




OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible

This is an author's version published in: <https://oatao.univ-toulouse.fr/27470/>

Dardel, Robin . *Suivi longitudinal des helminthes intestinaux d'une communauté de bonobos (Pan paniscus) en mosaïque forêt-savane*. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT, 2020, 104 p

Any correspondence concerning this service should be sent to the repository administrator: tech-oatao@listes-diff.inp-toulouse.fr



ANNÉE 2020 THÈSE : 2020 – TOU 3 – 4083

SUIVI LONGITUDINAL DES HELMINTHES INTESTINAUX D'UNE COMMUNAUTÉ DE BONOBO (*PAN PANISCUS*) EN MOSAÏQUE FORÊT-SAVANE

THÈSE

pour obtenir le grade de
DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

DIPLÔME D'ÉTAT

présentée et soutenue
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse

par

Robin DARDEL

Né le 26 juillet 1995 aux Lilas (93)

Directeur de thèse : M. Emmanuel LIENARD

JURY

PRÉSIDENT :

M. Alexis VALENTIN

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :

M. Emmanuel LIENARD

Maître de Conférences à l'École Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

Mme Emilie BOUHSIRA

Maître de Conférences à l'École Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

MEMBRES INVITÉS DU JURY :

M. Victor NARAT

Docteur, chercheur au Centre National de la Recherche Scientifique

Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation
ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE

Directeur : Professeur Pierre SANS

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

M.	BERTAGNOLI Stéphane , <i>Pathologie infectieuse</i>
M.	BOUSQUET-MELOU Alain , <i>Pharmacologie –Thérapeutique</i>
Mme	CHASTANT-MAILLARD Sylvie , <i>Pathologie de la Reproduction</i>
Mme	CLAUW Martine , <i>Pharmacie-Toxicologie</i>
M.	CONCORDET Didier , <i>Mathématiques, Statistiques, Modélisation</i>
M.	DELVERDIER Maxence , <i>Anatomie Pathologique</i>
M.	ENJALBERT Francis , <i>Alimentation</i>
Mme	GAYRARD-TROY Véronique , <i>Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie</i>
M.	PETIT Claude , (Emérite) - <i>Pharmacie et Toxicologie</i>
M.	SCHELCHER François , <i>Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour</i>

PROFESSEURS 1° CLASSE

M.	BAILLY Jean-Denis , <i>Hygiène et Industrie des aliments</i>
M.	BERTHELOT Xavier , <i>Pathologie de la Reproduction</i>
Mme	BOURGES-ABELLA Nathalie , <i>Histologie, Anatomie pathologique</i>
M.	BRUGERE Hubert , <i>Hygiène et Industrie des aliments d'Origine animale</i>
Mme	CADIERGUES Marie-Christine , <i>Dermatologie Vétérinaire</i>
M.	DUCOS Alain , <i>Zootechne</i>
M.	FOUCRAS Gilles , <i>Pathologie des ruminants</i>
M.	GUERIN Jean-Luc , <i>Aviculture et pathologie aviaire</i>
Mme	HAGEN-PICARD Nicole , <i>Pathologie de la reproduction</i>
M.	JACQUIET Philippe , <i>Parasitologie et Maladies Parasitaires</i>
M.	LEFEBVRE Hervé , <i>Physiologie et Thérapeutique</i>
M.	MEYER Gilles , <i>Pathologie des ruminants</i>
Mme	TRUMEL Catherine , <i>Biologie Médicale Animale et Comparée</i>

PROFESSEURS 2° CLASSE

Mme	BOULLIER Séverine , <i>Immunologie générale et médicale</i>
Mme	DIQUELOU Armelle , <i>Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores</i>
M.	GUERRE Philippe , <i>Pharmacie et Toxicologie</i>
Mme	LACROUX Caroline , <i>Anatomie Pathologique, animaux d'élevage</i>
Mme	LETRON-RAYMOND Isabelle , <i>Anatomie pathologique</i>
M.	MAILLARD Renaud , <i>Pathologie des Ruminants</i>
M.	MOGICATO Giovanni , <i>Anatomie, Imagerie médicale</i>
Mme	PAUL Mathilde , <i>Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles</i>
M.	RABOISSON Didier , <i>Productions animales (ruminants)</i>

PROFESSEURS CERTIFIÉS DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

Mme	MICHAUD Françoise , <i>Professeur d'Anglais</i>
M.	SEVERAC Benoît , <i>Professeur d'Anglais</i>

Mise à jour au 01/06/2020

MAÎTRES DE CONFÉRENCES (HORS CLASSE)

M.	BERGONIER Dominique , <i>Pathologie de la Reproduction</i>
Mme	CAMUS Christelle , <i>Biologie cellulaire et moléculaire</i>
M.	JAEG Jean-Philippe , <i>Pharmacie et Toxicologie</i>
M.	LYAZRHI Faouzi , <i>Statistiques biologiques et Mathématiques</i>
M.	MATHON Didier , <i>Pathologie chirurgicale</i>
Mme	PRIYMENKO Nathalie , <i>Alimentation</i>
M.	VOLMER Romain , <i>Microbiologie et Infectiologie</i>

MAÎTRES DE CONFÉRENCES (CLASSE NORMALE)

M.	ASIMUS Erik , <i>Pathologie chirurgicale</i>
Mme	BENNIS-BRET Lydie , <i>Physique et Chimie biologiques et médicales</i>
Mme	BIBBAL Delphine , <i>Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale</i>
Mme	BOUHSIRA Emilie , <i>Parasitologie, maladies parasitaires</i>
M.	CONCHOU Fabrice , <i>Imagerie médicale</i>
M.	CORBIERE Fabien , <i>Pathologie des ruminants</i>
Mme	DANIELS Hélène , <i>Immunologie-Bactériologie-Pathologie infectieuse</i>
Mme	DAVID Laure , <i>Hygiène et Industrie des aliments</i>
Mme	DEVIERS Alexandra , <i>Anatomie-Imagerie</i>
M.	DOUET Jean-Yves , <i>Ophthalmologie vétérinaire et comparée</i>
Mme	FERRAN Aude , <i>Physiologie</i>
Mme	GRANAT Fanny , <i>Biologie médicale animale</i>
Mme	JOURDAN Géraldine , <i>Anesthésie – Analgésie</i>
Mme	LALLEMAND Elodie , <i>Chirurgie des Equidés</i>
Mme	LAVOUE Rachel , <i>Médecine Interne</i>
M.	LE LOC'H Guillaume , <i>Médecine zoologique et santé de la faune sauvage</i>
M.	LHERMIE Guillaume , <i>Economie de la santé animale</i>
M.	LIENARD Emmanuel , <i>Parasitologie et maladies parasitaires</i>
Mme	MEYNAUD-COLLARD Patricia , <i>Pathologie Chirurgicale</i>
Mme	MILA Hanna , <i>Elevage des carnivores domestiques</i>
M.	NOUVEL Laurent , <i>Pathologie de la reproduction</i>
Mme	PALIERNE Sophie , <i>Chirurgie des animaux de compagnie</i>
Mme	PAUL Mathilde , <i>Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins</i>
M.	VERGNE Timothée , <i>Santé publique vétérinaire – Maladies animales réglementées</i>
Mme	WARET-SZKUTA Agnès , <i>Production et pathologie porcine</i>

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT CONTRACTUELS

M.	BOLON Pierrick , <i>Production et pathologie aviaire</i>
M.	LEYNAUD Vincent , <i>Médecine interne</i>
Mme	ROBIN Marie-Claire , <i>Ophthalmologie</i>
Mme	TOUSSAIN Marion , <i>Pathologie des équidés</i>

ENSEIGNANT DE PREMIERE ANNEE COMMUNE AUX ETUDES VETERINAIRES

Mme	GAUCHARD Cécile , <i>Biologie-écologie-santé</i>
-----	---

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

Mme	BLONDEL Margaux , <i>Chirurgie des animaux de compagnie</i>
M.	CARTIAUX Benjamin , <i>Anatomie-Imagerie médicale</i>
M.	COMBARROS-GARCIA Daniel , <i>Dermatologie vétérinaire</i>
M.	GAIDE Nicolas , <i>Histologie, Anatomie Pathologique</i>
M.	JOUSSERAND Nicolas , <i>Médecine interne des animaux de compagnie</i>
M.	LESUEUR Jérémy , <i>Gestion de la santé des ruminants – Médecine collective de précision</i>
M.	TOUITOU Florian , <i>Alimentation animale</i>

REMERCIEMENTS OFFICIELS

Au Professeur Alexis Valentin, Professeur à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse, pour m'avoir fait l'honneur d'accepter de présider ce jury cette thèse.

Hommages respectueux.

Au Docteur Emilie Bouhsira, Maître de Conférences à l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse, pour avoir accepté le rôle d'assesseur pour ce travail de thèse et sa relecture attentive.

Hommages respectueux.

Au Docteur Emmanuel Lienard, Maître de Conférences à l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse, pour ses encouragements, sa patience, sa pédagogie, et ses précieux conseils.

Sincères remerciements.

Au Docteur Victor Narat, Chercheur au Centre National de la Recherche Scientifique, pour avoir su m'encadrer avec autant de franchise et de bienveillance. Merci pour la patience et la gentillesse.

Sincères remerciements.

REMERCIEMENTS AUX COLLABORATEURS

À tous ceux qui m'ont aidé dans ce travail :

Au Professeur Jacques Guillot pour m'avoir si gentiment reçu et encadré pendant mon passage au Biopôle de l'ENVA.

Sincères remerciements.

À Madame Sophie Lafosse, Ingénieure CNRS au Musée de l'Homme, pour cette passionnante et agréable semaine de formation au laboratoire au Musée de l'Homme. Merci de m'avoir accordé ce temps.

Sincères remerciements.

Au Docteur Faouzi Lyazrhi, Maître de Conférences à l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse, pour avoir pris le temps de revoir avec moi les bases théoriques des bio-statistiques.

Sincères remerciements.

SOMMAIRE

Liste des figures.....	10
Liste des tableaux.....	12
Liste des acronymes.....	13
Introduction	15
1. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE : état des lieux des connaissances en parasitologie chez le Bonobo (<i>Pan paniscus</i>).....	17
1.1. Intérêt de la parasitologie.....	17
1.1.1. Définitions.....	17
1.1.2. La parasitologie comme outil.....	17
1.1.3. Un indicateur sous l'influence de nombreux facteurs	19
1.2. Primates et zoonoses.....	21
1.2.1. Classification.....	21
1.2.2. Implications en parasitologie	24
1.2.4. Les zoonoses des primates	26
1.3. Le bonobo comme sujet d'étude.....	31
1.3.1. Généralités.....	31
1.3.2. Répartition, habitat et statut de conservation	31
1.3.3. Vie sociale et reproduction	34
1.3.4. Alimentation.....	35
1.4. Helminthoses et protozooses intestinales des bonobos	36
1.4.1. Nématodes.....	36
1.4.2. Trématodes	44
1.4.3. Cestodes.....	45
1.4.4. Protozoaires	45
1.4.5. L'automédication.....	45
2. CAS D'ÉTUDE : étude coproscopique des bonobos en mosaïque forêt-savane	47
2.1. Introduction : Contexte et objectifs de l'étude.....	47
2.1.1. Le choix de la parasitologie.....	47
2.1.2. Afrique centrale et RDC : un lieu d'intérêt	47

2.1.3.	Le bonobo comme sujet d'étude	49
2.1.4.	Objectifs et hypothèses.	50
2.2.	Matériel et méthode.....	54
2.2.1.	Sujet d'étude : Le territoire de Bolobo et les bonobos de la forêt de Manzano. 54	
2.2.2.	Collecte, analyses macroscopiques et conditionnement des échantillons. 57	
2.2.3.	Les analyses microscopiques.	60
2.2.4.	Analyses statistiques	65
2.3.	Résultats de l'étude coproscopique	67
2.3.1.	Vue d'ensemble.....	67
2.3.2.	Résultats par saison.....	69
2.3.3.	Résultats par sexe.....	71
2.3.4.	Résultats par âge	73
2.3.5.	Résultats croisés.....	75
2.3.6.	Co-infestations parasitaires	75
2.4.	Discussion.....	77
2.4.1.	Résultats.....	77
2.4.2.	Méthode	81
2.4.3.	Perspectives	83
3.	Conclusion	85

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Facteurs influençant la relation hôte-pathogène.....	19
Figure 2 : Exemples de classification de l'Humain dans l'arbre phylogénétique des primates.....	20
Figure 3 : Classification phylogénétique récente de l'Humain.....	21
Figure 4 : Classifications monophylétique et paraphylétique de l'être humain.....	19
Figure 5 : Le Bonobo.....	30
Figure 6 : Le Chimpanzé.....	30
Figure 7 : Aire de répartition géographique des bonobos.....	31
Figure 8 : Deux bonobos pratiquant le frottement génito-génital au sanctuaire Lola Ya Bonobo.....	33
Figure 9 : Cycle de vie de <i>Necator americanus</i>	36
Figure 10 : Cycle de vie de <i>Oesophagostomum stephanostomum</i>	36
Figure 11 : Cycle de vie de <i>Strongyloides</i> sp.....	38
Figure 12 : Cycle de vie de <i>Calodium hepaticum</i>	40
Figure 13 : Cycle de vie de <i>Eucoleus aerophilus</i>	36
Figure 14 : Cycle de vie de <i>Enterobius</i> sp.....	41
Figure 15 : Cycle de vie de <i>Trichuris</i> sp.....	42
Figure 16 : Cycle de vie de <i>Dicrocoelium lanceolatum</i>	43
Figure 17 : Répartition des forêts du Bassin du Congo.....	47
Figure 18 : Modèles d'évolution de l'infestation parasitaire au cours de la vie d'un individu.....	51
Figure 19 : Localisation du parc national de la Salonga	54
Figure 20 : Localisation du territoire de la communauté de bonobos de Manzano.....	54
Figure 21 : Panneau d'entrée de la ferme communautaire Mbou-Mon-Tour.....	55
Figure 22 : Flacon étiqueté et tank contenant les échantillons.....	36
Figure 23 : Nombre d'échantillons observés par année.....	36
Figure 24 : Boîtes de pétri anti-assèchement.....	61

Figure 25 : Œuf de type Strongle.....	63
Figure 26 : Œuf de <i>Strongloïdes</i> sp.....	63
Figure 27 : Œuf de type Oxyure.....	63
Figure 28 : Œuf de type Capillaria.....	63
Figure 29 : Œuf de Dicroceliidésom.....	63
Figure 30 : Trophozoïte de <i>Troglodytella</i> sp.....	63

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Zoonoses bactériennes portées par les Primates Non Humains.....	25
Tableau 2 : Zoonoses virales portées par les Primates Non Humains.....	26
Tableau 3 : Zoonoses parasitaires portées par les Primates Non Humains.....	27
Tableau 4 : Tableau récapitulatif du nombre d'échantillons par groupe considéré.....	59
Tableau 5 : Nombre d'échantillons positifs et pourcentage de positivité pour chaque type d'œuf observé en fonction de la saison, du sexe, et de la classe d'âge.....	67
Tableau 6 : Pourcentages d'échantillons positifs pour chaque type d'œuf en fonction de la saison sans distinction d'âge ou de sexe.....	68
Tableau 7 : CPC moyennes pour chaque type d'œuf en fonction de la saison sans distinction d'âge ou de sexe.....	69
Tableau 8 : Pourcentages d'échantillons positifs pour chaque type d'œuf en fonction du sexe sans distinction d'âge ni de saison.....	70
Tableau 9 : CPC moyennes pour chaque type d'œuf en fonction du sexe sans distinction d'âge ou de saison.....	71
Tableau 10 : Pourcentages d'échantillons positifs pour chaque type d'œuf en fonction de l'âge sans distinction de sexe ni de saison.....	72
Tableau 11 : CPC moyennes pour chaque type d'œuf en fonction du sexe sans distinction d'âge ou de saison.....	73
Tableau 12 : Pourcentages d'échantillons positifs pour chaque type d'œuf en fonction de l'âge et du sexe sans distinction de saison.....	74
Tableau 13 : Nombres et pourcentages d'échantillons comportant aucun, un, deux, ou trois types d'œufs différents.....	75
Tableau 14 : Nombres d'échantillons positifs à deux types d'helminthes pour chaque association possible.....	75

LISTE DES ACRONYMES

CPC : Charge Parasitaire Corrigée

ENVA : Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort

ENVT : Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

GS : Grand Singe

ICCN : Institut Congolais pour la Conservation de la Nature

INRS : Institut National de la Recherche et de Santé

IUCN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

MMT : Mbou-Mon-Tour

ONG : Organisation Non Gouvernementale

OPG : Œufs Par Gramme (de fèces)

PNH : Primate Non-Humain

RCA : République Centrafricaine

RD : Robin Dardel

RDC : République Démocratique du Congo

UNDP : Programme des Nations Unies pour le Développement

VN : Victor Narat

WWF : World Wildlife Fund

Introduction

Que ce soit auprès du grand public, dans les sociétés humaines vivant aux côtés de ces espèces, ou pour les scientifiques, les grands singes (GS) fascinent en raison de leur ressemblance avec l'Humain. Souvent évoqués comme des symboles, ils sont devenus des espèces porte-drapeaux dont la protection permet celle d'écosystèmes entiers. D'ailleurs, en écologie, les GS jouent un rôle majeur dans la dispersion des graines de nombreuses espèces végétales et peuvent être à ce titre qualifiés d'espèces clé de voûte (Haurez et al. 2015 ; Beaune et al. 2013 ; Tsuji et al. 2010). C'est-à-dire, ayant une influence sur de nombreuses espèces vivantes autour d'eux et dont la conservation permet de sauvegarder les écosystèmes dans lesquels ils évoluent (Mills et al. 1993).

La parasitologie est un outil essentiel à l'étude, la compréhension, et la conservation des GS. En effet, les parasitoses font partie des risques sanitaires menaçant les animaux sauvages et les humains partageant le même environnement qu'eux lorsqu'elles représentent un danger zoonotique (Chapman et al. 2005a ; Jones et al. 2008). L'étude des parasitoses touchant les GS est donc importante, particulièrement chez les espèces faisant l'objet de projets de conservation. C'est par exemple le cas du Chimpanzé (*Pan troglodytes*) et du Gorille (*Gorilla gorilla*) dont les faunes parasitaires sont aujourd'hui bien connues dans de nombreux types d'environnements (Myers, Kuntz 1972 ; Landsoud-Soukate et al. 1995 ; Ashford et al. 2000a ; Sleeman et al. 2000 ; Lilly et al. 2002a ; Freeman et al. 2004 ; Murray et al. 2000 ; PetrzìEelkovÃj et al. 2009 ; McLennan et al. 2017).

