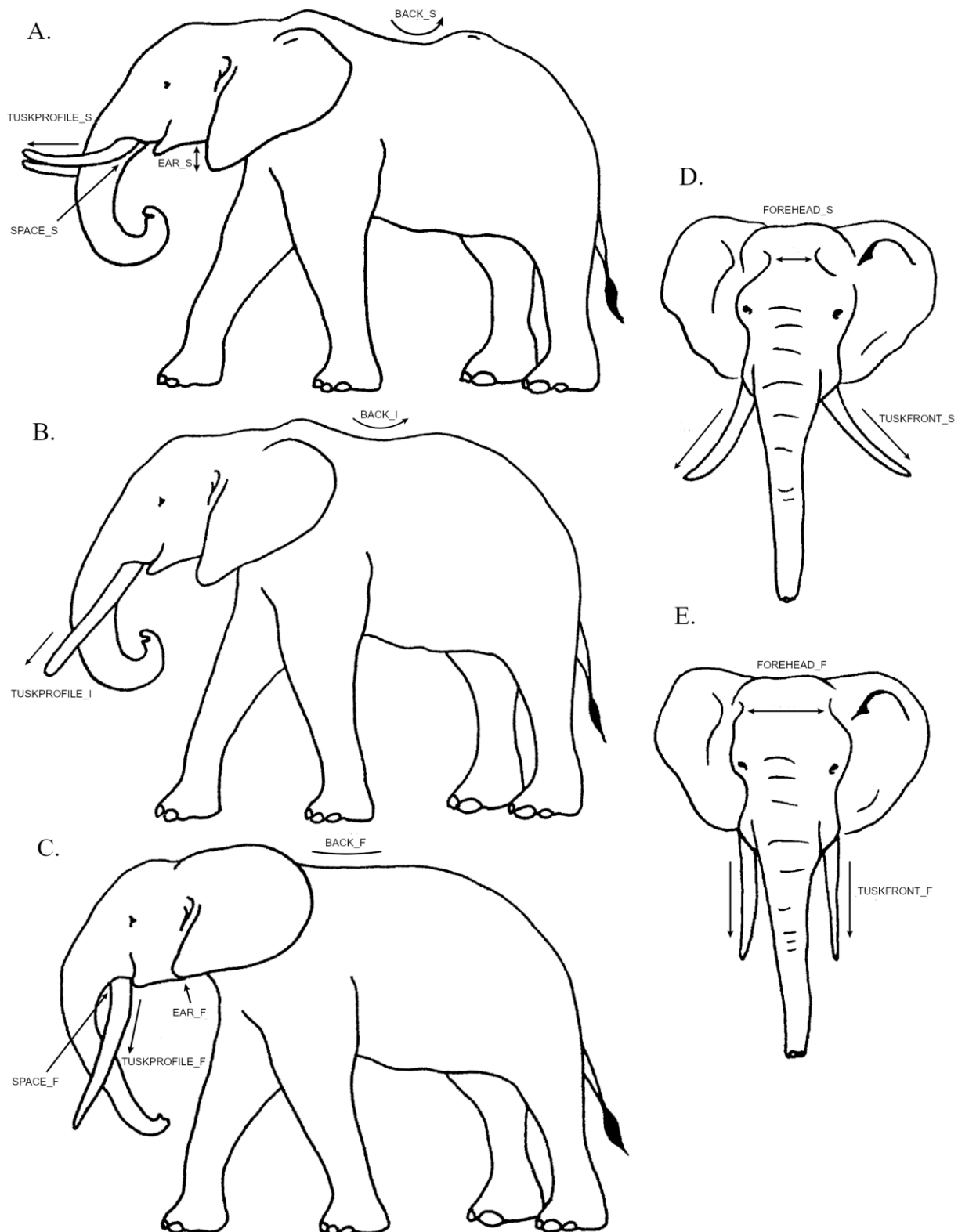


Figure 9: Illustrations des six critères permettant la distinction des éléphants de savane et des éléphants de forêt. Les illustrations A et D présentent les critères morphologiques typiques des éléphants de savane. Les illustrations C et E montrent les critères typiques des éléphants de forêt. L'illustration B représente deux des critères intermédiaires retrouvés dans la population d'éléphants de Sebitoli. La caractérisation détaillée de ces phénotypes est présentée dans l'article n°1. (Illustrations © Julie Bonnard)

Dans notre seconde étude, nous avons déterminé les espèces d'éléphants vivant dans la zone de Sebitoli à partir d'échantillons fécaux collectés à l'intérieur et en bordure de la forêt. 187 échantillons correspondant à 91 individus distincts ont été collectés (Annexe 1). L'utilisation de 15 microsattellites autosomaux nous a permis de déterminer précisément l'espèce de l'individu ou son statut hybride. Nous avons également cherché à déterminer l'origine géographique des individus purs grâce aux logiciels SCAT2 (Wasser et al., 2004) et VORONOI (Wasser et al., 2007). Cette étude a été réalisée en collaboration avec Samuel Wasser et Mary Kuhner, chercheurs à University of Washington, à Seattle, aux Etats-Unis, dans le Center for Conservation Biology, qui ont réalisé les analyses de détermination de l'espèce et de l'origine géographique, ainsi qu'avec l'aide de José Utge (ingénieur d'étude au Muséum national d'Histoire naturelle) qui a réalisé une partie des extractions d'ADN, des amplifications et des génotypages au plateau technique de paléogénomique et génétique moléculaire. Cette étude a également abouti à la rédaction d'un article présenté à la fin de ce chapitre (Article 2), intitulé « Who are the elephants living in the hybridization zone ? How genetics may guide conservation to better protect the critically endangered forest elephant » et coécrit par Julie Bonnard, Jose Utge, Mary Kuhner, Samuel Wasser, Edward Asalu, John Paul Okimat et Sabrina Krief.

Résultats et discussion

La combinaison des six critères morphologiques choisis permet une très bonne description des phénotypes des éléphants de savane et de forêt. En effet, 100% des individus de référence ont été assignés correctement à leur espèce lorsque seules les données sans informations manquantes sont utilisées, et 91,7% ont été bien assignés lorsque les données manquantes ont été remplacées par la valeur majoritaire de la variable. Ces variables ont également permis de mettre en évidence la présence de trois groupes de phénotypes : le phénotype savane, le phénotype forêt et un troisième groupe de phénotypes, différents des deux premiers (Figure 10). Ces autres phénotypes ne sont retrouvés que chez certains individus vivant à Sebitoli et chez aucun des individus de référence. Ils pourraient donc correspondre aux phénotypes des hybrides, dont la présence à déjà été confirmée génétiquement plus au sud du parc national de Kibale (Mondol et al., 2015). Les proportions de chaque phénotype sont obtenues grâce à l'utilisation de la clé de détermination de l'espèce. Dans cette zone forestière de Sebitoli, seuls 12,1% des individus observés présentent un phénotype forêt. Le phénotype savane représente 36,8% des observations et 51,1% des individus présentent des phénotypes intermédiaires.

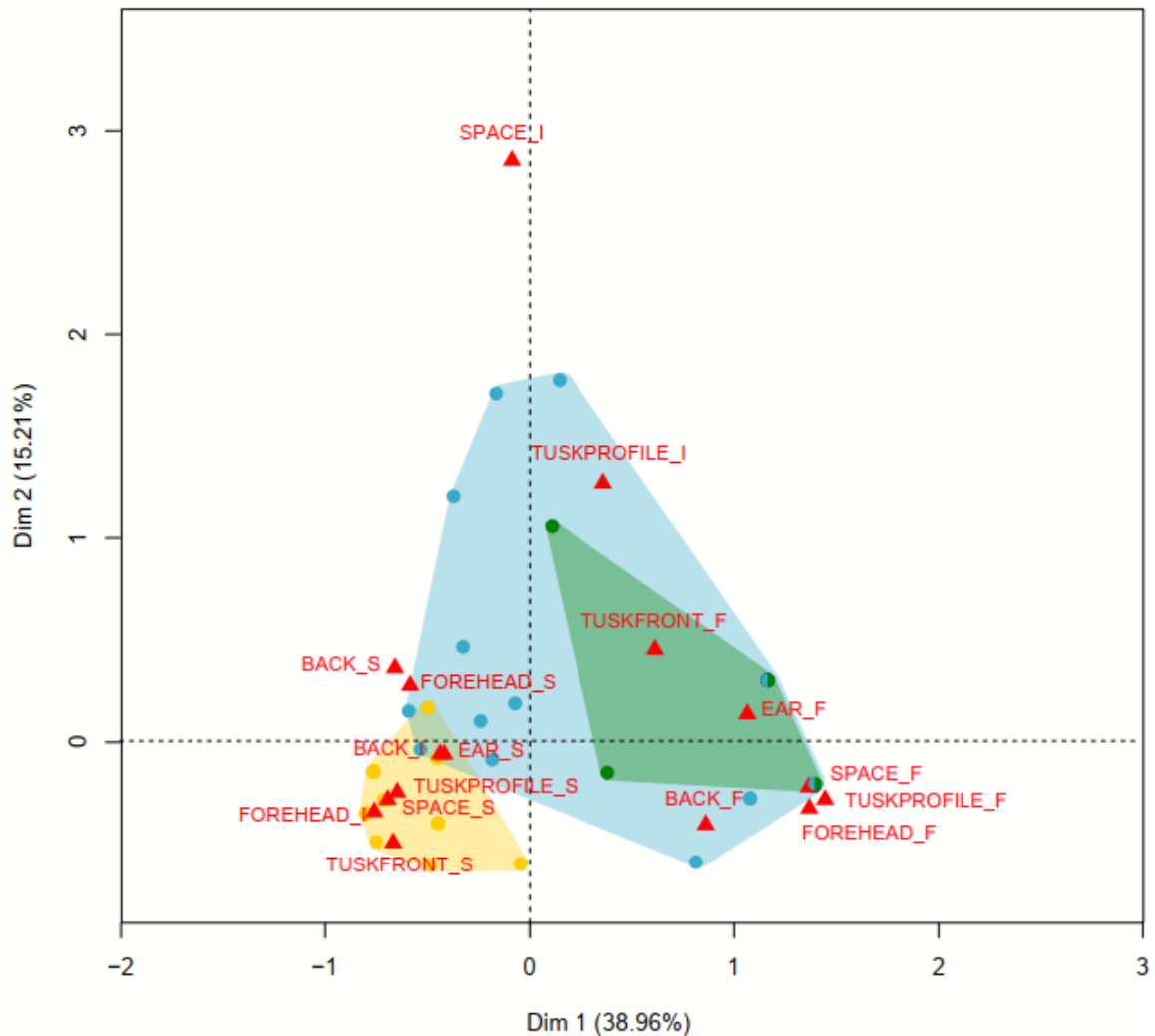


Figure 10 : Répartition des phénotypes sur les deux premiers axes de l'Analyse des Correspondances Multiples. Les éléphants de savane de référence sont représentés en orange, les éléphants de forêt de référence en vert, et la population d'éléphants de Sebitoli est représentée en bleu. Les classes des variables sont notées en rouge.

Nous avons ainsi mis en évidence la présence de 3 types de phénotypes différents à Sebitoli, mais nous ne pouvons être certains que ces 3 phénotypes représentent bien les éléphants de forêt, de savane, et les individus hybrides. En effet, si le phénotype de chacune des espèces est connu, le phénotype des hybrides reste indéterminé. Nous ne savons notamment pas si le phénotype des hybrides est intermédiaire à celui des parents, plus proche d'une des deux espèces, ou s'il se situe en dehors de la gamme de variabilité de chacune des deux espèces. De plus, Mondol et al. (2015) ont montré que les hybrides étaient fertiles, ce qui nous laisse supposer qu'il existerait plusieurs phénotypes hybrides, selon le degré d'appartenance à chaque espèce. Nous ne pouvons donc être certains que les phénotypes forêt, savane et intermédiaires

observés dans la première étude correspondent effectivement à l'espèce forêt, à l'espèce savane ou aux individus hybrides.

L'étude génétique permet habituellement d'identifier de manière plus fiable les espèces d'éléphants d'Afrique. Cependant, la présence d'hybrides dans la zone de Sebitoli rend difficile la détermination exacte entre certains hybrides et les individus purs. En effet, de par la capacité des individus hybrides à se reproduire, le génotype « hybride » est en réalité un gradient de génotype allant d'un génotype proche de l'espèce forêt, à un génotype proche de l'espèce savane. Il faut alors déterminer un seuil à partir duquel on considère un individu comme pur ou hybride, seuil qui est aujourd'hui encore en discussion. Notre étude se situant dans une zone d'hybridation, les chances d'avoir des individus hybrides sont fortes. Nous avons donc choisi de prendre un seuil de 50%, nous permettant de rester prudents et de ne pas assigner d'hybrides aux espèces pures de savane et de forêt. Ces nouveaux résultats ont, une fois de plus, été à l'encontre de notre hypothèse initiale, car aucun éléphant de forêt n'a été détecté dans cette zone forestière. De plus, sur les 91 éléphants échantillonnés, une très large proportion (81,3%) des individus se sont avérés être des hybrides. Seuls 17 (18,7%) éléphants de savane ont été échantillonnés, et tous proviendraient de la frontière entre la RDC et l'Ouganda (Figure 11).

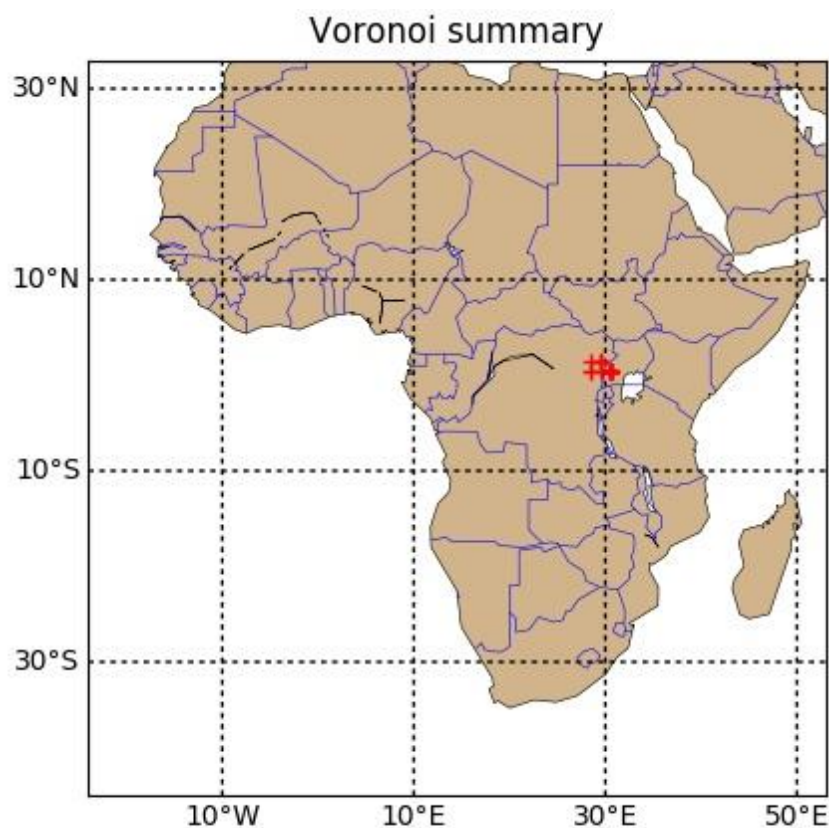


Figure 11 : Origine géographique des 17 éléphants de savane échantillonnés dans la zone de Sebitoli, au nord du parc national de Kibale.

Les résultats de l'étude génétique sont cohérents avec ceux de l'étude du phénotype des individus observés à Sebitoli. On observe une nette différence dans les proportions des espèces et des hybrides entre les deux études, mais nous pouvons tout de même noter une même tendance. En effet, quelle que soit la méthode utilisée, nous obtenons une majorité d'hybrides (51,1% dans l'étude du phénotype et 81,3% dans l'étude du génotype), suivie des éléphants de savane (36,8% et 18,7%) et des éléphants de forêt (12,1% et zéro).

Il est toutefois étonnant d'observer de si faibles proportions d'éléphants de forêt dans le parc forestier de Kibale. En effet, les éléphants observés par les locaux et les ONG de conservation dans les autres parcs forestiers de l'ouest de l'Ouganda, ont été rapportés comme étant des éléphants de forêt (Kaganda Julius et Maate Dezi pour le parc national des montagnes du Rwenzori ; Okimat John Paul pour la forêt de Budongo, communications personnelles). Les mouvements de populations des éléphants de forêt, que l'on pense provenir de la RDC, et de ceux des éléphants de savane, qui seraient originaires d'Ouganda, sont encore mal connus. Ils seraient néanmoins en lien avec les pressions de braconnages asymétriques ayant eu cours à des périodes différentes dans ces deux pays (Keigwin et al., 2016 ; Kim & Wasser, 2019). Quant au parc national de Kibale, il ne possède pas de connection au nord vers d'autres parcs, mais est relié au sud au parc national de Queen Elizabeth, qui est un parc de savane. Il est donc possible que seul un faible nombre d'éléphants de forêt, venant de RDC, ait migré jusqu'au nord du parc de Kibale, expliquant alors les faibles proportions retrouvées, contrairement aux éléphants de savane, provenant du parc de savane voisin, qui peuvent plus facilement y accéder.

Parmi les 74 hybrides détectés dans l'étude du génotype, 70 (94,6%) sont de seconde génération ou plus, un seul est de première génération et trois n'ont pas été assignés à une des quatre catégories d'hybrides. Ces résultats confirment ceux de Mondol et al. (2015) sur la capacité de reproduction des hybrides, et laissent supposer que, contrairement à notre hypothèse, les hybrides ont une bonne fertilité. Cela renforce également notre hypothèse sur la présence d'un gradient de phénotypes et de génotypes au sein des hybrides qui rendrait plus difficile l'identification exacte de certains hybrides.

Chacune des méthodes utilisées dans ces deux études comporte des avantages et des inconvénients. L'utilisation d'images provenant de caméras à détection de présence permet d'obtenir des informations difficiles voire impossibles à collecter autrement. Les animaux ne sont pas dérangés par la présence humaine lors de la collecte de ces images, et nous avons ainsi pu obtenir une très grande quantité d'images d'éléphants. Cependant, les caméras avaient été positionnées à hauteur de poitrine afin d'étudier la faune présente dans cette zone de la forêt, et

en particulier les chimpanzés. Les éléphants, beaucoup plus grands, ne sont alors, pour la plupart, pas vus dans leur intégralité, ce qui complique l'identification des individus ainsi que la détermination de l'espèce. Pour l'étude spécifique des éléphants grâce à ces caméras, il est préconisé de les placer à une hauteur de 3 mètres (Smit et al., 2019). Il faut également se montrer prudent lors de l'interprétation des proportions de chaque espèce, car les individus n'étant pas identifiés, certains individus ont pu être sur-représentés par rapport à d'autres, ce qui biaise alors les proportions. Enfin, dans une zone d'hybridation telle que la zone de Sebitoli, les images des caméras à détection de présence ne permettent pas de connaître avec certitude l'espèce des individus observés, mais seulement leur phénotype. Les analyses génétiques grâce aux microsatellites permettent d'être plus précis quant à la détermination de l'espèce et du statut hybride. Il permet également de distinguer les échantillons appartenant à un même individu et donc de ne pas compter plusieurs fois un même éléphant. Cependant, la collecte des échantillons est rendue difficile par les conditions de terrain, le fait que les analyses génétiques nécessitent des échantillons frais et peu contaminés, et la dangerosité d'approcher les éléphants en forêt. De plus, ces analyses ont un coût certain, ce qui peut limiter le nombre d'échantillons analysés.

Les deux études ont été réalisées à partir d'échantillons distincts et collectés sur des périodes différentes (de novembre 2017 à mars 2018 pour l'étude du phénotype, et de novembre 2016 à janvier 2019 pour l'étude génétique). Malgré un chevauchement des périodes d'étude, nous n'avons pas eu la chance d'obtenir pour un même individu à la fois le génotype et le phénotype. Ce type d'étude serait pourtant intéressant à réaliser car il permettrait de déterminer précisément la variabilité du phénotype des hybrides. Cela est cependant difficilement réalisable dans la zone forestière de Sebitoli, à cause de la faible visibilité des éléphants et de la difficulté de collecter des échantillons identifiés. En revanche, le milieu ouvert des savanes du parc national de Queen Elizabeth, au sud du parc national de Kibale, permettrait un suivi plus facile des éléphants. Ce parc fait également partie de la zone d'hybridation principale, et des individus des deux espèces ainsi que des hybrides y ont été retrouvés (Kim & Wasser, 2019).

Afin de pouvoir confronter le phénotype au génotype, il faut collecter pour un même individu les données morphologiques et des échantillons de fèces. En plus des six critères morphologiques détaillés ci-dessus ainsi que dans l'article 1, il serait intéressant de collecter des informations plus précises telles que le sexe, la classe d'âge, les possibles trous ou déchirures du pavillon auriculaire, et autres marques distinctives, permettant l'identification des individus. La collecte de ce type de données est notamment décrite par Ardevini et al. (2008) ou Bedetti et al. (2020). Des photos et vidéos, en plus des schémas réalisés sur place,

permettraient une relecture par plusieurs opérateurs, et donc de s'affranchir de l'effet observateur. La collecte des échantillons fécaux et les analyses génétiques seraient réalisées selon les mêmes conditions que décrites ci-dessus et dans l'article 2. Afin d'éviter les erreurs d'identification entre l'échantillon et l'éléphant observé, un minimum de trois échantillons provenant chacun de trois émissions de fèces différentes serait collecté par individu.

Le choix des individus à collecter pourrait être réalisé en deux étapes. Un suivi de plusieurs groupes d'éléphants permettrait la collecte de l'ensemble des individus du groupe. Dans le cas de groupes familiaux, les marqueurs génétiques utilisés pour déterminer l'espèce permettent également de connaître les liens de parenté entre individus. Cela permettrait de confirmer l'assignation des hybrides aux différentes catégories (F1 : produit de la reproduction entre un éléphant de savane et un éléphant de forêt ; F2 : produit de la reproduction de deux individus F1 ; Backcross savane : produit de la reproduction d'un individu F1 avec un éléphant de savane ; Backcross forêt : produit de la reproduction d'un individu F1 avec un éléphant de forêt). En effet, notre étude génétique a mis en évidence que certains hybrides n'étaient pas assignés à une de ces quatre catégories. Dans l'hypothèse que les phénotypes des hybrides soient différents selon leur degré d'hybridation, il est nécessaire de déterminer avec précision la catégorie à laquelle ils appartiennent. Le suivi de groupes familiaux permettrait également la récolte de données sur des individus juvéniles. Lors de l'étude des phénotypes, nous nous sommes heurtés à la difficulté de distinguer l'espèce chez des individus jeunes, les critères utilisés pour la distinction apparaissant plus tardivement dans la vie de l'animal. À ce suivi de groupes pourrait être associée une collecte opportuniste. Cela permettrait notamment de compléter des effectifs trop faibles de certaines classes (phénotypes savane, forêt, intermédiaire). Cela permettrait également d'échantillonner des mâles adultes, qui ne sont pas présents dans les groupes familiaux.

Des analyses multivariées seraient ensuite utilisées pour déterminer la variabilité en phénotypes de chaque catégorie génétique (éléphant de savane, éléphant de forêt et les différentes catégories d'hybrides).

Article 1 : Phenotypical characterization of savannah and forest elephants with special emphasis on hybrids: the case of Kibale National Park, Uganda.

Cet article a été soumis à la revue *Oryx* (le 18 mars 2021)

Julie Bonnard^{1,2}, Raphaël Cornette³, Maëllie Pichard², Edward Asalu⁴ and Sabrina Krief^{1,2}

1 Eco-Anthropologie (EA), Muséum national d'Histoire naturelle, Université Paris Diderot, CNRS ; 17 place du Trocadéro, 75016 Paris, France

2 Sebitoli Chimpanzee Project, Sebitoli research station, Kibale National Park, Fort Portal, Uganda

3 Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB), Muséum national d'Histoire naturelle, Université Paris Diderot, CNRS, EPHE, Université des Antilles, CP 50, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

4 Uganda Wildlife Authority, Kampala, Uganda

Abstract

The International Union for Conservation of Nature now recognizes two species of African elephants: savannah elephant (*Loxodonta africana*) and forest elephant (*Loxodonta cyclotis*). Despite ecological, behavioral and morphological differences, as well as different habitat range, genetics confirms that the two species as well as hybrids coexist in forest-savannah ecotones. However, the phenotype of the hybrids has not yet been described. In this survey we aim at testing the hypothesis that phenotype of hybrids can be discriminated from the two others. Based on 296 reference images of African elephants from five forest areas and six savannah areas, a machine learning algorithm (k-Nearest Neighbors) confirmed that six morphological criteria allow us to distinguish the two species with more than 90% confidence. During 5 months, we collected from 14 camera-traps set in the main hybridization area (Kibale National Park, Uganda) 1,408 videos showing elephants. Using a Multiple Correspondance Analysis and the species assignment key, we highlighted the presence of three types of phenotypes. Interestingly, the intermediate phenotypes which could include hybrids (51.1%) was more frequent than savannah phenotypes (36.8%) and forest phenotypes (12.1%). Further studies combining morphology and genetics on the same individuals are necessary to refine this species assignment key and to use it with confidence in hybridization areas. In the current context of high threats African elephants are facing, we presented a non-invasive, fast and cheap method to characterize elephant phenotypes and identify potential zones of hybridization or areas where both species co-occur, and where genetic profiles would be valuable.

Keywords

African elephant, Camera traps, Hybridization area, Kibale National Park, Morphological criteria Phenotype, Sebitoli, Uganda

1. Introduction

African elephants (*Loxodonta sp.*) are experiencing severe population declines throughout their home range due to poaching for ivory, or due to habitat reduction and fragmentation (Maisels et al., 2013; Gobush et al., 2021a ; Gobush et al., 2021b). Today, approximately 415 000 African elephants would remain in 37 countries (Thouless et al., 2016).

After a long-standing debate opposing researchers in favor of reclassification into two separate species (Grubb et al., 2000; Groves & Grubb, 2000; Roca et al., 2001; Comstock et al., 2002; Eggert et al., 2002; Roca et al., 2005; Roca et al., 2007; Rohland et al., 2010; Mondol et al., 2015), and those considering them as subspecies belonging to one species only (Debruyne, 2005; Johnson et al., 2007), they are now considered to be two distinct species by the IUCN (Hart et al., 2021): savannah elephant (*Loxodonta africana*) listed as endangered by the IUCN Red List of Threatened Species (Gobush et al., 2021a), and forest elephant (*Loxodonta cyclotis*) listed as critically endangered (Gobush et al., 2021b).

The two species have morphological characteristics that enable them to be distinguished such as their size, the shape of their ear, orientation of their tusks and deepness of their temporal fossae (Fallon, 1944; Morrison-Scott, 1947; Pfeffer, 1989; Shoshani, 1993; Grubb et al., 2000; Debruyne, 2003; Fowler & Mikota, 2006). However, most morphological studies aiming to distinguish between the forest and savannah species have focused on bones and skulls and not on living individuals (Van der Merwe et al., 1995; Grubb et al., 2000; Debruyne, 2003). Although these morphological distinctions make it possible in theory to distinguish between elephant species, age and sex may limit their use in practice. In addition, regional morphological variations have also been observed in the savannah elephant species, particularly in the shape and size of their ears and tusks (Hanks, 1972; Pfeffer, 1989).

The two species are also known to have their own behavioral and ecological features (Roth, 1991; Grubb et al., 2000; Turkalo & Fay, 2001).

Despite the habitat difference, their geographical distribution overlaps and the two species can therefore be found in the forest-savannah ecotone in Central and West Africa (Pfeffer, 1989; Groves & Grubb, 2000). Moreover, few morphological observations of intermediate elephants have been reported in the mixed forest-savannah areas (Pfeffer, 1989; Groves & Grubb, 2000; Debruyne, 2003). Genetic studies have provided us with more information by giving us evidence of hybrids in five locations: Garamba National Park at the northeastern Democratic Republic of Congo (DRC) (Roca et al., 2001; Comstock et al., 2002; Roca et al., 2005; Mondol

et al., 2015; Kim & Wasser, 2019), along the border of the DRC and Uganda (Mondol et al., 2015), the northern Central African Republic, the Gourma region in Mali and along in the Pendjari-Arli complex of West Africa at the Benin-Burkina Faso border (Mondol et al., 2015; Kim & Wasser, 2019).

So far, no study combining genetics and morphology has been able to shed light on the phenotype of hybrid elephants. Yet, the study of phenotypes - the set of observable characteristics of all or part of an organism - is at the heart of many disciplines in biology (Houle et al., 2010).

In addition, we have no information about whether hybrids could be phenotypically intermediate between their parents, phenotypically closer to one of the parents or fall outside the range of the variation of both parents' species. In addition, as hybrids are fertile (Mondol et al., 2015), it can be assumed that hybrids have a wide range of phenotypes depending on their hybridization rate, and whether they mate with hybrids or with pure forest or savannah elephants (Roca et al., 2005; Mondol et al., 2015).

Our study takes place in the Sebitoli area, in the north of Kibale forest, in Uganda, which is located in the DRC-Uganda border hybridization zone. This national park is located at 60 km north of the nearest area of savannah in Queen Elizabeth National Park, and linked to it by a corridor allowing the movement of elephants between the two national parks (Figure 1).

The presence of the two species as well as hybrids has already been documented in the south of Kibale National Park. However, neither proportion of each species, nor the history and dynamics of the populations are known (Mondol et al., 2015). Local farmers and villagers in the Sebitoli area have also reported the presence of two types of elephants that could be distinguished by their size and color (Capelot, 2013; Krief pers. comm.; Bonnald pers. comm.). Direct observation and access to biological samples are also challenging because of the dense vegetation of the undergrowth, the swamps and the mountainous terrain in the Sebitoli area. In addition, it is dangerous to approach elephants close enough to observe them properly. Indeed, elephants charge when they feel threatened (Omeja et al., 2016) and the observer's flight is made difficult by the ground conditions.

Thus, we used camera-traps and developed a determination key for the elephant species, based on six morphological criteria with the aim (1) to confirm that the two species of African elephant can be discriminated using the set of six morphological criteria proposed, (2a) to confirm that the two species can be found in the Sebitoli area, (2b) as well as phenotypes which

differ from both the savannah and the forest phenotypes, which would emerge from the reproduction of the two species (hybrid).

2. Study area

The Kibale National Park, located southwestern Uganda (0°13' to 0°41'N and 0°19' to 30°32E), covers 795 km². It is a mosaic of mature forest, colonizing forest formally used for agriculture, grassland, woodland, lakes and wetlands (Chapman & Lambert, 2000). The movement of elephants between Kibale National Park (forested area) and the DRC can only take place through the south, via the connection between Queen Elizabeth National Park (savannah area) and Virunga National Park (mixed forest savannah area). Migrations between Virunga National Park and Queen Elizabeth National Park have been observed since the 1960s, mainly from the DRC to Uganda (Keigwin et al., 2016).

At the extreme North of the Kibale National Park, the Sebitoli research area, monitored by the Sebitoli Chimpanzee Project, covers about 25km². Today, a large proportion (70%) of this area of the park is degraded or regenerating forest and only 14% represents old-growth forest, and surrounded by lands highly transformed by humans, including tea and eucalyptus plantations, and small farmlands. (Bortolamiol et al., 2014).

3. Methods

This study was conducted in two main steps. First, we selected and verified that the six morphological criteria allow to discriminate the two species. Then we used these criteria to conduct a study of the Sebitoli elephant population.

3. 1. Choice and verification of morphological criteria

3. 1. 1. Choice of morphological criteria

To morphologically distinguish between the species, we have selected criteria that are easily seen on the clips of the camera-traps, and which don't imply precise measurements but orientation or ratios between elephant body parts. We proposed using six criteria visible when the elephant is in profile or in front: The length of the ears (profile), the distance between the tusks and the trunk (profile), tusk orientation (profile), tusk orientation (front), temporal fossae (front), back curvature (profile). Each criterion is separated into two or three states (Table 1). States of the criteria are illustrated in figure 2 and Supplementary Figure 1.

3. 1. 2. Verification of criteria by quantification of phenotypic distinction of the savannah vs forest elephants

In order to test our combination of criteria, we selected a set of photos representing 171 savannah elephants and 125 forest elephants from 11 countries (Supplementary material 1).

In order to quantify the phenotypic distinction between savannah elephants versus forest elephants, a supervised Machine Learning (ML) approach was applied on the reference images of savannah and forest elephants. The simple and robust *k*-Nearest Neighbors algorithm (Knn) assigning a class to an object according to the class to which its nearest *K* neighbors belong was applied after the following steps: (I) Numerically coding the qualitative data in sparse matrix, this format lends itself better to ML by suppressing the ordinal effect of the variables. (II) Manage missing data; i) a first dataset was created by keeping only specimens whose variables had no missing data, and ii) a second dataset for which we chose to replace the missing data with the most frequent class of the variable. (III) Split the data randomly into a training dataset (80%) and a test dataset (20%). (IV) We then trained and tested the model by varying the number of *K* (from 1 to 10). All these steps were carried out using the "Scikit-learn" library (Pedregosa et al., 2011) under Python language.

3. 2. Study of the Sebitoli elephant population

3. 2. 1. Sebitoli sample

Camera-traps were deployed inside and on the edge of the forest (Figure 1) for the study of the wildlife of the park. They were fixed to the trunk of the tree at about 1m height either on the research trail system or in elephant tracks. Elephants were seen on 1408 videos out of 12,483 videos collected from November 2017 to March 2018 from 14 camera-traps (13 HD video traps Reconyx XR-6 Ultrafire™ and one HD video trap Bushnell Trophy Cam HD Max™). Among them, 1215 occurrences - observation of one individual on a single video clip, or observations of one individual on several consecutive videos- of elephants were analyzed.

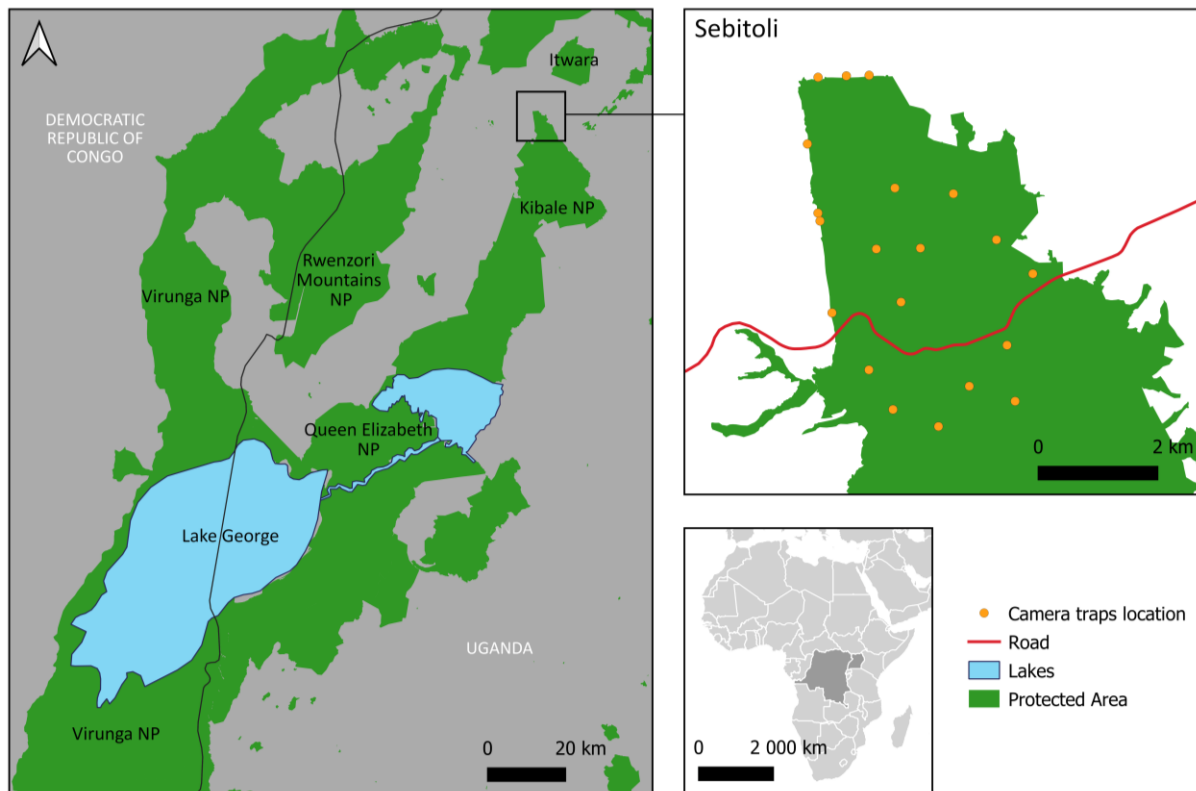


Figure 1: Map of the DRC-Uganda border and the Sebitoli area in Kibale National Park (Uganda), with location of the camera-traps.

3. 2. 2. Global phenotypical variability

In order to study the global phenotypic variability by linking specimens and variables, we performed a Multiple Correspondence Analysis MCA (Abdi & Williams, 2010) using the “mca” function of the “FactoMineR” library (Le et al., 2008). This analysis was carried out on the complete dataset (reference photos and Sebitoli sample) with no missing data. To visualize potential clusters, a kernel density plot was performed on the MCA using the “kde” function from the package “ks” (Charcón & Duong, 2018) with R (Supplementary Figure 3).

3. 2. 3. Phenotypical variability in Sebitoli elephant population

We made a species assignment key (Supplementary Table 1), based on the six previous criteria, to enable the distinction between the forest and savannah elephants directly on the field where the two elephants’ species overlaps, from direct and indirect observations. The criteria were divided into two categories, main criteria (C1, C2, C3) and secondary criteria (C4, C5, C6), according to their visibility on the camera traps footages, the secondary criteria being often hardly visible. As elephants with intermediate phenotypes could also be seen in those areas, we included the possibility of intermediate phenotypes in the species assignment key. We also

noted when the variable was not visible (X). We then used this species assignment key to determine the phenotype of the individual. When possible, we determined the sex and the class of age (infant, juvenile, subadult, and adult).

To validate our hypothesis of the presence of the two species and hybrids in the Sebitoli area, we cross-referenced our results from the species assignment key with results from a method without a priori, the unsupervised K-means approach (Hartigan & Wong, 1979) performed using the "kmeans" function in R (Team, 2019). To partition a phenotypic variability in K clusters, this algorithm consists in minimizing the sum of the squares of the distances from a point to the average of the points of its cluster. As the K-means algorithm requires the number of groups to be defined, we made two analyses: one with 2 groups and the other with 3 groups to be able to detect a possible group of intermediate phenotypes. The two approaches were carried out on the dataset considering missing data, including 705 Sebitoli elephants. We then tested the sex and the age bias with a Pearson's chi-squared test.

Criteria	State	Description	References
C1 EAR: Ear length			Shoshani, 1993; Grubb et al., 2000; Fowler & Mikota, 2006
	EAR_S	Lower lobe of the ear ending below the line of the mandible (figure 2,a)	
	EAR_F	Lower lobe of the ear ending above or at the line of the mandible (figure 2,c)	
C2 SPACE: Distance between the tusks and the trunk			Debruyne, 2003
	SPACE_S	No space between the tusks and the trunk and the tusks being in front of the caudal face of the trunk (figure 2,a)	
	SPACE_I	Intermediate tusks-trunk distance : the frontal face of the tusks is against the caudal face of the trunk	
	SPACE_F	Space between the tusks and the trunk ¹ (figure 2,c)	
C3 TUSKPROFILE: Tusk orientation forward/intermediate/downward			Grubb et al., 2000; Fowler & Mikota, 2006; Todd, 2010
	TUSKPROFILE_S	Tusks pointing forward (figure 2,a)	
	TUSKPROFILE_I	Intermediate orientation of the tusks (figure 2,b)	
	TUSKPROFILE_F	Tusks pointing downward (figure 2,c)	
C4 TUSKFRONT: Tusks orientation outward/inward			Grubb et al., 2000; Todd, 2010
	TUSKFRONT_S	Tusks directing outward (figure 2,d)	
	TUSKFRONT_F	Tusks directing inward or parallel (figure 2,e)	
C5 FOREHEAD: Temporal fossae			Morrison-Scott, 1947; Grubb et al., 2000; Debruyne, 2003; Todd, 2010
	FOREHEAD_S	Narrow temporal fossae, small forehead (figure 2,d)	
	FOREHEAD_I	Intermediate temporal fossae, medium forehead	
	FOREHEAD_F	Wide temporal fossae, large forehead (figure 2,e)	
C6 BACK: Back curvature			Fallon, 1944; Grubb et al., 2000
	BACK_S	Concave back curvature (figure 2,a)	
	BACK_I	Intermediate back curvature (figure 2,b)	
	BACK_F	Straight back curvature (figure 2,c)	

¹ This space could come from the difference of the orientation of the premaxilla between forest and savannah elephants (Debruyne, 2003).

Table 1: Summary table of the six variables used to distinguish between savannah and forest elephants.

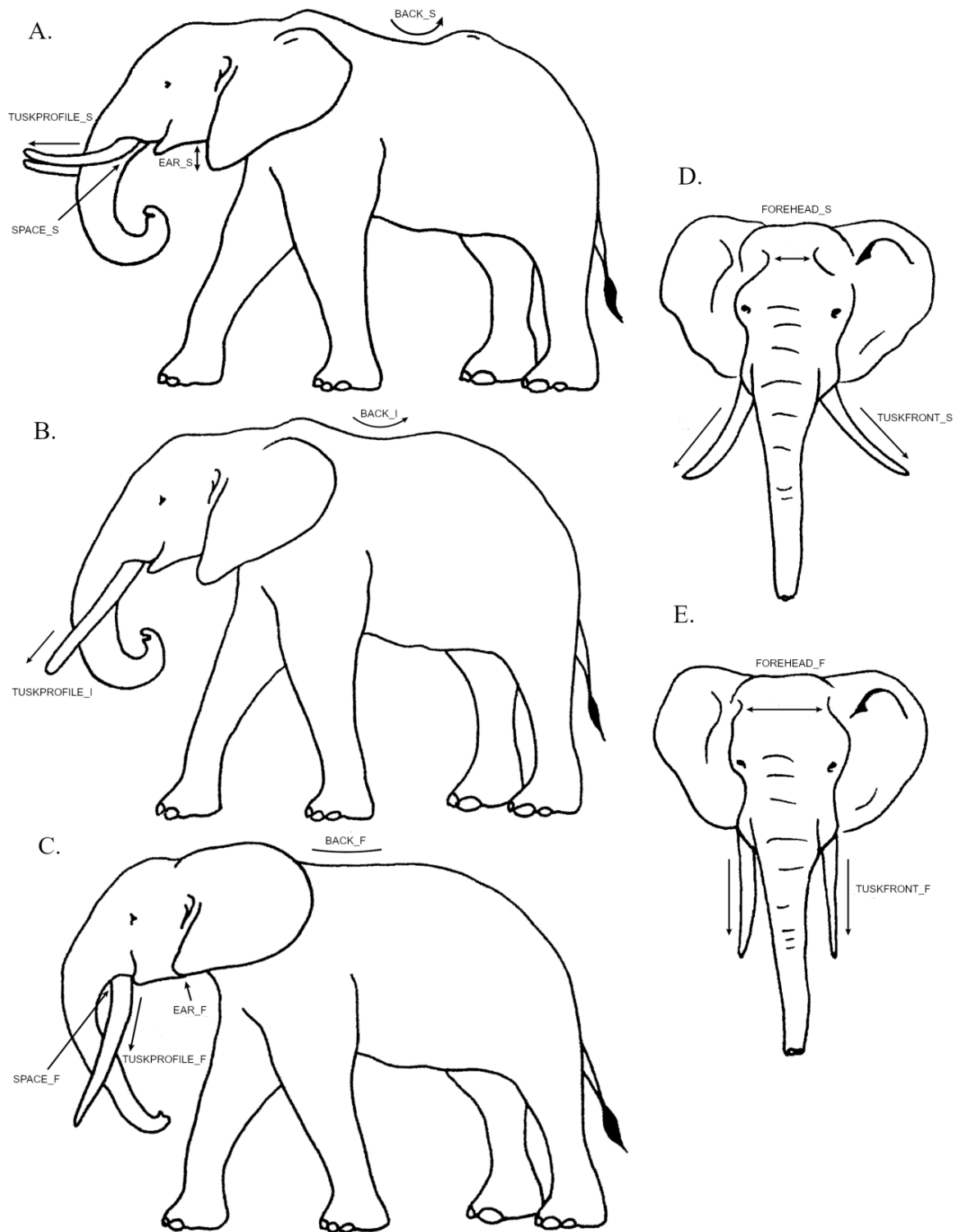


Figure 2: Illustrations of the classifications of morphological variables. EAR_S: Ear below the mandible; EAR_F: Ear above or at the mandible; SPACE_S: No space between the tusks and the trunk; SPACE_F: Space between the tusks and the trunk; TUSKPROFILE_S: Tusks pointing forward; TUSKPROFILE_I: Intermediate orientation of the tusks; TUSKPROFILE-F: Tusks pointing downward; TUSKFRONT_S: Tusks directing outward; TUSKFRONT_F: Tusks directing inward or parallel; FOREHEAD_S: Narrow temporal fossae; FOREHEAD_F: Wide temporal fossae; BACK_S: Concave back curvature; BACK_I: Intermediate back curvature; BACK_F: Straight back curvature. A, D: Typical phenotype of savannah elephant; C, E: Typical phenotype of forest elephant..

4. Results

4. 1. Verification of the morphological criteria

The combination of the six variables allows for a very good description of the species, with 100% being well-assigned (K-neighbor=1) when using observations without missing data, and 91.67% being well-assigned (K-neighbor=1) when missing data were replaced with the most frequent class of the variable.

4. 2. Study of the Sebitoli elephant population

4. 2. 1. Global phenotypical variability

MCA analysis of the six morphological variables revealed that the two most important principal components encompassed 54.17% of the total variance (Figure 3). Savannah elephants showed a lowest variability, forest elephants a medium variability, and elephants sampled in Sebitoli showed a high variability. Clustering occurred between the two species, with a marked gap along the first axis which is explained mostly by the variables SPACE, TUSKPROFILE and FOREHEAD (Supplementary Figure 2). The second axis is mostly explained by the variables SPACE and TUSKPROFILE. The Sebitoli population completely overlaps the forest elephants' variability and slightly overlaps the savannah elephants' variability. The Sebitoli population does not seem to be a cohesive group. Thus, we can see three groups: 1) Savannah elephants from the reference populations and part of the Sebitoli population, mostly explained by EAR_S, SPACE_S, TUSKPROFILE_S, TUSKFRONT_S, FOREHEAD_I, and BACK_I, 2) Forest elephants from the reference populations and part of the Sebitoli population, mostly explained by EAR_F, SPACE_F, TUSKPROFILE_F, TUSKFRONT_F, FOREHEAD_F and BACK_F. and 3) the rest of the Sebitoli population.

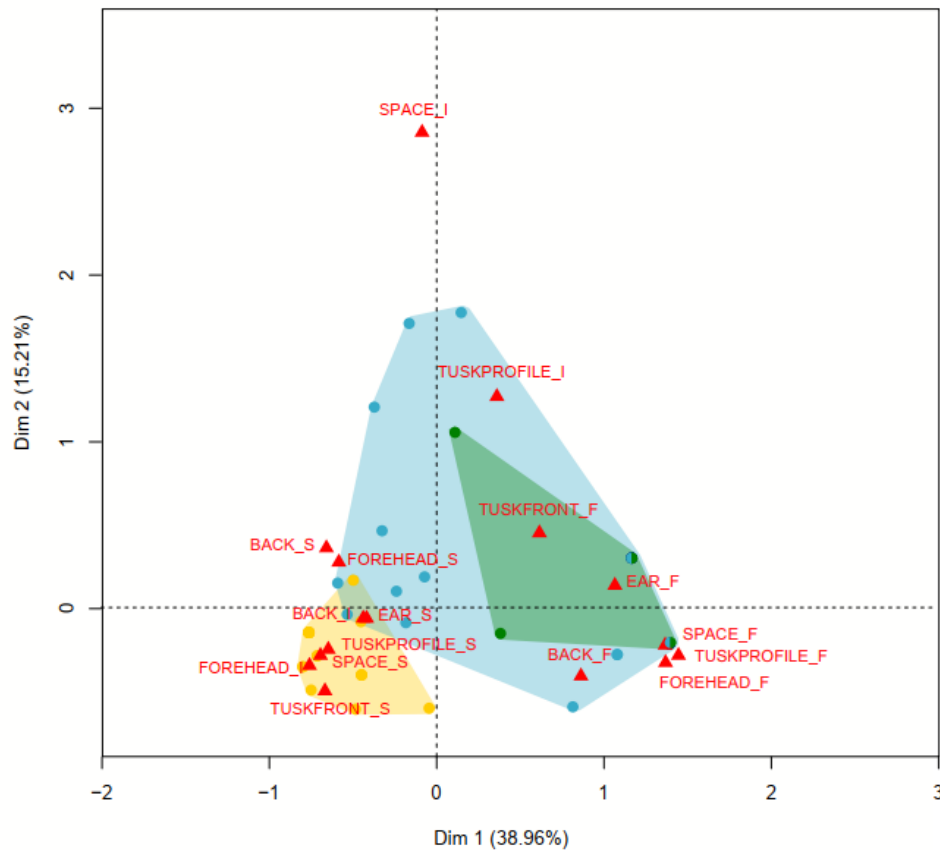


Figure 3: Scatter plot of the two first axes of the Multiple Correspondence Analysis performed on the six variables and the three populations: savannah elephants in orange, forest elephants in green and the Sebitoli elephant population in blue. Red triangles represent the state of the variable with EAR_S: Ear below the mandible; EAR_F: Ear above or at the mandible; SPACE_S: No space between the tusks and the trunk; SPACE_I: Intermediate tusks-trunk distance; SPACE_F: Space between the tusks and the trunk; TUSKPROFILE_S: Tusk pointing forward; TUSKPROFILE_I : Intermediate orientation of the tusk; TUSKPROFILE_F: Tusk pointing downward; TUSKFRONT_S : Tusk directing outward; TUSK_F: Tusk directing inward/parallel; FOREHEAD_S: Narrow temporal fossa; FOREHEAD_I : Intermediate temporal fossa; FOREHEAD_F: Wide temporal fossa; BACK_S: Concave back curvature; BACK_I: Intermediate back curvature; BACK_F: Straight back curvature.

4. 2. 2. Phenotypical variability in Sebitoli elephant population

The use of the species assignment key enabled the identification of three types of phenotypes: forest phenotype (12.1%), savannah phenotype (36.8%) and a group comprising intermediate phenotypes (51.1%).

To validate our species assignment key, we compared the results we obtained from this method with results from a non-a priori method as the Kmeans analysis (Supplementary table 2). All the specimens assigned with the assignment key to the forest species were found in group 3. In that group, no savannah elephants were included, but 50% of the intermediate phenotype

individuals were also included. Group 2 is composed of 78.5% of the individuals assigned to the savannah elephants' phenotype, 15.5% of the individuals assigned to the intermediate phenotype and no specimens with the forest elephant phenotype. Group 1 comprises 34.5% of the specimens assigned to the intermediate phenotype, and 21.5% of those assigned to the savannah phenotype. The three groups obtained from the Kmeans analysis partially match the three groups (forest, savannah and intermediate) obtained from the species assignment key analysis, with group 1: intermediate phenotype, group 2: savannah phenotype and group 3: forest phenotype.

We then investigated two biases that could explain the partial match between the two assignment methods. The age classification was significantly different from that expected between the three Kmeans groups (Supplementary Table 3) (Pearson's Chi-squared test with simulated p-value based on 10000 replicates, X-squared=41.392; df=NA; p-value=9.999e-05). However, sex doesn't seem to influence the division among the three Kmeans groups (Supplementary Table 4) (Pearson's Chi-squared test, X-squared=4.4407, df=4, p-value=0.3496).

5. Discussion

In this study, we have shown that the set of six morphological criteria we proposed, tested on individuals whose geographical origin is known, allows for a very good discrimination between forest and savannah elephant phenotypes. These criteria then enabled us to highlight, in the Sebitoli area, the presence of three groups of phenotypes: savannah phenotype, forest phenotype and a third group of phenotypes, different from the first two. This third group could correspond to the hybrids, whose presence had been evidenced previously in the South of the Kibale National Park by Mondol et al. (2015).

However, the phenotype of hybrid individuals is unknown, and no genetic study, allowing the species or hybrid status to be confirmed, has been carried out on individuals whose phenotypes are known. Since hybrids are fertile (Mondol et al., 2015), one can assume that there are several hybrids phenotypes, depending on the level of hybridization. Moreover, the dominance pattern of the criterion states is unknown, which increases the uncertainty about the correlation between morphological and genetic hybrids.

The assignment key is weighted differently between main and secondary criteria. We also assumed that intermediate states were less informative than forest or savannah states, leading

to a lower weight of intermediate state in the species assignment key. This assumption was made based on the fact that intermediate state could be found both in forest and savannah phenotypes, and was not restricted to hybrids.

When we compared the results obtained from our species assignment key with those from a non-a priori method, we only obtained a partial match. Although the choice of morphological criteria effectively discriminates between the two elephant species, it is possible that this distinction is blurred by a continuous gradient of phenotypes ranging from the savannah phenotype to the forest phenotype via intermediate phenotypes corresponding to hybrid individuals. Indeed, we do not find in the same group both individuals with the forest phenotype and individuals with the savannah phenotype. However, in all three groups there are individuals with the intermediate phenotype.

However, it is also possible that the species assignment is biased by the age of individuals. Indeed, forest elephant is a paedomorphic form of the savannah elephant (Debruyne, 2003), which means that young savannah elephants would have the same morphological characteristics as forest elephants. Very old forest elephants could also have characteristics close to savannah elephants (ear length, back curvature...; Bedetti et al., 2020). Moreover, criteria involving observation of tusks, which are absent in calves and very short in juveniles (Laws, 1966; Sikes, 1966), and temporal fossae that are not yet developed in young individuals (Van der Merwe et al., 1995), make assignment of young individuals difficult.

Sex does not represent a bias here, and this could be due to the choice of criteria presented in the study. Indeed, females would have shorter and thinner tusks than males (Elder, 1970), but the length and circumference of the tusks were not considered in this study.

To be able to carry out effective conservation actions, it is necessary to have precise information on the biology, behavior or reproduction of each species, which requires being able to distinguish to which species the individuals studied belong in areas where forest and savannah elephants' home range overlaps. Genetic determination of the elephant species is precise, but costly and results are delayed. The species assignment key presented in this study is a simple tool for distinguishing forest elephants from savannah elephants in areas where both species can be found in the same environment. However, this assignment key is not accurate enough when hybrids are also present. Studies on the morphology of hybrids are therefore necessary to make it more precise and thus to accurately distinguish between the two species and hybrids in hybridization areas.

Acknowledgements

We would like to thank the Uganda Wildlife Authority and the Uganda National Council for Science and Technology for permission to conduct research in Kibale National Park, Uganda. We are thankful to Jean-Michel Krief, co-director of the Great Ape Conservation Project. We thank Camille Lacroux for the first reading of the camera-traps. We are very grateful to all field assistants of the Sebitoli Chimpanzee Project especially Daniela Zainabu Birungi, Robert Asimwe and Robert Nyakahuma for the collection and the first reading of the camera-traps. Financial support for Sebitoli Chimpanzee Project is granted by Projet pour la Conservation des Grands Singes, Fonds Français pour l'Environnement Mondial, Fondation Prince Albert II, Fondation Nicolas Hulot, the National Museum of Natural History and the Fondation Ensemble for financing the equipment (camera-traps). Julie Bonnald thanks the Museum, GACP and Kinome for the financial support of her PhD studies, and Nicolas Metro and Yohann Fare for their contribution to the supervision of her work. We are very grateful to Frédéric Baer, Jean-François Poudron, Muriel Caslant, Gian Marco Gesulfo, Camille Lacroux, Nelly Ménard, Sylvie Le Bomin, Shelly Masi, Malenoh Sewuh Ndimbe and Bethan Morgan for providing the elephant pictures. We deeply thank Marion Taylor Baer for her help in editing the English of this manuscript, and Régis Debruyne, Martin Fisher and anonymous reviewers for their insightful comments on the manuscript.

6. Supplementary data

Supplementary information 1:

In order to test our combination of criteria, we selected a set of photos representing 171 savannah elephants and 125 forest elephants of known geographical origin.

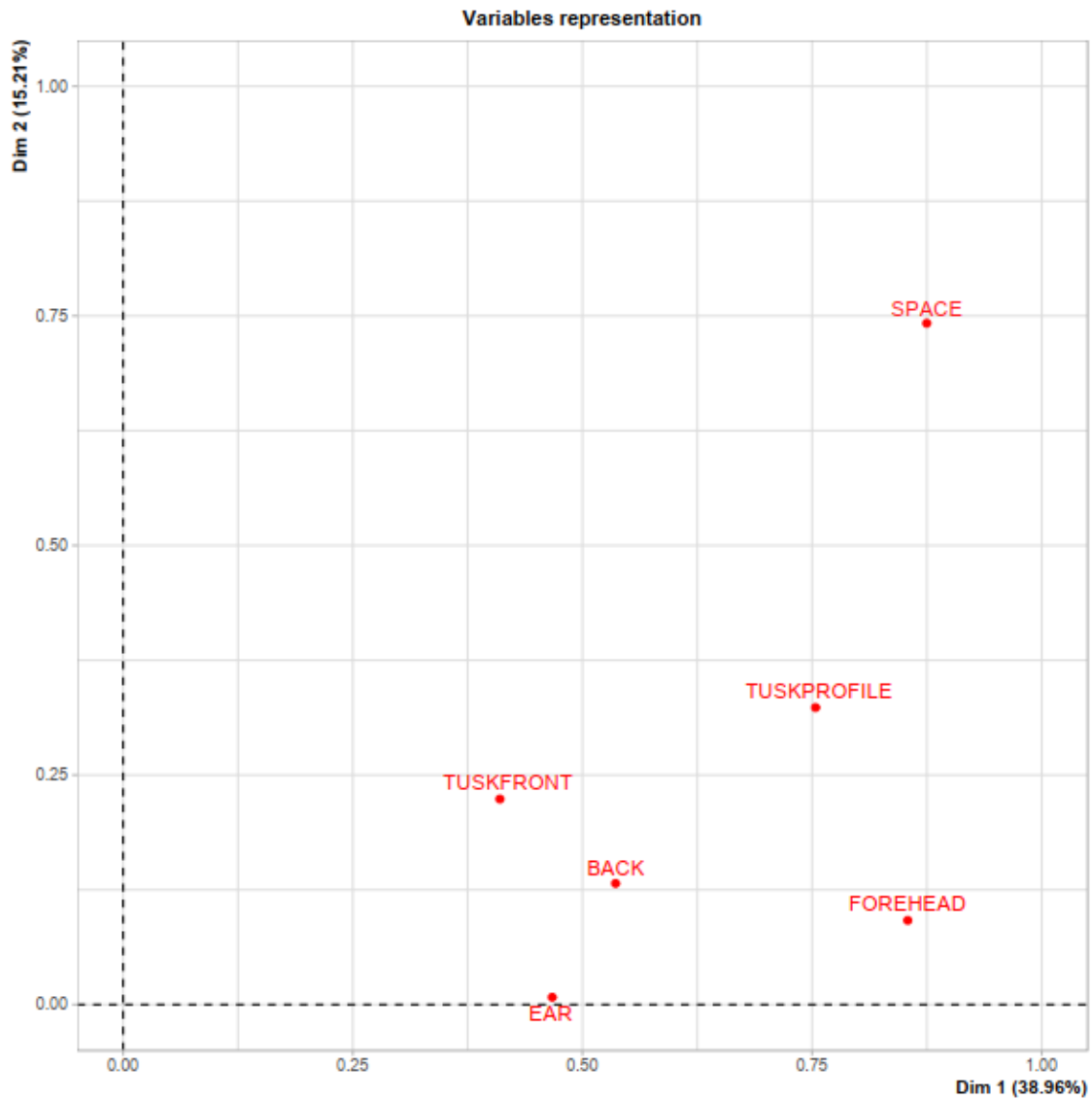
Photos were graciously provided by independent photographers, who carefully tried to select different individuals, and we used additional images from websites to complete the set of forest elephant photos:

Savannah elephants were photographed in South Africa (61 individuals, by Frédéric Baer, Jean-François Poudron, Muriel Caslant, Gian Marco Gesulfo and Camille Lacroux), in Botswana (22 individuals by Jean-François Poudron), in Kenya (26 individuals by Jean-François Poudron), in Tanzania (17 individuals by Jean-François Poudron), in Zimbabwe (21 individuals by Jean-François Poudron and Camille Lacroux), and in Namibia (24 individuals by Camille Lacroux).

Forest elephants were photographed in Republic of Congo (ROC) (11 individuals by Nelly Menard and Camille Lacroux and 8 individuals from WCS 96 elephant website), in Gabon (4 individuals by Sylvie Le Bomin), in CAR (9 individuals by Shelly Masi and 68 individuals from WCS and Andrea Turkalo website), in Cameroon (9 individuals by Malenoh Sewuh Ndimbe/ZSL Cameroon/Dja Faunal Reserve and 15 individuals by Bethan Morgan/Ebo) and in DRC (1 individual from African Wildlife Foundation website).



Supplementary Fig. 1: Photos illustrating states of criteria used in the species assignment key. Photos were taken (A) in Gabon by Le Bomin S, (B) and (C) in South Africa by Baer F, (D) in Congo by Ménard N, (E) in Sebitoli, Kibale National Park, Uganda by camera traps from the Sebitoli Chimpanzee Project, (F) in Kenya by Poudron JF, (G) in Congo by Lacroux C, (H) in Sebitoli, Kibale National Park, Uganda by camera traps from the Sebitoli Chimpanzee Project.



Supplementary Fig. 2: Correlation between variables and principal dimensions. EAR: Ear length; SPACE: distance between the tusks and the trunk; TUSKPROFILE: Tusk orientation (from profile); TUSKFRONT: Tusk orientation (from front); FOREHEAD: Temporal fossa; BACK: Back curvature

Supplementary Table 1 Species assignment key to determine elephant phenotype. The six criteria are divided into main criteria and secondary criteria, in which F indicate the forest state of the variable, S the savannah state, I the intermediate state, X the variable not seen and * whatever the state. The number indicates how many criteria of this state is needed to meet the conditions. For example: “main criteria (2F & 1I) and secondary criteria (*)” means that among the three main criteria, two are in the forest state and one in the intermediate state, and the secondary criteria can be in any state. This combination gives us the forest phenotype.

MAIN CRITERIA			SECONDARY CRITERIA			Phenotype
C1	C2	C3	C4	C5	C6	
4+X						Unknown
3F			*			Forest
2F & 1I			*			Forest
2F & 0S			0S			Forest
2F & 0S & 0I			1S			Forest
1F & 0S & 1I			1+F & 0S & 0I			Forest
3S			*			Savannah
2S & 1I			*			Savannah
2S & 0F			0F			Savannah
2S & 0F & 0I			1F			Savannah
1S & 0F & 1I			1+S & 0F & 0I			Savannah
2S & 1F			*			Intermediate
1S & 2I			*			Intermediate
2F & 1S			*			Intermediate
1F & 2I			*			Intermediate
3I			*			Intermediate
1F & 1S & 1I			*			Intermediate

Supplementary Table 2 Pivot table of the results of the Kmeans analysis and the results of the species assignment key. Kmeans analysis was made using the Sebitoli data set with non-available data replaced by the most frequent variable. Individuals that were not assigned by the species assignment key (n=110) have been removed.

Species assignment key	Kmeans analysis			
Phenotype	Group 1	Group 2	Group 3	Total
Forest	0	0	72	72
Intermediate	105	47	152	304
Savannah	47	172	0	219
<i>Total</i>	152	219	224	595

Supplementary Table 3: Pivot table age classification and Kmeans analysis results

Age classification	Kmeans analysis			
	Group 1	Group 2	Group 3	Total
Adult	104	182	191	477
Subadult	59	59	37	155
Juvenile	21	37	10	68
Infant	0	5	0	5
<i>Total</i>	184	283	238	705

Supplementary Table 4: Pivot table sex and Kmeans analysis results.

Sex	Kmeans analysis			
	Group 1	Group 2	Group 3	Total
Female	80	122	110	312
Male	63	105	93	261
NA	41	56	35	132
<i>Total</i>	184	283	238	705

Article 2 : Who are the elephants living in the hybridization zone? How genetics may guide conservation to better protect the critically endangered forest elephant

Cet article a été soumis à *Global Ecology and Conservation* (le 12 mai 2021).

Authors

Bonnald Julie ^{1,2*}, Utge Jose ¹, Kuhner Mary K ³, Wasser Samuel K ³, Asalu Edward ⁴, Okimat John Paul ², Krief Sabrina ^{1,2}

1 Eco-Anthropologie (EA), Muséum national d'Histoire naturelle, Université Paris Diderot, CNRS ; 17 place du Trocadéro, 75016 Paris, France

2 Sebitoli Chimpanzee Project, Sebitoli research station, Kibale National Park, Fort Portal, Uganda

3 Center for Conservation Biology, University of Washington, Seattle, Washington, USA

4 Uganda Wildlife Authority, Kampala, Uganda

Abstract

After a long-standing debate, African elephants, listed as Vulnerable on the IUCN Red list of Threatened Species, are now considered by the IUCN as two distinct species: savannah elephants (*Loxodonta africana*) and forest elephants (*Loxodonta cyclotis*), the latter being severely threatened by forest loss, fragmentation and degradation due to agriculture expansion, as well as by the illegal ivory trade. Although the two species have different habitat preferences, their range overlaps in some ecotones; despite an ancient separation between these two species, hybrids have been reported in five locations. The only hybrid hotspot is located on the DRC-Uganda border and still remains understudied. Using 15 microsatellites, we investigated this hybridization zone by determining the species and hybrid status of 177 fecal samples collected in the area of Sebitoli, at the extreme North of Kibale National Park. Surprisingly for a forest area, no pure forest elephants were detected. Out of the 91 individuals sampled, a very large proportion (81.3%) were hybrid individuals mainly from a second generation or more. Only 18.7% of pure savannah elephants were detected, all originating from the DRC-Uganda border. Further analyses are necessary to assess the age of this hybridization zone. Our results emphasize that hybrids and savannah elephants can successfully range in forested area. They also show that forest elephants are rare even in their native habitat. In the current context of high threat faced by African elephant species, it is crucial to strengthen conservation efforts for these species before it is too late.

Keywords

Elephant hybridization, Forest elephant, Genetic population structure, *Loxodonta*, Savannah elephant, Sebitoli

1. Introduction

After a long-standing debate between researchers considering African elephants as two distinct species (Groves & Grubb, 2000; Grubb et al., 2000; Roca et al., 2001; Comstock et al., 2002; Eggert et al., 2002; Roca, Georgiadis, & O'Brien, 2005; Roca et al., 2007; Rohland et al., 2010; Mondol et al., 2015), and those considering them as two subspecies belonging to a single species (Debruyne, 2005; Johnson et al., 2007), the IUCN has shifted its position and now considers for the first time the African elephants as two distinct species: the African savannah elephant (*Loxodonta africana*) and the African forest elephant (*Loxodonta cyclotis*) (Hart et al., 2021; Gobush et al., 2021b). Previously, the African elephant was listed as “vulnerable” on the IUCN Red List of Threatened Species while now savannah elephants are “endangered” (Gobush et al., 2021a) and the forest elephants “critically endangered” (Gobush et al., 2021b). Approximately 415 000 African elephants remain in 37 countries and only 9% of them would be forest elephants (Thouless et al., 2016). The latest Elephant Status report 2016 is the first in 25 years that has reported a continental-wide decline in African elephant numbers.

Many phenotypic and behavioral differences between savannah elephants and forest elephants have been reported. Forest elephants are smaller, with small rounded ears, and long thin tusks directed toward the ground, while savannah elephants are larger, with large triangular ears, and their tusks are often thicker and curved forward (Grubb et al., 2000; Morgan & Lee, 2003). Forest elephants appear to be more frugivorous (Merz, 1981; Short, 1981; Short, 1983; White et al., 1993; Grubb et al., 2000; Turkalo & Fay, 2001; Morgan & Lee, 2007) than savannah elephants, which have a grass or browse diet (Napier Bax & Sheldrick, 1963; Field, 1971; Codron et al., 2011). Forest elephants are also found in small groups of one to four individuals with a core social structure thought to be that of a mother-calf pair (White et al., 1993; Grubb et al., 2000; Turkalo & Fay, 2001), unlike savannah elephants which live in large family groups of ten to 15 individuals and above (Buss, 1961; Douglas-Hamilton, 1973). The age at first birth among forest elephants is also nearly double that of savannah elephants (Turkalo et al., 2018). Even communication differs, with a significative difference in call structure between savannah and forest elephants (Pardo et al., 2019).

Despite the above differences, hybrid elephants have been reported in some forest-savannah ecotones including Garamba National Park (Roca et al., 2001; Comstock et al., 2002; Roca et al., 2005; Mondol et al., 2015, Kim & Wasser, 2019); the northern Central African Republic (CAR); along the Democratic Republic of Congo (DRC)-Uganda border; along the Pendjari-Arli complex on the Benin-Burkina Faso border, and the Gourma region in Mali (Mondol et

al., 2015; Kim & Wasser, 2019). To date, a small proportion of individuals have been confirmed to be hybrids: 171 samples out of 2122 have been identified as belonging to hybrid individuals, all located in only ten of the 411 input zones where samples have been collected (Kim & Wasser, 2019). The hybrids also appear to be fertile (Mondol et al., 2015), despite their ancient separation estimated between 2.6 and 5.6 million years ago (Barriel et al., 1999; Roca et al., 2001; Eggert et al., 2002; Rohland et al., 2010).

In this study, we aim to better determine the composition of the elephant population living in a forested hybridization area in terms of species. Our goal is to provide a better knowledge of the only hybrid hotspot, to support efficient conservation plans, and especially to protect accordingly the critically endangered forest elephants.

We conducted our survey in a forested area in Uganda, at the border between the Democratic Republic of Congo and Uganda, which was already identified as a hybridization zone by Mondol et al. (2015). In this hybridization area, the previous survey collected samples in both savannah and forest habitat and found a low proportion (6.8%) of forest elephants (data from Mondol et al., 2015 and additional unpublished data). This genetic study, focused on the forested Sebitoli area located at the extreme north of Kibale National Park (KNP) at about 60km as the crow flies from the savannah area of the Queen Elizabeth National Park, with no other forest connections but the South of the park, can shed light on the population dynamics at play in this particular hybridization zone.

It is believed that this zone of contact is quite recent and that population movements have been influenced by the poaching pressures that took place in the 20th century during the civil war under the mandate of Idi Amin (Stapenhurst & Sahr, 1999), as well as by intensive poaching in Uganda and the DRC (Eltringham & Malpas, 1980; Mondol et al., 2015; Wasser et al., 2015). The Kibale forest, which became a national park in 1993, could then serve as a refuge for threatened individuals (Struhsaker, 1997). As it is a forested area connected to savannah habitat, we expect to find both forest and savannah elephants, as well as F1, F2 and F2+ generations.

Using a panel of 15 microsatellites, we determined the species and the hybrid status of 177 fecal samples collected in the Sebitoli area at the extreme north of Kibale National Park, expanding the knowledge regarding this hybridization zone.

2. Material and methods

2. 1. Study site

This study was conducted in the Sebitoli area in the extreme north of Kibale National Park (KNP) (0°13' to 0°41'N and 30°19' to 30°22'E), southwestern Uganda (Krief et al., 2014). The park occupies 795 km² of mid-altitude moist forest, secondary forest, grassland, swamps and plantations of eucalyptus and pines (Chapman & Lambert, 2000). The Sebitoli forest, commercially logged in the 1970's, is now composed of 70% regenerating forests and only 14% old growth forest (Bortolamiol et al., 2014).

The north of KNP is separated by 15km of anthropized areas from Itwara forest, the nearest forest fragment, making Sebitoli area a dead end for forest wildlife (Fig. 1). Moreover, the border of KNP is highly populated (Hartter, 2010), and agricultural lands surround the forest: tea and eucalyptus plantation, as well as crops which attract wildlife, including elephants (Naughton-Treves, 1998). The only passage outside of KNP is to the South, where it connects with a savannah area, Queen Elizabeth National Park. This park is also connected on the West side with Virunga National Park in DRC, which is a forest area. Migration of elephants from Virunga National Park to Queen Elizabeth National Park has been observed on several occasions since the 1960s, much of which appears to be largely unidirectional from DRC into Uganda (Keigwin et al., 2016).

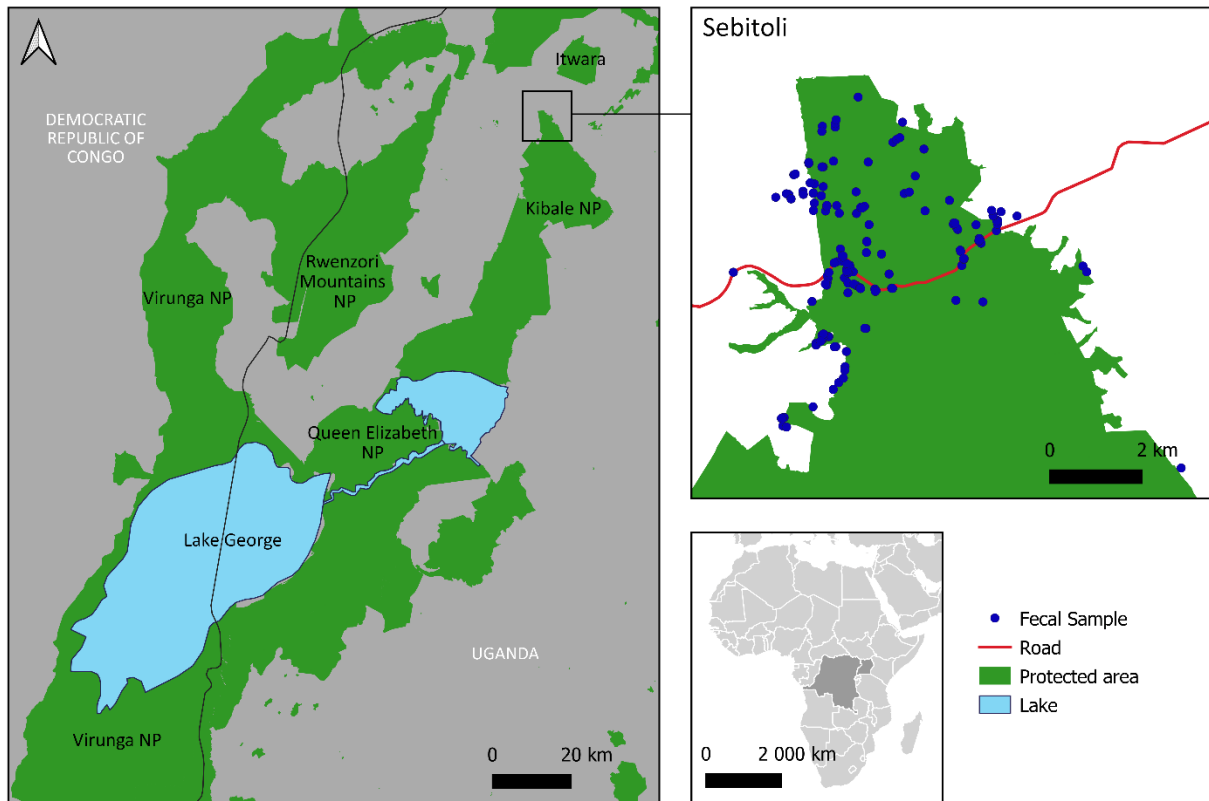


Figure 1: Map of the DRC-Uganda border and the Sebitoli area in Kibale National Park (Uganda), with location of the fecal collection.

2. 2. Samples

From November 2016 to January 2019, 187 fecal samples were collected inside the forest, and into cropfields at the border of the forest (Fig. 1). Given the difficulty of finding fresh feces, we collected all the fresh samples we found and then intensified the search in areas of the forest where no collection had been made. However, we avoided collecting feces of the same size, at the same location, on the same day, to limit resampling the same individual. All fresh feces found outside of the forest was collected. A quantity of 10 to 15g of feces were placed in 70% ethanol for 24 to 48 hours. After pouring the supernatant, feces were stored in a gauze placed on silica gel beads. Samples were stored at ambient temperature.

For each sample, we recorded the date and hour of collection, and the location. Samples were transported to France in compliance with the Memorandum of Understanding MNHN/UWA/Makerere University SJ 445-12.

2. 3. DNA extraction, microsatellite locus amplification and genotyping

DNA extraction and amplification were performed at the “Plateau Paléogénomique et Génétique Moléculaire P2GM” (UMR 7206) from the French National Museum of Natural History (MNHN) at the Musée de l’Homme in Paris.

After removing the largest vegetation parts, between 150 and 200 mg of dried feces were extracted with the Power Fecal DNA Isolation Kit from MoBio.

DNA extracts were amplified at 15 microsatellite loci (FH19, FH39, FH40, FH48, FH60, FH67, FH71, FH94, FH102, FH103, FH126, FH127, FH129, FH153, Laf MS04) (Nyakaana & Arctander, 1998; Comstock et al., 2000; Comstock et al., 2002). We divided the set of microsatellites into 4 multiplex mixes (Mix1: FH67, FH94 and FH129; Mix2: FH60 and FH126; Mix3: FH39, FH102, and Laf MS04; Mix4: FH48 and FH103) and 5 simplexes (FH19, FH40, FH71, FH127 and FH153).

PCR amplification was carried out using the Type-it Microsatellite PCR Kit (Qiagen) in a 15.5 μ L reaction volume containing 8.0 μ L of 2x Type-it Microsatellite PCR Master Mix buffer, 4.27 μ L of 10x primer mix (1.5-2.5 μ M of each primer), 1.73 μ L of RNase-free water and 1.5 μ L of template DNA.

The amplification conditions started with an initial step of denaturation at 94°C for 5 min, followed by 35 cycles at 94°C for 30s, annealing at a specific temperature depending on the multiplex set (at 58°C or 60°C) for 90s, and 30s at 72°C and lastly a final extension at 72°C for 45 min. Negative controls were included in all PCR reactions to enable detection of cross contamination of the samples, and a known positive control was also amplified. Between 2 and 6 independent amplifications were performed on each sample.

Then three PCR simplexes were incorporated into the previous multiplex mix and two of them (FH71 and FH127) formed a fifth multiplex for the genotyping analysis. The 5'-end of the forward primer was fluorescently labeled (FAM, YakimaYellow, ATTO565, ATTO550). Amplification products were diluted with water, 2 μ L of the diluted amplification product was added to 0.12 μ L of 600 LIZ size standard (Applied Biosystems, Foster City, USA) and 9.88 μ L of formamide. Genotyping was performed on an ABI 3130 capillary sequencer (Applied Biosystems, Foster City, USA) at the “Service de Systématique Moléculaire” (UMS 2700) of the French National Museum of Natural History (MNHN).

Allele sizes were scored using the program Peakscanner v1.0 (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA).

To minimize error due to allelic dropout or spurious alleles, all heterozygotes were scored at least twice and homozygotes were scored at least three times (Wasser et al., 2004; Chiyo et al., 2011; Wasser et al., 2015).