Décrit pour la première fois en 1929 par Ernst Schwartz, le Bonobo (*Pan paniscus*) est le dernier grand singe découvert (Thompson 1997). A ce jour, les parasitoses gastro-intestinales qui touchent cette espèce sont moins connues et ont fait l'objet de moins de publications que celles qui concernent le Chimpanzé ou le Gorille. Endémique de République démocratique du Congo (RDC), son statut de conservation est préoccupant et sa population diminue chaque année en raison de l'activité humaine (Fruth et al. 2016). Certains bonobos vivent en milieu fragmenté constitué d'une mosaïque forêt-savane, et leur statut parasitaire est encore moins connu que celui des bonobos vivant en forêt continue (Furuichi, Thompson 2007 ; Narat et al. 2015). Cette étude porte sur la parasitologie gastro-intestinale du Bonobo en milieu naturel

et répond à un besoin de collecter des données de référence sur la parasitologie intestinale du Bonobo en milieu fragmenté.

Nous savons que de nombreux facteurs influent l'état parasitaire des individus, qu'ils soient environnementaux (comme la saison pluviométrique) ou intrinsèques (comme le sexe ou l'âge de l'individu) (Masi et al. 2012 ; MacIntosh et al. 2010 ; Huffman et al. 1997).

Notre étude coproscopique évalue **l'influence de trois paramètres, un exogène (la saison) et deux endogènes (sexe, et âge) sur la prévalence et la charge parasitaire intestinale des individus d'une communauté de bonobos vivant en mosaïque forêt-savane**. Pour cela, nous avons collecté et analysé des échantillons de selles de bonobos prélevés en République Démocratique du Congo (RDC).

Dans une première partie bibliographique, nous présentons l'importance de la parasitologie en tant qu'outil de recherche dans un contexte de conservation d'une espèce. Nous développons ensuite les dangers zoonotiques portés par les primates. Suivant une description du Bonobo et de ses particularités écologiques, nous établissons l'état des lieux des connaissances en parasitologie existantes pour cette espèce.

Dans une seconde partie, nous exposons l'étude expérimentale que nous avons menée. Après la contextualisation de notre étude présentant notamment le site d'étude de la population de bonobos suivie, nous présentons les méthodes utilisées. A la suite des résultats, ces derniers sont discutés en les confrontant aux données bibliographiques disponibles pour cette espèce et pour des espèces de GS phylogénétiquement proches et présents sur le même continent et parfois dans des milieux comparables que sont le Chimpanzé (*Pan troglodytes*) et le Gorille (*Gorilla* sp.).

1. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE : état des lieux des connaissances en parasitologie chez le Bonobo (*Pan paniscus*)

1.1. Intérêt de la parasitologie

1.1.1. Définitions

Le parasite, étymologiquement formé du préfixe grec *para-* (à côté de) et du radical *sitos* (nourriture) est celui qui se nourrit de choses qui ne lui appartiennent pas (qui sont à côté). La définition de ce qu'est un parasite au sens biologique, écologique et médical a constamment évolué dans l'histoire scientifique. D'après le dictionnaire Larousse, un parasite est un « organisme animal ou végétal qui se nourrit strictement aux dépens d'un organisme ou d'une espèce différente, de façon permanente ou pendant une phase de son cycle vital » (Larousse, 2020). Cette définition consensuelle doit être complétée par les micromycètes aptes à envahir différents organismes. Il faut donc bien retenir que le parasitisme s'appuie sur le mode de vie d'un organisme vivant aux dépens d'un autre. Dans le cadre de cette étude, nous retiendrons la définition proposée par Zelmer en 1998 qui insiste sur le caractère obligatoire et vital de l'infestation d'un hôte pour le parasite : « L'hôte constitue une source de nourriture et/ou un logement pour un autre organisme dont la survie dépend de lui : le parasite » (Zelmer 1998). La relation qui lie l'hôte et le parasite est donc considérée comme unilatérale, au bénéfice propre du parasite.

La parasitologie est la science qui a pour objet l'étude des parasites et de ses interactions avec les hôtes et l'environnement. Il existe de nombreuses méthodes d'études parasitaires, qu'elles soient cliniques, de terrain, ou de laboratoire, qui sont essentielles et complémentaires à la compréhension des écosystèmes.

1.1.2. La parasitologie comme outil

Les maladies, dont les infections et infestations parasitaires, jouent un rôle majeur dans la régulation des populations sauvages qui demeure difficile à quantifier. L'émergence de maladies infectieuses dans un environnement donné est en effet le reflet des pressions environnementales et des changements survenant dans ce dernier. Dans une population

humaine, il existe six facteurs favorisant l'émergence d'une maladie infectieuse : changements démographiques, changements technologiques et industriels, échanges internationaux, adaptation microbienne, mesures de santé publique et changements environnementaux (Prince, Kimball 1993).

Or 75% des maladies humaines sont zoonotiques – c'est-à-dire, transmissible à des espèces animales et inversement (Jones et al. 2008). Avec l'augmentation des échanges internationaux, et notamment l'émergence de l'éco-tourisme, les contacts avec de tels pathogènes sont augmentés et leur circulation dans les populations humaines et animales est favorisée.

La parasitologie est donc, entre autres, un outil de choix pour étudier un écosystème et comprendre les relations qui existent entre une espèce animale et son environnement. Utilisée dans le cadre d'un suivi de santé individuel, elle permet d'obtenir des données sanitaires indispensables à la conservation (Masi et al. 2012 ; Narat 2014). C'est par exemple grâce à un suivi parasitologique effectué pendant quarante ans que le Chimpanzé a pu être réintroduit dans le parc de l'île Rubondo en Tanzanie. L'introduction d'une espèce dans un nouvel environnement présente en effet un risque sanitaire majeur pour elle et les espèces déjà présentes. Un tel suivi a permis de mieux comprendre les dynamiques de transmission et d'évaluer les potentielles répercussions au long terme sur les individus réintroduits. (Petrzelková et al. 2010).

Nous avons vu que les suivis sanitaires sur un long terme participent à la conservation des espèces sauvages. Afin de comprendre l'intérêt des données de parasitologie, il convient maintenant de présenter quels facteurs influencent l'infection ou l'infestation parasitaire.

1.1.3. Un indicateur sous l'influence de nombreux facteurs

Chapman et ses collaborateurs élaborent en 2005 la figure suivante qui résume les interactions existant entre un hôte, son pathogène, et leur environnement (figure 1). Ce modèle s'applique aussi aux parasites. L'état parasitaire d'un individu est donc régi par un réseau d'influences de multiples facteurs qui ne sont pas tous endogènes (Chapman et al. 2005a).

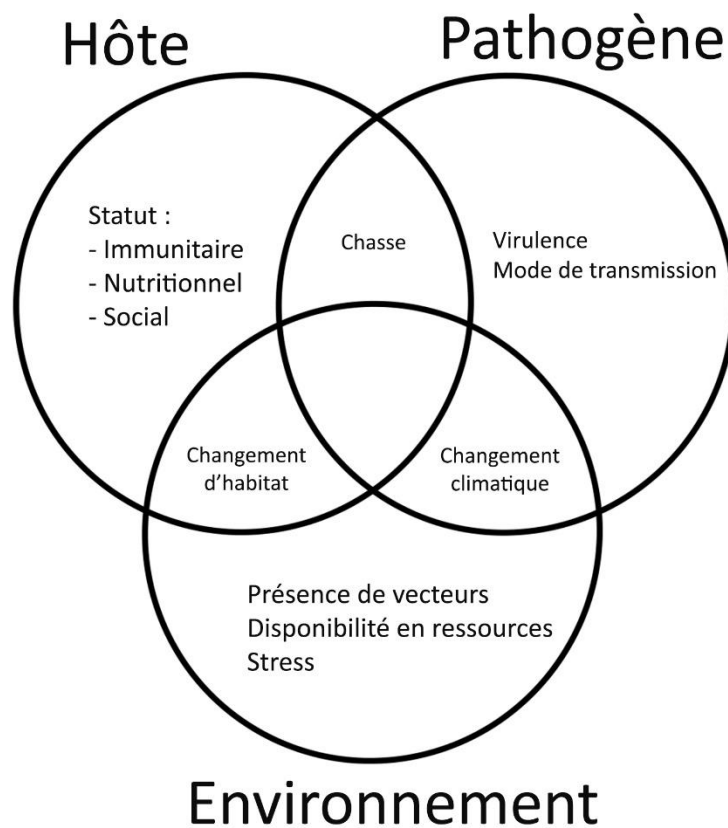


Figure 1 : Facteurs influençant la relation hôte-pathogène (d'après Chapman et al, 2005a)

L'apparition d'une maladie résulte de facteurs dépendant de l'hôte, de l'environnement, et du pathogène lui-même. Par exemple, les pratiques sociales des primates non-humains sont connues pour affecter la richesse et la diversité de leurs vers intestinaux et de leurs virus. Les perturbations environnementales humaines telles que la chasse ou la fragmentation de l'habitat ont une influence certaine sur les relations hôtes-pathogènes

L'un des facteurs extrinsèques influençant majoritairement la prévalence et la charge parasitaire sont les conditions environnementales (température, pluviométrie, hygrométrie) (Narat, 2014 ; Kalousová et al. 2014 ; MacIntosh et al. 2010) qui ont un effet direct sur le cycle de vie de certaines espèces de parasites ayant une phase de développement dans le milieu. De plus les conditions environnementales influencent la disponibilité alimentaire (utilisation d'aliments de réserves, ou ramassés au sol). nous retrouvons par exemple plus de strongles du genre *Necator* chez les pisteurs travaillant à la recherche des chimpanzés en Ouganda pendant la saison des pluies, alors que la charge parasitaire du chimpanzé est augmentée pour cette espèce de strongles durant cette période (Pafčo et al. 2019). Les gorilles des montagnes de République Centrafricaine (RCA) changent totalement leurs habitudes alimentaires frugivores pendant la saison des pluies et voient leur population parasitaire changer drastiquement dans le même temps. Tout cela pourrait être corrélé avec la consommation de certains végétaux disponibles uniquement en saison sèche ayant des vertus antiparasitaires (Masi et al. 2012). Les conditions environnementales ont aussi une influence sur le cycle de vie des parasites. C'est par exemple le cas pour les *Strongyloïdes* et les strongylidés dont les œufs et les larves survivent moins longtemps dans un environnement sec qu'humide (Viney 2007).

L'état parasitaire d'un individu dépend également du groupe dans lequel il évolue. Premièrement, la taille et la densité du groupe agissent directement sur la circulation des parasites entre les individus, qui est plus importante si le groupe est dense. Les interactions sociales ont également un rôle à jouer dans la transmission. En effet, des contacts fréquents, un partage alimentaire, du toilettage, des habitudes hygiéniques particulières favorisent la contamination interindividuelle.

Enfin, la charge parasitaire d'un individu dépend de facteurs individuels : génétique, sensibilité au stress, âge, et sexe notamment qui sont susceptibles d'influencer sa réponse immunitaire, et donc plus généralement sa réceptivité et sa sensibilité (Masi et al. 2012).

1.2. Primates et zoonoses

1.2.1. Classification

Le mot « primate », apparu en 1758 dans la dixième édition du *Systema Naturae* de Linné, est issu du latin *primas* qui signifie « Celui qui occupe la première place ». En effet, la classification linnéenne des primates contient à l'époque déjà l'Humain, placé au sommet de l'échelle des êtres.

Aujourd'hui, parmi les mammifères placentaires (infraclasse des Placentalia), l'ordre des « Primates » regroupe 512 espèces (IUCN Primate Specialists group., 2020) : les *strepsirrhiniens* qui comprennent les lémurs et les *haplorhiniens* contenant entre autres les hominidés dont font partie les humains, mais aussi les chimpanzés, les bonobos, et les gorilles. Les primates non-humains de la famille des hominidés sont appelés « Grands Singes » (GS).

La classification phylogénétique des primates ne fait pas à ce jour l'objet d'un consensus. Pour de nombreux nœuds de l'arbre phylogénétique, il existe des débats sur la position des taxons éteints ou non. Cela est dû aux nombreux genres ou espèces fossiles de primates qui ne sont pas précisément classés, ou dont la classification varie selon les auteurs, en raison du caractère fragmentaire et difficile à interpréter des vestiges découverts (Ciochon et al. 2004 ; Fleagle 2013). À défaut, plusieurs propositions de classification des primates et des grands singes sont proposées, ce qui rend la localisation du bonobo dans l'arbre imprécise et changeante, tout comme peut l'être celle de l'Homme (Goodman et al. 1998 ; 1989 ; Shoshani et al. 1996) (figure 2).

Bailey et al, 1991 (et Goodman et al., 1989)	Shoshani et al, 1996	Goodman et al, 1998, 2001, 2003
Famille Hominidae Sous famille Hylobatinae <i>Hylobates</i> Sous famille Homininae Tribu Pongini <i>Pongo</i> Tribu Hominini Sous tribu Gorillina <i>Gorilla</i> Sous tribu Hominina <i>Pan</i> <i>Homo</i>	Famille Hylobatidae <i>Hylobates</i> <i>Symphalangus</i> Famille Hominidae Sous famille Ponginae <i>Pongo</i> Sous famille Homininae Tribu Gorillini <i>Gorilla</i> Tribu Hominini <i>Pan</i> <i>Homo</i>	Famille Hominidae Sous famille Homininae Tribu Hylobatini Sous tribu Hylobatina <i>Hylobates</i> <i>Symphalangus</i> Tribu Hominini Sous tribu Pongina <i>Pongo</i> Sous tribu Hominina <i>Gorilla</i> <i>Homo</i> <i>Homo (Pan)</i> <i>Homo (Homo)</i>

Figure 2 : Exemples de classification de l'humain dans l'arbre phylogénétique des primates
(@<https://planet-vie.ens.fr>)

Dans chacun de ces trois exemples, l'humain fait partie de la famille Hominidés aux côtés des Grands Singes que sont le gorille, l'Orang-Outang, le chimpanzé et le bonobo. Sa localisation précise diffère selon les auteurs, pourtant contemporains.

Plus récemment, Springer et ses collaborateurs placent l'humain dans la même famille que les autres Grands Singes, mais dans une sous-tribu qui lui est propre : les Hominina (figure 3) (Springer et al. 2012).

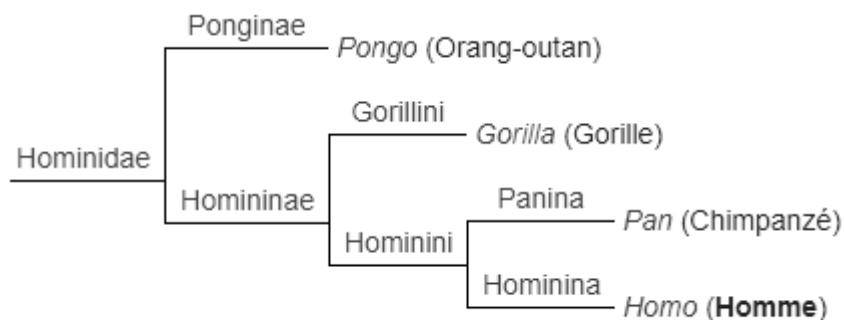


Figure 3 : Classification phylogénétique récente de l'humain selon Springer et al. 2012.

Barriol résume l'ensemble de ces controverses, car elles touchent de près à l'Homme et à sa position dans la nature, ainsi : « Seule la catégorie « espèce » semble avoir une existence biologique, les catégories supra-spécifiques n'étant que le fruit de l'idée du classificateur. Dans le cas de la lignée humaine, il est clair que les arguments philosophiques, voire ésotériques, peuvent prendre le pas sur les arguments scientifiques » (Barriol 2015).

Certaines classifications excluent en effet l'humain des groupes contenant les grands singes. Il s'agit de la classification « traditionnelle » constituée des groupes paraphylétiques (ne regroupant pas toutes les espèces issues d'un même ancêtre commun) (figure 4) (Feagle, 1998).

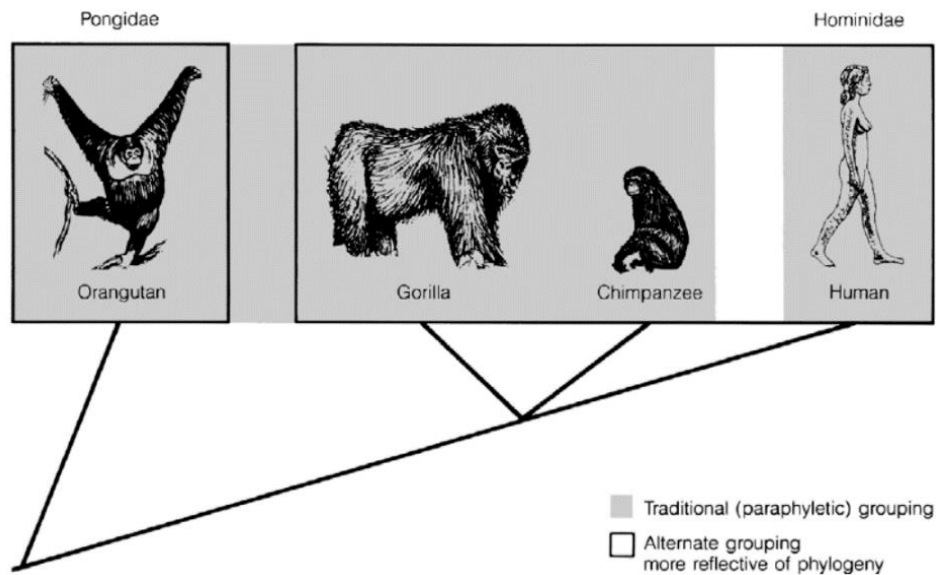


Figure 4 : Classifications paraphylétique et monophylétique de l'être-humain (Feagle 1998)

La classification « traditionnelle » est paraphylétique. C'est-à-dire qu'elle ne prend pas tous les descendants d'un même ancêtre commun. Elle est à opposer à une classification monophylétique qui regroupe une espèce ancestrale et l'ensemble de ses descendants.