One sample showed evidence of contamination. Nine samples did not amplify well or were run only once because of low quantity of DNA. They were excluded from further analysis, leaving a total of 177 samples genotyped.

In order to match the reference samples used by Wasser et al. (2015), 20 of the samples were also amplified and genotyped by the Center for Conservation Biology in the University of Washington, Seattle, USA on a capillary sequencer ABI 3730 (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). Then we determined the correction factor for each locus, as needed, to assure that the allele calls of the genotyping performed in the two laboratories corresponded to one another.

2. 4. Identification of the individuals

As the elephants were not seen during sample collection, several samples could have been collected from the same individual. We thus used CERVUS software (Marshall et al., 1998; Kalinowski et al., 2007) and RELPAIR software (Epstein et al., 2000) to create composite genotypes for paired samples determined to be from the same individual.

We calculated the probability of identity (PID), which is the probability that a pair of individuals will match at a specific number of loci, to determine the minimum number of loci required to reliably discriminate between genetic samples collected from different individuals. Previous studies have identified a PID threshold of 0.0001 as sufficient for discriminating between genotypes of different individuals (Waits et al., 2001; Creel et al., 2003). We sought to identify the number of loci that would provide a similar threshold for our studied population. We calculated the PID from allele frequency using the formula provided by Waits et al. (2001). We treated two genotype samples as coming from the same individual if 9 or more loci were identical. We also allowed for a mismatch at a maximum of 3 additional loci for pairs that were identical at all other loci that we typed to further minimize possible genotyping error.

With this method, we obtained 91 individuals from our 177 genotyped samples.

Molecular sexing was previously carried out on the same set of samples using a novel TaqMan-MGB qPCR technique described in Aznar-Cormano et al. (2021).

2. 5. Species and hybrid assignment analyses

The 91 elephant individuals of the present study were combined with the 2548 elephants previously genotyped and recorded in the reference set gathered by the Center for Conservation Biology (Wasser et al., 2015), to run EBhybrids software (Mondol et al., 2015). Structure software (Pritchard et al., 2000) was previously used on the reference set to identify individuals with a $\geq 95\%$ probability of being either pure forest or pure savannah elephants for use as references in EBhybrids. We then obtained for each individual i) a probability of being a hybrid or a pure species and ii) probabilities of being each of five possible hybrid categories: 1) First generation (F1) which is the result of the reproduction of a pure savannah and a pure forest elephant, 2) Second generation (F2) which is the result of the reproduction of two F1, 3) backcrossed savannah which is the result of a reproduction of a F1 and a pure savannah elephant, 4) backcrossed forest which is the result of the reproduction of a F1 and a pure forest elephant, 5) and unassigned hybrids which are samples that fall outside the previous four categories. We used a cutoff of 50% hybrid probability that enables us to remain conservative and not include hybrids into either pure species category. For the probability of being one of the first four hybrid categories, we carried out the analyses in two phases: first using the 80% threshold, which gave us a high probability of the individual of being correctly categorized, and secondly the 50% threshold, which gave us a trend for the hybrid individual.

2. 6. Geographic origin assignment

We used SCAT2 version 2.2 software (Wasser et al., 2004) to assign a geographic origin to pure individuals. This software uses an isolation-by-distance model to create continuous allele frequencies for forest and savannah elephants across their respective ranges, which enables allele frequencies to be estimated for areas that lack reference samples based on allele frequencies from nearby populations. Applying the continuous assignment technique to these data enables SCAT to assign locations to areas with few or no reference samples. The savannah reference set includes 1709 elephants. SCAT2 was run 9 times for each pure sample using the appropriate set. We used custom species range files which exclude ocean, but include areas along the forest/savannah border in which either savannah or forest elephants might possibly be found. We then ran VORONOI version 1.1 software (Wasser et al., 2007) to improve inference of the sample origins, using the same custom map file used in SCAT2.

3. Results

Among the 91 individuals sampled in the Sebitoli area, 17 (18.7%) were assigned to the savannah species, none to the forest species, and 74 (81.3%) were hybrids.

Among hybrids, using the 80% threshold, we get one F1 (1.3%), eleven F2 (14.9%), 24 backcrossed savannahs (32.4%), and zero backcrossed forest. Thirty-eight hybrid individuals (51.4%) were unassigned hybrids (i.e. fell outside one of the first four categories).

We then lowered the threshold to 50% to all hybrids in order to know the trend of the 38 samples which were unassigned with the 80% threshold. We obtain one F1 (1.4%), 23 F2 (31.1%), 41 backcrossed savannahs (55.4%) and six backcrossed forest (8.1%). Three hybrid individuals (4.1%) remained unassigned although they have a probability of more than 99% of being hybrids.

Out of the 91 individuals, 26 were sampled at least twice, between several days and two years apart: 18 savannah elephants and 8 hybrids.

The savannah group is composed of 14 males and three females, and the hybrid group is composed of 48 males and 26 females. The detailed distribution of males and females in each category is provided in Table 1.

Analyses carried out with SCAT2 software showed that only 6 of the 17 savannah elephants could be localized with precision; these are thought to originate from the DRC-Uganda border (Fig. 2A). For the others, the region of possible origin is very large (Fig. 2B). However, when this set of individuals is considered as a group in the VORONOI analyses, all seem to originate from the DRC-Uganda border (Fig. 3).

	S	Hybrids								Unassigned	<i>Total</i>
		F1 80%	F1 50%	F2 80%	F2 50%	BXS 80%	BXS 50%	BXF 80%	BXF 50%		
Male	14	0	0	9	6	18	9	0	4	2	62
Female	3	1	0	2	6	6	8	0	2	1	29
<i>Total</i>	17	1	0	11	12	24	17	0	6	3	91

Table 1: Distribution of each sex in the different species/hybrid categories. S: Pure savannah elephants; F1: F1 hybrid; F2: F2 hybrids; BXS: Backcrossed savannah; BXF: Backcrossed forest.

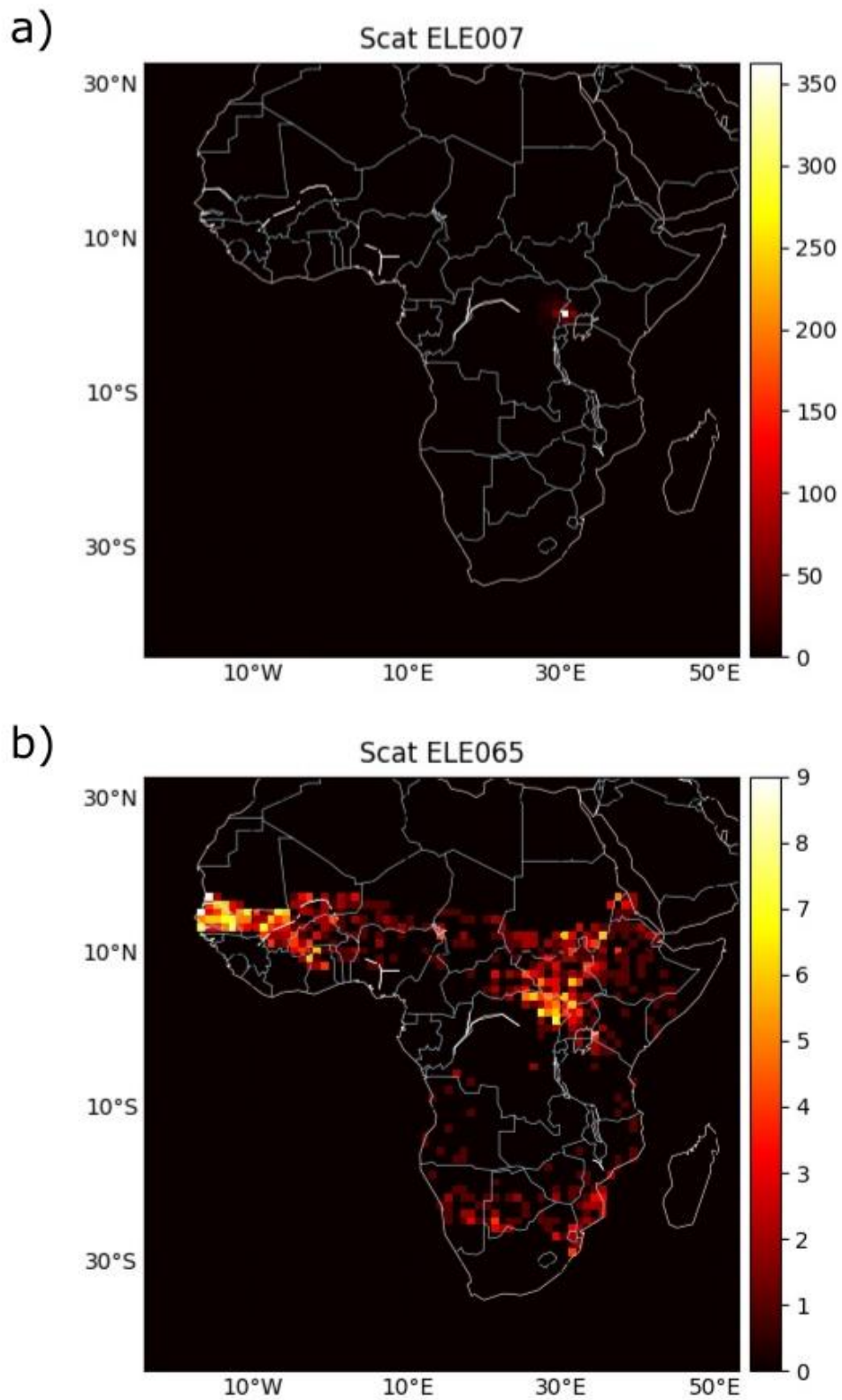


Figure 2: Two examples of geographical origin obtained using SCAT2 software. a) The individual ELE007 appears to originate from the DRC-Uganda border region. b) The individual

ELE065 have a very large possible region of origin, suggesting some degree of undetected hybridization.

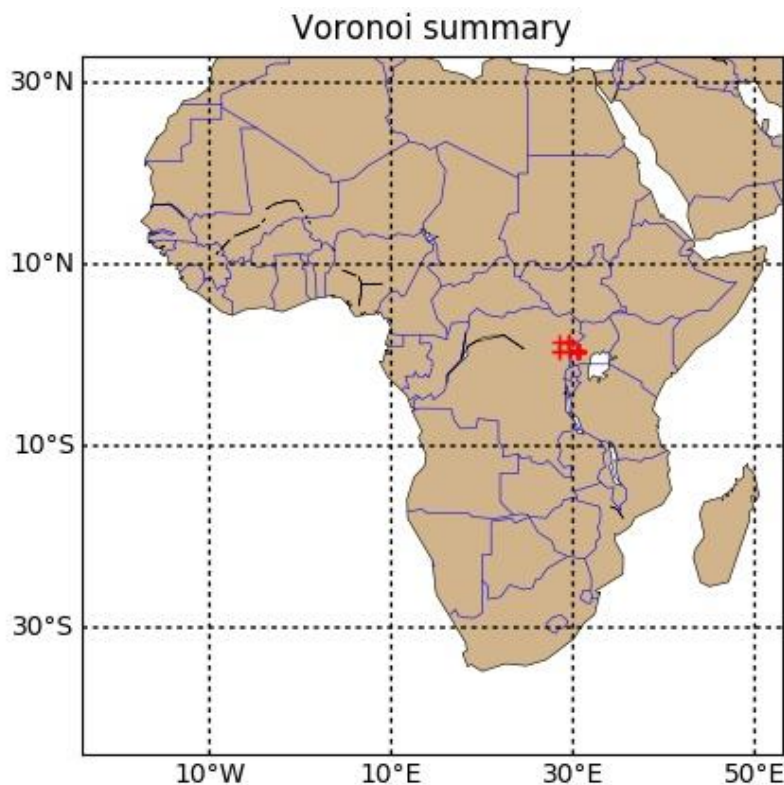


Figure 3: Geographical origin of the 17 savannah elephants sampled in the Sebitoli area. The Voronoi method recognizes them as a group, originating from the DRC-Uganda border.

4. Discussion

This study, based on 177 elephant fecal samples collected in the forested area in the north of KNP, shows that 81% of the 91 different individuals are hybrids, the remaining being savannah elephants likely coming from the Uganda-DRC border. No individuals of the critically endangered species of forest elephant was detected. Among the 74 hybrids, only one elephant was a first generation hybrid, the majority (55.6% being backcrossed savannah elephants. Our results indicate that hybrids are fertile with 94.6% of hybrids belonging to second generation or more.

Mondol et al. (2015) previously analyzed 209 samples, each presumed from individually unique elephant collected along the DRC-Uganda border in both savannah and forest ecosystem potentially including Sebitoli area. He reported at least 38 hybrids (18.2%), using a 95% hybrid threshold. We suspect they would have found a larger proportion of hybrids among those samples if they had used the 50% hybrid threshold like we did in this study. Contrary to what

would have been expected from a sampling in a forest ecosystem and to previous survey by Mondol et al. in 2015 in which seven (16.7%) of the 42 elephants sampled in Kibale forest were assigned to forest elephant, our survey did not evidence any forest elephant. Also, the low proportion of F1 (only one individual determined in the current survey) is similar to the results of Mondol et al. (2015) where no F1s were detected. The three individuals not assigned to a class of hybrids would likely be products of several generations of hybrid crosses.

The high proportion of males sampled could be due to the sampling method. Females would have been sampled less because only one fecal sample of the same size was collected even when there were several. Thus, only a small proportion of the adult females were probably sampled, compared to the more solitary males.

Despite the ancient separation between the two African elephant species (Barriel et al., 1999; Roca et al., 2001; Eggert et al., 2002; Rohland et al., 2010), our results confirm those of Mondol et al. (2015) on the ability of hybrids to reproduce. This result contrasts with that of Roca et al. (2007), who supported a lack of reproductive success among hybrid males, which would make them an evolutionary dead end. However, the Roca et al. (2007) study was based on a very small number of hybrids. Roca et al. (2007) suggested that competition between males for access to reproductive females might have caused this disparity (i.e., large savannah males could have much greater reproductive success than their smaller forest counterparts, with savannah elephant males sometimes reaching twice the size of forest elephant males). However, Mondol et al. (2015) used mtDNA and Y-STRs to show that paternity included both forest and savannah elephants among their samples. The samples collected by Roca et al. (2007) came from the Garamba region (DRC), a mainly open environment with vast savannahs interspersed with gallery forests (De Merode et al., 2000), while the north of KNP is a mountainous equatorial forest which was logged in the 20th century, leading to a bushy undercover. This closed environment, in addition to possibly favoring smaller phenotypes, could help to reduce this competition by at least visually isolating the individuals, and thus allow access to reproduction for smaller males such as forest or hybrid males.

There is little literature that specifies whether forest elephants were found in the region near the Uganda-DRC border prior to the immigration caused by poaching. Elephants observed in savannah areas such as Queen Elizabeth National Park or Murchison Falls National Park could be savannah elephants (Laws, 1966; Field & Laws, 1970). However, the species originally present in KNP is not known with certainty. Elephants present in other forest parks in western Uganda have been reported by locals, and tourism and conservation NGO actors as forest

elephants (Kaganda Julius and Maate Dezi in Rwenzori Mountains National Park, Okimat John Paul in Budongo Forest, personal communications). Yet, the morphological phenotype of hybrids has not yet been studied, and descriptions report a gradient of intermediate phenotypes observed in the hybridization zones (Groves & Grubb, 2000). It is possible that the forest elephants described by local informants are in fact populations containing hybrids as they are present in the DRC-Uganda border hybridization zone.

The 17 putative savannah elephants sampled in this study appear to originate, as a group, in proximity to the DRC-Uganda border. This geolocation, close to the collection site, could be due to the fact that reference samples were collected recently in this area, and would therefore prevent the real geographical origin of the pure savannah elephants from being obtained. However, without using grouping information, many of the putative savannah elephants have large uncertainties in their origins, suggesting that the savannah elephants sampled in this study still possess some degree of admixture.

Although our findings do not allow us to estimate the age of the hybridization zone, some clues should be reported. Despite numerous observations of migration between Virunga National Park in DRC and Queen Elizabeth National Park in Uganda (Plumptre et al., 2007; Keigwin et al., 2016), the vast majority of the hybrids were found on the Uganda side of the border: 55 hybrids were sampled on the Uganda side and nine on the DRC side (Mondol et al., 2015 and additional unpublished data). Yet, if this hybridization zone were ancient, we would also expect a large number of hybrids in the forest-woodland mosaic of North-East DRC, which does not appear to be the case. Moreover, the average age at first reproduction for savannah and forest elephants is respectively around 14 years old (Moss, 2001) and 23 years old (Turkalo et al., 2018). The presence of second generation or later hybrids, along with pure forest elephant, pure savannah elephant and F1 hybrids, is compatible with the hypothesis that the hybridization zone would be recent and would have happened due to poaching pressures between the 1950s and 1990s. However, it is very surprising that no forest elephants were sampled in this favorable ecosystem.

Further genetic analyses, using a large number of SNP markers distributed across the genome, would allow a better estimation of the age of this hybridization zone (Tonzo et al., 2020). These analyses could be combined with the study of ancient samples of known geographical origin, such as museum specimens or old ivory seizures, in order to determine the distribution and spread of the two species in this area before the migrations at the end of the 20th century.

Population census and monitoring in forested areas are challenging: whereas an overflight over savannah areas allows a direct population census, in most cases, one can only carry out an indirect census in the forest by counting fecal bolus (Barnes & Jensen, 1987). It is surprising to have sampled 91 different individuals, in just over two years in only 3% of the surface of the KNP, while the total population has been estimated at 487 elephants (Thouless et al., 2016). Given the difficulties involved in monitoring populations in forest environments, it is possible that the elephant population of KNP has been underestimated during the survey carried out by the Uganda Wildlife Authority in 2010. Conversely, estimating the size of a population using microsatellites, as done in our study, can lead to overestimation (Creel et al., 2003). However, the 15 microsatellites used in this study provide us with a PID well below the recommended threshold (Waits et al., 2001; Creel et al., 2003), which makes us confident that these 91 genotypes sampled in the Sebitoli area are indeed unique individuals. It is also possible that elephants move extensively within KNP, and that a large proportion of this population seasonally visit the Sebitoli area which has abundant water and food. These movements may be even wider and involve elephant populations from Queen Elizabeth National Park, which is inhabited by about 3,000 elephants (Thouless et al., 2016). These methodological difficulties hinder estimation of population size and thus influence the conservation status of the forest elephant. In addition, the dense forest makes it difficult to carry out conservation actions in the field, such as preventive patrols.

Forest elephants have suffered a decline of more than 80% of their population in less than two generations (Maisels et al., 2013). They are also scarcely present in hybridization zones, even in forested areas as shown by Kim and Wasser (2019) and in this study. The reduction in number of forest elephants can have a significant effect on the ecology of forest environments by reducing or modifying the seed dispersal pattern and forest regeneration (Poulsen et al., 2017). Indeed, forest elephants are highly frugivorous (Short, 1981; White et al., 1993; Turkalo & Fay, 2001) compared to the grazer-browser diet of savannah elephants (Codron et al., 2011). Moreover, even in a different environment, elephants may keep food preferences close to their original diet (Seydack et al., 2000). The role of “mega gardeners of the forest” (Campos-Arceiz & Blake, 2011) played by forest elephants, may not be as well ensured with their savannah counterparts, particularly with regard to seed dispersal. Ethological and ecological studies are needed to find out how savannah elephants and hybrids interact with forest environment.

With the IUCN’s recent decision to recognize two distinct species of African elephants, and the change in their conservation status, forest elephants, now considered critically endangered,

deserve a special attention. Our results show that their presence is very likely declining even in forested areas where they were before cohabiting with savannah elephants, supplanted by hybrids. Our results may provide useful information to wildlife authority to adapt their conservation plans to make sure all species and hybrids are benefitting from efficient measures to protect them from extinction in a near future.

5. Acknowledgements

We would like to thank the Uganda Wildlife Authority and the Uganda National Council for Science and Technology for authorising our research in Kibale National Park, Uganda. We are thankful to Jean-Michel Krief, co-director of the Great Ape Conservation Project. We are very grateful to all field assistants of the Sebitoli Chimpanzee Project namely Paul Tusabe, Emmanuel Balinda, Deogratius Kiomuhangi, Joseph Alinaitwe, Ibrahim Nyakana, Wilson Muzahura, Edward Kalyegira, Sulaiti Tusabe, Daniela Zainabu Birungi, Robert Asimwe, Robert Nyakahuma, Clovice Alikonyera, Charles Twesige and Philip Musinguzi. We also thank Sarah Bortolamiol and Antoine Edé, for their help with the sample collection. We thank the « Plateau de Paléogénomique et de Génétique Moléculaire » (P2GM platform) of the MNHN for granting us access to the facility and equipment. Financial support for Sebitoli Chimpanzee Project is granted by Projet pour la Conservation des Grands Singes, Fonds Français pour l'Environnement Mondial, Fondation Prince Albert II, Fondation Nicolas Hulot and the National Museum of Natural History. JB thanks the Museum, GACP and Kinome for the financial support of her PhD, and Nicolas Metro and Yohan Fare for their contribution to the supervision of her work. Thanks to Yves Hoareau and Ada Kaliszewska for providing initial training and allele calling for this study. MKK thanks Jon Yamato for programming assistance and the Maritz Family Foundation for financial support.

Conclusion du chapitre

Dans ce premier chapitre, nous avons mis en évidence la présence des deux espèces d'éléphant d'Afrique ainsi que d'hybrides fertiles dans le nord du parc national de Kibale, confirmant que la zone de Sebitoli fait bien partie de la zone d'hybridation principale localisée à la frontière de la RDC et de l'Ouganda (Kim & Wasser, 2019 ; Hart et al., 2021). Nous avons également montré que les éléphants de savane et les hybrides peuvent prospérer dans un milieu forestier dense, et que les éléphants de forêt y sont rares, même dans un environnement qui leur est favorable. Plusieurs phénotypes ont ainsi été mis en évidence, dont certains différents des phénotypes des éléphants de forêt et de savane. Cette hétérogénéité de phénotypes, associée à des différences de comportement, avaient été mentionnées par les agriculteurs lors de précédentes études réalisées dans la zone. Le nord du parc national de Kibale est le théâtre d'interactions négatives entre les humains et les éléphants. Nous avons donc cherché à investiguer ces différences de comportement lors des interactions entre les humains et les éléphants. Durant ce travail de thèse, afin de mieux comprendre quelles dynamiques se jouent entre ces deux protagonistes, nous avons réalisé une cinquantaine d'entretiens auprès de fermiers et villageois vivant dans des villages à la bordure de la forêt, et avons suivis 28 d'entre eux sur une période de deux ans, afin de collecter des informations précises sur les incursions des éléphants dans leurs champs. Nous nous sommes notamment demandé si les différences de comportement évoquées par les agriculteurs étaient liées à l'espèce d'éléphant impliquée. Cette étude du comportement des éléphants lors de ces incursions est l'objet du chapitre 2.

Chapitre 2

Des éléphants à l'interface forêt-agriculture en zone d'hybridation : des comportements particuliers ?

Introduction

Les deux espèces d'éléphants d'Afrique sont impliquées dans le conflit avec les humains. La principale cause de ces hostilités est la consommation et la destruction des cultures (Tchamba, 1995 ; Barnes, 1996 ; Naughton Treves, 1997). Ils sont également responsables de destructions des greniers à grains (Thouless, 1994), de dégâts sur les bâtiments ou infrastructures (Lamarque et al., 2009), de compétitions pour les pâturages et l'accès à l'eau (Hoare, 1999), et peuvent occasionner des blessures ou des décès sur le cheptel et parmi les populations humaines vivant à proximité (Kangwana, 1995 ; Eltringham, 1990).

Les deux espèces se distinguent cependant par de nombreuses caractéristiques biologiques, écologiques ou encore comportementales (Roth & Douglas-Hamilton, 1991 ; Grubb et al., 2000 ; Turkalo & Fay, 2001).

Les éléphants de forêt sont organisés en petits groupes d'un à quatre individus, le plus souvent composés d'une mère et de sa progéniture (White et al., 1993 ; Grubb et al., 2000 ; Turkalo & Fay, 2001), suggérant que les descendants mâles et femelles quittent le groupe familial. Les éléphants de savane forment des groupes familiaux plus larges, comportant de 10 à 15 individus en moyenne, constitués de femelles apparentées, accompagnées de leur progéniture immature (Douglas-Hamilton, 1973 ; Buss, 1961). Ces groupes d'éléphants de savane peuvent se rassembler pour former des clans atteignant parfois plusieurs centaines d'individus (Pfeffer, 1989). Les mâles quittent le groupe familial lorsqu'ils deviennent sexuellement matures (Moss & Poole, 1983 ; Eltringham, 1997), et peuvent former des petits groupes de mâles, rejoindre ponctuellement d'autres groupes familiaux ou rester solitaires (Moss & Poole, 1983). Les éléphants de forêt sont généralement plus solitaires que les éléphants de savane (Fishlock et al., 2008).

La reproduction est plus tardive chez les éléphants de forêt, dont l'âge moyen des femelles à la première naissance est de 23 ans (Turkalo et al., 2018), contre en moyenne 12 (Wittemyer et al., 2013) à 14 ans (Moss, 2001) chez les éléphants de savane.

Les éléphants de forêt sont également davantage frugivores (Merz, 1981 ; Short, 1981, 1983 ; White et al., 1993 ; Morgan & Lee, 2007, Grubb et al., 2000 ; Turkalo & Fay, 2001) que les éléphants de savane. Ces derniers consomment préférentiellement de la végétation herbacée, et se rabattent sur les feuillages et branchages lorsque l'herbe devient trop ligneuse et moins nutritive (Napier Bax & Sheldrick, 1963 ; Field, 1971).

La taille du domaine vital est fortement dépendante des conditions environnementales et de la quantité de ressources disponibles. Celui des éléphants de forêt peut s'étendre de 49 km² à Loango au Gabon, à plus de 11 000 km² à Ndoki au Congo (Blake et al., 2008). En Namibie, le domaine vital des éléphants de savane est compris entre 871 km² et 12 800 km², les mâles ayant les domaines vitaux les plus vastes (Leggett, 2006).

Les incursions dans les champs par les éléphants présentent des similitudes entre les espèces et les différents sites étudiés. Les événements ont lieu presque exclusivement la nuit (Barnes et al., 2006 ; Hillman-Smith et al., 1995 ; Sitati et al., 2003 ; Graham et al., 2010). Les incursions dans les cultures se produisent le plus souvent dans les zones proches des bordures des aires protégées, et ont tendance à diminuer quand on s'en éloigne (Naughton-Treves, 1998). Selon la disposition des champs par rapport à l'aire protégée, les éléphants peuvent utiliser des zones de refuge durant la journée. Ce sont des bosquets, souvent petits et localisés au milieu des zones habitées, pouvant être parfois très éloignés de l'aire protégée. Les éléphants quittent leur refuge à la nuit tombée pour entrer dans les champs consommer les cultures (Barnes et al., 2006 ; Hillman-Smith et al., 1995 ; Sitati et al., 2003 ; Graham et al., 2010). Au Kenya, au Zimbabwe et en Ouganda, les mâles sont les principaux acteurs lors des incursions dans les cultures (Chiyo et al., 2011a ; Hoare, 1999 ; Chiyo & Cochrane, 2005), bien que des groupes de femelles y participent également dans la région du Tsavo au Kenya (Smith & Kasiki, 2000). Des études ont aussi montré que certains individus, habitués, étaient fréquemment impliqués dans les incursions dans les champs (Chiyo & Cochrane, 2005, Chiyo et al., 2011c).

Des différences ont également été remarquées entre les sites, leurs raisons étant encore mal connues. De fortes variations spatio-temporelles, même à l'échelle locale, rendent difficile de prédire où les incursions vont avoir lieu. Certains suggèrent que ces fluctuations sont dues au caractère imprévisible des mâles, les principaux responsables des dégâts sur les cultures (Sitati et al., 2003). Au Gabon, la présence d'arbres fruitiers, de mesures de protection préventives et la topographie des champs seraient des facteurs prédictifs des incursions des éléphants (Ngama et al., 2019). Au Zimbabwe, les incursions dans les cultures se produisent en début de saison sèche, lorsque la qualité de l'herbe diminue, et qu'a lieu, alors, une transition vers une

alimentation composées de feuilles et branchages (Osborn, 2004). Dans le parc national de Kibale en Ouganda, les épisodes de consommation des cultures par les éléphants se sont avérés indépendants de la qualité des aliments sauvages, et fortement corrélés à la présence de cultures matures dans les champs (Naughton Treves, 1998). Les différences de saisonnalité de ces incursions entre les régions d'Afrique peuvent également s'expliquer par le fait que la maturité des cultures n'a pas lieu au même moment de l'année ni à la même saison selon la latitude. Dans les savanes d'Afrique australe, les cultures sont matures en fin de saison des pluies (Parker et al., 2007), alors qu'en forêt équatoriale, la maturité a lieu durant la saison sèche (Chiyo et al., 2005). La saisonnalité des incursions dans les champs suivrait donc la saisonnalité des cultures.

Nous nous sommes demandé si les différences de comportements observées chez les deux espèces étaient conservées lorsque ces dernières partageaient le même environnement forestier. Nous avons également cherché à savoir si les deux espèces présentaient des comportements différents lors des incursions dans les cultures.

Notre hypothèse générale est que les deux espèces n'utilisent pas l'habitat forestier et la zone de lisière de manière similaire. Sur la base des données bibliographiques, nous proposons de tester les sous-hypothèses suivantes :

1. La présence des éléphants en forêt serait saisonnière (1a), et l'utilisation spatiale de leur habitat serait hétérogène (1b).
2. Les fréquences d'incursions dans les cultures varieraient selon la saison (2a) et la localisation des champs (2b)
3. Les éléphants adapteraient leur comportement à la présence humaine dans les champs et au gardiennage diurne, en privilégiant une activité hors de la forêt plus importante la nuit.
4. Les mâles seraient plus impliqués que les femelles dans les incursions dans les cultures (4a). Nous nous attendons donc à ce que les groupes observés pendant les incursions soient petits comparativement à ceux observés en forêt (4b).
5. Des individus "habitués" seraient impliqués de manière récurrente dans les incursions dans les cultures.
6. Les éléphants de savane, en raison de leur habitude des milieux ouverts, seraient plus observés à l'extérieur de la forêt que les éléphants de forêt (6a). À l'inverse, ces derniers resteraient majoritairement à l'intérieur de la forêt, qui correspond à leur habitat naturel (6b).

7. Les deux espèces garderaient leurs comportements sociaux spécifiques. Les groupes comprenant une majorité d'éléphants de savane seraient de taille plus grande que ceux avec une majorité d'éléphants de forêt. Si de nombreux hybrides sont présents, nous nous attendons alors à observer une homogénéisation des comportements avec une structuration moins nette.
8. Les éléphants de forêt seraient plus agressifs que les éléphants de savane.

Les zones d'hybridations nous permettent de tester ces hypothèses car les deux espèces et les hybrides se trouvent regroupés dans un environnement présentant les mêmes caractéristiques écologiques, les mêmes cultures attractives, ainsi que les mêmes densités de population humaine. Ainsi, le site d'étude de Sebitoli, situé au nord du parc national de Kibale en Ouganda, zone d'hybridation abritant les deux espèces et des hybrides, et lieu où le conflit entre humains et éléphants est fréquent, nous permettra de confirmer ou d'infirmer ces hypothèses.

Grâce à une approche pluridisciplinaire mêlant éco-éthologie, génétique et ethno-éthologie, nous avons 1) caractérisé le comportement spatio-temporel des éléphants en forêt, ainsi que la taille et la composition des groupes, 2) étudié la temporalité des incursions dans les champs, déterminé le type d'éléphants impliqué lors des épisodes de consommation des cultures, et exploré la localisation de ces interactions.

Matériel et méthodes

Nous avons choisi une approche pluridisciplinaire, en associant l'ethno-éthologie, à l'aide d'entretiens et de questionnaires, la génétique, à partir d'échantillons fécaux et l'éco-éthologie, grâce aux observations issues de caméras à détection de présence.

1. Approche ethno-éthologique

L'ensemble des entretiens a été réalisé avec l'accord du chef de village (LC1), et en sa présence, pour les entretiens de groupe. Un formulaire de consentement éclairé (Annexe 2), stipulant que les entretiens seraient enregistrés, anonymisés, et que les données recueillies ne seraient utilisées que dans le cadre de la recherche, a été signé par l'ensemble des participants des entretiens de groupes. Ce formulaire de consentement était rédigé en anglais et en rutooro, la langue locale, et a été lu à haute voix en rutooro, avant de commencer les entretiens. Un consentement oral a été recueilli pour les entretiens individuels. Sur l'ensemble de ces

entretiens, seuls deux fermiers n'ont pas accepté d'être enregistrés, mais ont tout de même souhaité répondre à nos questions.

1. 1. Entretiens semi-directifs

Nous avons réalisé 51 entretiens semi-directifs, dont 9 entretiens de groupes et 42 entretiens individuels, avec les villageois et agriculteurs locaux. Ceux-ci portaient sur leur agriculture, les difficultés auxquelles ils étaient confrontés, et leurs interactions avec la faune sauvage, avec des questions portant plus spécifiquement sur les interactions avec les éléphants.

Notre étude a été réalisée dans 6 villages situés à la bordure de la forêt (Figure 12). Les villages de Mugusu, Nyakabingo et Kinyantale ont fait l'objet de deux entretiens de groupe, à un an d'intervalle, tandis qu'un seul entretien a été réalisé dans les trois autres villages. Entre 8 et 40 personnes ont participé à ces entretiens. Parmi eux tous étaient des agriculteurs ou cultivaient un champ pour leur consommation personnelle, certains étaient également ouvriers dans les plantations de thé appartenant à de grandes entreprises, impliqués dans le gouvernement local, membres de groupes villageois, ou exerçaient diverses autres professions.

Les entretiens individuels ont été réalisés auprès de fermiers, choisis en fonction de la localisation de leurs champs, mais nous avons également interrogé des personnes impliquées dans le gouvernement local (n=3) ou dans des groupes villageois dont l'objectif est d'aider les personnes atteintes par le conflit humains-éléphants (n=2). Au total, 42 témoignages ont ainsi été recueillis (huit femmes et 34 hommes ; Tableau 1).

Les entretiens ont été réalisés en rutooro, rukiga (deux langues parlées localement) ou en anglais, avec l'aide d'un assistant local assurant la traduction. La formulation et l'ordre des questions ont été travaillés au préalable, afin d'éviter d'orienter les réponses. Un seul adulte par foyer a été interrogé, et nous avons défini le foyer comme un groupe de personnes ayant des liens familiaux et partageant les ressources que sont les terres cultivées et le bétail (Parry and Campbell, 1992). Malgré nos efforts, nous n'avons pu interroger que huit femmes sur les 42 entretiens, car elles préféraient que nous nous adressions au chef de famille.

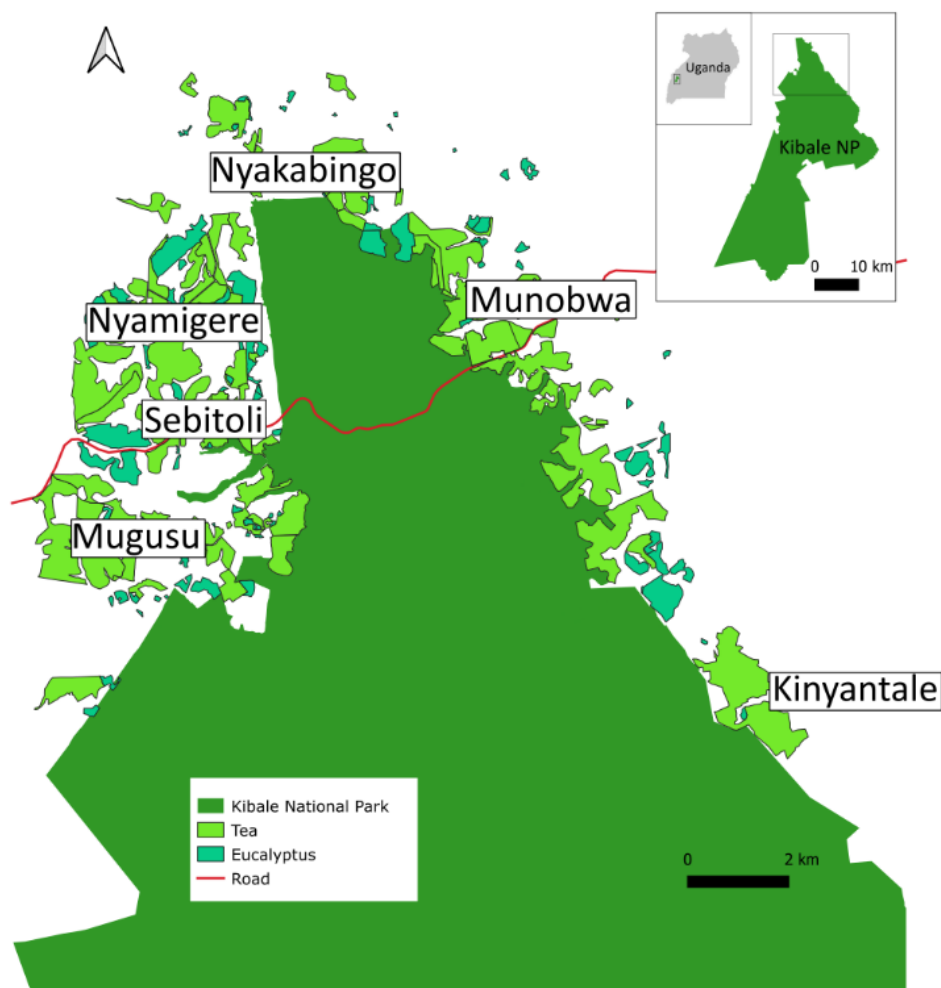


Figure 12 : Localisation du site d'étude, au nord du parc national de Kibale

	Sexe	Profession	Distance champ-forêt
MUGUSU			
Fermier 18	Homme	Ouvrier dans une plantation de thé, Agriculteur	Entre 500 et 1000 mètres
Fermier 19	Homme	Ouvrier dans une plantation de thé, Agriculteur	Entre 500 et 1000 mètres
Fermier 20	Femme	Ouvrière dans une plantation de thé, Agricultrice	Entre 100 et 200 mètres
Fermier 21	Homme	Manager dans une plantation de thé, Agriculteur	< 100 mètres
Fermier 22	Homme	Assistant de terrain SCP	> 1000 mètres
Fermier 26	Homme	Assistant de terrain SCP, éleveur de chèvres et de moutons	Entre 500 et 1000 mètres
Fermier 31	Femme	Présidente d'un groupe villageois sur le conflit humains-éléphants, Agricultrice	Entre 200 et 500 mètres
Fermier 33	Homme	LC1, entrepreneur, Agriculteur	Entre 500 et 1000 mètres
Fermier 41	Homme	Agriculteur	< 100 mètres

SEBITOLI			
Fermier 1	Homme	Etudiant	< 100 mètres
Fermier 2	Femme	Agricultrice	< 100 mètres
Fermier 3	Femme	Agricultrice	Entre 100 et 200 mètres
Fermier 4	Femme	Agricultrice	< 100 mètres
Fermier 5	Homme	Ouvrier agricole	< 100 mètres
Fermier 27	Homme	Chauffeur de boda, Agriculteur	Entre 100 et 200 mètres
Fermier 37	Homme	Agriculteur	< 100 mètres
Fermier 38	Homme	Ouvrier dans une plantation de thé, Agriculteur	< 100 mètres
NYAMIGERE			
Fermier 6	Homme	Ouvrier agricole	< 100 mètres
Fermier 7	Homme	Agriculteur	Entre 200 et 500 mètres
Fermier 8	Homme	Agriculteur	< 100 mètres
Fermier 23	Homme	Ouvrier agricole	Entre 100 et 200 mètres
Fermier 24	Homme	Agriculteur	< 100 mètres
Fermier 28	Homme	Assistant de terrain SCP	Entre 200 et 500 mètres
Fermier 32	Homme	Agriculteur	< 100 mètres
Fermier 34	Homme	Agriculteur	< 100 mètres
Fermier 35	Homme	Agriculteur	< 100 mètres
NYAKABINGO			
Fermier 9	Homme	LC1, agriculteur	< 100 mètres
Fermier 10	Homme	Agriculteur	< 100 mètres
Fermier 11	Femme	Agricultrice	Entre 200 et 500 mètres
Fermier 12	Femme	Agricultrice	Entre 500 et 1000 mètres
Fermier 42	Homme	Etudiant	< 100 mètres
MUNOBWA			
Fermier 25	Homme	LC1, Agriculteur	> 1000 mètres
Fermier 29	Homme	Ouvrier dans une plantation de thé	Entre 100 et 200 mètres
Fermier 30	Femme	Ouvrière dans une plantation de thé	Entre 100 et 200 mètres
KINYANTALE			
Fermier 13	Homme	Agriculteur	< 100 mètres
Fermier 14	Homme	Agriculteur	< 100 mètres
Fermier 15	Homme	Agriculteur	< 100 mètres
Fermier 16	Homme	Agriculteur, président d'un groupe villageois sur le conflit humains-éléphants	Entre 100 et 200 mètres
Fermier 17	Homme	Agriculteur	Entre 500 et 1000 mètres
Fermier 36	Homme	Agriculteur	> 1000 mètres
Fermier 39	Homme	Agriculteur, gardien des champs de l'école, ouvrier dans une plantation de thé	Entre 200 et 500 mètres
Fermier 40	Homme	Agriculteur, Charpentier	NA

Tableau 1 : Détails des personnes interrogées lors des entretiens individuels. SCP : Sebitoli Chimpanzee Project, LC1 : Local Council One qui correspond au chef du village, les ouvriers agricoles sont des agriculteurs cultivant des terres d'autres personnes contre rémunération.

1. 2. Suivi des agriculteurs

À la suite des entretiens individuels, nous avons proposé aux agriculteurs de faire partie d'une étude sur deux ans, portant spécifiquement sur les visites des éléphants dans leurs champs. Il s'est avéré que certains agriculteurs dont les champs étaient proches les uns des autres, protégeaient ensemble leurs champs contre la venue des éléphants. Nous les avons donc regroupés en un même point de collecte de données afin de ne pas avoir de doublon dans le recueil des visites des éléphants. Nous avons remis aux fermiers participants un calendrier ainsi qu'une montre, afin que ceux-ci puissent noter au fur et à mesure les informations sur les épisodes de visites des éléphants. Paul Tusabe, assistant de recherche du SCP, a ensuite collecté chaque semaine les informations sur les incursions des éléphants, auprès des 28 fermiers des 24 points de collecte, entre fin février 2018 et février 2020. Cette collecte a été réalisée sous ma supervision lors de mes deux missions de terrain, correspondant à un total de 6 mois sur place, puis sous celle de John Paul Okimat, le manager de la station de recherche et de Sabrina Krief, la directrice de la station. Les données recueillies m'étaient transmises régulièrement. Les fermiers de cette zone ont, lors d'études précédentes, mentionné la présence de deux types d'éléphants dans la forêt (Capelot, 2013). Afin d'homogénéiser la collecte d'information, nous leur avons transmis les critères morphologiques permettant de distinguer les éléphants de forêt des éléphants de savane, critères détaillés dans le premier chapitre. Une fiche récapitulative (Annexe 3) comprenant des photos leur a également été remise afin qu'ils puissent s'y référer au besoin.

Les informations sur les visites des éléphants ont été recueillies dans un questionnaire, d'abord sous format papier, puis à l'aide d'un smartphone sur l'application KoboCollect de KoboToolBox, développée par la Harvard Humanitarian Initiative et UN OCHA (www.kobotoolbox.org). Ont été collectés : la date, l'heure et la durée des visites, la localisation des éléphants pendant l'incident (dans le champ, à la bordure du champ, à la bordure de la forêt...), le nombre, le sexe, l'espèce et la classe d'âge des éléphants impliqués, les cultures endommagées et le type de dommages (consommées, piétinées ou déracinées). D'autres informations telles que le nombre de personnes impliquées pour repousser les éléphants, les mesures mises en œuvre, ainsi que le comportement des éléphants face à ces actions répulsives ont également été recueillies, mais n'ont pas été utilisées dans cette partie des analyses.

Les groupes d'éléphants ont ensuite été classés dans trois catégories selon les critères suivants :

- Groupe familial si le groupe d'éléphants comporte au moins une femelle, ou au moins un jeune individu (éléphanteau, juvénile ou subadulte)
- Groupe de mâles si le groupe comprend au moins un mâle et aucune femelle ni jeune individu.
- Groupe indéterminé si le sexe d'aucun individu n'a pu être déterminé.

Des informations sur les agriculteurs ont également été collectées, telles que la distance entre leur champ et la forêt, la présence ou l'absence de plantations de thé, de tranchées, de clôtures de ruches et de champs gardés entre le champ de la personne interviewée et la forêt. La distance a été codée en trois modalités : moins de 100 mètres, entre 100 et 500 mètres et plus de 500 mètres de la bordure de la forêt.

Entre février 2018 et février 2020, 472 événements ont été enregistrés. Nous avons découpé cette période en une année 1, qui comprend la période allant de février 2018 à janvier 2019, et une année 2 comprenant la période allant de février 2019 à février 2020.

Sur cette période de deux ans, certains agriculteurs ont déménagé, et d'autres ont été recrutés pendant la période d'étude. Afin de pouvoir comparer le nombre d'incidents auxquels les agriculteurs ont été confrontés, nous avons pondéré le nombre d'incidents enregistré par le nombre de jours pendant lequel l'agriculteur a participé à la collecte d'informations. De cette manière, nous avons obtenu une fréquence d'incidents pour chaque agriculteur. À l'échelle du village, nous avons additionné le nombre total d'incidents ayant eu lieu dans le village et l'avons pondéré par la somme du nombre de jours de participation pour chaque agriculteur. Nous avons ainsi obtenu une fréquence d'incidents pour chaque village.

Cette étude ethno-éthologique a mené à l'écriture d'un article actuellement encore en cours de rédaction, dont l'ébauche de texte est présentée à la fin de ce chapitre (Article 3), provisoirement intitulé « Crop feeding in a hybridization zone: how do forest and savannah elephants behave when they come out of the forest? » et coécrit par Julie Bonnard, Nicolas Métro, John Paul Okimat, Edward Asalu, Sabrina Krief.

2. Etude génétique

Les analyses génétiques ont été réalisées à partir de 187 échantillons fécaux, dont 124 ont été collectés à l'intérieur de la forêt, et 63 à l'extérieur, à une distance maximale de 850 mètres de la bordure. Nous avons ainsi pu avoir accès aux informations concernant l'espèce, le nombre d'individus différents, ainsi que leur sexe. La collecte des échantillons a été réalisée par des étudiants (doctorants ou stagiaires) lors de leurs missions (21.9% des échantillons), par les assistants de terrain ou Sabrina Krief (15.5%) et par moi-même (62.6%) (Annexe 1).

2. 1. Détermination génétique de l'espèce et identification des individus

Après avoir été extrait, l'ADN a été amplifié puis génotypé au niveau de 15 microsatellites autosomaux. Ces marqueurs permettent de déterminer de manière fiable l'espèce d'éléphant dont provient l'échantillon fécal, ou son statut hybride. Ils permettent également d'identifier précisément les échantillons appartenant au même individu et ainsi d'éliminer les doublons.

Le matériel et la méthode de ces analyses sont détaillés dans l'article 2 présenté à la fin du chapitre 1.

2. 2. Détermination génétique du sexe des éléphants échantillonnés

Des méthodes moléculaires permettant de déterminer le sexe ont été développées au cours des 20 dernières années, mais ont souvent montré des limites dans leur efficacité, notamment en termes de spécificité et de sensibilité. La difficulté première est la mauvaise qualité de l'ADN retrouvé dans les échantillons fécaux, dans l'ivoire ou les os. Avec la collaboration de Régis Debruyne (ingénieur de recherche au Muséum national d'Histoire naturelle, DGD-REVE, paléogénéticien, chargé de mission ADN dégradé au MNHN), et de Laetitia Aznar-Cormano (doctorante au Centre de Recherche en Paléontologie de Paris) nous avons développé une technique fiable, rapide et peu coûteuse, permettant de déterminer le sexe des éléphantidés à partir d'échantillons dégradés tels que les fèces ou les os. Cette technique repose sur l'amplification du gène codant une protéine impliquée dans la transcription, dite "du doigt de zinc". Ce gène est présent sous forme de deux allèles différents sur le chromosome X (ZFX) et sur le chromosome Y (ZFY), associée à une sonde TaqMan-MGB de 13 nucléotides.

Cette étude intitulée « Molecular sexing of degraded DNA from elephants and mammoths: a genotyping assay relevant both to conservation biology and to paleogenetics » a été publiée dans le journal *Scientific Reports* (IF = 4) le 31 mars 2021, et présenté à la fin de ce chapitre (Article 4).

3. Approche éco-éthologique

3. 1. Détermination de l'abondance des éléphants dans la forêt

Pour déterminer l'abondance des éléphants dans la forêt, nous avons étudié des vidéos prises par les caméras à détection de présence disposées en forêt. De 3 à 13 caméras étaient actives sur la période allant de janvier 2017 à juillet 2018. Les caméras ont été installées sur les lieux de passages de la faune tels que des sentiers forestiers créés pour le déplacement des équipes de recherche, ou les chemins créés par le passage répété des éléphants (Figure 14). Pour leur déplacement, les éléphants utilisent préférentiellement les chemins forestiers plutôt que les zones de forêt dense (Blake & Inkamba-Nkulu, 2004). La localisation des caméras permet donc d'optimiser les chances d'observer l'ensemble des individus de chaque groupe. Afin d'écartier le biais lié à la différence de puissance de détection en fonction du nombre de caméras actives, nous avons calculé un indice appelé CT-day. Il correspond au nombre de caméras actives pour un jour donné. Nous avons sommé les jours d'un même mois afin d'obtenir un CT-day mensuel. Nous avons ensuite compté le nombre d'éléphants observés sur les vidéos, et défini un événement comme la succession de vidéos espacées de moins de 5 min. Pour un événement, nous avons essayé de ne pas compter un même individu plusieurs fois en les identifiant par leur taille, leur sexe et des caractéristiques morphologiques individuelles. On a considéré comme appartenant au même groupe l'ensemble des individus observés lors d'un même événement. Enfin, l'abondance mensuelle des éléphants a été calculée en divisant le nombre d'éléphants observé par mois, par le CT-day mensuel.

Nous avons ensuite testé la corrélation entre l'abondance mensuelle des éléphants et les précipitations et températures collectées par la station météorologique de Kahangi, au nord du parc national de Kibale, grâce à un test de Spearman, réalisé avec le logiciel R.

3. 2. Détermination de la taille des groupes

La taille des groupes d'éléphants a été établie à partir des vidéos des caméras à détection de présence disposées en forêt durant la période de janvier 2017 à juillet 2018.

3. 3. Etude de la composition des groupes d'éléphants

3. 3. 1. Structure sociale

L'étude de la structure sociale des éléphants a été réalisée à partir des vidéos de caméras à détection de présence, sur la période allant de novembre 2017 à fin mars 2018.

Les groupes ont été répartis dans les différentes catégories selon les mêmes critères que précédemment :

- Groupe familial si le groupe d'éléphant comporte au moins une femelle, ou au moins un jeune individu (éléphanteau, juvénile ou subadulte)
- Groupe de mâles si le groupe comprend au moins un mâle et aucune femelle ni jeune individu.
- Groupe indéterminé si le sexe d'aucun individu n'a pu être déterminé.

3. 3. 2. Détermination de l'espèce

Le phénotype des individus observés sur les vidéos a été obtenu grâce à la clé de détermination de l'espèce présentée dans le premier chapitre. Bien que les phénotypes ne nous renseignent pas avec certitude sur l'espèce observée, pour faciliter la lecture nous utiliserons par la suite le terme d'hybride pour désigner les individus de phénotype intermédiaire.

Les différents tests statistiques utilisés (test de Kruskal Wallis et test de Wilcoxon) ont été réalisés avec le logiciel R.

Résultats et discussion

1. Répartition spatio-temporelle des éléphants

1. 1. La présence des éléphants en forêt n'est pas constante dans le temps (hypothèse 1a)

Sur la période de janvier 2017 à juillet 2018, 10 881 clips ont été analysés, dont 1 317 concernant des éléphants. Le nombre d'éléphants observés par mois allait de 22 à 420 individus, pour un CT-Day mensuel de 136 à 401. L'abondance mensuelle des éléphants est comprise entre 0,080 au mois de juillet 2017 et 1,927 au mois de juillet 2018, avec une abondance moyenne de 0,728 sur les 19 mois de l'étude. On peut observer une fluctuation très importante de cette abondance au cours de la période d'étude (Figure 13). Les périodes de forte abondance ne semblent pas être liées aux précipitations mensuelles (moyenne de 105,3 mm sur les 19 mois d'étude, [10,8 ; 221,0], l'abondance mensuelle des éléphants ne suit pas une distribution normale, donc utilisation du test non paramétrique de Spearman, $S = 1\,572$, $p\text{-value} = 0,1104$), ni aux températures mensuelles maximales (moyenne de 28,3°C sur les 19 mois d'étude, [26,3 ; 32,4], Test de Spearman, $S = 978,22$, $p\text{-value} = 0,5622$) collectées au nord du parc national de Kibale (A. Tulip, communication personnelle). Ces fluctuations avaient déjà été

observées par les assistants de terrain du Sebitoli Chimpanzee Project, qui rapportent des périodes « sans éléphant » et des périodes avec énormément d'éléphants, les empêchant même de suivre et d'étudier les chimpanzés dans de bonnes conditions. Ces variations peuvent être la conséquence de migrations saisonnières au sein de la forêt, ou entre le nord de Kibale et le parc national de Queen Elizabeth. La zone de Sebitoli bénéficie d'un climat plus frais et plus humide que le sud du parc de Kibale et le parc de Queen Elizabeth (Struhsaker, 1997). Les éléphants ayant des besoins importants en eau - de 150 à 200 litres par jour pour un adulte (Fowler & Mikota, 2006) -, il est donc possible que ceux-ci migrent vers le nord du parc lors des saisons sèches afin de profiter des rivières et des zones humides et marécageuses de la zone. Il serait par conséquent intéressant d'étudier une possible corrélation entre l'abondance des éléphants dans la zone de Sebitoli, et les températures et précipitations du sud du parc national de Kibale et du parc national de Queen Elizabeth.

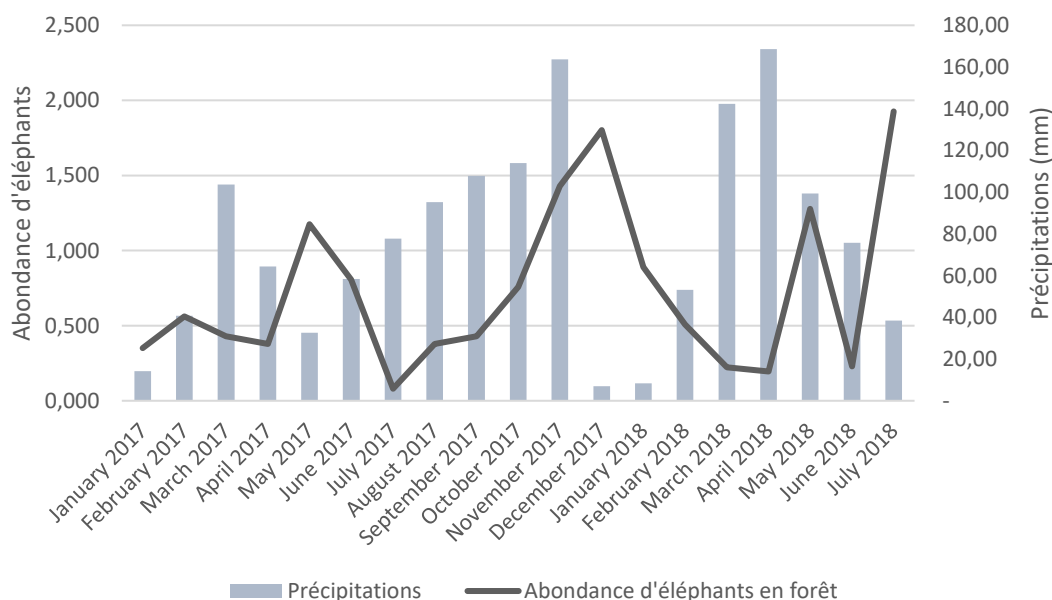


Figure 13 : Evolution de l'abondance des éléphants et des précipitations à l'intérieur de la forêt, sur une période allant de janvier 2017 à juillet 2018.

Nous pouvons également remarquer que l'abondance des éléphants dans la forêt atteint un minimum au mois de juillet 2017, qui correspond à une période où les champs sont prêts à être moissonnés. À l'inverse, un très grand nombre d'éléphants a été observé durant les mois de décembre 2017 et juillet 2018, périodes proches de la récolte. Aussi il semble que d'autres facteurs que l'attraction des cultures matures du nord de la forêt entrent en jeu dans les mouvements des populations d'éléphants entre le nord et le sud du parc national de Kibale. En effet, d'autres champs sont cultivés autour de cette forêt, et les éléphants consomment également les cultures plus au sud de notre zone d'étude (Naughton-Treves, 1997). Il serait

intéressant de conduire une étude sur une échelle géographique plus grande afin de déterminer de manière précise les migrations d'éléphants au sein du parc et celles entre le parc national de Kibale et le parc national de Queen Elizabeth.

1. 2. Les éléphants ne sont pas répartis de manière homogène à l'intérieur de la forêt (hypothèse 1b)

Le suivi des éléphants en forêt n'est pas réalisable en raison de la végétation dense qui empêche de les observer depuis une distance permettant de rester en sécurité. Nous avons donc utilisé les caméras à détection de présence pour tenter d'observer si des zones de la forêt étaient plus utilisées que d'autres par les éléphants. La répartition non homogène des caméras ne nous permet pas une analyse systématique de l'occupation du territoire, mais permet tout de même de mettre en évidence des zones très utilisées, et d'autres peu ou pas, durant la période de janvier 2017 à juillet 2018 (Figure 14). Les zones de forte affluence peuvent correspondre à des zones de passage préférentiel, ou des zones proches d'une source de nourriture ou d'eau, lors de la période étudiée. Ngama et al. (2019) ont montré que les éléphants évitaient les pentes de plus de 25%. Or la zone forestière de Sebitoli est très vallonnée, avec de nombreuses zones présentant au moins un tel dénivelé (Bortolamiol et al., 2012). Les éléphants pourraient alors emprunter des passages moins escarpés pour se déplacer à l'intérieur du parc. Dans cette forêt, nous avons observé une fructification asynchrone des arbres d'une même espèce. Durant cette période, une concentration élevée d'éléphants pourrait être observée autour des quelques arbres en fruits, et les zones moins attrayantes seraient délaissées. C'est par exemple le cas des *Ficus* sp. (*Ficus sur*, *F. saussureana*, *F. sansibarica*, *F. mucoso*...) dont les fruits sont très appréciés par les éléphants. On observe alors une grande concentration d'individus autour de ces arbres durant leur période de fructification. De tels comportements ont également été rapportés dans la vallée du Zambèze au Zimbabwe, où les éléphants investissent les forêts pendant la saison sèche à la recherche des fruits du Masawu (Parker et al., 2007). Il est toutefois étonnant d'observer un nombre important d'éléphants à l'est de la forêt, car de nombreuses plantations de thé sont localisées de ce côté-ci de la forêt, rendant cette lisière peu attractive.

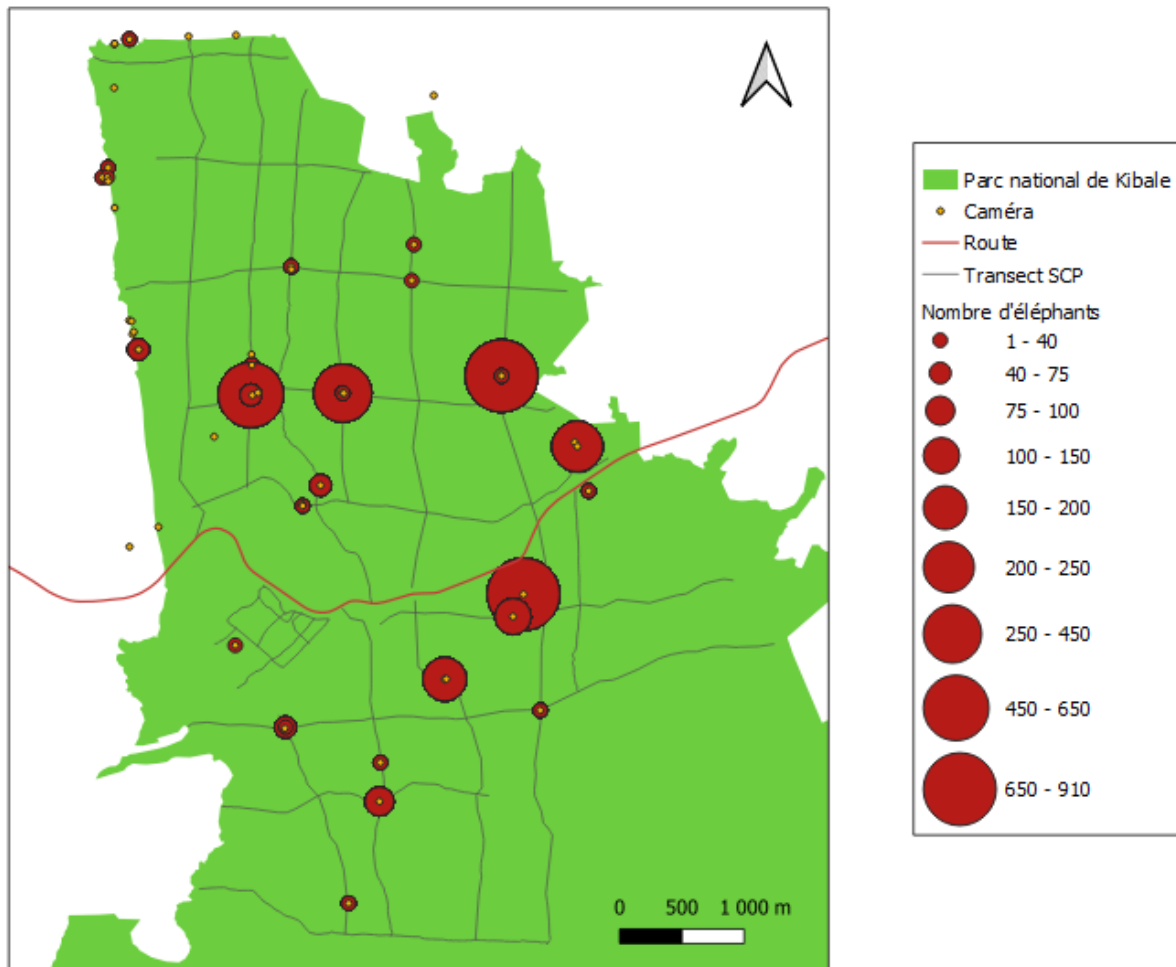


Figure 14 : Répartition spatiale des éléphants en forêt sur une période allant de janvier 2017 à juillet 2018.

Les assistants de terrain du SCP ont également noté en forêt des zones appréciées par les éléphants, notamment les bordures des rivières Mpanga et Munobwa, ou encore un grand marécage, situé au nord-ouest de la forêt, proche de la zone de Nyamigere où, selon eux, les éléphants aiment passer du temps. Certains fermiers cultivant proches de cette zone ont également rapporté cette information.

Une étude reposant sur un plus grand nombre de caméras à détection de présence, disposées de manière homogène sur l'ensemble du site d'étude, permettrait de mieux estimer l'abondance en éléphants en fonction de la zone de la forêt.

1. 3. Les cultures à la bordure déterminent la saisonnalité de la présence des éléphants en lisière, indépendamment de la nourriture sauvage (hypothèse 2a)

1. 3. 1. Saisonnalité des incursions d'éléphants

Les données « à dire d'acteurs » collectées sur le long terme grâce aux questionnaires nous ont permis de constater que les incursions des éléphants dans les cultures avaient lieu tout au long de l'année, bien que des fluctuations importantes soient observées en fonction des mois et des années. On note en effet un nombre d'incursions variant de 2 à 47 par mois, avec une moyenne mensuelle de 19,7 sur l'ensemble de la période d'étude. Un nombre plus important d'incidents a cependant été rapporté lors de la première année, avec 346 incidents enregistrés, contre 126 au cours de la seconde année. Ceci porte ainsi le nombre mensuel d'incidents à 28,8 sur l'année 1, et 10,5 sur l'année 2.

La courbe présente également une importante différence de profils entre les deux années. Celui de la première année est très accidenté, avec des mois comptabilisant très peu d'incidents et d'autres avec un très grand nombre d'incidents rapportés (Figure 15). La courbe de la deuxième année est au contraire plus lisse, avec moins de variations mensuelles.

Les pics observés lors de la première année semblent corrélés avec l'approche de la maturité des cultures, et le nombre d'incidents diminue fortement après les récoltes. Plus de la moitié des agriculteurs interrogés (23/42) a également mentionné que la présence des éléphants était saisonnière, et qu'elle correspondait aux saisons d'agriculture. Le manque de relief de la courbe de la deuxième année d'étude est ainsi probablement dû à l'étalement dans le temps des cultures de maïs en 2019, offrant des champs proches de la maturité tout au long de l'année à la lisière de la forêt (Krief, communication personnelle).

Il aurait été également intéressant de réaliser un suivi de la phénologie des principaux arbres fruitiers en forêt, afin de déterminer l'existence d'un lien entre la disponibilité en nourriture sauvage et la présence des éléphants dans les champs. Une période de forte abondance de fruit dans le nord du parc national de Kibale pourrait attirer les éléphants dans la zone de Sebitoli et ainsi les mettre en contact étroit avec les cultures. Une faible disponibilité en nourriture pourrait également pousser les éléphants à entrer dans les champs pour consommer les cultures.

Par ailleurs, des variations interannuelles du nombre d'événements de consommation des cultures ont souvent été rapportées (Tchamba, 1995). Les variations observées entre 2018 et

2019 pourraient être dues à une plus faible densité d'éléphants dans le nord de la forêt. Malheureusement, en raison de nombreux vols des caméras disposées en forêt, nous n'avons que très peu de données sur l'abondance des éléphants à l'intérieur du parc durant la période d'étude des incursions des éléphants. Nous n'avons donc pas pu tester la corrélation entre la présence des éléphants à l'intérieur de la forêt et la fréquence des incursions. Nous pensons que des migrations ont lieu entre le nord et le sud du parc national de Kibale, pouvant même aller jusqu'au parc national de Queen Elizabeth. Le sud de l'Ouganda bénéficie en effet d'un climat plus chaud et plus sec que la région nord du parc de Kibale. Les éléphants viendraient chercher dans cette région la fraîcheur et une grande disponibilité en eau (Struhsaker, 1997). Une année fraîche et humide dans le sud de l'Ouganda pourrait par conséquent avoir modifié les mouvements migratoires des éléphants.

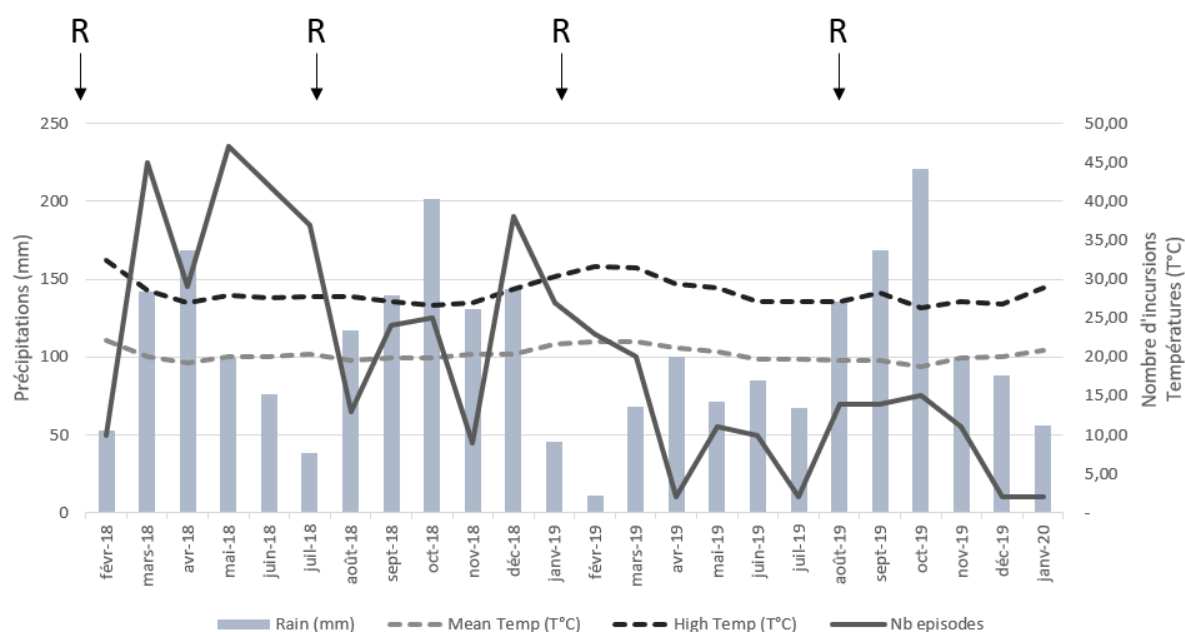


Figure 15: Nombre d'incursions d'éléphants par mois. R : Récoltes du maïs.

Deux hypothèses principales ont été avancées pour expliquer les variations saisonnières des incursions des éléphants, toutes deux conformes à la théorie de la « recherche optimale de nourriture » (« Optimal foraging theory » ; Stephens & Krebs, 1986). La première hypothèse attribue l'augmentation des incursions dans les cultures à une diminution de la qualité et de la valeur nutritive des aliments sauvages (Osborn, 2004). La seconde lie ces pics d'incursions à la disponibilité en cultures mures dans les champs. Contrairement aux zones de savanes, la variation de la qualité alimentaire herbacée est souvent faible dans les forêts tropicales (Chiyo

et al., 2005), et n'explique probablement pas à elle seule la forte variation du nombre d'incursions. De plus, le pic de disponibilité en nourriture sauvage en forêt tropicale se produit pendant la saison sèche (Naughton et al., 1999 ; Chiyo et al., 2005), c'est-à-dire en même temps que l'augmentation des incursions, et du pic de maturité des cultures. Naughton-Treves et al. (1998) et Chiyo et al. (2005) ont d'ailleurs montré précédemment sur leur zone d'étude, que dans le parc national de Kibale, l'attrait du maïs pour les éléphants était indépendant de la disponibilité en aliments sauvages. L'attrait des champs cultivés peut également être dû à la forte concentration en aliments appétents et de forte qualité nutritionnelle. Cependant, une autre étude menée dans ce même parc a montré que les concentrations de plusieurs minéraux, dont le sodium, étaient faibles dans le régime alimentaire sauvage des éléphants, par rapport aux besoins observés chez les éléphants en captivité ou d'autres populations (Rode et al., 2006). Les plantes cultivées sont connues pour être plus riches en macronutriments et en sels minéraux que les plantes sauvages du même taxon (Sukumar, 1990). La recherche d'une source alternative de minéraux pourrait donc être un facteur important dans le comportement alimentaire des éléphants. Ils pourraient également être plus incités à consommer les cultures à cause de leurs faibles taux en composés chimiques secondaires (tanins et lignines) qui influencent leurs préférences alimentaires (Seydack et al., 2000), ou à cause de la plus grande digestibilité des cultures en comparaison des aliments sauvages (Rode et al., 2006).

1. 3. 2. Type de cultures ciblé par les éléphants

Les incursions des éléphants semblent augmenter à l'approche de la maturité des cultures puis diminuer après les récoltes. Nous nous sommes par conséquent intéressés aux cultures qui attireraient les éléphants. D'après les données collectées grâce aux questionnaires, les éléphants ont endommagé 19 cultures différentes, au cours de 140 incursions qui ont occasionné des dégâts (Tableau 1 disponible dans l'article 3). Les plus touchées ont été le maïs (n=45), les haricots (n=36), la pomme de terre (n=35) et la banane (n=29), suivies du manioc (n=21), de la patate douce (n=10), de l'aubergine africaine (n=8), de la canne à sucre (n=7) et de l'igname (n=7). Nous pouvons remarquer que les cultures saisonnières et annuelles sont toutes deux touchées. Pour juger de l'attractivité des cultures, nous avons renseigné le type de dégât (consommation, piétinement, déracinement). En se concentrant sur les cultures consommées par les éléphants lors de ces incursions (les cultures ont été consommées lors de 95 incursions), arrivent alors en tête le maïs (n=29), les bananes (n=27) et le manioc (n=20). Les pommes de terre et les haricots qui avaient subi beaucoup de dégâts sont en fait les plus piétinés (respectivement n=25 et n=21). En effet, les champs de maïs sont très souvent associés en

polyculture à des pommes de terre et/ou des haricots, et ces derniers ont donc été piétinés alors que l'intérêt premier du champ pour les éléphants était le maïs. Presque la totalité des champs des agriculteurs interrogés étaient cultivés en polyculture. Le nombre de cultures différentes dans le champ serait une variable importante à prendre en compte. Plusieurs études ont montré que les fermes cultivant de quatre à six types de cultures différentes avaient une probabilité supérieure de subir les incursions des éléphants par rapport à des fermes cultivant deux ou trois types de cultures (Sam et al., 2005 ; Barnes et al., 2005). Les éléphants ayant un régime extrêmement varié (Sukumar, 2003), ils seraient plus attirés par des champs présentant une large diversité de cultures.

1. 4. Les fréquences d'incursions des éléphants dans les champs diffèrent entre les villages ainsi qu'au sein d'un même village (hypothèse 2b)

1. 4. 1. De fortes variations inter et intra-villages

Selon les questionnaires collectés auprès des fermiers, les villages seraient affectés de manière hétérogène par les visites des éléphants. Les fréquences d'incursions diffèrent significativement entre les villages ($X^2=274,87$; $p<2,2e-16$). Elles sont également significativement différentes entre deux villages voisins, même lorsque ceux-ci sont séparés d'un kilomètre (Tableau 2).

	Distance	χ^2 et p value
Mugusu – Sebitoli	2,5 km	$\chi^2 = 10,24$; $p=0,001377$
Sebitoli – Nyamigere	1,1 km	$\chi^2 = 134,6$; $p<2,2e-16$
Nyamigere – Nyakabingo	2,5 km	$\chi^2 = 66,547$; $p=3,416e-16$
Nyakabingo – Munobwa	3,7 km	$\chi^2 = 12,683$; $p=0,0003689$
Munobwa – Kinyantale	10 km	$\chi^2 = 43,361$; $p=4,551e-11$

Tableau 2 : Distance entre deux villages voisins et résultats du test de Chi-2.

Au sein d'un même village, les fermiers ne sont également pas affectés de la même manière par les incursions des éléphants (Tableau 3).

Village	Nombre de fermiers suivis	Fréquence minimale et maximale	χ^2 et p value
Mugusu	4	[0 ; 0,083]	$\chi^2 = 95,676$; $p < 2,2e-16$
Sebitoli	5	[0,001 ; 0,041]	$\chi^2 = 41,24$; $p = 2,397e-8$
Nyamigere	8	[0 ; 0,341]	$\chi^2 = 312,88$; $p < 2,2e-16$
Nyakabingo	2	[0 ; 0,041]	$\chi^2 = 27,167$; $p = 1,867e-7$
Munobwa	1	[0,010]	-
Kinyantale	4	[0 ; 0,086]	$\chi^2 = 55,253$; $p = 1e-7$

Tableau 3 : Variations de fréquences d’incursions entre les fermiers d’un même village.

Plusieurs études ont souligné de fortes variations spatiales des incursions des éléphants dans les cultures (Sitati et al., 2003 ; Naughton-Treves et al., 1998). Il est en effet surprenant d’observer des différences aussi importantes de fréquence d’incursions dans les cultures entre des villages situés dans la même zone, et d’autant plus entre des villages distants de seulement 1 km.

1. 4. 2. Identification des déterminants spatiaux

De telles variations entre les villages ont également été observées dans le Parc National de Kibale par Naughton-Treves et al. (1998), qui ont conclu que la disponibilité des cultures n’expliquait pas entièrement ces variations.

Afin de comprendre les paramètres expliquant ces variations de fréquence d’incursions entre les agriculteurs nous avons réalisé une Analyse des Correspondances Multiples ACM (Abdi & Williams, 2010). Nous avons étudié la variabilité entre les agriculteurs selon les variables suivantes : la fréquence d’incursion, le village, la distance entre le champ et la forêt, la présence ou l’absence de thé, d’une tranchée, d’une clôture de ruche et d’un autre champ gardé entre le champ du fermier interrogé et la forêt. Les résultats de l’ACM nous indiquent que les deux premiers axes expliquent à eux seuls 51% des variations observées au sein des agriculteurs (Figure 16).