Dans ce contexte, nous retiendrons la classification des chimpanzés proposée dans le *Handbook of the Mammals of the world, Vol. 3 Primates* (Lambert 2014) :

- Embranchement : *Chortada*
- Classe : *Mammifères*
- Ordre : *Primates*
- Famille : *Hominidés*
- Genre : *Pan*
- Espèces : ***Paniscus (bonobo)*** ou *Troglodytes* (chimpanzé)
- 4 sous espèces de chimpanzé (Wildman et al. 2003) :
 - *P. t. troglodytes* (Afrique centrale)
 - *P. t. verus* (Afrique de l'Ouest)
 - *P. t. Schweinfurthii* (Afrique de l'Est)
 - *P. t. Vellerosus* (Afrique de l'Ouest, Nigéria, Cameroun)

Finalement, quelles que soient leurs places dans la classification, la proximité qui existe entre l'humain et les GS ne fait plus de doute. Avec 98,5% du génome en commun avec le nôtre, le Bonobo est considéré depuis longtemps comme étant l'un de nos plus proches parents avec le Chimpanzé (Waal 1995).

1.2.2. Implications en parasitologie

Cette proximité phylogénétique participe certainement à la fois à une sensibilité et une réceptivité importante des primates non humains, et particulièrement les GS, à de nombreuses infections et infestations humaines et inversement. Il a été ainsi recensé des cas de transmissions d'agents pathogènes de l'Humain aux GS, dans les zones d'écotourisme notamment (Pafčo et al. 2019). C'est le cas par exemple de *Plasmodium falciparum* qui est à l'origine de la malaria, de *Trypanosoma brucei* qui provoque la maladie du sommeil ou encore de très nombreux protozoaires et helminthes intestinaux (Chapman et al. 2005). En 2010, *Cryptosporidium parvum*, *Giardia (Lambli) duodenalis*, *Encephalitozoon intestinalis* ont été identifiés comme étant à risque zoonotique pour le Gorille de montagne (Petrzelková et al. 2010). Il est envisageable que l'épidémie du Filovirus Ebola en 2013 ait grandement contribué à diminuer des populations de gorilles et de chimpanzés en Afrique de l'Ouest, même si l'humain n'a pas été apparemment impliqué directement dans les contaminations de GS (Ponce et al. 2019). Pour ce qui est des strongles partagés par les humains et les grands singes, les genres *Oesophagostomum* et *Necator* sont ceux qui semblent les plus fréquemment impliqués (Pafčo et al. 2019 ; Cibot et al. 2015)

Il existe donc une possibilité de transmission de parasites internes entre les GS (y compris les bonobos) et l'Humain. Certains de ces parasites sont à l'origine de graves maladies qui peuvent avoir des conséquences humaines et sociales dramatiques dans un pays où l'accès à des soins médicaux est parfois compliqué. Dans de nombreuses régions de la République Démocratique du Congo (RDC), humains et bonobos partagent et utilisent le même habitat depuis longtemps (Kano 1980).

La destruction de l'habitat et sa fragmentation sont des facteurs majeurs d'émergence de maladies à toutes les échelles (locale, régionale, ou multirégionale) et augmentent donc les risques de transmission de pathogènes à l'Humain et réciproquement (Chapman et al. 2005).

Pour ce qui est des parasites intestinaux, le partage de l'habitat favorise la transmission (Pafčo et al. 2019), notamment pour ceux qui ont un stade évolutif passant par l'environnement. En 2015, Narat a comparé les selles de bonobos et d'humains se côtoyant dans la forêt de Manzano en RDC (Narat et al. 2015). Trois ordres d'helminthes communs aux bonobos et aux humains ont été identifiés : Strongylida (*Necator americanus* chez les humains et *Necator* sp. et *Oesophagostomum stephanostomum* chez les bonobos), les Ascaridida (*Enterobius* sp.), et les Tricocephalida (*Capillaria brochieri* chez les bonobos et *Calodium hepaticum* chez les humains). D'après l'Institut National de la Recherche et de la Santé, *N. americanus* n'est pas zoonotique (Base de données de l'INRS, 2015 : *Necator americanus*), cependant cette espèce a déjà été observée chez des animaux (Orihel 1971 ; Stracke et al. 2020). *Oesophagostomum stephanostomum* et les parasites du genre *Enterobius* sont quant à eux considérés comme des zoonoses (Bussi ras, Chermette 1995 ; Dupain 2009 ; Am et al. 1995). Contrairement à *Capillaria brochieri* dont le potentiel zoonotique n'est pas encore prouv , *Calodium hepaticum* (= *Capillaria hepatica*) (Fuehrer et al. 2011 ; Pizzi et al. 2008) a d j   t  diagnostiqu  chez des PNH et chez l'Homme. Les esp ces d'helminthes retrouv es chez les humains et les bonobos par Narat en 2015 semblent  tre diff rentes et aucune contamination crois e significative n'a pu  tre mise en  vidence au moment des travaux (Narat et al. 2015). Cependant, il n'est pas exclu que les contacts directs ou indirects entre bonobos et humain dans les for ts locales et des p riodes de baisse immunitaire (stress,  mergence d'une maladie, changement environnemental...) puissent entra ner des infestations crois es intersp cifiques. Le maintien du suivi parasitaire des bonobos et des humains de cette r gion est donc indispensable pour comprendre les dynamiques de contamination, identifier les risques, et pouvoir agir aupr s des populations humaines ou animales.

1.2.4. Les zoonoses des primates

Proposer une liste exhaustive de toutes les maladies zoonotiques portées par les primates non-humains est difficile. En effet, les espèces de primates sont nombreuses et les risques ne sont pas les mêmes selon la région du monde étudiée et l'origine et l'espèce de l'animal. En Europe, par exemple, hormis sur le rocher de Gibraltar, il n'existe aucun primate-non-humain sauvage indigène. D'après l'Agence Nationale de Sécurité Sanitaire de l'Alimentation, de l'Environnement et du Travail (ANSES), les contacts potentiels avec l'une de ces espèces en Europe résultent de l'une des trois situations suivantes :

- Animal de laboratoire ou d'expérimentation.
- Animal de zoo ou provenant d'un établissement de présentation au public.
- Animal détenu par un particulier.

Pour ce qui est des dangers induits par les espèces introduites ou importées en Europe, ils sont mieux connus et font l'objet d'une réglementation sanitaire. Ce n'est pas le cas pour les maladies portées par les espèces sauvages réparties sur la surface de la planète qui sont très diversifiées. C'est dans ce contexte, et la lumière de revues d'articles que les tableaux suivants ont été élaborés (tableaux 1, 2 et 3). Ces derniers proposent ici une liste non exhaustive des maladies zoonotiques portées par les primates-non-humains compte tenu des remarques préliminaires ci-dessus.

Tableau 1 : Zoonoses bactériennes portés par les Primates Non-Humains (PNH)

Bactérie zoonotique	PNH porteurs potentiels	Source
<i>Mycobacterium leprae</i> (lèpre)	Chimpanzé (<i>Pan troglodytes</i>) Mangabey (<i>Cercocebus atys</i>)	Be.anses.fr (bulletin épidémiologique n°11)
<i>Mycobacterium tuberculosis</i> (tuberculose)	tous	Vdh.virginia.gov (<i>potential zoonoses from nonhuman primates, attachment 2</i>)
<i>Shigella sp.</i>	tous	Vdh.virginia.gov (<i>potential zoonoses from nonhuman primates, attachment 2</i>)
<i>Salmonella sp.</i>	tous	Be.anses.fr (bulletin épidémiologique n°11)
<i>Escherichia coli</i>	tous	(Burgos-Rodriguez 2011)
<i>Brucella sp.</i>	Babouins (<i>Sapio sp.</i>)	(Nelly 2010)
<i>Bacillus anthracis</i> (fièvre charbonneuse)	Babouins (<i>Sapio sp.</i>), chimpanzés (<i>Pan spp.</i>), Macaques	(Nelly 2010)
<i>Clostridium tetani</i> (tétanos)	tous	(Burgos-Rodriguez 2011)

Tableau 2 : Zoonoses virales portées par les Primates non-Humains (PNH).

Virus zoonotique	PNH porteurs potentiels	Source
Lyssavirus (rage)	tous	Be.anses.fr (bulletin épidémiologique n°11)
Herpesvirus (virus B simien)	Macaques asiatiques	Vdh.virginia.gov (<i>potential zoonoses from nonhuman primates, attachment 2</i>)
Filovirus (Ebola, Marburg)	Inconnu (Ebola) Singe vert et autres ? (Marburg)	Vdh.virginia.gov (<i>potential zoonoses from nonhuman primates, attachment 2</i>)
Flavivirus (Fièvre jaune)	Tous en Amérique et Afrique	Be.anses.fr (bulletin épidémiologique n°11)
Virus de la rubéole	Macaques	Vdh.virginia.gov (<i>potential zoonoses from nonhuman primates, attachment 2</i>)
VHB (hépatite B)	Gibbon (<i>Hylobates</i> sp.), GS	oie.int
Virus de l'hépatite callitrichide	Tamarin (<i>Saguinus imperator</i>) marmousets (<i>Callithrix</i> sp.)	(Burgos-Rodriguez 2011)
Retrovirus	tous	(Burgos-Rodriguez 2011)
Poxvirus	tous	(Burgos-Rodriguez 2011)
SIV et HIV (lentivirus)	Chimpanzés (<i>Pan</i> spp.) Mangabey (<i>Cercocebus atys</i>)	(Burgos-Rodriguez 2011)

Tableau 3 : Zoonoses parasitaires portées par les Primates Non-Humains (PNH).

Parasite zoonotique	PNH porteurs potentiels	Source
<i>Bertilla mucronata</i> , <i>B. studeri</i> (Cestodes)	Tous	Be.anses.fr (bulletin épidémiologique n°11)
<i>Brugia malayi</i> (Nématode - filaire)	Tous en Asie	Be.anses.fr (bulletin épidémiologique n°11)
<i>Oesophagostomum</i> sp. (Nématode - strongle)	Tous	Be.anses.fr (bulletin épidémiologique n°11) ; (Dupain, 2009) (Bussiéras, Chermette 1995)
<i>Ternidens deminutus</i> (Nématode - strongle)	Tous en Afrique et Asie	Be.anses.fr (bulletin épidémiologique n°11)
<i>Schistosoma</i> sp. (Trématode)	Babouins (<i>Papio anubis</i> , <i>P. doguera</i>)	Be.anses.fr (bulletin épidémiologique n°11)
<i>Plasmodium</i> sp. (Protozoaire)	Tous	Be.anses.fr (bulletin épidémiologique n°11)
<i>Entamoeba histolytica</i> (Protozoaire)	Chimpanzés (<i>Pan</i> spp.), autres ?	Vdh.virginia.gov (<i>potential zoonoses from nonhuman primates, attachment 2</i>)
<i>Balantidium coli</i> (Protozoaire)	Chimpanzés (<i>Pan</i> spp.)	Vdh.virginia.gov (<i>potential zoonoses from nonhuman primates, attachment 2</i>)
<i>Strongyloïdes fuelleborni</i> , <i>S. stercoralis</i> (Nématode – rhabdidite)	Tous en Afrique	Be.anses.fr (bulletin épidémiologique n°11)
<i>Enterobius vermicularis</i> (Nématodes - oxyure)	Chimpanzés (<i>Pan</i> spp.) Babouin Hamadryas (<i>Papio Hamadryas</i>)	Vdh.virginia.gov (<i>potential zoonoses from nonhuman primates, attachment 2</i>) (Am et al. 1995)(Ghandour et al. 1995)

<i>Necator americanus</i> (Nématode - strongles)	Chimpanzé (<i>Pan troglodytes</i>)	(Orihel 1971) (Stracke et al. 2020)
<i>Calodium hepaticum</i> (Nématode, Capilariidés)	Chimpanzé (<i>Pan troglodytes</i>)	(Fuehrer et al. 2011 ; Pizzi et al. 2008)

En parcourant la bibliographie portant sur les maladies des primates, il est remarquable que le Bonobo soit peu évoqué. A l'inverse, les données sont très riches en ce qui concerne l'autre espèce représentant le genre *Pan* : le Chimpanzé, et cela est d'autant plus vrai en parasitologie. En effet, il existe à ce jour cinq études évoquant les helminthoses intestinales des bonobos :

- **Hasegawa et al. (1983)** : « A parasitological survey on the feces of pygmy chimpanzees, *Pan paniscus*, at Wanba, Zaïre ».
- **Dupain et al. (2009)** : « Gastrointestinal parasites of bonobos in the Lomako Forest, Democratic Republic of Congo. ».
- **Guillot et al. (2012)** : « Nematodes of the genus *Oesophagostomum*: an emerging risk for humans and apes in Africa? ».
- **Narat et al. (2015)** : « Intestinal helminths of wild bonobos in forest-savannah mosaic : risk assessment of cross-species transmission with local people in the Democratic Republic of the Congo »
- **Ngbolua et al. (2018)** : « A parasitological survey on the feces of *Pan paniscus* Schwartz (1929) in semi liberty at « Lola ya Bonobo » sanctuary (Kinshasa city, DR Congo) »

Comme nous l'avons évoqué plus haut, obtenir des données de parasitologie constitue un réel intérêt pour la conservation des bonobos sauvages et des humains les côtoyant, car cela permet un suivi indirect de l'état de santé des individus. Un suivi longitudinal de long terme de la population parasitaire intestinal des bonobos permettrait de visualiser son évolution au cours du temps et de la confronter à des facteurs environnementaux et individuels. La présente étude se propose donc de contribuer à éclaircir cette zone d'ombre bibliographique en se focalisant sur les helminthes intestinaux des bonobos.

1.3. Le bonobo comme sujet d'étude

1.3.1. Généralités

Le Bonobo (*Pan paniscus*) ressemble au Chimpanzé (*Pan troglodytes*) sur de nombreux aspects. D'après Waal, il serait plus gracile que ce dernier, en raison de sa petite taille, ses bras plus longs, sa tête plus petite et son visage plus plat que celui d'un chimpanzé, ses lèvres rouges, ses petites oreilles, et ses longs cheveux noirs avec une raie au milieu (Waal 1995) (figures 5 et 6). Les bonobos vivent une cinquantaine d'années. Les femelles donnent naissance à un petit tous les quatre à six ans. A quatre ans, l'enfant devient juvénile, puis entre dans l'âge adulte aux alentours de quinze ans (Furuichi 1989).



Figure 5 : Le Bonobo
©animalfactguide.com



Figure 6 : Le Chimpanzé
©zoobeauval.com

1.3.2. Répartition, habitat et statut de conservation

L'aire de répartition des bonobos sur la planète est restreinte (figure 7). Ils n'existent à l'état naturel que sur la rive gauche du fleuve Congo, en RDC d'où ils sont endémiques (Kano 1980). Ils se répartissent pour la plupart dans des habitats essentiellement boisés, de forêt dense et humide, dont les arbres fournissent nourriture et abris. Cependant, quelques sous populations de bonobos vivent aujourd'hui dans des environnements fractionnés en « mosaïque », alternant forêts denses et savanes herbeuses ou arbustives.

Le domaine vital d'un groupe de bonobos s'étend sur 20 à 60 kilomètres carrés (Fruth et al. 2016). Ces espaces forestiers sont partagés avec de nombreuses espèces animales dont d'autres primates, comme des cercopithèques (*Cercopithecus ascanius*, *Cercopithecus wolfi*, *Cercopithecus neglectus*), quelques groupes de colobes (*Colobus angolensis angolensis*, *Piliocolobus tholloni*) et de mangabeys (*Lophocebus aterrimus*). Les forêts équatoriales en RDC sont utilisées par les humains qui en tirent cultures, gibiers (viande de brousse), bois de chauffage, et ressources minières (or, diamant...), à petite ou grande échelle (de Wasseige et al. 2012).

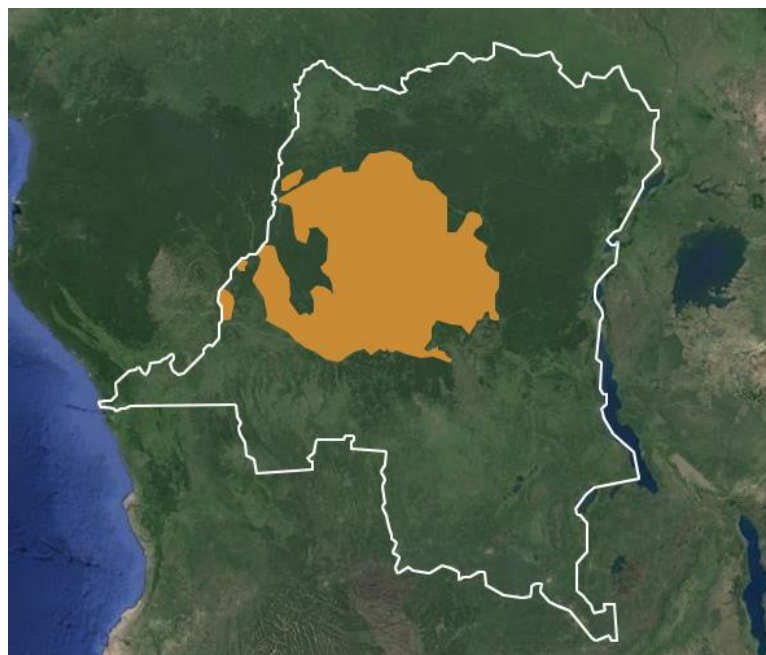


Figure 7 : Aire de répartition géographique des bonobos. Le trait blanc délimite les frontières de la RDC.

(©iucnredlist.org, fond de carte ©Google maps)

Les bonobos évitent habituellement les espaces trop fragmentés et les zones de fortes activités humaines (Hickey et al. 2012). De plus, il existe dans certaines zones rurales des interdits alimentaires culturels envers le bonobo. A titre d'exemple, dans la chefferie des Batéké Nord (Territoire de Bolobo, RDC), le Bonobo est considéré comme étant un ancien humain ayant fui dans la forêt à cause de ses dettes impayées et s'étant changé en singe. Ce statut particulier le protège de la chasse par les populations humaines locales, même si l'interdit alimentaire est de moins en moins respecté aujourd'hui (Narat et al. 2015).

Malgré cela, la population mondiale de bonobos est depuis plusieurs décennies en nette diminution, si bien que depuis 1977, l'espèce est classée dans l'annexe 1 de la convention CITES et considérée depuis 1996 comme « en danger d'extinction » sur la liste rouge de l'IUCN. En 2012, la population de bonobos en RDC a été estimée à entre 15 000 et 50 000 individus.