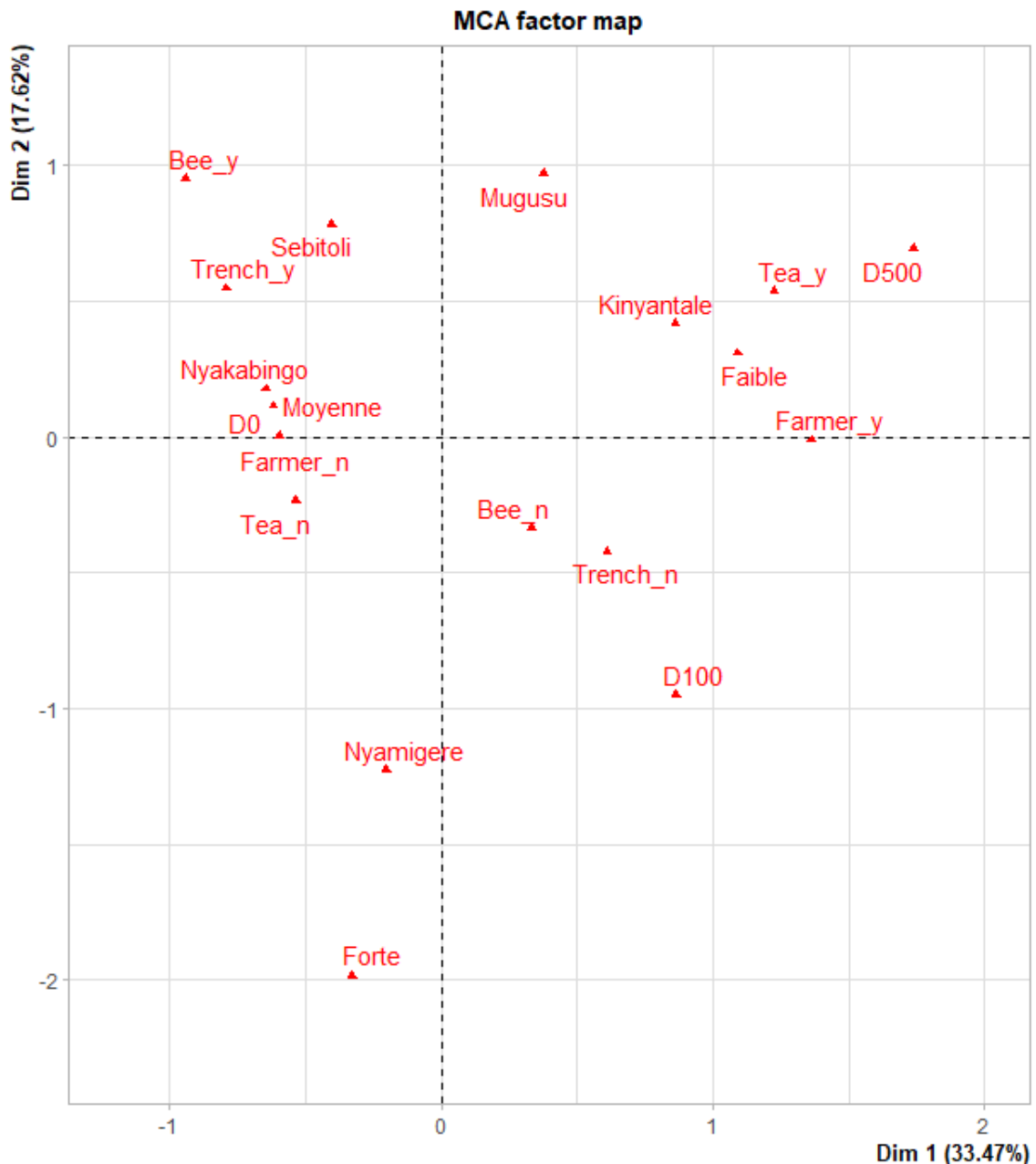


Figure 16 : Représentation des modalités des variables sur les deux premiers axes de l'ACM

Les fréquences d'incursions faibles sont associées à une distance de plus de 500 mètres entre le champ et la forêt tandis que les fréquences moyennes et fortes sont associées à une distance inférieure à 100 mètres de la bordure. Le lien entre la fréquence des incursions et la distance à la forêt ou aux refuges des éléphants a été rapporté dans plusieurs études, bien que les distances semblent dépendre du milieu et de la répartition des champs et des refuges (Dudley et al., 1992 ; Barnes et al., 2005 ; Naughton Treves, 1998 ; Graham et al., 2010 ; Gunn et al., 2014). En plus de la distance à la bordure de la forêt, il faudrait également prendre en compte la présence de

zones humides telles que des marécages ou des cours d'eau, qui pourraient servir de passages pour les éléphants et leur permettre ainsi d'atteindre des champs plus éloignés de la bordure. Un habitant du village de Mugusu explique : « Il est vrai que la tranchée est petite, mais nous avons aussi beaucoup de cours d'eau que les éléphants utilisent pour venir dans nos champs »

Les faibles fréquences sont également corrélées avec la présence d'autres champs gardés entre le champ et la forêt. Les agriculteurs sont alors protégés par un premier groupe de personnes dont les champs se situent en bordure de la forêt, comme évoqué par Naughton Treves (1998). Les éléphants sont généralement repoussés avant qu'ils n'aient pu atteindre les rangées de champs suivantes. Les fermiers ne faisant pas partie de cette première ligne sont conscients de cette protection, et nous l'ont d'ailleurs expliqué lors des entretiens. De même, les agriculteurs cultivant à la bordure de la forêt, ont souvent évoqué le fait de servir de barrière protectrice pour les autres agriculteurs, et ont d'ailleurs exprimé leur mécontentement, lorsque ces agriculteurs ne venaient pas les aider à repousser les éléphants sous prétexte qu'ils n'étaient pas dans leurs champs.

La présence de thé entre le champ et la forêt est également associée à de faibles fréquences d'incursions. Les fermiers dont le champ est protégé par des plantations de thé, qui jouent alors le rôle de zone tampon, affirment que les éléphants ne s'aventurent pas sur de grandes distances dans le thé.

Des analyses réalisées ensuite sur chaque variable séparément montrent en effet que les différences de fréquences d'incursions entre agriculteurs peuvent être expliquées par la distance à la forêt (test de Mann Whitney ; distance de 100m $W=108,5$, $p=0,016$; distance de 500m $W=71$, $p=0,018$), la présence de plantations de thé (test de Mann Whitney, $W=110$, $p=0,005$) et la présence de champs gardés, entre le champ de l'interviewé et la lisière de la forêt (test de Mann Whitney, $W=98,5$, $p=0,014$). En revanche, elles ne sont pas expliquées par la présence de tranchées ou de clôtures de ruches.

Les différences de fréquences d'incursions entre villages pourraient également être liées au comportement des éléphants à l'intérieur de la forêt. Une utilisation non homogène de leur territoire, avec des zones privilégiées et d'autres évitées pourrait ainsi influencer la localisation des incursions. Nous n'avons malheureusement pas pu montrer un lien évident entre l'utilisation spatiale de la forêt et ces différences d'incursions, par manque de données.

L'impact d'une occupation spatiale inégale de cette zone forestière sur la localisation des incursions par les éléphants pourrait cependant être minime. En effet, les éléphants peuvent

parcourir plus de 50 km en l'espace de quelques jours (Leuthold, 1977), et la surface de notre site d'étude est faible. La portion de forêt située au nord de la route a une superficie d'environ 15 km². Il est donc relativement aisé pour les éléphants de couvrir ces distances, surtout si le bénéfice est une nourriture appétente, riche en calories et très digestible.

1. 5. Des visites nocturnes (hypothèse 3)

Comme pour un très grand nombre de sites d'étude (Barnes et al., 2006 ; Hillman-Smith et al., 1995 ; Sitati et al., 2003 ; Graham et al., 2010), toutes les incursions dans les cultures enregistrées par les fermiers (n=472) ont eu lieu exclusivement la nuit, entre 18h et 7h du matin (Figure 17), dans le nord du parc national de Kibale. De même, il a été rapporté dans tous les entretiens de groupe et individuels que les éléphants ne venaient dans les champs que la nuit. Les éléphants sont pourtant des animaux cathéméraux (i.e. actifs le jour et la nuit ; Shoshani et al., 2004), bien que les activités des éléphants en forêt, enregistrées par les caméras à détection de présence aient principalement eu lieu de nuit : 73,7% ont lieu entre 18h et 7h. Leur comportement nocturne hors de la forêt suggère qu'ils évitent les risques associés à l'activité humaine diurne (Eltringham & Malpas, 1980 ; Hoare, 1999 ; de Boer et al., 2000 ; Graham et al., 2009). Les humains sont de fait moins actifs dans les champs la nuit, et l'obscurité permet aux éléphants d'être moins détectés. Cette hypothèse d'un comportement d'évitement des humains est renforcée par le fait que les éléphants viennent moins dans les champs les nuits de pleine lune (Barnes et al., 2006 ; Gunn et al., 2014).

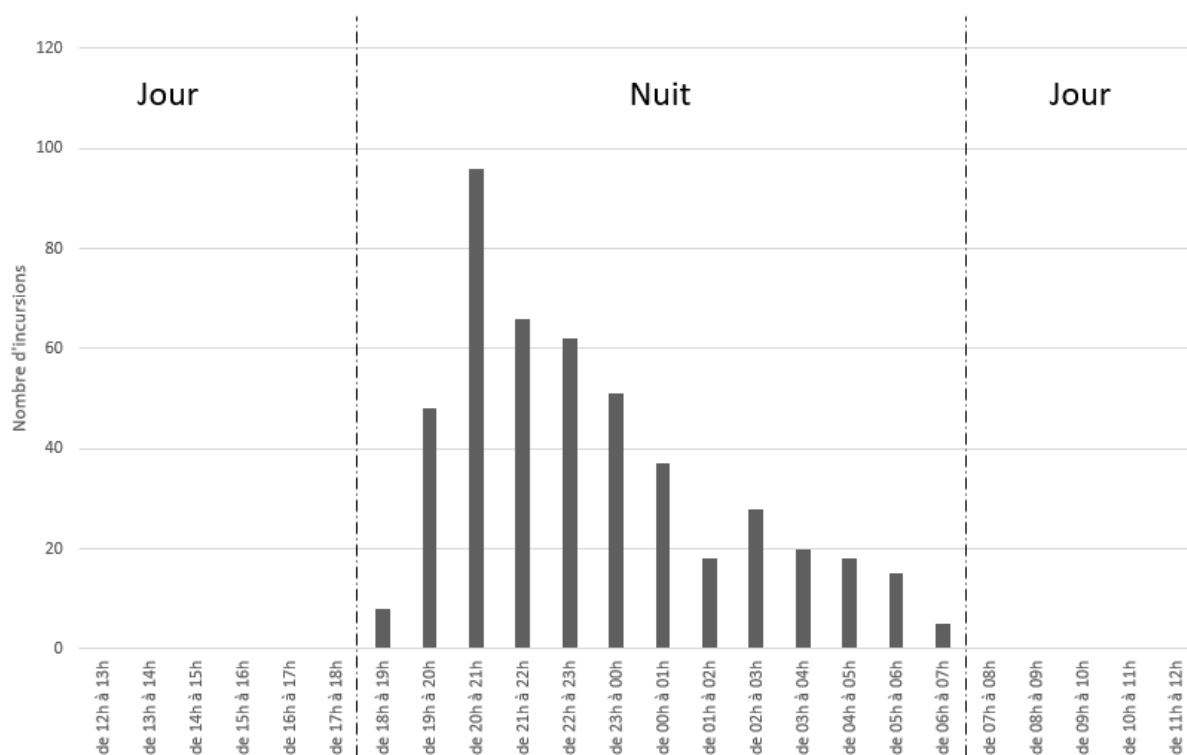


Figure 17: Répartition des heures de début d'incursions sur la période de fin février 2018 à février 2020.

1. 6. Les deux espèces d'éléphants et les hybrides forment des groupes mixtes en forêt (hypothèse 6a)

Nous avons montré dans le chapitre précédent, grâce à des analyses morphologiques et génétiques, la présence des deux espèces d'éléphants ainsi que d'hybrides dans la forêt. Les analyses génétiques réalisées sur les échantillons collectés à l'intérieur de la forêt montrent que les éléphants de savane représentent 18,8% (n=13) des individus et les hybrides 81,1% (n=56) (Bonnald et al., in prep, article 2).

Nous avons déterminé les espèces présentes dans les groupes observés sur les vidéos collectées de novembre 2017 à mars 2018. Sur cette période, nous avons observé 161 individus solitaires, et 194 groupes d'au moins deux individus. Pour une grande proportion d'individus (52,9%), le phénotype n'a pas pu être déterminé, et 30 groupes incluent uniquement des individus indéterminés.

Parmi les individus solitaires, 14,3% étaient des éléphants de forêt, 17,4% étaient des éléphants de savane, 18,6% des individus hybrides, et 49,7% de phénotype indéterminé.

Nous avons observé 45,6% de groupes mixtes, c'est-à-dire avec au moins deux des trois phénotypes présents dans le groupe. Les groupes composés uniquement d'éléphants de forêt représentent 12,3% des groupes, les groupes d'éléphants de savane 12,8% et les groupes composés d'hybrides 16,4% (Tableau 4).

Il faut cependant noter que l'espèce n'a pas été déterminée pour un grand nombre d'individus. Parmi les 18 groupes dits "d'éléphants de forêt", seuls deux groupes contiennent 100% d'éléphants de forêt identifiés, et les 16 autres incluent également des individus au phénotype indéterminé à hauteur de 25% à 90% du groupe. Deux groupes de savane comprennent également 100% d'éléphants de savane, et les 23 autres entre 33% et 95% d'individus au phénotype indéterminé. Cinq groupes d'hybrides ne comprennent que des hybrides, et les 27 autres groupes incluent entre 25% et 87,5% d'individus indéterminés. Il y a donc de fortes probabilités pour que les groupes que nous avons considérés comme formés d'une seule espèce soient parfois des groupes mixtes.

À l'intérieur du parc national de Kibale, les deux espèces d'éléphants et les hybrides semblent évoluer ensemble dans cet environnement forestier, formant même un très grand nombre de groupes mixtes. Il serait intéressant de poursuivre ces analyses afin de connaître la composition exacte de ces groupes. Les groupes familiaux étant composés de femelles apparentées et de leur progéniture (Moss & Poole, 1983), il serait étonnant d'observer dans ces groupes des individus appartenant aux deux espèces. Dans le cas où les femelles adultes seraient des éléphants de savane, on s'attendrait à observer un groupe composé d'individus savane et hybride, mais pas d'éléphants de forêt. Le même raisonnement s'applique dans le cas de femelles adultes forêt dans le groupe familial. Quant aux groupes composés de femelles hybrides, ils ne pourraient être constitués que d'individus hybrides. À l'inverse, les mâles formant des groupes ne sont pas forcément apparentés entre eux, et on pourrait alors retrouver des groupes composés des deux espèces d'éléphants ainsi que d'hybrides. Il a cependant également été rapporté des observations de groupes composés de femelles et de mâles adultes au Kenya (Moss & Poole, 1983 ; Tiller et al., 2021). Une mixité plus importante que dans les groupes familiaux traditionnels pourrait alors y être observée.

	F	S	H	Groupes mixtes			Total
				F + H	S + H	F + S (+/-H)	
Nombre de groupes	18	25	32	24	37	28	164
Proportions	12,3%	12,8%	16,4%	45,6%			

Tableau 4 : Nombre de groupe de chaque catégorie. F correspond aux éléphants de forêt, S aux éléphants de savane et H aux hybrides.

1. 7. Les deux espèces et les hybrides sont impliqués dans les incursions à l'extérieur de la forêt (hypothèse 6b)

Le phénotype forêt ou savane a pu être enregistré par les agriculteurs pour 303 éléphants sur les 1 210 (25%) impliqués dans les incursions. Une moitié a été désignée comme éléphants de forêt, et l'autre en tant qu'éléphants de savane. Les agriculteurs n'ont pas mentionné l'existence des éléphants hybrides dans cette zone du parc, et cette catégorie ne faisait pas non plus partie du questionnaire, cette étude ayant été réalisée avant l'obtention des résultats mettant en évidence la forte présence d'hybrides dans la zone d'étude. Les principales raisons d'une si faible proportion de détermination de l'espèce sont, que les incidents ont eu lieu la nuit, et que les agriculteurs n'avaient pas toujours de torches. De plus, les incursions d'éléphants sont des moments stressants pour les agriculteurs, dont l'objectif principal est de repousser les éléphants afin de protéger leurs cultures. Tous les fermiers ayant enregistré des incursions ont proposé au moins une identification d'espèce.

Les analyses génétiques ont montré la présence en plus forte proportion d'hybrides (74%) que d'éléphants de savane parmi les 35 individus échantillonnés à l'extérieur de la forêt. Aucun éléphant de forêt n'a été échantillonné dans les champs (ni en forêt d'ailleurs).

Par ailleurs, les agriculteurs ont rapporté dans les questionnaires la présence de groupes mixtes – présence d'éléphants de savane et d'éléphants de forêt lors de la même incursion dans les champs – à 9 occasions (sur 472 incursions enregistrées).

Ces résultats ne soutiennent pas l'hypothèse que les éléphants de savane seraient retrouvés en plus grande proportion que les éléphants de forêt à l'extérieur de la forêt.

2. Comportements sociaux des éléphants

2. 1. Les groupes familiaux participent aussi aux incursions dans les cultures (hypothèse 4a)

La détermination du sexe des éléphants par les agriculteurs a pu être effectuée dans 57,5% des incursions. Les mâles solitaires ont été impliqués dans 21,8% de l'ensemble des incidents (nombre total d'incursions : 453), ce qui représente 85,3% des incidents où un seul individu de sexe connu a été observé (n=116). Les groupes de mâles ont été impliqués dans 7,5% des incidents. Des groupes familiaux ont été observés dans 24,7 % des incidents, représentant 77,2% des groupes, en excluant les groupes inconnus (n=144). De manière surprenante, des juvéniles ont été observés dans 23 incidents, représentant 20,5% des groupes familiaux. Il faut cependant être prudent car les déterminations du sexe ont eu lieu de nuit, dans un contexte de conflit, et des erreurs sont donc possibles. L'étude génétique des échantillons collectés dans les champs a toutefois montré la présence de mâles (n=25) et de femelles (n=10), qui corrobore ainsi les résultats obtenus à dire d'acteurs. Ces résultats vont à l'encontre de nombreuses études où seuls les mâles ont été observés lors des incursions dans les champs (Chiyo et al., 2011a ; Hoare, 1999 ; Chiyo & Cochrane, 2005). L'hypothèse avancée est que cela permettrait aux mâles d'être plus compétitifs lors de la reproduction car en consommant les cultures humaines, ils auraient accès à des aliments plus nutritifs (Chiyo et al., 2011a). Or chez les éléphants mâles, le succès reproducteur est fortement corrélé avec la durée du musth (Hollister-Smith et al., 2007), qui est lui-même dépendant de la santé, la taille, l'âge et la condition physique (Payne, 2003). Smith et Kasiki (2000) ont en revanche trouvé que les groupes familiaux étaient principalement impliqués autour du parc national de Tsavo, au Kenya. La présence de juvéniles lors des incursions attire toutefois notre attention. Chiyo et Cochrane (2005) ont en effet souligné que les femelles seraient moins susceptibles de sortir de la forêt pour consommer les cultures, car ce comportement pourrait mettre en danger les juvéniles, vulnérables.

2. 2. Les groupes impliqués dans les incursions dans les champs sont plus petits que ceux retrouvés en forêt (hypothèse 4b)

De janvier 2017 à juillet 2018, 1 273 événements comprenant soit des individus solitaires (n=731, 57,4%) soit des groupes d'éléphants (n=542) ont été observés à l'intérieur de la forêt grâce aux caméras. Les groupes présentaient une taille inférieure ou égale à 3 éléphants dans 79,4% des cas. La taille maximale d'un groupe atteignait 37 individus, avec une moyenne de 4,6 éléphants par groupe.

Des groupes de taille similaire sont retrouvés dans les forêts à haute canopée, où le développement de la végétation est limité. La compétition pour la nourriture entrainerait alors la formation de groupes de petite taille (Goldenberg et al., 2021). Le nord du parc national de Kibale est une ancienne zone d'exploitation forestière, et la forêt est en grande partie dégradée ou en régénération (Bortolamiol et al., 2014). On y trouve donc une végétation secondaire en quantité importante, ce qui devrait avoir pour conséquence de limiter la compétition entre les individus.

Lors des incursions dans les champs, ont été observés 166 individus solitaires (36,6%) et 287 groupes d'au moins deux individus (63,4%). Les groupes d'éléphants impliqués dans les incursions pouvaient atteindre plus de 18 éléphants, avec une moyenne de 3,6 éléphants par épisode. Par ailleurs, plusieurs agriculteurs ont mentionné lors des entretiens, des groupes de plus d'une cinquantaine d'éléphants dans leurs champs. Les groupes sont néanmoins en très grande majorité de petite taille, puisque dans 73,7% des incursions, la taille du groupe était inférieure ou égale à trois individus, en incluant les individus solitaires. Ces résultats sont proches de ceux trouvés par Sitati et al. (2003) et Graham et al. (2010), dont le nombre d'individus varie d'un à 45 éléphants, avec une grande majorité de petits groupes.

Nous avons réalisé un test de Wilcoxon-Mann-Whitney afin de tester la différence de taille entre les groupes observés dans les champs et ceux présents à l'intérieur de la forêt. Les groupes impliqués dans les incursions dans les cultures sont significativement plus petits que les groupes observés en forêt ($W = 68834$, $p\text{-value} = 0.0003124$). Deux raisons peuvent expliquer cette différence de taille. Dans certains cas, lorsque les champs sont adjacents à la forêt, les agriculteurs ont rapporté avoir entendu d'autres éléphants cachés à la lisière de la forêt, qui n'ont pas été alors comptés. Il est donc possible que les groupes se scindent en sous-groupes lors des comportements de consommation des cultures, les individus plus téméraires sortant de la forêt, tandis que les plus craintifs restent à l'abri de la végétation. Par ailleurs, bien que les groupes familiaux soient impliqués dans les incursions, il est possible que seule une faible proportion de ces groupes ait adopté ce comportement. En effet, parmi les 350 événements d'observation d'éléphants sur les caméras placées en forêt, constatés entre novembre 2017 et mars 2018, nous avons enregistré 96 mâles solitaires (27.4%), 19 groupes de mâles (5.4%) et 179 groupes familiaux (51.1%). À l'opposé, dans les champs, seules 24.7% des incursions ont impliqué ces groupes familiaux, suggérant que ceux-ci se rendent moins à l'extérieur de la forêt que les mâles solitaires ou les groupes de mâles.

Il faut toutefois tenir compte du fait que la taille des groupes, à l'intérieur ou à l'extérieur de la forêt, a pu être sous-estimée. En effet, dans certains cas, les fermiers nous ont seulement indiqué que les éléphants étaient « trop nombreux », ne nous donnant pas plus d'indications sur le nombre réel d'éléphants impliqués lors de ces épisodes. Selon les personnes, la taille d'un « grand groupe » est différente. Certains agriculteurs considèrent qu'à partir de 6 ou 7 individus, les éléphants sont trop nombreux, alors que pour d'autres, un grand groupe correspond à plus de 15 individus. Lorsque nous n'avions pas d'indication chiffrée, les données n'ont pas été utilisées dans nos analyses de taille de groupes. En forêt, la taille des groupes a été déterminée à partir des caméras à détection de présence, installée de manière à optimiser les chances de compter l'ensemble des individus formant chaque groupe. Cependant, des individus peuvent ne pas être détectés par les caméras, notamment lorsque les éléphants fourragent hors des sentiers et sont donc cachés par la végétation dense de la forêt.

2. 3. Un grand nombre d'éléphants différents impliqué dans les incursions dans les champs (hypothèse 5)

L'étude génétique des 63 échantillons collectés dans les champs nous a permis d'identifier pas moins de 35 individus différents présents. Les agriculteurs ont également donné de nombreuses descriptions différentes d'éléphants qui nous suggèrent qu'un grand nombre d'entre eux est impliqué dans les épisodes de consommation des cultures. Les agriculteurs ont parfois rapporté la présence d'un individu solitaire ou d'un groupe d'éléphants venus plusieurs fois dans leurs champs, généralement à quelques jours voire quelques semaines d'intervalle. Ces résultats ne soutiendraient pas l'hypothèse que les incursions dans les champs peuvent être attribuées à un faible nombre d'éléphants habitués à consommer les cultures.

Le principe des tueries de représailles repose pourtant sur l'hypothèse qu'un petit nombre d'éléphants est impliqué dans les incursions et cause la majorité des dommages. Certains éléphants seraient en effet moins craintifs envers les humains (Nelson et al., 2003), et certains ont parfois été identifiés comme des individus fréquemment impliqués dans les incursions dans les champs (Chiyo & Cochrane, 2005, Chiyo et al., 2011c). Cependant, il n'y a pas de preuve que l'élimination de ces éléphants réduise l'amplitude des dommages causés par la consommation des cultures par les éléphants (Balakrishnand & Ndhlovu, 1992). Par ailleurs, cette pratique est très souvent inefficace, car ces individus les plus perturbateurs sont souvent mal identifiés (Nelson et al., 2003) et par conséquent ne sont pas la cible des tirs. De plus, les éléphants habitués ne sont pas responsables de la totalité des incursions (Chiyo et al., 2011c),

une part importante étant attribuée à un grand nombre d'individus occasionnels. Lorsque les éléphants venant régulièrement dans les champs sont éliminés, ils sont rapidement remplacés par d'autres individus (Hoare, 2015). Par ailleurs, ces éliminations ont généralement pour conséquence une désorganisation sociale de la population d'éléphants, ce qui peut être à l'origine de comportements erratiques et d'une hyper-agressivité (Bradshaw et al., 2005).

2. 4. Les groupes comprenant des éléphants de savane sont plus grands que les groupes comprenant des éléphants de forêt (hypothèse 7)

L'analyse des vidéos de caméras à détection de présence, prises entre novembre 2017 et mars 2018 à l'intérieur de la forêt, a montré que les groupes d'éléphants de forêt ont une taille comprise entre 2 et 10 individus (moyenne 3,6 éléphants). Les groupes d'éléphants de savane comprennent entre 2 et 17 individus (moyenne 4 éléphants par groupe). Les groupes composés uniquement d'hybrides ont entre 2 et 10 individus (moyenne 3,5). Les groupes mixtes comprennent entre 2 et 37 individus, avec une moyenne de 6,9 éléphants par groupe. La taille des groupes mixtes est ainsi significativement plus grande que celle des groupes ne comportant qu'une seule espèce (Kruskal-Wallis, p -value=3,6e-06). On n'observe pas de différences significatives de la taille entre les groupes comportant une seule espèce (Tableau 5, Figure 18), même entre les groupes de forêt et ceux de savane, alors qu'on s'attendrait à observer des tailles de groupes plus grandes chez les éléphants de savane que chez les éléphants de forêt (Grubb et al., 2000 ; Turkalo & Fay, 2001 ; Buss, 1961 ; Douglas-Hamilton, 1973). Cependant, les groupes comprenant des individus savane sont significativement plus grands que les groupes (mixtes et non mixtes) n'en comprenant pas (Test de Wilcoxon, $W = 4553$, p -value = 4,197e-05). À l'inverse, les groupes comportant des éléphants de forêt ont tendance à être plus petits que ceux n'en comportant pas, bien que le test ne soit pas significatif (Test de Wilcoxon, $W = 3866$, p -value = 0,05237).

	F	F + H	F + S (+/- H)	H	S
F + H	1,0	-	-	-	-
F + S (+/- H)	0,00059	0,02987	-	-	-
H	1,0	1,0	1,2e-05	-	-
S	1,0	1,0	0,00024	1,0	-
S + H	0,04150	1,0	0,16455	0,00509	0,04048

Tableau 5 : résultats de la p-value du test de Wilcoxon réalisés avec la correction de Bonferroni. F correspond aux éléphants de forêt, S aux éléphants de savane et H aux hybrides.

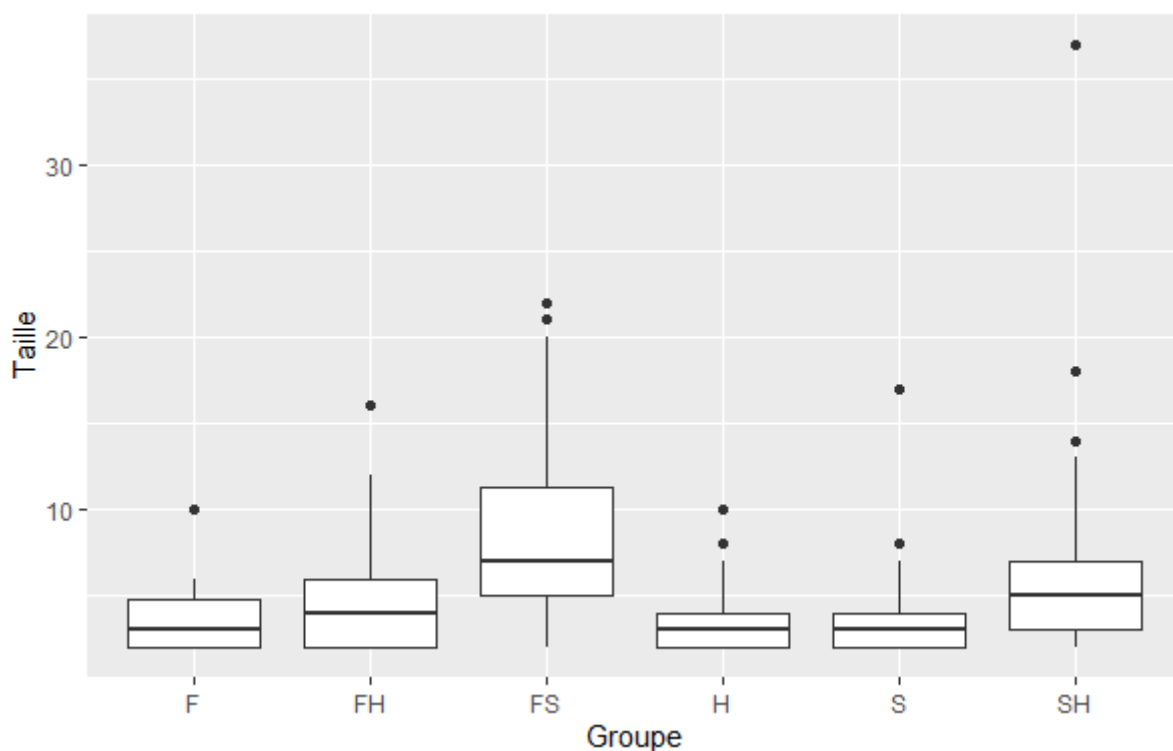


Figure 18 : Taille des groupes d'éléphants selon les espèces. F : groupes composés que d'éléphants de forêt ; S : groupes composés que d'éléphants de savane ; H : groupes composés que d'hybrides ; FH : groupes composés d'éléphants de forêt et d'hybrides ; SH : groupes composés d'éléphants de savane et d'hybrides ; FS : groupes composés d'éléphants de forêt et de savane, pouvant également inclure des hybrides.

La grande proportion de groupes mixtes à l'intérieur de la forêt est en adéquation avec le nombre important d'hybrides présents dans cette zone. Les éléphants conserveraient les comportements sociaux propres à leur espèce, avec cependant une structuration moins nette, probablement due à la présence des nombreux hybrides.

Des études plus approfondies sont nécessaires afin de déterminer en détail les différences de comportement entre les éléphants de forêt, les éléphants de savane et les hybrides, vivant dans un même environnement forestier.

2. 5. Les éléphants de forêt n'ont pas montré plus d'agressivité que les éléphants de savane lors des incursions dans les champs (hypothèse 8)

Les fermiers ont rapporté lors des entretiens individuels, un comportement agressif de certains éléphants lors des incursions, notamment lorsque le groupe incluait des éléphanteaux et des juvéniles. Les questionnaires font quant à eux état d'un comportement agressif des éléphants dans 18,6% des incursions, et dans 40,9% lorsque le groupe comprend des jeunes individus. Les éléphants se sont révélés en effet plus agressifs lorsque des éléphanteaux ou des juvéniles les accompagnent ($X^2=7,5034$; $p=0,01114$; 1 000 000 itérations). Ceci paraît finalement concordant avec ce qui est observé chez de nombreuses espèces de mammifères, où les femelles peuvent montrer un comportement protecteur vis-à-vis de leur progéniture et devenir, de fait, agressives envers ce qu'elles considèrent être une menace (Maestriperi, 1992).

Cependant, contrairement aux témoignages de plusieurs habitants de cette zone (Capelot, 2013), aucune différence d'agressivité n'a été rapportée par les agriculteurs entre les éléphants de savane et les éléphants de forêt ($X^2=1,3029$; $df=1$; $p=0,2537$).

Article 3 : Crop feeding in a hybridization zone: how do forest and savannah elephants behave when they come out of the forest?

Manuscrit en cours de rédaction

Drafted manuscript – in progress

Authors

Bonnald Julie^{1,2,3}, Metro Nicolas³, Okimat John Paul², Edward Asalu⁴, Krief Sabrina^{1,2}

1 Eco-Anthropologie (EA), Muséum national d'Histoire naturelle, Université Paris Diderot, CNRS ; 17 place du Trocadéro, 75016 Paris, France

2 Sebitoli Chimpanzee Project, Sebitoli research station, Kibale National Park, Fort Portal, Uganda

3 Kinomé, Campus du Jardin d'Agronomie Tropicale, Nogent sur Marne, France

4 Uganda Wildlife Authority, Kampala, Uganda

Abstract

Savannah and forest elephants, now considered as two distinct species by the IUCN, present biological, ecological and behavioral differences. Both species are involved in human-elephant conflict and are responsible for crop destruction. Although differences exist between the different areas where human elephant conflict has been studied, to date, no study has described clear differences in crop feeding behavior between these species. In this study, we propose to investigate the crop feeding behavior of the two African elephants, located in an environment where both species are present: in hybridization zones. We expect that savannah elephants, used to open environments, will be more involved in crop feeding episodes than their forest counterparts. We anticipated that the group size of savannah elephants during events will be larger than that of forest elephants. We also expect to observe more males involved in crop feeding events than family groups composed of females. To test these hypotheses, we conducted 51 group and individual interviews in six villages along the northern border of Kibale National Park, Uganda. We also carried out a survey of crop feeding events by visiting 28 farmers weekly for two years, to collect more detailed information on these events. During the two years survey, we recorded 472 events in the six villages (from 2 to 47 events per month), where 1210 elephants were observed. For a quarter of them, farmers could distinguish the species and found in equal proportions for savannah and forest elephants. The group size of the two species outside the forest as well as the rate of aggressiveness were similar. Surprisingly, family groups were involved in 24.7% of events, accompanied by juveniles in 20% of cases. These groups composed of young individuals were the most aggressive. Variations in the frequency of events were noted between villages, as well as between farmers from the same village. These variations seem to be related to the distance of the field from the forest, the presence of tea plantation and guarded fields between the forest and the fields, rather than to the presence of trenches or beehive fences. Understanding the behavior of these two species in a human-wildlife conflict context is important to help villagers to protect their crops as well as for conservation actions for these two endangered species.

Keywords

Crop feeding, Kibale National Park, African elephant, Sebitoli, *Loxodonta*, forest elephant, savannah elephant, Uganda.

1. Introduction

In Africa, two species of African elephants are now recognized by the IUCN (Hart et al., 2021): the savannah elephant (*Loxodonta africana*) and the forest elephant (*Loxodonta cyclotis*).

The two species are known to have biological, ecological and behavioral differences (Roth & Douglas-Hamilton, 1991; Grubb et al., 2000; Turkalo & Fay, 2001).

Savannah elephants form large family groups, averaging 10 to 15 individuals and consisting of related females with their immature offspring (Douglas-Hamilton, 1973; Buss, 1961). These family groups may congregate to form clans of up to the several hundred individuals (Pfeffer, 1989). The average age of female savannah elephants at first birth is 14 years (Moss, 2001). Males leave the family when they become sexually mature (Moss & Poole, 1983; Eltringham, 1997), and may form small groups of males, occasionally join other family groups or remain solitary (Moss & Poole, 1983).

Family groups are on average smaller in forest elephants, and most often composed of one to four individuals, consisting of a mother and her offspring (White et al., 1993; Grubb et al., 2000; Turkalo & Fay, 2001). This suggests that, unlike savannah elephants, both male and female offspring leave the family group. Forest elephants are generally more solitary than savannah elephants (Fishlock et al. 2008). Reproduction comes later in forest elephants, with the average age of female at first birth being 23 years (Turkalo et al., 2018).

Forest elephants are also more frugivorous (Merz, 1981; Short, 1981, 1983; White et al., 1993; Morgan & Lee, 2007, Grubb et al., 2000; Turkalo & Fay, 2001) than savannah elephants. Savannah elephants prefer to consume herbaceous vegetation, and switch to foliage and branches when the grass becomes too woody and less nutritious (Napier Bax & Sheldrick, 1963; Field, 1971).

Home range size is highly dependent on environmental conditions and the amount of resources available. Forest elephant home ranges can range from 49 km² in Loango, Gabon, to over 11,000 km² in Ndoki, Congo (Blake et al., 2008). In Namibia, the home range of savanna elephants ranges from 871 km² to 12,800 km² (Leggett, 2006). Males often have larger home ranges (Leggett, 2006).

Both species are involved in conflict with humans (Barnes et al., 2005; Graham et al., 2010). The main cause of these conflicts is the destruction of crops, by consumption or trampling (Tchamba, 1995; Barnes, 1996; Naughton Treves, 1997). They are also responsible for

destruction of granaries (Thouless, 1994), damage to buildings or infrastructure (Lamarque et al., 2009), competition for grazing and water (Hoare, 1999), and can cause injury or death to livestock and nearby human populations (Kangwana, 1995; Eltringham, 1990).

Crop feeding behavior show similarities between the different sites studied. Incursions occur almost exclusively at night (Barnes et al., 2006; Hillman-Smith et al., 1995; Sitati et al., 2003; Graham et al., 2010). They happen most often in areas close to the edges of protected areas or wildlife refuges, and tend decrease with distance (Naughton-Treves, 1998). Depending on the arrangement of the fields in relation to the protected area, elephants may use refuge areas during the day. These are forest patches, often small and located in the middle of inhabited areas and can sometimes be far from the protected area. Elephant then leave their refuge at night to enter into the fields to consume crops (Barnes et al., 2006; Hillman-Smith et al., 1995; Sitati et al., 2003; Graham et al., 2010).

Differences are also noted between studied sites, the reasons for which are still poorly understood. High spatial and temporal variation, even at the local scale, makes it difficult to predict where incursions will occur. Some suggest that these fluctuations are due to unpredictability of males, the main contributors to crop damage (Sitati et al., 2003). In Gabon, the presence of fruit trees, preventive protection measures and field topography have been suggested as predictors of elephant incursions (Ngama et al., 2019). In Zimbabwe, crop feeding incursions occur at the beginning of the dry season when the grass quality declines and there is a transition to a browse diet composed of leaves and branches (Osborn, 2004). In Kibale National Park, Uganda, crop consumption by elephants has been shown to be independent of wild food quality, and strongly correlated with the presence of mature crops in the fields (Naughton Treves, 1998). Differences in the seasonality of these incursions between regions of Africa can also be explained by the fact that crop maturity does not occur at the same time of year or in the same season depending on latitude. In the savannahs of southern Africa, crops mature at the end of the rainy season (Parker et al., 2007), whereas in the equatorial forest, maturity occurs during the dry season (Chiyo et al., 2005). The seasonality of field incursions would therefore follow the seasonality of the crops.

Elephant are commonly described as a dangerous and very destructive animals. Indeed, because of their large size and the large number of elephants sometimes present in the fields, elephants are capable of doing considerable damage in a single event (Graham et al., 2010; Tchamba, 1996; Hillman-Smith et al., 1995; Naughton Treves, 1998). However, these cases are rare and there is often a significant discrepancy between the reality of the conflict and the perception of

the villagers (Naughton Treves, 1997; Gillingham & Lee, 2003; Bonnald et al., in prep c), reflecting a focus on extreme events.

To date, no study has shown clear differences in crop feeding behavior between the two African elephant species. However, these differences, if they exist, could shed light on specific patterns and thus allow better prediction of elephant behavior in the context of crop destruction by these animals. In this study, we investigated whether the two species exhibit different crop feeding behaviors. We expect that savannah elephants, due to their habit of open environments, are less reluctant to leave forest cover, and thus are more present in crop feeding episodes. In addition, we expect savannah elephants to form larger groups than for forest elephants during these episodes, and to observe more males than females involved in the incursions.

Hybridization zones allow us to test these hypotheses because the two species and hybrids are found together in an environment with the same ecological characteristics, the same attractive crops and the same human population densities. Thus, our study take place in the north of Kibale National Park in Uganda, in the Sebitoli area, which is part of the main hybridization zone (Kim & Wasser, 2019) hosting both species and hybrids (Mondol et al., 2015; Bonnald et al., in prep), and a place where conflict between humans and elephants is frequent.

Through individual and group interviews with farmers living in six villages along the forest, as well as a monitoring of elephant incursions from 28 farmers, 1) we explored the temporality of episodes of crop feeding by elephants, 2) determined which elephants were involved in human elephant interactions, and 3) specified where these interactions took place.

2. Material and methods

2. 1. Study site

This study was carried out at the North of Kibale National Park in Uganda, in six villages located at the edge of the forest: Mugusu, Sebitoli, Nyamigere, Nyakabingo, Munobwa and Kinyantale (Figure 1). Two ethnic groups are predominantly present in these villages: Tooro and Kiga. They mostly practice subsistence agriculture and work on tea plantations. Kibale National Park is composed of mature forest, colonizing forest formerly used for agriculture, grassland, woodland, lakes and wetlands (Chapman & Lambert, 2000) and covers 795 km². The extreme North of Kibale National Park was commercially logged in the 1970's and is now composed of 70% regenerating forests and 14% old growth forest (Bortolamiol et al, 2014). The edge of the forest is densely populated (Hartter, 2010) and is surrounded by agricultural

lands: mainly tea and eucalyptus plantations, and crops. Crop diversity includes maize, bananas, Irish potatoes, sweet potatoes, cassava, beans, vegetables and are grown during two farming seasons.

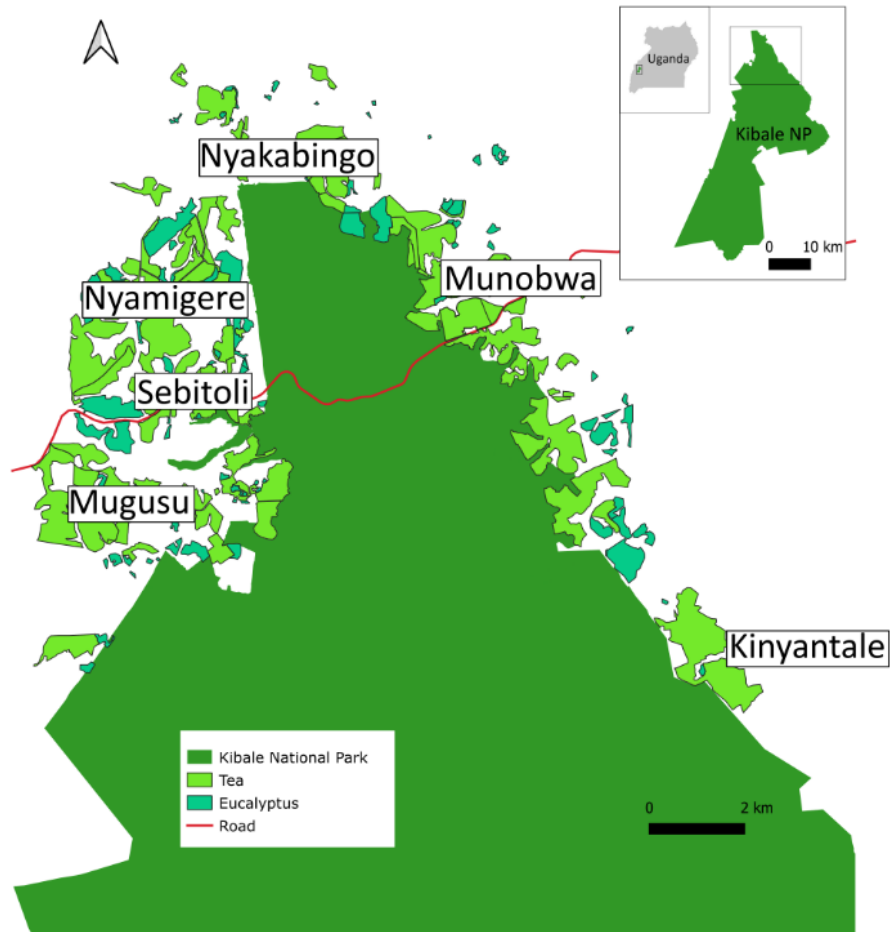


Figure 1: Map of the north of Kibale National Park and the six villages where the study was conducted.

2. 2. Data collection

2. 2. 1. Interviews

We conducted 51 semi-structured interviews (nine group interviews and 42 individual interviews) with local populations. An informed consent form, written in English and Rutooro, the main languages in the area, stating that the interviews would be recorded, anonymized, and that the data collected would only be used for research purposes, was signed by all participant before the beginning of the interviews. The interviews covered the local agriculture, the difficulties they face, and their interactions with wildlife, with a focus on human-elephant interactions. Group interviews were conducted in the 6 villages and gathered from 8 to 40

people. Farmers interviewed individually were chosen mainly according on the location of their fields, but we also interviewed people involved in local government and in groups of villagers focusing on human-elephant conflict. Interviews were carried out in Rutooro, Rukiga or English with the help of a local assistant, acting as translator. The wording and ordering of the questions were worked on beforehand to avoid guiding the interviewees' answers. Only one adult per household was interviewed and we defined household as a group of people with family links who share the basic resources of cropland and livestock (Parry and Campbell, 1992). Despite our efforts to balance the sex ratio, we interviewed only eight women out of the 42 farmers individually interviewed, as they preferred us to talk to the head of the household.

2. 2. 2. Elephant incursion survey

Following the individual interviews, farmers have been offered to be part of a two years long survey on elephants' incursions inside of the fields. The 28 voluntary farmers were grouped into 24 collection points, accordingly to their location, and were visited weekly by local assistant to report details on their observations from their field of elephant outside of the forest that had taken place in the previous days. We defined an event as an observation of elephants outside of the forest, with or without entrance into the field and with or without damage to crops. Farmers were informed of the presence of the two species of elephants and learnt to differentiate them based on morphological criteria with the help of pictures (Bonnald et al., in prep). Farmers were not informed of the possible presence of hybrid elephants in the area. The information collected in a questionnaire is as follows: date, time and duration of the event, location of the elephants during the event (into the field, at the border of the field, at the border of the forest, other), the number of elephants involved, the sex, the species and the class of age of the elephants involved (juvenile or adult, according to the size of the animal), the crops damaged and the type of damage (consumed, trampled or uprooted). Information about the farmers was also collected, such as the distance between their fields and the forest, the presence or absence of tea plantations, trenches, beehive fences and other farmers guarding their field between the interviewee's fields and the forest. As boundaries of the cultivated plots varied from one season to another, we coded the distance information was coded in three categories: less than 100 meters, between 100 meters and 500 meters, or more than 500m from the forest. In the following, we have named "year 1" the period from February 2018 to the end of January 2019, and "year 2" the period from February 2019 to February 2020.

Six categories of elephant groups have been recorded: individual females, individual males, solitary individuals of unknown sex, family groups (at least one identified female or juvenile), male groups (at least one identified male and no females or juveniles), and group of unknown individuals (no individuals of known sex and no juveniles).

2. 2. 3. Weather data

Temperature and rainfall data were collected at the Kahangi Estate weather station and shared by its owner Alan Tulip, located a few kilometers north of Kibale National Park.

2. 3. Data analysis

The correlation between the number of incidents and the rainfalls and temperatures was tested by performing a spearman test.

We tested elephant aggressiveness with two variables, the species involved in the incident and the presence or absence of juveniles, using a Chi-square test performed with R software.

Farmer recruitment was conducted over several months, and some farmers left the study before the end of the survey in February 2020. In order to be able to compare the number of events faced by farmers, we weighted the number of events by the number of days that the farmer was participating. In this way we obtained a frequency of event for each farmer. At a village level, we summed the total number of events that took place in the village and weighted by the sum of the number of days where each farmer was participating, and obtained a frequency of event for each village. We tested the differences in incident frequencies between villages and between farmers from the same village with a Chi-square test performed with R software.

We also performed a Multiple Correspondence Analysis MCA (Abdi & Williams, 2010) in order to study the variability between farmers and the correlations between the frequency of event, the distance between the field and the forest, the presence of absence of tea, beehive fence, trench and guarded fields between the interviewee's field and the forest. This analysis was carried out using the "mca" function of the "FactoMineR" library (Le et al., 2008). We then performed Mann Whitney test to assess the correlation between the incident frequency and each of the above variables.

3. Results

3. 1. Crop feeding temporality

Between February 2018 and February 2020, 472 events were recorded by the 28 voluntary farmers. All events (n=472) took place between 6 PM and 7 AM, which corresponds to a period between nightfall and daybreak. All the farmers interviewed (n=42) reported during the interviews that elephants only came out of the forest at night, unlike baboons who come to their fields during the day. This was also mentioned during the group interviews in five out of the six villages.

Recorded crop feeding events are spread throughout the year with fluctuations according to the month. There are more events reported during the first year than during the second one (346 and 126 events recorded respectively). The monthly number of events ranged from 2 to 47 with a monthly average of 19.7 along the study period (a mean of 28.8 events per month over the year 1 and 10.5 events over the year 2).

A higher number of events is observed as the crops approach maturity (Figure 2) and the number of events drops after the harvest for the two first agricultural seasons. Similarly, more than half of the farmers interviewed (23/42) mentioned that elephants have seasons and that they correspond to the farming seasons. The curve for the two last agricultural seasons (May-July 2019 and November 2019-January 2020) looks flatter. Indeed, the harvest were staggered in 2019, so that fields close to maturity were almost always available somewhere on the edge of the forest (Krief, personal communication).

The number of events is not correlated with the rainfalls nor the temperatures (Spearman test, pvalue > 0.05).

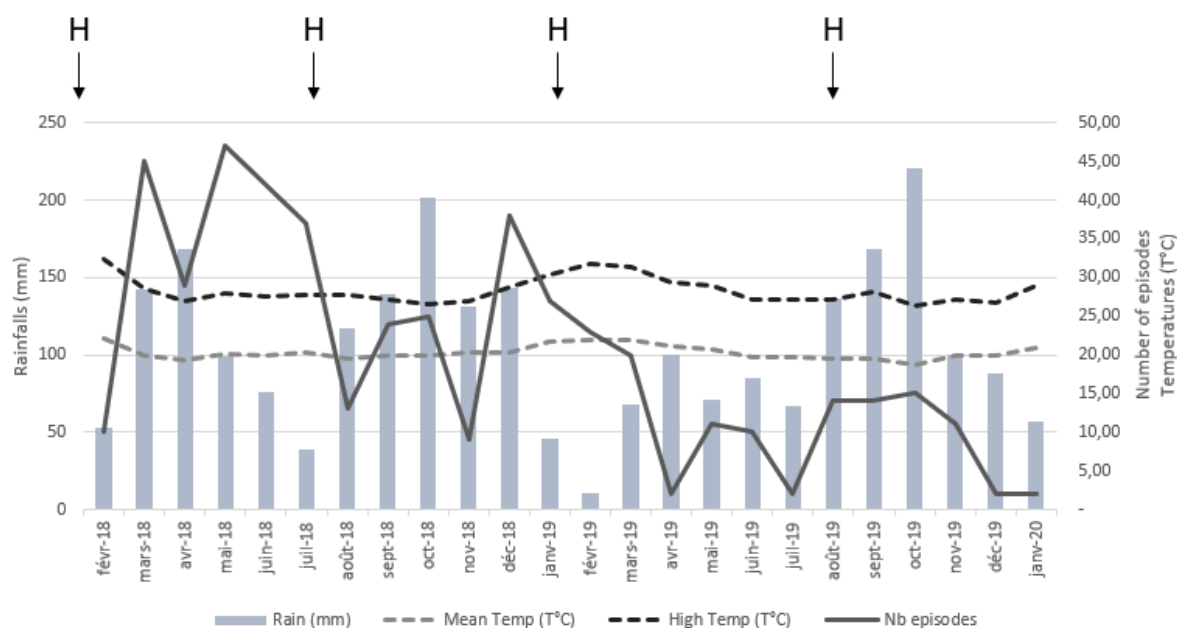


Figure 2: Number of events, temperatures and rainfalls along the two years studied. H denotes the harvest of maize fields.

Out of the 472 events in which elephants were observed outside of the forest, they caused damage during 140 events (29.7%) to 19 different crops during the 140 incidents that led to crop damages (table 1). The most frequently damaged crops were maize (n=45), beans (n=36), Irish potatoes (n=35) and bananas (n=29), followed by cassavas (n=21), sweet potatoes (n=10), African eggplants (n=8), sugar canes (n=7) and yams (n=7).

However, only some of these crops are frequently consumed: maize (n=29), bananas (n=27) and cassavas (n=20) come out on top (table 1). While Irish potatoes and beans are most frequently trampled than consumed (n=25/35 events and n=21/36 events respectively). Indeed, maize fields are very often associated in mixed cropping with Irish potatoes and/or beans, and the latter have therefore often been trampled even though the primary interest of the field was maize. Both seasonal and annual crops are affected.

Crops	Consummed	Trampled	Uprooted	Number of events with destructions
Maize <i>Zea mays</i>	29	15	1	45
Beans <i>Phaseolus vulgaris</i>	15	21		36
Irish potatoes <i>Solanum tuberosum</i>	6	25	4	35
Bananas <i>Musa paradisiaca</i>	27	2		29
Cassava <i>Manihot esculenta</i>	20		1	21
Sweet potatoes <i>Ipomoea batatas</i>	8	1	1	10
African Eggplant <i>Solanum macrocarpon</i>	7	1		8
Sugar canes <i>Saccharum officinarum</i>	7			7
Yams <i>Dioscorea spp.</i>	7			7
Ground nuts <i>Arachis hypogaea</i>	3			3
Cabbages <i>Brassica oleracea</i>	3			3
Avocado <i>Persea americana</i>	2			2
Millet <i>Panicum miliaceum</i>	2			2
Eggplant <i>Solanum melongena</i>	2			2
Tea <i>Camellia sinensis</i>		2		2
Coffee <i>Coffea spp.</i>		1		1
Green pepper <i>Capsicum spp.</i>	1			1
Jackfruit <i>Artocarpus heterophyllus</i>	1			1
Beetroot <i>Beta vulgaris</i>	1			1
Total number of events	95	80	4	140

Table 1: Crops and type of damage recorded in the six villages located at the north of Kibale National Park.

3. 2. Elephants involved during the crop feeding episodes

The phenotype “forest” or “savannah” was recorded by the voluntary farmers for 303 elephants out of the 1210 (25%) involved in the episodes: 51.5 % were reported as forest elephants, and 48.5% were savannah elephants. All farmers that recorded episodes have proposed at least one species identification. Farmers did not mention the existence of hybrid elephants in this area, nor was this category included in the questionnaire.

Farmers reported the presence of mixed groups of savannah and forest elephants in the fields on 9 of 472 recorded incursions. Group size ranged from 3 to 13 individuals, with an average of 6.3 individuals per group.

Forest elephant groups were observed in 82 incursions, 72 groups were only composed of forest elephants, and 10 groups also comprised elephants of unknown species. Group size ranged from 1 to 10 individuals with a mean of 2.1 elephants per group. Over the 156 forest elephants, 28 were adult females, 67 adult males, and 61 undetermined.

Savannah elephant groups were observed in 64 incursions, 59 groups were only composed of savannah elephants and 5 of them also included elephants of unknown species. Group size ranged from 1 to 8 individuals, with on average 2.2 elephants per groups. Over the 147 savannah elephants, 26 were adult females, 34 were adult males and 87 remained unknown.

The group size of elephants involved in the recorded events varies from solitary individual to more than 18 elephants, with an average of 2.7 elephants. In addition, several farmers mentioned during the interviews, groups of more than 50 elephants in their fields. Solitary individuals were recorded in 36.6% of cases, groups of two elephants in 26% of cases and groups of three or more in 37.3% of cases.

Sex could be determined in 57.5% of the events. Lone bulls were involved in 21.8% of all events, and represented 85.3% of events where only one individual of known sex was observed. Male groups were involved in 7.5% of the events. Family groups were observed in 24.7% of the events, representing 77.2% of the groups, excluding unknown groups. Surprisingly, juveniles were observed in 23 events, representing 20.5% of the family groups.

Farmers recorded aggressiveness from elephants in 18.6% of the total events and in 40.9% of events including calves or juveniles. In addition, this aggressiveness was very often reported during individual interviews. Indeed, there have been more events in which elephants have been aggressive when calves and juveniles are present (X-squared = 7.5034, df = NA, p-value = 0.01114, 1,000,000 iterations). However, no difference in aggression was reported between savannah and forest elephants (X-squared = 1.3029, df = 1, p-value = 0.2537), nor between solitary elephants and groups (X-squared = 1.0987, df = 1, p-value = 0.2946).

3. 3. Location of the crop feeding episodes

Villages were not evenly affected by elephant incursions. Event frequencies differ significantly between villages ($\chi^2=274.87$; $p < 2.2e-16$). And they are also significantly different between two neighboring villages (table 2).

	Distance	χ^2 and p value
Mugusu – Sebitoli	2,5 km	$\chi^2 = 10.24$; $p=0.001377$
Sebitoli – Nyamigere	1,1 km	$\chi^2 = 134.6$; $p<2.2e-16$
Nyamigere – Nyakabingo	2,5 km	$\chi^2 = 66.547$; $p=3.416e-16$
Nyakabingo – Munobwa	3,7 km	$\chi^2 = 12.683$; $p=0.0003689$
Munobwa – Kinyantale	10 km	$\chi^2 = 43.361$; $p=4.551e-11$

Table 2: Differences in event frequencies between two neighboring villages.

Within the same village, farmers are also heterogeneously affected by elephant incursions (table 3).

Village	Number of collection points	Minimal and maximal frequencies	χ^2 and p value
Mugusu	4	[0 ; 0.083]	$\chi^2 = 95.676$; $p<2.2e-16$
Sebitoli	5	[0.001 ; 0,.41]	$\chi^2 = 41.24$; $p=2.397e-8$
Nyamigere	8	[0 ; 0.341]	$\chi^2 = 312.88$; $p<2.2e-16$
Nyakabingo	2	[0 ; 0.041]	$\chi^2 = 27.167$; $p=1.867e-7$
Munobwa	1	[0.010]	-
Kinyantale	4	[0 ; 0.086]	$\chi^2 = 55.253$; $p=1e-7$

Table 3: Differences in event frequencies between farmers from the same village.

MCA analysis of the seven variables revealed that the two most important principal components encompassed 51% of the total variance (Figure 3). Low event frequencies are associated with a distance of more than 500 meters from the forest, and with the presence of tea plantations and other guarded fields between the field and the forest. Medium and high frequencies are associated with a distance of less than 100 meters from the forest, the absence of tea plantations and the absence of other guarded fields between the field and the forest.

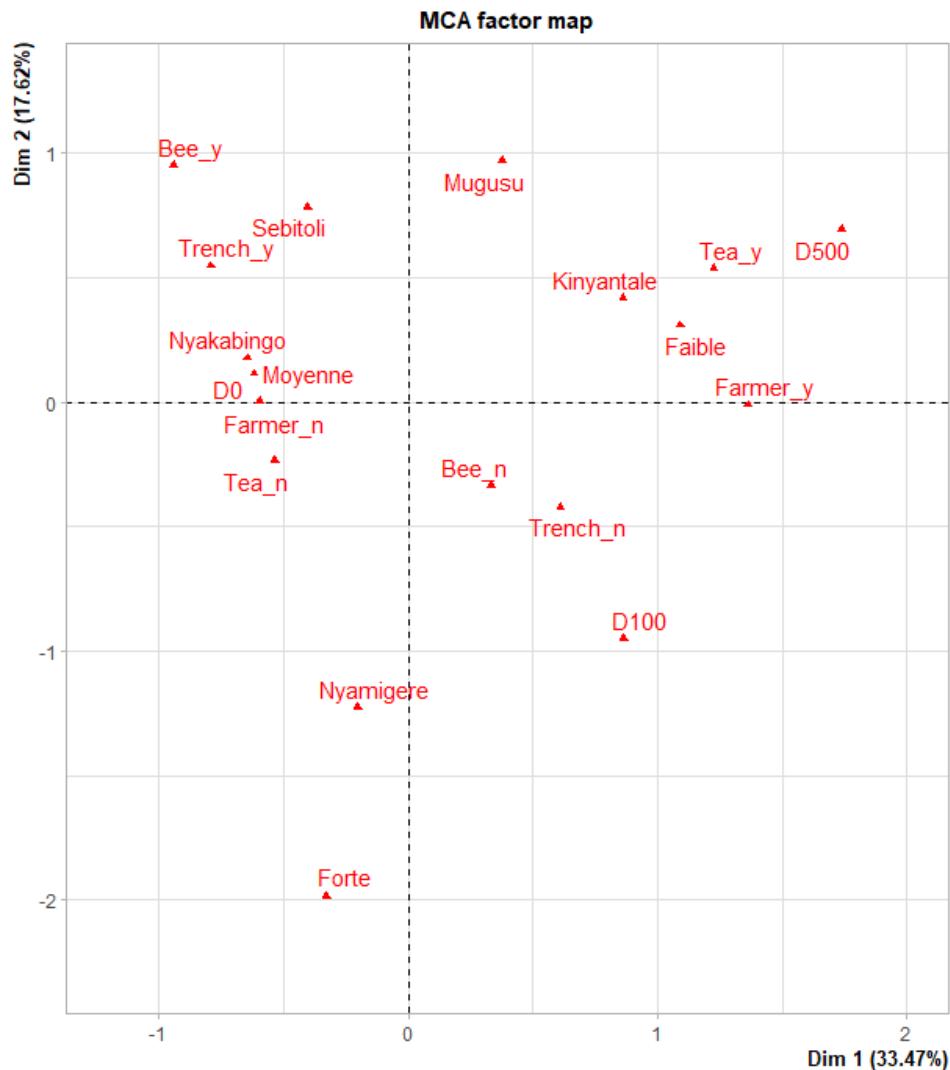


Figure 3: Scatter plot of the two first axes of the Multiple Correspondence Analysis performed on the seven variables. Distance between the field and the forest (D0: less than 100 meters; D100: between 100 and 500 meters; D500: over 500 meters); Trench (Trench_y: presence; Trench_n: absence); Beehive fence (Bee_y : presence; Bee_n: absence); Tea plantations (Tea_y: presence; Tea_n: absence); Other guarded field between the field and the forest (Farmer_y: presence; Farmer_n: absence); event frequencies (Faible: low frequency; Moyenne : moderate frequency; Forte: high frequency); and the villages.

Differences in event frequencies between farmers can be explained by the distance to the forest (Mann Whitney test; 100m distance $W=108.5$, $p=0.016$; 500m distance $W=71$, $p=0.018$), the presence of tea plantations (Mann Whitney test, $W=110$, $p=0.005$) and the presence of other farmers guarding their fields, between the interviewee's field and the edge of the forest (Mann Whitney test, $W=98.5$, $p=0.014$). However, they are not explained by the presence of trenches or beehive fences.

Farmers protected by tea plantations have significantly lower frequency of crop feeding than others. Munobwa village is an excellent example of protection by a buffer zone of tea

plantations. The village is separated by about 1 km of tea from the forest edge. The farmers interviewed who lives in the center of the village reported that they had no problem with elephants, which did not come into the village center because they were protected by the tea. The seven episodes of crop feeding recorded in this area occurred in the tea workers' fields, located in the middle of the tea plantation, about 200 meters from the forest.

4. Discussion

During this two-year survey, considering the six villages, between 2 and 47 incursions of elephants were recorded each month, with a total of 472 events. During these events, 1210 elephants were observed, a quarter of which were attributed to one of the two species, present outside of the forest in equal proportions, contrary to our prediction that savannah elephants may be less reluctant to travel in open areas. Group size of savannah elephants observed outside of the forest was similar to that of forest elephants, contrary to our hypothesis that we may observe larger group size of savannah elephant than forest elephant. Farmers detected aggressiveness in less than 20% of the cases with no difference between the two species in their behavior in general. Family groups included juveniles tend to show more aggressiveness during the crop feeding events. Those groups were observed in a quarter of all events while males (in groups or solitary) were involved in 29.3% of the events.

Variations reported by farmers in incursion frequency are not correlated with monthly weather, but appear to be related to the availability of mature maize, the most consumed crop. We also noted significant differences in incursion frequencies between villages and between farmers within the same village. These would be related to the distance of the field from the forest, the presence of buffer zone and the presence of other guarded fields between the field and the forest, rather than to the presence of beehive fences and trenches.

In addition, farmers seem to have a misperception of elephant incursions, as a dangerous animal that comes in large numbers to consume crops on a daily basis. On the contrary, longitudinal survey of the elephant incursions shows few cases of aggressiveness, with most incursions carried out by small groups of three or fewer elephants, and few events (<30%) leading to actual crop damage. The results of this study will be shared during meetings with village communities to discuss these differences between their perceptions of the conflict and the observations they recorded during the two-year survey.

4. 1. Crop feeding temporality

Temporal variations in crop feeding by elephants have been widely described (Tchamba, 1995), and they differ according to region and habitat climate. Two main hypotheses have been put forward, both consistent with the optimal foraging theory (Stephens & Krebs, 1986). The first hypothesis attributes the increase in crop feeding events to a decrease in the quality and nutritive value of wild foods (Osborn, 2004). The second hypothesis links peaks in crop feeding events with the availability of mature crops in the fields. Variation in forage quality is often low in tropical forests, unlike in savannahs and is therefore unlikely to explain the variation in the number of events on its own. In addition, the peak of wild food availability in the rainforest occurs during the dry season (Naughton et al., 1999), i.e. at the same time as the peak of maturity of food crops and the increase in the number of events. Moreover, Naughton-Treves et al. (1998) and Chiyo et al., (2005) showed that in Kibale National Park, the attractiveness of maize to elephants was independent of the availability of natural forage.

However, another study conducted in Kibale National Park showed that the concentrations of several minerals including sodium were low in the wild diet of Kibale elephants, compared to requirements based on captive elephants or other populations (Rode et al., 2006). Moreover, cultivated crops are known to be richer in macronutrients and mineral salts than wild plants of the same taxa (Sukumar, 1990). The search for an alternative mineral source may be an important factor driving elephant crop feeding behavior.

As in a very large number of study sites (Barnes 2006; Hillman-Smith et al., 1995; Sitati et al., 2003), the crop feeding events took place exclusively at night in the north of Kibale National Park. However, elephants are active both day and night (Shoshani et al., 2004), suggesting that they avoid the risks associated with daytime human activities (Eltringham & Malpas, 1980; Hoare, 1999; de Boer et al., 2000; Graham et al., 2009). Indeed, humans are less active in the fields at night, and darkness allow elephant to be less detected. This hypothesis of human avoidance behavior by elephants is reinforced by the fact that elephants come less into the fields on full moon nights (Barnes et al., 2006; Gunn et al., 2014).

Inter-annual variations in the number of crop feeding events are common (Tchamba, 1995). This could be due to a lower density of elephants in the north of Kibale National Park, which could be caused by a wetter and less warm year, implying that the elephants did not need to come to seek the coolness and high water availability of the north of the forest (Struhsaker, 1997).

Moreover, the flat curve observed for 2019 is probably due to the staggering of maize crops over time, offering almost year-round crops close to maturity (Krief, personal communication). This is different from 2018 when the farming seasons were more pronounced.

4. 2. Elephant involved in the crop feeding episodes

The distribution of elephant group size is wide, ranging from 1 to over 50 individuals. However, the majority of groups are small. Indeed, the number of elephants per event is less than or equal to 3 individuals in 73.7% of the episodes. These figures may be underestimated, however, if part of the group remains on the edge of the forest and then hidden by vegetation. Nevertheless, these results are close to those found by Sitati et al. (2003), whose group sizes ranged from 1 to 40 individuals, with a large majority of small groups, although the composition of the groups is different.

In contrast to several locations where individual males and male groups are almost exclusively involved in crop feeding events (Chiyo et al., 2011a; Hoare, 1999; Chiyo & Cochrane, 2005), we observed in the north of Kibale National Park quite similar proportion of males and family groups. However, Smith and Kasiki (2000) found that family groups were predominantly involved around the Tsavo National Park, in Kenya. Surprisingly, we recorded the presence of juveniles in 20% of the events, whereas going into the fields represents a significant risk (Chiyo & Cochrane, 2005).

Recordings of crop feeding events showed that elephants were more aggressive when juveniles were present, and this information was widely reported in group and individual interviews. This is consistent with the fact that elephants are protective of their offspring (Maestriperi, 1992) and are more likely to exhibit agonistic behavior in the face of threats such as humans.

However, determining the species of elephant was impossible for 75% of the elephants. The main reasons are that the events took place at night, and farmers did not always have torches. Furthermore, elephant incursions are stressful times for farmers, whose main objective is to repel the elephants in order to protect their crops.

Another issue that was recently pointed out by our results of genetics and morphological surveys is the presence of hybrid individuals in large proportion. The genetic revealed 81.3% of hybrids out of 91 individuals sampled (Bonnald et al. in prep a), while 51.1% of hybrids were detected with camera traps survey (Bonnald et al., in prep b). Hybrids have intermediate phenotypes between forest and savannah. In addition, groups of elephants in this hybridization

zone are composed of a mixture of individuals of the three types: forest, savannah and hybrids, that may explain that potential original differences in behaviors are blurring over time.

4. 3. Location of the crop feeding episodes

Several studies have pointed out the difficulty of identifying spatial determinants for crop feeding events (Sitati et al., 2003; Naughton Treves et al., 1998). It is indeed surprising to observe such large differences in crop feeding frequencies between villages located in the same area, and even more between villages about 1 km apart. Naughton-Treves et al. (1998) have already observed this phenomenon in the Kibale National Park, and concluded that crop availability did not fully explain the inter-village variations, and that hunting could also be an explanatory factor for these variations.

Other studies explain these differences by the unpredictability of male elephant groups (Sitati et al., 2003). However, in this study, we observed as many individual males and male groups as we did family groups, which would be more predictable, suggesting that factors other than elephant behavior are at play.

Location in relation to the forest and topography are factors that should not be overlooked. In our study area, the most affected village (Nyamigere) is located between the Mpanga river and a large swamp, and is believed to be an area formerly used by elephants before it became agricultural lands (Nyakahuma, personal communication). In addition, within the forest near this village, there is a large wetland that is very attractive to elephants. These elements may partially explain the high frequencies observed in Nyamigere village.

In addition to variations between villages, we also noted large differences in crop feeding frequencies between farmers in the same village. We were able to show that the distance between the field and the forest was a factor explaining these variations, with farmers whose fields are less than 100 meters from the forest are more likely to experience crop feeding by elephants. The correlation between the distance from the park boundaries, fragments or permanent water and farm vulnerabilities has been widely described several times in forested areas and savannah areas (Dudley et al., 1992; Hill, 1997; Naughton-Treves, 1998; Hartter, 2009; Graham et al., 2010).

The farm vulnerability also seems to decrease when they are protected by tea plantations or by the presence of other guarded fields. Indeed, fields are then protected by a first group of farmers

whose fields are on the edge of the forest. The elephants are usually repelled before they have time to reach the second row of fields (Hill, 1997).

There were no significant differences in crop feeding frequency between farmers whose fields were close to trenches and beehive fences, and those who were not protected by these types of fences. We suspect that trenches and beehive fences present in the study area are too small and elephants bypass them to access the fields. In addition, these fences require a high level of maintenance and become ineffective otherwise. After a few months, the trenches become bushy, the edges collapse during the rainy season, and the elephants know how to create passages through the trench by filling it in and trampling the edges. Beehive fences require regular maintenance to ensure the health of the colonies. If the colonies are weak or the hives uncolonized, the beehive fence becomes nearly ineffective. In order to better cope with the threat that these two species represent for crops, it is necessary to put distance between fields containing palatable crops, such as maize, and the forest, but also reinforce the guarding of the fields, especially at night.

Finally, it appears that our survey did not reveal significant behavioral patterns for the two elephant species during crop feeding episodes when they are sharing the same environmental conditions. Such results suggest that a differentiated conflict management for the two species is not required in our hybridization area, and likely in other places where the two species are living together. However, these results may differ in area where only one of the elephant species is present.

Acknowledgements

We would like to thank the Uganda Wildlife Authority and the Uganda National Council for Science and Technology for permission to conduct research in Kibale National Park, Uganda. We are thankful to Jean-Michel Krief, co-director of the Great Ape Conservation Project. We are very grateful to Paul Tusabe, field assistant of the Sebitoli Chimpanzee Project. Financial support for Sebitoli Chimpanzee Project is granted by Projet pour la Conservation des Grands Singes, Fonds Français pour l'Environnement Mondial, Fondation Prince Albert II, Fondation Nicolas Hulot, and the National Museum of Natural History. Julie Bonnard thanks the Museum, GACP and Kinome for the financial support of her PhD studies, and Nicolas Metro and Yohann Fare for their contribution to the supervision of her work.

Article 4 : Molecular sexing of degraded DNA from elephants and mammoths: a genotyping assay relevant both to conservation biology and to paleogenetics

Cet article a été publié dans la revue Scientific Reports en mars 2021 (IF =4). Les données supplémentaires (supplementary data) sont présentées en annexe 4.

Authors

Aznar-Cormano Laetitia¹§, Bonnald Julie^{2,3}§, Krief Sabrina^{2,3}, Guma Nelson⁴, Debruyne Régis^{5*}

1 Centre de Recherche en Paléontologie Paris (CR2P), Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Université, CNRS; CP38, 57 rue Cuvier 75005 Paris, France

2 Eco-Anthropologie (EA), Muséum national d'Histoire naturelle, Université Paris Diderot, CNRS; 17 place du Trocadéro, 75016 Paris, France

3 Sebitoli Chimpanzee Project, Sebitoli research station, Kibale National Park, Fort Portal, Uganda

4 Uganda Wildlife Authority, Kampala, Uganda

5 Direction Générale Déléguée à la Recherche, à l'Expertise, la Valorisation et l'Enseignement (DGD-REVE), Muséum national d'Histoire naturelle; CP17, 57 rue Cuvier 75005 Paris, France

§ These authors contributed equally to the manuscript

* Corresponding author; regis.debruyne@mnhn.fr

Abstract

It is important to determine the sex of elephants from their samples – faeces from the field or seized ivory – for forensic reasons or to understand population demography and genetic structure. Molecular sexing methods developed in the last two decades have often shown limited efficiency, particularly in terms of sensitivity and specificity, due to the degradation of DNA in these samples. These limitations have also prevented their use with ancient DNA samples of elephants or mammoths.

Here we propose a novel TaqMan-MGB qPCR assay to address these difficulties. We designed it specifically to allow the characterization of the genetic sex for highly degraded samples of all elephantine taxa (elephants and mammoths). *In vitro* experiments demonstrated a high level of sensitivity and low contamination risks.

We applied this assay in two actual case studies where it consistently recovered the right genotype for specimens of known sex *a priori*. In the context of a modern conservation survey of African elephants, it allowed determining the sex for over 99% of fecal samples. In a paleogenetic analysis of woolly mammoths, it produced a robust hypothesis of the sex for over 65% of the specimens out of three PCR replicates. This simple, rapid, and cost-effective procedure makes it readily applicable to large sample sizes.

Keywords

Molecular sex determination; degraded DNA; elephantids; probe-based qPCR; allelic discrimination

1. Introduction

Molecular sexing has proven to be of use in a broad range of applications in biology, which encompass conservation biology, paleogenetics, and zooarcheology. For endangered species like modern elephants, the ability to monitor the sex distribution within and between populations is critical to ecological surveys and conservation programs (Archie & Chiyo, 2012). For example, it has revealed an artificial bias in sex ratio in natural populations from different areas of the world, due to the selective poaching towards large tusk-bearing (i.e. male) elephants (Vidya et al., 2003; Chiyo et al., 2015). In areas where human-elephant conflicts occur, knowing the sex of the raiding individuals might help mitigating tensions, by integrating the known differences in the crop feeding behavior between males and females (Sukumar & Gadgil, 1988; Hoare, 1999; Smith & Kasiki, 2000).

In the course of the genetic surveys of wild populations of elephants, the most typical sampling material has long been non-invasive fecal samples (Eggert et al., 2002; Vidya et al., 2009; Ishida et al., 2011; Fernando & Lande, 2000). The collection of such material generally happens without the actual sighting of the animal, so that its individual sex remains unknown. Since the size of the dung bolus is highly correlated to the actual size of the animal, it allows to recognize that the largest dung boli belong to male specimens, thanks to the important sexual dimorphism in elephants (Morrison et al., 2005). However, for the large majority of dung boli, the sex of the individual remains indiscernible. The other typical material used in elephants' genetics is seized ivory (Mondol et al., 2014; Wasser et al., 2008) for which the same rationale can be applied to determine the sex, hence with the same general limitations. Molecular methods have thus been sought to provide a quick and effective assessment of the sex of elephants. Yet, the nature of these samples entails another difficulty in their genetic analysis. Depending on the freshness of the dung collected, the elephant DNA content of a sample can vary extensively in amounts and degradation levels. After five days of deposition, the targeted

PCR amplification of either mitochondrial or nuclear DNA has proven to be difficult to impossible (Tighe et al., 2018). Although the high mineral content of the ivory allows it to retain some DNA up to thousands of years in optimal conditions (Ngatia et al., 2019), its low original content in living cells reduces the overall amount of DNA that can be recovered (Mailand & Wasser, 2007). The DNA extracted from either ivory stocks or dung thus usually exhibits typical features of post-mortem degradation, in particular a high level of fragmentation. These features make the molecular determination of the sex from such samples non-trivial.

The range of scientists interested in the ability to determine the genetic sex of elephantine specimens extends beyond the scope of conservation biologists. The paleogeneticists who study the evolution of the extinct mammoths and elephant forms also have a keen interest in the sex of their specimens (Pečnerová et al., 2017). Discoveries of sub-complete specimens are exceptional, and although the size of individual bones might sometimes be sufficient to establish the sex of a specimen, most of the ancient elephantine remains cannot be accurately sexed through an anatomical analysis. Yet, this knowledge is key to directly address the social and ecological features of these extinct lineages, which are otherwise mostly inferred from actualistic comparisons where modern elephants' biology serves as a template (Haynes, 1991). Because of the strong sexual bias that conditions the dispersion of elephantids – solitary male disperse whereas female-led herds exhibit a high level of philopatry (Archie et al., 2006) – knowing the sex of the specimens could also be useful to identify possible migrants. The extensive work published on mammoth paleogenomes in the last decade confirmed the advanced state of DNA degradation for these animals, even when preserved in the permafrost (Palkopoulou et al., 2018), so that most of their endogenous DNA content is composed of fragments below 100 or even 50 nucleotides long. Although this preservation has allowed the sequencing of dozens of mammoth mitogenomes (Chang et al., 2017), the direct amplification of mammoth nuclear DNA via conventional targeted PCR remains extremely difficult

(Schwartz et al., 2009). Until now, the only published method to establish the sex of an elephantine specimen for which ancient DNA is available has relied on a statistical analysis of the relative depth of coverage of the autosomes and the X chromosome to determine its valence (Pečnerová et al., 2017; Flamingh et al., 2020). This methodology is appealing in its own rights, as it reveals the sex as a by-product of the genome sequencing of these animals – even at moderate sequencing depth. Nevertheless, it is far too costly and cumbersome to be adopted as a standalone diagnostic test of the sex for elephantine specimens when large amounts of specimens are to be analyzed.

Until recently, the two main strategies developed for sexing mammals with PCR analysis have been applied to perform the molecular sexing of elephants. The first strategy relies on the targeted PCR amplification of a molecular marker present on both X and Y chromosomes and bearing sex-specific allelic features. It uses the conservation of the sequence at the regions flanking the polymorphic sites to design a single primer pair in order to co-amplify both alleles – and avoid potential biases due to uneven sensitivity. It then uses the inner-sequence variation to genotype the X and Y alleles separately. In their endeavour to generalize this approach among various mammal groups, Fernando & Melnick (2001) first suggested the use of the sex-specific variants of the Zinc-Finger gene within elephants (herein referred to as ZFX and ZFY). They promoted a direct analysis of potential “double-peaks” in chromatograms to establish the genotype, but this approach has received little audience. Instead, genotyping the Zinc-Finger alleles has long relied upon agarose electrophoresis of restriction fragments length polymorphism (RFLP) using a differential BamHI digestion (Fernando & Melnick, 2001; Vidya et al., 2003). The original ZFX/Y assay for the elephants required the amplification of a 450 base pair (bp) long amplicon. Two studies independently suggested reducing the amplicon length to improve the success rate for potentially degraded non-invasive samples: Chakraborty et al. (2014) developed a 265 bp long assay in addition to a Y-specific internal primer to

segregate both sexes directly at the PCR stage, whereas Munshi-South et al. (2008) shortened the PCR design down to 150 bp while retaining the RFLP approach.

Due to potential contamination risks related to the high level of conservation of the Zinc-Finger gene among mammals, some authors have developed another type of assays (Gupta et al., 2006; Ahlering et al., 2011). In this second strategy, the sexing relies upon the amplification of sex-specific amplicons, mostly the SRY gene present only on the Y chromosome. The risk of false-negative results (i.e. excess of female genotypes) is very high as many factors but the sex might cause a non-amplification of the SRY fragment: PCR inhibitors, primer mismatches, insensitive PCR conditions, etc. Gupta et al. (2006) attempted to circumvent that limitation by complementing their SRY test with a separate, non-sex specific, amplification of a mitochondrial fragment. However, in the absence of any reciprocal sensitivity analysis of the SRY and mitochondrial assays, the risk that false female signatures be recovered remains: the sole positive amplification of the mitochondrial fragment may reflect its much higher copy number in the cell than the nuclear Y chromosome. More recently, Ahlering et al. (2011) proposed a multiplex PCR approach of three sex-specific nuclear markers: SRY and AMELY2 on the Y, and PLP1 on the X. Their amplicon lengths were below 200 bp, with the longest for the X marker. This design mitigated the risk of false-negative assignment to the female sex: in case all three amplicons were negative, no sex was inferred. Mondol et al. (2014) refined that multiplex methodology in order to automatize the genotyping via the fluorescent tagging of amplicons from almost one thousand ivory seizures. Their overall success rate of 65.5% was positively correlated with the observed length of amplifiable DNA in the samples. This outcome exemplifies that, despite the amplicons being relatively short (between 71 and 192 bp), over a third of the specimens could not be sexed due to the DNA degradation in the samples.

The published material from both elephants and mammoths leads to the invariant observation that a simple, cost-effective, and yet sensitive method to derive the genetic sex of elephantine specimens is pending. To limit the risk of false-negative assignation while using a single assay, we have preferred to build upon the Zinc-Finger genotypes with two allelic copies present in both sexes (Fernando & Melnick, 2001). Here we propose to re-invent the Zinc-Finger sexing assay to meet three key criteria. (I) The novel assay needs to be as short as possible to be usable on highly degraded DNA sources – whether modern or ancient – while maintaining sufficient sex-specific variation to discriminate ZFX and ZFY alleles unambiguously. (II) The PCR primers must be equally efficient for both alleles across all elephantine taxa to exclude any potential bias, and yet minimize the risk of contamination, particularly with humans. (III) The sexing assay should discriminate both ZFX and ZFY alleles at the real-time PCR stage, without the need for any other equipment or experiment downstream the amplification step. We assess the performance of this novel assay in three different experimental contexts: with an *in vitro* analysis of standard quantitative series of both ZFX and ZFY elephantine alleles, and through two case studies that involve DNA extracts from elephant feces from Uganda as well as woolly mammoth bones from Siberia.

2. Materials and Methods

2. 1. Design of the novel Zinc-Finger TaqMan assay

In order to establish the level of sequence conservation of the Zinc-Finger gene within the elephantine taxa, we aligned the known ZFX/Y regions for both alleles and each genus using Geneious R9. For the Asian elephants (*Elephas maximus*), we used the previously published Sanger sequences²⁴ (Supplementary Table S1). For the woolly mammoths (*Mammuthus primigenius*) and the African elephants (*Loxodonta africana*), due to the lack of actual Zinc-Finger sequences deposited in sequence databanks, we recovered the corresponding

sequences via the mapping of published whole-genome NGS reads from known male specimens (Palkopoulou et al., 2018; Palkopoulou et al., 2015) (Supplementary Table S2). This alignment shows the complete conservation of the signatures discriminating the ZFX and ZFY alleles in Asian elephants at the scale of the elephantine subfamily. Low coverage data of this region (4X) are also available for the American mastodon (*Mammot americanum*; Supplementary Table S2), an extinct proboscidean species, which is a quite distant relative to the elephantine taxa: their most recent common ancestor dates back to 25-30 Mya (clade Elephantimorpha; Shoshani & Tassy, 2005). The comparison with the elephantine sequences strongly suggests the antiquity of these allelic signatures within the proboscideans (Supplementary Fig. S1). Conversely, when added to our comparison, the overlapping ZFX/Y sequences of modern humans show several fixed divergent positions from the elephantids (Fig. 1).

We designed one pair of primers: ZF_Forward (5'-ACAAAATGGTGCATAAGGAAAAG-3'; $T_m = 58.9^\circ\text{C}$) and ZF_Reverse (5'-CTCAGCTGTCTCGTATTCACA-3'; $T_m = 60.3^\circ\text{C}$), which promote the amplification of a 74 bp long amplicon surrounding two sex-specific polymorphic sites. We chose priming sites exhibiting fixed divergent positions with human ZFX/Y sequences – specifically the final 3' position of the forward primer – to reduce the risk of amplification of human contaminants. Based on the melting temperatures of the chosen primers, we designed two sex-specific Minor Groove Binding (MGB) fluorescent probes diverging from each other by two of their 13 nucleotides (Fig. 1): ZFX 5'-VIC/AGCCAACAAAATG/NFQ/MGB-3' ($T_m = 69.0^\circ\text{C}$) and ZFY 5'-FAM/ATCCAGCAAAAATG/NFQ/MGB-3' ($T_m = 68.8^\circ\text{C}$), labelled with the two fluorescent dyes used by default in bi-allelic discrimination (Seeb et al., 2009), and manufactured by Applied Biosystems (Foster City, CA).

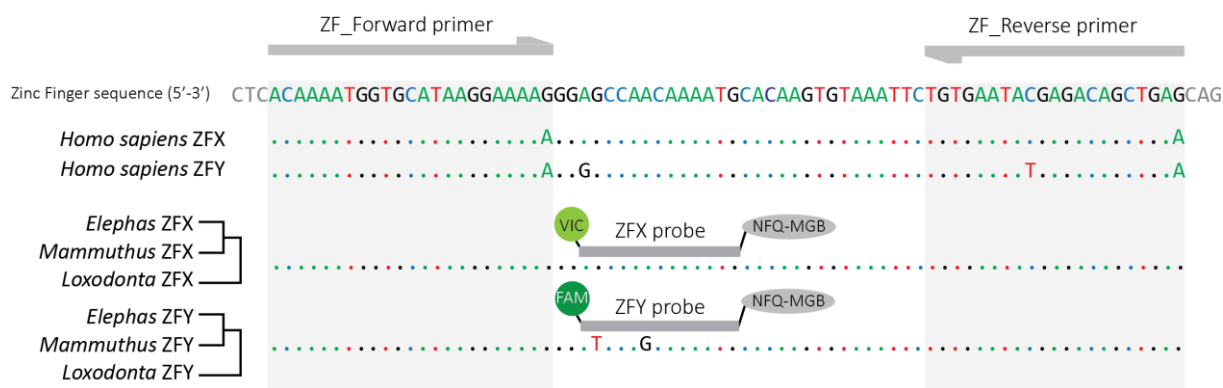


Figure 1: Alignment of the Zinc-Finger amplicon of interest for the ZFX and ZFY alleles from humans and elephantine taxa: *Loxodonta* (African elephants), *Elephas* (Asian elephants) and *Mammuthus* (mammoths). The top sequence represents the elephant ZFX allele; identities are indicated by dots. Primers and MGB probes are displayed in annealing position.

2. 2. *In vitro* sensitivity experiments

To address the sensitivity of our assay, we first generated sex-specific quantitative standards: we diluted a male mammoth DNA extract (Lyakhov mammoth; Supplementary Table S4) until the point when real-time PCR reactions using this dilution as a template would only yield the amplification of one or the other sex-specific allele (or no product at all). We pooled three reactions for which only the X allele was detected in one microtube, and three other Y-positive reactions in another microtube. Each pool was purified using the minelute PCR purification kit (Qiagen, Venlo, NL) and concentrated separately in 10 μ l of EBT buffer (Qiagen EB buffer supplemented with 0.05% Tween-20). We quantitated each sex-specific standard using the Qubit High Sensitivity assay kit (Invitrogen, Waltham, MA) and prepared a 10-fold dilution series ranging from 10^{10} copies down to 10^{-1} copy per μ l. Standard series were stored in frozen aliquots and thawed only before use.

We analyzed the sensitivity of the assay in two dimensions: (I) the sensitivity of the PCR amplification in absolute copy numbers and (II) the relative sensitivity of both X- and Y-

specific allele diagnostics. We first tested the general sensitivity of the assay using a SYBR Green I approach, with 1X Sso-Advanced Supermix (Bio-Rad, Ipswich, MA) and a standard series of each allele (10^5 down to 10^{-1} each), using 6 replicates of the standards at the low end (2×10^0 and 2×10^{-1}). We then evaluated the reciprocal sensitivity of each MGB probe via a TaqMan reaction using a standard series ranging from 10^5 down to 10^0 each, with three replicates for the latest. For probe-based PCR reactions, we used the dedicated TaqMan Fast Advanced Master Mix (Applied Biosystems, Foster City, CA) which contains dUTP and Uracyl-N-glycosylase (UNG) pre-treatment steps to avoid PCR contamination from carryover PCR products.

2. 3. Quantitative PCR optimization and genotype analyses

We compared the behaviour of TaqMan reactions with various combinations of primer concentrations between 400 and 900 nM, final probe concentrations ranging between 200 and 600 nM, and an annealing/extension temperature gradient (55-65°C). The best sensitivity was obtained around 60.5°C regardless of the reagent concentrations: the C_q of the standards were retarded by up to 0.8 or 1.2 cycles when lower or higher temperatures were picked, respectively. Balanced MGB probe concentrations systematically yielded a higher response of the FAM probe over the VIC one (up to 150%), and sometimes caused a shallow crosstalk-signal artifact within the VIC detection range. Implementing uneven probe concentrations – increasing VIC by one-third and lowering FAM by as much – addressed both issues. We thus adopted the following conditions for all subsequent experiments: final reaction volumes of 15 µl with 1X of TaqMan Supermix, 800 nM of each primer, 375 nM of Y-FAM probe, 525 nM of X-VIC probe, and 1-2 µl of DNA extract.

We performed all PCR reactions on a CFX-96 real-time thermocycler (Bio-Rad, Ipswich, MA) using the following 2-step conditions: after a first denaturation of 2' at 95°C, we

performed 40 cycles of 95.0°C 10 s and 60.5°C 35 s. We conducted the allelic discrimination from the qPCR output with the CFX-Manager software v3.1 (Bio-Rad, Ipswich, MA) using the following set of parameters: baseline subtracted curve fit, quantification cycle (C_q) determined via a single threshold set to 10% of average plateau fluorescence (measured in Rescaled Fluorescence Units, RFU), call of alleles on the last PCR cycle.

2. 4. Specificity analyses

We investigated the level of specificity of our assay against human contaminants via straight qPCR attempts with various concentrations of control human genomic DNA (Thermofisher, cat. number 4312660): 1, 5, and 25 ng per reaction. We complemented this analysis with an *in silico* assessment of our assay: we used BLASTn (Altschul et al., 1990) to analyze the ‘nr’ collection database in GenBank, and identify which taxa shared sequence identity with at least one of our primers. Among those hits, we focused on the putative sympatric taxa of elephantids (modern and extinct) for which we aligned the available ZFX/Y fragments.

Although the risk of non-specific detection is extremely low with an MGB-TaqMan methodology (Seeb et al., 2009), we chose to monitor the specificity of PCR design in our case study experiments. We prepared two pools – one per case study – from all positive PCR reactions from actual specimens across an entire replicate series. We transformed these pools in double-indexed Illumina libraries (Kircher et al., 2012) and performed a shallow sequencing of each (in paired-end 2*75 bp).

2. 5. Case study on elephant fecal extracts

We conducted the fecal sampling of wild elephants from November 2016 to January 2019 in Sebitoli area in the vicinity of Kibale National Park (south-western Uganda). The wildlife of this forest area, located at the north of the protected area, is studied by the Sebitoli Chimpanzee Project/Great Apes Conservation Project and the Muséum national d’Histoire

naturelle (MNHN, Paris, France). Commercially logged in the 1970s, the Sebitoli forest is now composed of 70% of regenerating forests and only 14% of old-growth forest (Bortolamiol et al., 2014). In areas adjacent to Kibale, human population density is high (Hartter, 2010) (circa 300 inhabitants / km²). They grow monocultures such as tea fields, eucalyptus, and banana plantations as well as crops like maize, which attract elephants and primates out of the forest. This survey is part of a project aiming at mitigating the human-wildlife conflict at the edge of the protected area in the framework of the Memorandum of Understanding SJ 445-12 between MNHN, Uganda Wildlife Authority, and Makerere University in Uganda and the MoU between UWA and GACP.

To avoid the repeated sampling of the same individuals, we collected only once when we encountered several dung boli of similar size on the same day and location. Since female elephants live in close family groups (Moss & Poole, 1983; Turkalo & Fay, 2001) – while the adult males are mostly solitary – this strategy made the sampling of male dung more likely than female ones. A quantity of 10 to 15 g of feces was stored in 70% ethanol for 24 hours. After removing the supernatant, feces were placed in gauze on silica gel beads and stored at ambient temperature until processed in the laboratory. After removing the largest vegetal compounds, between 150 and 200 mg of dried feces were extracted with the Power fecal DNA Isolation Kit (MoBio, Carlsbad, CA). The DNA extraction was performed in France, at the modern lab of the ‘Plateau de Paléogénomique et Génétique Moléculaire’ (P2GM platform) from the MNHN. Total DNA yields from the extracts, as measured with a NanoDrop 2000 (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA), ranged from 2.9 to 186.7 ng / µl (Supplementary Table S3).

To validate the assay, we used a set of 12 elephant extracts for which sex was known *a priori*: six male and six female specimens. We then implemented our assay in a case study that involved 91 specimens of unknown sex. Two PCR replicates per individual extract were

performed, in parallel with a total of 7 PCR negative controls (NTC for ‘No Template Control’ reactions).

2. 6. Case study on mammoth ancient DNA

Over the last 20 years, we have gathered several dozens of woolly mammoth samples that have been used in various paleogenetic analyses (Debruyne et al., 2003; Debruyne et al., 2008). They are part of a broad comparative genomics project of diachronic specimens from Beringia which objective is to address the diversity and gene flow throughout the Late Pleistocene populations of woolly mammoths. Here we attempted to derive the genetic sex for a subset of 29 specimens using the novel assay. These samples all come from the Late Pleistocene in Siberia, and the radiocarbon-dated specimens range from 4420 up to beyond 50 ky BP (Supplementary Table S4).

DNA extractions and PCR setup of mammoth samples took place in the dedicated ‘ancient DNA cleanroom’ at the P2GM platform, which is physically isolated from the modern lab. We used a protocol previously published for DNA extraction from bone (Debruyne et al., 2008) and extracted the specimens in 5 different series – each along with one extraction blank. We first tested six specimens of known sex (thanks to a morphological diagnosis): Lyakhov, Jarkov and Oymiakon (all males), 2001/174, Lyuba and Khroma (all females). We then implemented the assay on 23 extracts of unknown sex together with each extraction blank, several NTCs, and one absolute standard series to establish the number of template molecules for each X and Y allele available from our mammoth extracts.

Our sexing assay relies on the identification of one homozygous genotype (female) and one heterozygous genotype (male) via a bi-allelic target. In such a design, the risk of false assignation of a male to the female genotype due to allelic dropout of the Y allele is a limitation, particularly when working with templates of low DNA content (Gagneux et al., 1997; Taberlet

et al., 1996). We carried out all mammoth PCR reactions in triplicates, to comply with the multi-tube strategy developed to control for that risk. The implementation of a quantitative PCR framework in our sexing assay provided us with the ability to refine the estimate of the accuracy of the genotypes. Taberlet et al. (1996) showed that (i) the allele amplification of a bi-allelic marker behaves stochastically for very dilute samples, and (ii) for a known amount (U) of diploid genome copies in a reaction, the probability of allelic dropout can be precisely modeled (Supplementary Fig. S4). We posited that the sum of ZFX and ZFY allele copy numbers per reaction inferred via qPCR is a relevant proxy of this amount among our samples – a reasonable assumption when one considers that Zinc-Finger is a single copy nuclear gene. We derived the absolute copy number (CN) based on the Cq calculations for both Y-FAM and X-VIC between the positive specimens and the corresponding standard series. We then used this metric to estimate the probability P_{XX} of allele dropout per reaction for a true heterozygote, based on Taberlet et al.'s model. For each specimen, the theoretical risk of wrongly being deemed a female due to allelic dropout thus translates as $(P_{XX})^n$ from the binomial distribution of parameters n and P_{XX} , where n refers to the number of PCR attempts that yielded a genotype (Supplementary Table S6).

3. Results

3. 1. Sensitivity of the assay

For the standard series analysis based on SYBR Green quantitation, all PCR reactions were positive when we used at least two template molecule copies (Supplementary Table S5). Conversely, out of six reactions using 0.2 template copies, only one came up with a positive amplification. When the ZFX/Y alleles were assessed separately via TaqMan quantitation, all reactions were positive down to one copy of each allele, but not both alleles were detected for the three replicates performed at that concentration: one replicate detected only the X allele,

one only the Y allele, and the last one detected both. The examination of the standard curve for each sex-specific allele taken independently shows very similar kinetics between the probes (Figs. 2, S3): their measured efficiency is approximately 98% for both, with a slight delay in the X-VIC response of about a half cycle throughout the reaction. For each allele, the standard curve shows a linear quantitative response (once log-transformed) from 10^5 down to one copy with a correlation factor $r^2 > 0.997$.

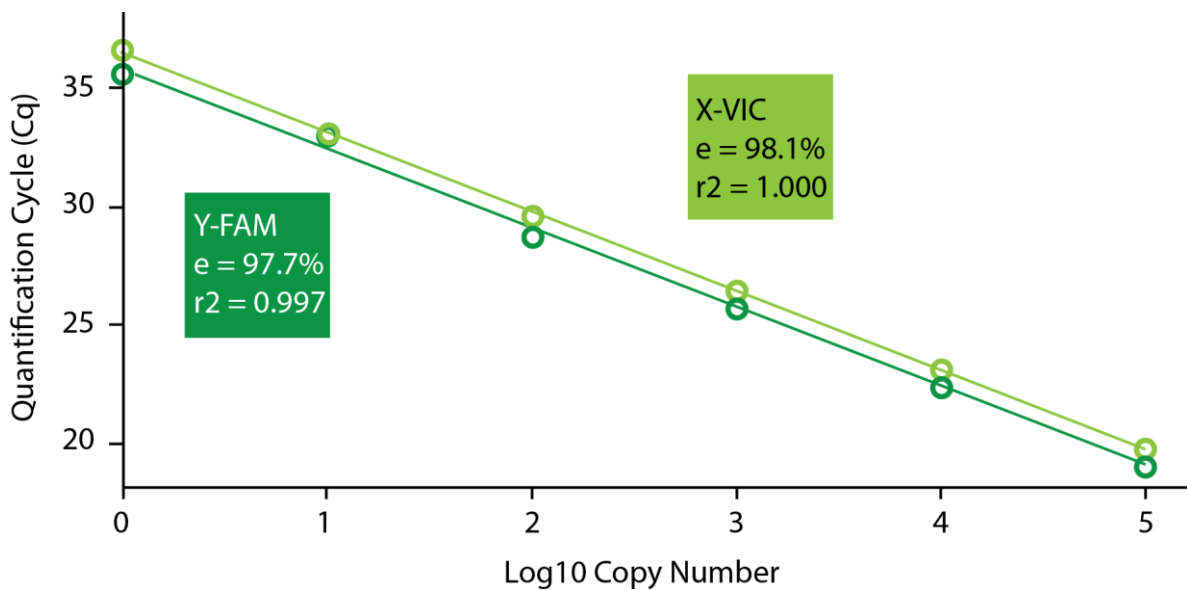


Figure 2: Standard curves for each sex-specific Zinc-Finger allele. Amplification efficiency (e) and correlation factors of the standard series (r^2) are indicated for each fluorescent probe.

3. 2. Specificity analyses

The experimental tests using human DNA as qPCR templates did not yield any detectable amplification product, even with the highest amount used (25 ng). In parallel, we sequenced almost 400 k reads based on our pooled positive PCR products from our elephant and mammoth datasets. Over 99.5% of the qualified reads could be unambiguously mapped to our target fragment within the elephantine Zinc Finger Gene, whereas the remaining reads were inconclusive due to their short length.

The *in silico* similarity analysis of the primers revealed that no documented species outside the elephantine group shares a perfect match with both primer sequences. The closest matches for the primers are found among three mammal groups: some other afrotheres than the proboscideans, some primates, and some carnivores (Supplementary Fig. S2). The last 3' position of the ZF_forward primer is a 'G', fixed for both ZFX and ZFY alleles within all elephantine taxa, whereas it is almost always an 'A' in other mammals, like in humans. Some rare exceptions are documented for potentially sympatric species where one Zinc-Finger allele displays an identical ZF_forward sequence to the elephantine sequences. They concern the chimpanzees' ZFX (which differ from all other Great Apes in that regard) and some canids ZFY. Nonetheless, the canids' ZFY always possess at least one fixed variant from the elephants' alleles in our probe range, which should preclude its fluorescent detection.

3. 3. Cases studies

Out of the 12 elephant test samples, all but one – which exhibits the lowest total DNA concentration in our set – provided positive amplification products. The genotype was accurately called twice for the 11 positive extracts: five males out of five and six females out of six (Supplementary Table S3). For the batch of elephants of unknown sex, all 91 specimens provided a molecular sex, while all the NTC remained negative (Fig. 3A). Thus, the call rate of the assay for all tested elephants was > 99% (204/206). Due to the absence of normalization in DNA amounts prior to the test (Malkki & Petersdorf, 2012), we observed an extended trail of plots for the homozygous genotype and a wide cluster spread for the heterozygous genotype. Yet, the genotyping of both molecular sexes was straightforward and both replicates consistently yielded the same genotype for each specimen: 32 XX (females) showed no amplification of the Y-FAM allele (no Cq and RFU < 100 for Y-FAM) whereas 70 XY (males) had Cq for both alleles. We observed no homozygous YY genotype (i.e. no Cq and RFU close to 0 for X-VIC only).

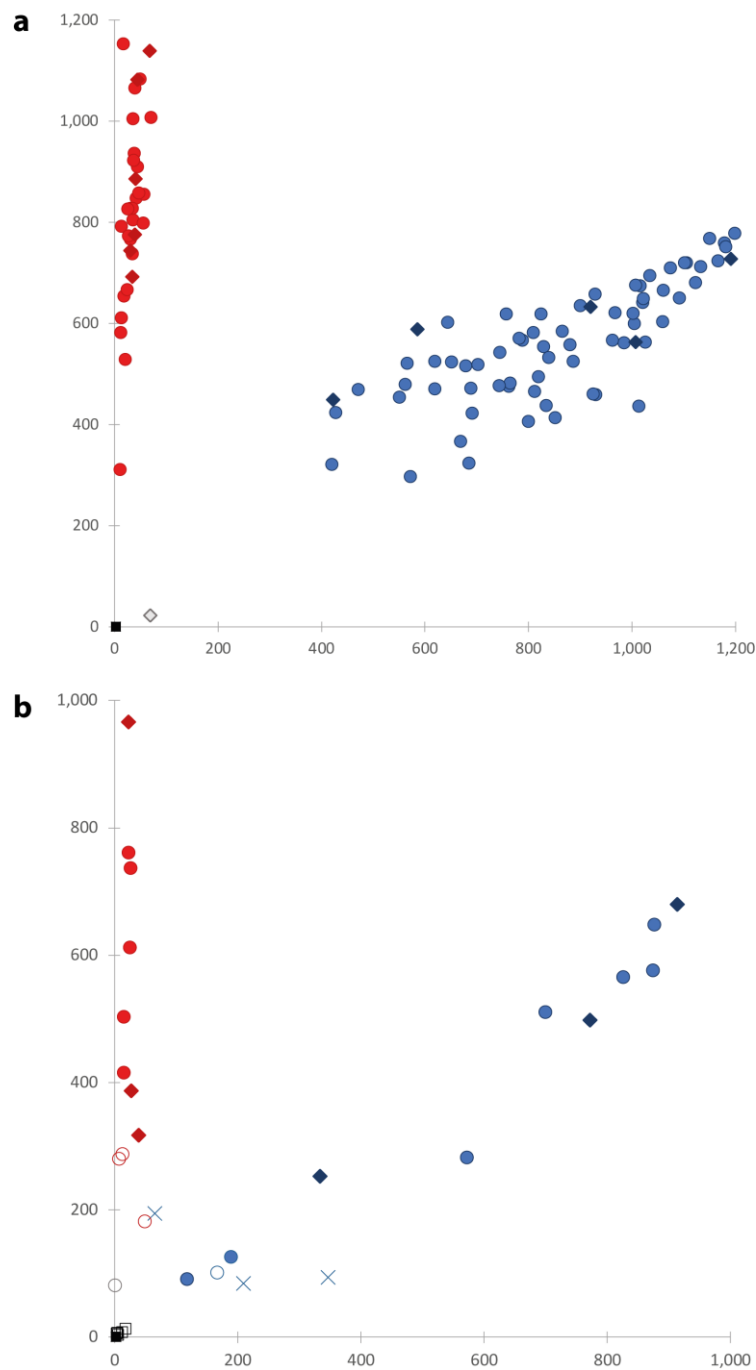


Figure 3: Allelic discrimination plots for the two case studies. Axes values in Rescaled Fluorescence Units (RFU). Male genotype calls are displayed in blue and female in red (supported calls are filled, putative calls are empty). ◆: specimens of known sex *a priori*; ●: specimens of unknown sex *a priori*; ×: specimens with inconsistent calls; ■: NTC; □: extraction blanks. **a.** Elephant case study. **b.** Mammoth case study.

For the mammoth case study, three specimens remained negative for all three replicates (both RFU close to 0, like the NTCs and extraction blanks), and four others amplified only twice. Among the 74 positive PCR replicates, four yielded non-discriminant final RFU values, which led to inconclusive calls – hence an actual positive call rate of 70/87 reactions (80%). The genotype calls are distributed as follows: 32 XX, 35 XY, and three YY (Table 1). Out of the 24 extracts that provided a putative genotype from at least two independent PCR reactions, 21 consistently yielded the same genotype across positive replicates: 11 females (XX) and 10 males (XY). Both male and female specimens of known sex *a priori* yielded results strictly congruent with the expected genotype (Table 1). However, a fraction of the ancient samples yielded low fluorescence values for both probes (i.e. generally below 200 RFU). In parallel, their C_q were generally higher than those obtained for the elephant dung, with more than half of them beyond the 35th cycle (Fig. 4). When translated into copy numbers, the average CN estimates per individual reaction cover three orders of magnitude: one half of the positive samples had beyond 20 Zinc-Finger copies whereas the other half never exceeded 10.3 copies per reaction. The consistency of the genotype calls per reaction was highly correlated with the CN value: the specimens for which PCR replicates provided inconsistent results all rank in the last ten samples when ordered by descending CN average (Table 1).

Specimen ID	Replicate details					Average RFU		Average CN			Inferred sex	
	PCR+	X X	X Y	Y Y	?	Y- FAM	X- VIC	Y- FAM	X- VIC	total		(P _{XX}) ⁿ
Khroma (F)	3	3				23	966	0.0	887.5	887.5	Female	< 0.1%
2005/931	3	3				23	760	0.0	678.3	678.3	Female	< 0.1%
2005/918	3	3				26	736	0.0	500.3	500.3	Female	< 0.1%
2005/898	3		3			826	565	237.2	214.8	452.0	Male	< 0.1%
Oymiakon (M)	3		3			772	498	174.5	229.9	404.4	Male	< 0.1%
2005/897	3		3			874	575	143.7	135.4	279.1	Male	< 0.1%
Lyakhov (M)	3		3			913	680	121.0	151.8	272.8	Male	< 0.1%
2005/915	3		3			700	510	81.0	86.3	167.3	Male	< 0.1%
2005/924	3		3			877	647	50.8	34.9	85.7	Male	< 0.1%
WR2	3	3				25	611	0.0	53.3	53.3	Female	< 0.1%
2000/174 (F)	3	3				27	387	0.0	24.8	24.8	Female	< 0.1%
2005/999	3	3				15	503	0.0	22.1	22.1	Female	< 0.1%
2005/913	3		3			572	282	13.6	7.1	20.7	Male	< 0.1%
2005/900	3	3				16	415	0.0	10.3	10.3	Female	< 0.1%
Jarkov (M)	3		3			333	253	3.0	3.7	6.7	Male	< 0.1%
Lyuba (F)	3	3				39	317	0.0	3.3	3.3	Female	0.4%
2005/945	3		2	1		346	95	2.1	0.7	2.8	Male	0.7%
2001/451	2	2				13	287	0.0	2.3	2.3	Female ?	5.1%
2002/489	3		3			189	126	0.9	0.9	1.8	Male	1.9%
2003/838	2			1	1	167	101	0.6	1.0	1.6	Male ?	28.7%
2005/927	3	1	2			65	195	0.2	1.4	1.6	Male	2.4%
2000/165	3	2			1	50	181	0.3	1.2	1.5	Female ?	8.8%
2000/187	3	1	1	1		209	85	0.8	1.7	1.5	Male	2.6%
2005/904	3		3			118	91	0.7	0.7	1.4	Male	2.9%
2000/175	2	2				8	280	0.0	1.2	1.2	Female ?	10.9%
2000/176	2				2	1	81	0.0	0.6	0.6	?	na

Table 1: Genotyping reactions summary and inferred sex for the 26 mammoth specimens that yielded positive amplifications. The specimens are presented by descending total copy number (CN) per reaction. When the sex of the specimen was known *a priori*, it is indicated next to its ID in parentheses. Replicate details provide the number of positive reactions (PCR+) broken down by genotype (homozygous XX or YY, heterozygous XY, and inconclusive ‘?’). Average fluorescence (RFU, given in arbitrary units) and copy numbers per reaction (‘total’ being the sum of the Y-FAM and X-VIC allele counts) are provided. The (P_{XX})ⁿ column refers to the theoretical risk of allelic dropout for each specimen (see main text and Supplementary Table S6 for details).

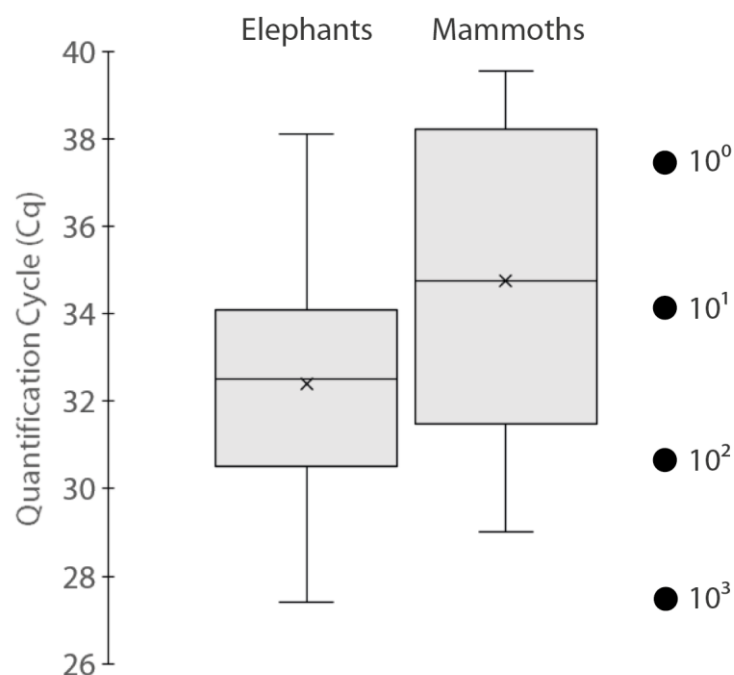


Figure 4: Boxplot distribution quantification cycle (Cq) range for the X-VIC allele (detected in both sexes). Left: modern elephant dung samples (n = 105); right: ancient mammoth bone samples (n = 26). ● at the far right indicate the Cq of the quantification standards for comparison

4. Discussion

When we started this study, our primary objective was to promote a novel molecular sexing assay that would work for all elephantine taxa (extinct mammoths and modern elephants), in the context of degraded DNA material. To be a useful diagnostic tool, this assay needed to be easy to set up and rapid to perform, require the minimal possible equipment and yet remain economically relevant. To reach those objectives, we adopted the TaqMan-MGB fluorescence approach, which has been the leading technique for targeted SNP detection in the range of PCR allelic discrimination methods over the last two decades (Gibson, 2006; Shen et al., 2009; Seeb et al., 2009). Although it relies on SNP signatures on the sex-specific alleles of the Zinc-Finger gene that have been known for 20 years, our assay represents the first implementation of this methodology for the determination of the sex of elephantine taxa.

The use of the minor-binding-groove probe technology allowed us to design a very short assay (74 bp) to accommodate degraded DNA sources. It is six times shorter than the original Zinc-Finger assay (Fernando & Melnick, 2001) and still twice shorter than the construct proposed by Munshi-South et al. (2008). Previous quantitative work on ancient DNA has shown that a two-fold increase in amplicon length might lead to a ten-fold decrease in copy number (Schwartz et al., 2009). We thus expected that our length adjustment should extend the range of usable (degraded) samples to determine the sex, compared with previously published sexing assays for elephants. The very high level of sensitivity that the novel assay exhibits also warrants its usability in that regard. For the selected set of experimental parameters and reaction conditions, we have shown that it is sensitive down to two template copies per reaction – whereas no such appraisal of the sensitivity is available for the previously published assays. Furthermore, our analysis of the ZFX and ZFY allele standard series revealed that it is similarly sensitive and efficient for each allele (Fig. 2). Despite a visual delay of approximately a half cycle in the X-VIC response compared with the Y-FAM signal, the difference is merely imputable to the lower fluorescence level of the VIC probe.

Despite its short length, our assay is also very specific, thanks to the dual hybridization of specific PCR primers and allele-specific probes (Fig. 1). Firstly, the observed specificity of each probe towards its target allele is total: no false detection was caused by crosstalk. Secondly, the clonal parallel sequencing of over 120 PCR products of our elephants and mammoths samples has confirmed the specificity of the amplification towards the Zinc-Finger gene even when using low endogenous DNA content like in elephant fecal samples. Thirdly, the assay has the advantage over the formerly published Zinc-Finger RFLPs to minimize the risk of contamination from other taxa, a concern initially reported by Ahlering et al. (2011). Thanks to our design of the ZF_forward primer – with a 3' position distinctive of the elephantine taxa against a vast majority of known mammal sequences (including humans) – the

likelihood to amplify any product from contaminant DNA is greatly reduced. Our *in vitro* tests using human DNA thus demonstrated that the amplification of human DNA is excluded, even in concentration levels higher than might be expected from secondary contamination (on the field or in the lab).

Some extra benefits in the use of a pure qPCR approach for the molecular detection of sex arise from its simplicity (Seeb et al., 2009). It is very time and labor-effective because the qPCR reaction is the only experimental step to perform after extraction so that the genotyping of hundreds of DNA extracts can be performed in less than 2 hours. There is no need for electrophoresis equipment or consumables. On economic grounds, despite the cost related to the original acquisition of the necessary real-time thermocycler and fluorescent probes (that are worth hundreds of reactions), the assay remains inexpensive. Thanks to our custom reaction adjustments, the price per reaction was below 1.5 dollars in our experiments.

The comparison of the outcome for our two case studies is very informative. In both cases, the assay exhibits a high call rate for actual samples: > 99% observed in modern elephants and 80% in mammoths, while remaining negative for all negative controls. It is noteworthy that all 40 positive PCR reactions for specimens of known sex *a priori* provided the accurate genotype – twenty-two from elephants and 18 from mammoths. This outcome allows us to calculate that the accuracy of our assay is at least > 92% (with a p-value of 0.05). These results confirm the usefulness of this approach to determine the sex from degraded DNA material like dung, bone or ivory, for modern elephants as well as for ancient remains. Although we did not test the assay for a set of Asian elephants, the published knowledge concerning the diversity of their ZFX/Y alleles (Fernando & Melnick, 2001; Vidya et al., 2003) as well as our alignments of the ZFX/Y alleles within available proboscidean taxa (Fig. 1) advocate for its relevance in that lineage too.

Despite these similarities, it is in their differences that these experiments are the most enlightening. The frequency of positive genotype calls is not only lower in the ancient samples, but it is also less reproducible: while the results of the replicates series were 100% congruent for the 106 positive elephants, six mammoths out of 26 (23%) yielded inconsistent or inconclusive genotype calls during the replication process. Unsurprisingly, the reason for this discrepancy lies in the observation that the mammoth sample set is generally more degraded than its elephant counterpart, as revealed by their Cq distribution (Fig. 4). Among the mammoth extracts themselves, the decrease in amplification success rate – as well as the inconsistency in genotype call – is only observed for the 10 mammoths with the lowest CN (i.e. less than 3 copies per reaction; see Table 1). With such low DNA templates, the stochasticity of the PCR amplification process becomes a pervasive issue due to allelic dropout, and the selection of a multi-tube strategy – three replicates per sample – is a method of choice to evaluate the accuracy of the genotypes (Gagneux et al., 1997; Taberlet et al., 1996).

Although the determination of the sex might seem straightforward when all three replicates exhibit the same genotype, the situation needs to be addressed separately for putative heterozygous (male) and homozygous (female) specimens. The three independent occurrences of the XY genotyping for 10 specimens warrant their male status with a high level of confidence (Taberlet et al., 1996). Aside from these univocal results, four other putative male specimens deserve some attention. It is noteworthy that three PCR replicates provided a homozygote YY genotype for three different samples. This spurious genotype suggests the allelic dropout of the X allele from male samples. For the specimen 2003/878, this YY genotype was obtained for the sole discriminant PCR reaction, so that its robust sex determination is pending – one cannot exclude random contamination to explain this result. For the two other specimens concerned, however, the hypothesis of a male genotype is well supported: 2005/945 was typed as XY for the other two replicates, and 2000/187 was typed once XY and once XX in the other two

replicates. The latter specimen exemplifies the situation where a stochastic dropout of either the X or the Y happened in two out of three replicates. One final putative male specimen deserves some attention: 2005/927 yielded two XY replicates and a single XX replicate, which is the symmetrical situation to specimen 2005/945, and can be explained by the allelic dropout of the Y allele in one replicate. These outcomes highlight the importance of the replication process, which allowed us to detect that the two specimens 2005/187 and 2005/927 are males, whereas a single PCR reaction could have led to the opposite conclusion.

As discussed above, three positive replicates are usually sufficient to identify a male specimen, despite allelic dropout. However, the reciprocal confirmation of a female genotype is somewhat trickier: up to 7 positive replicates might be necessary to reach a 99% confidence in the assignment of a homozygous genotype (Gagneux et al., 1997; Taberlet et al., 1996). Because of the rarity of the mammoth DNA, we could not spare more than three reactions per specimen. Instead, we made use of our CN estimates to infer the sample-specific risk of allelic dropout per reaction. Associated with the number of positive homozygous replicates, it allows deriving the probability of a false homozygous genotype due to allelic dropout. When integrating the CN in our calculations, the probability of error was $< 1\%$ for the 8 putative female specimens which yielded 3 XX genotypes, confirming those hypotheses. For the remaining three specimens: 2001/451, 2000/165, and 2000/175, the three replicates yielded only two XX genotypes and one negative or inconclusive reaction. The availability of only two positive genotypes affects the accuracy of the genotyping negatively, and the risk that these specimens are genotyped as females while being actually males rises to 5.1, 8.8, and 10.9% respectively. Although the female sex is the most likely for these three specimens, they all require at least one extra positive XX replicate to reach a confidence level $> 99\%$.

No targeted-PCR approach pre-existed to determine the sex of such ancient remains and, in fact, very few nuclear sequences of mammoths were published until the advent of

shotgun sequencing of NGS libraries (Greenwood et al., 1999; Capelli et al., 2006). This difficulty is exacerbated by the differential, in genomic copy number, between the mitochondrial and the nuclear genomes: previous work has shown that it is generally between two and four orders of magnitude in favor of the mitochondrial genome (Schwartz et al., 2009). Most of the published PCR assays are thus using mitochondrial DNA and are only of use for taxonomic or phylogeographic assignation (Wozney & Wilson, 2012; Lee et al., 2009). The latest of the mitochondrial assays aiming at identifying the taxon (elephant or mammoth) from ivory DNA obtained a success rate in PCR as high as 96.7% from ancient tusk (Ngatia et al., 2019). In comparison, our rate of genotype call of 80% appears very promising. In conjunction with a multi-tube approach, it allowed us to determine the sex with a confidence level of at least 99% for 19 specimens – eight females and eleven males – out of 29 mammoths (65%). The genotype of three extra putative females and one putative male requires additional replicates for confirmation. This rate of accurate sexing from mammoth specimens is lower than the ones published using the screening of NGS libraries (Pečnerová et al., 2017; Flamingh et al., 2020) (> 90%), but it comes at a fraction of the cost and labour, and we believe both methodologies are complementary.

On a side note, we'd like to emphasize how the number of PCR cycles is important to monitor the risk of false genotype assignation in an assay such as ours. With as few as 40 cycles as in our experiments, low CN samples simply don't reach the plateau phase of the PCR and yield low final RFU values which allow to discriminate them easily from the samples with higher CN. We thus discourage implementing higher numbers of PCR cycles for this assay for they would blur the difference in RFU values between samples and could lead to a spurious high ZFX RFU only from low CN male specimens that would be hard to detect without an absolute quantification. Furthermore, we suggest a standard series be implemented when late

Cq prevail (hence low CN) in your samples: the combined use of CN and final RFU values allows to discriminate the genotype calls by sex and by accuracy.

We produced *in vitro* analyses of a novel TaqMan-MGB assay designed to determine the sex of elephantine specimens in the context of degraded DNA samples. They confirmed that it meets our expectations in terms of (I) efficiency of the molecular diagnostic, (II) an unrivaled level of sensitivity even for low amounts of degraded DNA, and (III) an affordable, rapid, and easy-to-implement, experimental framework. In practice, it is of course useful only for the biological samples from which at least a few nuclear copies of the target are present per reaction, and one should remain cautious when dealing with such low DNA content samples for which multiple replicates are mandatory to support the genotype call. With the *in vivo* procedure adopted in this study, we could confidently determine the sex for all the elephant specimens but one, and for more than a half of the woolly mammoths analyzed, which is unprecedented via nuclear targeted PCR. We believe these results advocate for the usefulness of this method to determine the sex of a wide range of degraded samples from modern or extinct elephantine taxa: it thus should prove useful to the population geneticist, the conservation biologist but also the zooarchaeologist and the paleogeneticist.

5. Data Accessibility

The sequence reads produced for this manuscript are publicly available at ENA with run accession numbers ERR5059481 and ERR5059482. The published sequence data analyzed in this manuscript are listed in Supplementary Tables 3 and 4.

6. Acknowledgments

LAC was supported by the PhD program of the French Museum of Natural History (ED227). JB's PhD was supported by the Kinomé society and ANRT via the French PhD CIFRE program, and her field survey was supported by GACP and Forest-Fauna-PopU program. The funding of this project was provided by the Call for Project 2019 of the P2GM Platform (MNHN, Paris).

We thank the « Plateau de Paléogénomique et de Génétique Moléculaire » (P2GM platform) of the MNHN for granting us access to the facility and equipment. We thank Sophie Lafosse and Jose Utge (MNHN) for their assistance in the setup of the project. RD and LAC are grateful to Melanie Kuch and Hendrik Poinar (Ancient DNA Centre, McMaster University, Canada) for the early developments of the sexing assay, and to Bernard Buigues of the MAMMUTHUS program for the access to its ice cave specimens. JB and SK are grateful to Uganda Wildlife Authority and Uganda National Council for Science and Technology for giving us the authorization to conduct research in Kibale National Park, Uganda. JB and SK thank Sarah Bortolamiol, Antoine Edé, and the field assistants of Sebitoli Chimpanzee Project/GACP for their help with the sample collection. All authors are grateful to two anonymous reviewers and the editor for their constructive comments.

Conclusion du chapitre

Après avoir mis en évidence la présence des deux espèces d'éléphants ainsi que d'hybrides dans le nord du parc national de Kibale, nous avons étudié leur comportement à l'intérieur de la forêt et lors des incursions dans les champs des 6 villages étudiés de la zone de Sebitoli. La présence des éléphants au nord de la forêt est saisonnière, probablement due à des migrations vers le sud du parc, ou vers le parc national de Queen Elizabeth. L'utilisation spatiale de la forêt est hétérogène selon les vidéos enregistrées par les caméras à détection de présence, avec des zones fortement utilisées par les éléphants, et d'autres semblant peu attractives. Nous n'avons cependant pas pu mettre en évidence de lien entre l'usage des différentes zones de la forêt, et la répartition des cultures appétentes en lisière. L'étude ethno-éthologique, consistant en des entretiens et un suivi de 28 fermiers sur une période de deux ans, a mis en évidence une variation de la fréquence des incursions selon la saison, apparemment en lien avec la maturité des cultures. L'analyse du suivi des visites des éléphants a mis en évidence de grandes différences dans les fréquences des incursions entre les villages et entre les champs des différents fermiers cultivant dans la zone d'un même village. Ces variations sont corrélées à la distance entre le champ et la forêt, ainsi qu'à la présence de plantations de thé, et de champs gardés entre les cultures et la forêt. Toutes les incursions ont eu lieu la nuit, suggérant une adaptation du comportement des éléphants afin d'éviter la présence humaine dans les champs et le gardiennage diurne. Les fermiers ont indiqué que les mâles comme les femelles étaient impliqués dans ces incursions, et des juvéniles ont été observés dans 20.5% des groupes familiaux présents hors de la forêt. Les groupes d'éléphants observés dans les champs sont en moyenne plus petits que ceux présents en forêt, et un grand nombre d'individus différents semblent participer aux incursions. Contrairement à nos attentes, les données fournies par les fermiers, ainsi que les analyses génétiques et morphologiques ont montré que les éléphants de forêt, de savane et les hybrides sont retrouvés aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur de la forêt. Une grande proportion de groupes mixtes, composés d'au moins deux des trois types d'éléphants, a de plus été révélée. Les groupes comprenant des éléphants de savane sont en moyenne plus grands que ceux n'en contenant pas, et les groupes où des éléphants de forêt sont présents seraient en moyenne plus petits que ceux n'en incluant pas. Enfin, contrairement aux témoignages de plusieurs habitants de la zone collectés en amont de ce travail, les éléphants de forêt ne se sont pas montrés plus agressifs que les éléphants de savane.

Nos résultats semblent montrer que dans le cadre du conflit entre les humains et les éléphants, la distinction entre les deux espèces et les hybrides ne paraît pas pertinente pour la gestion du conflit. Une étude du comportement des éléphants est néanmoins indispensable pour adapter les mesures de protection. Il est alors utile d'associer plusieurs méthodes afin de collecter des informations à la fois dans leur habitat naturel et dans les champs, telles que des caméras ou un suivi des individus dans le milieu naturel (selon les caractéristiques du milieu : forêt dense, milieu ouvert...), et des entretiens (semi-directifs, sous forme de questionnaires...) ou des observations directes lorsque cela est possible pour connaître le comportement des éléphants dans les champs.

Bien que nos résultats n'aient pas révélé de différences de comportement entre les espèces lors de ces épisodes, des données pertinentes pour la gestion du conflit humains-éléphants sont apparues. Celles-ci nous permettront d'adapter les recommandations de mesures de protection à la zone de Sebitoli que nous présenterons dans le chapitre 3.

Chapitre 3

Quelles mesures pour une meilleure cohabitation entre humains et faune sauvage ?

Introduction

Nous avons montré précédemment que les deux espèces d'éléphants, présentes dans la zone de Sebitoli, ne semblaient pas présenter des différences de comportement qui impliqueraient d'adapter la gestion du conflit entre humains et éléphants.

Le conflit entre humains et éléphants est largement répandu en Asie et en Afrique, où il peut prendre la forme de dégâts aux cultures, de compétitions pour les points d'eau, de destructions de bâtiments et de greniers à grain, de transmission de maladies au bétails et/ou aux populations humaines, ou encore de blessures et de décès parmi les populations locales (Naughton-Treves, 1997 ; Lamarque et al., 2009 ; Barnes, 1996 ; Hoare, 1999). Cependant, la destruction des cultures par les éléphants, par consommation ou piétinement, est la forme d'expression la plus fréquente de ce conflit (Dublin & Hoare, 2004). Les populations locales sont souvent démunies face à cet animal imposant, qui cause des dégâts considérables, et contre lequel ils ont peu de possibilités d'action (Graham et al., 2010 ; Tchamba, 1996 ; Hillman-Smith et al., 1995 ; Naughton Treves, 1998). Par ailleurs, les réponses des autorités, sur lesquelles les communautés fondent leurs espoirs, se trouvent souvent ne pas être à la hauteur des attentes (Naughton et al., 1999). Ceci accroît leur ressentiment envers la faune sauvage et les aires protégées, et contribue à la diminution de l'appui des communautés locales aux efforts de conservation (Lamarque et al., 2009). De leur côté, les éléphants subissent une diminution de leur habitat aux profits de l'agriculture et se retrouvent confinés dans des poches d'habitat naturel au milieu d'un habitat parfois fortement anthropisé (Hoare & Du Toit, 1999), limitant leurs déplacements quotidiens et saisonniers (Blake et al., 2008).

Il est nécessaire de trouver un équilibre entre le développement des communautés humaines et la conservation de l'éléphant et de son habitat. Chaque situation est unique, ce qui implique de penser et d'appliquer les solutions à une échelle locale, afin que celles-ci soient efficaces et opérantes.

La réduction des incursions des éléphants dans les champs permet de diminuer le conflit et d'augmenter la tolérance des agriculteurs vis-à-vis des éléphants. Les mesures, élaborées pour protéger les cultures, peuvent être préventives, répulsives actives, ou prendre la forme de système d'alarme ou de mise en place de compensations.

Les mesures préventives consistent en la mise en place de « barrières » afin d'empêcher les éléphants d'arriver jusqu'aux champs. Parmi ces barrières, dont les types sont variés, les tranchées sont des fossés d'environ 2 mètres de large sur 2 à 3 mètres de profondeur, creusés entre le milieu naturel et les zones d'agriculture (Nelson et al., 2003 ; Ramey et al., 2013). La morphologie de l'éléphant le rendant incapable de sauter, ce dispositif, s'il est bien entretenu, est une barrière efficace contre la venue des éléphants dans les cultures. Il est toutefois onéreux et la possibilité de sa mise en place est tributaire des caractéristiques du terrain. Les clôtures simples sont, quant à elles, fragiles face aux éléphants. Elles peuvent néanmoins les tenir à distance des champs lorsqu'elles sont accessorisées. Le principe est de faire appel aux différents sens : l'ouïe grâce à des clochettes qui produiront un son dissuasif lors du passage des animaux (Osborn & Parker, 2002) ; la vue à l'aide de matériaux réfléchissants tel que l'aluminium, ou des tissus flottant au vent ; l'odorat en imprégnant de piment des cordes ou des tissus que l'on fixe à la clôture (Osborn & Parker, 2002 ; Davies et al., 2011 ; Chelliah et al., 2010). L'association de ces dispositifs augmente l'efficacité globale de la clôture. Des épouvantails peuvent également être installés dans les champs, en complément de ces clôtures accessorisées (Ngama et al., 2019).

Parmi les accessoires pouvant être utilisés pour augmenter l'efficacité des clôtures, les ruches apparaissent comme un système astucieux et spécifiquement adapté aux éléphants. Elles ont été développées au Kenya par Lucy King et son équipe (King et al., 2009), et reposent sur l'observation de la peur naturelle des éléphants pour les abeilles en milieu naturel. Vollrath et Douglas-Hamilton (2002) ont en effet montré qu'au Kenya, les éléphants évitaient de se nourrir sur les acacias où se trouvaient des ruches, probablement pour éviter les piqûres au niveau des zones sensibles telles que les yeux, les oreilles ou l'intérieur de la trompe. Ainsi, ces clôtures consistent en un ensemble de ruches suspendues et reliées entre elles par des câbles, et espacées de 8 à 10 mètres. Lorsqu'un animal touche les câbles en essayant de franchir la clôture, l'agitation des ruches fait sortir les abeilles qui attaquent alors la source de menace. En plus de leur pouvoir répulsif contre les éléphants, les ruches peuvent également apporter une source de revenu supplémentaire pour les communautés riveraines grâce à la récolte et à la vente du miel et des autres produits apicoles. Les ruches traditionnelles et les ruches dites kenyanes (« Kenyan

Top Bar », Figure 25) peuvent être utilisées dans les clôtures de ruches, bien que ces dernières permettent une collecte plus abondante et de meilleure qualité (King, 2014). Ces ruches kenyanes sont cependant plus chères que les ruches traditionnelles, demandent une formation spécifique, et, selon des usagers ougandais, seraient plus difficiles à entretenir et à récolter (Krief, comm. Pers.). Ce dispositif est dans tous les cas très coûteux, car de nombreuses ruches sont nécessaires pour protéger une parcelle de culture. Selon les régions, il est possible d'acheter des ruches déjà colonisées. Dans le cas contraire, il est souvent difficile de trouver et capturer les essaims.

Les clôtures électriques, barrières produisant des décharges électriques lors du contact, sont très efficaces pour empêcher le passage des animaux dans les champs (Thouless & Sakwa, 1995 ; Davies et al., 2011 ; Taylor, 1999 ; Osborn & Parker, 2002 ; Graham et al., 2010). Elles sont cependant très onéreuses (environ 2 500 \$ par km de clôture au Ghana ; Barnes, 1999), nécessitant au moins quatre ans avant d'avoir un retour sur investissement (O'Connell-Rodwell et al., 2000). Elles demandent également un entretien très régulier, et le matériel est malheureusement souvent sujet aux vols.

Les zones tampon peuvent également être considérées comme des barrières : ce sont des zones de cultures non appétentes, situées entre les cultures vivrières, et les aires protégées (Chiyo, 2005). L'efficacité de ces zones tampon repose sur le fait que la fréquence des incursions dans les cultures appétentes diminue à mesure que l'on s'éloigne des aires protégées (Dudley et al., 1992 ; Barnes et al., 2005 ; Naughton Treves, 1998 ; Graham et al., 2010 ; Gunn et al., 2014). En contrepartie de l'éloignement des cultures vivrières de la bordure des zones protégées, ces zones tampon, vulnérables aux incursions, pourraient être valorisées par la culture de plantes non appétentes. Plusieurs cultures peuvent être utilisées comme le piment, le thé, le sisal, le tabac, ou des plantations d'arbres (Nelson et al., 2003 ; Mulley & Unruh, 2004).

Les mesures répulsives actives recouvrent un large panel de moyens développés par les communautés locales afin de repousser les éléphants des champs, lorsque les mesures préventives ne suffisent pas à les maintenir hors des cultures. Contrairement aux mesures préventives, leur utilisation nécessite la présence humaine. Les répulsifs traditionnels sont généralement simples et peu coûteux (Parker et al., 2007). On retrouve la production d'une grande variété de sons à l'aide de cris, de sifflements, de tambourinage sur des objets ou l'utilisation de vuvuzelas, un instrument à vent originaire d'Afrique du Sud (Osborn, 2002 ; Davies et al., 2011 ; Tchamba, 1995). Les fermiers s'aident également de lampes torches pour éclairer les éléphants et les faire fuir (Sitati et al., 2005 ; Davies et al., 2011). Des feux sont

allumés à la bordure des champs ou au niveau de leurs entrées, ce qui dissuadent les éléphants d'y pénétrer. Ceux-ci permettent aussi de faire brûler des matériaux dégagant une odeur désagréable, tels que du plastique, ou des briques formées d'un mélange de crottins et de piments séchés (Osborn, 2002 ; Davies et al., 2011 ; Osborn & Parker, 2002). Les fermiers peuvent également lancer des objets en direction des éléphants, tels que des pierres, des bâtons, ou parfois même des lances (Parker et al., 2007 ; Kangwana, 1995 ; Chiyo et al., 2011a). Les écogardes des aires protégées apportent une participation occasionnelle, et viennent alors en aide aux agriculteurs en repoussant les éléphants hors des champs à l'aide de tirs dissuasifs.

De nouvelles techniques répulsives sont aujourd'hui testées. Elles sont souvent plus coûteuses et d'un niveau technologique plus important que les répulsifs traditionnels. Elles peuvent également nécessiter une formation préalable et demander un entretien ou un temps de présence important. Parmi elles, les répulsifs olfactifs consistent en la diffusion d'une odeur désagréable, douloureuse, ou d'un composé chimique pouvant déclencher la peur.

Le répulsif olfactif le plus connu est le piment (*Capsicum* spp.), dont l'élément chimique, la capsaïcine, provoque une sensation de brûlure (Osborn, 2002). Les propulseurs à piment permettent de lancer des projectiles de la taille d'une balle de ping-pong, remplis d'extrait huileux de piment (Le Bel et al., 2010 ; Le Bel et al., 2015 ; Le Bel et al., 2016). D'autres utilisations du piment sont testées, comme des aérosols pimentés, qui ont montré leur efficacité au Zimbabwe (Osborn & Rasmussen, 1995). On le retrouve également associé à du crottin dans des briques à faire fumer dans le feu (Graham & Ochieng, 2008). Ngama et al. (2018) ont également testé, au Gabon, l'effet répulsif de l'application d'huile pimentée sur des mangues directement dans les arbres. Si cela n'a pas découragé les éléphants de consommer les fruits, le dispositif de barrière suspendue consistant à projeter de l'huile pimentée à la tête des éléphants lors de leur passage s'est révélé efficace. Testé depuis de nombreuses années, le piment a plus d'une fois fait ses preuves. Son utilisation implique cependant une quantité suffisante de matière première. En effet, une grande quantité de piment est nécessaire dans les différents dispositifs, et les parcelles de champs que les agriculteurs dédient à la culture du piment sont souvent insuffisantes pour produire la quantité de répulsifs nécessaire sur une saison agricole. De plus, la molécule de capsaïcine nécessite d'être extraite dans de l'huile (alimentaire ou de moteur) afin de garder sa propriété répulsive, matière première fort coûteuse dans certaines régions. Le prix de mise en place de ce dispositif est donc en réalité élevé. Il y a également un manque à gagner pour les agriculteurs qui ne vendent pas leur récolte de piment. La manipulation du piment peut par ailleurs s'avérer dangereuse et il est nécessaire de prendre les précautions

adéquates. Les sécrétions de musth ont également été testées avec des résultats mitigés. Les femelles et les mâles n'étant pas en musth montreraient un comportement d'évitement face à cette odeur. Davantage de recherches sont nécessaires afin de déterminer sa possible utilisation en tant que répulsif (Parker et al., 2007).

L'utilisation des drones a été testée en Tanzanie pour repousser les éléphants. Hahn et al. (2016) avaient en effet remarqué que les éléphants réagissaient très fortement aux drones utilisés pour des photographies aériennes. Ils ont alors enregistré la réponse des éléphants face au drone lors d'épisodes d'incursions dans les cultures. Tous les éléphants des 51 épisodes ont quitté le champ moins d'une minute après le décollage du drone. De plus, les pilotes des drones sont parvenus à influencer le mouvement des éléphants afin qu'ils sortent du champ sans occasionner plus de dommages. Cette technique semble donc très prometteuse, d'autant qu'elle rend possible la répulsion des éléphants depuis une certaine distance, permettant de rester en sécurité, contrairement aux répulsifs traditionnels qui nécessitent d'être proche de l'animal. En plus de la nécessité d'une formation spécifique pour piloter les drones, les prix, d'achat et de maintenance, restent malheureusement hors de portée des communautés locales.

Des répulsifs acoustiques, consistant en la production de sons, soit un bruit fort et inattendu, soit des sons spécifiques connus pour effrayer les éléphants peuvent aussi être utilisés. Les travaux de recherche portant sur la communication entre les éléphants ont montré la possibilité d'influencer les individus grâce à des enregistrements de leurs propres vocalisations. Des vocalisations de mâles en musth ont par exemple été testées, avec un résultat mitigé. Si les mâles n'étant pas en musth sont restés à une certaine distance des émetteurs de ces vocalisations, les mâles en musth ainsi que les femelles n'ont pas été repoussés (Osborn & Rasmussen, 1995). Des appels de détresse pourraient également être utilisés. La difficulté de l'utilisation des vocalisations des éléphants est liée à la fréquence des sons émis par les éléphants, qui sont souvent de très basses fréquences (Thompson et al., 2010 ; Poole et al., 1988) et nécessitent donc un équipement très coûteux pour l'enregistrement puis l'émission. De plus, un tel dispositif nécessite un large répertoire de sons afin d'éviter l'habituation. Enfin, ces émissions de sons pourraient perturber les comportements naturels et les communications entre les éléphants. Par ailleurs, la diffusion d'enregistrement du son d'abeilles a montré son efficacité au Sri Lanka (King et al., 2018). De même que les clôtures de ruches, cette mesure repose sur la peur que les éléphants éprouvent pour les abeilles.

Des mesures plus radicales sont parfois mises en œuvre. La translocation consiste à déplacer un certain nombre d'animaux perturbateurs vers une région où ils causeront moins de dégâts.

Cette solution, qui peut paraître de prime abord séduisante, soulève cependant un certain nombre de questions. En premier lieu, le risque de déplacer le problème à une autre zone. Il s'agit alors de s'assurer en amont de l'existence d'un habitat adapté et dépourvu d'activités humaines qui pourrait recevoir les éléphants délocalisés. Il faut également prendre en compte le risque d'une telle opération. Cela nécessite notamment l'anesthésie des individus, ce qui n'est pas une intervention anodine. L'individu peut en effet décéder durant l'anesthésie. Lors de la translocation de 56 éléphants au Kenya, cinq sont décédés suite à un œdème du poumon, une obstruction pylorique ou une obstruction de la trompe entraînant une suffocation (Omondi et al., 2002). Les éléphants sont ensuite transportés dans un nouvel environnement dans lequel ils ignorent totalement la localisation des ressources. Entre 1996 et 2002, 141 éléphants ont ainsi été déplacés au Kenya, avec un taux de mortalité de 9,2% (Omondi et al., 2002). Enfin, il arrive que des éléphants déplacés reviennent dans leur région d'origine. En septembre 2001, trois groupes familiaux et quatre mâles ont été déplacés du parc national Kruger en Afrique du Sud au parc national du Limpopo au Mozambique, et début 2003, tous les individus étaient retournés dans le parc national Kruger, les premiers au bout de seulement quatre semaines (Lamarque et al., 2009).

Le contrôle légal consiste en l'abattage des éléphants perturbateurs (Nelson et al., 2003) et cible le plus souvent des individus retrouvés fréquemment dans les cultures et qui causent les dégâts (Chiyo & Cochrane, 2005 ; Chiyo et al., 2011c). Bien que les éléphants parviennent à différencier les « zones à risque » des zones où ils sont en sécurité (Le Bel et al., 2016), cette pratique n'a pas montré d'efficacité sur le long terme (Balakrishnand & Ndhlov, 1992 ; Hoare, 2012). Les animaux à l'origine des dégâts sont rarement identifiés, et ne sont par conséquent pas la cible des tirs. Compte tenu du statut de protection des éléphants, cette pratique est maintenant interdite dans la majorité des pays d'Afrique. Les pièges et le poison, utilisés illégalement par les communautés locales contre la venue de la faune sauvage, entrent également dans ces mesures létales (Naughton Treves, 1997 ; Naughton Treves, 1998).

Pour une efficacité optimale, il est préconisé de combiner les mesures préventives et les mesures répulsives actives, ainsi que d'y associer un système d'alarme afin d'être prévenu de la présence des éléphants (Parker et al., 2007). Il peut s'agir de gardiennages des champs la nuit, ou de dispositifs d'alarme constitués de cloches suspendues à une cordelette, disposés en périphérie du champ et qui seront actionnés par les animaux cherchant à entrer dans les cultures. Les agriculteurs sont parfois aidés de chiens qui les accompagnent durant leurs rondes et chassent les animaux des champs.

Enfin, il existe également des mesures compensatoires mises en place par les autorités pour aider les communautés locales vivant à proximité des aires protégées. Ces dispositifs sont conçus pour augmenter le seuil de tolérance des communautés locales, et éviter qu'elles ne prennent des mesures radicales en représailles des destructions subies. Le système de compensation diffère selon les pays. Des indemnisations peuvent être mises en place lors de dégâts aux cultures, ou de décès d'une personne. Un système d'assurance est également instauré dans certaines régions, à l'échelle locale ou gouvernementale. Il est similaire au système d'indemnisation, mais demande aux participants une cotisation (Nyhus, 2016). Il arrive aussi qu'une partie des recettes de l'écotourisme soit reversée aux communautés locales (Naughton Treves, 1997). Ces compensations sont cependant généralement faibles et difficilement accessibles à cause des lourdeurs administratives permettant d'y prétendre. Au Burkina Faso, les agriculteurs, sachant qu'ils ne recevraient pas les indemnisations, n'ont pas rapportés les dégâts causés par les éléphants dans 98% des cas (Lamarque et al., 2009).

De nombreuses mesures sont déjà mises en place dans le nord du parc national de Kibale. Les six villages étudiés présentent des caractéristiques géographiques, démographiques, économiques, et agricoles qui leur sont propres, ce qui pourrait expliquer des différences d'attractivité pour les éléphants et d'intensité du conflit. Ces caractéristiques influeraient ainsi directement sur la pertinence des mesures de protection des cultures à mettre en place.

Cependant, dans certaines régions, les dégâts sur les cultures sont occasionnés non pas par une seule espèce, mais par plusieurs (Naughton Treves, 1998 ; Wallace & Hill, 2016). La mise en place de mesures adaptées et efficaces lorsque l'on fait face à plusieurs espèces consommatrices des cultures se trouve alors être un réel défi, et ce d'autant plus lorsque ces espèces sont protégées par un statut de conservation. Le choix des actions pouvant être utilisées s'en trouve alors encore réduit. Dans la zone de Sebitoli, en plus des éléphants, les chimpanzés, babouins, singes, ainsi qu'oiseaux et rats viennent régulièrement dans les champs et causent des dégâts sur les cultures (Bortolamiol, 2014 ; Krief et al., 2014a). Nous avons choisi ici de prendre l'exemple du conflit se déroulant dans le nord du parc national de Kibale, opposant les humains et les espèces animales éléphants et chimpanzés, deux espèces protégées, aux capacités cognitives élevées.

Dans le premier chapitre, nous avons déterminé les espèces d'éléphants présentes dans la zone de Sebitoli, puis, dans le second chapitre, nous avons étudié leur comportement à l'intérieur de la forêt et lors des incursions dans les champs. Forts de ces connaissances scientifiques, ce chapitre entre dans le champ de la recherche appliquée, et vise à proposer des mesures de

protection concrètes pouvant être installées dans les villages. Ce travail s'appuie sur des résultats de recherche fondamentale, acquis dans le cadre de mon travail au sein de l'équipe Interaction Primates Environnement (IPE) de l'UMR Eco-Anthropologie du Muséum national d'Histoire naturelle. Il est destiné à alimenter les pratiques de l'entreprise Solidaire et Sociale Kinomé dans le cadre du dispositif CIFRE. Également doctorante dans l'équipe IPE du MNHN, Chloé Couturier réalise son travail de doctorat sur la consommation d'aliments domestiques par les chimpanzés de la communauté de Sebitoli et son impact sur leur comportement, dans le cadre d'une convention CIFRE avec la FNH. Nos travaux respectifs nous ont amené à collaborer afin de proposer des recommandations de mesures de protection des champs, pouvant être mises en place dans les zones où éléphants et chimpanzés viennent tous deux consommer les cultures vivrières.

Ainsi, ces recommandations seront utilisées dans le cadre du projet FoFauPopU, rassemblant acteurs scientifiques, universitaires ou techniques (Muséum national d'Histoire naturelle, UMR 7206, CIRAD, Laboratoire National de Métrologie et d'essais (LNE), NARO, URDT), entreprises (Kinomé, Kahangi Estate) et associations, fondations ou assimilés (PCGS, Fondation Nicolas Hulot pour la Nature et l'Homme, Fondation Prince Albert II, UICN) en France et en Ouganda, et lors des discussions avec les communautés locales, portant sur les mesures de protection qu'elles souhaitent mettre en place dans chaque village.

Dans l'objectif de fournir des outils d'aide à la décision pour la gestion du conflit humains-faune sauvage, nous avons étudié les impacts du conflit sur la vie quotidienne des communautés riveraines du parc, à travers le prisme des 7 besoins fondamentaux et universels de l'être humain, développés par Edel Gött, et utilisés quotidiennement dans le travail d'expertise de Kinomé. Nous avons également réalisé un recensement des mesures de protection des cultures contre les éléphants en place dans les six villages, et relevé leurs améliorations possibles. Alors que la plupart des recommandations dans le cadre du conflit humains-faune sauvage ne tient généralement compte que d'une seule espèce animale, nous avons souhaité les adapter aux cas de conflits impliquant les humains et plusieurs espèces animales, telles que les éléphants et les chimpanzés dans la zone de Sebitoli. Nous avons ainsi proposé un ensemble de mesures de protection des cultures contre ces deux espèces, adaptées à chacun des six villages, en prenant en compte leurs caractéristiques géographiques, économiques et socio-culturelles.

Matériel et méthodes

1. Entretiens

Nous avons réalisé 51 entretiens semi-directifs dans les six villages étudiés, dont 9 entretiens de groupes et 42 entretiens individuels. Nous avons ensuite réalisé un suivi des visites des éléphants auprès de 28 fermiers. Le matériel et méthode est présenté dans le chapitre 2.

Les données d'entretiens ont été codées et analysées à l'aide du logiciel Nvivo version 12 (Ritme). Les outils du Leadership Ethique et la méthodologie utilisée par l'entreprise Kinomé depuis 15 ans nous ont aidés à analyser les données en ayant une vision globale des impacts du conflit sur les communautés locales, ainsi que des besoins exprimés par les villageois. Nous avons ainsi utilisé pour repère les 7 besoins fondamentaux et universels de l'être humain que sont la santé, l'équilibre et le bien-être, la sécurité, le respect, l'inclusion, l'accès à la connaissance et à une information de qualité, et la réalisation de soi (Gött, 2009).

Nous avons investigué les facteurs incitant les fermiers à faire appel à l'UWA, à l'aide d'une Analyse des Correspondances Multiples ACM (Abdi & Williams, 2010) réalisée sur les données des questionnaires collectés sur les deux ans de suivi. Les variables utilisées lors de cette analyse sont : 1) appel à l'UWA (2 modalités, oui et non) ; 2) le nombre d'éléphants impliqués dans l'incursion (3 modalités : moins de 2, entre 3 et 6 et plus de 7 individus) ; 3) la durée de l'épisode définie comme débutant au moment où les éléphants pénètrent dans le champ et se terminant quand ils ont définitivement quitté le champ et ne tentent plus d'y entrer (5 modalités : moins de 30 minutes, entre 30 min et 1h, entre 1h et 2h, entre 2h et 4h, et plus de 4h) ; 4) l'agressivité des éléphants (2 modalités : oui et non) ; 5) la présence de juvéniles (2 modalités : oui et non). Les lignes comportant des données manquantes n'ont pas été prises en compte dans l'analyse.

2. Etude de la géographie de la zone d'étude

Entre novembre et décembre 2018, nous avons effectué un relevé 1) du type d'unité paysagère directement adjacente à la forêt (cultures, champs en jachère, plantations de thé, plantations d'eucalyptus, marais, zones de haute végétation herbacée), de sa localisation et de sa longueur en bordure de forêt, 2) des passages utilisés par les éléphants pour sortir de la forêt, à l'aide d'un GPS Garmin 64 S. Nous avons considéré comme un passage d'éléphants, les chemins sortant de la forêt, non créés par l'homme (branches non coupées à la machette) et qui avaient

été utilisés récemment (ouverture du chemin dégagée, empreintes ou crottins d'éléphants proches de la sortie). Les données géographiques ont été traitées grâce au logiciel Qgis, nous permettant de construire une cartographie de l'occupation des sols à la lisière de la forêt, de la localisation des chemins des éléphants et des mesures mises en place dans la zone d'étude.

3. Observations directes et indirectes grâce aux caméras à détection de présence

La communauté de chimpanzés de Sebitoli est estimée à 100 individus, vivant sur un domaine vital d'environ 25 km² (Bortolamiol, 2014), situé de part et d'autre de la route reliant Kampala, la capitale de l'Ouganda, à la République Démocratique du Congo (Cibot et al., 2015 ; Krief et al., 2020a). Le Sebitoli Chimpanzee Project (SCP) a débuté l'habitué de cette communauté en 2008. L'habitué est définie par Johns (1996) comme « l'acceptation par les animaux sauvages d'un observateur humain comme un élément neutre de leur environnement ». Environ 60 chimpanzés sont aujourd'hui bien identifiés et peuvent être suivis quotidiennement par les assistants de terrain du SCP. Cette étude s'appuie également sur des observations indirectes grâce aux caméras à détection de présence localisées à l'intérieur et en bordure de la forêt, ainsi que sur une étude bibliographique sur le comportement de consommation des cultures par les chimpanzés dans le nord du parc national de Kibale.

Le matériel et méthode détaillé est présenté dans l'article 5, à la fin de ce chapitre.

Résultats et discussion

1. Conséquences du conflit sur les communautés locales

Le conflit humains-faune sauvage occupe une place importante dans la vie des habitants des villages proches des aires protégées, en portant atteinte à leur bien-être, leur santé et leur sécurité, et a également un coût économique et social (Distefano, 2005). Outre le fait que tous les fermiers interrogés ont indiqué que les dégâts causés par la faune sauvage et en particulier par les éléphants étaient une des difficultés majeures auxquelles ils faisaient face, on se rend bien compte de l'omniprésence de ce conflit lorsqu'on les interroge sur la fréquence d'incursions des éléphants dans les champs : la grande majorité répond « tous les jours », bien que leur dernière visite date parfois de plusieurs mois. Cette surestimation reflète l'impact psychologique que ce conflit a sur la vie quotidienne des habitants.

Les conséquences sont diverses, et touchent des sphères qui pourraient paraître très éloignées de prime abord, d'où la nécessité de traiter ces questions avec une vision holistique. L'analyse des entretiens, en s'appuyant sur les sept besoins fondamentaux et universels de l'être humain (7BF) (la santé, l'équilibre et le bien-être, la sécurité, le respect, l'inclusion, l'accès à la connaissance et à une information de qualité, et la réalisation de soi ; Gött, 2009), permet de faire ressortir ceux des communautés locales. En les exprimant, les villageois peuvent faire la part entre les besoins auxquels le conflit fait effectivement obstacle, et au contraire ceux qui semblent peu impactés par lui. Les demandes deviennent ainsi plus claires et concrètes, et le conflit cesse d'être la cause unique des difficultés auxquelles les communautés font face. L'accompagnement de ces communautés dans la mise en place de projets répondant aux besoins qu'elles ont exprimés, leur permet de devenir acteur de leur propre changement et d'améliorer leur qualité de vie. L'amélioration des conditions de vie des communautés locales, couplée à la mise en place de mesures adéquates, permettra une meilleure tolérance de la faune sauvage, et aura un effet bénéfique sur la conservation de la biodiversité et de sa faune. Ainsi, progressivement il est possible de passer du conflit à la cohabitation entre humains et animaux, et même à terme de faire de la conservation et de la restauration communautaire des leviers efficaces de développement local.

1. 1. Des conséquences économiques qui impactent directement la sécurité alimentaire des foyers

L'impact financier est la conséquence la plus évidente des destructions des cultures. Dans cette région, l'agriculture est avant tout vivrière. La récolte est destinée à la consommation personnelle, ainsi qu'à la vente. Malheureusement, les dégâts sur les cultures affectent la taille et la qualité de la récolte, qui est alors entièrement consommée par les membres du foyer, et dont il ne reste aucun surplus pour la vente. Et lorsqu'une partie de la récolte peut être vendue, les agriculteurs font face à un prix de vente très bas à cause de la qualité dégradée et des intermédiaires.

« Les intermédiaires sont un obstacle entre l'agriculteur et le consommateur. [...] Ils nous oppriment en nous donnant peu d'argent pour nos produits, d'où un faible revenu pour les agriculteurs » (Agriculteur de Kinyantale lors d'un entretien de groupe ; selon l'analyse des 7 besoins fondamentaux et universels de l'être humain (7BF) : Sécurité, inclusion).

De plus, pour 44% des fermiers interrogés, l'agriculture est leur unique source de revenus. L'achat d'aliments pour compléter les pertes de récoltes est donc rendu difficile voire

impossible. Ponctuellement, certains membres du foyer vont travailler dans les plantations de thé afin de subvenir aux besoins de leur famille. Cependant, en raison du gardiennage des cultures la nuit, les agriculteurs sont fatigués durant la journée, ce qui leur fait perdre des opportunités de travail.

« Si je dors dans mon champ, cela signifie que je vais passer ma journée à dormir et que je n'aurai pas l'énergie nécessaire pour travailler pendant la journée » (Villageois de Sebitoli ; 7BF : Santé, équilibre).

De même, la consommation des cultures en journée par les babouins ou d'autres espèces de petits singes diurnes empêche les fermiers de réaliser d'autres activités que celle de garder leurs champs. Le prix de la viande est par ailleurs excessivement élevé, et la chasse de petit gibier est interdite en Ouganda, ce qui limite les apports en protéines. Les agriculteurs se retrouvent démunis pour nourrir leur famille et ont parfois également du mal à financer des produits de première nécessité, tel que le savon.

1. 2. Le conflit humains-éléphants a des impacts directs et indirects sur la santé des communautés locales

Les incursions des éléphants dans les champs ont également des répercussions sur la santé. Le gardiennage de nuit des champs expose d'avantage les agriculteurs aux moustiques et aux maladies qu'ils transmettent, notamment le paludisme (mentionné par les villageois de Kinyantale, de Nyamigere et de Sebitoli), particulièrement présent dans cette région. Les centres médicaux gouvernementaux sont loin des villages, et sont souvent en rupture de stock de médicaments. Les villageois doivent alors se faire soigner dans des cliniques privées, qui sont très souvent au-dessus de leurs moyens.

« Vous allez au centre médical de Nyabuharwa et vous n'y trouvez pas de médicaments. Alors vous rentrez, et devez mettre d'avantage d'argent dans un hôpital privé pour avoir un traitement médical » (Villageois de Kinyantale, entretien individuel ; 7BF : Santé, sécurité, inclusion).

De plus, le statut de parc national interdit l'entrée des villageois à l'intérieur de la forêt, les empêchant de récolter les plantes médicinales utilisées traditionnellement.

« L'UWA ne nous autorise pas à entrer dans le parc pour y collecter des plantes médicinales » (Villageois de Mugusu, entretien de groupe ; 7BF : Inclusion, santé).

Quelques années auparavant, une clinique mobile avait été mise en place par les autorités du parc, permettant ainsi un accès aux soins facilité. Les villageois des villages de Kinyantale et de Mugusu souhaiteraient qu'elle soit remise en service.

« Une clinique mobile avait été mise en place par l'UWA et soignait tous les habitants de la communauté moyennant une petite participation financière, mais elle n'existe plus. Il faudrait que l'UWA la remette en service » (Villageois de Mugusu lors d'un entretien de groupe ; 7BF : Inclusion, respect, santé).

La proximité avec les animaux sauvages entraîne par ailleurs la transmission de maladies, des éléphants vers les villageois et le bétail (Lamarque et al., 2009), principalement par l'intermédiaire des tiques (mentionné par des villageois de Sebitoli et Mugusu). Par ailleurs, les éléphants peuvent engendrer des blessures graves voire la mort.

« Nous prenons un risque d'être dans les champs la nuit. Nous pouvons mourir, mais nous devons protéger nos champs » (Agriculteur de Nyakabingo ; 7BF : Sécurité, santé).