Plusieurs dangers menaçant le Bonobo expliquent en partie cette chute démographique, comme le braconnage ou les maladies, associés au faible taux de natalité de l'espèce (un petit tous les cinq ans). Mais l'analyse des menaces faites par l'UICN et l'Institut Congolais pour la Conservation de la Nature (ICCN) en 2012 indique que la chasse n'est pas la menace la plus importante dans toutes les zones, mais la perte et la fragmentation d'habitat et les risques de transmission zoonotiques associés.

Même si les activités humaines sont donc la première cause de disparition des bonobos, ce propos est à nuancer. En effet, si l'exploitation agricole des plaines et des forêts et les cultures de brûlis pratiquées dans la région sont à l'origine de la perte d'habitat, toute activité humaine n'est pas nécessairement délétère pour les bonobos. En effet, il est maintenant admis que les activités traditionnelles raisonnées, cantonnées à de petites surfaces, respectant les temps de jachère longs et préservant les arbres, ne constituent non seulement pas une menace pour l'habitat des bonobos, mais permettent au contraire un renouvellement de la forêt (Fimbel 1994 ; Karthik 2009). Les populations humaines locales historiquement implantées dans ces espaces et pratiquant une agriculture raisonnée à petite échelle ne doivent donc pas être considérées comme les premières menaces et doivent être prises en compte dans l'élaboration d'un projet de conservation où elles peuvent avoir un rôle positif à jouer.

1.3.3. Vie sociale et reproduction

Les bonobos s'organisent en groupes très cohésifs. Les communautés sont multimâles et multifemelles et ont une organisation de type fission-fusion tout comme le Chimpanzé. C'est-à-dire que la taille et la composition du groupe est changeante selon le moment ou l'environnement dans lequel il évolue. Ainsi, les individus se regroupent (fusion) ou se séparent (fission) selon les disponibilités en ressources, les lieux de couchage, les relations entre eux, les autres groupes croisés, etc... Ces groupes peuvent être de taille importante et comporter plus d'une cinquantaine d'individus (Boesch et al. 2002 ; Furuichi 2009).

Les liens sociaux au sein d'un groupe sont forts, particulièrement entre les femelles. Les comportements sexuels sont fréquents et jouent un rôle central dans les interactions sociales en créant des liens diminuant les tensions. Les copulations sont de courte durée et se font dans de nombreuses positions (dorso-ventral, ventro-ventrale, ou autre) entre adultes, mais les individus immatures sont également concernés.

Des comportements de frottement génitaux ont également été observés entre femelles (Kano, 1980) (figure 8). Ces comportements peu répandus chez les autres GS ont grandement contribué à conférer au Bonobo une image unique dans l'imaginaire occidental. Un singe « amoureux », « hippie », « débridé », qui est aujourd'hui devenu un porte-étendard de la ressemblance entre le singe et l'humain.



Figure 8 : Deux bonobos femelles pratiquant le frottement génito-génital au sanctuaire Lola Ya Bonobo
(©Zanna Clay)

Cette particularité sociale des bonobos serait due à une plus grande disponibilité alimentaire dans l'habitat des bonobos que dans celui des chimpanzés, qui sont aussi en compétition avec les gorilles pour la consommation de végétation terrestre herbacée. La recherche d'alimentation étant moins demandeuse en temps et en énergie et les groupes étant plus stables, des relations apaisées et durables auraient vu le jour (Wrangham et al. 1996).

Les femelles sont sexuellement inactives lorsqu'elles sont enceintes ou à la charge d'un petit n'ayant pas encore atteint trois ans. Le cycle sexuel complet d'une femelle dure entre 37 et 49 jours. Lors de l'ovulation, pendant 3 à 22 jours, la réceptivité de la femelle est maximale et un gonflement de la vulve est visible (Furuichi 1987). La première mise-bas a généralement lieu à 13-14 ans (Waal 1995).

Les comportements agonistes sont brutaux et la plupart du temps courts. Ils concernent surtout les mâles (Kano, 1980).

Les bonobos sont donc des animaux sociaux ayant une activité sexuelle indistincte de leurs interactions sociales quotidiennes. La vie des petits est marquée par le jeu, qui est prédominant et fait partie de l'apprentissage. Waal décrit des jeux observés à l'état naturel qui pourraient nous paraître très humains comme des parties de cache-cache, des jeux d'obstacles les yeux masqués, ou des grimaces. En effet, le Bonobo possède un répertoire de mimiques très étendu, ce qui fait de lui un animal extrêmement expressif (Waal 1995).

1.3.4. Alimentation

Les données sur l'alimentation des bonobos sont récentes car les études de terrain n'ont commencé que dans les années soixante-dix. Ils sont essentiellement frugivores, mais consomment également des tiges, des feuilles, des champignons, du miel, ainsi que des petites proies telles que des invertébrés, des reptiles, et de petits mammifères (rongeurs, primates, petits ongulés) (Narat, 2014 ; Badrian, Malenky 1984).

Les fruits consommés le plus souvent sont des fruits à pulpe molle récoltés directement sur l'arbre, ou ramassés au sol. Badrian et Malenky décrivent en 1984 dix espèces végétales qui représentent à elles seules en quantité 70% des fruits mangés par les bonobos dans la forêt de Lomako (forêt continue, n'alternant pas avec des zones de savane) : *Dialium* sp. (trois espèces), *Uapaca guineensis*, *Ficus* sp. (deux espèces), *Antiaris toxicaria*, *Pancovia laurentii*,

Polyalthia suaveolens, et *Anonidium mannii*. Les proportions des parties végétales consommées sont les suivantes : 54 % fruits, 21.2% feuilles, 7.1% graines, 6.2% pétioles de feuilles, 6.2% tiges tendres, et 4.4% fleurs (Badrian, Malenky 1984).

La consommation de viande par les bonobos est anecdotique et opportuniste (Hohmann & Fruth 2008). La proie est rarement traquée, mais capturée par des individus isolés à la faveur de circonstances avantageuses. Elle est ensuite rarement partagée, parfois entre membres de la même famille (Hohmann & Fruth 2008).

1.4. Helminthoses et protozooses intestinales des bonobos

Nous pouvons nous attendre à ce que les bonobos vivant en forêt continue aient une population parasitaire intestinale légèrement différente de ceux vivant en mosaïque forêt-savane. En effet, certains helminthes intestinaux ont une phase de leur cycle de vie qui se déroule dans le milieu extérieur. Le recensement des helminthes intestinaux des bonobos a fait l'objet de quelques publications : deux en forêt continue (Hasegawa et al. 1983, Dupain et al. 2009), une en sanctuaire (Ngoblua et al. 2018) et une en mosaïque forêt-savane (Narat et al. 2015). Cependant, des espèces récurrentes ont été décrites par coproscopie et biologie moléculaire. Il faut néanmoins garder à l'esprit que les techniques utilisées dans les différentes études ne sont pas toujours les mêmes (sédimentation, flottaison, ou lecture directe...).

1.4.1. Nématodes

a) Strongles

Avec plus de 40% d'échantillons de selles positifs, les œufs de *Strongylida* (strongles) sont les plus fréquemment retrouvés chez le Bonobo en mosaïque forêt-savane (Narat et al. 2015). L'observation des œufs en microscopie optique ne permet d'identifier que l'Ordre du parasite, mais Hasegawa et ses collaborateurs supposent en 1983 en se basant sur leur taille que les bonobos sont principalement infestés par *Oesophagostomum stephanostomum*. Cette hypothèse a été confirmée en 2015 par Victor Narat par des techniques de biologie moléculaire (Narat et al. 2015). Ces mêmes techniques ont permis de trouver des séquences dont l'identification la plus proche est le genre *Necator* (Narat et al. 2015).

Ces parasites sont surveillés pour leur importance en santé publique. En effet l'ankylostomose et l'oesophagostomose nodulaire humaines ont de graves répercussions cliniques dans les pays où les conditions sanitaires sont insuffisantes et où l'accès aux soins peut être compliqué (Guillot et al. 2011). Leurs développements se font à l'intérieur du tube digestif de l'hôte après ingestion ou passage de la barrière cutanée où les adultes se reproduisent et pondent des œufs excrétés ensuite dans les fèces (Bethony et al. 2006 ; (Krief et al. 2008). Leurs cycles de vie sont donc directs monoxènes (figures 9 et 10) : ils incluent une phase dans le milieu extérieur et nécessitent un unique hôte définitif qui peut être un humain ou un GS.

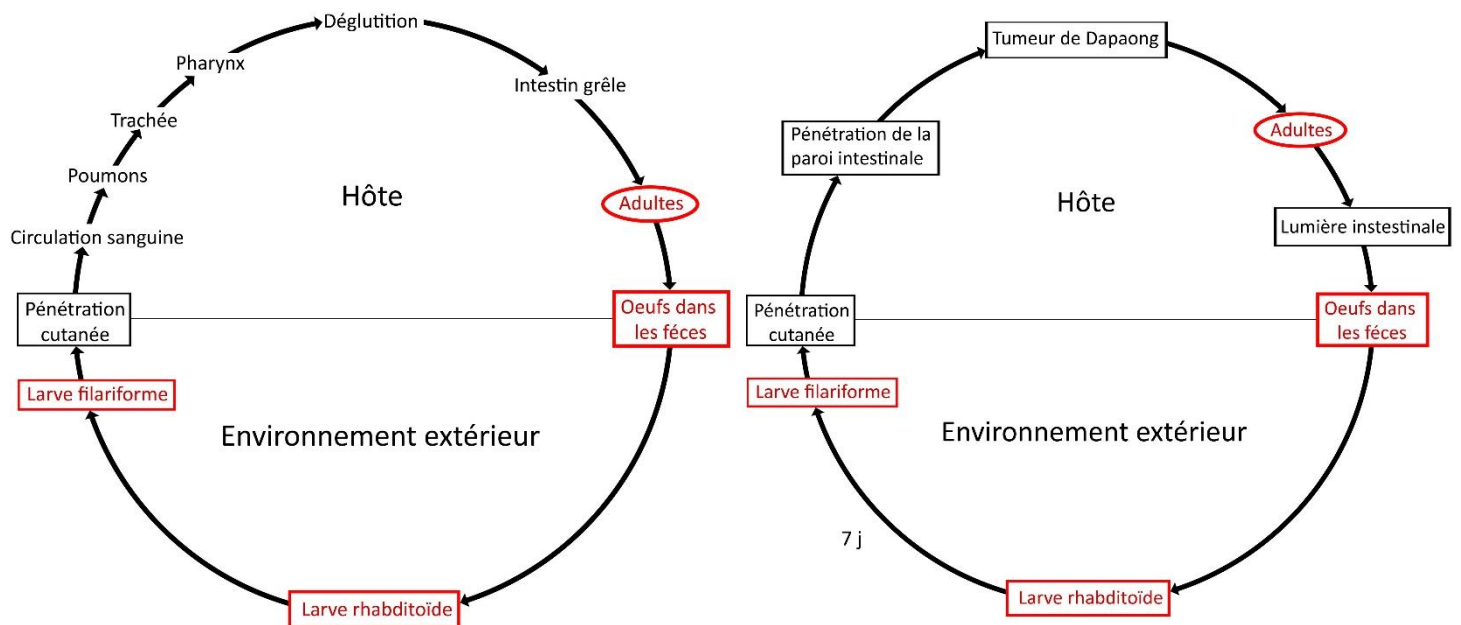


Figure 9 : Cycle de vie de *Necator americanus*
(d'après SuSanA secretariat 2014)

Figure 10 : Cycle de vie d'*Oesophagostomum stephanostomum*
(d'après web.stanford.edu)

Les manifestations cliniques associées à ces infestations sont provoqués principalement par les migrations larvaires et l'implantation des adultes. Les signes sont généraux (abattement, anémie, perte de poids...) et digestifs (lésions digestives, saignements, douleurs abdominales, etc...). Les nématodes du genre *Oesophagostomum* sont responsables plus spécifiquement de nodules nécrotico-caséux dans la paroi digestive des humains ou des GS, pouvant aller jusqu'à la formation d'un unique nodule contenant plusieurs parasites

appelé « tumeur de Dapaong » (Guillot et al. 2011 ; Krief et al. 2008). Krief décrit en 2008 deux cas d'oesophagostomose chez des grands singes en captivité (un chimpanzé et un gorille des montagnes) avec une issue fatale (Krief et al. 2008).

b) Strongyloïdes sp.

Les œufs de *Strongyloïdes sp.* sont ceux étant les plus fréquemment retrouvés chez les bonobos vivant en forêt continue (Entre 35,6 et 52,9% d'échantillons positifs) (Hasegawa et al. 1983 ; Dupain et al. 2009). En milieu fragmenté, ils apparaissent dans 2,6% des échantillons seulement (Narat et al. 2015). Les œufs observés pourraient être ceux de *S. fuelleborni* qui a déjà été isolé dans des selles de bonobo (Hasegawa et al. 2010). Le risque zoonotique induit par cette espèce est aujourd'hui connu. Le cycle de vie des espèces appartenant au genre *Strongyloïdes* est spécifique et complexe. La larve L3 infestante migre vers le tube digestif où elle devient une femelle adulte parthénogénique qui pond des œufs évacués par les selles. Les œufs éclosent pour donner des larves L1 mâles ou femelles. A partir de là, deux types de cycles sont possibles (figure 11) (Viney 2007) :

- Un cycle dit « indirect sexué » où les larves L1 émises dans le milieu extérieur évoluent en adultes libres dont la reproduction sexuée donne naissance à une nouvelle génération de larves. Cette dernière peut persister au stade L3 dans le milieu extérieur en attendant le passage d'un nouvel hôte. La pénétration dans ce dernier se fait par voie transcutanée. La larve migre ensuite via la circulation, le cœur droit, le poumon, puis est déglutie pour rejoindre le tube digestif.

Un cycle « direct asexué » où les larves L1 femelles émises dans le milieu extérieur évoluent jusqu'au stade L3 et infestent directement le nouvel hôte.

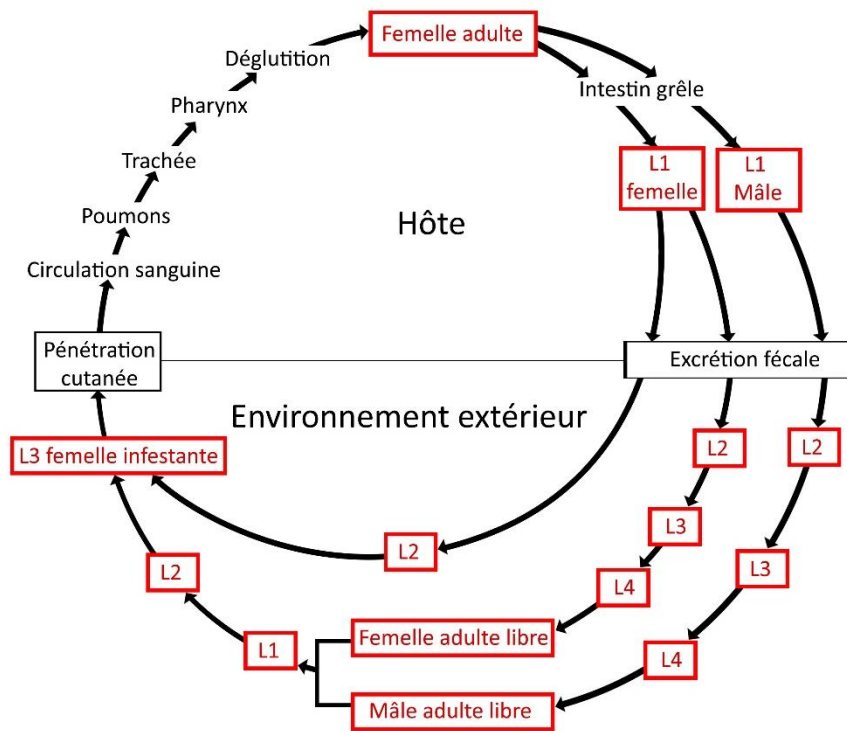


Figure 11 : Cycle de vie de *Strongyloides sp.*
 (d'après Harvey et al. 2000)

Un cycle hyper-infectieux endogène est également possible. La larve L1 ne quitte alors jamais le tube digestif et s'y développe jusqu'à devenir adulte. Dans tous les cas, les cycles sont monoxènes.

Même si la plupart des patients sont asymptomatiques, une strongyloïdiose peut provoquer des signes cliniques qui dans de rares cas peuvent être graves. Une irritation cutanée, un œdème localisé ou une toux sèche peuvent être provoqués par la migration larvaire. Des signes digestifs comme de la diarrhée, de la constipation, des douleurs abdominales ou un amaigrissement sont le témoin d'une infestation digestive chronique.

c) Capillariidés

Des crottes de bonobos contenant des œufs de nématodes appartenant à la famille des Capillariidés ont été émises par des bonobos vivant en forêt continue (21% d'échantillons positifs) comme en milieu fractionné (8,1% d'échantillons positifs) (Hasegawa et al. 1983 ; Narat et al. 2015). Les œufs identifiés par Narat étaient de taille supérieure à ceux retrouvés chez les humains locaux ce qui suggère une infestation par des espèces différentes. Des infections à *C. brochieri* ont déjà été diagnostiquées chez le Bonobo et pourraient présenter un risque zoonotique (Justine 1988). *Calodium hepaticum* (= *Capillaria hepatica*), qui a un tropisme hépatique, est retrouvé chez les humains et des PNH et notamment les chimpanzés. (Fuehrer et al. 2011 ; Pizzi et al. 2008). Enfin, des études coprologiques supposent que les PNH peuvent être porteurs d'*Eucoleus aerophilus* (= *Capillaria aerophila*) (Garapin 2014).

Contrairement à *C. hepaticum* qui pond ses œufs dans le parenchyme hépatique, *C. brochieri* et *Eucoleus aerophilus* (= *C. aerophila*) émettent leurs œufs dans le tube digestif de l'hôte, et ceux-ci sont bien visibles à la coproscopie. Le cycle de vie *C. hepaticum* ne comporte pas de passage par le milieu extérieur et la contamination se fait par ingestion de foie contaminé par des œufs larvés (figure 12). Les larves ainsi dégluties migrent *via* le système porte vers le foie où elles deviennent adultes et se reproduisent (Juncker-Voss et al. 2000). Le cycle de *E. aerophilus* est monoxène (figure 13). La contamination se fait par ingestion des œufs larvés infestants depuis le milieu extérieur ou d'un hôte paraténique porteur (comme le lombric). Les larves sont libérées dans la lumière intestinale puis migrent *via* la circulation sanguine jusqu'à la trachée et les grosses bronches où les œufs sont déposés, puis déglutis et émis *via* les selles (Taylor et al. 2007).

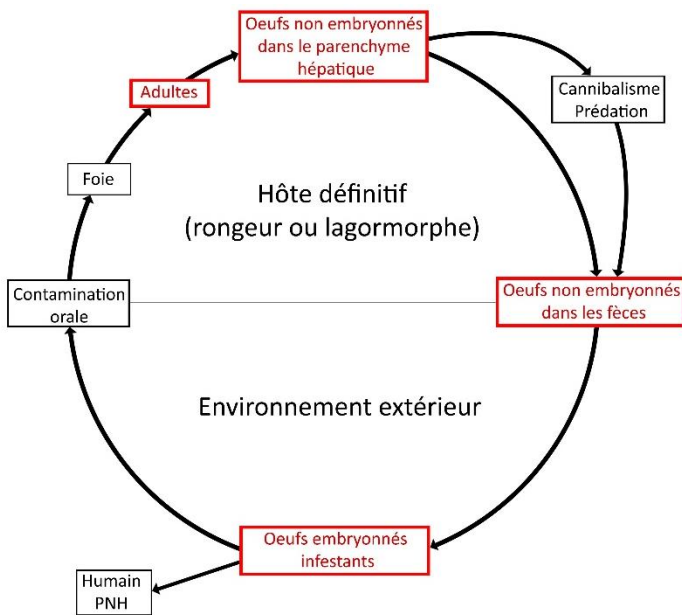


Figure 12 : Cycle de vie de *C. hepaticum*
(d'après .cdc.gov)

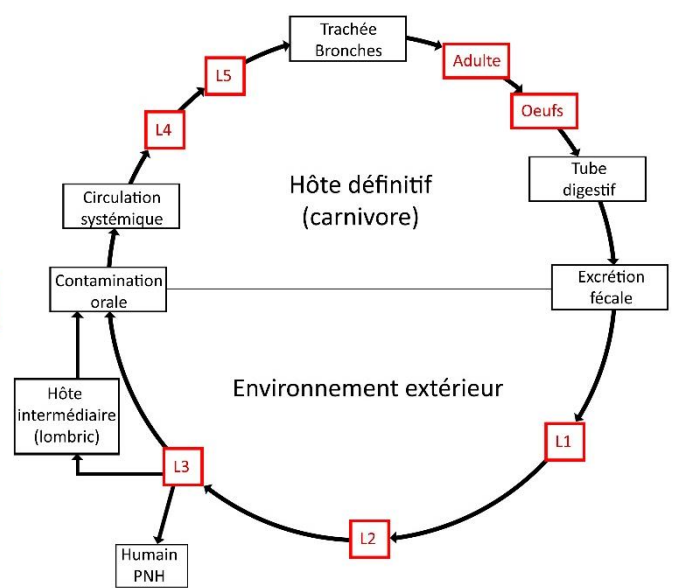


Figure 13 : Cycle de vie de *Eucolus aerophilus*
(d'après vetagrosup.fr)

Les répercussions cliniques d'une capillariose dépendent de la localisation des adultes et du site de ponte. Une infection à *E. aerophilus* est souvent asymptomatique mais peut provoquer des signes d'irritation respiratoire tels qu'une hypersécrétion de mucus, de la toux, des éternuements, et d'autres signes dépendant de la gravité de l'infestation et d'une éventuelle surinfection bactérienne (Garapin 2014). Les infections à *C. hepaticum* sont rares en médecine humaine et leurs manifestations cliniques sont peu spécifiques. Le développement des parasites dans le foie entraîne des lésions nécrotico-inflammatoires pouvant se répercuter sur le fonctionnement général du foie.

d) Oxyures

Moins fréquents, les œufs d'oxyuridés apparaissent avec une prévalence de 6,2% chez les bonobos vivant en forêt continue et 12,8% en milieu fragmenté (Hasegawa, 1983 ; Narat et al. 2015). S'il est admis que c'est le genre *Enterobius* qui est concerné, l'espèce infestant le Bonobo n'est pas précisément identifiée à ce jour, même si les résultats convergent vers *Enterobius anthropithecii*. Ce dernier est en effet connu pour infester les primates du genre *Pan*, contrairement à *Enterobius vermicularis* qui est spécifique à l'être humain. Chaque

espèce d'oxyure est spécifique à un genre d'hôte (Hugot et al. 1999) mais aucune étude ne prouve que des contaminations croisées sont impossibles. Une infestation simultanée par les deux espèces a même été mise en évidence chez un chimpanzé en captivité (Hasegawa, Udono 2007). Cependant, les œufs d'*Enterobius* sp. observés chez le Bonobo sauvage par Victor Narat en 2015 sont de taille différente de ceux retrouvés chez les humains vivant aux alentours (Narat et al. 2015).

Le cycle de vie des Oxyuridés (figure 14) est direct monoxène et ne compte qu'un hôte qui se contamine par voie oro-anale ou inhalation puis déglutition des œufs. Ces derniers survivent plusieurs jours voire semaines dans un environnement humide et peu ventilé. Une fois ingéré, l'œuf éclot et la larve s'installe dans la muqueuse de l'iléo-caecum où elle devient adulte. Une fois fécondée, la femelle migre en région péri-anale pour pondre dans les plis radiés aux marges anales en forçant la barrière du sphincter (Caldwell 1982).

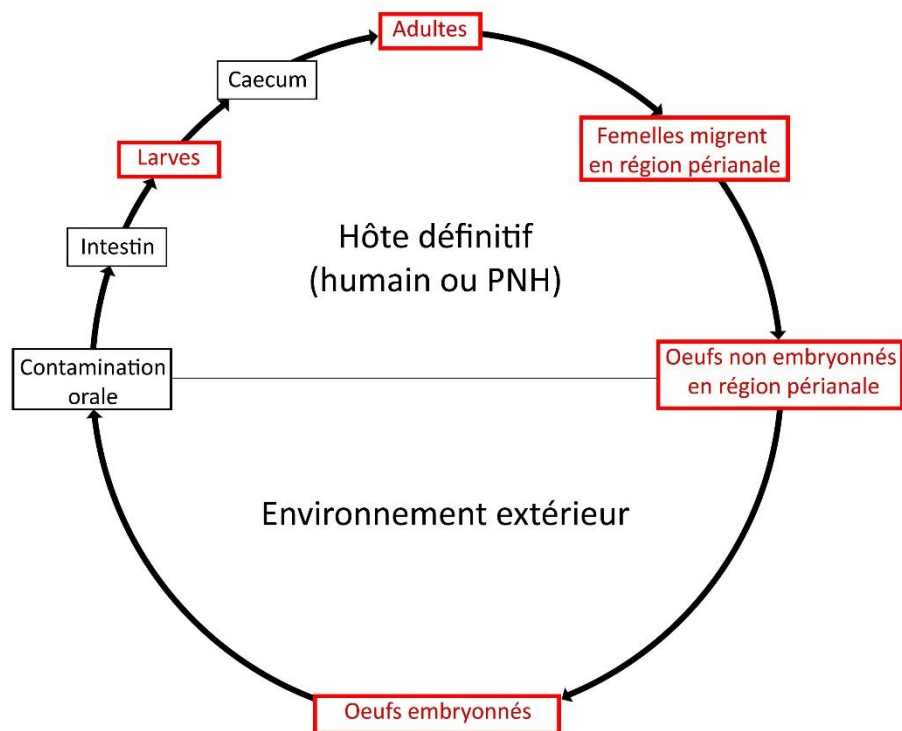


Figure 14 : Cycle de vie de *Enterobius* sp.
(d'après wikiwand.com)

Les signes cliniques d'une infestation à *Enterobius* sp. sont variables et les jeunes enfants sont plus fréquemment infestés que les adultes. Les infestations peuvent demeurer asymptomatiques. Le signe d'appel est généralement prurit anal nocturne, pendant la ponte de la femelle.

e) Trichures

Les œufs de parasites appartenant au genre *Trichuris* sont rarement retrouvés. En effet, ils ont été mis en évidence avec une prévalence d'environ 3% chez les bonobos en forêt continue (Hasegawa et al. 1983 ; Dupain 2009) et n'ont jamais été observés chez les bonobos vivant en milieu fragmenté (Narat et al. 2015). *Trichuris* sp. a un cycle monoxène entretenu par ingestion directe d'œufs embryonnés. Les adultes s'implantent et se reproduisent dans le caecum de l'hôte où ils pondent les œufs qui sont évacués par les selles (figure 15).

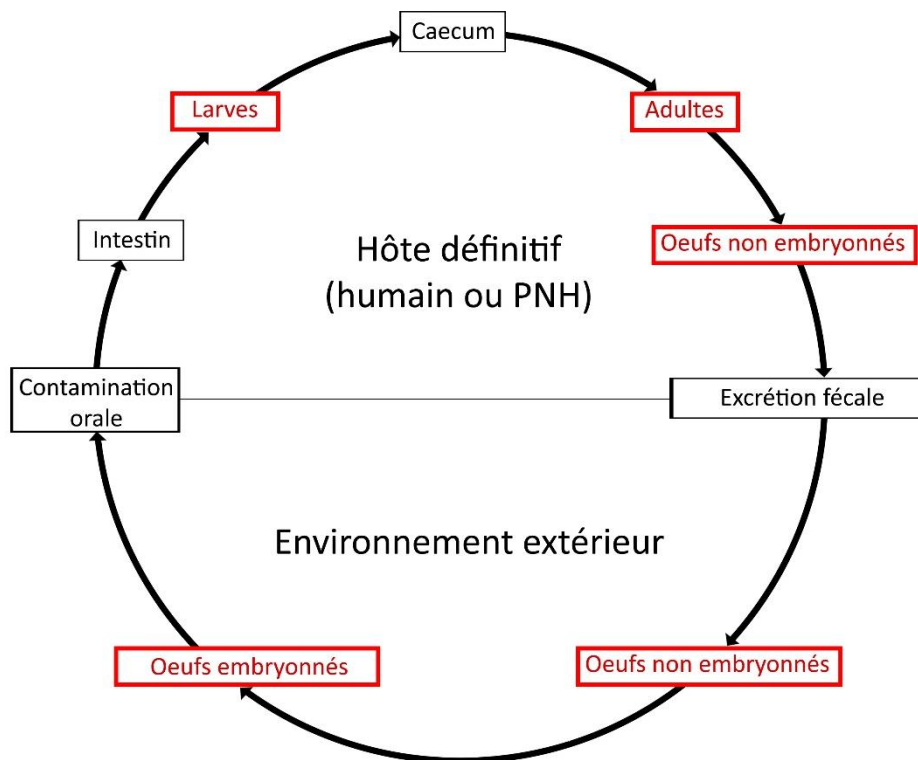


Figure 15 : Cycle de vie de *Trichuris* sp.
(d'après cdc.gov)

1.4.2. Trématodes

Les selles de bonobos contiennent des œufs de Dicrocoeliidae. Il s'agit de la seule famille de la classe des trématodes à apparaître à l'examen coproscopique. Sa prévalence est faible. En effet, hormis Hasegawa *et al.* qui les retrouvent dans 44,5% de ses échantillons issus de bonobos vivant en forêt continue (Hasegawa *et al.* 1983), les autres auteurs évoquent une prévalence comprise entre 3 et 6 % quel que soit l'environnement (Dupain *et al.* 2009 ; Narat *et al.* 2015). Même si l'espèce précise n'est pas identifiable à la coproscopie, les données de la littérature suggèrent qu'il pourrait s'agir de *Dicrocoelium lanceolatum* ou de *Concinnum brumpti* car ces espèces sont connues pour pouvoir infester les humains et les chimpanzés (Squire *et al.* 2018 ; Dollfus 1954). Le cycle de Dicrocoeliidae est hétéroxène et comprend toujours un gastéropode comme premier hôte intermédiaire puis un arthropode, souvent un insecte comme second hôte intermédiaire (figure 16). La contamination des bonobos pourrait survenir par ingestion d'insectes comme des fourmis présentes sur les aliments. (van Paridon *et al.* 2017). La contamination se fait en effet par ingestion du deuxième hôte intermédiaire.

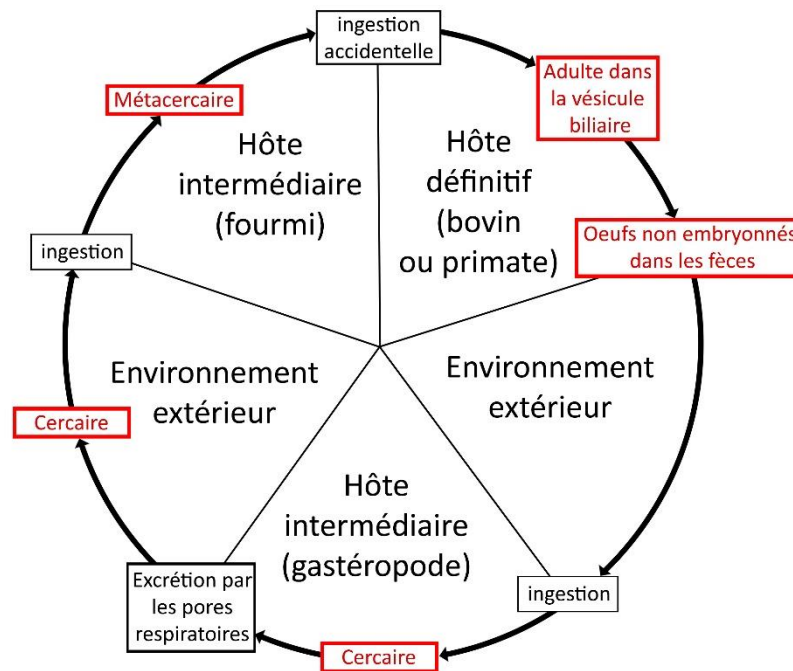


Figure 16 : Cycle de vie de *Dicrocoelium lanceolatum* (d'après cdc.gov)

1.4.3. Cestodes

Les œufs de cestodes sont très rarement observés. Narat a mis en évidence en effet en 2015 un unique œuf de *Taeniidae* dont l'espèce n'a pas été identifiée (Narat et al. 2015). Il semblerait donc que les bonobos ne soient que très ponctuellement contaminés par ces parasites.

1.4.4. Protozoaires

Les selles de bonobos et de chimpanzés sont très riches en *Troglodytella* sp., ce cilié est aujourd'hui hypothétiquement considéré comme symbiotique (Profousová et al. 2011a). Il participerait en effet en autres à l'hydrolyse des polysaccharides dans le tube digestif (Profousová et al. 2011a). Quel que soit le milieu de vie des bonobos étudiés, la prévalence de *Troglodytella* sp. dans leurs selles dépasse les 90%, ce qui signifie que la quasi-intégralité des bonobos étudiés étaient porteurs et qui plus est en grande quantité (Hasegawa et al. 1983 ; Narat et al. 2015). Cependant, seul le genre est identifiable au microscope. Malgré le fait qu'il soit aujourd'hui admis que le Chimpanzé est porteur de *T. brassarti*, l'espèce du *Troglodytella* retrouvée chez le Bonobo n'est pas encore déterminée.

1.4.5. L'automédication

Il a été démontré que des remèdes contre les infestations parasitaires sont utilisés par de nombreuses espèces animales et notamment les grands singes. Ingestion de feuilles rugueuses permettant de nettoyer mécaniquement le tube digestif (Masi et al. 2012), ingestion de plantes et de jus ayant des propriétés thérapeutiques, géophagie, et comportements d'auto-médication tel que des diètes (Barelli, Huffman 2017), sont autant de phénomènes observés chez le chimpanzé, le Gorille ou l'Orang-Outang. Les espèces végétales choisies par les PNHs sont récurrentes et connues, pour certaines d'entre elles. C'est le cas de *Girroniera nervosa* et *Streptopharagus pigmentus* qui sont ingérées par les gibbons de Khao Yai en période de forte pression parasitaire, ou *Vemonia amygdalina* dont le jus comporte des propriétés anti nauséuses, anti diarrhéiques et anti parasitaires et qui est consommé par les chimpanzés d'Afrique de l'Est. C'est également le cas du Bonobo, chez qui des patterns

d'ingestion de feuilles de *Manniophyton fulvum* compatibles avec des comportements d'automédication ont été mis en évidence (Dupain et al. 2002 ; Fruth et al. 2014).

2. CAS D'ÉTUDE : étude coproscopique des bonobos en mosaïque forêt-savane

2.1. Introduction : Contexte et objectifs de l'étude

2.1.1. Le choix de la parasitologie

Dans le contexte de notre étude, la coproscopie s'est présentée comme un outil indispensable. En effet, nous avons vu plus haut à quel point un suivi longitudinal de la population parasitaire des individus appartenant à un groupe de primates est important. Les données ainsi obtenues peuvent être corrélées à de nombreux facteurs tels que l'alimentation, les conditions climatiques, les liens sociaux, la pression humaine, le stress, etc... À cela s'ajoute un réel intérêt sanitaire lorsque les parasites étudiés constituent un danger zoonotique pour les populations humaines locales.

La coproscopie présente également l'avantage d'être peu coûteuse et simple à réaliser. En effet, les échantillons de selles sont relativement faciles à obtenir (aucune contention des animaux n'est nécessaire) et peuvent être conservés longtemps en attendant l'examen coproscopique.

2.1.2. Afrique centrale et RDC : un lieu d'intérêt

L'Afrique centrale est une région d'Afrique comprenant plusieurs pays répartis entre le sud du Sahara, l'Est du bouclier Ouest-Africain et l'ouest de la vallée du Grand Rift (UNET, 2020). Ces pays possèdent une biodiversité riche comprenant des biomes variés et de nombreuses espèces endémiques faisant l'objet de projets de conservation (IUCN, 1989 ; DOUMENGE et al. 2001). Les problématiques de conservation de la faune sont étroitement liées à celles des maladies émergentes zoonotiques (Artois et al. 2006). En effet, la chasse, le braconnage, l'exploitation agricole des espaces naturels, et même l'écotourisme favorisent les échanges de pathogènes entre la faune sauvage et les populations humaines. L'Afrique, et

notamment l’Afrique centrale sont au cœur de ces problématiques. C’est donc aussi le cas de la République Démocratique du Congo (RDC).