Début mars 2021, un fermier du village de Sebitoli a été piétiné par un éléphant. Il est malheureusement décédé des suites de ses blessures après avoir été transporté à l'hôpital de Mulago à Kampala, à plusieurs heures de route du village, engendrant un coût très important pour la famille (Krief, communication personnelle). Depuis, deux autres personnes ont été tuées par des éléphants en protégeant leurs champs, et plusieurs personnes blessées.

1. 3. Un accès à la connaissance compromis par le conflit humains-éléphants

De même, l'impact des incursions par les éléphants est important sur l'accès à l'éducation dans la région. Les familles, victimes des destructions des cultures et en proie à la pauvreté, n'ont pas les moyens de payer les frais de scolarité ni le matériel scolaire.

« Je vous entends parler anglais... Je l'aurai appris aussi, mais à cause des éléphants mes parents n'ont pas pu payer les frais de scolarité » (Villageois de Kinyantale ; 7BF : Accès à la connaissance, réalisation de soi, inclusion)

Dans de nombreuses familles, les enfants sont chargés du gardiennage des champs durant la journée, et parfois la nuit, les empêchant de suivre leur scolarité. L'illettrisme des enfants et des adultes est un problème qui a souvent été évoqué lors des entretiens de groupe. Certains villages reculés n'ont pas d'école, et les enfants doivent marcher souvent sur plusieurs kilomètres pour s'y rendre. Il n'y a pas non plus d'école d'apprentissage, ce qui, selon certains villageois, contribue à augmenter la délinquance parmi les jeunes.

« Même lorsque nos enfants obtiennent de bons résultats en primaire, il n’y a pas d’école secondaire à proximité où ils peuvent poursuivre leurs études » (Agriculteur de Kinyantale ; 7BF : Accès à la connaissance, inclusion)

A l’exception du travail dans les plantations de thé, l’emploi est rare dans la région, en particulier pour les jeunes ayant eu l’occasion de faire des études.

1. 4. Les relations tendues entre les communautés et les autorités du parc sont un frein à la préservation de la faune et de la flore du parc national de Kibale

Les fermiers peuvent demander, pour repousser les éléphants hors des champs, l’aide de l’UWA, qui réalise alors des tirs dissuasifs. Cependant, pour un tiers des appels que nous avons recensé (10 sur les 30 appels à l’UWA enregistrés lors du suivi sur 2 ans), les écogardes n’ont pas répondu ou ne se sont pas déplacés. Face au manque d’implication de la part de l’UWA ressenti par les fermiers, ceux-ci appellent de moins en moins. Les relations entre les villageois et l’UWA sont aujourd’hui très dégradées. Certains fermiers ont fait part de leur méfiance et de leur manque de confiance envers les autorités du parc. Ces relations sont envenimées par le système de compensations installé en Ouganda, qui ne bénéficie pas assez aux foyers les plus touchés par les dégâts occasionnés par la faune sauvage. Un agriculteur de Mugusu explique : « Si une personne possède des chèvres ou des vaches et que celles-ci détruisent les cultures, vous devez indemniser les victimes, mais le parc ne nous indemnise pas lorsque ses animaux détruisent nos cultures ».

Les impacts des incursions des éléphants dans les champs, mis en regard des 7 besoins fondamentaux et universels de l’être humain sont résumés dans le tableau 6 et la figure 19.



Santé	Sécurité	Inclusion	Respect	Accès à la connaissance	Equilibre et bien-être	Réalisation de soi
<ul style="list-style-type: none"> - malnutrition - paludisme - transmission de maladies par les tiques des éléphants - maladie à cause de la mauvaise qualité de l'eau - coûts élevés des médicaments - éloignement des centres médicaux - interdiction d'entrer dans la forêt pour récolter des plantes médicinales traditionnelles - manque de sommeil, fatigue 	<ul style="list-style-type: none"> - pas de sécurité alimentaire - risque de blessures et de décès lors des incursions des éléphants dans les champs - pas de sécurité financière - peur de l'UWA 	<ul style="list-style-type: none"> - sentiment d'injustice vis-à-vis du parc et de sa faune - peu d'esprit communautaire - manque de soutien de la part de l'UWA - interdiction d'entrer dans la forêt pour récolter des plantes médicinales, ou du bois - non inclusion économique (quantité et qualité des récoltes aléatoires, passage obligé des intermédiaires) 	<ul style="list-style-type: none"> - sentiment d'injustice vis-à-vis de l'UWA - sentiment d'injustice vis-à-vis des intermédiaires qui n'achètent pas leurs récoltes à un prix décent - non-respect de la vie humaine, animale (braconnage) et végétale (coupe et collecte illégales dans le parc) 	<ul style="list-style-type: none"> - beaucoup de fermiers ne peuvent pas financer les frais de scolarité pour que leurs enfants aillent à l'école - très peu d'enfants continuent leurs études jusqu'à l'université - éloignement des écoles pour certains villages reculés 	<ul style="list-style-type: none"> - peur permanente de voir ses récoltes détruites par les animaux - fatigue liée au gardiennage de nuit - conditions de vie (notamment les logements) indignes 	<ul style="list-style-type: none"> - pertes d'opportunités de travail à cause du gardiennage des cultures jours et nuits contre les animaux sauvages - illettrisme important chez les enfants et les adultes

Tableau 6 : Impact des incursions des éléphants dans les champs sur les 7 besoins fondamentaux (7BF) et universels de l'être humain, d'après l'analyse des entretiens individuels et de groupe.

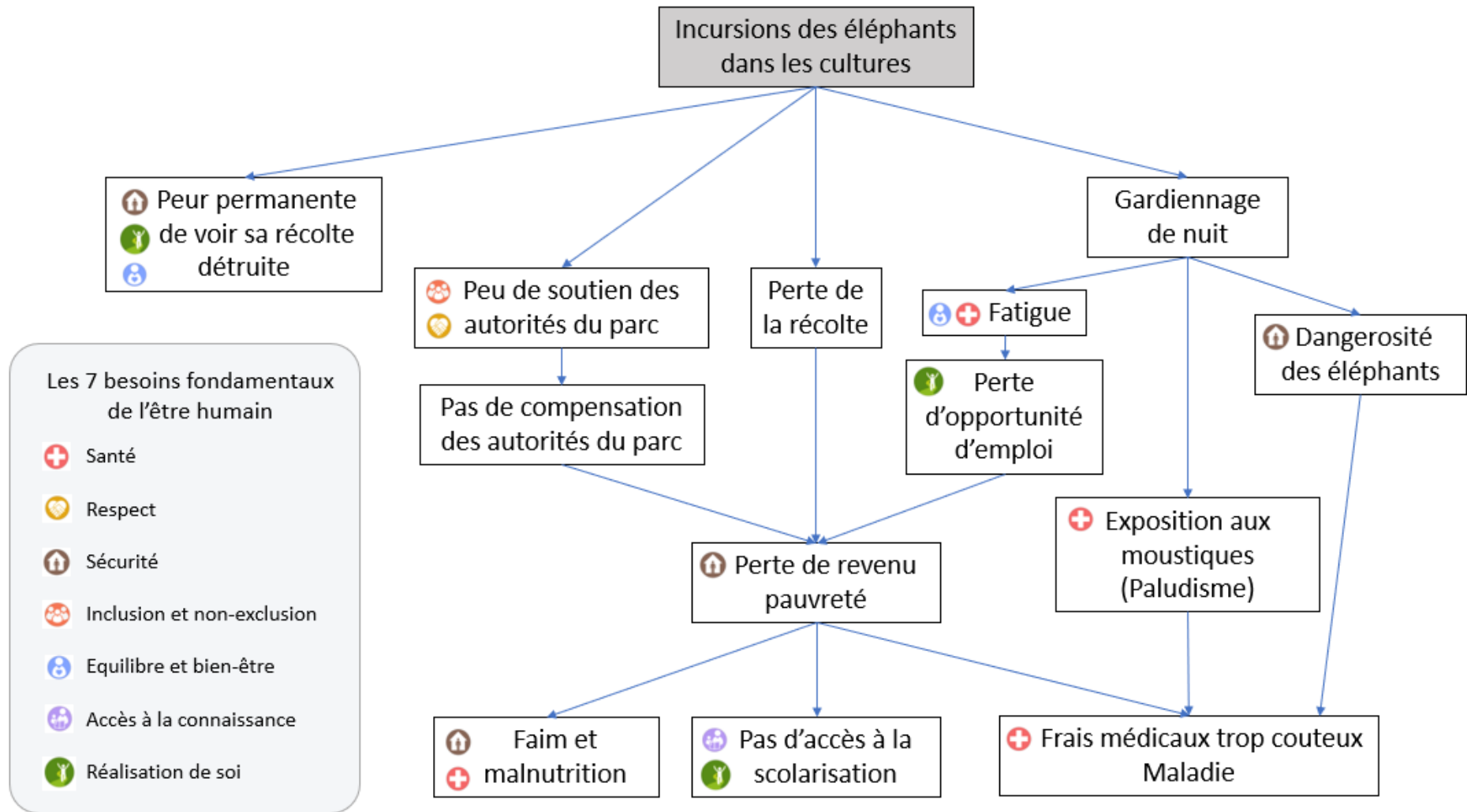


Figure 19 : Représentation graphique de l'impact des incursions des éléphants dans les champs sur la vie quotidienne des communautés riveraines du parc national de Kibale, relié aux 7 besoins fondamentaux de l'être humain, d'après l'analyse des entretiens individuels de 42 villageois et des 9 entretiens de groupes.

2. Les mesures présentes dans les six villages de la zone de Sebitoli

Nous avons classé les mesures de protection des cultures en plusieurs catégories : les mesures préventives, les mesures répulsives actives, les systèmes d'alarme et les mesures de compensation. Les mesures préventives consistent en des installations mises en place à la bordure du champ pour empêcher l'entrée de la faune dans les cultures, sans intervention humaine, hormi lors de l'installation et l'entretien. Les mesures répulsives actives nécessitent elles la présence des fermiers pour éloigner la faune sauvage hors des champs. Les systèmes d'alarme permettent aux agriculteurs d'être avertis de l'arrivée des animaux et ainsi de pouvoir rapidement mettre en place les mesures répulsives actives pour les repousser. Les mesures de compensation comprennent des mesures locales ou gouvernementales visant à soutenir financièrement les population locales victimes de dégâts sur les cultures.

2. 1. Mesures préventives

Trois types de mesures préventives sont présents dans la zone d'étude. Des plantations de thé faisant office de zones tampon sont retrouvées dans les villages de Munobwa, Kinyantale, Sebitoli et Mugusu. Des tranchées ont été installées dans les villages de Sebitoli, Mugusu et Nyakabingo. Les villages de Sebitoli, Mugusu et Kinyantale ont également mis en place des clôtures de ruches à la bordure de la forêt. Le village de Nyamigere est le seul ne bénéficiant d'aucune mesure préventive protégeant les cultures.

2. 1. 1. Zones tampon

Les zones tampon présentes dans la zone d'étude sont exclusivement constituées de plantations de thé (Figure 20).



Figure 20 : Plantation de thé à l'est du parc national de Kibale

Dans le village de Munobwa, séparé de la forêt par environ 1 km de plantations denses de thé, les agriculteurs vivant dans ce village ont déclaré ne pas avoir de problèmes avec les éléphants. Ceux-ci ne venaient pas jusqu'au village, protégé par la plantation de thé (Figure 21). Seules les personnes habitant dans les baraquements des plantations de thé, situés à environ 150 mètres de la bordure, ont rapporté que les éléphants se rendaient épisodiquement dans leurs champs. En effet, sur les deux ans de suivi, seuls 7 incidents ont eu lieu, dont un seul ayant occasionné des dégâts sur les cultures.

Nous avons comparé le nombre de passages d'éléphants relevés entre le village de Munobwa, protégé par la plantation de thé, et le village de Nyamigere, ne possédant aucune mesure préventive (Figure 22). Le long de la bordure Est, proche du village de Munobwa, 50 passages ont été enregistrés sur une distance de 5,2 km (9,6 passages/km), contre 83 passages enregistrés sur 2,1 km (39,5 passages/km) le long de la lisière entre la forêt et le village de Nyamigere. Le village de Munobwa a enregistré une fréquence d'incursions dans les cultures de 0.5% (n=7), tandis que le village de Nyamigere une fréquence de 8.5% (n=253). Tout autre facteur exclus, il y aurait donc 4 fois moins de passages d'éléphants du côté de Munobwa, protégé par le thé, que du côté de Nyamigere, où les cultures sont directement accolées à la forêt.

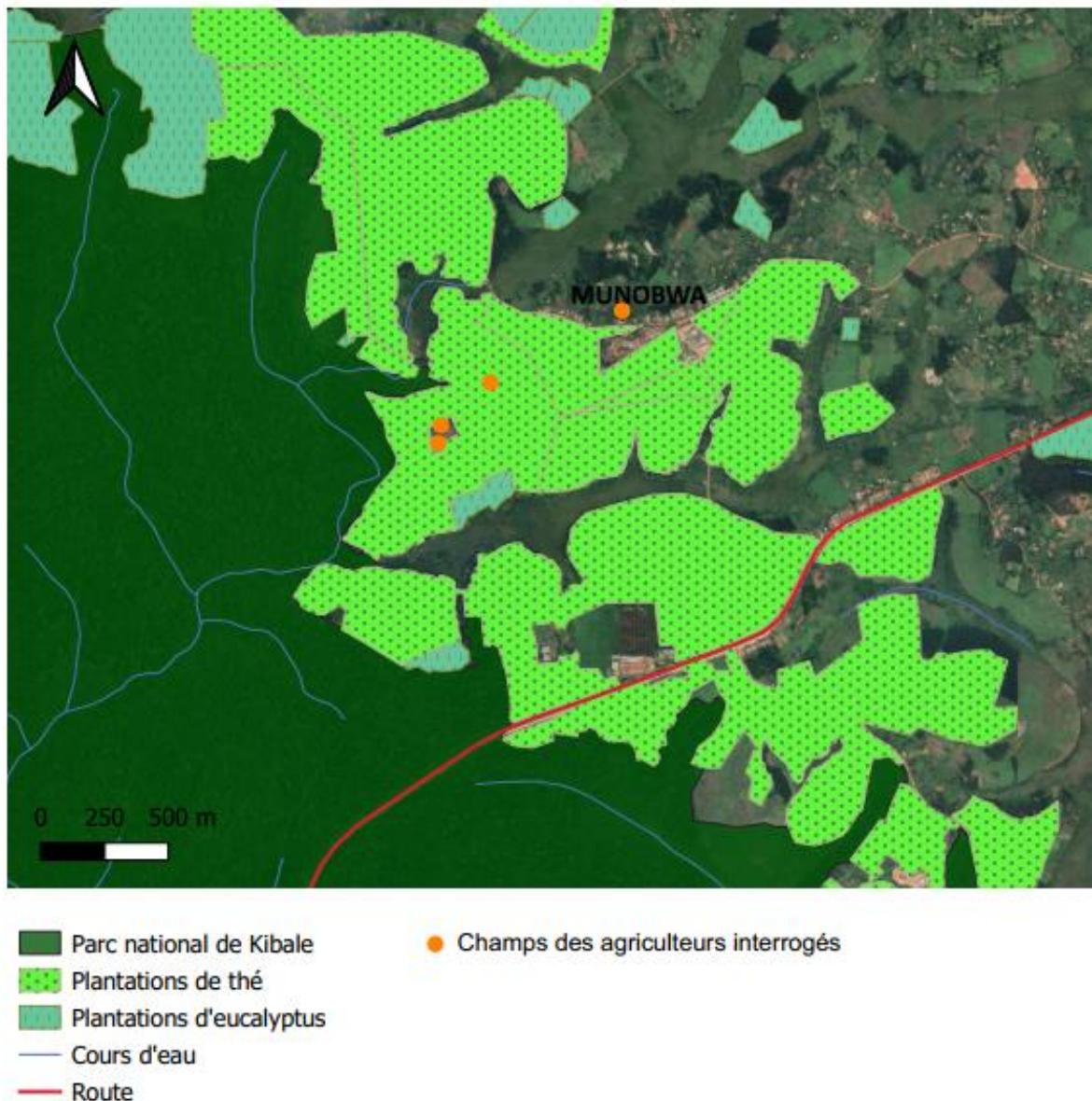


Figure 21 : Région est de la forêt de Kibale, et localisation du village de Munobwa.

Dans les villages de Sebitoli, de Mugusu et de Kinyantale, des plantations de thé peuvent également faire office de zone tampon, pour certaines parties des villages. Leur rôle protecteur ne concerne alors que des zones restreintes, contrairement aux plantations de Munobwa qui protègent l'ensemble du village. Les incursions rapportées dans des champs a priori protégés par la zone tampon révèlent que les éléphants contournent le thé pour atteindre ces cultures.

Le relevé des passages d'éléphants étaye les résultats présentés dans le chapitre 2, montrant que les faibles fréquences d'incursions étaient corrélées avec la présence de plantations de thé entre les champs et la forêt.

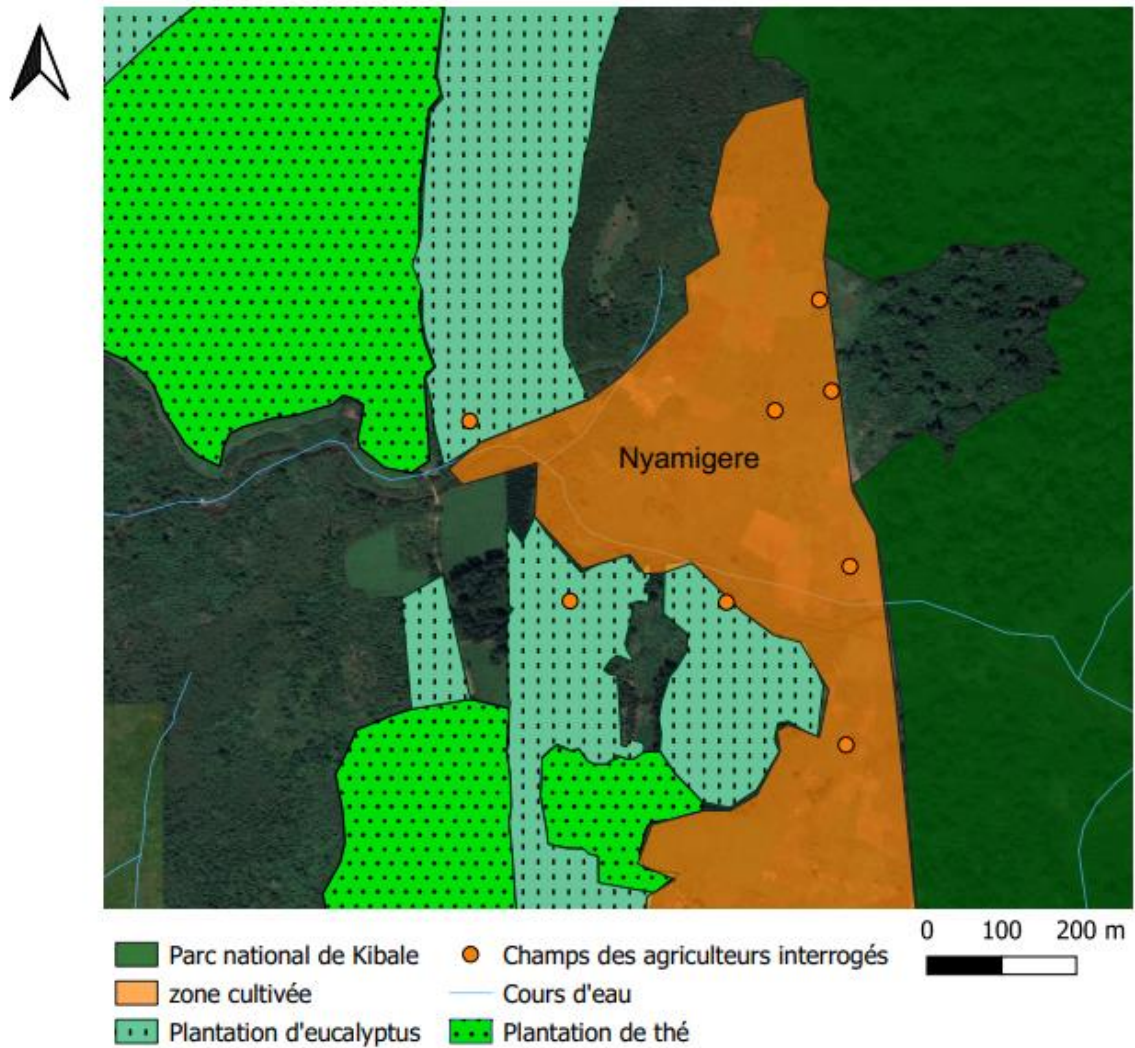


Figure 22 : Zone de Nyamigere, à l'Ouest du parc national de Kibale

Les zones tampon peuvent se révéler très efficaces, comme l'illustre l'expérience du village de Munobwa. Plusieurs éléments permettent d'expliquer une telle protection de ce village par les plantations de thé. Tout d'abord, il est difficile pour les éléphants de se déplacer dans les plantations de thé matures, car les pieds sont plantés proches les uns des autres, laissant tout juste la place aux cueilleurs de thé de se faufiler entre les arbustes. Ensuite, le thé fait partie des cultures non appétentes pour les éléphants et pour une grande partie de la faune sauvage. Enfin, la plantation de thé qui protège le village de Munobwa est très étendue, formant une large bande s'étendant sur plus de 5 km le long de la bordure de la forêt, protégeant l'ensemble de la zone nord-est du site d'étude.

Une telle efficacité nécessite que la zone tampon soit correctement mise en place. Celle-ci doit être suffisamment large pour que les éléphants ne soient pas incités à les traverser pour atteindre les cultures appétentes plus lointaines. Les fréquences d'incursions d'éléphants diminuent

lorsque la distance à la forêt augmente. Cependant cette distance diffère selon les études. Autour du parc de Kibale, les éléphants ont été observés jusqu'à 450 mètres hors de la forêt (Naughton Treves, 1997). Une zone tampon discontinue ou trop étroite (moins de 500m) perdrait alors de son intérêt car les cultures vivrières seraient toujours consommées par les éléphants, et les cultures non appétentes plantées dans la zone tampon seraient piétinées sur leur passage (Nelson et al., 2003).

2. 1. 2. Tranchées

A Nyakabingo, la tranchée longe la lisière de la forêt sur 1 km, et protège quasiment l'ensemble du village (Figure 23). La restauration de cette tranchée a eu lieu entre fin février et fin mars 2018, au début de notre période d'étude (Figure 24). Les 30 incursions dans les champs enregistrées dans ce village sur les deux ans d'étude, ont été rapportées par un seul fermier, dont le champ est proche d'une des extrémités de la tranchée. Les éléphants profitaient ainsi de ce passage pour pénétrer dans le champ. Ceci permet de confirmer que les tranchées bien entretenues sont très efficaces pour empêcher l'entrée des éléphants dans les champs.

Au contraire, les tranchées non entretenues deviennent totalement inefficaces. Celle située au sud de la route, à Sebitoli (Figure 23), n'avait pas été restaurée depuis plus de 5 ans au moment de l'étude. Elle était donc très peu profonde, et de nombreux passages permettaient aux éléphants d'atteindre les champs. Neuf passages ont été recensés sur les 540 mètres de tranchée, ce qui correspond à environ un passage tous les 60 mètres (16,7 passages/km). Trois des cinq fermiers ayant rapporté des incursions par les éléphants (fréquence de 4%, 4% et 1,6%) cultivent leur champ le long de cette tranchée, et ont subi plus de 95% (n=43) des incursions ayant eu lieu dans ce village (n=45). La seconde partie de la tranchée, située au nord de la route est en meilleur état, et aucun passage d'éléphant n'a été détecté. Seuls deux fermiers cultivaient proche de la bordure lors de l'étude, et un seul a participé au suivi sur les deux ans et n'a enregistré qu'un seul épisode sur cette période. Le reste de cette zone est composée de plantations de thé.

La tranchée de Mugusu (Figure 23) avait été récemment entretenue et était en bon état durant la période de l'étude. Seuls deux passages avaient été créés par les éléphants sur une longueur de 585 mètres (3,4 passages/km). Cependant, un nombre important d'incursions ont eu lieu dans les champs longeant la tranchée, très probablement du fait de sa faible longueur. Les deux fermiers localisés proches de la tranchée ont enregistré 60 incursions en deux ans pour le

premier et 9 en 1 an pour le second, ce qui correspond au total à plus de 98% des incursions enregistrées dans ce village (70 incursions, 4 fermiers suivis).

Les caractéristiques des tranchées présentes dans ces trois villages sont reprises dans le tableau 7.

VILLAGE	MUGUSU	SEBITOLI	NYAKABINGO
LONGUEUR DE LA TRANCHEE	585 mètres	Total : 1 km Partie sud de la route : 540 mètres Partie nord de la route : 455 mètres	1 km
ETAT D'ENTRETIEN DE LA TRANCHEE	Tranchée récente, en bon état.	Tranchée non restaurée depuis plus de 5 ans. Très mauvais état.	Tranchée en cours de restauration au début du suivi (février-mars 2018). Très bon état.
NOMBRE DE PASSAGES PAR KM	3,4	Sud : 16,7 Nord : 0	0
NOMBRE D'INCURSIONS ENREGISTRE DANS LE VILLAGE	70	45	30
AUTRES MESURES PREVENTIVES	Clôture de ruches et zone tampon	Clôture de ruches et zone tampon	Non

Tableau 7 : Caractéristiques des tranchées présentes dans les villages de Mugusu, Sebitoli et Nyakabingo.

Ces trois villages illustrent bien les deux points essentiels pour que les tranchées soient efficaces contre la venue des éléphants : un entretien régulier et une longueur suffisante. L'entretien de la tranchée est primordial pour une efficacité optimale. Les pluies des saisons humides ont tendance à les remplir en érodant les bords. De plus, la végétation dans cette région a une croissance rapide, et les bords de la tranchée deviennent rapidement broussailleux ce qui peut attirer les éléphants. Un débroussaillage régulier est donc nécessaire. Par ailleurs, les éléphants ont pris l'habitude de créer des passages pour traverser la tranchée en la comblant de terre. « Nous avons une tranchée, mais les éléphants la remplissent de terre et la traversent » (Fermier de Mugusu). Ils en piétinent les bords afin de les faire s'effondrer, jusqu'à ce que la pente soit suffisamment peu abrupte pour leur permettre de traverser. La surveillance bien organisée de ces zones vulnérables permet aux fermiers de garder la tranchée efficace, à condition que le nombre de passages demeure limité. Par ailleurs, la longueur des tranchées doit également être

suffisante, pour que les éléphants ne les contournent pas. Leur mise en place est dépendante de la géographie des lieux. Ne pouvant être installées dans les zones humides, il est nécessaire de les associer avec d'autres mesures préventives, et ce notamment parce que les zones humides telles que les marécages et les cours d'eau, très nombreux dans la zone de Sebitoli, sont fréquemment utilisés par les éléphants pour atteindre des zones plus éloignées de la forêt. Ces deux caractéristiques font des tranchées un dispositif onéreux. En effet, l'édification d'une tranchée, large d'1,5m et profonde de 2m, nécessite, pour un mètre, un ouvrier pendant 1,5 à 2 jours. Celui-ci est rémunéré environ 10°000 UGX par mètre (environ 2,4 euros). De plus, l'entretien d'un mètre de tranchée occupe un homme pour une journée, rémunérée 7°000 UGX (environ 1,7 euros ; Nelson Tugume, LC1 de Sebitoli, communication personnelle).

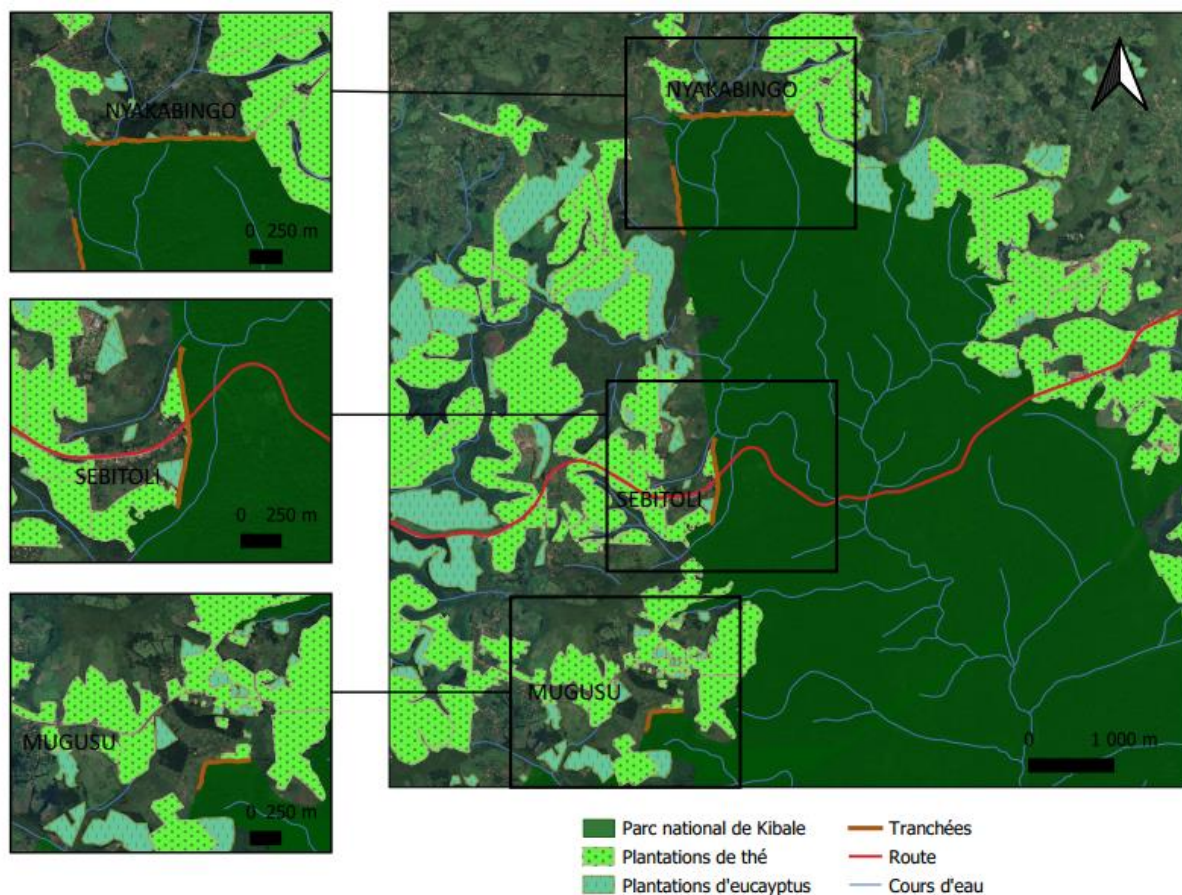


Figure 23 : Localisation des tranchées de Sebitoli, Nyakabingo et Mugusu



Figure 24 : Tranchée du village de Nyakabingo, à gauche avant restauration, à droite après restauration.

2. 1. 3. Clôtures de ruches

La clôture de ruches du village de Sebitoli, longue de 120 mètres est composée de 10 ruches traditionnelles et de 10 ruches kényanes (Figure 25), dont respectivement 9 et 4 d'entre elles étaient colonisées en janvier 2019. Les ruches ont été achetées colonisées, à un prix d'environ 150 000 UGX chaque (environ 45 US\$; Bosco, communication personnelle). La clôture est située le long de la tranchée, au sud de la route (Figure 26). Cette clôture ne joue cependant pas son rôle de barrière. En plus des incursions dans les champs, rapportées par les fermiers, des caméras à détection de présence, localisées au niveau de la clôture de ruches, montrent des éléphants traversant très précautionneusement la clôture, s'aidant de leur trompe pour délicatement amener au sol les câbles tendus entre les ruches, et les enjamber (Figure 27).

La clôture de ruches de Kinyantale, longue de 220 mètres, comporte une soixantaine de ruches dont environ 35 étaient colonisées début 2018. La clôture est située le long de la forêt, entre deux zones humides (Figure 26). Malgré sa longueur, les champs situés le long de la clôture sont régulièrement visités par les éléphants, qui contournent les ruches et utilisent les zones humides comme couloirs pour atteindre les champs.

La clôture de ruches de Mugusu est la plus petite des clôtures mises en place dans la zone d'étude, avec une longueur de 38 mètres. Elle est située dans la continuité de la tranchée, entre les champs et un marécage connecté à la forêt (Figure 26). De nombreuses incursions ont été enregistrées dans les champs proches de la clôture, indiquant sa faible efficacité en l'état.

Plusieurs hypothèses pourraient expliquer le manque d'efficacité de ce type de clôtures. À Sebitoli, 5 ans après leur mise en place, aucune récolte de miel n'a encore été effectuée, afin de ne pas affaiblir encore plus ces colonies. En effet, beaucoup de ruches sont vides, et les colonies présentes dans les ruches restantes sont faibles. King et al. (2014) proposent pourtant l'insertion de ruches factices entre les vraies ruches colonisées, afin de doubler la longueur de la clôture sans augmenter significativement son coût, suggérant que des ruches vides éloigneraient les éléphants. La différence de milieu (savane ouverte au Kenya, forêt dense en Ouganda) pourrait influencer la réponse des éléphants face aux ruches factices ou vides. En savane, les éléphants voient la clôture de loin, et donc ne s'approcheraient pas. À l'inverse, dans la zone de Sebitoli, bien que les abords de la clôture soient débroussaillés, les éléphants ne l'aperçoivent que lorsqu'ils sont à quelques mètres seulement de celle-ci. Ils peuvent ainsi évaluer si les ruches sont occupées ou non, et donc le niveau de dangerosité. Les essais de mise en place de clôtures de ruches au Gabon ont mis en évidence que les ruches vides et celles hébergeant des colonies faibles sont peu efficaces contre les éléphants, alors que les ruches abritant des colonies actives le sont davantage (Ngama et al., 2016). La forte mortalité des colonies à Sebitoli pourrait être causée par les nombreux pesticides utilisés sur les cultures vivrières et dans les plantations de thé aux alentours. Elle pourrait également être la conséquence de la faible présence de plantes mellifères disponibles pour les abeilles, ou d'un défaut d'entretien des ruches. L'inefficacité de la clôture pourrait enfin être due à l'absence d'agressivité des abeilles la nuit en zone montagneuse, période où les éléphants sont enclins à traverser la clôture, à cause des températures plus basses qu'en savane. Edé et al. (in prep) ont mis en place un protocole expérimental dans deux villages de la zone d'étude (Sebitoli et Kinyantale) afin de vérifier cette hypothèse : les ruches sont secouées pour simuler le passage des éléphants et un morceau de cuir est agité devant la ruche. Le nombre de piqûres sur le cuir est ensuite compté afin de déterminer l'agressivité de la colonie. Étonnamment, aucune piqûre n'a été comptabilisée lors des tests réalisés la nuit.

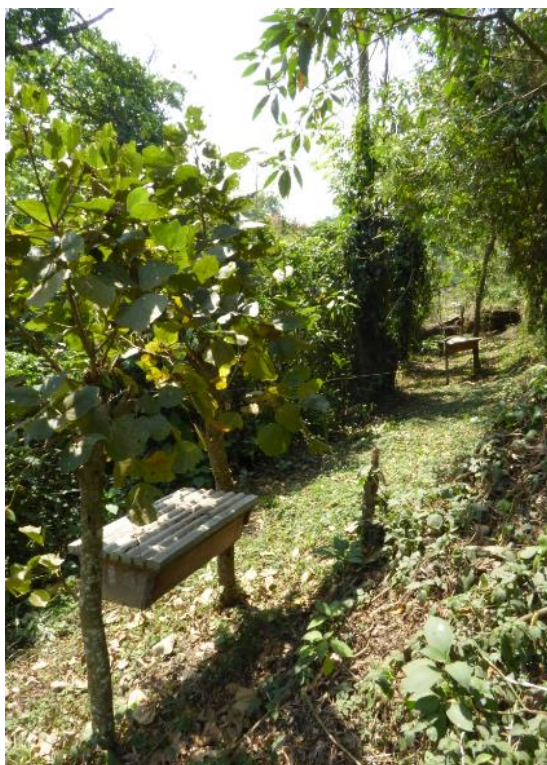


Figure 25 : Clôture de ruches du village de Sebitoli, ruches kenyanes.

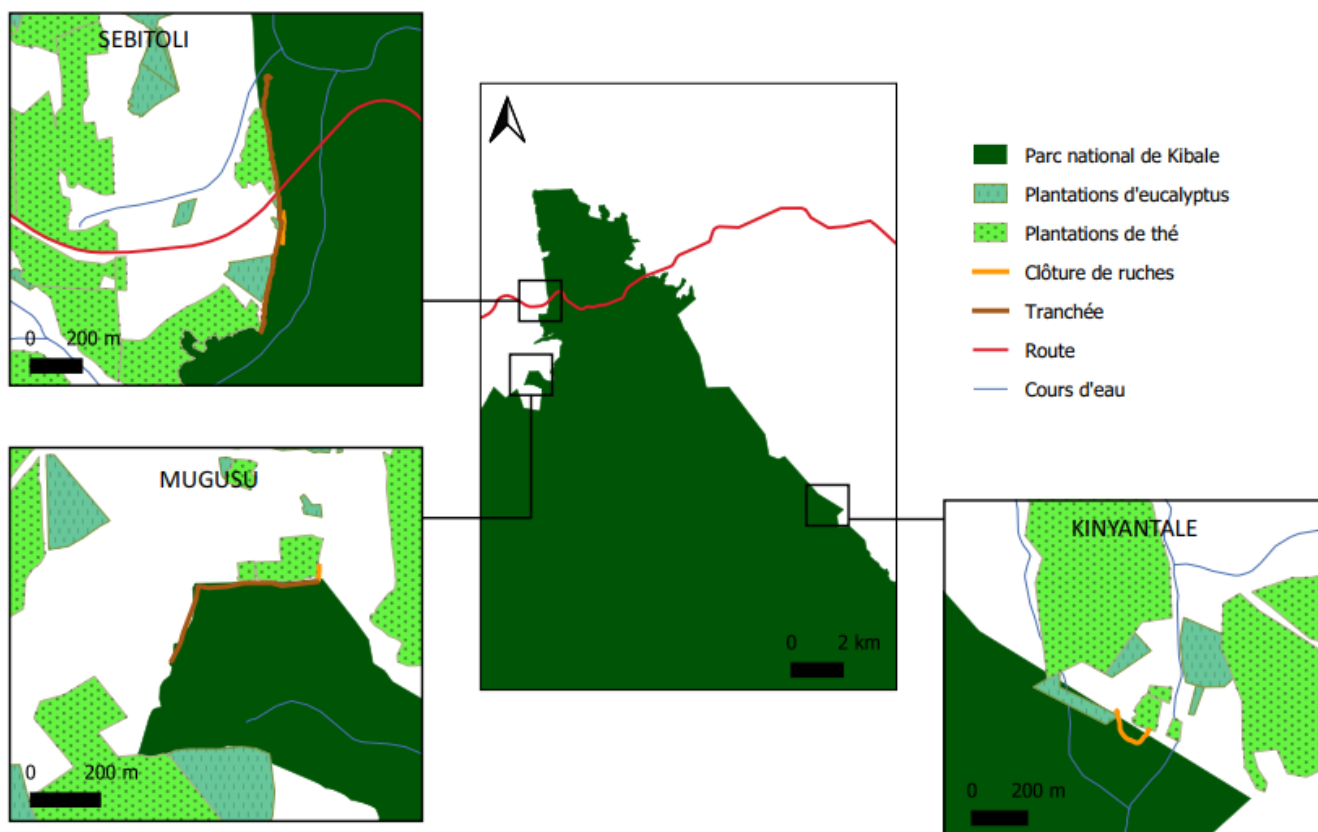


Figure 26 : Localisation des clôtures de ruches à Mugusu, Sebitoli et Kinyantale.



Figure 27 : Eléphant mâle mangeant la végétation au milieu de la clôture de ruches de Sebitoli. (Image prise par une caméra à détection de présence © SCP)

2. 2. Systèmes d’alarme : Gardiennage des cultures

En complément du gardiennage diurne des cultures, les champs sont surveillés la nuit, afin de pouvoir repousser les éléphants avant leur entrée dans les cultures. Le gardiennage est le plus souvent réalisé par les membres du foyer (seuls deux fermiers emploient des gardiens), en collaboration avec des voisins (n=21). Chaque fermier organise sa surveillance différemment. Souvent entre une et quatre rondes sont réalisées, à horaires variables. Certains agriculteurs ont expliqué qu’ils gardaient leurs champs toute la nuit sans dormir : « [Lors du gardiennage de nuit] nous ne dormons pas, nous restons dans nos champs pour tenter de les protéger » rapporte un agriculteur de Mugusu durant un entretien de groupe. Lors des incursions enregistrées (n=463), les patrouilles étaient composées d’une personne dans 23,8% des cas, de deux personnes dans 55,3% des cas et de trois personnes ou plus dans seulement 21% des incursions. Le nombre maximum enregistré était de 10 personnes. Les chiens des agriculteurs participent parfois aux rondes et au gardiennage des cultures.

Les éléphants sont observés toute l’année dans les champs, mais la fréquence d’incursions augmente lorsque les cultures approchent de leur maturité. Les patrouilles s’intensifient alors durant cette période : « Quand c’est leur saison, les éléphants viennent tous les jours. Dans ce

cas vous devez dormir dans le champ jusqu'à la fin des récoltes » (Agriculteur de Kinyantale, entretien de groupe). Certains fermiers patrouillent en revanche dès que les cultures commencent à sortir de terre. Dans la majorité des cas, les fermiers alternent les rondes de nuit avec des périodes de sommeil. Certains dorment dans des huttes (Figures 28 et 29) situées à la bordure du champ, proche de la forêt, afin d'entendre les éléphants approcher.

Le gardiennage des cultures la nuit est indispensable pour protéger activement les champs contre les incursions des éléphants. Les incidents occasionnant le plus de dégâts arrivent la plupart du temps lorsque les champs ne sont pas gardés (Gillingham & Lee, 2003). Les fermiers découvrent alors à leur réveil leur champ dévasté.



Figure 28 : Hutte utilisée lors des patrouilles de nuit, à Kinyantale.



Figure 29 : Hutte d'observation surélevée, localisée le long de la bordure à l'ouest de la forêt, entre Sebitoli et Nyamigere.

2. 3. Mesures répulsives actives

2. 3. 1. Répulsifs traditionnels

Dans le nord du parc national de Kibale, les fermiers des 6 villages ont tous rapporté des méthodes similaires.

Lors des entretiens, tous les fermiers ont indiqué produire des sons afin d'effrayer les éléphants. Le plus souvent ce sont des cris (91,2% des incursions enregistrées) ou des tambourinages sur des objets (18,5% des incursions) tels que des jerricans. Au total, la production de sons a été réalisée dans 92% des incursions, toutes méthodes confondues. La production de sons a également l'avantage de prévenir les agriculteurs voisins de la venue des éléphants, qui peuvent alors se joindre à la patrouille pour repousser les éléphants.

Les éléphants sont également refoulés grâce à des lampes torches (80,4% des incursions enregistrées). Cependant, un fermier de Nyamigere a remarqué que cela rendait parfois les éléphants agressifs, et hésite maintenant à continuer d'utiliser cette méthode.

Le jet d'objets est aussi une pratique répandue dans les six villages, et utilisée dans 59,5% des incursions. Les projectiles sont principalement des pierres (n=223), des bâtons (n=215) ou des mottes de terre (n=123). Des bâtons enflammés ont également été lancés lors de 50 incursions.

Bien que cela n'ait pas été stipulé lors des entretiens, probablement en raison de son illégalité, un fermier a rapporté, lors du suivi sur deux ans des incursions des éléphants dans les champs, avoir utilisé une lance lors d'un épisode. Des caméras à détection de présence placées en bordure de champs avaient également enregistré cette pratique dans un autre village (SCP données non publiées).

Des feux ont également été allumés en bordure de champs lors de 168 épisodes. Certains fermiers ont indiqué lors des entretiens de groupes avoir essayé de faire brûler du piment afin de repousser les éléphants, mais ne plus y avoir recours aujourd'hui.

Ces mesures répulsives sont très rarement utilisées seules. Elles sont le plus généralement combinées entre elles, et les combinaisons les plus courantes associent la production de bruits, l'utilisation de torches et de jets d'objets (n=153 ; 33% des incursions), l'association de production de sons et d'utilisation de torches (n=88 ; 19% des incursions) et l'association des quatre méthodes décrites (n=70 ; 15,1%) (Figure 30).

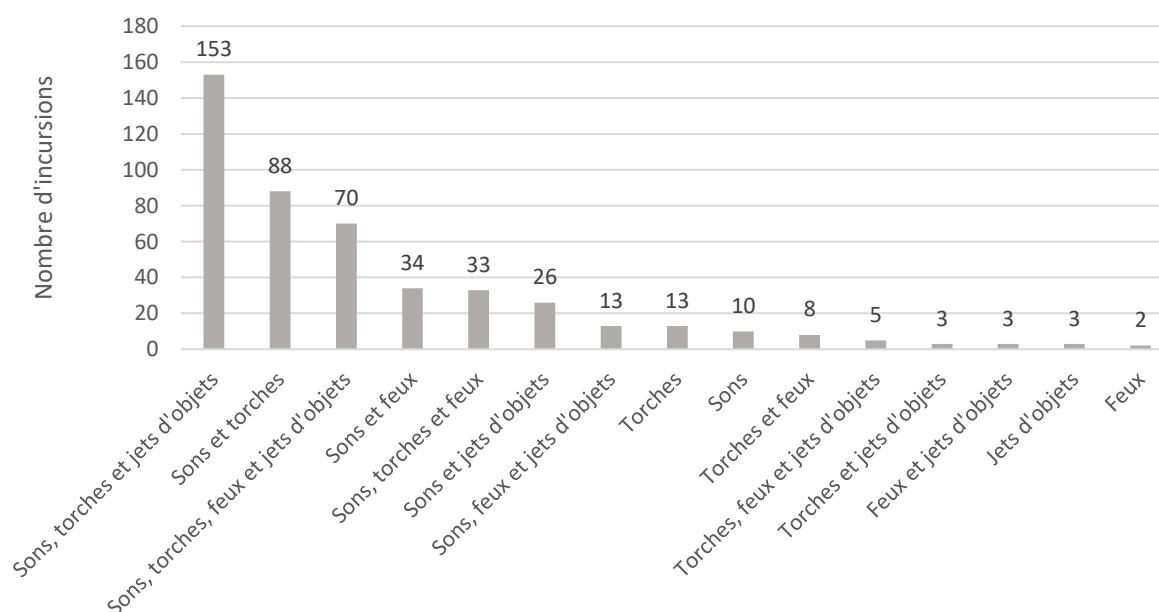


Figure 30 : Combinaisons de mesures répulsives actives traditionnelles utilisées lors des incursions des éléphants dans les champs (Nombre total d'incursions = 464).

2. 3. 2. Tirs d'effarouchement dissuasifs

Les fermiers ont rapporté durant les entretiens que lorsque les éléphants étaient trop nombreux ou difficiles à repousser, ils faisaient appel aux autorités des parcs nationaux (UWA). Dans ce cas, les gardes forestiers tirent alors des coups de fusil au-dessus des éléphants afin de les effrayer et de les repousser dans la forêt. Pour préciser quels paramètres du conflit incitaient les fermiers à faire appel à l'UWA, nous avons eu recours à une Analyse des Correspondances Multiples ACM (Figure 31). Les deux premiers axes expliquent seulement 18,7% et 12,4% des variations observées entre les incursions enregistrées au cours des deux ans d'étude. Les appels à l'UWA sont associés à un nombre d'éléphants supérieur ou égal à 7 individus, des épisodes de plus de 4 heures, la présence de juvéniles et des comportements agressifs de la part des éléphants. À l'inverse, l'absence d'appel à l'UWA est associée à un nombre d'éléphants faible (entre 1 et 2), à une durée d'incursion de moins de 30 min, et à une absence de juvéniles et de comportements agressifs.

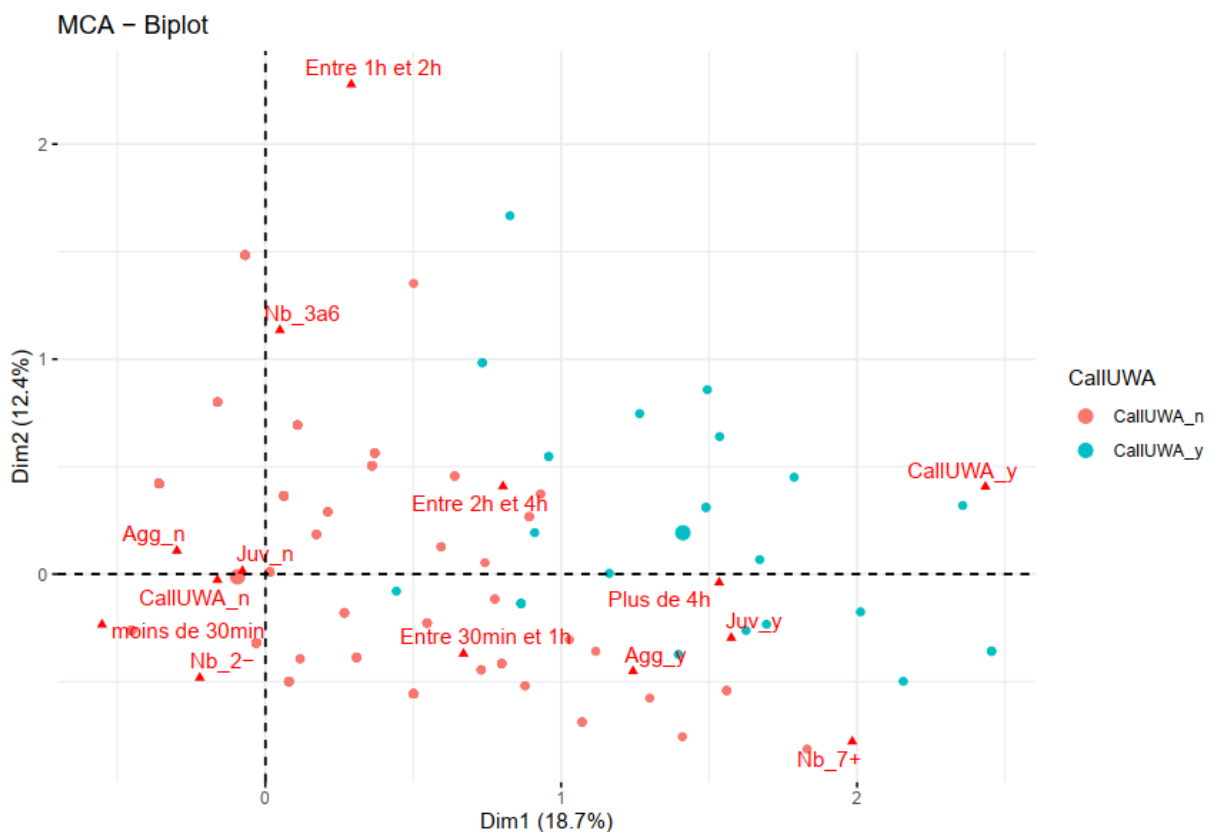


Figure 31 : Représentation des modalités des variables sur les deux premiers axes de l'Analyse des Correspondances Multiples.

L'intervention de l'UWA est souvent très efficace, mais certains agriculteurs ont rapporté que les éléphants s'habituèrent aux tirs dissuasifs et revenaient dans les champs dès que les gardes forestiers étaient partis. Étonnamment, l'UWA a été appelé dans seulement 6,4% (n=30) des incursions. Principalement parce que les fermiers n'ont pas le numéro personnel des gardes forestiers, qui sont souvent remplacés, ou à cause du manque de réactivité des gardes, ce qui décourage les fermiers de les appeler.

2. 3. 3. Mesures illégales

Outre l'utilisation de lances lors des confrontations entre humains et éléphants, d'autres mesures illégales ont été observées. La pose de pièges est fréquente aux abords des champs. Ce sont principalement des collets destinés aux petits gibiers sauvages, mais les éléphants se retrouvent parfois piégés au niveau de la trompe ou d'un pied, ce qui peut occasionner des mutilations très importantes et invalidantes (Krief et al., in prep). Parfois, des collets spécifiques aux éléphants sont également retrouvés (Figure 32).



Figure 32 : Piège collet destiné aux éléphants, retrouvé à l'intérieur du parc national de Kibale, proche d'un champ.

2. 4. Mesures de compensation

Des mesures de compensation ont été instaurées par les autorités pour contrebalancer les difficultés liées à la vie en lisière d'aires protégées. En Ouganda, nous ne retrouvons pas le système de compensation consistant à indemniser les fermiers ayant subi des pertes de récoltes ou de cheptels, comme il peut être mis en place dans certains pays, tels que l'Inde (Ogra & Badola, 2008). Un système de redistribution des recettes provenant de l'écotourisme existe cependant en Ouganda, appelé le « revenue sharing ». Pour effectivement percevoir cet argent, les communautés doivent former des groupes villageois et élaborer un projet de développement. Ce mode de financement, très coûteux en temps et qui nécessite une grande organisation, est difficile à mettre en place pour les communautés, qui ne bénéficient donc que rarement de cette redistribution financière. Le financement actuel d'un tel projet est ainsi reporté depuis plusieurs années dans le village de Munobwa. Ce système a toutefois permis de financer la clôture de ruches à Mugusu, ainsi que des élevages de petits ruminants à Kinyantale. Cette compensation est cependant collective, alors que les dégâts sont subis à l'échelle individuelle. Les agriculteurs en première ligne des dégâts occasionnés par la faune sauvage désapprouvent ce mode de compensation, car les personnes bénéficiant de ces aides ne sont pas forcément les plus touchées par le conflit avec la faune.

« Le ''revenue sharing'' est distribué à de nombreuses personnes. Mais moi je suis dehors toutes les nuits et je protège les champs derrière le mien. Je subis des pertes et les autres profitent de mon gardiennage. Même quand ils m'entendent faire du bruit pour repousser les éléphants, ils ne viennent pas m'aider » (Agriculteur de Kinyantale, entretien individuel).

Ils souhaitent donc que des indemnisations à hauteur de leurs pertes soient mises en place par les autorités. Cette demande est retrouvée dans l'ensemble des villages interrogés.

L'ensemble des mesures présentes dans le site d'étude peut être retrouvé dans le tableau 8.

<i>Village</i>	MUG	SEB	NYAM	NYAK	MUN	KIN
<i>MESURES PREVENTIVES</i>						
Tranchées	✓	✓		✓		
Clôtures de ruches	✓	✓				✓
Zones tampon	✓	✓			✓	✓
Clôtures accessorisées						
Épouvantails	?	?	✓	?	?	?
Clôtures électriques						
<i>MESURES REPULSIVES ACTIVES</i>						
Production de sons	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Éclairage avec des torches	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Jets d'objets	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Feux en bordure de champs	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Répulsifs olfactifs à faire brûler	?					?
Tirs dissuasifs par l'UWA		✓	✓	✓		✓
Propulseur de projectiles pimentés						
Utilisation de drones						
Utilisation de pièges				✓		
Déplacement des individus perturbateurs						
Élimination des individus perturbateurs						
<i>SYSTEME D'ALARME</i>						
Gardiennage	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Présence de chiens	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Corde avec cloches						
<i>SYSTEME COMPENSATOIRE</i>						
Indemnisation à la hauteur des pertes						
« Revenu sharing »				✓		
Système d'assurance						

Tableau 8 : Récapitulatif des mesures présentes dans la zone d'étude. Mug : Mugusu ; Seb : Sebitoli ; Nyam : Nyamigere ; Nyak : Nyakabingo ; Mun : Munobwa ; Kin : Kinyantale.

3. Vers une prise en compte plus globale des interactions humains-faune sauvage menacée : mesures pour une meilleure cohabitation entre humains, éléphants et chimpanzés

Les chimpanzés et les éléphants, emblématiques pour nous, mais communes et parfois considérées comme nuisibles pour les communautés locales, viennent consommer les cultures situées en bordure de la forêt. Elles sont actuellement en danger d'extinction (chimpanzés et éléphants de savane) ou en danger critique d'extinction (éléphants de forêt). Ces espèces se distinguent l'une de l'autre par leur taille, leur mode de locomotion et leur comportement durant

les épisodes de consommation des cultures. Des mesures différentes et complémentaires sont alors à envisager pour tenter de couvrir de façon plus efficace les problèmes suscités par l'agriculture en lisière d'aire protégée.

Nous avons donc pris en compte les caractéristiques de ces deux espèces, afin d'adapter les propositions des mesures permettant la protection des cultures lors de la venue des éléphants, pour qu'elles soient également efficaces contre les incursions des chimpanzés.

Ce travail a fait l'objet d'un article, en cours de rédaction, intitulé "Corn of wrath: what solutions for a better coexistence between elephants, chimpanzees and humans at the edge of a protected area?", co-écrit par Chloé Couturier et moi-même, ainsi que par Sabrina Krief, Nicolas Métro, Sébastien Galy, John Paul Okimat et Edward Asalu. L'ébauche du manuscrit est présentée à la fin de ce chapitre.

3. 1. Les chimpanzés de Sebitoli, l'autre menace aux cultures villageoises

Les chimpanzés de Sebitoli sont fortement impactés par la présence humaine en bordure de forêt. En effet, environ 30% de la communauté possède au moins un membre mutilé, victimes indirectes des pièges posés en forêt par les braconniers pour attraper du petit gibier (Cibot et al., 2016). Certains chimpanzés sont aussi blessés ou tués lors de collisions avec des véhicules, en traversant la route qui sépare le nord du sud de leur domaine vital (Cibot et al., 2015 ; Krief et al., 2020b). Par ailleurs, près de 25% des chimpanzés présentent des malformations faciales congénitales (bec de lièvre ou dysplasie faciale), dont l'origine serait environnementale (Krief et al., 2017 ; Krief et al., 2014b). En effet, de nombreux pesticides ont été retrouvés dans les rivières à l'intérieur de la forêt (Spirhanzlova et al., 2019). Cette pollution est très probablement causée par les produits chimiques utilisés dans les plantations de thé et par les agriculteurs sur leurs cultures vivrières. Cette hypothèse est soutenue par le fait que des malformations faciales ont également été observées chez les babouins vivant dans cette zone de la forêt (Lacroux et al., 2019). En plus des risques liés à la pollution présente à l'intérieur de la forêt, les chimpanzés s'exposent aussi aux produits chimiques lorsqu'ils consomment les cultures vivrières situées à la bordure de la forêt (Naughton Treves, 1998 ; Krief et al., 2014a). Le maïs, principale culture consommée par les chimpanzés de la communauté de Sebitoli, est souvent enrobé d'imidaclopride, donnant aux graines une couleur rouge caractéristique (Spirhanzlova et al., 2019). Les fermiers interrogés lors des entretiens de groupe et individuels ont effectivement décrit les chimpanzés comme la troisième espèce la plus fréquente dans les champs, après les éléphants et les babouins. Les chimpanzés se rendent principalement dans les champs de maïs

situés proches de la bordure de la forêt, mais ont également été aperçus par les fermiers de Nyakabingo et Nyamigere, en train de consommer de la canne à sucre, des papayes, et dans de très rares cas des citrouilles. Par ailleurs, les chimpanzés ne se rendraient dans les champs que lorsque le maïs est proche de la maturité. Lors des entretiens, les fermiers ont indiqué que les chimpanzés venaient consommer le maïs durant la journée, mais également le soir et la nuit. Les vidéos prises par les caméras à détection de présence ont en effet montré des épisodes de consommation de maïs. Lorsque ceux-ci ont eu lieu en journée, les chimpanzés ont montré une vigilance accrue. Les incursions sont rapides et les chimpanzés courent se réfugier à l'intérieur de la forêt pour consommer les épis de maïs qu'ils ont transportés dans leurs mains ou leur bouche. Les caméras ont également révélé des incursions nocturnes des chimpanzés dans les champs (Krief et al., 2014a ; Lacroux et al, in prep), moment où la présence humaine et le gardiennage y sont moins importants. Durant ces incursions, les chimpanzés sont plus calmes que lors des épisodes diurnes. Ils se déplacent plus lentement, et consomment parfois le maïs directement dans le champ.

Les participants des entretiens de groupe et individuels ont rapporté des incursions des chimpanzés dans quatre des six villages étudiés (Mugusu, Sebitoli, Nyamigere et Nyakabingo). Le village de Munobwa, situé à environ 1 km de la forêt, et protégé par la plantation de thé, est inaccessible pour les chimpanzés qui ne se déplacent pas sur de telles distances en milieu découvert. Le village de Kinyantale est situé à l'extrême sud de notre site d'étude, au-delà du domaine vital de la communauté de chimpanzés de Sebitoli. Les villageois ont rapporté entendre des chimpanzés à l'intérieur de la forêt (probablement une autre communauté que celle de Sebitoli, selon les observations du SCP), mais que ceux-ci ne venaient pas dans les champs.

3. 2. Conséquences sur les adaptations des mesures de protection des cultures

Face à ces particularités, certaines mesures mises en place pour protéger les cultures des éléphants nécessitent d'être adaptées.

Si les tranchées sont efficaces contre les éléphants, elles n'arrêtent pas les chimpanzés qui les franchissent en sautant (Figure 33). Il faudrait ainsi élargir les tranchées pour qu'elles atteignent une largeur d'au moins 3 mètres. Il est également nécessaire de débroussailler les abords de la tranchée afin de ne pas offrir de prises permettant aux chimpanzés d'escalader la tranchée. Il faut également s'assurer que ceux-ci ne puissent pas la contourner en passant par des arbres qui formeraient un point aérien. Par ailleurs, bien qu'il soit interdit d'entrer dans la forêt, les fermiers installent parfois des troncs leur permettant de se déplacer de part et d'autre de la

tranchée (Figure 24). Si ces ponts ne permettent pas aux éléphants de traverser, les chimpanzés, babouins et d'autres animaux les utilisent pour accéder facilement aux champs. La suppression de ces ponts, ou les rendre mobiles, éviteraient le passage de ces animaux.



Figure 33 : Chimpanzé sautant par-dessus la tranchée, un épi de maïs dans la bouche (Image prise par une caméra à détection de présence ; © SCP).

Les zones tampon seraient efficaces à la fois contre les éléphants et les chimpanzés. Les recommandations faites dans le cadre du conflit entre humains et éléphants s'appliquent donc aussi pour les chimpanzés. Cependant, le thé même lorsque ses rangs sont serrés n'entrave pas le déplacement des chimpanzés, contrairement à celui des éléphants. L'efficacité des zones tampon est plutôt due au fait qu'elles obligent à se déplacer en milieu découvert sur une longue distance. En effet, les chimpanzés s'éloignent rarement de plus de 150 mètres de la forêt (Naughton Treves, 1998 ; Treves et al., 1999), ce qui est bien inférieur à la distance de 300 à 450 mètres parcourue par les éléphants hors de la forêt (Naughton Treves, 1997 ; Hartter, 2009). Des zones tampon d'une largeur minimale de 500 mètres permettraient ainsi une protection contre l'ensemble de ces animaux.

Les clôtures de ruches ont prouvé leur efficacité contre les éléphants au Kenya (King, 2009 ; King et al., 2011 ; King et al., 2017). Cependant, leur effet répulsif sur les chimpanzés est peu probable. En effet, les chimpanzés consomment régulièrement du miel en forêt (Pruetz, 2006 ; Krief et al., in prep), les clôtures de ruches pourraient donc avoir un pouvoir attractif, ce qui est l'opposé de l'effet escompté. Ainsi, les chimpanzés pourraient occasionner des dégâts sur les ruches en cherchant à consommer le miel. Des cas de consommation de miel de ruches domestiques ont été observés dans la zone de Sebitoli (Capelot, 2013) ainsi qu'à Bwindi en Ouganda (Hockings & Humle, 2009), et au Sénégal (Pruetz, 2006). Si les ruches font effectivement preuve d'efficacité contre les éléphants, ce qui inciterait les communautés locales à les déployer plus largement, il serait intéressant de les associer à d'autres mesures répulsives efficaces contre les chimpanzés, telles qu'un gardiennage ou la mise en place d'épouvantails. L'installation des ruches dans un milieu dégagé, comme par exemple une zone débroussaillée entre la forêt et les champs, pourraient également décourager les chimpanzés d'approcher les clôtures de ruches.

Le gardiennage nocturne des cultures doit lui aussi être adapté, et étendu à la journée lorsque les cultures de maïs sont proches de la maturité. Etant donné que le maïs est la culture très majoritairement ciblée par les chimpanzés, reculer les cultures de plusieurs centaines de mètres de la bordure pourrait suffire à ce que les chimpanzés ne viennent plus les consommer.

Certaines mesures spécifiques à la protection des cultures contre les chimpanzés ont été rapportées. Les chimpanzés ayant peur de l'eau, remplir les tranchées d'eau pourrait dissuader les chimpanzés de traverser les tranchées. Ce dispositif diminuerait cependant l'efficacité des tranchées contre les éléphants, car celles-ci seraient plus fragiles face aux destructions, plus sujettes à l'érosion, et les éléphants pourraient au contraire être attirés par la présence de l'eau. Cette mesure ne nous semble donc pas pertinente. Des dispositifs ponctuels tels que des filets autour des arbres ou des feuilles de zinc entourant les troncs pourraient permettre une protection des arbres fruitiers dont les fruits sont consommés par les chimpanzés. Ces dispositifs peuvent s'avérer coûteux en matière première, et seraient probablement peu efficaces contre les éléphants. De plus, les chimpanzés de la communauté de Sebitoli sont principalement retrouvés dans les champs de maïs et consomment très occasionnellement des fruits domestiques.

Parmi les mesures expérimentales citées précédemment, peu sont aujourd'hui testées sur les chimpanzés (Hockings & Humle, 2009). Les répulsifs olfactifs pourraient toutefois s'avérer intéressants, notamment la culture de plantes non appétentes et à l'odeur possiblement répulsive pour les chimpanzés, pour former des zones tampons entre la forêt et les cultures vivrières.

Nous avons sélectionné quelques plantes pouvant s'avérer répulsives et qu'il serait possible de valoriser sur le marché local ou international : le piment, le margousier, la citronnelle, le gingembre, la coriandre, le basilic camphre, l'ail ou encore le romarin (Wallace & Hill, 2016 ; O'Brien & Hill, 2018). Un protocole expérimental pourrait être mis en place en parc zoologique afin de tester l'effet répulsif de ces plantes sur les chimpanzés et les éléphants. Ce protocole prévoirait plusieurs zones, incluant un dispositif proposant des aliments appétents à proximité d'un diffuseur d'odeur. Certains dispositifs diffuseraient une des odeurs citées précédemment (à partir d'huile essentielle ou de la plante elle-même) et d'autres ne diffuseraient aucune odeur et serviraient de contrôles négatifs pour l'expérience. Trois substances odorantes (le basilic camphre, *Ocimum kilimandscharicum* ; le margousier, *Azadirachta indica* ; le marc de café) ont été testées sur des macaques de Sulawesi (*Macaca nigra*) captifs (O'Brien & Hill, 2018). Ce dispositif pourrait être adapté pour la réalisation des tests sur les chimpanzés et les éléphants.

Un tableau récapitulatif des mesures utilisées pour protéger les cultures contre les incursions des éléphants et/ou des chimpanzés est présenté en figure 34.

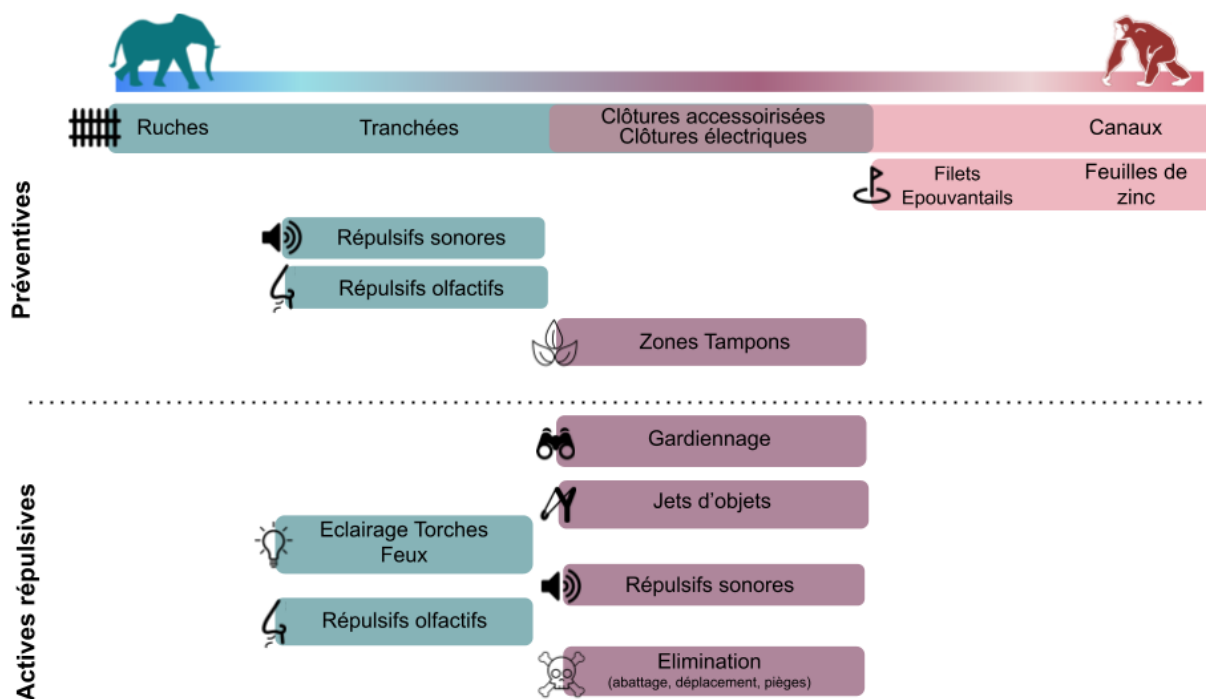


Figure 34 : Récapitulatif des mesures utilisées pour protéger les cultures des éléphants et des chimpanzés. En bleu ; mesures utilisées dans le conflit humains-éléphants ; en rose : mesures utilisées dans le conflit humains-chimpanzés ; en violet : mesures retrouvées dans les conflits impliquant les éléphants ou les chimpanzés. Aux extrêmes sont retrouvées les mesures spécifiques à chaque espèce et inefficaces contre l'autre ; puis au centre (en violet) les mesures efficaces contre les éléphants et les chimpanzés ; et de part de d'autre, les mesures spécifiques, soit aux éléphants, soit aux chimpanzés, et pouvant être adaptées à l'autre espèce.

4. Recommandations réalisées dans le cadre du projet FoFauPopU

4. 1. Mesures communes aux six villages

Certaines recommandations sont communes aux six villages. L'accent doit être mis sur la mise en place de mesures préventives efficaces et l'éloignement des cultures appétentes tel que le maïs, quand cela est possible, ce qui permettrait de réduire l'attractivité de ces parcelles. En réduisant le nombre d'accès aux champs le gardiennage s'en trouve facilité. Il pourrait alors être organisé à plusieurs en effectuant un roulement impliquant les agriculteurs de champs proches, ce qui contribuerait à la protection des champs tout en réduisant la fatigue liée aux gardiennages nocturnes individuels.

De nombreuses requêtes ont également été formulées par les habitants des six villages. Les habitants des villages ont fait part de leur grande détresse devant la destruction des cultures par la faune sauvage, et ils sont en demande de conseils et d'accompagnements pour les aider à faire face à cette situation. Ils souhaiteraient également plus d'implication des autorités des parcs nationaux, ainsi qu'une simplification du système de « revenue sharing », et l'instauration d'indemnités en cas de dégâts des cultures par la faune sauvage. Les habitants sont également demandeurs d'aide pour le développement de projets leur permettant un revenu alternatif à l'agriculture, tel que l'élevage de poules, cochons, chèvres ou vaches, et la fabrication de charbon à base de feuilles. Les difficultés de financement de la scolarité de leurs enfants ont été de nombreuses fois évoquées. Les villageois souhaiteraient également la construction d'écoles et de centres médicaux proches du village, ainsi que le retour de la clinique mobile, mise en place précédemment par l'UWA. La possibilité de construction d'une clôture électrique a aussi été évoquée.

Des recommandations adaptées à chaque village sont détaillées ci-dessous.

4. 2. Mesures spécifiques à chaque village

4. 2. 1. Mugusu

Le village de Mugusu est très étendu et la plus grande partie des habitations et des champs sont éloignés de la forêt. Des zones à risque ont été identifiées du fait de leur proximité avec la forêt ou avec des zones humides reliées au parc national de Kibale (Figure 35). La tranchée et la clôture de ruches, construites dans la continuité l'une de l'autre, permettent une protection contre les incursions sans passage entre ces deux mesures. Elles demeurent cependant trop peu étendues pour éviter que les éléphants ne les contournent. L'extension de la tranchée le long du

thé, et de la clôture de ruches le long du marécage, permettraient une meilleure protection de cette zone.

Les habitants de Mugusu souhaiteraient pouvoir agrandir la clôture de ruches, et obtenir du matériel pour le gardiennage nocturne des champs (bottes, habits de protection contre la pluie, lampes torches). Ils demandent également l'installation d'un avant-poste de l'UWA dans le village, car ils trouvent celui de Sebitoli trop éloigné. Des projets culturels musicaux se sont créés dans le village, ayant pour objectif la sensibilisation des enfants à la protection de l'environnement, et les habitants souhaiteraient un soutien financier pour l'achat d'instruments et de costumes. Ils voudraient de l'aide pour trouver des marchés disponibles pour vendre leurs récoltes et les objets d'artisanat qu'ils confectionnent.

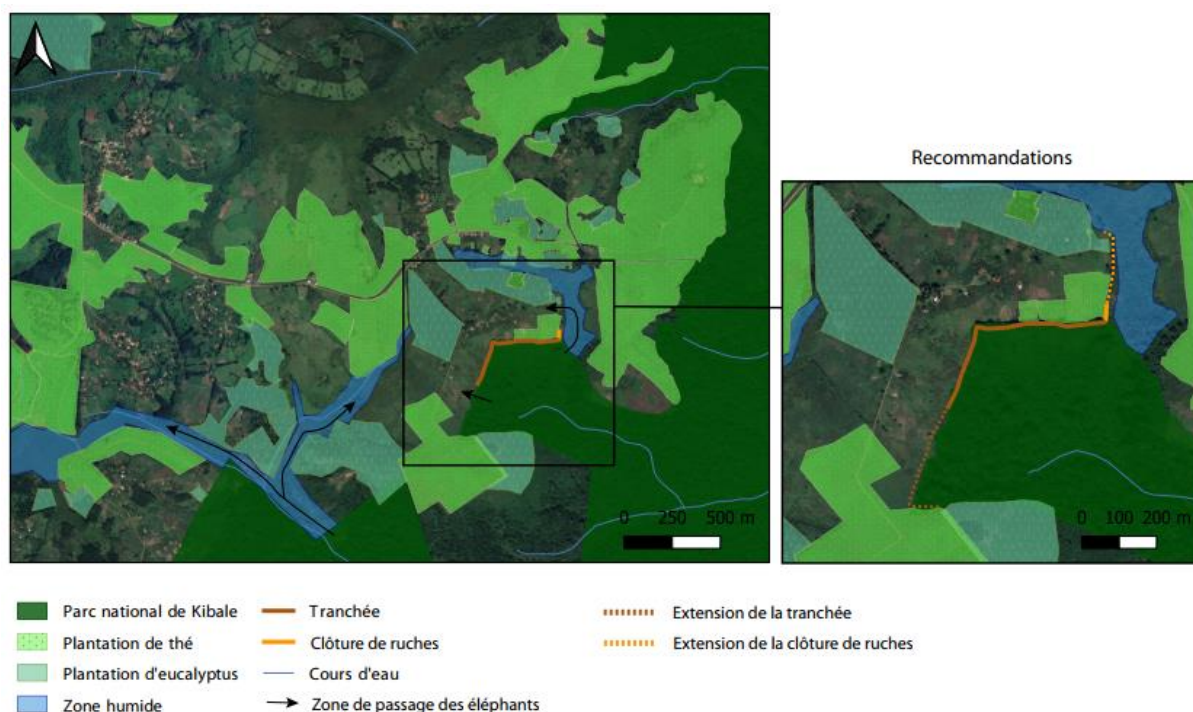


Figure 35 : Localisation des mesures de prévention présentes dans le village de Mugusu. Les zones de passage utilisées par les éléphants pour sortir de la forêt sont représentées par des flèches. L'agrandissement présente des recommandations de mesures préventives pouvant être installées dans la zone.

4. 2. 2. Sebitoli

Le village de Sebitoli possède de nombreuses mesures préventives, mais qui ne procurent pas la protection attendue (Figure 36). La tranchée, devenue inefficace à cause du manque d'entretien, nécessiterait une restauration complète pour remplir à nouveau son rôle de protection. La tranchée pourrait à cette occasion être étendue au sud, le long de la plantation de

thé, afin de fermer le passage existant actuellement entre le thé et la tranchée. La localisation de la clôture de ruches n'est pas idéale. Au lieu de longer la tranchée, et ainsi d'être en redondance, il aurait été plus intéressant de l'installer au niveau de l'extrémité sud de la tranchée. Il serait aussi nécessaire d'investiguer les facteurs à l'origine de la mauvaise santé des colonies d'abeilles à Sebitoli. Un gardiennage collectif insistant sur les endroits les plus vulnérables permettrait une meilleure détection de l'arrivée des animaux.

Les habitants de Sebitoli souhaiteraient restaurer la tranchée, obtenir d'autres ruches colonisées, ainsi que du matériel afin de réaliser le gardiennage nocturne dans de bonnes conditions (bottes, habits de protection contre la pluie et lampes torches).



Figure 36 : Localisation des mesures de prévention présentes dans le village de Sebitoli. Les zones de passage utilisées par les éléphants pour sortir de la forêt sont représentées par des flèches. L'agrandissement présente des recommandations de mesures préventives pouvant être installées dans la zone.

4. 2. 3. Nyamigere

Le village de Nyamigere est le seul à ne bénéficier d'aucune protection contre la venue de la faune sauvage. Les champs sont bordés par un grand marécage au nord, et traversés par la rivière Mpanga (Figure 37). L'installation d'une tranchée dans les zones non humides permettrait de limiter les points d'entrée des éléphants dans les champs. Le gardiennage pourrait ainsi être renforcé au niveau des zones vulnérables telles que les extrémités des tranchées et les zones humides. Il serait intéressant de réorganiser les champs en éloignant les cultures vivrières de la bordure de la forêt, et de planter des cultures non appétentes telles que le thé, le sisal, le piment ou encore l'ail.

Les agriculteurs de Nyamigere, lors des entretiens de groupes et individuels, ont surtout exprimé leurs difficultés liées à la destruction des cultures. Les produits de première nécessité sont également difficiles à financer. L'éloignement des centres médicaux et le coût des soins et des médicaments compliquent par ailleurs l'accès à la santé.

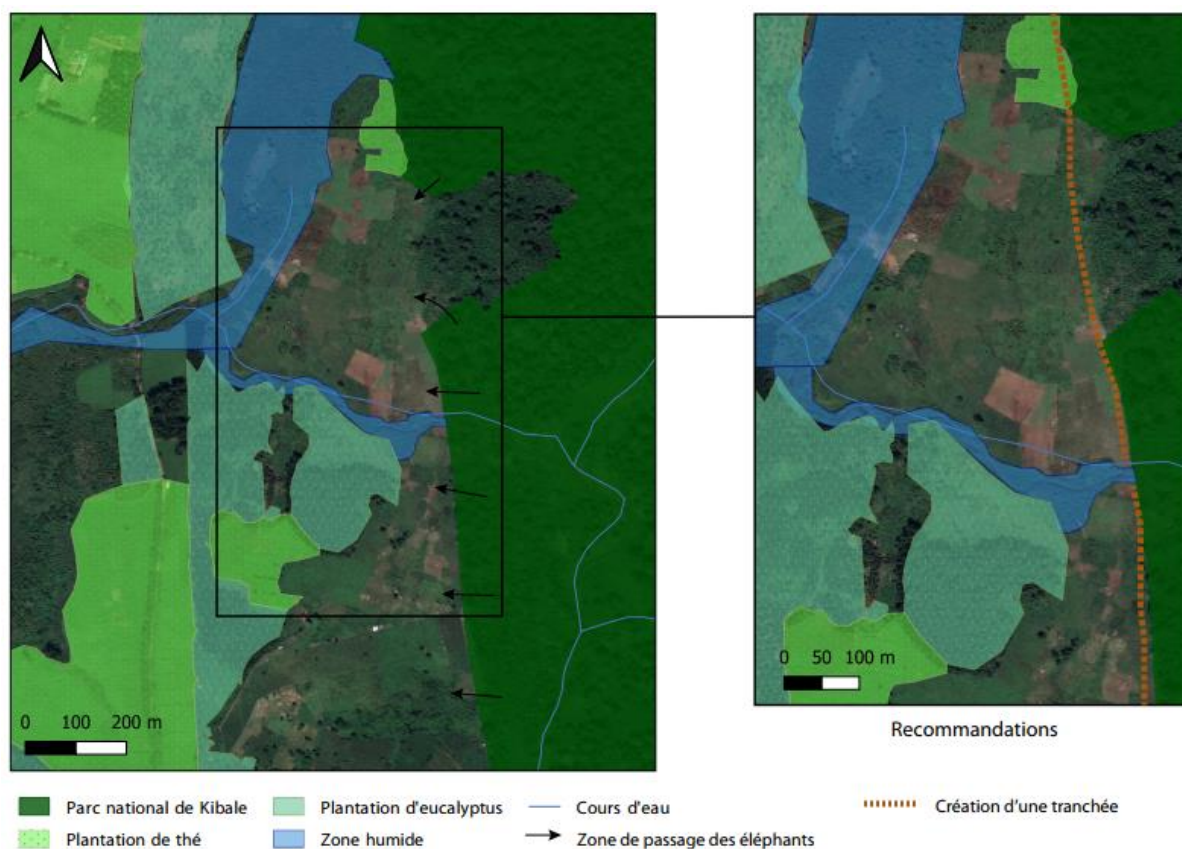


Figure 37 : Localisation des mesures de prévention présentes dans le village de Nyamigere. Les zones de passage utilisées par les éléphants pour sortir de la forêt sont représentées par des flèches. L'agrandissement présente des recommandations de mesures préventives pouvant être installées dans la zone.

4. 2. 4. Nyakabingo

Le village de Nyakabingo a été le lieu d'une nette amélioration de la protection des cultures après la restauration de la tranchée. Les zones à risque sont dorénavant situées à proximité des extrémités de cette tranchée (Figure 38). À l'ouest, son extension se trouve limitée par le passage d'un cours d'eau et par la zone marécageuse. Aussi, des clôtures de ruches ou des clôtures accessorisées pourraient être mises en place pour décourager les éléphants d'emprunter ce passage pour accéder aux champs. À l'est, la tranchée s'arrête à l'entrée du village, près des plantations de thé. Le thé est généralement planté à quelques mètres de la bordure de la forêt, créant un couloir dégagé qu'utilisent les éléphants pour longer les plantations et entrer dans les champs. Il serait pertinent d'étendre la tranchée le long du thé, ainsi que d'installer une clôture pour empêcher le passage des éléphants. Un gardiennage collectif où les fermiers protégeraient tour à tour ces deux points stratégiques permettrait une protection de l'ensemble du village.



Figure 38 : Localisation des mesures de prévention présentes dans le village de Nyakabingo. Les zones de passage utilisées par les éléphants pour sortir de la forêt sont représentées par des flèches. Les deux agrandissements présentent des recommandations de mesures préventives pouvant être installées dans la zone.

4. 2. 5. Munobwa

Le village de Munobwa bénéficie déjà d'une très bonne protection contre les incursions des éléphants grâce aux plantations de thé (Figure 39). Seuls les champs cultivés par les ouvriers des plantations, regroupés en une petite parcelle de moins de 100 mètres sur 100 mètres située au milieu du thé, à environ 150 mètres de la forêt, souffrent de rares incursions. Compte tenu de ces caractéristiques, ainsi que du grand nombre de personnes habitant les baraquements accolés aux champs, la mise en place d'un système de gardiennage collectif, avec un roulement des agriculteurs gardant l'ensemble des champs, permettrait une protection efficace des cultures tout en réduisant le temps de gardiennage nocturne individuel et la fatigue qui y est associée. À la condition d'obtenir l'accord des gérants des plantations de thé, des clôtures accessoirisées ou des clôtures de ruches pourraient être installées autour des champs afin d'augmenter encore la protection de cette zone.

Les villageois de Munobwa ont également fait part de leurs souhaits et difficultés. Si les éléphants sont peu présents dans leurs champs, d'autres espèces telles que les petits singes, les chacals et les mangoustes, s'y rendent régulièrement. Ils aimeraient être aidés pour la protection de leurs champs contre ces animaux.

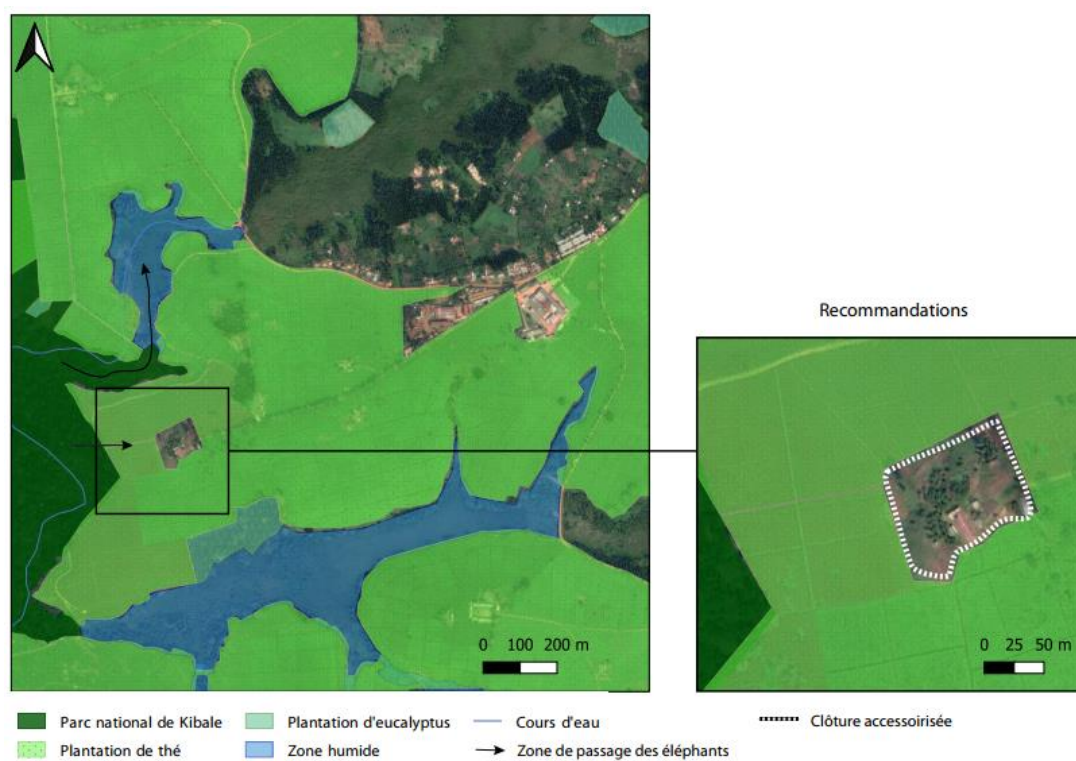


Figure 39 : Localisation des mesures de prévention présentes dans le village de Munobwa. Les zones de passage utilisées par les éléphants pour sortir de la forêt sont représentées par des flèches. L'agrandissement présente des recommandations de mesures préventives pouvant être installées dans la zone.

4. 2. 6. Kinyantale

Le village de Kinyantale est très vaste. Le centre est protégé par des plantations de thé, tandis que le sud du village, bordé par deux marécages, est protégé par une clôture de ruches (Figure 40). Bien que celle-ci soit de taille conséquente (220 mètres), les éléphants la contournent et utilisent les zones humides pour accéder aux champs. Des traces de passage à l'intérieur de la clôture de ruches ont également été observées. Les efforts de protection des cultures devraient se concentrer sur cette zone du village, qui est la plus à risque. La présence des zones humides empêche la mise en place de tranchées. Des clôtures, de ruches ou accessoirisées, pourraient être installées en continuité de la clôture de ruches actuelle et longer les marécages. Dans cette zone, le gardiennage est déjà réalisé collectivement entre les quatre agriculteurs présents.

Plusieurs requêtes ont été formulées par les villageois de Kinyantale. Un avant-poste de l'UWA, réclamé lors des entretiens réalisés au début 2018, a été installé dans le courant de l'année. La nécessité de matériels pour le gardiennage (bottes, habits de protections contre la pluie, lampes torches) a été évoqué. Ils aimeraient également un accès à l'eau potable, grâce à la construction de puits, ou le détournement de la cascade située proche du village. Ils souhaiteraient également bénéficier d'une augmentation d'accès à un emploi, et d'une aide pour développer des projets alternatifs à l'agriculture.

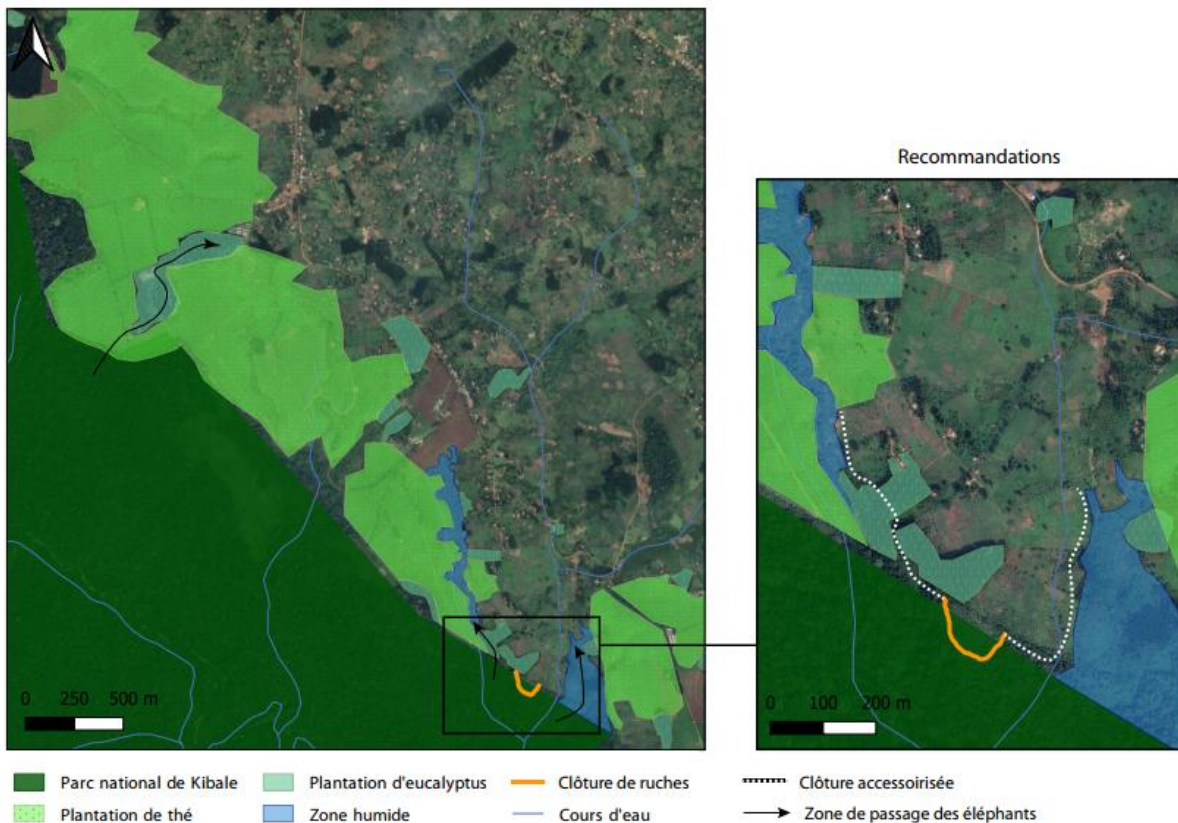


Figure 40 : Localisation des mesures de prévention présentes dans le village de Kinyantale. Les zones de passage utilisées par les éléphants pour sortir de la forêt sont représentées par des flèches. L'agrandissement présente des recommandations de mesures préventives pouvant être installées dans la zone.

4. 3. Importance de la sensibilisation

La sensibilisation est un outil important de la gestion des conflits entre humains et faune sauvage, en permettant aux communautés locales de mieux connaître la faune partageant leur environnement, souvent mal connue. La proximité entre humains et animaux entraîne des risques notamment sanitaires, par le passage de maladies des humains aux animaux, et vice versa. Dans le cadre de la pandémie de Covid-19, Chloé Couturier et moi-même avons élaboré des posters visant à sensibiliser les assistants de terrain du SCP et les habitants des villages adjacents à la forêt, sur les pratiques d'hygiène permettant diminuer la transmission du virus et ainsi de se protéger soi ainsi que les autres (humains comme animaux). La transmission du virus avec les chimpanzés, nos plus proches parents, est facilitée par notre proximité phylogénétique avec cette espèce. Ces recommandations sanitaires, sous forme de posters, ont été intégrées à une étude sur les conséquences directes et indirectes de la pandémie de Covid-19 sur la santé, l'environnement et l'économie dans la région de Sebitoli. Cet article, (Krief et al., 2020b), publié dans la revue Pan Africa News en décembre 2020, est présenté en annexe 5.

L'élaboration d'un jeu de plateau, servant de support pour la sensibilisation des enfants et des adultes à la protection de la forêt et de sa biodiversité, a récemment été initiée dans le cadre du stage d'étude de Lola Lugand, étudiante en illustration scientifique à l'école Estienne à Paris. L'objectif de ce jeu est de sensibiliser les joueurs aux impacts positifs et négatifs que les actions des humains et des animaux ont les uns sur les autres, et de leur donner envie de protéger la forêt et ses habitants. Durant le jeu, chaque équipe de trois joueurs incarne un enfant, un chimpanzé et un éléphant, et doit arriver à la fin du circuit avec ses trois personnages en bonne santé. Chaque action, représentée sur des cartes, permet soit de recouvrer de la santé (se nourrir, se reposer...), soit d'avancer. Cependant, certaines actions ont des effets négatifs sur la santé des autres joueurs de son équipe. Par exemple, la consommation de maïs par le joueur chimpanzé lui permet de gagner des points de santé, mais en fait perdre à l'enfant qui n'aura, lui, plus assez de nourriture. À l'inverse, la pose de pièges en forêt, bien qu'illégale, apporterait de la nourriture aux humains, tandis qu'elle ferait perdre des points de santé aux chimpanzés et éléphants qui pourraient être mutilés par ces pièges. Le jeu est encore aujourd'hui en cours d'élaboration et bénéficie des retours réguliers des assistants du SCP afin qu'il soit adapté le mieux possible à la réalité du terrain.

Article 5 : Corn of wrath: what solutions for a better coexistence between elephants, chimpanzees and humans at the edge of a protected area?

Manuscrit en cours de rédaction

Drafted manuscript – in progress

Nous envisageons de le soumettre à des revues telles que Journal of applied ecology ou Journal of wildlife management.

Authors

Julie Bonnald^{1,2,4*}, Chloé Couturier^{1,2,3*}, John Paul Okimat², Edward Asalu⁵, Nicolas Métro⁴, Sébastien Galy³, Sabrina Krief^{1,2}

*the 2 authors contributed equally to this paper.

¹ UMR 7206 CNRS/MNHN/P7, Eco-anthropologie, Hommes et Environnements, Muséum national d'Histoire naturelle, Musée de l'Homme, 17 place du Trocadéro, 75016 Paris, FRANCE

² Great Ape Conservation Project (GACP), Sebitoli Research Station, Kibale National Park, Fort Portal, UGANDA

³ Fondation Nicolas Hulot pour la Nature et l'Homme, 6 rue de l'Est, 92100 Boulogne-Billancourt, FRANCE

⁴ Kinomé, Campus du Jardin d'Agronomie Tropicale de la ville de Paris, 45 bis avenue de la Belle Gabrielle, 94736 Nogent sur Marne cedex, FRANCE

⁵ Uganda Wildlife Authority, UGANDA

Abstract

The intensity of human-wildlife conflict differs, depending on the world region, the type of habitat, the degree of anthropization, the species involved and their diversity. When humans face several animal species at the same time, especially when they are threatened and protected species, the possibilities of action to mitigate the conflict become limited. Instead of multiplying efforts specific for each species, looking for common non-violent methods to repel different species may be an efficient management strategy.

In Sebitoli area, at the periphery of Kibale National Park, Uganda, farmers cultivating at the edge of the protected forest are failing to efficiently repel the endangered elephants and chimpanzees which cause severe damages to their fields. To limit food insecurity, health issue caused by increased proximity between humans and wildlife, and growing tensions between conservation and development, it is necessary to find protective measures that are adapted to these very intelligent and adaptive species with different sizes and ecological behaviors.

Combining 42 farmers interviews and 9 group interviews from 6 villages at the forest border, 16 months camera-traps data and a literature review, we aim to 1) determine elephants and chimpanzees crop foraging patterns, 2) identify mitigation measures currently used by farmers and their perception of their efficiency towards both species, 3) propose a choice of non-violent, legal and effective measures to repel both species, taking into account geographical variability, socio-economic resources and experiences reported in other locations.

In the surveyed area, elephants and chimpanzees share a strong preference for maize garden, a fast adaptation to measures and more frequently crop feed at night. However, elephants go further in the cultivated landscape, cause more damage and target a wider variety of crops, resulting in incursions throughout the year, while chimpanzees show a strong seasonality because of their main attraction for maize.

In response, farmers used 10 major mitigation measures: 3 preventive measures (trenches, beehive fences and buffer zones) and one alarm system (guarding days and nights) combined with five active repellent measures (torching, lighting fire, making noise, throwing objects and deterrent gunshots by rangers). Finally, a revenue sharing system has also been instituted by the authorities to help villagers living close to protected areas.

To repel both species efficiently, it is essential to maintain preventive measures, to combine and rotate regularly the different types of measures to cope with the animals' habituation. We

also suggest developing measures such as systematic nocturnal patrols with trained adults dedicated to this task, use of olfactory repellents, with prior tests in controlled experimental conditions in zoos or sanctuaries. We also propose to develop sustainable organic agroforestry culture of non-palatable plants for chimpanzees and elephants as buffer zones in order to prevent crop feeding and to reduce pesticide exposure on wildlife and local populations.

1. Introduction

Around protected areas, the use of lands for agriculture makes the cohabitation between humans and wildlife often conflicting (Woodroffe et al., 2005; Hoare & Du Toit, 1999). This conflict can take many forms, such as crop and livestock loss, damage to infrastructure, competition for wild resources, injuries or deaths (Herrero & Higgins, 2003; Butler, 2000; Ogada et al., 2003; Imam et al., 2002; Naughton-Treves, 1997; Lamarque et al., 2009). Depending on the world region, the type of habitat and the degree of anthropization, the species involved differ (Distefano, 2005). Consequently, the conflicts are diverse and the actions taken to mitigate them need to be thought of at the local scale.

Crop losses by wildlife are the biggest problems associated with living at the edge of protected areas, according to local communities (Naughton-Treves, 1997; Gillingham & Lee, 1999). Sometimes humans faced not one but several wildlife species at the same time, which makes the conflict mitigation even more complex (Naughton Treves, 1998; Wallace & Hill, 2016). Indeed, each species has their own crop feeding patterns in terms of frequency, seasonality, targeted crops and responses to repellent measures implemented by farmers. Moreover, some species are known to have the capacity to adapt quickly to face measures taken against them (Hockings & Humle, 2009).

Furthermore, protected species status may narrow farmers' possibilities for action to protect their crops. Thus, in areas dealing with several crop feeder species, finding suitable measures to face all of them is challenging.

In the area of Sebitoli, the northern part of Kibale National Park (KNP), Uganda, is surrounded by anthropogenic activities such as tea plantations, roads or subsistence fields. This forest enclave shares more than 80% of its borders with anthropized areas (Bortolamiol et al., 2014). Even if these gardens represent only 14.2% of the forest edges (Bortolamiol et al., 2016), farmers are struggling with three main crop feeders: elephants, baboons and chimpanzees (Bortolamiol, 2014). Farmers must be vigilant throughout the day and night to protect their crops from these different animals. Indeed, some animals such as baboons come during the day, while elephants come at night. Chimpanzees, which are normally diurnal animals, have been observed to have changed their behavior and now also exhibit nocturnal activities (Krief et al., 2014). The protection of the fields against all these animals with different behaviors is a challenge for the farmers, which requires a good organization and a lot of vigilance to be

effective. These interactions, often conflicting, between farmers and wildlife are the subject of research (Edé, 2017) and sensitization actions organized by SCP/PCGS (Krief et al., 2009).

Among them, elephants and chimpanzees are threatened species: according to IUCN red list, the two African elephant species (*Loxodonta cyclotis* and *L. africana*) and the chimpanzees (*Pan troglodytes*) are respectively critically endangered for the first one (Gobush et al., 2021a) and endangered for the two last ones (Gobush et al., 2021b; Humle et al., 2016). They are protected by international (CITES) and national laws (Uganda Wildlife Act 2019). Hunting and injuring them is therefore forbidden and subjected to penalties (up to 50 million US dollars penalty and/or life imprisonment, Uganda Wildlife Act 2019). As flagship species, elephants and chimpanzees concentrate the attention of conservationists and managers of protected areas for preservation, but also as tourism attractions and thus economic resources.

However, they differ in body size, locomotion - elephants are a terrestrial species unable to jump whereas chimpanzees are mainly terrestrial but able to jump and to move easily in trees - damage level and crop feeding behavior. Hence, they well illustrate the challenge of facing distinct species in a conflictual context. Furthermore, they are two highly intelligent species, with capacity for quick adaptation and learning (Osborn & Hill, 2005; Kalbitzer & Chapman, 2018).

On one hand, poaching pressures on the wildlife of the KNP are increasing. Indeed, more than 30% of the chimpanzees of the Sebitoli community present, at least, one hand or foot mutilation (Cibot et al., 2016) and a significant proportion of elephants have their trunk wounded or even amputated (Krief et al., in prep).

On the other hand, for local people, these two species are responsible for damages to their cultures and reasons of conflict with the authorities in charge of managing the protected area.

In this study, we conducted a series of individual and group interviews in six villages, allowing us to obtain new data on a larger scale than the previous surveys carried out in the Sebitoli area. The villages differ by the distance to the border of the park and to the Uganda Wildlife Authority station, their strategies and mobilization to treat the human-wildlife conflict. We are expecting to get a better overview of the diverse forms of the human-wildlife conflict situation occurring at the border of the protected area in this northern region. By combining a review of the literature on the human-wildlife conflict with the knowledge on chimpanzees and elephants acquired in this study site through these recent field data, we aim to propose to farmers a choice of non-violent, legal and effective measures to repel both species, taking into account

geographical variability and socio-economic resources, as well as the 10 years of experience of the SCP in this area. In this way, improving the cohabitation between humans, chimpanzees and elephants at the edge of the park could benefit the conservation of these endangered species.

2. Material and Methods

2. 1. Study site

The study site is located in Western Uganda, in the Northern part of Kibale National Park. The protected area is a mosaic of mature forest, colonizing forest formerly used for agriculture, grassland, woodland, lakes and wetlands (Chapman & Lambert, 2000) covering 795 km². From the 1950's to 1970's, the extreme North of KNP was commercially logged and is now still composed of 70% dense regenerating forest and 14% old growth forest (Bortolamiol et al, 2014). KNP is well-known for its diversity of plants and mammals, including 13 species of primates like olive baboons (*Papio anubis*) and eastern chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) (Uganda Wildlife Authority, 2015).

Two major ethnic groups are present on the edge of KNP, the Batoro and the Bakiga (Naughton Treves, 1997). The change in status of Kibale Forest to a national park in 1993 resulted in the eviction and the relocation of nearly 35,000 residents (Mulley & Unruh, 2004). Local human communities were no longer allowed to enter the forest and the collection of its resources is subject to strict regulations (Uganda Wildlife Authority, 2015). Moreover, wildlife is property of the management authority, and hunting is prohibited (Uganda Wildlife Act, 2019). The forest is surrounded by agricultural activities like tea estates, eucalyptus plantations and small farms with crops which induce a high human density in the area (Hartter, 2010). Gardens are mainly localized at the northwestern border and two farming seasons provide a large diversity of crops for cultivation including maize, bananas, Irish potatoes, sweet potatoes, cassava, beans and several vegetables.

2. 2. Interviews

Interviews were conducted in six villages at the edge of the forest: Mugusu, Sebitoli, Nyamigere, Nyakabingo, Munobwa and Kinyantale (Figure 1). A total of 9 group interviews and 42 individual interviews were conducted in the 6 villages. Interviews were carried out in Rutooro, Rukiga or English with the help of a local assistant, acting as translator. The topics covered were the local agriculture and the problems faced with wildlife and especially with elephants. Groups interviewed were composed from 8 to 40 people. Farmers interviewed

individually were chosen mainly according to the location of their fields near the edge of the protected area. People involved in local government and active in groups of villagers working on human-elephant conflict were also individually interviewed. Conducting both individual and group interviews allowed us to access several levels of information: the village-level feelings, and the farmer-level feelings, without the farmer being pressured by other villagers or the village chief (LC1).

The wording and ordering of the questions were prepared beforehand to avoid influencing the interviewees' answers. Only one adult per household was interviewed and we defined a household as a group of people with family links who share the basic resources of cropland and livestock (Parry and Campbell, 1992). Despite our efforts, we interviewed only eight women out of the 42 farmers individually interviewed, as they preferred us to talk to the head of the household.

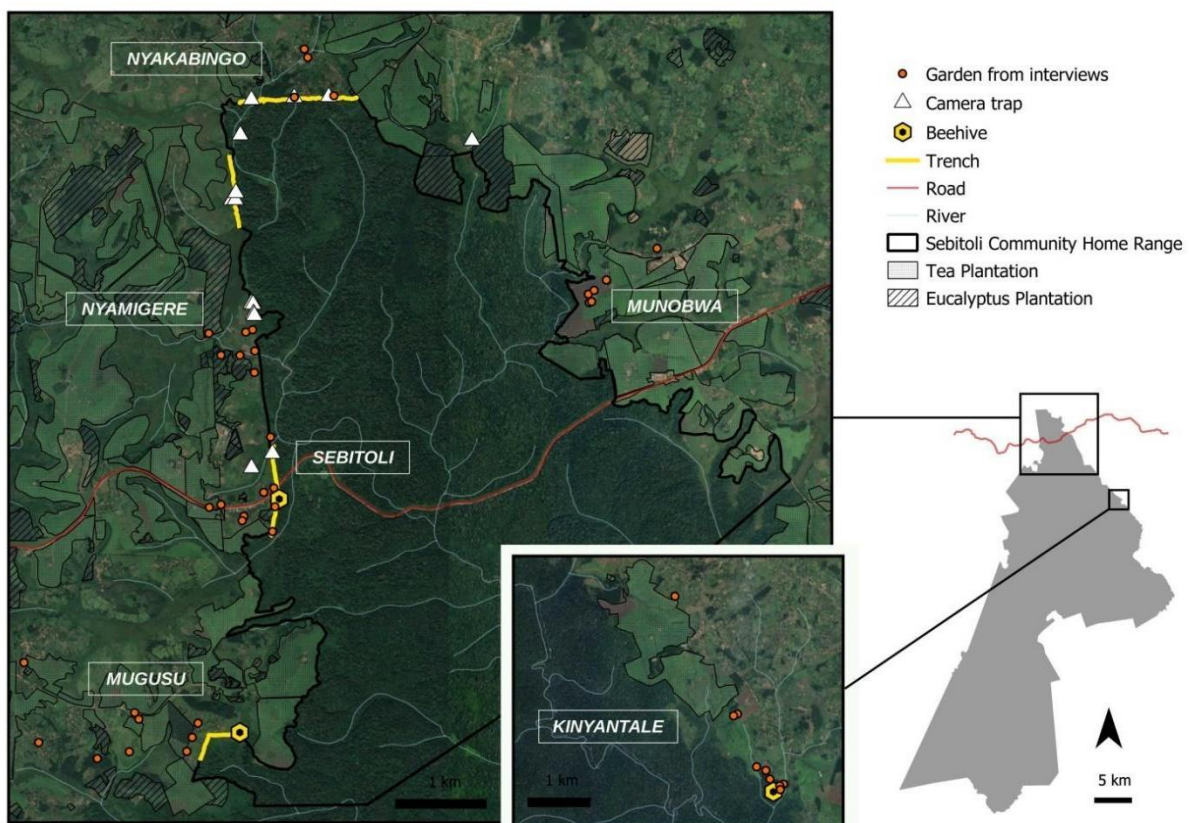


Figure 1: Map of the Sebitoli area in Kibale National Park, presenting the location of the villages, the main preventive measures (beehive fences, trenches and tea plantations) and the camera traps.

2. 3. Fields census

The alternation between dry and rainy seasons about every three months allows for two agricultural seasons per year. A monthly census has been conducted since 2017 by three field assistants of the Sebitoli Chimpanzee Project (SCP) to list each garden within 100m of the forest edge. Field size is evaluated and cultivated crops are identified with a focus on maize ripeness and availability. Crop foraging episodes, date and species involved are also reported.

2. 4. Direct and indirect observations with camera-traps

The SCP started the habituation of the chimpanzee community of Sebitoli in 2008. The Sebitoli community is composed of an estimated number of 100 chimpanzees on a 25 km² territory across the national road (Krief et al., 2020). About 60 of them are well identified and can be daily monitored by eight field assistants providing behavior data designated below as “direct observations”.

Additionally, camera-traps (CT) are set up along the northern and western border of the forest to study chimpanzees’ crop foraging behavior. During the chimpanzee monitoring, maize remains, i.e. stems and combs, are frequently found at this edge, as well as chimpanzee footprints and dungs. Farmers cultivating at the border of the forest also gave information on the paths used by chimpanzees, baboons or elephants. Then, SCP management and direction conjointly determined the best location and the best time of the year to set up the cameras. CT are managed by three field assistants in charge of setting up CT at the forest edge and collecting video clips (designated below as “CT data”) every two weeks.

Between January 2017 and April 2018, camera traps have been set up on 14 recording sites, close to Sebitoli (n=2), Nyamigere (n=7) and Nyakabingo (n=5). They were equipped with a day/night auto-sensor, sound recordings, a high definition video of 1280 x 720 pixels and a motion detection up to 21 m for Reconyx™ and 18 m for Bushnell™. The length of video clips was 30s for Reconyx™ and 60s for Bushnell™ with a trigger interval of 5 seconds. On a recording site, the CT was fixed on a tree, at about 1 meter above the ground level targeting mainly chimpanzees. The camera lens was oriented to detect them on the way to and back from the garden. The location of each recording site is recorded with a GPS Garmin® 64S. A total of 8523 video clips, corresponding to 618 CT-days, *i.e.* the total number of CT per day, were watched and analyzed twice.

We defined an “event” as the succession of non-independent video clips when individuals of the same species were observed for less than 5 minutes interval or when the same identified individual (individually known or recognized because of some features) was observed in the group seen in the clips for 5 to 15 minutes. The night period was determined between 19:07 and 07:01, following Krief et al. (2014a).

2. 5. Classification of measures

We classify all measures reported in several categories: preventive measures, active repellents and alarm systems. A preventive measure describes an installation set up at the field border to prevent wildlife incursion without human intervention, except for maintenance. In contrast, active repellent describes measures requiring human intervention to ward off wildlife during incursion into the fields. Alarm systems allow farmers to be warned of the arrival of animals in the fields in order to repel them as soon as they enter. We defined a fourth category as “financial measures”, including local or governmental measures to financially support populations.

Then for each measure, we identify their human and time limits (i.e. maintenance, manpower or particular skills required), their financial, socio-cultural and geographical limits, their potential cause of failure, the potential solutions and an evaluation of their efficiency on elephants and chimpanzees.

3. Results

3. 1. The forest, a territory synonymous with ban and prohibition

Interviews with local communities reveal that, since the creation of Kibale National Park in 1993, local people are no longer the owners of any resources nor the beneficiaries of the services expected from the forest. “UWA (Uganda Wildlife Authority) do not allow us to collect firewood from the park. UWA do not allow us to graze from their park. UWA also do not allow us to get building poles from the park. [...] Also, UWA do not allow us to enter into the park to get medicinal plants from there.” (Group interview in Mugusu). They feel injustice because they face the hardships of living near the national park, without the benefits of the forest. “UWA does not even allow people to go inside the park, and collect firewood, but for their elephants they come in the fields and destroy” (Group interview in Kinyantale). “We sleep hungry, we are suffering because of animals.” (Farmer from Mugusu).

The means implemented by the park authorities are not sufficient...

When farmers face animal incursions into their fields, they can call the UWA rangers. They then fire gunshots in the air to scare the elephants out of the field. However, the rangers are difficult to reach and rarely come to help farmers. “The park does not help us to protect crop raiding against animals. Sometimes we call them but they do not come at all.” (Farmer from Kinyantale). “They do not help us because when you call them at around 8:00 PM, they will tell you that it is far that side so we won’t come.” (Farmer from Kinyantale, before the new UWA outpost, located near the village). “Sometimes we call them (UWA) and say that they do not have fuel.” (Group interview in Mugusu).

UWA staff do not seem to be concerned by the emergency situation and the poverty of the local communities. Villagers suffer from the lack of interaction with UWA. “I wish if there would have been one of UWA member to come and explain or address some of these issues, because if they do not want to come and attend to us where will they get to understand that there is this concern for the people of Sebitoli.” (Group interview in Sebitoli). “After these elephants have come, I called their phones but they take around three days without visiting the destructed area. And what annoys us is one, they always go on radios and tell the public that they help us, yet we end up with losses at the end of the season.” (Group interview Kinyantale).

.... Which lead to abandon feeling and mistrust of park authorities

Park authorities seem to be more interested in arresting poachers and controlling what is happening inside the protected area than by helping farmers facing destruction by wildlife outside of the protected area. “When an elephant is killed, it takes two minutes for UWA to come here. But when it is about an elephant crop raiding, they take like three day without coming. [...] Assume this animal has died accidentally, UWA may come and arrest everyone who is here.” (Group interview Kinyantale). “UWA has rangers to stop hunters from entering the park, why can’t they also deploy rangers who would keep on patrolling farmers’ fields.” (Group interview in Mugusu).

Local farmers do feel abandoned and neglected. They feel resentful and develop anger after the management and the wildlife itself. “And so when you say that we spend like four years without giving us this money, does it mean that these animals are more important than us for us to make a loss of four years (8 seasons).” (Group interview in Munobwa). “These elephants have made

us more poor yet we have power. These people (UWA, government) like the elephant more than a person.” (Group interview in Kinyantale). Animals become the causes of poverty and victims of blackmailing. “Now am requesting, for us to keep in peace with the park, UWA put more emphasis to protect their animals like elephants and if not that for us we are going to mobilize ourselves and we destroy all elephants.” (Farmer from Mugusu). Farmers have lost confidence in the park authorities. “I also have this challenge with UWA, sometimes they come and find someone at the border of the park, grab him, take him inside the park, take photos inside the park and say that you had encroached the park when it is not true.” (Farmer from Mugusu).

According to UWA policies to avoid local corruption, rangers do not stay more than a few months in the same area and frequently switch between UWA outposts around the KNP (Krief, personal communication). Combined with a lack of communication, farmers are usually not informed of rangers' switch, then they continue to call those who are not in post in the area anymore or they do not have new rangers' phone numbers in time. This situation reinforces the farmers' feeling of abandonment but also creates suspicion and mistrust towards rangers: “We have one challenge where by, when there is crop raiding here in Nyakabingo, we try to call the UWA people but in most cases they tell us that they are in Kamwenge when they are in Sebitoli.” (Group interview in Nyakabingo)

3. 2. Maize fields: self-service buffets for greedy wildlife in the human landscape?

The 42 farmers and the groups interviewed mentioned 22 different crops to be attractive for wildlife. Among them, maize was the most frequently cited and the one eaten by all crop-feeder animals including elephants, chimpanzees and baboons. Seven other items are cited as being eaten by both chimpanzees and elephants (sugar cane, papaya, avocados, mangoes, pumpkins, sweet potatoes, sorghum).

Farmers listed seven species coming into their fields (elephants, baboons, chimpanzees, jackals, mongoose, serval, rat) and two groups of species (small monkeys and birds). In addition, 19 species or group of species were observed in the CT data, including the species mentioned by farmers. Villages were not evenly affected by wildlife incursions. Elephants are not seen by

farmers living in the center of Munobwa, as well as chimpanzees. Chimpanzees were also not involved in crop feeding episodes in Kinyantale, and very infrequent in Mugusu.

Farmers from the same village are also heterogeneously affected by wildlife incursions. Indeed, only farmers that cultivate maize or sugar canes have troubles with chimpanzees. Elephant incursion frequency was more dependent on the distance from the forest, and the presence of tea and guarded fields between the interviewee's field and the forest (Bonnald et al., in prep).

Crops are cultivated along the border of the park, with sometimes less than 5 meters between the field and the forest. Maize was harvested during two periods per year (December-January and July-August), consequently ripe maize was available with a strong seasonality until 2019. Then, this spatio-temporal availability started to increase because of farmers planting maize all year long, no matter the season. Moreover, we observed an important turnover in farmers and gardens locations during our study period. For example, 6 of the farmers interviewed in Nyamigere left the area before the end of 2019.

A recent census in March 2021 revealed 24 maize gardens at the western and the northern edge, with a mean size less than 1 hectare (Table 1).

Village	Number of maize fields	Mean size of the field	Guardians (number of fields)
Sebitoli	10	0.58 ha [0.03 - 2.65]	Hired guards (8), farmer and hired guards (1), kids (1)
Nyamigere	7	0.52 ha [0.21 – 0.78]	Hired guards (2), household members (5)
Nyakabingo	7	2.07 ha [0.63 - 4.43]	Hired guards (6), household member (1)
Total	24	0.998 ha [0.03 - 4.43]	Hired guards (16), household members (7), both household members and hired guards (1)

Table 1: Summary of the maize fields located at the West size of the Kibale forest, and the category of person guarding the fields

Fields are often guarded by household members (the farmer, his wife and their children). During interviews, to the question “Who helps you to repel elephants/wildlife?” family members and neighbors seem to help the most. “My family. Sometimes my neighbors come and help me because their fields are close to mine.” (Farmer from Kinyantale), “My family members and also at times neighbors.” (Farmer from Kinyantale), “Neighbors and my children.” (Farmer from Nyakabingo), “My wife and I, also sometimes call neighbors.” (Farmer from Sebitoli).

If household incomes allow it, workers can be hired for this task, “Sometimes we hire workers.” (Group interview in Mugusu), especially during the night or the harvest period, but they remain untrained and unprofessional people guarding in the same conditions than farmers and children: staying days and nights in the field, mostly alone, sleeping in a hut without running water or electricity, without close sanitary, and managing species like elephants without prior training.

3. 3. The Sebitoli chimpanzees and their greediness for maize

Out of 42 farmers individually interviewed, 13 from 4 of the 6 villages reported that chimpanzees are visiting their fields. They were not reported in Kinyantale (n=6) the village at the southern edge of the community, and in Munobwa (n=3), where gardens are also separated from the KNP by tea plantations.

In Mugusu, a village in the southern part too, chimpanzee vocalizations are usually heard at the border by farmers but incursions were only mentioned by 2 of the 9 farmers without further detailed information. In Sebitoli, 3 out of the 4 farmers cultivating at less than 100 m from the forest reported chimpanzee’s incursions and 2 farmers situated further than 300 m from the forest did not observe them at all. At Nyamigere and Nyakabingo, the fact that chimpanzees are feeding crops was mentioned by respectively 5 out of 7 and 4 out of 5 farmers.

Concerning CT-data, 143 events involving chimpanzees were recorded between January 2017 and April 2018 at the forest edge, corresponding to a mean frequency of 0.235 crop foraging events per CT-day. Nyakabingo seems to be the site least visited by chimpanzees with 0.055 event per CT-day (n=218 CT-days) compared to Nyamigere (0.298 event/CT-day, n=295 CT-days) and Sebitoli (0.500 event/CT-day, n=84 CT-days).

Both direct observations and interviews show that maize is the main and almost the only crop consumed by chimpanzees in the area. “For chimps, they are always in the forest and they do not come out of the forest. They mostly come when maize is ready in the field.” (Farmer from Sebitoli). Concerning CT data, 64 on the 143 events reported food transportation or

consumption and maize was also the only crop observed. Comb was the principal item targeted by the community (n= 33 chimpanzees) although 4 chimpanzees in 4 distinct events were observed carrying maize stems. On average, chimpanzees were carrying 2.9 combs but their bipedal ability allows them to bring up to 7 combs, using their two hands, arms, and their mouth to grab it (video clips:16/02/2018, 18:56).

Among other anecdotal crop-feeding items, 8 other plants have been mentioned during our study including sweet food like sugar cane, papayas, mangoes, avocados but also sorghum, pumpkin and sweet potatoes but consumption of such items has never been seen on camera traps. One farmer mentioned that chimpanzees can steal chicken. Farmers also emphasized the fact that some plants like irish potatoes and beans are not eaten by chimpanzees.

Chimpanzees were described as the third most frequent species, after elephants and baboons to be seen in the gardens: « They (chimpanzees) do not come so often like baboons and elephants » reported a farmer from Nyamigere. According to farmers from Nyamigere (n=3) and Sebitoli (n=2), chimpanzees are visiting gardens only during ripe maize season. “They also come every day without resting until food is over or there is no more crops on the field.” (farmer from Nyakabingo). The frequency varies between every day to twice a week during the maize season « When there is no maize, they do not come but when maize are there, they come every day. » (farmer from Nyamigere); “I can see chimps like twice a week” (Farmer from the west of Nyakabingo).

These incursions were recorded day and night until the end of the maize season by farmers and CT data. “When it is season for maize, they come every day, every day. They don’t miss them. And for them they also feed during the night” (farmer from Nyakabingo). Indeed, the night period represented less than 3% (n= 232) on the total amount of CT video clips analyzed but corresponded to 44% of the events involving chimpanzees in gardens. These events happened mainly at dawn and twilight (in average around 6:20 and 19:46, respectively) rather than in the middle of the night. Four farmers reported that chimpanzees came to the fields only in the late evening, around 7:00 PM or 8:00 PM, two other farmers added that they also came during the day. The remaining interviewees did not provide information on this topic. Chimpanzees are very discreet so farmers rarely see them. “For chimps sometimes, we do not understand them because it’s by chance to see them” (Farmer from Nyakabingo).

All sex-age classes of chimpanzees were involved in crop foraging events, including mutilated individuals, elderly and mothers with infant.

Finally, CT-data during this period revealed guarding with domestic dogs (n=6 events) or dogs alone at the border (n=19 events) including 2 events where dogs were chasing baboons out of the fields. Altercations between dogs and chimpanzees were not observed during our study periods but several were reported after with sometimes severe injuries for both and for humans too.

Main results and features about chimpanzees' crop foraging behavior in Sebitoli area are resumed below in Table 2.

3. 4. The Sebitoli elephants, nocturnal scary giants with a huge appetite

The main point underlined by all the farmers is the generalist diet of elephants: “They eat on every crop in the field apart from stones only.” (Group interview in Mugusu). Indeed, farmers reported during individual and groups interviews that elephants eat and damaged 20 different cultivated plants, the most reported were maize, bananas, cassava, sweet potatoes, beans, Irish potatoes, sugar cane, yams, and millet. They can eat leaves of coffee trees when they are young and also like the bark of eucalyptus trees. Tea is not consumed and rarely damaged. This wide variety of targeted crops keeps elephants coming all year round, although over half of the farmers interviewed (23/42) mentioned that elephants come more often when seasonal crops are present in the fields and mature. The elephant group size in the fields was reported from 1 to over 50 individuals.

Crop feeding by elephants is very present in the minds of farmers. Many reported that elephants came to their field “every day”, although when we asked them when the elephants had last visited their fields, they answered several days, weeks or even months ago. In addition, farmers may be angry at elephants for spoiling crops when the elephants trample them without eating them.

Elephants were observed in 60 of the 8523 clips recorded by camera traps at the border of the forest, corresponding to a maximum of 18 events.

All the farmers (n=42) reported during the interviews that elephants only came to their crops at night. This was also mentioned during the group interviews. Moreover, all the events recorded on camera traps occurred at night between 19:17 and 04:04.

Very big strength and aggressiveness of elephants was very often reported by farmers, especially when juveniles were involved in the episodes: “those [groups of elephants] with infants are the most aggressive one.” (Farmer from Mugusu). When elephants are too many, aggressive, or reluctant to leave the fields, farmers may call UWA rangers, who then fire deterrent shots into the air. However, farmers from all villages reported that elephants get used to these deterrent shots. “Sometimes when they shoot, they [elephants] pretend to have gone but after UWA people have left, they come back.” (Group interview in Nyakabingo). “Sometimes when they come (elephants), these UWA guys try to shoot, but they do not go, they keep just standing.” (Group interview in Nyamigere).

Main results and features about elephants’ crop foraging behavior in Sebitoli area are resumed in Table 2.

	ELEPHANT	CHIMPANZEE
Season	All year long (peak during ripe season)	Ripe maize
Incursion time	Night	Day Twilight Dawn
Crops aimed	All	Maize (+ sugar cane)
Frequency	+++	+
Crop damages	+++	+
Distance from forest	0 - 500 m	0 - 50 m
Adaptation to measures	Fast	Fast
Other damage (settlement, livestock...)	No	No

Table 2: Summary of the crop foraging behavior observed for elephant and chimpanzee in the Sebitoli area

3. 5. Summary of measures already set up and “efficiency”

Protective measure already set up in the villages:

Interviews highlighted a total of 10 mitigation measures to repel elephants and chimpanzees including three preventive measures, one alarm system, five active repellent measures and one financial measure (see Table 4).

Preventive measures were not evenly distributed throughout the villages with trenches dug in Mugusu, Sebitoli and Nyakabingo, beehive fences set up at Mugusu, Sebitoli and Kinyantale and buffer zone with tea plantation present between the forest and the whole village of Mugusu, and part of the village of Sebitoli, Munobwa and Kinyantale (see Figure 1).

Guarding was a common alarm system used in the six villages. During guardianship, farmers reported throwing objects (sticks, stones, etc.), torching, lighting fires and making noises with jerry cans or screaming. These four active repellent measures were also used in the six villages too. As a fifth active repulsive measure, calling UWA rangers to scare elephants with deterrent gunshots was available through the whole area, however farmers seemed reluctant to do so for the reasons mentioned above.

The only disposable financial measure, but nevertheless present in the six villages, was revenue sharing. This measure corresponds to a redistribution of tourism incomes from national parks to villages near protected areas. However, this money is not paid directly to the villagers but is used to finance development projects set up by groups of villagers such as beehive fences or livestock breeding. Thus, the revenue sharing is not necessarily received by the farmers affected by crop destruction and it requires cooperation between farmers as much as writing skills to submit a project.

Propositions from the villagers:

The interviews also revealed a willingness on the part of farmers to change the situation. The farmers suggested many improvements concerning the preventive measures to set up or already set up (electric fences, extension of the beehive fences, restoration of the trenches) but also concerning the human and financial means involved (guarding, additional incomes, revenue sharing).

- Trained professional guardians

Due to the lack of resources and security during guardianship, some farmers expressed their desire to have trained and designated people to guard the fields: “if they [UWA guys] can

choose some members who are adjacent to the park, train them and give them authority to come and guard our fields.” (Farmer from Mugusu).

- Have powerful methods planned on the long term

Some farmers would like to see effective methods such as electric fences put in place around the forest, that would be funded by the revenue sharing.: “it [revenue sharing] should be used on a little portion of the park to set their electric wire [electric fence] so that within 10 years the whole place is surrounded with **electric wire**, there I can also benefit from there.” (Farmer from Mugusu).

- Rethought revenue sharing system

While in some villages, only few farmers are affected by destruction, the proposed solution by UWA is to build community projects. Thus, the whole village will benefit from the calamities of the affected farmers.

“Then the revenue sharing only benefit people who are in a group and some farmers who have or face challenges with wildlife are not in a group, so UWA should plan on how to compensate farmers individually depending on the damages and destructions by wildlife in the field” (Farmer from Sebitoli).

“I am saying this money is always taken to the district headquarters, then to the subcounty headquarters then after, UWA imposes some conditions on this revenue sharing, that if you want to get this money you have to use it to dig the trench. Yet, I am the one who has been crop raided, so why can't they come and give me that money directly according the damages made by elephants.” (Group interview Mugusu).

Farmers complained about the delay to receive these incomes or the total absence of money received from this system, already perceived as unfair. Thus, revenue sharing feeds the feeling of abandonment and the mistrust towards UWA and expands tensions between villagers. “Like UWA, they send money but some of us we hear that they have send money but we do not see it. Like last time they sent some money, we bought beehives and set them there, and it is now 4 years but we have never got even a single 100 SHS coin from there.” (Farmer from Kinyantale).

For these reasons, some farmers requested for a more direct compensation system for the affected farmers. “I have never seen any compensation at least if it would be the UWA people

to give us that money directly but when it passes through the sub county headquarters, we do not gain a single coin.” (Farmer from Sebitoli).

- Develop other activities than cash crops to guaranty economic resources

Alternative resources than farming the household fields were declared during group and individual interviews. Out of the 42 farmers interviewed, 18 depend on farming while the other ones cited at least 7 other activities to diversify their revenues. (see Table 3).

		Cited in group interviews (n=6 villages)	Cited in individual interviews (n= 42)
Agriculture	Tea plantations	5	10
	Livestock	2	
	Employed by others		6
Transport	Driver, mechanics	3	3
Medical activities	Nurse, doctor	2	
Education	Teacher	2	
Construction		1	
Shop	Business, carpenter	2	2
Handcraft		1	
Park activity	Field Assistants		4
Students			2
Other			2

Table 3: Alternative resources than farming in the household.

Developing new financial resources was expressed by farmers and some suggested buying livestock to better cope with crop destruction: “I think, give chicken to people bordering the park, give others cows and in case their crops are crop raided, they can sell eggs, milk and other animals like pigs among others.” (Group interview in Mugusu).

A summary table of measures that could be implemented, to face chimpanzees and elephants taking account of geographical variability (hilly area, swamps, wide tea plantations) and socio-economic resources of local communities is available at the end of the manuscript (see Table 4).

4. Discussion

The interviews conducted for this survey show that among the species involved in the human-wildlife conflict in the Sebitoli area, elephants and chimpanzees are two of the most often cited. They share some patterns of behavior such as a strong preference for maize garden, fast adaptation to measures set up by local farmers and they more frequent crop feeding at night. However they also show species specificities. For the elephant, the farmers reported a further distance of crop feeding from the border, crop feeding spread out over the year with spikes during crops maturity periods, a wide variety of crops targeted and severe damages and economic loss and the fear inspired by elephants. For chimpanzees, the interviewed persons described a strong preference for maize with a strong seasonality depending on crops availability as well as agility requiring a frequent maintenance of the trenches. With proper maintenance, elephants can be blocked by trenches, tea plantation buffer zones and sometimes beehive fences. In response, distance of maize fields from the border with a buffer zone, frequent changes of strategies to repel them and more active vigilance at night with a larger number of persons being trained to non-violent methods are recommended.

These two intelligent species have already demonstrated their adaptation ability towards several mitigation measures. Indeed, chimpanzees are coming during night time to avoid guarding (Krief et al., 2014; Lacroux et al., in prep.) and are used to jump over the trench or to use a fallen tree as a bridge (also described in Krief et al., 2014). However, if the Sebitoli chimpanzee community is frequently observed extracting honey from wild bee hives in forest, no managed beehive was approached by chimpanzees until now. Elephants were observed stepping over cables between beehives (SCP unpublished data) or filling a trench by trampling the edges.

In the Sebitoli area, the three main preventive measures (tea plantation, beehive fence and trench) could be more efficient with regular maintenance. Additionally, five active repulsive measures were used in the six villages and solitary guarding was the most common alarm system reported. However, such measures, their use and combination do not seem effective enough to protect farmers from total crop failure caused by wildlife damages.

Natural olfactory repellents as chili pepper were widely tested and described in human-elephant conflict literature as effective measures (Osborn & Parker, 2002; Davies et al., 2011; Chelliah et al., 2010) and in the few studies on primates, spent coffee grounds appear to be more efficient than ocimum oil (*Ocimum kilimandscharicum*) or neem oil (*Azadirachta indica*) on captive monkeys (O'Brien and Hill, 2018). In the study area, chili cultivation was mentioned during

interviews but we observed neither its presence nor other plants which can be used as repellent. Because of the lack of data about such measures on chimpanzees, we recommend first to test substances in captivity following the method used by O'Brien and Hill (2018) to select the proper species and forms (oil, powder, smoke, etc.) efficient against elephants and chimpanzees.

In addition, such repellent crops can be grown as a buffer zone (for chili see: Hedges and Gunaryadi, 2010; Hoare, 2012) as an alternative to tea plantation, and can be enhanced as essential oil or other products for financial supply. Tea is still a good buffer zone as it is unpalatable to several species (including elephants and chimpanzees) but also because it grows in tight rows that make it difficult for elephants to move around. A minimum 500 meters distance is suggested to deter both elephants and chimpanzees (Naughton-Treves, 1997; Naughton-Treves et al., 1998). However, this implies a reorganization of the land and therefore potential tensions between local actors, in particular in our study area where some fields are rented and where the possibility of moving is very limited.

Limits

Mitigation measures must be thought out taking into account the area specificities in terms of economy, manpower, topography and culture. In this way, weakness and limits can be identified by managers and villagers, thus the choice of one measure over another is transparent.

Geographic limits: Not all measures can be set up everywhere. For example, trenches cannot be dug in swamps and beehive fences require melliferous plants nearby without pesticides.

Economics limits: these measures, and particularly preventive measures, require a consequent financial investment for material supply. Because of the elephant's size, strength and daily range, fences and trenches have to cover a large distance and be resistant. Moreover, advanced fences with repellent systems easily raise the bill. For example, one kilometer of electric fence can cost between 2500 US\$ in Ghana (Barnes, 1999) and 10 800 US\$ in Kenya to be powered by solar energy (Smith and Kasiki, 2000) and such prices do not include the maintenance essential to the system efficiency (1100 US\$/km, Smith and Kasiki, 2000). In comparison, in Uganda, the annual Gross Domestic Product per capita averages 794 US\$ (World Bank, 2019, www.databank.worldbank.org). Price for one colonized beehive in Uganda is about 150 000 UGX (c.a. 45 US\$; Bosco, personal communication).

Human and time limits: Construction and maintenance of preventive measures can be realized by local people, but it implies time and labor. Moreover, 57% of the individual interviews mentioned an additional activity to farming, whereas active measures and guarding require the presence of farmers in their fields day and night. Nevertheless, better coordination and cooperation between farmers can significantly reduce this time amount. Indeed, grouped gardens in a wide single field could optimize guarding. In our study area, fields are inside the village, close to the habitations and often scattered, however according to fields' location, collective guarding could be set up in several places.

Socio-cultural limits: In our study area (i.e. outside major cities), households are used to grow the crops they eat. Buying vegetables at the market is not common since everyone has at least one garden. Therefore, a 500m buffer zone with no palatable crops goes against these practices. Moreover, such a distance encompasses almost all, if not all, of the villages studied, which means that the inhabitants would have to change their habits by growing other crops (tea, chili, etc.) and either rent other land outside the buffer zone or buy what they would otherwise have grown. These difficulties could be alleviated by collaboration and coordination among farmers in the same village. For example, we could envisage a grouping of the crops that are consumed by wildlife at a distance from the forest, and the fields located near the forest could be used for the cultivation of non palatable plants such as chili, castor etc... These areas would act as a buffer zone and would be maintained by the villagers, in partnership, who would share the benefits. The plants grown in this area could for example be sold to establishments that would process them, such as Kahangi Estate (<http://kahangiestate.com>) which extracts oil from a wide range of plants.

Since February 2021, a development project initiated by the SCP has emerged in the area with the support of IUCN. Some local villagers are hired and managed by village chiefs (LC1) to patrol and guard fields at the forest border according to data collected by the SCP team (wildlife presence, wild resources availability, etc.). The project also provides materials to help guardians to protect the fields and supplies for trench maintenance in each village. Thus, by improving villagers coordination, this initiative aims to reduce human-wildlife conflict in the Sebitoli area as much as avoiding disease transmission in the actual pandemic context.

Conservation limits: The installation of large fences on several kilometers can be seen as a return to the old conservation model by keeping wildlife inside protected areas and reducing population migrations. Spatial segregation created by the installation of impermeable barriers could increase tensions and bitterness towards wildlife in case of fence destruction, as humans

and wildlife would not have learned to coexist. In addition, simple fences are not efficient against primates which can climb (Strum, 1994). For these reasons, we recommend promoting fences around crops with harmless repellent systems.

Silent threat: necessity of organic agriculture around the forest to reduce pesticide exposure and its impacts on wildlife and local communities (Krief et al., 2017; Spirhanzlova et al., 2019).

It is important to emphasize the need to combine the different types of measures (preventive measures, active repellent measures, alarm system) in order to achieve optimal crop protection. In addition, it is necessary to rotate the measures of each category regularly to cope with the habituation of animals to these measures.

Acknowledgements

We are grateful to the Uganda Wildlife Authority and the Uganda National Council for Science and Technology for permission to conduct research in Kibale National Park, Uganda. We are thankful to Jean-Michel Krief, co-director of the Great Ape Conservation Project. We thank Camille Lacroux for the first reading of the camera-traps. We are very grateful to all field assistants of the Sebitoli Chimpanzee Project namely Emmanuel Balinda, Deogratius Kiomuhangi, Joseph Alinaitwe, Ibrahim Nyakana, Wilson Muzahura, Edward Kalyegira, Sulaiti Tusabe, Clovice Alikonyera, Charles Twesige, Philip Musinguzi as well as Daniela Zainabu Birungi, Robert Asimwe and Robert Nyakahuma for the collection and the first reading of the camera-traps.

Financial support for Sebitoli Chimpanzee Project is granted by Projet pour la Conservation des Grands Singes, Fonds Français pour l'Environnement Mondial, Fondation Prince Albert II, Fondation Nicolas Hulot, the National Museum of Natural History and the Fondation Ensemble for financing the equipment (camera-traps). Julie Bonnald thanks the Museum, GACP and Kinome for the financial support of her PhD studies, and Nicolas Metro and Yohan Fare for their contribution to the supervision of her work. CC thanks the Museum, GACP and FNH for the financial support of her PhD studies and Sébastien Galy for his contribution to the supervision of her work.

There is no conflict of interest for this publication and the funders had no role in study design, data collection, analysis and interpretation, preparation of the manuscript and decision to submit this publication.

		LIMITS						EFFICIENCY	
MEASURES		Human/Time	Economics	Socio-cultural	Geographical	Causes of failure	Solutions	Elephant	Chimpanzee
* (already set up in the study area)									
PREVENTIVE MEASURES	* Trench	Labor supply Time Maintenance + clearing	Cost + (important material supply)		not in wetland	lack of responsibility and maintenance	improving community responsibility and engagement clearing	+++	+ large enough to prevent jumps clearing to prevent crossing by canopy+
	* Beehive fence	Maintenance Knowledge and Training	Cost ++	Kenyan beehives (not traditional)	short distance	Lack of knowledge Lack of fodder Pesticides Risk of destruction	Decreasing pesticides Appropriate training Honey = income	++	--- Honey eater
	* Buffer zone	Time +++ Training and knowledge for new crops	Loss of land surface Difference of incomes depending on crops	Less/No subsistence crops Land pooling	Space +++	Land management Too short Attractive buffer species		+ width +++ (500m min) Large spectrum of crops eaten	+++ width + (100m min)
	* Scarecrow		Cost -		Spot area	Habituation	Association with other measures	--	- ?

	Simple fence (wood, wire, barbed wire)	maintenance + clearing	Cost ++ (barbed wire)			not robust harmful (barbed wire)		--- (not strong enough)	-- (climbing)
	Advanced fence (with a repellent system: chili, bells, electricity)	maintenance + clearing	Cost +++ (electric fence) Raw material supply		not in wetland	habituation (bells, chili) harmful (electric fence) lack of maintenance		+	++
	Automatic chili cannonball	Maintenance Training	Cost ++ chili supply			Habituation Lack of knowledge		?	?
	Spiny bush	Installation, planting Not immediately efficient	Cost +	Local vs. non local species	Climate	Invading species		?	++
	Olfactory repellent (chili, tarmac, garlic...)		Cost + Raw material supply	Not cultural habits		Obnoxious and toxic for users Habituation			?
	Automatic transmitter with repellent noise (predator, human, ultrasound)	Maintenance	Cost +++			Habituation Thief Species communication disruptor		?	?

ACTIVE REPELLENT MEASURES	* Dissuasive gun fires	Shots by UWA (rangers availability and transport)	Mobile phone required	Shot only by UWA	Network connection problems (especially in a valley bottom)	Habituation		+	++
	* Flash light (during guarding)		Cost + (torch + batteries)			Habituation Elephant aggressiveness		?	?
	* Throw of object (stones, clods, sticks) (during guarding)					Elephant aggressiveness Harmful			
	* Campfire	Time ++ (wood gathering, fire maintenance)							
	* Noise (during guarding)		Material (jerry can, vuvuzela, whistle, cracker)			Habituation			
	Elevated hut	Construction	Cost ++		Topography (valleys)	Lack of visibility (valleys) Hours?			
	Dung-chili bricks	Fabrication	Chili supply	Use of Elephant dungs Manipulation of fecal matter		Toxic smoke for famers Unpleasant			
	Chili crackers (during guarding)	Fabrication	Cost + chili supply			Potential threat for users			
	Drones (during guarding)	Maintenance	Cost +++				Appropriate training		

		Training Pilot availability and transport							
	Green Laser (during guarding)		Cost ++			Habituation			
ALERT SYSTEM	* Guarding	Time ++ Night and day Fatigue	Cost + (if employee)			Low frequency Fields too wide	Cooperation with neighbors	+	++
	Bells hung on a string		Cost +		Depending on the field layout				
MITIGATION MEASURES	* Revenue sharing	Set up a project Maintenance				Lack of organization and maintenance Interest conflict	improving community responsibility and engagement		
	Financial compensation			Governmental decision?		Interest conflict			
	Land Tenure Gardens distancing	Time +++ Training and knowledge for new crops	Loss of land surface Difference of incomes depending on crops	Less/No subsistence crops Land pooling	Space +++	Land management Too short Attractive buffer species		+ width +++ (500 m min) Large spectrum of crops eaten	+++ width + (200 m min)
	Insurances		Cost ++ (need of monthly payments to be covered)						

Table 4: Summary table of the crop protection measures (in progress).

Conclusion du chapitre

Les impacts du conflit humains-faune sauvage sur les communautés riveraines du parc sont aussi profonds qu'ils sont variés. Les pertes économiques causées par les dégâts sur les cultures ont des conséquences sur la sécurité alimentaire du foyer, sur les capacités à se fournir en produits de première nécessité, sur l'accès à des soins corrects, ainsi que sur la scolarisation des enfants de la famille. Par ailleurs, le gardiennage des champs la nuit expose les agriculteurs au paludisme par l'intermédiaire des moustiques, ainsi qu'à des risques de blessures ou de décès lors des confrontations avec les éléphants. Il engendre également de la fatigue qui rend difficile le travail en journée. De plus, les relations avec les autorités du parc se sont dégradées à mesure que les villageois se sont sentis délaissés et livrés à eux-mêmes face aux nombreuses visites de la faune sauvage. Les six villages présents sur notre site d'étude possèdent des caractéristiques géographiques, démographiques, économiques, socio-culturelles et agricoles différentes, rendant le conflit entre humains et faune sauvage, et sa gestion uniques dans chaque village. Les mesures de protection préventives installées varient pour chacun d'entre eux. On retrouve dans les villages de Sebitoli et Mugusu les trois types de mesures préventives présentes dans le nord du parc : une zone tampon faite de plantations de thé, une tranchée et une clôture de ruches. Les champs de Kinyantale sont protégés par des plantations de thé et une clôture de ruches, tandis que ceux de Munobwa profitent de la protection de près d'un kilomètre de thé. Quant aux villageois de Nyakabingo, ils ont fait creuser une tranchée entre leurs champs et la forêt. Seul le village de Nyamigere ne bénéficie d'aucune mesure préventive. C'est d'ailleurs ce village qui a recensé le plus d'incursions d'éléphants au cours des deux ans d'étude. Les mesures répulsives actives utilisées sont les mêmes dans les six villages, et consistent en la production de sons, l'éclairage des éléphants à l'aide de lampes torches, le jet d'objets ou l'entretien de feux en bordure de champs. Les agriculteurs peuvent faire appel à l'UWA pour que les éco-gardes effectuent des tirs dissuasifs pour repousser les éléphants hors des champs. Le gardiennage de nuit est réalisé par les membres du foyer, parfois aidés des agriculteurs des champs voisins. Certaines régions font cependant face à plusieurs espèces impliquées dans les incursions dans les champs, aux caractéristiques physiques et comportementales différentes, rendant la protection des cultures d'autant plus compliquée. Lorsque ces espèces sont protégées par un statut de conservation, le choix des mesures de protections pouvant être appliquées est encore restreint. Dans le nord du parc national de Kibale, éléphants, chimpanzés, babouins et petits singes se rendent régulièrement, voire quotidiennement, dans les champs. Nous avons ici

approfondi l'exemple du conflit entre humains, éléphants et chimpanzés. À l'aide de l'ensemble de ces éléments, de l'étude de la géographie et de la topographie des zones impactées par le conflit, ainsi que de la prise en compte des besoins et des désirs exprimés par les villageois, nous avons fourni un ensemble de recommandations spécifiques à chaque village, afin de réduire le conflit humains-faune sauvage. L'ensemble de ces recommandations seront utilisées dans le cadre du projet FoFauPopU, visant à restaurer l'équilibre entre les communautés humaines et la biodiversité du parc national de Kibale dans cette zone.

Discussion générale et perspectives

Faute d'une réelle remise en question de nos modes de vie et de consommation, l'augmentation de la population humaine nécessite l'aménagement de nouveaux espaces, engendrant une réduction des habitats sauvages au profit de l'agriculture et des zones anthropisées (Asongu & Jingwa, 2012 ; Woodroffe et al., 2005). Les habitats de la faune sauvage se trouvent ainsi restreints et plus ou moins préservés, parfois au milieu des zones d'activités humaines. La concentration en animaux dans ces habitats localisés à proximité des humains envenime le conflit qui les oppose. Les pertes économiques liées à ce conflit accroissent la pauvreté et entravent le soutien des populations locales aux efforts de conservation, les désespérant d'avoir recours à des mesures non extrêmes pour préserver leurs moyens de subsistance. Le ressentiment envers la faune est souvent grand et est un frein aux actions de conservation menées sur le terrain. Les besoins et les désirs des communautés locales nécessitent d'être pris en compte afin de les impliquer dans la résolution de conflit et ainsi diminuer les pressions négatives sur la faune et la biodiversité dans son ensemble. La préservation de la biodiversité est ainsi intrinsèquement liée à l'appui des communautés riveraines.

Dans ce travail, nous avons cherché à appréhender la complexité du conflit entre humains et éléphants, avec une vision la plus holistique possible, afin de parvenir à des recommandations concrètes et efficaces pour la gestion du conflit humains-faune sauvage.

Nous avons donc eu recours à une approche pluridisciplinaire, en associant la génétique, la morphologie, l'éco-éthologie et les sciences sociales afin de nous adapter aux contraintes du terrain et prendre en compte à la fois les arguments de conservation et ceux de développement des populations locales.

Nous avons tout d'abord montré que les deux espèces d'éléphants d'Afrique (forêt et savane) côtoient des individus hybrides présents dans le site de recherche (chapitre 1). L'étude de leur comportement, à l'intérieur de la forêt et lors des incursions dans les champs, montre qu'ils vivent aujourd'hui en groupes mixtes ne permettant pas de caractériser des incursions typiques des éléphants de forêt quand d'autres seraient typiques des éléphants de savane (chapitre 2). Plutôt que d'adapter les recommandations de mesures de protection des cultures contre les incursions en fonction des espèces d'éléphants, il apparaît indispensable que les mesures soient adaptées au contexte géographique, foncier, économique et social de chaque village, en tenant

compte du comportement nocturne des éléphants mais également des autres espèces participant au conflit entre humains et faune sauvage, notamment des espèces menacées et protégées comme les chimpanzés (chapitre 3).

Sebitoli, une zone d'étude révélatrice de la situation actuelle des relations humains-faune sauvage

En Ouganda, les relations entre humains et faune sauvage sont compliquées par l'extrême pauvreté des populations majoritairement impliquées dans le conflit. En effet, en 2019 l'indice de développement humain (IDH) de ce pays était de 0,528, ce qui le positionnait 159^e sur 189 pays (PNUD, 2019), et il possédait un des PIB par habitant les plus faibles au monde (794,3\$ par habitant ; source : Groupe de la Banque mondiale). Par ailleurs, 85% de la population vit dans des zones rurales, où l'agriculture est la principale source de revenus (Mukwaya et al., 2012). Or dans ces régions, le conflit avec la faune sauvage se manifeste principalement par des dégâts sur les cultures. Démunis face aux incursions de la faune dans leurs champs, les agriculteurs s'adonnent alors à des activités souvent illégales pour subvenir à leurs besoins. Cela se traduit par des poses de pièges en forêt pour capturer du petit gibier, ou des collectes de plantes protégées ou/et génératrices de revenus, telles que le *Piper guineense* ou le *Prunus africana* (Krief et al. 2020b). Les braconniers sont généralement les villageois les plus pauvres, souvent ceux travaillant dans les plantations de thé (Bortolamiol, 2014). Nous avons par ailleurs observé une hausse des activités illégales durant la période de confinement en 2020, très probablement en lien avec les difficultés financières auxquelles ont fait face les habitants de cette région. Il est aussi possible que l'augmentation des activités illégales soit liée à la diminution des patrouilles des écogardes de l'UWA, laissant le champ libre aux braconniers. L'assurance d'un revenu décent permettant la sécurité alimentaire du foyer est donc indispensable pour réduire les pressions de braconnage pesant sur le parc. C'est dans cet optique que s'inscrit le projet FoFauPopU, en proposant et en aidant à la mise en place de mesures de protection des champs permettant de réduire les pertes liées à la destruction des cultures par la faune sauvage, et en accompagnant les agriculteurs vers une meilleure valorisation de leurs cultures et ainsi une amélioration de leurs revenus. Pour cela, FoFauPopU soutient une agriculture moins polluante, notamment avec l'accompagnement dans la transition vers l'agriculture biologique des plantations de thé proches de la forêt. Aujourd'hui, de très nombreux pesticides sont utilisés en grande quantité, ce qui a des effets négatifs sur la santé des

personnes les manipulant, sur celle des habitants riverains de ces plantations, ainsi que sur la biodiversité du parc. Treize pesticides différents ont été retrouvés dans les rivières coulant à l'intérieur de la forêt (Spirhanzlova et al., 2019). Cette pollution pourrait être la cause des malformations observées chez 25% des chimpanzés de la communauté de Sebitoli, ainsi que chez des babouins olives vivant dans cette zone de la forêt (Krief et al., 2014b ; Krief et al., 2017 ; Lacroux et al., 2019). Ces animaux sont des sentinelles de la santé humaine. En effet, des enfants présentant des malformations faciales, des mains et des pieds, ainsi que des retards mentaux ont été observés dans les villages proches des plantations de thé (Bonnald, communication personnelle ; Krief, communication personnelle). En plus des effets bénéfiques sur l'environnement, le passage à une agriculture du thé biologique permettra une meilleure valorisation des récoltes qui pourront prétendre rejoindre des marchés labellisés biologiques et/ou équitables, permettant une meilleure rémunération des agriculteurs.

Les conséquences sur la faune de la proximité avec les humains sont multiples. En plus de sa dégradation par l'abattage d'arbres et par la pollution causée par les pesticides, l'habitat de la faune sauvage s'est également peu à peu réduit. De cette région très boisée au début des années 1900, il ne reste que la forêt de Kibale et de très rares enclaves forestières, dont la distance avec le parc ne permet pas le mouvement des populations animales (Naughton Treves, 1999). La faune sauvage se retrouve ainsi confinée dans une aire délimitée par les activités humaines. Or certaines espèces ont besoin d'un vaste domaine vital pour prospérer. Une forte concentration d'éléphants dans une zone réduite peut, par exemple, avoir des effets dévastateurs sur la forêt et par conséquent sur les autres espèces présentes dans cet environnement (Penzhorn et al., 1974 ; Morrison et al., 2018). La disponibilité en nourriture peut également devenir insuffisante pour contenter l'ensemble des populations animales du parc, qui iraient donc chercher de la nourriture à l'extérieur de la forêt, notamment dans les champs. Lors de ces incursions, les animaux sont parfois victimes des pièges que les agriculteurs posent, illégalement, à proximité de leurs champs. Près d'un tiers des chimpanzés de la communauté de Sebitoli présente ainsi des mutilations due à ces collets (Cibot et al., 2016). Les éléphants et d'autres espèces comme des antilopes sont aussi blessés par ces pièges (Krief et al., in prep ; SCP, données non publiées). Les espèces emblématiques pour nous, occidentaux, telles que les éléphants ou les chimpanzés, sont très souvent considérées comme de la faune ordinaire voire comme des nuisibles par les communautés locales. Dans un tel contexte, la conservation de ces espèces protégées s'avère être un véritable défi.

Pourquoi une reclassification des éléphants d'Afrique en deux espèces distinctes, malgré la présence de zones d'hybridation et d'hybrides fertiles ?

Les analyses morphologiques et génétiques réalisées dans cette étude ont mis en évidence la présence des deux espèces d'éléphants d'Afrique, l'éléphant de savane et l'éléphant de forêt, ainsi que des hybrides dans le nord du parc national de Kibale. Les proportions de chaque type d'éléphants se sont cependant avérées inattendues, car très peu d'éléphants de forêt semblent présents dans cet environnement forestier. De plus, une très forte proportion d'individus hybrides a été détectée (51,5% par l'analyse des phénotypes et 81,3% par l'analyse des génotypes).

Nos résultats indiquent également une capacité des hybrides à se reproduire, comme avancé précédemment par Mondol et al. (2015). De plus, le grand nombre d'hybrides de seconde génération suggère une bonne fertilité de ces individus. Cependant, cette capacité des hybrides à se reproduire et à donner des descendants viables et fertiles va à l'encontre du concept biologique de l'espèce énoncé par Mayr (1942). Cette définition restrictive du concept d'espèce est néanmoins très controversée et débattue (Mayden, 1997), et d'autres approches mettent en avant des caractéristiques morphologiques ou phylogénétiques afin de délimiter les différentes espèces (Agapow et al., 2004). D'autres cas d'hybridations ayant produit des descendants fertiles ont été observés chez les mammifères. Probablement en raison du changement climatique, les grizzlis (*Ursus arctos horribilis*) sont de plus en plus courants dans l'archipel Arctique, et la présence d'hybrides entre ours polaires (*Ursus maritimus*) et grizzlis a été confirmée dans cette région (Pongracz et al., 2017). Des analyses génétiques ont mis en évidence que certains de ces individus étaient des hybrides de seconde génération, croisement entre un hybride de première génération et un grizzli, et indiquant donc la fertilité de ces hybrides (Pongracz et al., 2017). Un autre exemple de cette fertilité des hybrides inter-espèces est donné par l'hybridation entre le babouin olive (*Papio anubis*) et le babouin jaune (*Papio cynocephalus*) au Kenya (Alberts & Altmann, 2001 ; Charpentier et al., 2012), ainsi qu'entre le babouin Kinda (*Papio kindae*) et le babouin chacma (*Papio ursinus griseipes*) en Zambie (Jolly et al., 2011). On estime qu'environ 25% des espèces de plantes et 10% des espèces animales s'hybrident à des degrés divers, et les progrès du séquençage de l'ADN ont révélé que ces « invasions limitées du génome » sont relativement courantes (Mallet, 2005). Les cas d'hybridation se sont multipliés au cours des dernières décennies, en partie en raison de la

translocation de plantes et d'animaux par l'homme, des changements anthropiques des habitats naturels, et du climat (Parmesan, 2006 ; Muhlfeld et al., 2014 ; Macdonald & Wester, 2019). L'hybridation peut avoir un effet bénéfique en permettant une meilleure adaptation des individus hybrides aux changements d'environnement (Grant & Grant, 1992 ; Becker et al., 2013). Mais elle peut aussi être à l'origine de l'extinction de certaines espèces, qui pourraient se trouver englobées dans leur espèce sœur majoritaire (Muhlfeld et al., 2014).

Le cas de l'éléphant d'Afrique est particulier. Longtemps considérés comme deux sous-espèces d'une même espèce, les éléphants de savane et les éléphants de forêt sont depuis le 23 février 2021 considérés comme deux espèces distinctes par l'UICN (Hart et al., 2021), et ce malgré la présence de zones d'hybridation hébergeant des hybrides fertiles (Mondol et al., 2015). Le groupe de spécialistes des éléphants d'Afrique (African Elephant Specialist Group, AfESG) de l'UICN a pris en considération les nombreuses données morphologiques, génétiques, écologiques, comportementales et de reproduction, ainsi que les informations relatives aux zones d'hybridation pour aboutir à cette partition (Kim & Wasser, 2019 ; Hart et al., 2021). Ces zones d'hybridation sont peu étendues et les hybrides peu nombreux, à l'exception des individus présents dans la zone d'hybridation le long de la frontière entre la République Démocratique du Congo et l'Ouganda, c'est-à-dire notre zone d'étude (Kim & Wasser, 2019). Cette zone d'hybridation serait cependant issue des pressions anthropiques telles que le braconnage ou la perte d'habitat forestier qui auraient eu pour conséquence des mouvements de populations de part et d'autre de l'aire de répartition de chaque espèce, pressions sur les éléphants qui ne se réduiront certainement pas dans l'avenir. L'ensemble de ces informations a ainsi mené à la reclassification de l'éléphant de savane et de l'éléphant de forêt, entraînant des répercussions importantes sur les mesures de conservation de ces deux espèces. En effet, auparavant classée « vulnérable » sur la Liste Rouge des Espèces Menacées de l'UICN (Blanc, 2008), l'éléphant de forêt est maintenant « en danger critique d'extinction » et l'éléphant de savane « en danger d'extinction » (UICN 2021). Ce nouveau statut permettra notamment une meilleure protection de l'éléphant de forêt, dont les effectifs ont diminué drastiquement ces dernières années (Maisels et al., 2013).