La RDC est le plus grand pays d’Afrique sub-saharienne avec une superficie de 2,3 millions de kilomètres carrés (France Diplomatie 2020). Ses 89 millions d’habitants font d’elle le quatrième pays le plus peuplé d’Afrique (Département des affaires économiques et sociales de l’ONU 2020). Cependant, les deux tiers de la population vit en milieu rural, et près de la moitié du reste vit à Kinshasa, capitale de la RDC (UNDP 2014). Le pays comporte 155 millions d’hectares de couvert forestier dont 115 millions d’hectares de forêt dense humide, ce qui constitue 66,5% de sa superficie totale (figure 17). La RDC comporte à elle seule 10% des forêts tropicales humides de la planète (UNDP 2014).

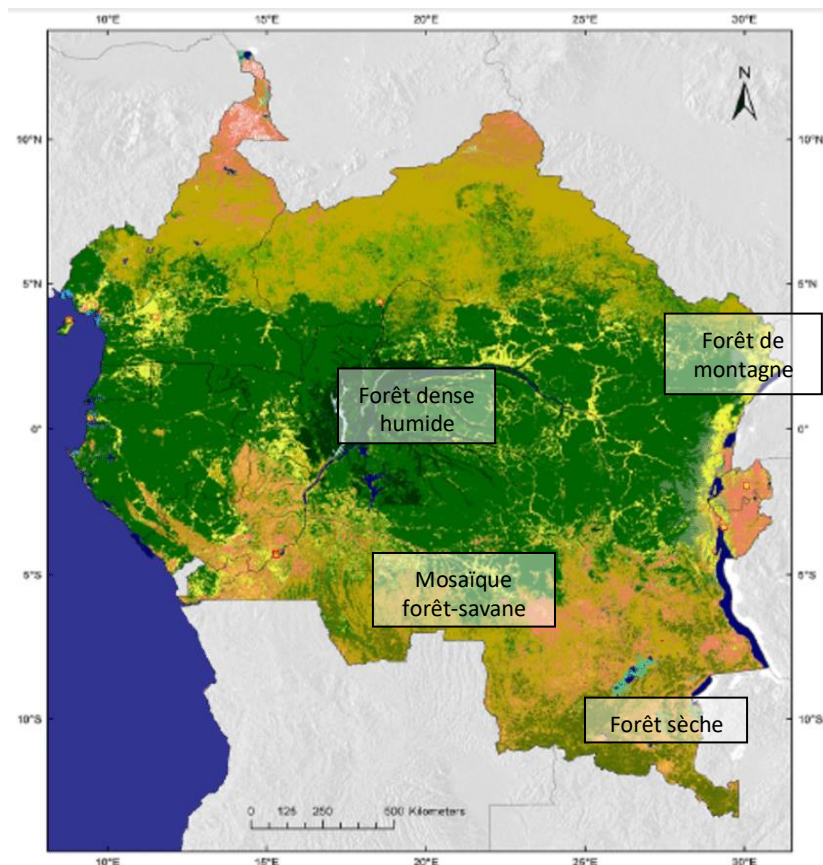


Figure 17 : Répartition des forêts du Bassin du Congo (Djomo, Congo, 2017)

Aujourd’hui, l’Institut Congolais pour la Conservation de la Nature (ICCN) gère sept parcs nationaux (Virunga, Garamba, Kahuzi-Biega, parc marin des Mangroves, Salonga, Maiko, Upemba, Kudelongu, Lomami) et 63 réserves de chasse et de faune apparentées qui représentent ensemble 13% de la surface totale du pays (www.iccnrdc.org). Le Parc National

de Salonga est le seul abritant des bonobos. Malgré une exploitation intense des espaces forestiers, le pays comporte encore aujourd'hui une grande surface d'habitats appropriée pour les GS.

2.1.3. Le bonobo comme sujet d'étude

Le Bonobo (*Pan paniscus*) est endémique de RDC. Entre les années 90 et 2000, environ 29% de ses habitats ont disparu à cause de l'exploitation humaine des forêts (Junker et al. 2012). Aujourd'hui, il figure sur la liste rouge de l'IUCN et est menacé d'extinction. Souvent comparé à l'Humain, il est une espèce porte-drapeau dont la conservation constitue un réel enjeu pour la préservation des espaces naturels congolais. Dans ce contexte, il est important de se questionner sur les risques zoonotiques que peuvent représenter les bonobos pour les populations humaines locales partageant ses espaces vitaux et inversement.

Comme nous l'avons développé plus haut, il existe assez peu de publications traitant de la parasitologie des bonobos, comparativement aux chimpanzés. Cela est encore plus vrai pour les bonobos vivant en milieu fragmenté. Le mot « fragmentation » désigne l'éclatement de l'habitat en plusieurs parcelles isolées les unes des autres, conduisant à la diminution de la taille des espaces vitaux et l'augmentation de l'isolement des populations. La manière dont sont disposés les fragments, leurs caractéristiques et les possibilités d'échanges entre eux sont critiques pour la survie et la conservation des espèces concernées. Cela peut en effet conduire à l'impossibilité d'accéder à certaines ressources, l'augmentation de la pression démographique et l'isolement de petites populations génétiquement non-viables. Associée à la perte d'habitat, la fragmentation constitue une menace réelle pour une espèce sauvage et les populations humaines exposées à un risque zoonotique (Fahrig 2003 ; Kawamoto et al. 2013). C'est une population de bonobos vivant en milieu fragmenté de mosaïque forêt-savane qui fait l'objet de cette étude.

Les données de parasitologies seront donc ici considérées comme des données de référence. En effet, les quelques études de parasitologie du bonobo publiées jusqu'ici n'ont pas été menées en milieu fragmenté. A ce jour, les conclusions concernant la parasitologie intestinale des bonobos vivant en milieu fragmenté dressées par Victor Narat sont les suivantes : les populations parasitaires infestant les bonobos vivant en milieu fragmenté et ceux vivant en forêt continue sont *a priori* les mêmes, mais une quantité trop faible de valeurs

de référence empêchent de l'affirmer. Les premières données suggèrent de la disponibilité alimentaire (et donc, de la saisonnalité) sur la charge parasitaire individuelle. A cela s'ajoutent la question de l'influence des facteurs individuels tels que l'âge ou le sexe sur l'infestation parasitaire. Enfin, il n'y aurait pas de transmission d'helminthes intestinaux entre l'Humain et le Bonobo, bien que le risque existe en raison des espèces observées (Narat et al. 2015).

2.1.4. Objectifs et hypothèses.

Nous avons identifié une zone d'ombre bibliographique concernant les variations saisonnières et interindividuelles de la parasitologie intestinale des bonobos, notamment en ce qui concerne les helminthes. Or, établir une banque de données de référence en parasitologie serait très utile au suivi de la santé d'une population animale sur le long terme. La relative facilité de prélèvements, de conditionnement, et de lecture coproscopique des échantillons de selles sont autant d'atouts pour constituer un bon outil de suivi longitudinal. L'habituation des bonobos à la présence humaine permettant, à force d'observation, d'identifier de façon fiable certains individus, Il est également possible de mettre en place un suivi parasitaire individuel en identifiant les échantillons, sous réserve que les selles soient émises sous le regard des observateurs.

A l'issue de l'étude il est attendu que soient identifiées les mêmes espèces d'helminthes intestinaux que celles trouvées dans les études précédentes, qu'elles aient été menées en milieu fragmenté et sur la même population (Narat et al. 2015) ou en forêt continue (Hasegawa et al. 1983 ; Dupain et al. 2009). Ainsi, nous nous attendons à observer des œufs ou des larves (suivant les espèces, les genres, les familles ou les ordres) de :

- *Strongylida* (*Necator*. spp. et/ou *O. stephanostomum*).
- *Strongyloïdes* sp.
- *Capillariidés* sp.
- Oxyuridés (*Enterobius* sp.)
- *Dicrocoeliidae*.

Nous nous attendons également à retrouver *Troglodytella* sp. (protozoaire potentiellement symbiotique) dans les selles de presque tous les individus.

La saisonnalité et le milieu de vie influencent l'état parasitaire des animaux comme cela est le cas chez le Chimpanzé (*Pan troglodytes*). En effet, contrairement à ceux vivant en savane, les chimpanzés de forêt continue sont parfois infestés par des helminthes dont le cycle de vie est dépendant des conditions environnementales et de la pluviométrie (Kalousová et al. 2014 ; Howells et al. 2011). Chez les bonobos vivant en milieu fragmenté, de telles données n'existent pas. L'analyse de nos résultats nous permettra d'explorer l'influence de la saisonnalité sur les charges parasitaires notamment pour les parasites ayant une phase de leur cycle nécessitant un passage dans le milieu extérieur comme les strongles. La saisonnalité influence également la disponibilité alimentaire et le statut immunitaire des individus. Ainsi, nous pouvons nous attendre à ce que la charge parasitaire soit significativement différente selon que les échantillons aient été émis en saison sèche ou en saison des pluies.

La classe d'âge et le sexe sont des facteurs influençant les contaminations par des helminthes intestinaux chez certains primates. Une charge parasitaire plus grande a été mise en évidence chez les macaques japonais mâles adultes de l'île de Yakushima pour *Strongyloides fuelleborni* et *Trichuris trichiura*, surtout en automne et en hiver (MacIntosh et al. 2010). Les femelles, elles, sont plus infestées par *Oesophagostomum aculeatum* et surtout au printemps et pendant les naissances. Chez le Gorille des montagnes (*Gorilla beringei beringei*), une influence significative de l'âge et du sexe sur la prévalence en ankylostomes et en oxyures a déjà été mise en évidence, révélant que les juvéniles et les mâles isolés sont significativement plus infestés que les autres individus (Lilly et al. 2002a). Les femelles chimpanzés ont leur charge parasitaire qui augmente avec leur âge (Phillips et al. 2020). Pour certains auteurs, ces différences sont explicables par les particularités hormonales et sociales propres à chaque sexe (Muehlenbein et al. 2010, MacIntosh et al. 2010).

MacIntosh et ses collaborateurs précisent que la charge parasitaire d'un individu est rarement constante pendant la vie d'un individu. A l'issue de cette étude, trois modèles théoriques ont été élaborés pour décrire la relation âge de l'hôte / parasite (figure 18). Le premier type d'évolution (Type I) est linéaire. Il propose que l'infestation parasitaire augmente en intensité de manière continue et régulière tout au long de la vie de l'individu. Le deuxième

type d'évolution (Type II) propose qu'il existe une mesure plafonnée de l'infestation parasitaire pour un individu. Le dernier modèle (Type III) est convexe. Selon cette courbe, un individu attendrait à un moment de sa vie un maximum d'infestation à partir duquel cette dernière ne ferait que chuter jusqu'à la fin de sa vie. MacIntosh et ses collaborateurs expliquent que ce dernier modèle est le seul prenant en compte l'adaptation immunitaire aux parasites.

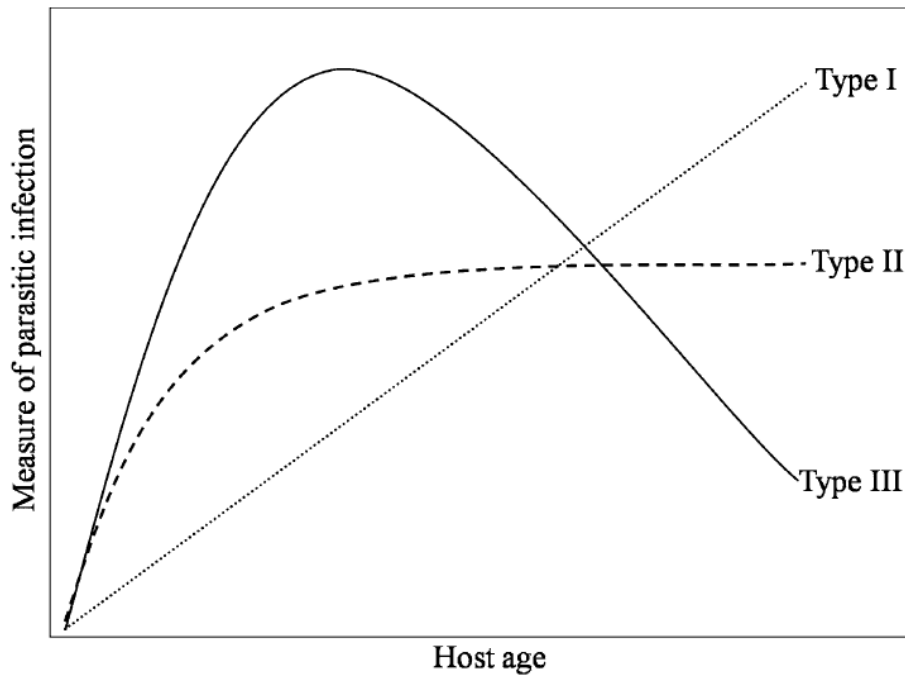


Figure 18 : Modèles d'évolution de l'infestation parasitaire au cours de la vie d'un individu (MacIntosh et al. 2010)

Trois types d'évolution sont proposées : linéaire (Type I), asymptotique (Type II) et convexe (Type III).

Notre objectif est donc de mener une étude quantitative et qualitative des populations d'helminthes intestinaux de la communauté de bonobos de Manzano sur le long terme (plusieurs années), de manière longitudinale et individuelle le cas échéant, afin d'étudier l'influence de la saison et de facteurs tels que l'âge ou le sexe.

Ainsi, il nous est possible de supposer que nous pourrions observer une charge parasitaire plus importante chez les mâles que chez les femelles et que le nombre d'individus parasités et la charge parasitaire diminuent avec l'âge en nous référant au modèle III proposés par MacIntosh et al. (2010).

Résumé des hypothèses :

- Nous observons les mêmes espèces parasites que celles rencontrées dans la bibliographie.
- Le nombre d'individus parasités et la charge parasitaire sont différents selon la saison.
- La charge parasitaire est plus forte chez mâles que chez les femelles du même âge, et a une tendance à diminuer avec l'âge des individus (suivant ainsi un type III (MacIntosh et al. 2010)).

2.2. Matériel et méthode.

2.2.1. Sujet d'étude : Le territoire de Bolobo et les bonobos de la forêt de Manzano.

Le Territoire de Bolobo se situe à la frontière Ouest de la RDC à 300 km au nord de Kinshasa, dans la Province du Mai-Ndombe. La ville de Bolobo serait par déformation à l'origine du nom du Bonobo (Thompson, 1997).

Ce territoire est situé dans le groupement Mbe Nkuru, Chefferie des Batéké Nord, à l'extrême Sud-Ouest de l'aire de répartition des bonobos. Ce territoire est constitué d'une mosaïque forêt-savane (Pennec et al. 2016) dans laquelle une agriculture itinérante sur brûlis est pratiquée. Le défrichage permet la production de maïs, manioc, et produits forestiers divers. Ces produits sont exportés jusqu'à Kinshasa grâce au fleuve Congo qui représente un axe de communication majeur (ISCO.Sc 2010).

Cette région connaît dans une année quatre saisons définies selon la pluviométrie : une saison sèche longue de mai à septembre, une saison des pluies longue de septembre à janvier, une saison sèche courte de janvier à mars, et une saison des pluies courte de mars à mai (Pennec et al. 2020). Pour les besoins de cette étude et dans un souci de simplification, nous définirons la limite entre la saison sèche et la saison humide comme étant un seuil de précipitation de 100 millimètres d'eau par mois (Dupain et al. 2002 ; Hunt, Mcgrew 2002). La saison sèche est donc comprise entre mai et septembre, et la saison humide entre octobre et avril (Pennec et al. 2020).

En 1997, Jean Christophe Bokika Ngawolo, fils d'un ancien chef coutumier de village de Nkala et juge à Kinshasa, fonde avec l'aide des villageois locaux l'Organisation Non Gouvernementale (ONG) Mbou Mon Tour (MMT). Initialement, le but de cette initiative est de trouver des solutions et des alternatives à la raréfaction du gibier et du poisson. Ainsi, la ferme expérimentale de MMT est créée à deux kilomètres du village de Nkala (figures 19, 20, et 21). C'est la constatation de l'érosion de l'interdit alimentaire et de l'augmentation du braconnage concernant les bonobos qui pousse MMT à créer en 2001 la première forêt de conservation communautaire. Depuis cette date, cette ONG a été reconnue par le World Wildlife Fund for Nature (WWF), et travaille en collaboration avec plusieurs instituts de

recherche comme le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN), l'Institut Pasteur ou l'Université de Kinshasa, et mène des missions de sensibilisation et de recherche sur les bonobos (Mbou Mon Tour, societecivile.cd, 2020). Aujourd'hui, le nom « Forêt de Manzano » désigne l'ensemble des forêts occupées par la communauté de bonobos suivie dans le cadre du projet de long terme mené par MMT et Victor Narat. Ce territoire s'étend sur environ vingt kilomètres carrés et constitué d'une mosaïque forêt-savane, alternant entre couverts boisés et zones de végétation herbacée. Les forêts de cette région sont également fréquentées par d'autres primates : cercopithèques (*Cercopithecus ascanius*, *C. wolfi*, *C. neglectus*), et quelques groupes de colobes (*Colobus angolensis*, *Ptilocolobus tholloni*) et de mangabeys (*Lophocebus aterrimus*), en très forte diminution (Narat et al. 2015).



Figure 19 : Localisation du parc national de la Salonga (ICCN, 2020. Fond de carte : ©Google maps.)

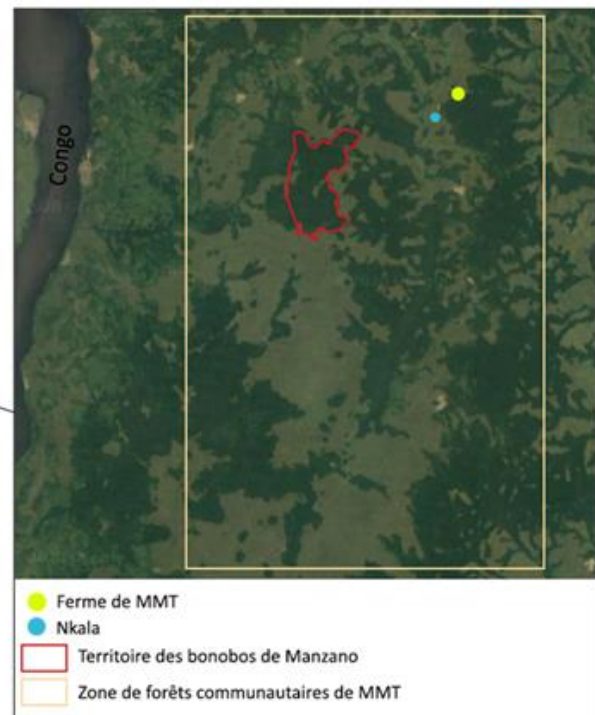


Figure 20 : Localisation du territoire de la communauté de bonobos de Manzano (Narat, 2014. Fond de carte : ©Google maps)

Situé à seulement 300km de Kinshasa, composé d'un habitat en mosaïque forêt-savane, habité par des personnes respectant un interdit alimentaire sur les bonobos, et bénéficiant d'une conservation communautaire, ce site est extrêmement intéressant pour l'étude des bonobos.