Des éléphants en zone d'hybridation : vers une homogénéisation des comportements spécifiques ?

Les éléphants présents au nord du parc national de Kibale, sont impliqués dans la dégradation des cultures vivrières localisées en bordure de la forêt. Les deux espèces d'éléphants étant connues pour avoir des comportements différents, nous nous sommes demandé si elles conserveraient leur comportement spécifique lorsqu'elles partageaient le même environnement forestier. Si des différences étaient effectivement remarquées, cela pourrait nécessiter d'adapter la gestion du conflit entre humains et éléphants.

Nous avons donc étudié le comportement des éléphants à l'intérieur de la forêt et lors des incursions dans les champs. Notre hypothèse initiale était que les éléphants de savane, en raison de leur habitude des milieux ouverts, seraient davantage observés à l'extérieur de la forêt que les éléphants de forêt, qui resteraient principalement à l'intérieur de la forêt, et se montreraient également plus agressifs. Compte tenu de la forte proportion d'hybrides présents dans la zone de Sebitoli, nous nous attendions toutefois à observer une faible structuration des comportements. Contrairement à nos prévisions, nos résultats n'ont pas révélé de différences de comportement entre les espèces durant les épisodes d'incursions dans les champs. Les éléphants de savane, de forêt et les hybrides ont été retrouvés aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur de la forêt, et les éléphants de forêt n'ont pas fait preuve de plus d'agressivité que les éléphants de savane. De plus, une très grande proportion de groupes mixtes, composés d'au moins deux des trois types d'éléphants, a été mise en évidence à l'intérieur de la forêt. Nous avons cependant remarqué que les groupes comportant des éléphants de savane étaient significativement plus grands que les groupes n'en contenant pas. À l'inverse, les groupes comprenant des éléphants de forêt seraient plus petits que ceux n'en incluant pas. Les espèces composant le groupe auraient donc tout de même une influence sur le comportement social des éléphants lorsqu'ils partagent un même environnement, bien que les différences inhérentes aux espèces soient moins tranchées. Des études supplémentaires sont nécessaires afin de déterminer les facteurs influençant ces comportements sociaux en zone d'hybridation : dépendent-ils d'un individu en particulier, par exemple la matriarche dans les groupes familiaux ? Sont-ils liés à la proportion de chaque espèce dans le groupe ?

Les éléphants de savane et de forêt possèdent également des régimes alimentaires différents. Les éléphants de forêt sont davantage frugivores (Merz, 1981 ; Short, 1981 ; Short, 1983 ; White et al., 1993 ; Morgan & Lee, 2007, Grubb et al., 2000 ; Turkalo & Fay, 2001), et ont donc un

rôle majeur dans la dispersion des graines (Campos-Arceiz & Blake, 2011). Les études du régime alimentaire de chaque espèce ont été réalisées dans leur environnement d'origine, c'est-à-dire en forêt équatoriale dense pour les éléphants de forêt et en savane pour les éléphants de savane. Seydack et al. (2000) ont suivi trois femelles subadultes, déplacée du parc national Kruger à la forêt de Knysna en Afrique du Sud, dans l'objectif de renforcer la population d'éléphants de savane de cette zone. Ils ont montré que les individus transloqués ne sont pas restés avec la matriarche du groupe de Knysna, et qu'ils ont progressivement migré vers un habitat plus ouvert, à l'extérieur de la forêt. De plus, l'étude nutritionnelle à partir d'échantillons fécaux réalisée sur les éléphants de Knysna et sur les éléphants transloqués ont montrés que les individus introduits avaient un régime alimentaire différent, bien qu'ils évoluaient dans le même environnement. Il serait intéressant de conduire une étude sur le régime alimentaire des deux espèces et des hybrides dans le parc national de Kibale, afin de déterminer les possibles variations entre les individus des différentes espèces, ainsi que leurs conséquences potentielles sur l'environnement forestier.

Des variations spatio-temporelles dans l'utilisation du nord du parc national de Kibale par les éléphants : des géants devant apprendre à vivre entre corridor et jardins

La population d'éléphants présente dans le parc national de Kibale est encore peu étudiée. Notre étude est la première à s'intéresser aux éléphants du nord du parc national de Kibale et présente l'intérêt de mettre en évidence les mouvements de cette population entre cette zone géographique restreinte et d'autres zones. En effet, nos résultats ont montré une saisonnalité de la présence des éléphants au nord de la forêt. Il existerait un phénomène de migration entre le nord et le sud du parc, ainsi qu'entre le parc de Kibale et le parc national de Queen Elizabeth, mais peu d'études se sont penchées sur ces déplacements. Notre étude préliminaire sur l'abondance des éléphants en forêt, réalisée entre janvier 2017 et juillet 2018 à partir de vidéos de caméras à détection de présence, a montré que le mois de juillet 2017 avait présenté l'abondance minimale, et le mois de juillet 2018, l'abondance maximale. S'il est peu probable que des facteurs saisonniers expliquent à eux seuls ces variations, des facteurs phénologiques associés à des fructifications importantes seraient intéressant à investiguer. Les facteurs influençant ces déplacements restent donc encore à identifier. L'utilisation spatiale de l'habitat forestier par les éléphants serait également hétérogène.

Des études plus approfondies mériteraient d'être conduites afin de déterminer avec précision les facteurs influençant les variations spatio-temporelles observés chez les éléphants présents dans le nord du parc national de Kibale. La compréhension de ces mouvements migratoires permettrait de prévoir les périodes où les éléphants sont présents dans le nord de la forêt et donc quand les cultures seraient les plus à risque. De même, la connaissance des secteurs forestiers préférentiellement utilisés par les éléphants permettrait de déterminer les zones de lisière les plus à risque et d'adapter la gestion du conflit humains-éléphants dans ces zones.

L'étude du conflit humains-éléphants à l'échelle villageoise en zone de lisière forestière permet de faire émerger les facteurs de vulnérabilité des champs

Bien que la gestion du conflit ne semble pas nécessiter d'être adaptée selon l'espèce d'éléphants impliquée, les résultats de l'étude du comportement des éléphants lors des incursions dans les champs ont révélé des données pertinentes pour la gestion du conflit.

Certaines modalités de ce conflit sont similaires à celles retrouvées dans de nombreux sites d'études en Afrique. Mais l'étude à l'échelle locale de villages aux caractéristiques géographiques, démographiques, économiques, socio-culturelles et agricoles différentes, et aux mesures de protections des cultures diverses, permet d'appréhender les facteurs influençant la vulnérabilité de certains agriculteurs, l'attractivité des champs, ainsi que l'efficacité des mesures de protection.

Des différences de fréquences d'incursions ont été mises en évidence entre les villages, même distants d'un kilomètre, ainsi qu'entre les champs d'un même village. Plusieurs facteurs pourraient expliquer ces variations.

La localisation du champ est un des principaux facteurs de vulnérabilité. Nous avons montré que plus les champs étaient proches de la forêt, plus ils semblaient subir les incursions des éléphants. En plus de la distance, la présence de champs gardés entre les cultures et la bordure du parc réduirait considérablement le nombre d'incursions. En effet, les éléphants sont le plus souvent repoussés au niveau de la première ligne de champs, et les fermiers cultivant plus loin bénéficient donc de cette protection. Il faut également prendre en compte la proximité des zones humides, telles que les marécages et les cours d'eau, zones riches en végétations denses, et qui sont empruntées par les éléphants pour accéder à des parcelles plus éloignées de la forêt, sans

être repérés par les humains. Par ailleurs, Ngama et al., (2019) ont montré qu'aucune incursion n'avait été rapportée dans les champs dont la pente était supérieure à 25%. Un champ très vallonné pourrait cependant limiter l'efficacité du gardiennage, car certaines zones pourraient alors être hors de la vue du fermier et l'obligerait à réaliser une quantité plus importante de rondes.

Le type de culture influence grandement l'attractivité des champs situés en lisière de forêt, les plus appétentes étant le maïs, les bananes et le manioc. L'éloignement de ces cultures de la bordure de la forêt, et leur remplacement en lisière par des cultures non appétentes pour les éléphants diminuerait l'attractivité de cette zone et ainsi la vulnérabilité des champs.

L'absence de gardiennage augmente la vulnérabilité des cultures face aux incursions des éléphants. L'étude ethno-éthologique, réalisée à l'aide d'entretiens et d'un suivi de 28 fermiers sur une période de deux ans a révélé que les incursions avaient lieu tout au long de l'année, avec cependant une variation des fréquences d'incursions qui serait liée aux saisons d'agriculture et à la maturité des récoltes. Le gardiennage des champs est donc nécessaire dès l'émergence des premières pousses, et requiert d'être renforcé à l'approche de la maturité des cultures. Les incursions ont lieu exclusivement la nuit, ce qui nécessite un gardiennage nocturne des champs.

Nous avons montré que la présence ou l'absence de mesures préventives entre le champ et la forêt est un bon indicateur de la vulnérabilité des champs. En effet, le village de Nyamigere, qui ne bénéficie de la protection d'aucune mesure préventive, a comptabilisé plus de la moitié des incursions enregistrées lors de notre étude. Au contraire, la présence de plantations de thé entre le champ et la forêt protège très efficacement contre les incursions des éléphants. L'efficacité des tranchées est elle très dépendante de sa longueur et de son entretien. Les clôtures de ruches n'ont pour l'instant pas fait leur preuve dans la zone d'étude, probablement en raison de leur faible longueur, et de la mauvaise santé des colonies d'abeilles. Une investigation des causes de la mortalité des colonies est nécessaire afin de pouvoir bénéficier des atouts des clôtures de ruches. Au-delà de la présence ou de l'absence de ces mesures préventives, il faut également tenir compte de leur mise en place (longueur, localisation...) ainsi que de leur entretien pour pouvoir déterminer la vulnérabilité des champs proches de ces mesures protectrices. Néanmoins il est essentiel de combiner ces mesures préventives à des mesures actives répulsives et à un système d'alarme pour se prémunir efficacement des dégâts. Afin de pallier à l'habitation des animaux face aux mesures de protection des cultures, il est nécessaire d'alterner fréquemment les mesures mises en place.

Les ressources financières influent sur la capacité des communautés à mettre en place les mesures préventives et donc sur la vulnérabilité des cultures. À l'échelle de l'agriculteur, elles impactent sa possibilité de financer du matériel lui permettant de protéger ses champs (lambes torches, matériel pour construire et entretenir les clôtures...). Les facteurs économiques ont également une influence sur la vulnérabilité des fermiers. Les plus démunis sont souvent totalement dépendants de l'agriculture, et possèdent des parcelles petites. Or de petites parcelles sont plus vulnérables face aux incursions des éléphants qui peuvent facilement détruire la totalité du champ en une incursion.

Les entretiens auprès des agriculteurs ont toutefois révélé que les éléphants n'étaient pas les seuls animaux à être impliqués dans les épisodes de consommation des cultures dans la zone de Sebitoli. Les babouins, chimpanzés et des espèces de petits singes se rendraient également régulièrement dans les champs. Les chimpanzés présentent, par exemple, un comportement différent des éléphants lors des incursions, venant dans les champs en journée et au début de la nuit, obligeant les agriculteurs à protéger leurs cultures également pendant ces périodes. Leur capacité à sauter par-dessus les tranchées et leur appétence pour le miel nécessitent également d'adapter les mesures préventives mises en place contre les incursions des éléphants.

La prise en compte de ces facteurs de vulnérabilité permet d'optimiser les mesures préventives mises en place pour réduire le conflit, en l'évitant (éloignement des cultures appétentes) ou en protégeant les champs efficacement en amont. Si ces mesures préventives sont efficaces, le coût financier, en temps, et en énergie des mesures répulsives actives sera considérablement réduit, ce qui aura des conséquences bénéfiques sur la qualité de vie des fermiers riverains du parc. Il faut toutefois également prendre en compte le temps consacré à l'entretien des mesures préventives dans le budget-temps de l'agriculteur.

Il est indispensable que les communautés locales soient au cœur des projets visant à réduire le conflit humains-faune sauvage, et que leurs besoins et leurs volontés puissent être exprimés et entendus. De nombreux projets de gestion du conflit humains-faune sauvage ont échoué, car les actions n'ont pas été poursuivies à la fin du projet, faute d'avoir impliqué les populations locales.

Les éléments à prendre en compte lors de projets visant à réduire le conflit lié à la destruction des cultures par la faune sauvage sont repris dans la figure 41.

Modalités du conflit	Faisabilité des mesures	Motivation des communautés locales
<p>Espèces animales impliquées</p> <ul style="list-style-type: none"> • Nombre d'espèces impliquées • Espèces impliquées • Type de dégâts causés • Type de cultures appréciées • Comportements lors du conflit • Caractéristiques écologiques de l'espèce <p>Caractéristiques des zones cultivées</p> <ul style="list-style-type: none"> • Situation géographique des cultures (dénivelé, proximité des zones habitées) • Distance entre les champs et l'habitat sauvage (aire protégée, forêt, refuge...) • Type de cultures présentes dans la zone de conflit • Taille des parcelles 	<p>Caractéristiques des terrains</p> <ul style="list-style-type: none"> • Présence de zones humides (marais, cours d'eau...) • Topographie • Climat (aridité, saisons des pluies...) • Type de végétation <p>Situation économique</p> <ul style="list-style-type: none"> • Conditionne les mesures mises en place, leur entretien, la formation... <p>Situation foncière</p> <ul style="list-style-type: none"> • Espace nécessaire à la mise en place des mesures • Taille des parcelles <p>Contexte politique et législatif</p> <ul style="list-style-type: none"> • Mesures de protection légales et illégales <p>Type de mesures de protection</p> <ul style="list-style-type: none"> • Mesures préventives, mesures répulsives actives, systèmes d'alarme • En place, à améliorer, à installer 	<p>Impact du conflit</p> <ul style="list-style-type: none"> • Impact financier • Impact sur la santé et le bien être • Impact sur l'éducation • Mesures de compensation proposées <p>Adéquation entre les mesures et la culture et les habitudes locales</p> <ul style="list-style-type: none"> • Société individualiste / communautaire • Connaissances et représentations des animaux impliqués dans le conflit • Nouvelle cohabitation ou cohabitation de longue date • Rapport traditionnel entre les communautés et l'animal (animal totem, sacré...) <p>Prise en compte des besoins et des volontés des communautés dans la gestion du conflit</p> <ul style="list-style-type: none"> • Sentiment d'être acteur du changement • Considération de la part des autorités de conservation • Bénéfices clairement définis de la résolution du conflit

Figure 41 : Vers une nouvelle cohabitation entre humains et faune sauvage : éléments à considérer dans la gestion de conflits liés à la destruction des cultures par la faune sauvage.

L'ensemble des données recueillies lors de notre étude nous a ainsi permis de proposer des recommandations concrètes pour chaque village, selon ses caractéristiques et les besoins et désirs exprimés par ses habitants. Ces recommandations serviront lors des discussions avec les villageois sur le choix et la mise en place de solutions adaptées, dans le cadre du projet FoFauPopU. L'efficacité de ces mesures sera ensuite évaluée, par les acteurs du projet, afin de correspondre au mieux aux conditions et à la situation sur place. Ce travail de suivi de l'évolution des interactions entre humains et faune sauvage, ainsi que de l'efficacité des mesures est primordiale, car ces interactions peuvent évoluer au fil des années (Tiller et al., 2021). La méthodologie employée dans ce travail pourra être utilisée dans des projets de gestion du conflit entre humains et éléphants se déroulant dans d'autres régions d'Afrique ou d'Asie, ou plus largement dans le cas de conflit humains-faune sauvage. En effet, les éléments qu'il est important de prendre en compte demeurent similaires quel que soit le conflit impliquant humains et faune sauvage.

Vers une nouvelle cohabitation entre les humains et la faune sauvage

L'implication des communautés locales dans les actions de conservation est indispensable à la pérennité des projets. Lors de la création du parc en 1993, près de 35 000 habitants ont été expulsés et relocalisés, entraînant des relations très conflictuelles avec les autorités du parc (Mulley & Unruh, 2004). L'accès à l'intérieur du parc est depuis restreint ou interdit. Le tourisme est développé dans quelques zones seulement, la majorité de la forêt étant sous protection intégrale. Quelques zones communautaires, où les riverains peuvent, sur autorisation de l'UWA, collecter du bois et des plantes médicinales, sont localisées sur une bande de 1 km de large le long de la lisière (Uganda Wildlife Authority, 2015). Aucun villageois n'a mentionné ce système de zones communautaires lors des entretiens, bien qu'une telle zone existe en regard du village de Kinyantale. Cela met en évidence le manque de communication entre les autorités du parc et les populations riveraines. Les autorisations nécessaires à la collecte dans ces zones communautaires sont, de plus, difficiles à obtenir. Les villageois doivent faire une demande écrite, stipulant les espèces de plantes et la fréquence de collecte envisagée. Cependant, les plantes collectées en forêt sont principalement médicinales, et leur cueillette dépend donc de la maladie à soigner, qui ne peut être prévue à l'avance (Krief comm pers). La mise en place de ce système ne correspond donc pas aux besoins des communautés locales. Il serait intéressant d'envisager un nouveau modèle de gestion de la forêt de Kibale, plus simple et systématique, à l'image des réserves de biosphère supervisées par le programme Man and Biosphere de

l'UNESCO (<https://fr.unesco.org/mab>). Ces réserves allient la conservation de la biodiversité et des diversités culturelles, à un développement économique durable sur le plan socio-culturel et environnemental, tout en impliquant les communautés riveraines dans la gestion de ces espaces. Elles sont structurées en trois zones : (1) une zone centrale, strictement protégée, qui contribue à la conservation des écosystèmes et des espèces, (2) une « zone tampon », qui jouxte la zone centrale et où peuvent être réalisées des activités compatibles avec la préservation des écosystèmes, et (3) la zone de transition, où les communautés peuvent entreprendre des activités économiques écologiquement durables. Une délimitation claire des zones et des activités autorisées répondrait aux demandes des communautés riveraines en leur permettant un accès réglementé mais facilité à certaines ressources forestières. Dans le cas du parc national de Kibale, la zone centrale pourrait être constituée de la zone forestière actuelle, et serait une zone strictement protégée et non accessible aux communautés locales. La « zone tampon » intégrerait les zones communautaires déjà existantes, qui seraient étendues à l'ensemble de la bordure de la forêt. Dans ces zones pourrait être collecté un ensemble de plantes défini auparavant par les communautés locales et les autorités du parc, sans que cela nécessite de demandes d'autorisations préalables. Cette liste permettrait également de rappeler le statut de protection de certaines espèces, formellement interdites de coupe en aire protégée et de commercialisation (telle que le *Prunus africana*). Enfin la zone de transition comprendrait une bande dont la largeur serait à déterminer, où les activités économiques et agricoles seraient en accord avec la préservation de l'environnement : intrants chimiques limités voire absents dans les cultures et les plantations de thé, développement de pratiques d'agroforesterie, zones de pâturage pour le bétail, cultures non appétentes pour la faune sauvage privilégiées. Une largeur d'au moins 1 km permettrait aux zones de transition de servir de zone tampon pour la faune sauvage et ainsi contribuer à réduire les incursions dans les champs.

Des modifications de la gouvernance de cette aire protégée pourraient également être envisagées, afin d'inclure les communautés riveraines dans la gestion de la forêt et de ses ressources (Diaz et al., 2019 ; Walters et al., 2021). Le partage de cette gouvernance permettrait de garantir l'adéquation entre les besoins des communautés locales, les activités autorisées ou non au sein du parc, et la préservation de l'écosystème forestier et de ses espèces animales et végétales.

Le modèle des aires protégées reposant sur l'exclusion des communautés locales ne permet pas à celles-ci d'entrevoir l'intérêt de la conservation de la biodiversité. Il s'agit alors que les projets de conservation impliquent les populations locales, à la fois en tant qu'acteurs et bénéficiaires,

à la valorisation de la faune et de son habitat. Les objectifs de conservation ne sont alors plus seulement une fin, mais aussi un moyen pour les communautés locales. Dans un contexte de forte anthropisation, faire de la cohabitation avec la faune une part essentielle du développement humain permet ainsi de passer d'une cohabitation conflictuelle à une indispensable coexistence.

Références bibliographiques

- Abdi, H. & Williams, L. J. (2010) Principal component analysis. *Wiley interdisciplinary reviews: computational statistics*, 2(4), 433-459.
- Adams, W. M., Aveling, R., Brockington, D., Dickson, B., Elliott, J., Hutton, J., ... & Wolmer, W. (2004). Biodiversity conservation and the eradication of poverty. *science*, 306(5699), 1146-1149.
- Agapow, P. M., Bininda-Emonds, O. R., Crandall, K. A., Gittleman, J. L., Mace, G. M., Marshall, J. C., & Purvis, A. (2004). The impact of species concept on biodiversity studies. *The quarterly review of biology*, 79(2), 161-179.
- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerias-Diego, Y., & Lobo, J. (2008). Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular ecology*, 17(24), 5177-5188.
- Ahlering, M. A., Hailer, F., Roberts, M. T., & Foley, C. (2011). A simple and accurate method to sex savannah, forest and Asian elephants using noninvasive sampling techniques. *Molecular Ecology Resources*, 11(5), 831-834.
- Alberts, S. C., & Altmann, J. (2001). Immigration and hybridization patterns of yellow and anubis baboons in and around Amboseli, Kenya. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 53(4), 139-154.
- Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W., & Lipman, D. J. (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of molecular biology*, 215(3), 403-410.
- Archabald, K., & Naughton-Treves, L. (2001). Tourism revenue-sharing around national parks in Western Uganda: early efforts to identify and reward local communities. *Environmental conservation*, 135-149.
- Archie, E. A., & Chiyo, P. I. (2012). Elephant behaviour and conservation: social relationships, the effects of poaching, and genetic tools for management. *Molecular Ecology*, 21(3), 765-778.
- Archie, E. A., Moss, C. J., & Alberts, S. C. (2006). The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1586), 513-522.
- Ardevini, A., Cinque, L., & Sangineto, E. (2008). Identifying elephant photos by multi-curve matching. *Pattern Recognition*, 41(6), 1867-1877.
- Asongu, S. A., & Jingwa, B. A. (2012). Population growth and forest sustainability in Africa. *International Journal of Green Economics*, 6(2), 145-166.
- Aznar-Cormano, L., Bonnald, J., Krief, S., Guma, N., & Debruyne, R. (2021). Molecular sexing of degraded DNA from elephants and mammoths: a genotyping assay relevant both to conservation biology and to paleogenetics. *Scientific reports*, 11(1), 1-11.

- Balakrishnan, M., & Ndhlovu, D. E. (1992). Wildlife utilization and local people: a case-study in Upper Lupande Game Management Area, Zambia. *Environmental conservation*, 19(2), 135-144.
- Barnes, R. F. W. (1996). The conflict between humans and elephants in the central African forests. *Mammal Review*, 26(2-3), 67-80.
- Barnes, R. F. W. (1999). Is there a future for elephants in West Africa?. *Mammal Review*, 29(3), 175-200.
- Barnes, R. F. W., & Jensen, K. L. (1987). How to count elephants in forests. *IUCN African Elephant & Rhino Specialist Group Technical Bulletin*, 1 a 1-6.
- Barnes, R. F. W., Barnes, K. L., Alers, M. P. T., & Blom, A. (1991). Man determines the distribution of elephants in the rain forests of northeastern Gabon. *African Journal of Ecology*, 29(1), 54-63.
- Barnes, R. F. W., Blom, A., & Alers, M. P. T. (1995). A review of the status of forest elephants *Loxodonta africana* in Central Africa. *Biological Conservation*, 71(2), 125-132.
- Barnes, R. F. W., Hema, E. M., Nandjui, A., Manford, M., Dubiure, U. F., Danquah, E. K., & Boafo, Y. (2005). Risk of crop raiding by elephants around the Kakum Conservation Area, Ghana. *Pachyderm*, (39), 19-25.
- Barnes, R. F. W., Hema, E. M., Danquah, E. K. A., Dubiure, U. F., Boafo, Y., Nandjui, A., & Manford, M. (2006). Crop-raiding elephants and the moon. *African Journal of Ecology*, (45), 112-115.
- Barnosky, A. D., Hadly, E. A., Bascompte, J., Berlow, E. L., Brown, J. H., Fortelius, M., ... & Smith, A. B. (2012). Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature*, 486(7401), 52-58.
- Barriel, V., Thuet, E., & Tassy, P. (1999). Molecular phylogeny of Elephantidae. Extreme divergence of the extant forest African elephant. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*, 322(6), 447-454.
- Barua, M., Bhagwat, S. A., & Jadhav, S. (2013). The hidden dimensions of human-wildlife conflict: health impacts, opportunity and transaction costs. *Biological Conservation*, 157, 309-316.
- Becker, M., Gruenheit, N., Steel, M., Voelckel, C., Deusch, O., Heenan, P. B., ... & Lockhart, P. J. (2013). Hybridization may facilitate in situ survival of endemic species through periods of climate change. *Nature Climate Change*, 3(12), 1039-1043.
- Beden M. (1979) Les éléphants (*Elephas* et *Loxodonta*) d'Afrique orientale : systématique, phylogénie, intérêt biochronologique. Thèse de Doctorat. Poitiers, France.
- Bedetti, A., Greyling, C., Paul, B., Blondeau, J., Clark, A., Malin, H., ... & Henley, M. (2020). System for elephant ear-pattern knowledge (SEEK) to identify individual African elephants. *Pachyderm*, 61, 63-77.

- Blake, S. (2002). The ecology of forest elephant distribution and its implications for conservation. ICAPB, Edinburgh, University of Edinburgh. pp. 303.
- Blake, S., & Inkamba-Nkulu, C. (2004). Fruit, minerals, and forest elephant trails: do all roads lead to Rome?. *Biotropica*, 36(3), 392-401.
- Blake, S., Deem, S. L., Strindberg, S., Maisels, F., Momont, L., Isia, I. B., ... & Kock, M. D. (2008). Roadless wilderness area determines forest elephant movements in the Congo Basin. *PloS one*, 3(10), e3546.
- Blanc, J. (2008). *Loxodonta africana*. *The IUCN Red List of Threatened Species, 2008*: e.T12392A3339343.
- Boesch, C., & Boesch, H. (1989). Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park. *American journal of physical anthropology*, 78(4), 547-573.
- Bortolamiol, S. (2014). *Interactions hommes-chimpanzés-forêt. Approche spatiale et territoriale de la répartition des chimpanzés, des perceptions locales et de la gestion de la biodiversité (Sebitoli, parc national de Kibale, Ouganda)* (Doctoral dissertation, Université Paris Diderot).
- Bortolamiol, S., Cohen, M., Palibrk, M., & Krief, S. (2012). La répartition des chimpanzés à Sebitoli (Parc National de Kibale, Ouganda): influence des facteurs naturels et anthropiques. *Revue de primatologie*, (4).
- Bortolamiol, S., Cohen, M., Potts, K., Pennec, F., Rwaburindore, P., Kasenene, J., ... & Krief, S. (2014). Suitable habitats for endangered frugivorous mammals: small-scale comparison, regeneration forest and chimpanzee density in Kibale National Park, Uganda. *PloS one*, 9(7), e102177.
- Bradshaw, G. A., Schore, A. N., Brown, J. L., Poole, J. H., & Moss, C. J. (2005). Elephant breakdown. *Nature*, 433(7028), 807. <https://doi.org/10.1038/433807a>.
- Brooks, A. C., & Buss, I. O. (1962). Past and present status of the elephant in Uganda. *The Journal of Wildlife Management*, 26(1), 38-50.
- Brown, D. W. J. (1968). "Game control in Kenya." *East African Agricultural and Forestry Journal* 33.sup1: 209-212.
- Bulte, E. H., & Rondeau, D. (2005). Why compensating wildlife damages may be bad for conservation. *The Journal of Wildlife Management*, 69(1), 14-19.
- Buss, I. O. (1961). Some observations on food habits and behavior of the African elephant. *The Journal of Wildlife Management*, 25(2), 131-148.
- Buss, I. O., & Smith, N. S. (1966). Observations on reproduction and breeding behavior of the African elephant. *The Journal of Wildlife Management*, 375-388.
- Butler, J. R. (2000). The economic costs of wildlife predation on livestock in Gokwe communal land, Zimbabwe. *African journal of Ecology*, 38(1), 23-30.

- Caldecott, J., & Miles, L. (2009). *Atlas mondial des grands singes et de leur conservation* (p. 491). UNESCO.
- Campos-Arceiz, A., & Blake, S. (2011). Megagardeners of the forest—the role of elephants in seed dispersal. *Acta Oecologica*, 37(6), 542-553.
- Capelli, C., MacPhee, R. D., Roca, A. L., Brisighelli, F., Georgiadis, N., O'Brien, S. J., & Greenwood, A. D. (2006). A nuclear DNA phylogeny of the woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*). *Molecular phylogenetics and evolution*, 40(2), 620-627.
- Capelot, J. (2013) Des techniques de défenses entre traditions et innovations dans les conflits hommes-éléphants. Étude ethno-éthologique dans le nord-est du parc national de Kibale (Ouganda). Mémoire de Master 2 Spécialité Environnement, Développement, Territoires, Société.
- Chacón, J. E. & Duong, T. (2018) Multivariate kernel smoothing and its applications. CRC Press.
- Chakraborty, S., Boominathan, D., Desai, A. A., & Vidya, T. N. C. (2014). Using genetic analysis to estimate population size, sex ratio, and social organization in an Asian elephant population in conflict with humans in Alur, southern India. *Conservation genetics*, 15(4), 897-907.
- Chang, D., Knapp, M., Enk, J., Lippold, S., Kircher, M., Lister, A., ... & Shapiro, B. (2017). The evolutionary and phylogeographic history of woolly mammoths: a comprehensive mitogenomic analysis. *Scientific Reports*, 7(1), 1-10.
- Chapman, C. A. & Lambert, J. E. (2000) Habitat alteration and the conservation of African primates: case study of Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology*. 50, 169-185.
- Charpentier, M. J., Fontaine, M. C., Cherel, E., Renoult, J. P., Jenkins, T., Benoit, L., ... & Tung, J. (2012). Genetic structure in a dynamic baboon hybrid zone corroborates behavioural observations in a hybrid population. *Molecular ecology*, 21(3), 715-731.
- Chelliah, K., Kannan, G., Kundu, S., Abilash, N., Madhusudan, A., Baskaran, N., & Sukumar, R. (2010). Testing the efficacy of a chilli–tobacco rope fence as a deterrent against crop-raiding elephants. *Current Science*, 1239-1243.
- Chiyo, P. I., & Cochrane, E. P. (2005). Population structure and behaviour of crop-raiding elephants in Kibale National Park, Uganda. *African Journal of Ecology*, 43(3), 233-241.
- Chiyo, P. I., Cochrane, E. P., Naughton, L., & Basuta, G. I. (2005). Temporal patterns of crop raiding by elephants: a response to changes in forage quality or crop availability?. *African Journal of Ecology*, 43(1), 48-55.
- Chiyo, P. I., Lee, P. C., Moss, C. J., Archie, E. A., Hollister-Smith, J. A., & Alberts, S. C. (2011a). No risk, no gain: effects of crop raiding and genetic diversity on body size in male elephants. *Behavioral Ecology*, 22(3), 552-558.

- Chiyo, P. I., Archie, E. A., Hollister-Smith, J. A., Lee, P. C., Poole, J. H., Moss, C. J., & Alberts, S. C. (2011b). Association patterns of African elephants in all-male groups: the role of age and genetic relatedness. *Animal Behaviour*, 81(6), 1093-1099.
- Chiyo, P. I., Moss, C. J., Archie, E. A., Hollister-Smith, J. A., & Alberts, S. C. (2011c). Using molecular and observational techniques to estimate the number and raiding patterns of crop-raiding elephants. *Journal of Applied Ecology*, 48(3), 788-796.
- Chiyo, P. I., Obanda, V., & Korir, D. K. (2015). Illegal tusk harvest and the decline of tusk size in the African elephant. *Ecology and Evolution*, 5(22), 5216-5229.
- Cibot, M., Bortolamiol, S., Seguya, A., & Krief, S. (2015). Chimpanzees facing a dangerous situation: a high-traffic asphalted road in the sebitoli area of kibale national park, Uganda. *American Journal of Primatology*, 77(8), 890-900.
- Cibot, M., Krief, S., Philippon, J., Couchoud, P., Seguya, A., & Pouydebat, E. (2016). Feeding consequences of hand and foot disability in wild adult chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *International Journal of Primatology*, 37(4), 479-494.
- CITES (2019). CoP18 Prop.12. Dix-huitième session de la Conférence des Parties, Colombo (Sri Lanka), 23 mai –3 juin 2019.
- Codron, J., Codron, D., Lee-Thorp, J. A., Sponheimer, M., Kirkman, K., Duffy, K. J., & Sealy, J. (2011). Landscape-scale feeding patterns of African elephant inferred from carbon isotope analysis of feces. *Oecologia*, 165(1), 89-99.
- Comstock, K. E., Georgiadis, N., Pecon-Slattery, J., Roca, A. L., Ostrander, E. A., O'Brien, S. J., & Wasser, S. K. (2002). Patterns of molecular genetic variation among African elephant populations. *Molecular Ecology*, 11(12), 2489-2498.
- Comstock, K. E., Wasser, S. K., & Ostrander, E. A. (2000). Polymorphic microsatellite DNA loci identified in the African elephant (*Loxodonta africana*). *Molecular ecology*, 9(7), 1004-1006.
- Creel, S., Spong, G., Sands, J. L., Rotella, J., Zeigle, J., Joe, L., ... & Smith, D. (2003). Population size estimation in Yellowstone wolves with error-prone noninvasive microsatellite genotypes. *Molecular ecology*, 12(7), 2003-2009.
- Cracraft, J. (1989). Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. *Speciation and its Consequences*, 28, 59.
- David Sheldrick Wildlife Trust, (2014). *Dead or Alive? Valuing an elephant*. iworry.org
- Davies, T. E., Wilson, S., Hazarika, N., Chakrabarty, J., Das, D., Hodgson, D. J., & Zimmermann, A. (2011). Effectiveness of intervention methods against crop-raiding elephants. *Conservation Letters*, 4(5), 346-354.

- De Boer, W. F., Ntumi, C. P., Correia, A. U., & Mafuca, J. M. (2000). Diet and distribution of elephant in the Maputo Elephant Reserve, Mozambique. *African Journal of Ecology*, 38(3), 188-201.
- De Flamingh, A., Coutu, A., Roca, A. L. & Malhi, R. S. (2020). Accurate sex identification of ancient elephant and other animal remains using low-coverage DNA shotgun sequencing data. *G3 Genes Genomes Genet.* 10, 1427–1432.
- De Merode, E., Hillman-Smith, K., Nicholas, A., Ndey, A., & Likango, M. (2000). The spatial correlates of wildlife distribution around Garamba National Park, Democratic Republic of Congo. *International Journal of Remote Sensing*, 21(13-14), 2665-2683.
- Debruyne, R. (2003) Différenciation morphologique et moléculaire des Elephantinae (Mammalia, Proboscidea). Statut systématique de l'éléphant d'Afrique de forêt, *Loxodonta africana cyclotis* (Matschie, 1900). Thèse de Doctorat. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
- Debruyne, R., Barriel, V., & Tassy, P. (2003). Mitochondrial cytochrome b of the Lyakhov mammoth (Proboscidea, Mammalia): new data and phylogenetic analyses of Elephantidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26(3), 421-434.
- Debruyne, R. (2005). A case study of apparent conflict between molecular phylogenies: the interrelationships of African elephants. *Cladistics*, 21(1), 31-50.
- Debruyne, R., Chu, G., King, C. E., Bos, K., Kuch, M., Schwarz, C., ... & Poinar, H. N. (2008). Out of America: ancient DNA evidence for a new world origin of late quaternary woolly mammoths. *Current Biology*, 18(17), 1320-1326.
- Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E. S., Ngo, H. T., Guèze, M., Agard, J., ... & Zayas, C. (2019). Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. *Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*.
- Distefano, E. (2005). Human-Wildlife Conflict worldwide: collection of case studies, analysis of management strategies and good practices. *Food and Agricultural Organization of the United Nations (FAO), Sustainable Agriculture and Rural Development Initiative (SARDI), Rome, Italy. Available from: FAO Corporate Document repository <http://www.fao.org/documents>.*
- Douglas-Hamilton, I. (1973). On the ecology and behaviour of the Lake Manyara elephants. *African Journal of Ecology*, 11(3-4), 401-403.
- Douglas-Hamilton, I., Krink, T., & Vollrath, F. (2005). Movements and corridors of African elephants in relation to protected areas. *Naturwissenschaften*, 92(4), 158-163.
- Dublin, H. T., & Hoare, R. E. (2004). Searching for solutions: the evolution of an integrated approach to understanding and mitigating human–elephant conflict in Africa. *Human Dimensions of Wildlife*, 9(4), 271-278.

- Dudley, J. P., Mensah-Ntiamoah, A. Y., & Kpelle, D. G. (1992). Forest elephants in a rainforest fragment: preliminary findings from a wildlife conservation project in southern Ghana. *African Journal of Ecology*, 30(2), 116-126.
- Edé, A. (2017). Wildlife and human interactions on the edge of an African National park: Case study of Kibale National Park, Uganda. MSc Thesis, Master Evolution, Patrimoine Naturel et Sociétés.
- Eggert, L. S., Rasner, C. A., & Woodruff, D. S. (2002). The evolution and phylogeography of the African elephant inferred from mitochondrial DNA sequence and nuclear microsatellite markers. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1504), 1993-2006.
- Elder, W.H. (1970) Morphometry of Elephant Tusks, *Zoologica Africana*, 5:1, 143-159.
- Eltringham, S. K. (1990). Wildlife carrying capacities in relation to human settlement. *Koedoe*, 33(2), 87-97.
- Eltringham, S. K. (1997). *Illustrated Encyclopedia of Elephants*. Salamander.
- Eltringham, S. K., & Malpas, R. C. (1980). The decline in elephant numbers in Rwenzori and Kabalega Falls National Parks, Uganda. *African Journal of Ecology*, 18(1), 73-86.
- Epstein, M. P., Duren, W. L., & Boehnke, M. (2000). Improved inference of relationship for pairs of individuals. *The American Journal of Human Genetics*, 67(5), 1219-1231.
- Fallon, F. (1944) *L'éléphant Africain*. Institut Royal Colonial Belge, Section des sciences naturelles et médicales, Tome XIII, fasc. 2.
- Fernando, P., & Lande, R. (2000). Molecular genetic and behavioral analysis of social organization in the Asian elephant (*Elephas maximus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(1), 84-91.
- Fernando, P., & Melnick, D. J. (2001). Molecular sexing eutherian mammals. *Molecular Ecology Notes*, 1(4), 350-353.
- Field, C. R. (1971). Elephant ecology in the Queen Elizabeth National Park, Uganda. *African Journal of Ecology*, 9(1), 99-123.
- Field, C. R., & Laws, R. M. (1970). The distribution of the larger herbivores in the Queen Elizabeth National Park, Uganda. *Journal of Applied Ecology*, 273-294.
- Fishlock, V., Lee, P. C., & Breuer, T. (2008). Quantifying forest elephant social structure in Central African bai environments. *Pachyderm*, 44, 19-28.
- Fowler, M. E., & Mikota, S. K. (Eds.). (2006). *Biology, Medicine, and Surgery of Elephants*. Ames, IA: Blackwell Publishing.
- Gadd, M. E. (2005). Conservation outside of parks: attitudes of local people in Laikipia, Kenya. *Environmental conservation*, 50-63.

- Gagneux, P., Boesch, C., & Woodruff, D. S. (1997). Microsatellite scoring errors associated with noninvasive genotyping based on nuclear DNA amplified from shed hair. *Molecular ecology*, 6(9), 861-868.
- Gibson, N. J. (2006). The use of real-time PCR methods in DNA sequence variation analysis. *Clinica Chimica Acta*, 363(1-2), 32-47.
- Gillingham, S., & Lee, P. C. (2003). People and protected areas: a study of local perceptions of wildlife crop-damage conflict in an area bordering the Selous Game Reserve, Tanzania. *Oryx*, 37(3), 316-325.
- Gobush, K. S., Edwards, C. T. T, Balfour, D., Wittemyer, G., Maisels, F. & Taylor, R. D. (2021a). *Loxodonta africana*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2021: e.T181008073A181022663. <https://dx.doi.org/10.2305>
- Gobush, K. S., Edwards, C. T. T, Maisels, F., Wittemyer, G., Balfour, D. & Taylor, R. D. (2021b). *Loxodonta cyclotis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2021: e.T181007989A181019888. <https://dx.doi.org/10.2305>
- Goldenberg, S. Z., Turkalo, A. K., Wrege, P. H., Hedwig, D., & Wittemyer, G. (2021). Entry and aggregation at a Central African bai reveal social patterns in the elusive forest elephant *Loxodonta cyclotis*. *Animal Behaviour*, 171, 77-85.
- Gött, E. (2009). *NOW or NEVER: l'urgence d'agir*. Osmora Inc.
- Goodall, J. (1986). The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior. *Cambridge Mass.*
- Graham, M. D., Douglas-Hamilton, I., Adams, W. M., & Lee, P. C. (2009). The movement of African elephants in a human-dominated land-use mosaic. *Animal conservation*, 12(5), 445-455.
- Graham, M. D., & Ochieng, T. (2008). Uptake and performance of farm-based measures for reducing crop raiding by elephants *Loxodonta africana* among smallholder farms in Laikipia District, Kenya. *Oryx*, 42(1), 76-82.
- Graham, M. D., Notter, B., Adams, W. M., Lee, P. C., & Ochieng, T. N. (2010). Patterns of crop-raiding by elephants, *Loxodonta africana*, in Laikipia, Kenya, and the management of human–elephant conflict. *Systematics and Biodiversity*, 8(4), 435-445.
- Grant, P. R., & Grant, B. R. (1992). Hybridization of bird species. *Science*, 256(5054), 193-197.
- Greenwood, A. D., Capelli, C., Possnert, G., & Pääbo, S. (1999). Nuclear DNA sequences from late Pleistocene megafauna. *Molecular biology and evolution*, 16(11), 1466-1473.
- Groves, C. P. (2000) What are the elephants of west Africa? *Elephant* 2(4), 5.
- Groves, C. P., & Grubb, P. (2000). Do *Loxodonta cyclotis* and *L. africana* interbreed?. *Elephant*, 2(4), 4.

- Grubb, P., Groves, C. P., Dudley, J. P., & Shoshani, J. (2000). Living African elephants belong to two species: *Loxodonta africana* (Blumenbach, 1797) and *Loxodonta cyclotis* (Matschie, 1900). *Elephant*, 2(4), 3.
- Gunn, J., Hawkins, D., Barnes, R. F., Mofulu, F., Grant, R. A., & Norton, G. W. (2014). The influence of lunar cycles on crop-raiding elephants; evidence for risk avoidance. *African journal of ecology*, 52(2), 129-137.
- Gupta, S. K., Thangaraj, K., & Singh, L. (2006). A simple and inexpensive molecular method for sexing and identification of the forensic samples of elephant origin. *Journal of forensic sciences*, 51(4), 805-807.
- Hahn, N., Mwakatobe, A., Konuche, J., de Souza, N., Keyyu, J., Goss, M., ... & Olson, D. (2017). Unmanned aerial vehicles mitigate human–elephant conflict on the borders of Tanzanian Parks: a case study. *Oryx*, 51(3), 513-516.
- Hanks, J. (1972). Growth of the African elephant (*Loxodonta africana*). *African Journal of Ecology*, 10(4), 251-272.
- Hart, J., Gobush, K., Maisels, F., Wasser, S., Okita-Ouma, B., & Slotow, R. (2021). African forest and savannah elephants treated as separate species. *Oryx*, 55(2), 170-171.
- Hart, L. A., & O'Connell, C. E. (1998). Human conflict with African and Asian elephants and associated conservation dilemmas. *Unpublished Paper. Center for Animals in Society in the School of Veterinary Medicine and Ecology. University of California, Davis, 95616*, 299-315.
- Hartigan, J. A. & Wong, M. A. (1979). Algorithm AS 136: A k-means clustering algorithm. *Journal of the royal statistical society. series c (applied statistics)*, 28(1), 100-108.
- Hartter, J. (2009). Attitudes of rural communities toward wetlands and forest fragments around Kibale National Park, Uganda. *Human Dimensions of Wildlife*, 14(6), 433-447.
- Hartter, J. (2010). Resource use and ecosystem services in a forest park landscape. *Society and Natural Resources*, 23(3), 207-223.
- Haynes, G. (1991). *Mammoths, mastodons, and elephants: biology, behavior and the fossil record*. Cambridge University Press.
- Helbig, A. J. (1991). Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE- and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28(1), 9-12.
- Hill, C. (1997). Crop-raiding by wild vertebrates: The farmer's perspective in an agricultural community in western Uganda. *International Journal of Pest Management*, 43, 77–84.
- Hillman Smith, A. K., Merode, E. D., Nicholas, A., Buls, B., & Ndey, A. (1995). Factors affecting elephant distribution at Garamba National Park and surrounding reserves, Zaire, with a focus on human–elephant conflict. *Pachyderm*, (19), 39-48.
- Herrero, S., & Higgins, A. (2003). Human injuries inflicted by bears in Alberta: 1960-98. *Ursus*, 44-54.

- Hladik, C. M. (1973). Alimentation et activité d'un groupe de chimpanzés réintroduits en forêt gabonaise. *La Terre et la vie*, 27, 343-413.
- Hoare, R. E. (1999). Determinants of human–elephant conflict in a land-use mosaic. *Journal of applied ecology*, 36(5), 689-700.
- Hoare, R. E., & Du Toit, J. T. (1999). Coexistence between people and elephants in African savannas. *Conservation biology*, 13(3), 633-639.
- Hoare, R. (2012). Lessons from 15 years of human–elephant conflict mitigation: Management considerations involving biological, physical and governance issues in Africa. *Pachyderm*, 51, 60-74.
- Hoare, R. (2015). Lessons from 20 years of human–elephant conflict mitigation in Africa. *Human Dimensions of Wildlife*, 20(4), 289-295.
- Hockings, K., & Humle, T. (2009). *Lignes directrices pour de meilleures pratiques en matière de prévention et d'atténuation des conflits entre humains et grands singes*. IUCN.
- Hollister-Smith, J. A., Poole, J. H., Archie, E. A., Vance, E. A., Georgiadis, N. J., Moss, C. J., & Alberts, S. C. (2007). Age, musth and paternity success in wild male African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour*, 74(2), 287-296.
- Houghton, R. A. (1994). The worldwide extent of land-use change. *BioScience*, 44(5), 305-313.
- Houle, D., Govindaraju, D. R. & Omholt, S. (2010). Phenomics: the next challenge. *Nature reviews genetics*, 11(12), 855-866.
- Imam, E., Yahya, H. S. A., & Malik, I. (2002). A successful mass translocation of commensal rhesus monkeys *Macaca mulatta* in Vrindaban, India. *Oryx*, 36(1), 87-93.
- Ishida, Y., Oleksyk, T. K., Georgiadis, N. J., David, V. A., Zhao, K., Stephens, R. M., ... & Roca, A. L. (2011). Reconciling apparent conflicts between mitochondrial and nuclear phylogenies in African elephants. *PloS one*, 6(6), e20642.
- Ishida, Y., Van Coeverden de Groot, P. J., Leggett, K. E., Putnam, A. S., Fox, V. E., Lai, J., ... & Roca, A. L. (2016). Genetic connectivity across marginal habitats: the elephants of the Namib Desert. *Ecology and evolution*, 6(17), 6189-6201.
- Johns, B. G. (1996). Responses of chimpanzees to habituation and tourism in the Kibale Forest, Uganda. *Biological conservation*, 78(3), 257-262.
- Johnson, M. B., Clifford, S. L., Goossens, B., Nyakaana, S., Curran, B., White, L. J. et al. (2007). Complex phylogeographic history of central African forest elephants and its implications for taxonomy. *BMC Evolutionary Biology*. 7(1), 1-14.
- Jolly, C. J., Burrell, A. S., Phillips-Conroy, J. E., Bergey, C., & Rogers, J. (2011). Kinda baboons (*Papio kindae*) and grayfoot chacma baboons (*P. ursinus griseipes*) hybridize in the Kafue river valley, Zambia. *American journal of primatology*, 73(3), 291-303.

- Joppa, Lucas N., Scott R. Loarie, and Stuart L. Pimm. "On population growth near protected areas." *PloS one* 4.1 (2009): e4279.
- Kalinowski, S. T., Taper, M. L., & Marshall, T. C. (2007). Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular ecology*, 16(5), 1099-1106.
- Kangwana, K. (1995). Human-elephant conflict: the challenge ahead. *Pachyderm*, (19), 11-14.
- Keigwin, M., Wabukawo, V., Wasser, S. K., & Chapman, C. (2016). Impacts on transboundary elephant movements between Queen Elizabeth Conservation Area, Uganda and Parc National des Virunga, Democratic Republic of Congo. *Pachyderm*, 57, 118-121.
- Keyghobadi, N. (2007). The genetic implications of habitat fragmentation for animals. *Canadian Journal of Zoology*, 85(10), 1049-1064.
- Kim, H. J., & Wasser, S. K. (2019). *Loxodonta africana* subspecies distribution across African Elephant Database Input Zones. uicn.org
- King, L. E., Lawrence, A., Douglas-Hamilton, I., & Vollrath, F. (2009). Beehive fence deters crop-raiding elephants. *African Journal of Ecology*, 47(2), 131-137.
- King, L. E., Douglas-Hamilton, I., & Vollrath, F. (2011). Beehive fences as effective deterrents for crop-raiding elephants: field trials in northern Kenya. *African Journal of Ecology*, 49(4), 431-439.
- King, L. E. (2014). Beehive fence construction manual. *The elephants and bees project. Save the elephants, Nairobi, Kenya.*
- King, L. E., Lala, F., Nzumu, H., Mwambingu, E., & Douglas-Hamilton, I. (2017). Beehive fences as a multidimensional conflict-mitigation tool for farmers coexisting with elephants. *Conservation Biology*, 31(4), 743-752.
- King, L., Pardo, M., Weerathunga, S., Kumara, T. V., Jayasena, N., Soltis, J., & de Silva, S. (2018). Wild Sri Lankan elephants retreat from the sound of disturbed Asian honey bees. *Current Biology*, 28(2), R64-R65.
- Kircher, M., Sawyer, S., & Meyer, M. (2012). Double indexing overcomes inaccuracies in multiplex sequencing on the Illumina platform. *Nucleic acids research*, 40(1), e3-e3.
- Kissui, B. M. (2008). Livestock predation by lions, leopards, spotted hyenas, and their vulnerability to retaliatory killing in the Maasai steppe, Tanzania. *Animal Conservation*, 11(5), 422-432.
- Krief, S., Martin, M. T., Grellier, P., Kasenene, J., & Sévenet, T. (2004). Novel antimalarial compounds isolated in a survey of self-medicative behavior of wild chimpanzees in Uganda. *Antimicrobial agents and chemotherapy*, 48(8), 3196-3199.
- Krief, S., Berny, P., Gumisiriza, F., Gross, R., Demeneix, B., Fini, J. B., ... & Wasswa, J. (2017). Agricultural expansion as risk to endangered wildlife: Pesticide exposure in wild chimpanzees and baboons displaying facial dysplasia. *Science of the total environment*, 598, 647-656.

- Krief, S., Cibot, M., Bortolamiol, S., Seguya, A., Krief, J. M., & Masi, S. (2014a). Wild chimpanzees on the edge: nocturnal activities in croplands. *PLoS One*, 9(10), e109925.
- Krief, S., Krief, J. M., Seguya, A., Couly, G., & Levi, G. (2014b). Facial dysplasia in wild chimpanzees. *Journal of medical primatology*, 43(4), 280-283.
- Krief, S., & Krief, J. M. (2014). *Les chimpanzés des Monts de la Lune*. Muséum national d'histoire naturelle.
- Krief, S., Iglesias-González, A., Appenzeller, B. M. R., Okimat, J. P., Fini, J. B., Demeneix, B., ... & Spirhanzlova, P. (2020a). 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.
- Krief, S., Couturier, C., Bonnard, J., Okimat, J. P., Edward, A., & Krief, J. M. (2020b). 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(2), 16-20.
- Lacroux, C., Guma, N., & Krief, S. (2019). Facial dysplasia in wild forest olive baboons (*Papio anubis*) in Sebitoli, Kibale National Park, Uganda: Use of camera traps to detect health defects. *Journal of medical primatology*, 48(3), 143-153.
- Ladle, A., Steenweg, R., Shepherd, B., & Boyce, M. S. (2018). The role of human outdoor recreation in shaping patterns of grizzly bear-black bear co-occurrence. *PLoS One*, 13(2), e0191730.
- Lamarque, F., Anderson, J., Fergusson, R., Lagrange, M., Osei-Owusu, Y., & Bakker, L. (2009). *Human-wildlife conflict in Africa: causes, consequences and management strategies* (No. 157). Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).
- Laws, R. M. (1966). Age criteria for the African elephant: *Loxodonta a. africana*. *African Journal of Ecology*, 4(1), 1-37.
- Laws, R. M. (1970). Elephants as agents of habitat and landscape change in East Africa. *Oikos*, 1-15.
- Layser, T. R. & Buss, I. O. (1985). Observations on morphological characteristics of elephant tusks. *Mammalia*, 49(3), 407-414.
- Lê, S., Josse, J. & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1-18.
- Le Bel, S., Taylor, R., Lagrange, M., Ndoro, O., Barra, M., & Madzikanda, H. (2010). An easy-to-use capsicum delivery system for crop-raiding elephants in Zimbabwe: preliminary results of a field test in Hwange National Park. *Pachyderm*, 47, 80-89.
- Le Bel, S., La Grange, M., & Drouet, N. (2015). Repelling elephants with a chilli pepper gas dispenser: field tests and practical use in Mozambique, Zambia and Zimbabwe from 2009 to 2013. *Pachyderm*, 56, 87-96.

- Le Bel, S., La Grange, M., & Czudek, R. (2016). Managing human–elephant conflict in Zimbabwe: a boundary perspective rather than a problematic species issue. In *Problematic Wildlife* (pp. 123-142). Springer, Cham.
- Lee, J. C. I., Hsieh, H. M., Huang, L. H., Kuo, Y. C., Wu, J. H., Chin, S. C., ... & Tsai, L. C. (2009). Ivory identification by DNA profiling of cytochrome b gene. *International Journal of Legal Medicine*, 123(2), 117-121.
- Lee, P. C., & Graham, M. D. (2006). African elephants *Loxodonta africana* and human–elephant interactions: implications for conservation. *International Zoo Yearbook*, 40(1), 9-19.
- Lefevre, M., Gouat, P., Mulot, B., Cornette, R., & Pouydebat, E. (2020). Behavioural variability among captive African elephants in the use of the trunk while feeding. *PeerJ*, 8, e9678.
- Leggett, K. E. (2006). Home range and seasonal movement of elephants in the Kunene Region, northwestern Namibia. *African Zoology*, 41(1), 17-36.
- Leuthold, W. (1977). Spatial organization and strategy of habitat utilization of elephants in Tsavo National Park, Kenya. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 42(6), 358-379.
- Macdonald, C., & Wester, J. (2019). Public perceptions of the hybridization of polar (*Ursus maritimus*) and grizzly bears (*Ursus arctos horribilis*). *Human Dimensions of Wildlife*, 24(3), 199-216
- Madden, F. (2004). Creating coexistence between humans and wildlife: global perspectives on local efforts to address human–wildlife conflict. *Human dimensions of wildlife*, 9(4), 247-257.
- Maestriperi, D. (1992). Functional aspects of maternal aggression in mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 70(6), 1069-1077.
- Mailand, C., & Wasser, S. K. (2007). Isolation of DNA from small amounts of elephant ivory. *Nature Protocols*, 2(9), 2228.
- Maisels, F., Strindberg, S., Blake, S., Wittemyer, G., Hart, J., Williamson, E. A., ... & Warren, Y. (2013). Devastating decline of forest elephants in Central Africa. *PloS one*, 8(3), e59469.
- Malkki, M., & Petersdorf, E. W. (2012). Genotyping of single nucleotide polymorphisms by 5' nuclease allelic discrimination. In *Immunogenetics* (pp. 173-182). Humana Press, Totowa, NJ.
- Mallet, J. (2005). Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in ecology & evolution*, 20(5), 229-237.
- Marshall, T. C., Slate, J. B. K. E., Kruuk, L. E. B., & Pemberton, J. M. (1998). Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular ecology*, 7(5), 639-655.
- Mayden, R. L. (1997). A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem.

- McLennan, M. R. (2008). Beleaguered chimpanzees in the agricultural district of Hoima, western Uganda. *Primate Conservation*, 23(1), 45-54.
- Ménard, N., Rantier, Y., Foulquier, A., Qarro, M., Chillasse, L., Vallet, D., ... & Butet, A. (2014a). Impact of human pressure and forest fragmentation on the endangered Barbary macaque *Macaca sylvanus* in the Middle Atlas of Morocco. *Oryx*, 48(2), 276-284.
- Ménard, N., Foulquier, A., Vallet, D., Qarro, M., Le Gouar, P., & Pierre, J. S. (2014b). How tourism and pastoralism influence population demographic changes in a threatened large mammal species. *Animal Conservation*, 17(2), 115-124.
- Merz, G. (1981). Recherches sur la biologie de nutrition et les habitats préférés de l'éléphant de forêt, *Loxodonta africana cyclotis* Matschie, 1900.
- Messer, K. D. (2010). Protecting endangered species: When are shoot-on-sight policies the only viable option to stop poaching?. *Ecological Economics*, 69(12), 2334-2340.
- Mishra, C. (1997). Livestock depredation by large carnivores in the Indian trans-Himalaya: conflict perceptions and conservation prospects. *Environmental conservation*, 338-343.
- Mogende, E., & Ramutsindela, M. (2020). Political leadership and non-state actors in the greening of Botswana. *Review of African Political Economy*, 47(165), 399-415.
- Mondol, S., Mailand, C. R., & Wasser, S. K. (2014). Male biased sex ratio of poached elephants is negatively related to poaching intensity over time. *Conservation genetics*, 15(5), 1259-1263.
- Mondol, S., Moltke, I., Hart, J., Keigwin, M., Brown, L., Stephens, M., & Wasser, S. K. (2015). New evidence for hybrid zones of forest and savanna elephants in Central and West Africa. *Molecular ecology*, 24(24), 6134-6147.
- Morgan, B. J., & Lee, P. C. (2003). Forest elephant (*Loxodonta africana cyclotis*) stature in the Réserve de Faune du Petit Loango, Gabon. *Journal of Zoology*, 259(4), 337-344.
- Morgan, B. J., & Lee, P. C. (2007). Forest elephant group composition, frugivory and coastal use in the Réserve de Faune du Petit Loango, Gabon. *African Journal of Ecology*, 45(4), 519-526.
- Morrison-Scott, T. C. S. (1947). A revision of our knowledge of African elephant's teeth, with notes on forest and "pygmy" elephants. In *Proceedings of the zoological Society of London*, 117(2-3), 505-527.
- Morrison, J., Higginbottom, T. P., Symeonakis, E., Jones, M. J., Omengo, F., Walker, S. L., & Cain, B. (2018). Detecting vegetation change in response to confining elephants in forests using MODIS time-series and BFAST. *Remote Sensing*, 10(7), 1075.
- Morrison, T. A., Chiyo, P. I., Moss, C. J., & Alberts, S. C. (2005). Measures of dung bolus size for known-age African elephants (*Loxodonta africana*): Implications for age estimation. *Journal of Zoology*, 266(1), 89-94.
- Moss, C. J. (1983). Oestrous behaviour and female choice in the African elephant. *Behaviour*, 86(3-4), 167-195.

- Moss, C. J. (2001). The demography of an African elephant (*Loxodonta africana*) population in Amboseli, Kenya. *Journal of Zoology*, 255(2), 145-156.
- Moss, C. J., & Poole, J. H. (1983). Relationships and social structure of African elephants. *Primate social relationships: an integrated approach*, 315, 325.
- Muhlfeld, C. C., Kovach, R. P., Jones, L. A., Al-Chokhachy, R., Boyer, M. C., Leary, R. F., ... & Allendorf, F. W. (2014). Invasive hybridization in a threatened species is accelerated by climate change. *Nature Climate Change*, 4(7), 620-624.
- Mukwaya, P., Bamutaze, Y., Mugarura, S., & Benson, T. (2012). Rural-urban transformation in Uganda. *Journal of African Development*, 14(2), 169-194.
- Mulley, B. G., & Unruh, J. D. (2004). The role of off-farm employment in tropical forest conservation: labor, migration, and smallholder attitudes toward land in western Uganda. *Journal of environmental management*, 71(3), 193-205.
- Munshi-South, J., Tchignoumba, L., Brown, J., Abbondanza, N., Maldonado, J. E., Henderson, A., & Alonso, A. (2008). Physiological indicators of stress in African forest elephants (*Loxodonta africana cyclotis*) in relation to petroleum operations in Gabon, Central Africa. *Diversity and Distributions*, 14(6), 995-1003.
- Napier Bax, P., & Sheldrick, D. L. W. (1963). Some preliminary observations on the food of elephant in the Tsavo Royal National Park (East) of Kenya. *African Journal of Ecology*, 1(1), 40-51.
- Naughton, L., Rose, R., & Treves, A. (1999). The social dimensions of human-elephant conflict in Africa: a literature review and case studies from Uganda and Cameroon. *A Report to the African Elephant Specialist Group, Human-Elephant Conflict Task Force, IUCN, Glands, Switzerland*.
- Naughton-Treves, L. (1997). Farming the forest edge: vulnerable places and people around Kibale National Park, Uganda. *Geographical Review*, 87(1), 27-46.
- Naughton-Treves, L. (1998). Predicting patterns of crop damage by wildlife around Kibale National Park, Uganda. *Conservation biology*, 12(1), 156-168.
- Naughton-Treves, L. (1999). Whose animals? A history of property rights to wildlife in Toro, western Uganda. *Land Degradation & Development*, 10(4), 311-328.
- Naughton-Treves, L., & Treves, A. (2005). Socio-ecological factors shaping local support for wildlife: crop-raiding by elephants and other wildlife in Africa. *CONSERVATION BIOLOGY SERIES-CAMBRIDGE-*, 9, 252.
- Naughton-Treves, L., Treves, A., Chapman, C., & Wrangham, R. (1998). Temporal patterns of crop-raiding by primates: linking food availability in croplands and adjacent forest. *Journal of Applied Ecology*, 35(4), 596-606.
- Nelson, A., Bidwell, P., & Sillero-Zubiri, C. (2003). A review of human-elephant conflict management strategies. *People & Wildlife, A Wildlife Conservation Research Unit, Born Free Foundation Partnership*.

- Ngama, S., Bindelle, J., Poulsen, J. R., Hornick, J. L., Linden, A., Korte, L., ... & Vermeulen, C. (2019). Do topography and fruit presence influence occurrence and intensity of crop-raiding by forest elephants (*Loxodonta africana cyclotis*)?. *PloS one*, *14*(3), e0213971.
- Ngama, S., Korte, L., Bindelle, J., Vermeulen, C., & Poulsen, J. R. (2016). How bees deter elephants: beehive trials with forest elephants (*Loxodonta africana cyclotis*) in Gabon. *PLoS One*, *11*(5), e0155690.
- Ngama, S., Korte, L., Johnson, M., Vermeulen, C., & Bindelle, J. (2018). Camera traps to study the forest elephant's (*Loxodonta cyclotis*) response to chilli pepper repellent devices in Gamba, Gabon. *Nature Conservation Research*, *3*(2), 26-35.
- Ngatia, J. N., Lan, T. M., Ma, Y., Dinh, T. D., Wang, Z., Dahmer, T. D., & Xu, Y. C. (2019). Distinguishing extant elephants ivory from mammoth ivory using a short sequence of cytochrome b gene. *Scientific reports*, *9*(1), 1-12.
- Nishida, T., Uehara, S., & Nyundo, R. (1979). Predatory behavior among wild chimpanzees of the Mahale Mountains. *Primates*, *20*(1), 1-20.
- Nyakaana, S., & Arctander, P. (1998). Isolation and characterization of microsatellite loci in the African elephant, *Loxodonta africana*. *Molecular Ecology*, *7*(10), 1436-1437.
- Nyhus, P. J. (2016). Human–wildlife conflict and coexistence. *Annual Review of Environment and Resources*, *41*, 143-171.
- O'Brien, E. P., & Hill, C. M. (2018). Assessing the potential of non-harmful, natural feeding deterrents tested on captive primates. *International Journal of Pest Management*, *64*(1), 59-65.
- O'Connell-Rodwell, C. E., Rodwell, T., Rice, M., & Hart, L. A. (2000). Living with the modern conservation paradigm: can agricultural communities co-exist with elephants? A five-year case study in East Caprivi, Namibia. *Biological conservation*, *93*(3), 381-391.
- Ogada, M. O., Woodroffe, R., Oguge, N. O., & Frank, L. G. (2003). Limiting depredation by African carnivores: the role of livestock husbandry. *Conservation biology*, *17*(6), 1521-1530.
- Ogra, M. V. (2008). Human–wildlife conflict and gender in protected area borderlands: a case study of costs, perceptions, and vulnerabilities from Uttarakhand (Uttaranchal), India. *Geoforum*, *39*(3), 1408-1422.
- Ogra, M., & Badola, R. (2008). Compensating human–wildlife conflict in protected area communities: ground-level perspectives from Uttarakhand, India. *Human Ecology*, *36*(5), 717-729.
- Omeja, P. A., Lawes, M. J., Corriveau, A., Valenta, K., Sarkar, D., Paim, F. P. & Chapman, C. A. (2016). Recovery of tree and mammal communities during large-scale forest regeneration in Kibale National Park. *Biotropica*, *48*(6), 770-779.
- Omondi, P. (2002). Recent translocation of elephant family units from Sweetwaters Rhino Sanctuary to Meru National Park, Kenya. *Pachyderm*, (32), 39-48.

- Osborn, F. V. (2002). Capsicum oleoresin as an elephant repellent: field trials in the communal lands of Zimbabwe. *The Journal of wildlife management*, 674-677.
- Osborn, F. V. (2004). Seasonal variation of feeding patterns and food selection by crop-raiding elephants in Zimbabwe. *African Journal of Ecology*, 42(4), 322-327.
- Osborn, F. V., & Parker, G. E. (2002). Community-based methods to reduce crop loss to elephants: experiments in the communal lands of Zimbabwe. *Pachyderm*, 33(32), e38.
- Osborn, F. V., & Rasmussen, L. E. L. (1995). Evidence for the effectiveness of an oleo-resin capsicum aerosol as a repellent against wild elephants in Zimbabwe. *Pachyderm*, 20, 55-64.
- Palkopoulou, E., Mallick, S., Skoglund, P., Enk, J., Rohland, N., Li, H., ... & Dalén, L. (2015). Complete genomes reveal signatures of demographic and genetic declines in the woolly mammoth. *Current Biology*, 25(10), 1395-1400.
- Palkopoulou, E., Lipson, M., Mallick, S., Nielsen, S., Rohland, N., Baleka, S., ... & Reich, D. (2018). A comprehensive genomic history of extinct and living elephants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(11), E2566-E2574.
- Pardo, M. A., Poole, J. H., Stoeger, A. S., Wrege, P. H., O'Connell-Rodwell, C. E., Padmalal, U. K., & de Silva, S. (2019). Differences in combinatorial calls among the 3 elephant species cannot be explained by phylogeny. *Behavioral Ecology*, 30(3), 809-820.
- Parker, G. E., & Osborn, F. V. (2006). Investigating the potential for chilli Capsicum spp. to reduce human-wildlife conflict in Zimbabwe. *Oryx*, 40(3), 343-346.
- Parker, G. E., Osborn, F. V., Hoare, R. E. & Niskanen, L.S. (eds.) (2007). *Human-Elephant Conflict mitigation: a training course for community-based approaches in Africa*. Trainer's Manual. Elephant Pepper Development Trust, Livingstone, Zambia and IUCN/SSC AfESG, Nairobi, Kenya.
- Parker, G. E., & Osborn, F. V. (2001). Dual-season crop damage by elephants in eastern Zambezi Valley, Zimbabwe. *Pachyderm*, 30, 49-56.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37, 637-669.
- Parry, D., & Campbell, B. (1992). Attitudes of rural communities to animal wildlife and its utilization in Chobe Enclave and Mababe Depression, Botswana. *Environmental conservation*, 19(3), 245-252.
- Payne, K. (2003). Sources of social complexity in the three elephant species.
- Pečnerová, P., Díez-del-Molino, D., Dussex, N., Feuerborn, T., von Seth, J., van der Plicht, J., ... & Dalén, L. (2017). Genome-based sexing provides clues about behavior and social structure in the woolly mammoth. *Current Biology*, 27(22), 3505-3510.
- Pedregosa, F., Varoquaux, G., Gramfort, A., Michel, V., Thirion, B., Grisel, O., ... & Duchesnay, E. (2011). Scikit-learn: Machine learning in Python. *the Journal of machine Learning research*, 12, 2825-2830.

- Penzhorn, B. L., Robbertse, P. J., & Olivier, M. C. (1974). The influence of the African elephant on the vegetation of the Addo Elephant National Park. *Koedoe*, 17(1), 137-158.
- Peterson, M. N., Birkhead, J. L., Leong, K., Peterson, M. J., & Peterson, T. R. (2010). Rearticulating the myth of human–wildlife conflict. *Conservation Letters*, 3(2), 74-82.
- Pfeffer, P. (1989). *Vie et mort d'un géant : l'éléphant d'Afrique*. Flammarion, Paris, 191pp.
- Plumptre, A. J., Kujirakwinja, D., Treves, A., Owiunji, I., & Rainer, H. (2007). Transboundary conservation in the greater Virunga landscape: its importance for landscape species. *Biological conservation*, 134(2), 279-287.
- Pongracz, J. D., Paetkau, D., Branigan, M., & Richardson, E. (2017). Recent hybridization between a polar bear and grizzly bears in the Canadian Arctic. *Arctic*, 151-160.
- Poole, J. H. (1987). Rutting behavior in African elephants: the phenomenon of musth. *Behaviour*, 102(3-4), 283-316.
- Poole, J. H. (1996). The African elephant. *Studying elephants*, 1-8.
- Poole, J. H., Payne, K., Langbauer, W. R., & Moss, C. J. (1988). The social contexts of some very low frequency calls of African elephants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22(6), 385-392.
- Poulsen, J. R., Rosin, C., Meier, A., Mills, E., Nuñez, C. L., Koerner, S. E., ... & Sowers, M. (2018). Ecological consequences of forest elephant declines for Afrotropical forests. *Conservation biology*, 32(3), 559-567.
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., ... & Paine, R. T. (1996). Challenges in the quest for keystones: identifying keystone species is difficult—but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems. *BioScience*, 46(8), 609-620.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945-959.
- Pruetz, J. D. (2006). Feeding ecology of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal. *Feeding ecology in apes and other primates*, 326-364.
- Prugh, L. R., Hodges, K. E., Sinclair, A. R., & Brashares, J. S. (2008). Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(52), 20770-20775.
- Ramey, E., Ramey, R., Brown, L., & Kelley, S. (2013). Desert-dwelling African elephants (*Loxodonta africana*) in Namibia dig wells to purify drinking water. *Pachyderm*, 53, 66-72.
- Reynolds, V. (2005). *The chimpanzees of the Budongo forest: Ecology, behaviour and conservation*. OUP Oxford.
- Ripley, B. D. (2007). *Pattern recognition and neural networks*. Cambridge university press.

- Ripple, W. J., & Beschta, R. L. (2012). Trophic cascades in Yellowstone: the first 15 years after wolf reintroduction. *Biological Conservation*, 145(1), 205-213.
- Robuchon, M., Faith, D. P., Julliard, R., Leroy, B., Pellens, R., Robert, A., ... & Pavoine, S. (2019). Species splitting increases estimates of evolutionary history at risk. *Biological conservation*, 235, 27-35.
- Roca, A. L., Georgiadis, N., Pecon-Slattery, J., & O'Brien, S. J. (2001). Genetic evidence for two species of elephant in Africa. *Science*, 293(5534), 1473-1477.
- Roca, A. L., Georgiadis, N., & O'Brien, S. J. (2005). Cytonuclear genomic dissociation in African elephant species. *Nature genetics*, 37(1), 96-100.
- Roca, A. L., Georgiadis, N. & O'Brien, S. J. (2007). Cyto-nuclear genomic dissociation and the African elephant species question. *Quaternary International*, 169-170, 4-16.
- Rode, K. D., Chiyo, P. I., Chapman, C. A., & McDowell, L. R. (2006). Nutritional ecology of elephants in Kibale National Park, Uganda, and its relationship with crop-raiding behaviour. *Journal of tropical ecology*, 441-449.
- Rohland, N., Reich, D., Mallick, S., Meyer, M., Green, R. E., Georgiadis, N. J., ... & Hofreiter, M. (2010). Genomic DNA sequences from mastodon and woolly mammoth reveal deep speciation of forest and savanna elephants. *PLoS Biol*, 8(12), e1000564.
- Roth, H. H. & Douglas-Hamilton; I. (1991) Distribution and status of elephants in West Africa. *Mammalia* 55(4), 489-527.
- Sam, M. K., Danquah, E., Opong, S. K., & Ashie, E. A. (2005). Nature and extent of human–elephant conflict in Bia Conservation Area, Ghana. *IUCN*, 38, 48-2005.
- Schwarz, C., Debruyne, R., Kuch, M., McNally, E., Schwarcz, H., Aubrey, A. D., ... & Poinar, H. (2009). New insights from old bones: DNA preservation and degradation in permafrost preserved mammoth remains. *Nucleic acids research*, 37(10), 3215-3229.
- Seeb, J. E., Pascal, C. E., Ramakrishnan, R., & Seeb, L. W. (2009). SNP genotyping by the 5'-nuclease reaction: advances in high-throughput genotyping with nonmodel organisms. In *Single nucleotide polymorphisms* (pp. 277-292). Humana Press, Totowa, NJ.
- Seydack, A. H., Vermeulen, C., & Huisamen, J. (2000). Habitat quality and the decline of an African elephant population: implications for conservation. *South African Journal of Wildlife Research-24-month delayed open access*, 30(1), 34-42.
- Shen, G. Q., Abdullah, K. G., & Wang, Q. K. (2009). The TaqMan method for SNP genotyping. In *Single nucleotide polymorphisms* (pp. 293-306). Humana Press, Totowa, NJ.
- Shetty, N. R. & Vidya, T. N. C. (2011). To split or not to split: the case of the African elephant. *Current Science*, 100(6), 810-812.
- Short, J. C. (1981). Diet and feeding behaviour of the forest elephant. *Mammalia*, 45, 177-185.

- Short, J. C. (1983). Density and seasonal movements of forest elephant (*Loxodonta africana cyclotis*, Matschie) in Bia National Park, Ghana. *African Journal of Ecology*, 21(3), 175-184.
- Shoshani, J. (1993). How many species or subspecies of forest *Loxodonta* exist. In Abstracts, Sixth International Theriological Congress, Sydney, Australia (pp. 4-10).
- Shoshani, J., Hagos, Y., Yacob, Y., Ghebrehiwet, M., & Kebrom, E. (2004). Elephants (*Loxodonta africana*) of Zoba Gash Barka, Eritrea: Part 2. Numbers and distribution, ecology and behaviour, and fauna and flora in their ecosystem. *IUCN*, 51.
- Shoshani, J., & Tassy, P. (2005). Advances in proboscidean taxonomy & classification, anatomy & physiology, and ecology & behavior. *Quaternary International*, 126, 5-20.
- Sikes, S. K. (1966). The African elephant, *Loxodonta africana*: a field method for the estimation of age. *Journal of Zoology*, 150(3), 279-295.
- Sikes, S. K. (1971). *The natural history of the African elephant*. New York: American Elsevier Publishing Company, Inc.
- Sitati, N. W., Walpole, M. J., Smith, R. J., & Leader-Williams, N. (2003). Predicting spatial aspects of human–elephant conflict. *Journal of applied ecology*, 40(4), 667-677.
- Sitati, N. W., Walpole, M. J., & Leader-Williams, N. (2005). Factors affecting susceptibility of farms to crop raiding by African elephants: using a predictive model to mitigate conflict. *Journal of applied ecology*, 42(6), 1175-1182.
- Smit, J., Pozo, R. A., Cusack, J. J., Nowak, K., & Jones, T. (2019). Using camera traps to study the age–sex structure and behaviour of crop-using elephants *Loxodonta africana* in Udzungwa Mountains National Park, Tanzania. *Oryx*, 53(2), 368-376.
- Smith, R. J., & Kasiki, S. (2000). A spatial analysis of human–elephant conflict in the Tsavo ecosystem, Kenya. *AfESG Report*. IUCN/SSC, Gland, Switzerland.
- Smith, D. W., Peterson, R. O., & Houston, D. B. (2003). Yellowstone after wolves. *BioScience*, 53(4), 330-340.
- Spirhanzlova, P., Fini, J. B., Demeneix, B., Lardy-Fontan, S., Vaslin-Reimann, S., Lalere, B., ... & Krief, S. (2019). Composition and endocrine effects of water collected in the Kibale national park in Uganda. *Environmental Pollution*, 251, 460-468.
- Stapenhurst, R., & Sahr, J. K. (1999). *Curbing Corruption: Toward a Model for Building National Integrity* (Washington, DC: World Bank). *Corruption and Democracy-Political Institutions, Processes and Corruption in Transition States in East-Central Europe and in the former Soviet Union*, Budapest, Institute for Constitutional and Legislative Policy, S, 21-32.
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory* (Vol. 1). Princeton University Press.
- Struhsaker, T. T. (1997). *Ecology of an African rain forest: logging in Kibale and the conflict between conservation and exploitation*. University Press of Florida.