Figure 21 : Panneau d'entrée de la ferme communautaire Mbou-Mon-Tour (©Flora Pennec, 2013)

La communauté de bonobos vivant dans la forêt de Manzano est étudiée par MMT, en collaboration avec Victor Narat et Flora Pennec depuis 2011, ingénieure d'étude des milieux naturels et ruraux au sein de l'Unité Mixte de Recherche 7206 (Centre national de la recherche scientifique (CNRS), MNHN et de l'Université de Paris) « Eco-anthropologie ». Elle comporte aujourd'hui 25 individus et son domaine vital est d'environ vingt kilomètres carrés (Pennec et al. 2020). Elle évolue dans un environnement fragmenté en mosaïque alternant forêt et savane, zones boisées et zones agricoles.

Cette étude fait partie d'un projet multidisciplinaire ayant débuté en 2010 avec son étude pilote et se poursuivant toujours aujourd'hui. Il s'agit d'un programme s'intéressant à l'écologie, la santé, et au comportement des bonobos ainsi qu'à leurs interactions avec les humains. L'objectif global de cette étude de grande échelle est d'étudier la plasticité comportementale des bonobos. Tout ceci implique un travail important comportant entre autres des études géographiques, météorologiques, sociologiques, agronomiques, économiques, botaniques, sanitaires incluant la parasitologie. Concernant les bonobos, il a été nécessaire d'effectuer dans un premier temps un travail d'habituation à la présence de l'humain, permettant l'observation directe des animaux sans occasionner de gêne ni de modifications comportementales significatives. L'habituation a de nombreux avantages, dont celui de permettre une observation comportementale fine et l'identification de certains individus par des observateurs aguerris. Ensuite, il a fallu collecter des données de référence

sur le régime alimentaire des bonobos et leur parasitologie intestinale dans cet environnement en mosaïque. Simultanément, l'étude a également pour objectif d'étudier la manière dont les activités humaines influencent les bonobos et quelles sont les conséquences d'une dynamique de conservation sur les changements de pratiques et de savoirs localement (Narat et al. 2015).

C'est dans ce contexte, et partant des conclusions précédentes que la présente étude a débuté en 2017.

2.2.2. Collecte, analyses macroscopiques et conditionnement des échantillons.

L'ensemble des échantillons de fèces observés dans le cadre de ce travail a été préalablement collecté entre 2010 et 2019 par Osa Otsiu Epany et Mozungo Ngofuna, assistants scientifiques de MMT et du projet de Victor Narat. Leur collecte et l'identification de certains d'entre eux ont été rendues possibles grâce au travail d'habituance de la communauté de bonobos effectué au préalable.

Les crottes sont prélevées au nid le matin, après que les bonobos ont quitté le site, sur leur piste après leur passage ou directement en bas de l'arbre lorsque l'émission de selles est faite devant les opérateurs et que le ramassage est possible. Les opérateurs portent une paire de gants à usage unique ainsi qu'un masque pour éviter tout risque de contamination. À force d'observation et d'habitude, il est parfois possible d'identifier l'individu qui a émis les selles. Son nom est alors reporté sur le sac contenant l'échantillon avec les autres données (*cf* plus bas). Les échantillons sont ensuite transportés au laboratoire de terrain pour y être observés et conditionnés. Là, une observation macroscopique est réalisée (couleur, consistance, présence d'éléments macroscopiques) puis 2g de fèces sont conditionnées dans un pot étiqueté contenant 18mL de formol à 10% (figure 22) ou de l'éthanol, avec en général ensuite une dessiccation sur gel de silice. En effet, les propriétés fixatrices du formol à température ambiante en font une solution s'adaptant bien aux conditions de terrain et au transport des échantillons. Malgré sa toxicité et son potentiel cancérigène, le formol 10% reste une solution

de choix difficile à remplacer par des produits moins toxiques. Ces échantillons sont conservés au Musée de l'Homme à Paris.



*Figure 22 : Flacon étiqueté et tank contenant les échantillons
(©Robin Dardel 2017)*

L'étiquette du pot comporte :

- Le numéro de l'échantillon,
- La date du prélèvement,
- L'identification de l'individu ou son sexe le cas échéant,
- Les données GPS correspondant au lieu de prélèvement.
- Le type de conditionnement (formol, éthanol ou éthanol/silicagel).

Remarques sur les échantillons :

- Cette étude porte sur un total de 702 échantillons prélevés entre 2010 et 2019 (tableau 4).
- Certains échantillons portent une identification incomplète et il arrive que les informations indiquées soient parcellaires (uniquement âge ou sexe, par exemple). Cela signifie que nous connaissons parfois le sexe de certains échantillons, mais pas leur âge, ou inversement.

- Nous considérons comme « identifié » un échantillon sur lequel le nom du bonobo est précisé (et donc, âge et sexe connus). Seuls les échantillons prélevés à partir de 2015 comportent des informations d'identification.
- En raison du faible nombre d'échantillons identifiés pour ces classes d'âges, les catégories « enfant », « juvénile », et « subadulte » ont été fusionnées en une seule catégorie appelée « immatures ».

La figure 23 présente le nombre d'échantillons de selles observés par année d'étude entre 2010 et 2019.

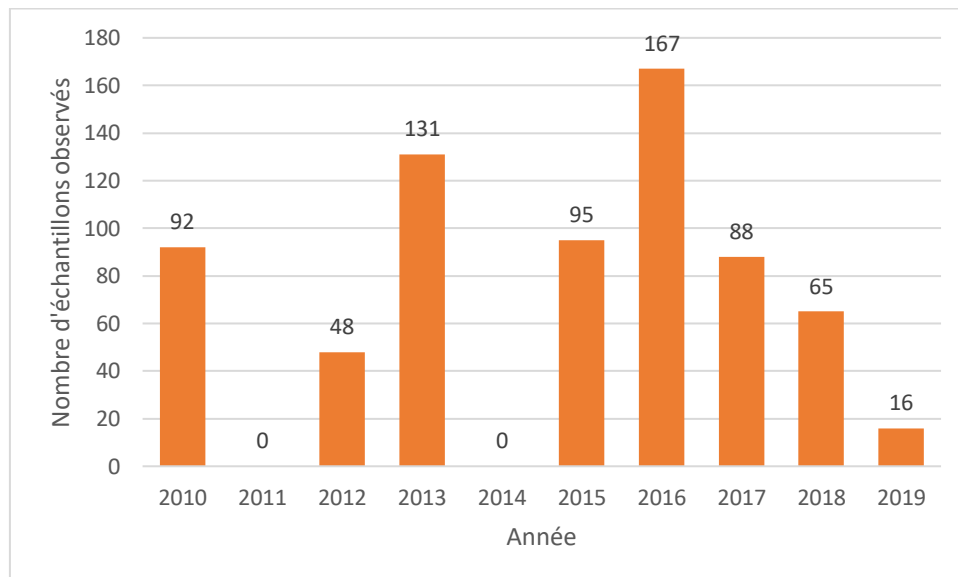


Figure 23 : Nombre d'échantillons observés par année

Les échantillons étant collectés sur le terrain par l'équipe de pisteurs, nous sommes tributaires des rencontres avec les bonobos, des conditions climatiques et de la disponibilité des gens sur place pour les obtenir. Pour ces raisons, aucun échantillon n'a pu être collecté en 2011 et 2014 (figure 23). Certaines années comportent plus d'échantillons que d'autres, comme c'est le cas en 2016, année pour laquelle nous avons dix fois plus d'échantillons que pour 2019.

Nous constatons que les échantillons identifiés ne constituent que 13,1 % du pool d'échantillons total (tableau 4). Pour les autres, nous n'avons donc que des informations

partielles (âge ou sexe), voire aucune information de cet ordre. Nous connaissons en définitive le sexe pour 27,9% des échantillons et l'âge pour 27,3% des échantillons. Cependant, nous connaissons la saison de collecte pour tous les échantillons et la répartition est presque égale entre la saison sèche (56,1%) et la saison des pluies (43,9%). Enfin, 76,6% des échantillons comportent des données macroscopiques de consistance de la crotte. Cette information est importante puisqu'elle permet de déduire la concentration en parasites contenus dans les selles (*cf.* plus bas).

Tableau 4 : Tableau récapitulatif du nombre d'échantillons par groupe considéré

Catégorie	Nombre d'échantillons	Pourcentage rapporté au total (n=702)
Échantillons identifiés	92	13,1 %
Saison connue	702	100%
Saison sèche	394	56,1 %
Saison humide	308	43,9 %
Sexe connu	196	27,9 %
Mâles	71	10,11 %
Femelles	125	17,8 %
Âge connu	192	27,3 %
Matures	127	18,0 %
Immatures	65	9,26 %
Consistance connue	538	76,6 %
Crottes dures	11	1,6 %
Crottes normales	495	70,5 %
Crottes molles	32	4,6 %

2.2.3. Les analyses microscopiques.

J'ai analysé entre 2017 et 2019 par microscopie optique 431 échantillons collectés entre juin 2015 et mars 2019. Les 271 échantillons prélevés entre 2010 et 2013 ont été lus par Victor Narat et ont été intégrés au jeu de données. La méthode de lecture choisie est la double lecture directe (lecture directe entre lame et lamelle de deux étalements du même échantillon) car c'est cette dernière qui a été réalisée par Victor Narat pour l'examen des

échantillons collectés entre 2010 et 2013. Afin de permettre un suivi de long terme, il est nécessaire d'utiliser la même technique. De plus, c'est une méthode de lecture rapide permettant un screening large des espèces parasitaires fréquentes sans sélectionner les œufs ou les larves. Lire deux étalements permet de réduire le nombre de faux négatifs.

Les analyses parasitaires par coproscopie ont été effectuées au BioPôle de l'ENVA, dans le laboratoire de parasitologie où les locaux et le matériel ont été mis à ma disposition. Je m'y suis rendu à deux reprises : en juillet 2017 dans le cadre de mon stage de deuxième année et en juillet 2019 en cinquième année. Après quelques jours de formation auprès de Victor Narat, j'étais en autonomie complète. L'objectif de ces lectures est d'identifier les échantillons positifs aux espèces parasitaires ciblées par observation directe des œufs et de compter les œufs observés afin de pouvoir calculer les charges parasitaires corrigées (CPC). Les protozoaires ne sont pas recherchés exceptés les trophozoïtes de *Troglodytella* sp. qui sont facilement visibles et identifiables à l'œil nu.

L'ensemble des échantillons est classé par année et stocké en chambre froide. Nous utilisons un laboratoire équipé d'une hotte aspirante, de blouses, de gants et de masques filtrants pour se protéger de la toxicité du formol. Afin de prélever les échantillons, une micropipette de 200µL calibrée et réglée sur 50µL (soit environ 0,005 g de fèces diluées. En effet, 2g de fèces sont initialement conditionnées dans 18mL de solution formolée) et des cônes plastiques sont nécessaires. L'extrémité des cônes doit être coupée en biseau à l'aide d'une paire de ciseaux afin de pouvoir la plaquer contre la paroi interne des pots et d'éviter d'aspirer de trop gros débris qui gêneraient la lecture. Cette opération ne change pas le volume prélevé. Avant le prélèvement, il est nécessaire de bien homogénéiser l'échantillon en agitant énergiquement le pot. Le prélèvement de 50 µL est ensuite monté en lame et lamelle. Comme spécifié plus haut, nous effectuons deux lectures par échantillon. Pour plus de rapidité, il est possible de placer deux lamelles sur la même lame. En raison des propriétés très volatiles du formol, il est impossible de préparer plusieurs lames en même temps et de les laisser en plein air le temps de les lire. Afin de contourner ce problème, nous pouvons disposer les lames dans des boîtes de pétri dont le fond est couvert d'une compresse humide. Cela empêche le formol de sécher, ce qui permet de lire un grand nombre d'échantillons à la suite (figure 24). La lecture se fait à l'aide d'un microscope optique équipé d'un oculaire

gradué amovible. Afin de photographier les œufs, nous utilisons un appareil photo numérique pour microscope et le logiciel de capture *NIS Elements*.

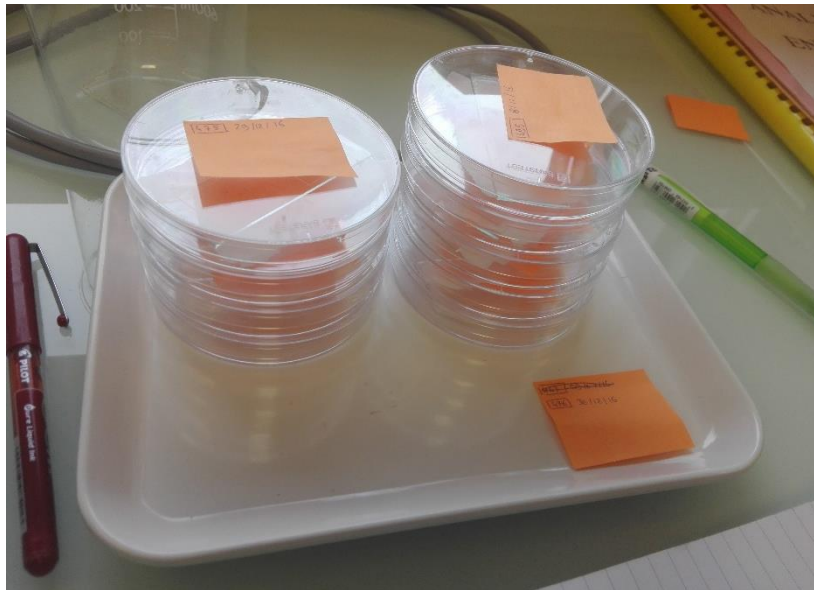


Figure 24 : Boîtes de pétri anti-assèchement.

Les lames préparées sont rangées des boîtes de pétri contenant une compresse humide en attendant d'être lues. Cela permet d'éviter leur assèchement.

(©Robin Dardel 2019)

Toutes ces opérations sont réalisées sous hotte aspirante en portant des gants et un masque comportant un filtre. En effet les vapeurs de formol sont toxiques et ne doivent pas être inhalées. Il s'agit de deux lectures simples où l'ensemble de la lamelle est parcouru afin de compter tous les œufs de parasite.

Les critères de diagnose des œufs retenus sont les suivants :

- **Strongles** (figure 25) : (Guillot et al. 2012 ; Narat et al. 2015)
 - Taille : 60µm-94µm × 31µm-50µm
 - Aspect : elliptique, en forme d'ovale régulier au microscope, paroi fine, incomplètement rempli d'une morula ou d'une larve.
- **Strongyloïdes sp** (figure 26) : (Hasegawa et al. 2010 ; Narat et al. 2015)
 - Taille : 46µm-63µm × 28µm-45µm
 - Aspect : plus sphérique qu'un œuf de strongle, paroi fine, incomplètement rempli d'une larve.
- **Oxyures** (figure 27) : (Hugot 1993 ; Narat et al. 2015)
 - Taille : 48µm-56µm × 23µm-28µm
 - Aspect : asymétrique, paroi mince, embryon net bien visible à l'intérieur.
- **Capillariidés** (figure 28) : (Justine 1988 ; Narat et al. 2015)
 - Taille : 46µm-51µm × 23µm-24µm
 - Aspect : en forme de tonneau, paroi épaisse, deux bouchons polaires aux extrémités peu saillants, un opercule à une extrémité.
- **Dicrocoeliidés** (figure 29) : (Narat et al. 2015)
 - Taille : 38µm-18µm × 23µm-28µm
 - Aspect : elliptique, brun foncé, paroi épaisse, un opercule peu visible à une extrémité, contenant un embryon avec deux amas noirâtres de cellules germinatives.
- Les trophozoïtes de **Troglodytella sp.** (figure 30) sont identifiés selon les critères suivants (Narat et al. 2015) :
 - Taille : 146µm-159µm × 76µm-78 µm
 - Aspect : forme irrégulière. Certains cils sont parfois encore visibles sur leur paroi même si ils sont très abîmés par le formol.



Figure 25 : Œuf de type strongle (40µm x 77µm)
© R. Dardel

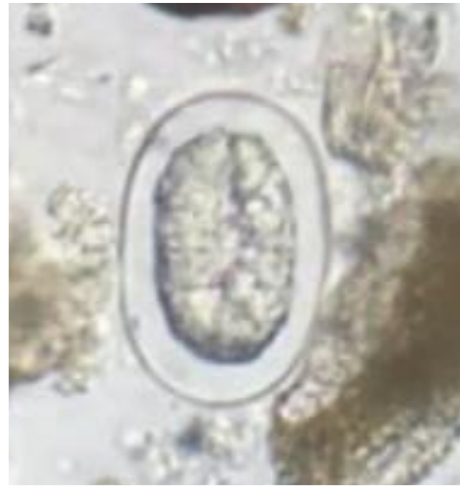


Figure 26 : Œuf de Strongyloïdes sp. (38µm x 55µm)
© R. Dardel



Figure 27 : Œuf de type oxyure (25µm x 49µm)
© R. Dardel

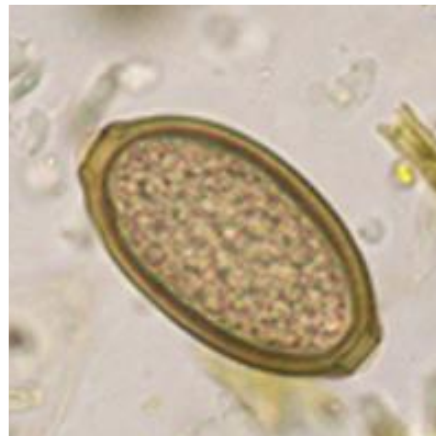


Figure 28 : Œuf de type Capillaria (24µm x 48µm)
© R. Dardel



Figure 29 : Œuf de Dicrocoeliidésium (25µm x 28µm)
© R. Dardel



Figure 30 : Trophozoïte de Troglodytella sp. (77µm x 151µm)
© R. Dardel

Chaque fois qu'un œuf est repéré, il est identifié à l'objectif $\times 40$, mesuré à l'aide de l'oculaire gradué et ses dimensions sont notées (Annexe 1). En parallèle, à chaque fois qu'un trophozoïte de *Troglodytella* sp. est repéré il est mesuré et compté. Les œufs photographiés ont été ajoutés aux banques de données de Victor Narat.