- Sukumar, R., & Gadgil, M. (1988). Male-female differences in foraging on crops by Asian elephants. *Animal Behaviour*.
- Sukumar, R. (1990). Ecology of the Asian elephant in southern India. II. Feeding habits and crop raiding patterns. *Journal of Tropical Ecology*, 33-53.
- Sukumar, R. (2003). *The living elephants: evolutionary ecology, behaviour, and conservation*. Oxford University Press.
- Taberlet, P., Griffin, S., Goossens, B., Questiau, S., Manceau, V., Escaravage, N., ... & Bouvet, J. (1996). Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR. *Nucleic acids research*, 24(16), 3189-3194.
- Taylor, R. D. (1999). A review of problem elephant policies and management options in southern Africa. *Human Elephant Task Force, IUCN, African Elephant Specialist Group, Nairobi*.
- Tchamba, M. N. (1995). The problem elephants of Kaele: a challenge for elephant conservation in northern Cameroon. *Pachyderm*, (19), 26-32.
- Tchamba, M. N. (1996). History and present status of the human/elephant conflict in the Waza-Logone region, Cameroon, West Africa. *Biological Conservation*, 75(1), 35-41.
- Team, R. C. (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Thompson, M. E., Schwager, S. J., Payne, K. B., & Turkalo, A. K. (2010). Acoustic estimation of wildlife abundance: methodology for vocal mammals in forested habitats. *African Journal of Ecology*, 48(3), 654-661.
- Thouless, C. R. (1994). Conflict between humans and elephants on private land in northern Kenya. *Oryx*, 28(2), 119-127.
- Thouless, C. R., & Sakwa, J. (1995). Shocking elephants: fences and crop raiders in Laikipia District, Kenya. *Biological conservation*, 72(1), 99-107.
- Thouless, C. R., Dublin, H. T., Blanc, J., Skinner, D., Daniel, T., Taylor, R., ... & Bouché, P. (2016). African elephant status report 2016. *An update from the African Elephant Database*.
- Tighe, A. J., Gandola, R., Fulanda, B., Thurman, K., Overby, S., Byrne, J., & Carlsson, J. (2018). Testing PCR amplification from elephant dung using silica-dried swabs. *Pachyderm*, (59), 56-65.
- Tiller, L. N., Humle, T., Amin, R., Deere, N. J., Lago, B. O., Leader-Williams, N., ... & Smith, R. J. (2021). Changing seasonal, temporal and spatial crop-raiding trends over 15 years in a human-elephant conflict hotspot. *Biological Conservation*, 254, 108941.
- Todd, N. E. (2010). Qualitative comparison of the cranio-dental osteology of the extant elephants, *Elephas Maximus* (Asian Elephant) and *Loxodonta africana* (African Elephant). *The anatomical record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 293(1), 62-73.

- Tonzo, V., Papadopoulou, A., & Ortego, J. (2020). Genomic footprints of an old affair: Single nucleotide polymorphism data reveal historical hybridization and the subsequent evolution of reproductive barriers in two recently diverged grasshoppers with partly overlapping distributions. *Molecular Ecology*, 29(12), 2254-2268.
- Treves, A., & Naughton-Treves, L. (1999). Risk and opportunity for humans coexisting with large carnivores. *Journal of human evolution*, 36(3), 275-282.
- Turkalo, A. K. & Fay, J. M. (2001). Forest elephant behavior and ecology: observations from the Dzanga Saline. *African Rain Forest Ecology and Conservation*. Yale University Press, New Haven.
- Turkalo, A. K., Wrege, P. H., & Wittemyer, G. (2013). Long-term monitoring of Dzanga Bai forest elephants: forest clearing use patterns. *PloS one*, 8(12), e85154.
- Turkalo, A. K., Wrege, P. H., & Wittemyer, G. (2018). Demography of a forest elephant population. *PloS one*, 13(2), e0192777.
- Uganda Wildlife Authority. (2015). Kibale National Park General Management Plan (2015 – 2025). Uganda: Uganda Wildlife Authority.
- Uganda Wildlife Authority, (2016). Elephant Conservation Action Plan for Uganda (2016 – 2026). Uganda: Uganda Wildlife Authority.
- Van der Merwe, N. J., Bezuidenhout, A. J. & Seegers, C. D. (1995). The skull and mandible of the African elephant (*Loxodonta africana*). *Onderstepoort Journal of veterinary Research*, 62:245-260.
- Vidya, T. N. C., Kumar, V. R., Arivazhagan, C., & Sukumar, R. (2003). Application of molecular sexing to free-ranging Asian elephant (*Elephas maximus*) populations in southern India. *Current Science*, 1074-1077.
- Vidya, T. N. C., Sukumar, R., & Melnick, D. J. (2009). Range-wide mtDNA phylogeography yields insights into the origins of Asian elephants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1658), 893-902.
- Viljoen, P. J. (1989). Habitat selection and preferred food plants of a desert-dwelling elephant population in the northern Namib Desert, South West Africa/Namibia. *African journal of ecology*, 27(3), 227-240.
- Vollrath, F., & Douglas-Hamilton, I. (2002). African bees to control African elephants. *Naturwissenschaften*, 89(11), 508-511.
- Waits, L. P., Luikart, G., & Taberlet, P. (2001). Estimating the probability of identity among genotypes in natural populations: cautions and guidelines. *Molecular ecology*, 10(1), 249-256.
- Wallace, G. E., & Hill, C. M. (2016). Deterring crop-foraging wildlife: lessons from farms in north-western Uganda. Oxford Brookes University, Oxford, United Kingdom

- Walters, G., Broome, N., Cracco, M., Dash, T., Dudley, N., Elías, S., ... & Van Vliet¹³, N. (2021). COVID-19, Indigenous peoples, local communities and natural resource governance. *PARKS*, 27, 57-62.
- Wasser, S. K., Brown, L., Mailand, C., Mondol, S., Clark, W., Laurie, C., & Weir, B. S. (2015). Genetic assignment of large seizures of elephant ivory reveals Africa's major poaching hotspots. *Science*, 349(6243), 84-87.
- Wasser, S. K., Shedlock, A. M., Comstock, K., Ostrander, E., Mutayoba, B. & Stephens, M. (2004). Assigning African elephant DNA to geographic region of origin: Applications to the ivory trade. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 101(41), 14847-14852.
- Wasser, S. K., Mailand, C., Booth, R., Mutayoba, B., Kisamo, E., Clark, B., & Stephens, M. (2007). Using DNA to track the origin of the largest ivory seizure since the 1989 trade ban. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(10), 4228-4233.
- Wasser, S. K., Joseph Clark, W. I. L. L. I. A. M., Drori, O., Stephen Kisamo, E. M. I. L. Y., Mailand, C., Mutayoba, B., & Stephens, M. (2008). Combating the illegal trade in African elephant ivory with DNA forensics. *Conservation Biology*, 22(4), 1065-1071.
- Wheeler, Q. D. Rudolf Meier, eds. (2000). Species concepts and phylogenetic theory: a debate.
- White, L. J., Tutin, C. E., & Fernandez, M. (1993). Group composition and diet of forest elephants, *Loxodonta africana cyclotis* Matschie 1900, in the Lopé Reserve, Gabon. *African Journal of Ecology*, 31(3), 181-199.
- Wittek, R., & Armstrong, J. (2009). Social dominance and cultural consensus: the case of the Bakiga-Banyoro conflict in Uganda. *Legal anthropology from the low countries special issue*, 101-124.
- Wittemyer, G., Daballen, D., & Douglas-Hamilton, I. (2013). Comparative demography of an at-risk African elephant population. *PloS one*, 8(1), e53726.
- Woodroffe, R., Thirgood, S., & Rabinowitz, A. (Eds.). (2005). *People and wildlife, conflict or co-existence?* (No. 9). Cambridge University Press.
- Wozney, K. M., & Wilson, P. J. (2012). Real-time PCR detection and quantification of elephantid DNA: Species identification for highly processed samples associated with the ivory trade. *Forensic science international*, 219(1-3), 106-112.
- WPC (2004) Preventing and Mitigating Human–Wildlife Conflicts: WorldParks Congress Recommendation, *Human Dimensions of Wildlife*, 9:4, 259-260, DOI:10.1080/10871200490505684
- Yamakoshi, G. (1998). Dietary responses to fruit scarcity of wild chimpanzees at Bossou, Guinea: possible implications for ecological importance of tool use. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 106(3), 283-295.

Annexes

Annexe 1 : Contribution des différents collaborateurs aux collectes et analyses.

Etude morphologique	
Etude bibliographique pour le choix des critères	Julie Bonnald
Lecture des clips	Maellie Pichard (formée et encadrée par Julie Bonnald) et Julie Bonnald
Analyse des données (KNN, Kmeans, MCA)	Raphaël Cornette
Création de la clé de détermination et utilisation	Julie Bonnald
Etude génétique : Détermination de l'espèce et du statut hybride	
Choix des microsatellites	Julie Bonnald, Sophie Lafosse et Sabrina Krief
Collecte des crottins (n=187) :	
10 (5,3%)	Sarah Bortolamiol
4 (2,1%)	Sabrina Krief
24 (12,8%)	Antoine Edé
1 (0,5%)	Martin Planke
6 (3,2%)	Chloé Couturier
25 (13,4%)	Assistants du SCP
117 (62,6%)	Julie Bonnald
Mise au point du protocole d'extraction de l'ADN	Sophie Lafosse et Julie Bonnald
Extraction de l'ADN, amplification, génotypage	Jose Utge et Julie Bonnald
Lecture des génotypes et nettoyage (Peakscanner)	Julie Bonnald
Analyse identité (Cervus, Relpair) ;	Julie Bonnald
Détermination de l'espèce/statut hybride (EB Hybrid)	Samuel Wasser et Mary Kuhner
Détermination de l'origine géographique (SCAT2, VORONOI)	Samuel Wasser et Mary Kuhner
Etude génétique : Sexage moléculaire des éléphantidés	
Mise au point du protocole de sexage moléculaire	Régis Debruyne
Manipulation en laboratoire sur les échantillons d'éléphants	Julie Bonnald et Régis Debruyne
Manipulation en laboratoire sur les échantillons de mammoths	Laetitia Aznar-Cormano
Interprétation des résultats	Régis Debruyne, Laetitia Aznar-Cormano et Julie Bonnald
Sciences sociales	
Réalisation des entretiens de groupes et individuels	Julie Bonnald, accompagnée de Paul Tusabe (assistant et traducteur). Certains entretiens de groupe ont également été réalisés avec Eric Okwir
Suivi des fermiers sur deux ans	Julie Bonnald (durant les missions) et Paul Tusabe (sur la totalité de la période)
Re transcription	Julie Bonnald

Codage des entretiens (Nvivo)	Julie Bonnald
Analyse et interprétation des entretiens (7BF)	Julie Bonnald
Analyse et interprétation des données de suivi	Julie Bonnald
Ecologie Comportementale	
Lectures des clips des caméras à détection de présence	Assistants du SCP, Camille Lacroux, Maellie Pichard, Julie Bonnald
Analyses statistiques et interprétations	Julie Bonnald
Etude géographique de la zone d'étude	
Relevé de l'occupation des sols, des passages d'éléphants, des mesures de protection en place	Julie Bonnald
Création des cartes (Qgis)	Julie Bonnald

Annexe 2 : Formulaire de consentement utilisé lors des entretiens (Chapitre 2)

Interview consent form

This consent form ensures that you understand the purpose of your involvement and that you agree to the following conditions of your participation:

- The interview will be recorded and a transcript will be produced.
- The transcript of the interview will be analyzed by Julie Bonnald as research investigator.
- Access to the interview transcript will be limited to Julie Bonnald and academic colleagues and researchers with whom she might collaborate as part of the research process
- Any summary interview content, or direct quotations from the interview, that are made available through academic publication or other academic outlets will be anonymized so that you cannot be identified, and care will be taken to ensure that other information in the interview that could identify yourself is not revealed.
- The actual recording will be kept.
- Any variation of the conditions above will only occur with your further explicit approval.

I volunteer to participate in a research project conducted by Julie Bonnald, PhD student at National Museum of Natural History (Paris, France). I understand that the project is designed to gather information about relationships between local communities and Kibale forest (including wild animals).

I have read and understand the explanation provided to me. I have had my questions answered to my satisfaction, and I voluntarily agree to participate in this study.

Okwikiraniza kunu nukugumya okwetegera omugaso kandi nokuwikiriza okwetaba omu birayongeraho.

- Okukaguzibwa nokugaruk wamu nukwija kukwatibwa kandi tukuteke hakatambi tukaturukye.
- Akatambi kebikaguzo nebigarukwamu nikajja kucencurwa Julie Bonnald nkomuseruzi webyafayo.
- Ebikaguzo nokugarukwamu kunu nukwija kukorwa Julie Bonnald nabagenzibe abarukwija kuba nakora nabo nkomulingo gwokuseruliriza okuguli.
- Eki kyona kuruga omukukaguzibwa rundi kutuha amazima kuruga omukukaguzibwa munu, noraba omubihandik o byokusoma rundi emiringo endi yona eyokusoma nikwija kwahurwa nobwegendera nukwo otajja kumanyibwa kandi obulinzi nibwija kutebwaho kugumya ngu amakuru agandi omu kukaguzibwa munu agasobora okuletereza nomanyibwa tigarukwija kusukurwa.
- Ebi ebiraba bikwasirwe hakatambi nibija kwahurwa.
- Empinduka yona hali ebigambirweho eruguru nija kukorwa hanyuma yokwikiriza nokugumya kwanyu.

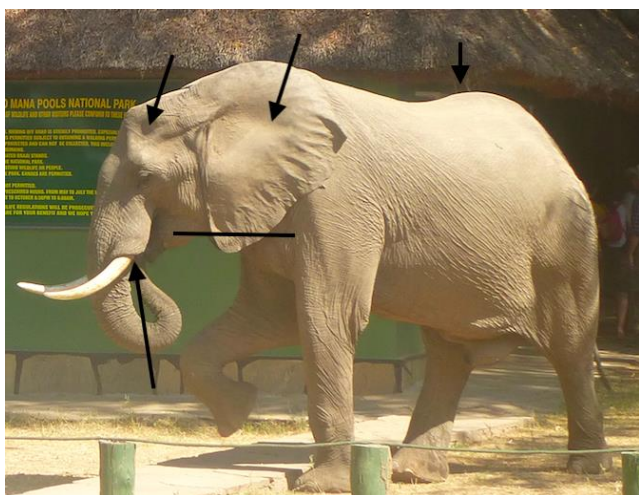
Ninyehayo kukwataniza hamu omukuseruliriza okukozirwe Julie Bonnald, omwegi witendekero Lya National museum of Natural History (Paris, France). Nyetegerize nkoku okuseruliriza kunu kukozirwe nekigindererwa kyokutunga amakuru hali obuzale obunyakuli hagati ya bantu ababulikiro hamu nekibira kya Kibale (otairemu nenyamaiswa zomukisaka).

Nsomere kandi nayetegera ebi ebinsoborolirwe. Ebikaguzo byange byona bigarukirwemu kurungi nkoku mbaire ningonza, kandi ninyikiriza okwehaye kwetaba omu kusoma kunu.

Annexe 3 : Critères permettant de distinguer les éléphants de savane et de forêt, fiche remise aux fermiers (Chapitre 2)

Species	Savannah elephant	Forest elephant
Latin name	<i>Loxodonta africana</i>	<i>Loxodonta cyclotis</i>
Ear	Big, triangular, coming under the neck line	Small, round, no under the neck line
Head	Deep temporal fossa, bump in the middle of the forehead, narrow forehead	Little temporal fossa, wide forehead
Tusk	Beginning of the tusk very close to the trunk. Big circumference, going forward, curved, going outside. supposed to be more white.	Beginning of the tusk far from the trunk. Thin circumference, going down, rectilinear. Supposed to be more yellow with sometimes some brown
Back	Curved back	Quite straight
Skin	Lighter, bigger wrinkles	Darker, smoother

Savannah elephant



Forest elephant



Annexe 4 : Données supplémentaires de l'article 4 : Molecular sexing of degraded DNA from elephants and mammoths: a genotyping assay relevant both to conservation biology and to paleogenetics (Chapitre 2)

Table S1: Sanger sequence datasets used in the Zinc-finger alignments

Taxon	Genbank accession	Reference	Allele
<i>Elephas maximus</i>	AF393751	Fernando & Melnick 2001	ZFX
<i>Elephas maximus</i>	AF393752	Fernando & Melnick 2001	ZFY
<i>Homo sapiens</i>	NM002410	Saito et al. 1994	ZFX
<i>Homo sapiens</i>	NM002411	Saito et al. 1994	ZFY

Table S2: Published Illumina sequence datasets used in the Zinc-finger alignments

Taxon	Dataset reference	reference	Specimen info	Number of reads	N Aligned reads to the Zinc-Finger amplicon	N diagnostic reads ZFX/ZFY
<i>Mammuthus primigenius</i>	ERR852028	Palkopoulou et al. 2015	Oymiakon (young male)	631 M	28 (figure S1B)	3/12
<i>Loxodonta africana cyclotis</i>	ERR2260500	Palkopoulou et al. 2018	Coco (adult male)	541 M	41 (figure S1A)	15/15
<i>Mammut americanum</i>	ERR2260503	Palkopoulou et al. 2018	Unknown (male?)	197 M	6 (figure S1C)	2/2

Table S3: elephant specimens information and qPCR details

Specimen ID	[DNA] (ng/ul)	prior sex determination	Replicate Number	X-VIC		Y-FAM		Inferred genotype
				Cq	RFU	Cq	RFU	
ELE02	186.7	Male	1	34.7	601	33.6	634	XY
			2	32.5	575	31.8	536	XY
ELE05	na	Male	1	29.7	589	29.1	898	XY
			2	29.6	677	29.9	941	XY
ELE06	55.7	Male	1	29.3	723	28.1	1125	XY
			2	29.4	733	29.2	1256	XY
ELE20	2.9	Male	1	No Cq	11.2	No Cq	17.1	?
			2	No Cq	34.1	No Cq	122	?
ELE44	na	Male	1	31.0	393	30.3	551	XY
			2	31.4	504	34.4	295	XY
ELE69	67.4	Unknown	1	37.1	296	35.4	630	XY
			2	36.3	345	37.6	211	XY
ELE71	56.5	Male	1	29.9	532	29.0	949	XY
			2	30.3	593	30.0	1066	XY
ELE82	28.7	Female	1	31.5	686	No Cq	30.1	XX
			2	31.6	801	No Cq	30.2	XX
ELE90	na	Unknown	1	32.5	749	No Cq	14.2	XX
			2	31.9	834	No Cq	13.2	XX
ELE91	38.3	Female	1	29.4	1313	No Cq	42.7	XX
			2	29.8	851	No Cq	44.8	XX
ELE92	35.4	Female	1	29.2	1325	No Cq	42.6	XX
			2	29.6	953	No Cq	93.0	XX
ELE93	26.9	Female	1	30.9	851	No Cq	32.3	XX
			2	30.7	920	No Cq	48.3	XX
ELE94	23.1	Female	1	31.1	767	No Cq	30.9	XX
			2	31.9	784	No Cq	48.6	XX
ELE95	34.5	Unknown	1	32.6	699	No Cq	30.6	XX
			2	31.7	776	No Cq	38.8	XX
ELE96	16.1	Unknown	1	31.4	808	No Cq	29.3	XX
			2	31.1	799	No Cq	42.2	XX
ELE97	44.6	Unknown	1	34.3	464	34.1	617	XY
			2	34.0	485	32.8	908	XY
ELE98	12.6	Unknown	1	36.3	147	35.2	737	XY
			2	36.6	247	34.8	726	XY
ELE99	56.7	Unknown	1	29.3	741	28.6	1041	XY
			2	29.0	697	27.9	1169	XY
ELE100	na	Unknown	1	35.3	441	35.5	479	XY
			2	36.7	205	34.9	892	XY
ELE101	na	Unknown	1	31.2	706	30.4	899	XY
			2	31.3	681	30.4	1171	XY
ELE102	na	Unknown	1	30.6	641	29.6	850	XY
			2	30.3	707	29.4	1181	XY
ELE103	na	Unknown	1	29.7	749	29.0	1023	XY
			2	29.3	696	28.8	1311	XY

ELE104	na	Unknown	1	29.9	727	29.3	1022	XY
			2	29.0	711	28.9	1181	XY
ELE105	na	Unknown	1	27.8	713	27.2	991	XY
			2	28.0	804	27.7	1367	XY
ELE106	na	Unknown	1	34.0	496	33.3	779	XY
			2	33.7	433	33.2	845	XY
ELE107	na	Unknown	1	36.0	367	35.5	606	XY
			2	31.0	595	3.0	923	XY
ELE108	na	Unknown	1	34.3	461	33.3	823	XY
			2	32.8	456	31.9	1037	XY
ELE109	na	Unknown	1	34.8	494	34.2	793	XY
			2	34.6	458	34.0	694	XY
ELE110	na	Unknown	1	34.5	506	34.4	669	XY
			2	33.9	525	33.6	688	XY
ELE111	na	Unknown	1	33.1	677	33.6	690	XY
			2	33.7	455	32.5	888	XY
ELE112	na	Unknown	1	33.7	575	34.7	503	XY
			2	32.1	627	32.0	786	XY
ELE113	na	Unknown	1	33.8	563	32.5	899	XY
			2	33.8	485	32.8	875	XY
ELE114	na	Unknown	1	34.1	597	35.1	449	XY
			2	34.7	445	34.1	682	XY
ELE115	na	Female	1	32.1	555	No Cq	21.6	XX
			2	32.0	828	No Cq	46.2	XX
ELE116	na	Unknown	1	33.1	669	32.6	709	XY
			2	32.2	498	31.6	1021	XY
ELE117	na	Unknown	1	33.3	654	No Cq	17.1	XX
			2	33.2	653	No Cq	20.2	XX
ELE118	na	Unknown	1	37.0	458	35.7	348	XY
			2	34.8	388	35.3	507	XY
ELE119	na	Unknown	1	29.3	564	28.7	753	XY
			2	32.7	599	33.0	867	XY
ELE120	33.6	Unknown	1	29.3	798	28.7	1145	XY
			2	29.6	736	28.6	1155	XY
ELE121	58	Unknown	1	28.9	778	28.2	1099	XY
			2	30.1	724	28.8	1263	XY
ELE122	27.1	Unknown	1	29.9	774	29.4	1102	XY
			2	30.5	649	29.2	1165	XY
ELE123	na	Unknown	1	31.6	575	30.6	938	XY
			2	31.4	631	30.0	1182	XY
ELE127	na	Unknown	1	29.8	672	28.8	980	XY
			2	29.6	746	28.7	1168	XY
ELE128	na	Unknown	1	32.6	516	31.2	841	XY
			2	31.9	605	30.5	1130	XY
ELE129	na	Unknown	1	30.5	643	29.3	932	XY
			2	30.3	706	29.4	1082	XY
ELE130	na	Unknown	1	32.6	766	No Cq	17.6	XX
			2	32.1	767	No Cq	45.3	XX

ELE131	na	Unknown	1	31.0	1016	No Cq	39.5	XX
			2	30.6	803	No Cq	50.3	XX
ELE132	na	Unknown	1	28.5	804	27.8	1179	XY
			2	27.9	750	27.3	1368	XY
ELE133	8.3	Unknown	1	36.9	438	36.1	374	XY
			2	36.2	499	35.5	569	XY
ELE135	15.1	Unknown	1	34.6	465	33.4	950	XY
			2	34.5	454	33.2	901	XY
ELE136	13.7	Unknown	1	35.8	369	34.5	826	XY
			2	35.9	362	35.5	513	XY
ELE136B	na	Unknown	1	33.5	542	33.4	686	XY
			2	33.8	493	34.1	719	XY
ELE137	23.0	Unknown	1	32.7	696	32.4	927	XY
			2	33.1	545	32.1	1008	XY
ELE138	na	Unknown	1	34.5	581	35.0	596	XY
			2	35.7	359	34.9	644	XY
ELE139	8.5	Unknown	1	31.4	723	30.7	1051	XY
			2	32.1	577	30.6	1132	XY
ELE140	5.7	Unknown	1	35.6	472	34.6	768	XY
			2	32.8	536	33.5	575	XY
ELE141	49.3	Unknown	1	34.8	553	34.5	643	XY
			2	35.3	389	34.3	734	XY
ELE142	27.7	Unknown	1	35.3	376	34.2	657	XY
			2	33.3	530	34.8	444	XY
ELE143	43.5	Unknown	1	30.1	678	29.3	1006	XY
			2	29.1	681	28.6	1241	XY
ELE144	16.4	Unknown	1	34.5	468	33.4	886	XY
			2	34.0	345	33.6	714	XY
ELE145	38.2	Unknown	1	34.1	572	33.6	853	XY
			2	33.1	534	33.4	805	XY
ELE146	26.7	Unknown	1	33.1	635	32.5	949	XY
			2	32.0	562	31.5	1061	XY
ELE147	14.7	Unknown	1	33.1	683	32.7	938.5	XY
			2	32.7	598	31.5	1103	XY
ELE148	18.5	Unknown	1	36.4	439	No Cq	16.4	XX
			2	38.1	182	No Cq	5.1	XX
ELE149	8.6	Unknown	1	36.2	387	36.1	526	XY
			2	30.7	697	30.2	963	XY
ELE150	18.3	Unknown	1	32.7	738	33.2	796	XY
			2	33.1	576	32.0	1063	XY
ELE151	19.0	Unknown	1	34.6	656	No Cq	18.5	XX
			2	34.2	675	No Cq	30.7	XX
ELE152	59.1	Unknown	1	27.6	1140	No Cq	9.5	XX
			2	27.4	1165	No Cq	25.6	XX
ELE153	59.9	Unknown	1	29.9	959	No Cq	40.2	XX
			2	29.6	1055	No Cq	103	XX
ELE154	11.1	Unknown	1	35.7	388	35.3	525	XY
			2	36.2	205	34.9	620	XY

ELE155	27.5	Unknown	1	35.1	426	34.3	737	XY
			2	33.7	417	33.8	646	XY
ELE156	20.9	Unknown	1	33.4	491	32.2	929	XY
			2	33.3	381	31.9	1098	XY
ELE157	15.4	Unknown	1	33.6	503	32.7	855	XY
			2	33.3	371	32.7	815	XY
ELE158	29.0	Unknown	1	35.4	548	34.1	682	XY
			2	30.1	687	29.6	967	XY
ELE159	27.1	Unknown	1	35.0	582	No Cq	17.0	XX
			2	35.6	474	No Cq	26.7	XX
ELE160	23.6	Unknown	1	34.8	470	34.0	801	XY
			2	34.4	517	33.6	837	XY
ELE161	37.4	Unknown	1	32.5	834	No Cq	35.2	XX
			2	32.7	860	No Cq	49.1	XX
ELE162	45.7	Unknown	1	35.1	434	35.2	497	XY
			2	34.3	523	34.3	628	XY
ELE163	29.8	Unknown	1	32.9	612	32.5	811	XY
			2	32.9	656	32.2	990	XY
ELE164	51.2	Unknown	1	34.0	539	33.6	641	XY
			2	32.1	697	32.1	874	XY
ELE165	29.1	Unknown	1	34.2	480	33.3	710	XY
			2	33.0	584	32.2	969	XY
ELE166	65.9	Unknown	1	32.0	789	No Cq	14.8	XX
			2	31.3	757	No Cq	39.5	XX
ELE167	29.6	Unknown	1	31.3	794	No Cq	15.8	XX
			2	30.5	860	No Cq	47.3	XX
ELE168	14.1	Unknown	1	35.6	440	No Cq	14.3	XX
			2	35.0	781	No Cq	14.1	XX
ELE169	12.6	Unknown	1	35.4	373	34.1	829	XY
			2	33.8	760	34.1	1096	XY
ELE170	19.7	Unknown	1	33.4	585	33.5	718	XY
			2	32.2	530	31.7	1043	XY
ELE171	50.1	Unknown	1	28.4	1120	No Cq	40.7	XX
			2	28.4	1044	No Cq	58.5	XX
ELE172	59.1	Unknown	1	32.5	845	No Cq	20.5	XX
			2	32.3	864	No Cq	93	XX
ELE173	63.3	Unknown	1	30.2	966	No Cq	13.2	XX
			2	30.1	1042	No Cq	58.3	XX
ELE174	26.4	Unknown	1	32.7	809	No Cq	23.3	XX
			2	33.0	844	No Cq	46.8	XX
ELE175	34.3	Unknown	1	29.2	992	No Cq	11.6	XX
			2	28.7	1138	No Cq	67.4	XX
ELE176	20.0	Unknown	1	32.1	949	No Cq	20.7	XX
			2	32.1	922	No Cq	55.5	XX
ELE177	36.9	Unknown	1	32.5	877	No Cq	35.7	XX
			2	32.9	838	No Cq	58.6	XX
ELE178	34.0	Unknown	1	32.1	530	30.9	917	XY
			2	30.7	595	30.3	1136	XY

ELE179	39.8	Unknown	1	29.6	596	29.0	890	XY
			2	29.0	700	29.9	1155	XY
ELE180	15.4	Unknown	1	31.6	809	No Cq	18.5	XX
			2	31.9	786	No Cq	94.0	XX
ELE181	100.6	Unknown	1	29.0	661	28.2	951	XY
			2	28.6	668	28.3	1171	XY
ELE182	27.6	Unknown	1	33.7	613	No Cq	15.6	XX
			2	33.9	549	No Cq	9.9	XX
ELE183	24.3	Unknown	1	32.0	807	No Cq	20.9	XX
			2	32.0	845	No Cq	31.5	XX
ELE184	17.6	Unknown	1	30.4	847	No Cq	12.2	XX
			2	30.1	996	No Cq	61.9	XX
ELE185	28.7	Unknown	1	34.0	551	34.9	483	XY
			2	34.2	497	33.7	755	XY
ELE186	24.5	Unknown	1	31.3	538	30.2	836	XY
			2	31.0	700	30.0	1170	XY
ELE187	22.1	Unknown	1	33.7	594	33.5	685	XY
			2	33.0	545	33.0	879	XY
NTC	-	-	1	No Cq	-0.3	No Cq	-0.4	PCR-
			2	No Cq	-1.7	No Cq	-0.6	PCR-
			3	No Cq	-0.5	No Cq	-1.1	PCR-
			4	No Cq	-1.1	No Cq	0.2	PCR-
			5	No Cq	0.9	No Cq	-2.1	PCR-
			6	No Cq	-1.3	No Cq	-1.8	PCR-
			7	No Cq	-1.3	No Cq	-2	PCR-
			8	No Cq	-1	No Cq	-0.9	PCR-
			9	No Cq	0.2	No Cq	-1.9	PCR-

Table S4 : mammoth specimens information and qPCR details

Specimen ID	14C date	Reference	[DNA] (ng/ul)	anatomical sex	Replicate Number	X-VIC		Y-FAM		Inferred genotype
						CN	RFU	CN	RFU	
Khroma	> 50,000	this study	8.9	Female	1	1035.7	1124	0	14	XX
					2	827.1	899	0	24	XX
					3	799.8	875	0	31	XX
2005/931	-	this study	6.3	unknown	1	967	1120	0	28	XX
					2	458.6	544	0	14	XX
					3	609.4	616	0	26	XX
2005/918	-	this study	7.7	unknown	1	876	1146	0	25	XX
					2	291.5	546	0	20	XX
					3	333.5	516	0	34	XX
2005/898	-	2008*	6.5	unknown	1	334.6	860	299.9	1093	XY
					2	221.2	467	308.3	793	XY
					3	88.5	367	103.4	591	XY
Oymiakon	44,800 ± 1,010	2008	7.2	Male	1	370.7	780	315	1000	XY
					2	168.6	367	107	689	XY
					3	150.4	348	101.6	626	XY
2005/897	40,150 ± 990	2008	7.4	unknown	1	199	844	152	1029	XY
					2	146.2	467	184.6	823	XY
					3	60.9	415	94.5	770	XY
Lyakhov	> 50,000	2003**	6.5	Male	1	156.7	884	119.1	1034	XY
					2	166.5	642	131.3	882	XY
					3	132.3	515	112.7	822	XY
2005/915	27,740 ± 220	2008	5.4	unknown	1	161.1	806	121.9	931	XY
					2	57.6	368	77.9	613	XY
					3	40.2	355	43.2	557	XY
2005/924	-	2008	5.0	unknown	1	29.7	681	34.9	1020	XY
					2	41.3	598	44.2	797	XY
					3	33.6	662	73.4	813	XY
WR2	4,420 ± 15	2008	3.2	unknown	1	61.4	907	0	27	XX
					2	52.6	496	0	19	XX
					3	46	429	0	30	XX
2000/174	28,210 ± 210	2008	2.8	Female	1	26.7	615	0	45	XX
					2	29.6	344	0	24	XX
					3	18.1	201	0	11	XX
2005/999	> 49,900	2008	4.5	unknown	1	42.1	760	0	17	XX
					2	10.2	360	0	14	XX
					3	14.1	389	0	15	XX
2005/913	-	this study	2.3	unknown	1	3.6	274	3.2	442	XY
					2	10	300	18	616	XY
					3	7.8	272	19.5	659	XY
2005/900	28,700 ± 310	2008	4.4	unknown	1	20.1	671	0	20	XX
					2	3.7	271	0	16	XX
					3	7.2	304	0	13	XX
Jarkov	20,390	2008	3.7	Male	1	5.6	314	2.8	365	XY

	± 160				2	2.7	245	3.1	323	XY
					3	2.9	200	3	312	XY
Lyuba	41,700 ± 700	this study	4.1	Female	1	1.7	206	0	78	XX
					2	2.1	330	0	13	XX
					3	6	415	0	25	XX
2005/945	20,080 ± 110	2008	3.7	unknown	1	1.3	153	3.4	560	XY
					2	0.7	126	0.5	109	XY
					3	0	7.3	2.3	370	YY
2001/451	-	2008	3.5	unknown	1	3.3	362	0	13	XX
					2	1.3	211	0	12	XX
					3	0	-0.4	0	-1.8	PCR-
2002/489	-	this study	3.3	unknown	1	1.4	163	1.9	389	XY
					2	1.1	152	0.3	83	XY
					3	0.3	64	0.4	96	XY
2003/838	-	this study	1.2	unknown	1	1.9	202	0.3	107	?
					2	0	0.0	0.9	227	YY
					3	0	-1.2	0	3.6	PCR-
2005/927	-	this study	1.4	unknown	1	1.9	254	0	7.2	XX
					2	1.1	149	0.4	103	XY
					3	1.2	183	0.3	84	XY
2000/165	-	this study	0.8	unknown	1	1.5	203	0	9.0	XX
					2	0.7	125	0	5.4	XX
					3	1.2	216	1	136	XY
2000/187	-	this study	1.3	unknown	1	1.4	183	0	5.0	XX
					2	0	0.7	1	251	YY
					3	0.7	73	1.4	370	XY
2005/904	-	this study	0.5	unknown	1	0.6	46	0.9	200	XY
					2	0.6	106	0.8	80	XY
					3	0.9	122	0.3	73	XY
2000/175	-	this study	0.6	unknown	1	1.1	339	0	13	XX
					2	1.2	223	0	7.1	XX
					3	0	3.9	0	1.4	PCR-
2000/176	-	this study	0.9	unknown	1	0.9	114	0	2.0	?
					2	0.2	48	0	1.3	?
					3	0	0.4	0	-1.1	PCR-
2002/472	> 48,800	2008	2.7	unknown	1	0	-0.9	0	-0.3	PCR-
					2	0	16.2	0	5.2	PCR-
					3	0	-0.5	0	-2.5	PCR-
2002/473	46,700 ± 2800	2008	1.2	unknown	1	0	14.2	0	4.1	PCR-
					2	0	12.0	0	3.3	PCR-
					3	0	1.3	0	-0.1	PCR-
2005/1000	-	2008	0.9	unknown	1	0	-0.6	0	-0.2	PCR-
					2	0	30.7	0	6.1	PCR-
					3	0	-1.2	0	-1.8	PCR-
E. blank 1	-	-	< 0.05	-	1	0	4.1	0	2.0	PCR-
					2	0	3.9	0	1.1	PCR-
					3	0	0.8	0	-0.9	PCR-

E. blank 2	-	-	< 0.05	-	1	0	0.6	0	0.5	PCR-
					2	0	-0.1	0	-4.1	PCR-
					3	0	1.5	0	1.3	PCR-
E. blank 3	-	-	< 0.05	-	1	0	1.1	0	0.9	PCR-
					2	0	0.3	0	1.7	PCR-
					3	0	-0.5	0	0.0	PCR-
E. blank 4	-	-	< 0.05	-	1	0	1.7	0	2.8	PCR-
					2	0	-0.9	0	-0.7	PCR-
					3	0	1.2	0	1.1	PCR-
E. blank 5	-	-	< 0.05	-	1	0	0.8	0	0.2	PCR-
					2	0	-0.5	0	-0.3	PCR-
					3	0	1.5	0	3.4	PCR-
NTC	-	-	-	-	1	0	-0.3	0	-3.0	PCR-
					2	0	-0.6	0	-2.8	PCR-
					3	0	-0.8	0	-1.3	PCR-
					4	0	1.0	0	-2.7	PCR-
					5	0	-1.3	0	0.9	PCR-
					6	0	-1.1	0	-3.4	PCR-
					7	0	-0.6	0	3.6	PCR-

* Debruyne et al. 2008 (see main text)

** Debruyne et al. 2003 (see main text)

Table S5: Quantification standard results (quantification cycle Cq) via total SYBR green quantification of the standard series

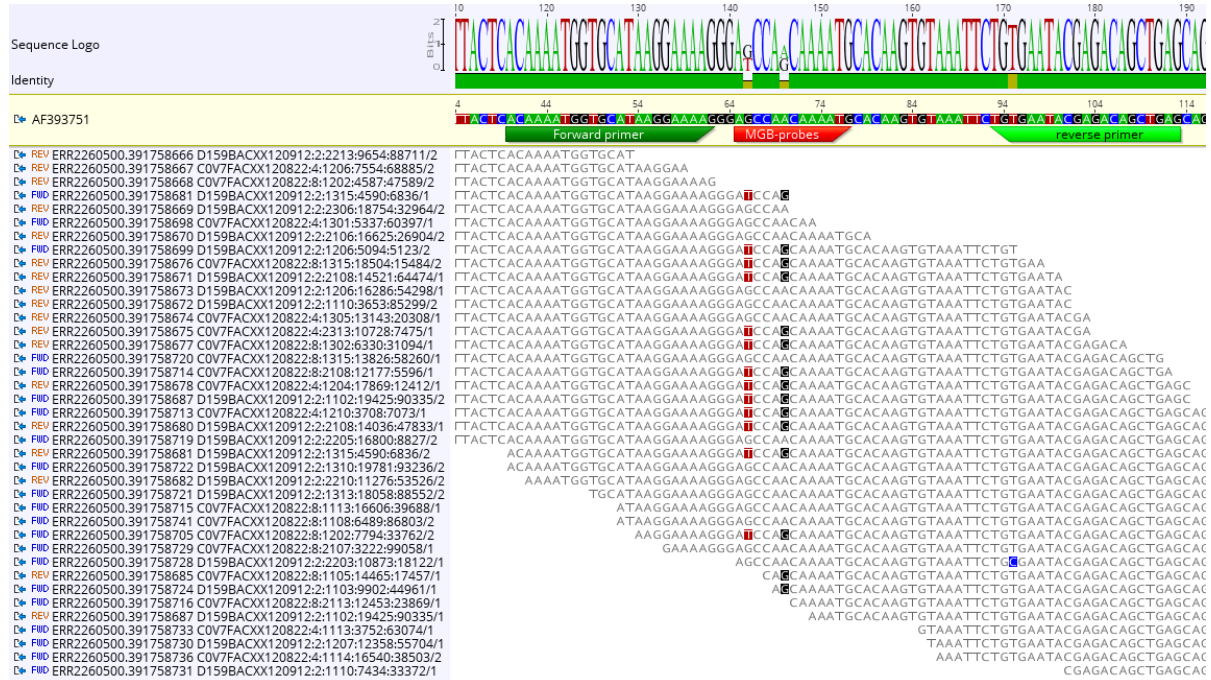
Copy number	Replicate number/total	Cq
2x10 ⁵	1/1	20.2
2x10 ⁴	1/1	23.5
2x10 ³	1/1	26.5
2x10 ²	1/1	30.0
2x10 ¹	1/1	33.2
2x10 ⁰	1/6	35.8
2x10 ⁰	2/6	36.9
2x10 ⁰	3/6	36.0
2x10 ⁰	4/6	37.0
2x10 ⁰	5/6	36.1
2x10 ⁰	6/6	36.8
2x10 ⁻¹	1/6	No Cq
2x10 ⁻¹	2/6	37.0
2x10 ⁻¹	3/6	No Cq
2x10 ⁻¹	4/6	No Cq
2x10 ⁻¹	5/6	No Cq
2x10 ⁻¹	6/6	No Cq
NTC	1/1	No Cq

Table S6: Details of calculation for the probability (P_{XX})ⁿ of Y allele dropout for mammoth specimens, based on the model by Taberlet et al. 1996 (see main text and Supplemental Fig. S4). Only specimens for which (P_{XX})ⁿ > 0.1% are shown.

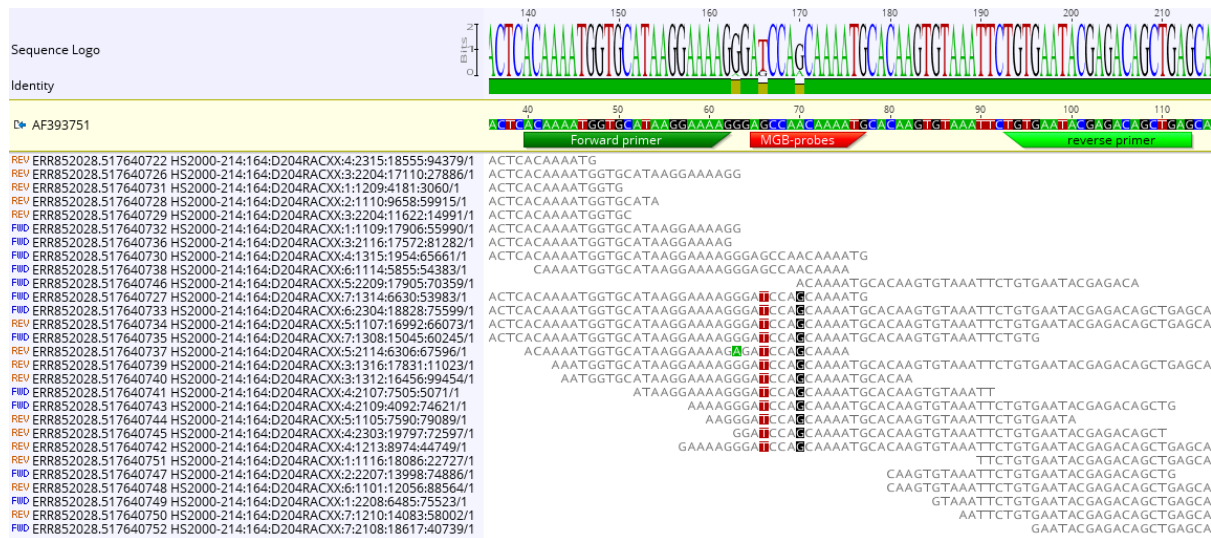
Specimen	Number n of PCR+	Total CN per reaction	U estimate (CN/2)	P_{XY}	P_{XX}	(P_{XX}) ⁿ
Lyuba	3	3.3	1.65	0.681	0.159	0.004
2005/945	3	2.8	1.4	0.621	0.189	0.007
2001/451	2	2.3	1.15	0.549	0.225	0.051
2002/489	3	1.8	0.9	0.464	0.268	0.019
2003/838	1	1.6	0.8	0.426	0.287	0.287
2005/927	3	1.6	0.8	0.426	0.287	0.024
2000/165	2	1.5	0.75	0.405	0.297	0.088
2000/187	3	1.5	0.75	0.405	0.297	0.026
2005/904	3	1.4	0.7	0.384	0.308	0.029
2000/175	2	1.2	0.6	0.340	0.330	0.109

Figure S1: alignment of ZFX/Y reads. A: African elephant. B: woolly mammoth. C: American mastodon

A



B



C

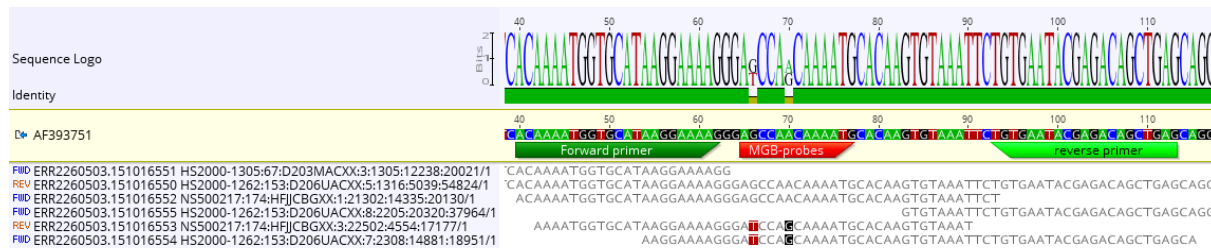


Figure S2: closest primer and probe matches detected with potential sympatric species of elephantine taxa.

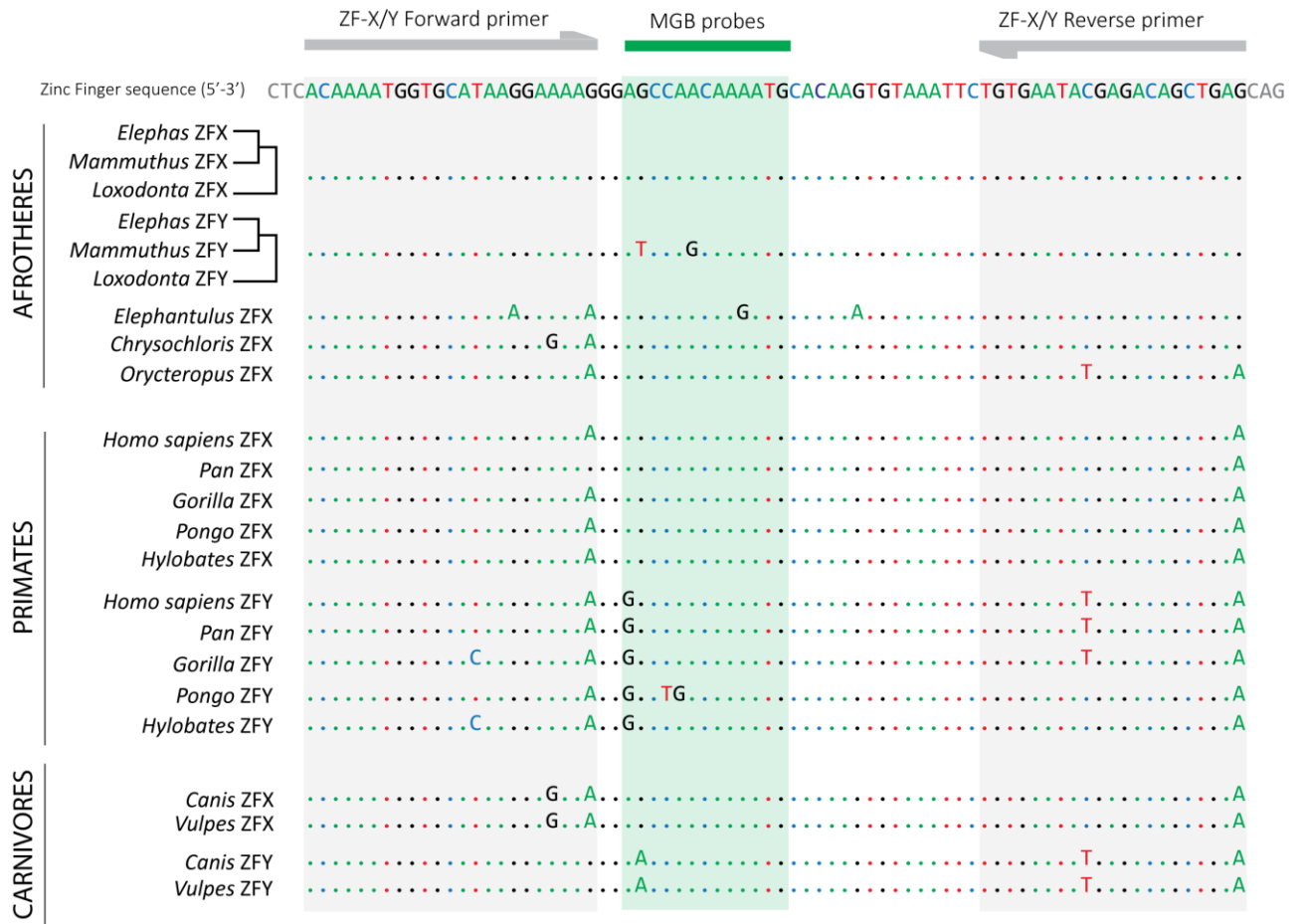


Figure S3: Amplification plots of the sensitivity test standard series implemented in the MGB-probe assay.

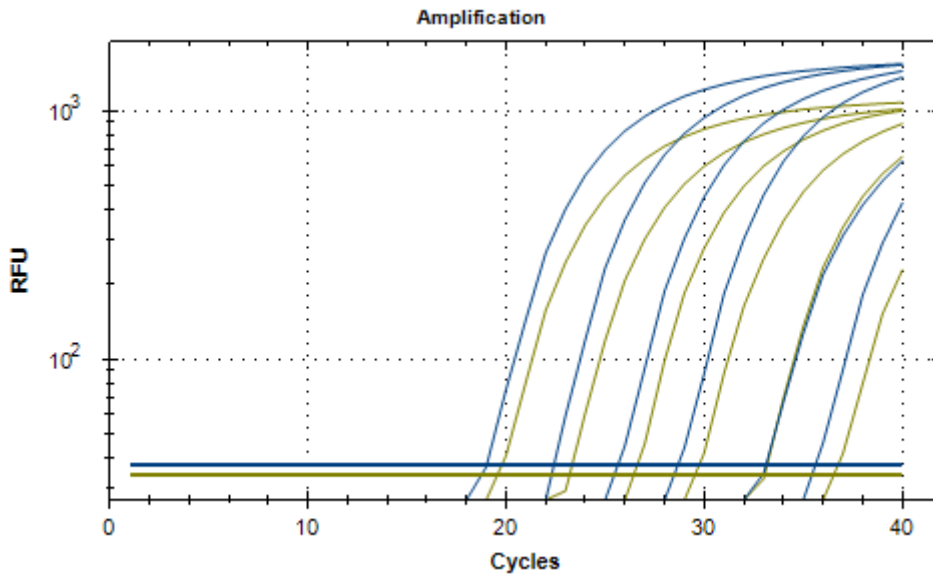
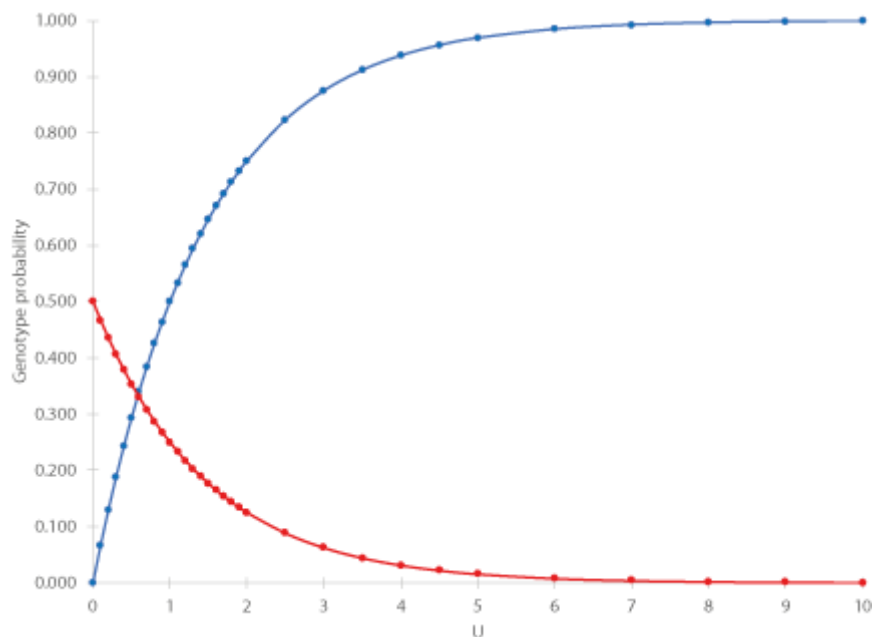


Figure S4: Simulation results of the probability to detect the (true) heterozygous genotype (in blue) or any (false) homozygous genotype (in red) from a single PCR reaction for a bi-allelic marker; after the Fig.2 in Taberlet et al. 1996 (see main text). U: number of copies of diploid genomes per reaction. In the present case, the red distribution describes to the probability P_{XX} of erroneously genotyping a male (XY) as female (XX) in a single PCR reaction due to allelic dropout.



Annexe 5 : Article publié lors de cette thèse dans Pan Africa News en 2020.

COVID-19 and chimpanzees from a field perspective: Mitigation measures, ecological and economical situation after four months in Sebitoli, Kibale National Park, Uganda

Authors

Sabrina Krief^{1,2}, Chloé Couturier^{1,2,3}, Julie Bonnard^{1,2,4}, John Paul Okimat², Edward Asalu⁵, Jean-Michel Krief²

1 URM 7206 CNRS/MNHN/P7, Eco-anthropologie, Homme et Environnements, Muséum national d'Histoire naturelle, Musée de l'Homme, 17 place du Trocadéro, 75016 Paris, France

2 Great Ape Conservation Project (GACP), Sebitoli Research Station, Kibale National Park, Fort Portal, Uganda

3 Fondation Nicolas Hulot pour la Nature et l'Homme, 6 rue de l'Est, 92100 Boulogne-Billancourt, France

4 Kinomé, Campus du Jardin d'Agronomie Tropicale de la ville de Paris, 45 bis avenue de la Belle Gabrielle 94736 Nogent sur Marne cedex, France

5 Uganda Wildlife Authority, Uganda

COVID-19 and chimpanzees from a field perspective: Mitigation measures, ecological and economical situation after four months in Sebitoli, Kibale National Park, Uganda

Sabrina Krief^{1,2✉}, Chloé Couturier^{1,2,3}, Julie Bonnard^{1,2,4}, John Paul Okimat², Edward Asalu⁵ & Jean-Michel Krief²

¹ UMR 7206 CNRS/MNH/P7, Eco-anthropologie, Hommes et Environnements, Muséum national d'Histoire naturelle, Musée de l'Homme, 17 place du Trocadéro, 75016 Paris, France

² Great Ape Conservation Project (GACP), Sebitoli Research Station, Kibale National Park, Fort Portal, Uganda

³ Fondation Nicolas Hulot pour la Nature et l'Homme, 6 rue de l'Est, 92100 Boulogne-Billancourt, France

⁴ Kinomé, Campus du Jardin d'Agronomie Tropicale de la ville de Paris, 45 bis avenue de la Belle Gabrielle, 94736 Nogent sur Marne cedex, France

⁵ Uganda Wildlife Authority, Uganda

✉E-mail: sabrina.krief@mnhn.fr

INTRODUCTION

The SARS-CoV-2 outbreak has led to the confinement of about two-thirds of the world's population (Bates *et al.* 2020). The emergence of the virus seems to be related to the increase in the interaction between wild animals and humans. Two main drivers have been proposed to explain it (1) the encroachment of human activities into wild areas and forests, and (2) the (legal and illegal) expanding international market of bushmeat and live wild animals from tropical and sub-tropical areas for food and traditional medicine, sold in unsanitary conditions (Volpato *et al.* 2020). While the biology underlying susceptibility to SARS-CoV-2 infection remains to be fully elucidated, it is now well-established that the virus infects the endothelial cells in targeting the angiotensin-converting enzyme-2 (ACE2) receptor. Apes exhibit the same set of amino-acid residues in ACE2 as humans, making them highly susceptible to SARS-CoV-2 (Melin *et al.* 2020).

With the restriction of national and international traffic to limit the virus transmission, many benefits were expected for wildlife from this “anthropause,” as a consequence of reduced habitat disturbance (Rutz *et al.* 2020). However, the reverse also has been noticed in some places, with an increase in poaching and illegal activities (Rutz *et al.* 2020). Besides the dramatic consequences on human health of Coronavirus disease 2019 (COVID-19), this unique case of global reduction of human mobility and activities may be viewed as an opportunity to better estimate both positive and negative effects of human impact in different ecosystems and on different species (Bates *et al.* 2020).

Before the COVID-19 pandemic, Sebitoli chimpanzees living in the north of Kibale National Park (Uganda) experienced a high level of pressure from human activities, such as intensive agriculture, road traffic and related pollution (Cibot *et al.* 2015; Bortolamiol *et al.* 2016; Krief *et al.* 2014; 2017; 2020; Spirhanzlova *et al.* 2019). They also were indirect victims of wire snares set by poachers to catch duikers for bushmeat (Cibot *et al.* 2016). During the COVID-19 pandemic, the Sebitoli Chimpanzee Project (SCP) monitored the direct and indirect consequences of COVID-19 in terms of health, environment and the economy in order to mitigate them. Based on our preliminary results, we propose perspectives for researchers and conservationists on possible tools and measures

to protect great apes and their habitats in the contexts of such pandemics.

STUDY SITE

The home range of the Sebitoli chimpanzee community covers 25 km² in the far north of the Kibale National Park, Uganda (795 km²; 0°13' to 0°41'N and 0°19' to 30°32'E). Since 2008, SCP has monitored daily this community of about 80 chimpanzees. In 2020, before the pandemic, SCP consisted of 25 Ugandan field assistants working to: collect scientific data, conduct anti-poaching operations, implement education and community-based programmes, and maintain the trail systems, managed by one of us, JPO, coordinator. During the lockdown decided by the Ugandan government and Uganda Wildlife Authority, eight of the assistants were confined in the National Park, i.e. they did not have contact with the population outside of the research station. Food was ordered and delivered at the gate of the station and communication between France (direction of the project) and Ugandan team was maintained daily with social networks and weekly with visioconferences.

METHODS

We adapted the usual protocols to record chimpanzee behaviour and health and to reduce threats of poaching in accordance with Uganda Wildlife Authority guidelines. We set up 14 camera traps at the most commonly-visited locations (feeding trees and crop-fields) and memory cards were collected twice weekly for immediate reading. We designed new datasheets: identity of chimpanzees and when possible, general condition, injuries, respiratory function (sneezing, coughing), locomotion, appetite, faecal consistency, reproductive status of females were scored. We collected data on illegal activities during anti-poaching patrols five days per week. Two teams were dedicated to this task during the COVID-19 period, whereas usually only one was active. We counted twice weekly, the number of vehicles travelling in both directions along the road inside the protected area. On 19 May and 27 July, 2020, we collected all plastic bottles and other litter discarded by people from the vehicles along the 4.6 km of roadsides (4 m each side of the tarmac within the national park).

Table 1. Confinement measures and Standard Operating Procedure (SOP) taken in Uganda

Date	Event and measure
18 March 2020	Public gatherings (religious, cultural meeting, school) suspended.
21 March 2020	The first case of COVID-19 recorded at the Entebbe International Airport.
22 March 2020	Travel from abroad suspended except for drivers of cargo trucks (PCR tests done before entering Uganda). Moto-taxis allowed to carry only food and material. Private cars allowed but to carry no more than three people including, the driver.
25 March 2020	Communication from Uganda Wildlife Authority management to stop primate research, filming and tourism.
27 March 2020	Public and private transport suspended.
30 March 2020	Total lock-down declared. Curfew 19:00–06:30 hr.
31 March 2020	Private car traffic suspended.
26 May 2020	Private cars allowed to operate from 06:30–19:00 hr in 95 of 135 districts.
4 June 2020	Public transport (bus and minibus) allowed to operate, provided they followed SOPs and only in some districts. No public transport in border districts.
21 July 2020	Moto-taxis allowed to carry passengers provided they followed SOPs. During entire period, cargo trucks continued to operate.
30 July 2020	SOP for research activities in UWA estates—Reopening of the Park Area (PA) during COVID-19 pandemic. i) All researchers coming into the PAs or close proximity of wild animals must wear clean clothing and disinfected footwear prior to going to the field for data collection. ii) Every researcher must carry into the field a hand sanitiser. iii) Time spent conducting research activities near primates shall be limited to a maximum of five hours per designated research day. iv) The research team shall comprise a maximum number of three people to ensure safety and health monitoring. v) A distance of not less than 10 metres from the primates shall be maintained at all times. vi) A surgical facemask must be worn by anyone coming within 10 metres of primates.

RESULTS

Protecting Seditoli chimpanzees and local communities : sensitization by SCP

From 21 April through July 2020, a series of measures were adopted by the government and Uganda Wildlife Authority, modulating the level of human activities in and around Kibale National Park (Table 1). Although SCP, even before the pandemic, had implemented preventive measures against transmission of human respiratory diseases to chimpanzees (e.g. keeping distance between observers and apes, wearing surgical masks, using sanitizer, not spitting in the forest...), to reduce an emergent risk of the new coronavirus transmission, SCP initiated communication related to safety recommendations. The SCP team designed posters using pictograms to highlight the risks and the measures to reduce them (Figure 1). The targeted public was: (1) SCP field assistants at the research station and in the forest when authorized to carry out health monitoring, anti-poaching patrols, and transect maintenance in the National Park; (2) villagers, especially those who neither know how to read nor speak English, thus the simplicity and pictorial nature of the messages.

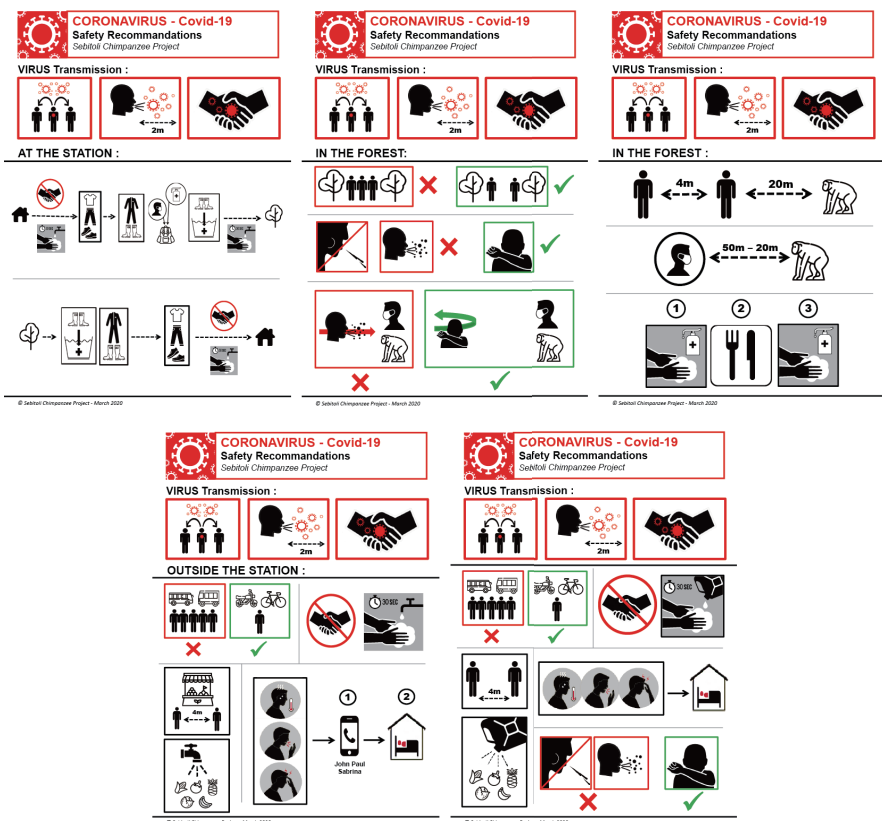


Figure 1. Posters designed to sensitize SCP staff and local farmers to COVID-19

Indirect monitoring of the chimpanzees using camera traps

Over the first eight weeks, 51 chimpanzees were seen

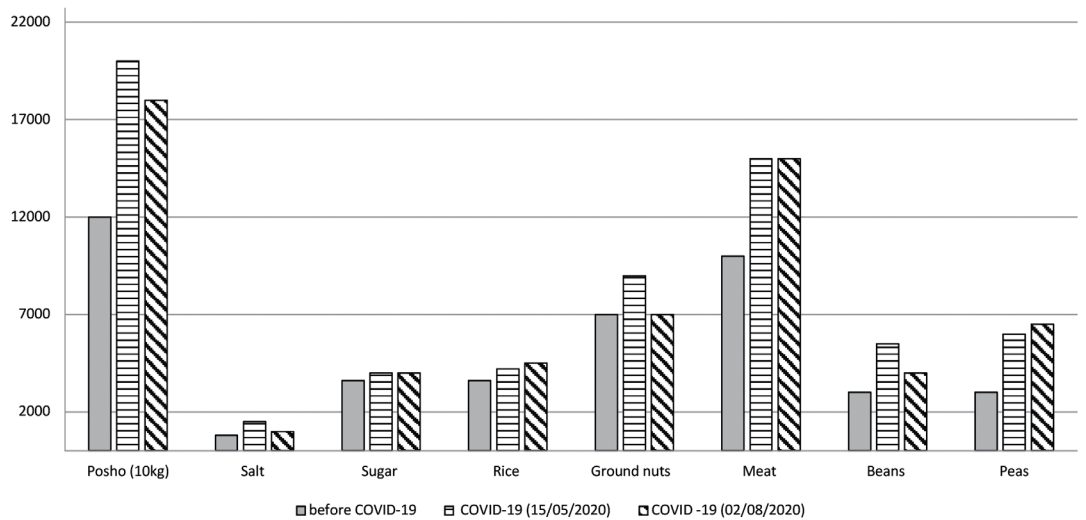


Figure 2. Cost of some basic food items eaten locally around the study area before the COVID-19 period and during the COVID-19 period. Prices are given in Uganda shillings for 1 kg of food except for posho (maize flour, 10 kg).

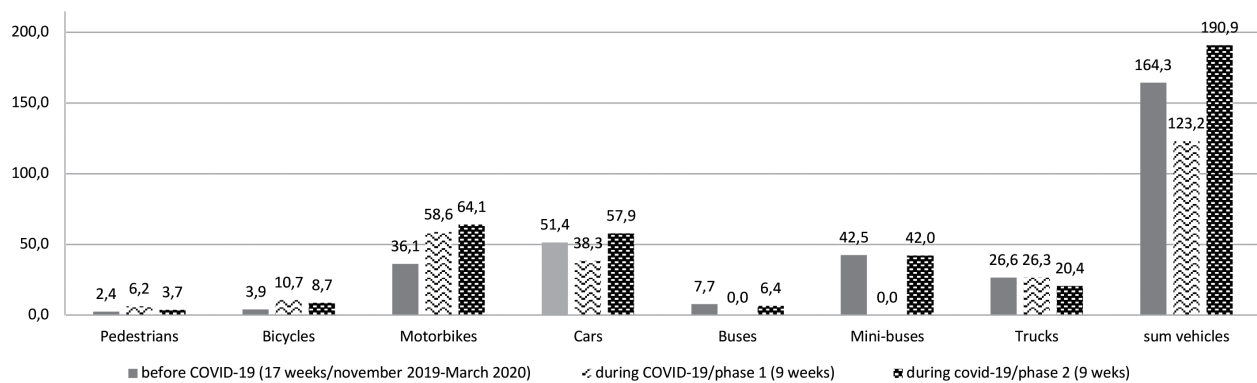


Figure 3. Traffic (mean number of pedestrians and vehicles/hour) on the tarmac road from Fort Portal to Kampala before and during the COVID-19 period.

a total of 612 times. None was diagnosed as showing severe symptoms (sneezing, coughing, apathy), which can indicate COVID-19. Injuries were observed (see below, poaching section).

Economic situation during the four months of COVID-19 confinement

We made very basic estimates of the economic consequences for local communities, using as a proxy of the cost of living, the price of common foods. Over eight weeks after the traffic was suspended (15 May, 2020), all food-item prices had increased (Figure 2).

Ecological situation during the four months of COVID-19 confinement

Public transport (by bus, minibus) was almost absent between 25 March and 4 June, i.e. over more than two months (Figure 3).

Despite this substantial reduction of traffic,

- A subadult female chimpanzee, CP (Chapati) estimated age of 14 year, was knocked dead by a vehicle on the tarmac road on 8 May, 2020 (Figure 4). Since 2012, three Sebitoli chimpanzees were killed on this portion of road (Krief *et al.* 2020).



Figure 4. Chapati, subadult female fatality from a car accident on 8 May 2020 on the tarmac road crossing the Sebitoli chimpanzee home range in Kibale National Park.

- On 27 July, 2020 : 2626 bottles (52 kg) and 26 kg of other plastic waste were collected with the assistance of the Uganda Wildlife Authority. Seventy-eight kg of such litter had accumulated in only 10 weeks (19 May to 27 July, 2020) since the last collection during the confinement. Twice as many bottles were collected during the COVID-19 period (1170/month) compared to a mean number of 601 bottles/month in the four months, at the end of 2019 (Table 2; Figure 5).

Table 2. Plastic collection along the Fort Portal-Kampala road, in the section crossing Kibale National Park and the home-range of Sebitoli chimpanzees.

Date of plastic collection	Number of plastic bottles	Weight of plastic (kg)	Number of bottles per month since last collection
July 2019	3090	92	
December 2019	2406	96	601/month
May 2020	1884	70.5	376/month
July 2020	2926	78	1170/month
Total for year	10306	336.5	

**Figure 5. Litter collection by Sebitoli Chimpanzee Project assistants 19 May 2020 on the tarmac road crossing the Sebitoli chimpanzee home range in Kibale National Park.**

The total number of snares recovered was similar during a four-month period (25 March to 31 July) in 2019 and 2020. Patrols found a mean number of 0.70 snare/day during the COVID-19 period (64 in 91 working days) against 0.85/day in 2019 during the same period (58 in 68 working days). However, other illegal activities related to flora increased by a factor of 2.5 in 2020, especially those that generate income, such as *Piper guineense* (13 cases vs 2) and tree cutting for getting bark from medicinal trees (such as *Prunus africana*) (22 vs 1) (Table 3). Also, several observations indicated an increase of illegal activities, including poaching:

One of the camera traps was stolen on 7 May, 2020, and the presence of dogs attacking chimpanzees in the forest was also observed in camera-traps and reported to the Uganda Wildlife Authority (two dogs observed in four occasions).

We also observed three cases of severe injuries to chimpanzees caused by poaching over the COVID-19 period, while no case had been observed in 2019:

Subadult male GR (17 April, 2020) had a large wound (at least 4 cm) on his left thigh, attributed to a spear;

Infant female, dependant of FR (27 May, 2020) had a severe injury on her right foot from a snare;

Subadult male LK (14 July, 2020) had a severe injury on his left hand from a snare (Figure 6).

DISCUSSION

In the Sebitoli area, a strict sanitary protocol was applied for the field team confined in the protected area. The

Table 3. Illegal activities recorded during patrols of Sebitoli Chimpanzee Project in chimpanzee home-range from 25 March – 31 July in 2019 and in 2020 (since confinement was declared in Uganda).

Type of illegal activities	Number of evidences recorded during patrols from 20 March – 31 July	
	2019	2020 (COVID-19)
Debarked trees	1	22
Firewood collection sites	20	28
<i>Piper guineense</i> harvesting	2	13
Tree cutting	27	41
Snares	58	64
Total	116	210

**Figure 6. Subadult male LK severely injured his left hand by a snare. Image captured by camera-trap on 14 July 2020.**

direct effects of COVID-19 on the chimpanzees' health, as monitored by camera traps, did not reveal respiratory symptoms. Camera traps enabled us to discover severe injuries caused by poaching (wires and spear) on Sebitoli chimpanzees. While the number of snares recovered by the anti-poaching patrols did not increase compared to the same period in 2019, damages to the habitat have more than doubled likely due of loss of revenues in local communities. Despite the fact that public transport was banned, no detectable positive consequences were noted along the road inside the park, with a female chimpanzee being knocked dead and the number of plastic bottles along the road having more than doubled compared to the period before the lockdown. Unfortunately, the relaxation of the pressure expected on wildlife did not occur and the indirect effects of COVID-19 on wild chimpanzees and their habitat in Sebitoli area seems more negative than positive, in general. This case study in a small part of a protected area emphasized: (1) the relevance of camera-traps' use to reduce proximity with apes in such circumstances, and (2) the importance of strengthening efforts to contain illegal activities. We suggest that sharing local experiences with other study-sites, harmonizing protocols, and increasing indirect monitoring of apes' habitat (e.g. drone, camera trap) are necessary to be ready to react to future emerging disease outbreaks.

The potential cascading impacts of COVID-19 from

international travel restriction, reduced tourism, local food insecurity, poverty increase, and funding reduction due to global economic shrinkage show the importance of supporting local agencies and civil society. This point is proposed to IUCN World Congress 2021 in the motion 115 – “Strengthening great ape conservation across countries, in and outside of protected areas, involving local actors” and shall be also considered to diversify revenue-operating actions from wildlife areas (Lindsey *et al.* 2020).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Uganda Wildlife Authority and Uganda National Council for Science and Technology for authorizing our research in the Kibale National Park. We are very grateful to all field assistants of the Sebitoli Chimpanzee Project who were confined at Sebitoli Station during Covid-19 lockdown, namely, Emmanuel Balinda, Deogratus Kiomuhangi, Joseph Alinaitwe, Ibrahim Nyakana, Wilson Muzahura, Edward Kalyegira, and Sulaiti Tusabe. We offer profound thanks to Daniela Zainabu Birungi, Robert Asimwe, and Robert Nyakahuma for their assistance for the plastic waste collection and to Clovice Alikonyera, Charles Twesige, and Philip Musinguzi for the road patrols. We are grateful to the Fondation Nicolas Hulot pour la Nature et pour l’Homme, the Fondation Prince Albert II, and the Fonds Français pour l’Environnement Mondial for financial support. We deeply thank Kazuhiko Hosaka, Noriko Itoh and William C. McGrew for their valuable comments to improve this manuscript.

REFERENCES

- Bates AE, Primack RB, Moraga P, Duarte CM 2020. COVID-19 pandemic and associated lockdown as a “Global Human Confinement Experiment” to investigate biodiversity conservation. *Biol Conserv* **248**:108665. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108665>
- Bortolamiol S, Cohen M, Jiguet F *et al.* 2016. Chimpanzee non-avoidance of hyper-proximity to humans. *J Wildl Manag* **80**:924–934. <https://doi.org/10.1002/jwmg.1072>
- Cibot M, Bortolamiol S, Seguya A, Krief S 2015. Chimpanzees facing a dangerous situation: A high-traffic asphalted road in the Sebitoli area of Kibale National Park, Uganda. *Am J Primatol* **77**:890–900. <https://doi.org/10.1002/ajp.22417>
- Cibot M, Krief S, Philippon J *et al.* 2016. Feeding consequences of hand and foot disability in wild adult chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Int J Primatol* **37**:479–494. <https://doi.org/10.1007/s10764-016-9914-0>
- Krief S, Cibot M, Bortolamiol S *et al.* 2014. Wild chimpanzees on the edge: Nocturnal activities in croplands. *PLoS One* **9**:e109925. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109925>
- Krief S, Berny P, Gumisiriza F *et al.* 2017. Agricultural expansion as risk to endangered wildlife: Pesticide exposure in wild chimpanzees and baboons displaying facial dysplasia. *Sci Total Environ* **598**:647–656. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.04.113>
- Krief S, Iglesias-Gonzalez A, Appenzeller BMR *et al.* 2020. Road impact in a protected area with rich biodiversity: The case of the Sebitoli road in Kibale National Park, Uganda. *Environ Sci Pollut Res* **27**:27914–27925. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-09098-0>
- Lindsey P, Allan J, Brehony P *et al.* 2020. Conserving Africa’s wildlife and wildlands through the COVID-19 crisis and beyond. *Nat Ecol Evol* **4**:1300–1310. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1275-6>
- Melin AD, Janiak MC, Marrone II F, Arora PS, Higham J P 2020. Comparative ACE2 variation and primate COVID-19 risk. *BioRxiv*. (preprint) <https://doi.org/10.1101/2020.04.09.034967>
- Rutz C, Loretto MC, Bates AE *et al.* 2020. COVID-19 lockdown allows researchers to quantify the effects of human activity on wildlife. *Nat Ecol Evol* **4**:1156–1159. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1237-z>
- Spirhanzlova P, Fini J-B, Demeneix B *et al.* 2019. Composition and endocrine effects of water collected in the Kibale national park in Uganda. *Environ Pollut* **251**:460–468. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.05.006>
- Volpato G, Fontefrancesco MF, Gruppuso P, Zocchi DM, Pieroni A 2020. Baby pangolins on my plate: Possible lessons to learn from the COVID-19 pandemic. *J Ethnobiol Ethnomed* **16**:19. <https://doi.org/10.1186/s13002-020-00366-4>

Received: 13 August 2020

Accepted: 26 October 2020

Résumé

Le conflit humains-faune sauvage est très fréquent en Afrique, et est amené à s'intensifier du fait de l'expansion de l'agriculture, et de la réduction et la fragmentation de l'habitat. Les pertes liées à la consommation ou dégradation des cultures créent de l'insécurité alimentaire, ce qui accroît la pauvreté et entrave le soutien local aux efforts de conservation. Les éléphants sont souvent considérés comme les animaux responsables de la majorité des conflits. S'appuyant sur une approche pluridisciplinaire associant génétique, morphologie, sciences sociales, et éco-éthologie, notre étude vise (1) à mieux caractériser les acteurs et les interactions dans une zone située à la lisière d'une aire protégée, où vivent les deux espèces d'éléphants, et où le conflit est exacerbé par la proximité des cultures humaines et de l'habitat des éléphants ; et (2) à proposer des mesures efficaces et non violentes adaptées au contexte local. Les perspectives sont de soumettre des recommandations pour la gestion du conflit humain-faune sauvage, afin de contribuer à une meilleure protection des champs et par conséquent à l'amélioration des conditions de vie des communautés locales, ainsi qu'à la réduction des pressions de braconnage sur la faune sauvage du parc. Nous avons tout d'abord montré que les deux espèces d'éléphants d'Afrique ainsi que des individus hybrides sont présents dans la zone de Sebitoli, au nord du parc national de Kibale en Ouganda. L'étude de leur comportement en forêt et lors des incursions dans les champs montre qu'ils vivent en groupes mixtes ne permettant pas de caractériser des incursions typiques d'éléphants de forêt et d'autres typiques des éléphants de savane. Plutôt que d'adapter les recommandations de mesures de protection des cultures contre les incursions selon les espèces d'éléphants, il apparaît indispensable que les mesures soient adaptées au contexte géographique, foncier, économique et social de chaque village, en tenant compte du comportement nocturne des éléphants mais aussi des autres espèces participant au conflit entre humains et faune sauvage, notamment des espèces menacées et protégées comme les chimpanzés. La diminution des interactions négatives entre humains et faune sauvage est indispensable à une cohabitation pacifique. Cela nécessite de comprendre les besoins de chaque parti et repose sur un équilibre entre développement humain et conservation de la biodiversité.

Abstract

Human-wildlife conflict is widespread in Africa, and is expected to intensify due to the expansion of agriculture, and the reduction and fragmentation of habitat. Crop losses due to destruction by elephants create food insecurity, which increases poverty and hinders local support for conservation efforts. Elephants are often identified as the main responsible animals of crop losses. Using a multidisciplinary approach combining genetics, morphology, social sciences and eco-ethology, our study aims to (1) better characterize the actors and interactions at the edge of a protected area, where both species of elephants live, and where conflict is exacerbated by the proximity of human farming and elephant habitat; and (2) suggest effective, non-violent measures adapted to the local context. The perspectives are to submit recommendations for the management of human-wildlife conflict, in order to contribute to better protection of the fields, leading to the improvement of the living conditions of local communities, as well as the reduction of poaching pressure on the wildlife living in the park. We first showed that both African elephant species and hybrids are present in the Sebitoli area, in the North of the Kibale National Park, in Uganda. Studies of their behavior in the forest and during crop feeding episodes show that they live in mixed groups, and thus do not appear to exhibit crop feeding pattern that would be typical of forest or savannah elephants. Instead of adapting recommendations for crop protection measures according to elephant species, it seems essential that measures be adjusted to the geographical, land use, economic and social context of each village, considering the nocturnal behavior of elephants, as well as other species involved in human-wildlife conflict, including threatened and protected species such as chimpanzees.