Calcul de la charge parasitaire corrigée (CPC) :

A l'issue de la lecture, nous obtenons un nombre d'œufs par lamelle dont est déduit le nombre d'œufs par gramme de fèces (OPG) :

$$\text{OPG} = n \times 100$$

Avec n correspondant au nombre total d'œufs observés dans environ 0,01g fèces diluées et observées sur une lame (deux lamelles).

La Charge Parasitaire Corrigée (CPC) est alors corrigée. La CPC prend en compte l'état de solidité des crottes (Krief et al. 2005 ; Herberg et al. 1986) :

- Fèces sèches : **CPC = OPG x 0,5**
- Fèces normales (molles) : **CPC = OPG x 2**
- Fèces liquides : **CPC = OPG x 3**

2.2.4. Analyses statistiques

Nous avons cherché à déterminer s'il existait une différence d'excrétion parasitaire dans la population de bonobos étudiées en fonction de la saison (sèche ou humide), du sexe (mâle ou femelle) et de l'âge (adulte ou immature ainsi que cela a été défini plus haut). Les comparaisons pour chacune de ces variables étudiées (donnée en nombre d'animaux parasités ou non par chaque type parasitaire) ont été effectuées avec un test exact du chi-2 en utilisant le logiciel StatXact version 10.0 (Cytel Studio). Les différences sont déclarées significatives lorsque la valeur p est inférieure ou égale à 0,05.

Les CPC sont comparées pour chaque type d'œufs à l'aide d'un test de Student ou de Wilcoxon – Mann Whitney lorsque les effectifs sont insuffisants (<30) en utilisant le site internet <http://biostatgv.sentiweb.fr>.

2.3. Résultats de l'étude coproscopique

Au total, 702 échantillons ont été analysés entre 2010 et 2019. Pour la première période (de 2010 à 2014), Victor Narat a analysé 271 échantillons. Pour la seconde période (de 2015 à 2019), j'ai analysé 431 échantillons. Victor Narat a observé 155 échantillons positifs (c'est-à-dire dans lesquels au moins un œuf d'helminthe a été vu, les trophozoïtes de *Troglodytella* sp. sont exclus du fait de leur très forte fréquence) tandis que pour ma part, j'ai dénombré 237 échantillons positifs.

Le nombre total d'échantillons positifs n'a pas été significativement différent entre Victor Narat et moi-même (Test exact du chi-2,) au seuil 0,05 ($p = 0,59$). Cela nous a permis par la suite de regrouper les deux périodes en une seule période globale d'observation de 2010 à 2019 pour réaliser les analyses statistiques de cette partie (tableau 5).

2.3.1. Vue d'ensemble

Les cinq types d'œufs d'helminthes observés (Strongles, *Strongyloïdes*, Oxyure, Capillariidés, et Dicrocoeliidés) sont bien ceux que nous nous attendions à identifier avant de commencer les observations (tableau 5).

Les Strongles sont de loin les helminthes retrouvés le plus fréquemment (tableau 5). Ils sont présents en effet dans 44,4% ($IC_{95\%} = [40,77\% ; 48,12\%]$) des échantillons observés, soit 79,6% des échantillons positifs aux helminthes. Nous retrouvons ensuite les œufs de type Oxyures et *Strongyloïdes* (9,5% ($IC_{95\%} = [7,37\% ; 11,72\%]$) et 9,1% ($IC_{95\%} = [6,99\% ; 11,25\%]$), puis Capillariidés (6%, $IC_{95\%} = [4,23\% ; 7,74\%]$) et Dicrocoeliidés (2,1%, $IC_{95\%} = [1,07\% ; 3,21\%]$). La quasi-totalité des échantillons sont positifs aux Trophozoïtes de *Troglodytella* sp (96,6%, $IC_{95\%} = [95,24\% ; 97,93\%]$).

Tableau 5 : Nombres d'échantillons positifs et pourcentages de positivité pour chaque type d'œuf observé en fonction de la saison, du sexe, et de la classe d'âge. Les pourcentages sont calculés sur le total figurant en haut de la colonne (n=). Les intervalles de confiance à 95% sont indiqués pour chaque pourcentage.

		Total (n=702)	Saison		Sexe		Âge	
			Sèche (n=394)	Humide (n=308)	Mâle (n=71)	Femelle (n=125)	Immature (n=65)	Adulte (n=127)
Echantillons positifs	Total	392 (55,8%) [52,13% ; 59,47%]	224 (57%)	168 (54,5%)	49 (69%)	61 (48,8)	39 (60%)	71 (55,9%)
	Strongle	312 (44,4%) [40,77% ; 48,12%]	190 (48,2%)	122 (39,1%)	40 (56,3%)	57 (45,6%)	31 (47,7%)	59 (46,4%)
	Strongyloïdes	64 (9,1%) [6,99% ; 11,25%]	32 (8,1%)	32 (10,4%)	14 (19,7%)	16 (12,8%)	10 (15,4%)	20 (15,7%)
	Oxyure	67 (9,5%) [7,37 ; 11,72%]	34 (4,8%)	33 (10,7%)	7 (9,8%)	5 (4%)	2 (3%)	9 (7,1%)
	Capillariidés	42 (6%) [4,23% ; 7,74%]	23 (3,3%)	19 (6,1%)	4 (5,6%)	1 (0,8%)	2 (3%)	3 (2,4%)
	Dicrocellidés	15 (2,1%) [1,07% ; 3,21%]	6 (0,8%)	9 (2,9%)	0 (0%)	3 (2,4%)	1 (1,5%)	2 (1,6%)
	Troglodytella sp.	678 (96,6%) [95,24% ; 97,93%]	382 (96,9%)	295 (95,7%)	69 (97,1%)	123 (98,4%)	63 (96,9%)	125 (98,4%)

La Charge Parasitaire Corrigée (CPC) a été déterminée pour 538 échantillons comportant des informations de consistance dont 294 positifs, toutes espèces d'helminthes confondues (tableau 4) :

- CPC moyenne pour tous les échantillons (n=538) = **227,1 opg** (med=200, min=0, max=4400, ET=353,4)
- CPC moyenne pour les échantillons positifs (n=294) = **415,6 opg** (med=200, min=200, max=4400, ET=378,4)

2.3.2. Résultats par saison

Sur la période étudiée, il y a eu significativement plus d'échantillons positifs aux strongles pendant la saison sèche par rapport à la saison humide ($p=0,026$, tableau 6). En revanche, pour les autres espèces d'helminthes, cette différence s'inverse : une augmentation pendant la saison humide du nombre d'échantillons positifs est observée mais non significative au seuil $p = 0,05$ (tableau 6). La différence du nombre d'échantillons positifs entre les deux saisons n'est à nouveau pas significative en combinant l'ensemble des différents types parasitaires (tableau 6).

*Tableau 6 : Pourcentages d'échantillons positifs pour chaque type d'œuf en fonction de la saison sans distinction d'âge ou de sexe. Les pourcentages sont calculés sur les totaux indiqués dans la première ligne (n=). Les valeurs significatives sont marquées d'une * ($p<0.05$).*

	Saison sèche (n=394)	Saison humide (n=308)
	Nombre et pourcentage d'échantillons positifs	Nombre et pourcentage d'échantillons positifs
Total	224 (56,8 %)	168 (54,5 %)
Strongles	190 (48,2%) *	122 (39,6%) *
Strongyloïdes	32 (8,1%)	32 (10,4%)
Oxyures	34 (8,6%)	33 (10,7%)
Capillariidés	23 (5,8%)	19 (6,2%)
Dicrocoeliidés	6 (1,5%)	9 (2,9%)

La CPC semble légèrement diminuer pendant la saison humide sauf pour les œufs de type Dicrocoeliidés et Oxyure (tableau 7). La franche différence observée chez ces derniers est explicable par la présence d'un échantillon particulier particulièrement riche dont la CPC s'élève à 4400. La médiane est en effet égale à 200 pour les deux saisons.

La dispersion des valeurs est élevée autour des moyennes. Les échantillons sont significativement plus riches en œufs de strongles en saison sèche ($p<0,05$).

Tableau 7 : CPC moyennes pour chaque type d'œuf en fonction de la saison sans distinction d'âge ou de sexe. Les valeurs significatives sont marquées d'une * ($p < 0.05$).

		Saison sèche (n=394)	Saison humide (n=308)
Total	nombre d'animaux	165	129
	Moyenne (opg)	354,4	330,7
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	260,5	394
	Mini (opg)	50	50
	Maxi opg)	1600	4400
Strongles	nombre d'animaux	130	84
	Moyenne (opg)	375 *	295,2 *
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	268,8	211,7
	Mini (opg)	50	200
	Maxi opg)	1600	1500
Strongyloïdes	nombre d'animaux	15	22
	Moyenne (opg)	280	263,6
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	160	807,3
	Mini (opg)	200	200
	Maxi opg)	800	600
Oxyures	nombre d'animaux	25	29
	Moyenne (opg)	388	556,9
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	325	807,3
	Mini (opg)	50	50
	Maxi opg)	1600	4400
Capilariidés	nombre d'animaux	18	18
	Moyenne (opg)	272,2	250
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	132,5	106,7
	Mini (opg)	200	200
	Maxi opg)	600	600
Dicroceliidés	nombre d'animaux	6	9
	Moyenne (opg)	200	255,6
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	0	83,1
	Mini (opg)	200	200
	Maxi opg)	200	400

Nous retenons donc que les œufs de strongles sont plus souvent retrouvés dans les selles en saison sèche qu'en saison humide, et que la charge parasitaire en strongles y est plus élevée.

2.3.3. Résultats par sexe

Dans le tableau 8, la comparaison des résultats se fait sur la base du sexe sans tenir compte des autres paramètres. La première ligne « Total » indique de manière significative ($p=0,006$) que **les échantillons provenant de mâles sont plus souvent positifs que les femelles**, sans distinction du type d'œuf au seuil de significativité de 5%. Cependant, cet effet du sexe n'est pas retrouvé si l'analyse est faite pour chacune des espèces parasites. ($p>0.05$ ou effectifs trop petits).

*Tableau 8 : Pourcentages d'échantillons positifs pour chaque type d'œuf en fonction du sexe sans distinction d'âge ni de saison. Les pourcentages sont calculés sur la totaux spécifiés en première ligne (n=). Les valeurs significatives sont marquées d'une * ($p<0.05$).*

	Mâles (n=71)	Femelles (n=125)
	Nombre et pourcentage d'échantillons positifs	Nombre et pourcentage d'échantillons positifs
Total	49 (69%) *	61 (48,8%) *
Strongles	40 (54,9%)	57 (40,8%)
<i>Strongyloïdes</i>	14 (19,7%)	16 (12,8%)
Oxyures	7 (9,9%)	5 (4%)
Capillariidés	4 (5,6%)	1 (0,8%)
Dicrocoeliidés	0 (0%)	3 (2,4%)

Nous avons toujours cet échantillon contenant des oxyures dont la forte CPC augmente considérablement l'écart type quand la médiane reste faible. Les CPC des mâles ne sont pas significativement différentes de celles des femelles pour l'ensemble des parasites, les strongles, les *Strongyloïdes* et les Oxyures ($p > 0,05$). Tableau 9).

Tableau 9 : CPC moyennes pour chaque type d'œuf en fonction du sexe sans distinction d'âge ni de saison. Aucune valeur n'est significative ($p>0,05$).

		Mâles (n=71)	Femelles (n=125)
Total	nombre d'animaux	37	26
	Moyenne (opg)	275	343,3
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	185	305,9
	Mini (opg)	200	200
	Maxi opg)	1200	1600
Strongles	nombre d'animaux	25	16
	Moyenne (opg)	280	341,2
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	129,1	242,5
	Mini (opg)	200	200
	Maxi opg)	600	1200
Strongyloïdes	nombre d'animaux	8	6
	Moyenne (opg)	200	250
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	0	83,7
	Mini (opg)	200	200
	Maxi opg)	200	400
Oxyures	nombre d'animaux	4	4
	Moyenne (opg)	450	250
	Médiane (opg)	200	300
	Ecart-type (opg)	500	673,3
	Mini (opg)	200	200
	Maxi opg)	1200	1600
Capilariidés	nombre d'animaux	3	0
	Moyenne (opg)	200	
	Médiane (opg)	200	
	Ecart-type (opg)	0	
	Mini (opg)	200	
	Maxi opg)	200	
Dicroceliidés	nombre d'animaux	0	3
	Moyenne (opg)		200
	Médiane (opg)		200
	Ecart-type (opg)		0
	Mini (opg)		200
	Maxi opg)		200

2.3.4. Résultats par âge

D'après le tableau 10, les échantillons provenant d'individus immatures seraient plus fréquemment excréteurs d'œufs de strongles et de capillaires que les échantillons provenant des adultes. Toutefois cette différence n'est pas significative ($p > 0,05$). Au contraire, pourcentages d'infestation par les *Strongyloïdes*, les oxyures et les Dicrocoeliidés sont plus élevés chez les individus adultes que chez les immatures mais ces écarts entre les 2 classes d'âge ne sont à nouveau pas non plus significatifs ($p > 0,05$). Il n'y a donc pas d'effet de la classe d'âge significatif sur la probabilité d'infestation.

Tableau 10 : Pourcentages d'échantillons positifs pour chaque type d'œuf en fonction de l'âge sans distinction de sexe ni de saison. Les pourcentages sont calculés sur la totaux spécifiés en première ligne (n=). Aucune des valeurs n'est significative ($p>0,05$).

	Immatures (n=65)	Adultes (n=127)
	Nombre et pourcentage d'échantillons positifs	Nombre et pourcentage d'échantillons positifs
Total	39 (60%)	71 (55,9%)
Strongles	31 (47,7%)	59 (46,4%)
<i>Strongyloïdes</i>	10 (15,4%)	20 (15,7%)
Oxyures	2 (3%)	9 (7,1%)
Capillariidés	2 (3%)	3 (2,4%)
Dicrocoeliidés	1 (1,5%)	2 (1,6%)

La dispersion des valeurs de la CPC autour de la moyenne est faible pour *Strongyloïdes* et Capillariidés, mais les effectifs sont faibles (tableau 11). Pour les strongles et les oxyures, cette dispersion est élevée avec des effectifs plus importants. Les CPC ne sont pas significativement différentes entre les deux classes d'âge pour tous les parasites ($p>0,05$).

Tableau 11 : CPC moyennes pour chaque type d'œuf en fonction de l'âge sans distinction de sexe ni de saison. Aucune des valeurs n'est significative ($p > 0,05$).

		Immatures (n=65)	Adultes (n=127)
Total	nombre d'animaux	27	34
	Moyenne (opg)	276,7	320
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	247,7	278,5
	Mini (opg)	200	200
	Maxi opg)	1200	1600
Strongles	nombre d'animaux	18	24
	Moyenne (opg)	255,6	352,9
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	195,7	250,3
	Mini (opg)	200	200
	Maxi opg)	1600	1200
Strongyloïdes	nombre d'animaux	6	8
	Moyenne (opg)	250	200
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	281	0
	Mini (opg)	200	200
	Maxi opg)	800	200
Oxyures	nombre d'animaux	3	5
	Moyenne (opg)	533,3	520
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	577,4	609,9
	Mini (opg)	200	200
	Maxi opg)	1200	200
Capilariidés	nombre d'animaux	2	1
	Moyenne (opg)	200	200
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	0	0
	Mini (opg)	200	200
	Maxi opg)	200	200
Dicroceliidés	nombre d'animaux	1	2
	Moyenne (opg)	200	200
	Médiane (opg)	200	200
	Ecart-type (opg)	0	0
	Mini (opg)	200	200
	Maxi opg)	200	200

2.3.5. Résultats croisés

Le tableau 12 présente les pourcentages d'échantillons positifs en fonction du sexe et de l'âge. D'après ce dernier, il apparaît que les mâles immatures seraient le plus fréquemment parasités tous parasites confondus. Cette tendance n'est toutefois pas significative. De même, pour chaque groupe parasitaire pris indépendamment, aucune tendance significative n'apparaît. Autrement dit, il n'y a pas de combinaison [classe d'âge x sexe] qui soit apparue plus fréquemment parasitée qu'une autre.

Tableau 12 : Pourcentages d'échantillons positifs pour chaque type d'œuf en fonction de l'âge et du sexe sans distinction de saison. Les pourcentages sont calculés sur les totaux spécifiés en dessous du sexe correspondant à chaque colonne (n=). Un test de Khi-Deux de Pearson donne pour chaque type d'œuf une p-value > 0.05. Les résultats de ce tableau de sont donc pas significatifs.

		Immatures (n=64)		Adultes (n=127)	
		Mâles (n=25)	Femelles (n=39)	Mâles (n=44)	Femelles (n=83)
Echantillons positifs	Total	19 (76%)	19 (48,7%)	29 (65,9%)	42 (50,6%)
	Strongle	15 (60%)	16 (41%)	23 (52,2%)	36 (43,4%)
	Strongyloïdes	5 (20%)	5 (12,8%)	9 (20,4%)	11 (13,2%)
	Oxyure	1 (4%)	2 (5,1%)	6 (13,6%)	3 (3,6%)
	Capillariidés	2 (8%)	0 (0%)	2 (4,5%)	1 (1,2%)
	Dicrocoeliidés	0 (0%)	1 (2,6%)	0 (0%)	2 (2,4%)
	Troglodytella	24 (96%)	38 (97,4%)	43 (97,7%)	82 (98,7%)

Les comparaisons des CPC pour chaque combinaison [classe d'âge x sexe] n'ont pas été effectuées en raison du très faible nombre d'échantillons dont l'âge, le sexe et la consistance sont connues.

2.3.6. Co-infestations parasitaires

Le tableau 13 présente les co-infestations observées sur la totalité des échantillons. Nous n'avons jamais observé plus de trois types d'œufs dans un même échantillon. Nous constatons premièrement que la majorité des échantillons positifs ne contiennent qu'un seul type d'œuf (43,9%) et seulement 11,7% des échantillons ont deux types d'œufs (tableau 10). Seul deux échantillons positifs contiennent trois types d'œufs distincts.

Tableau 13 : Nombres et pourcentages d'échantillons comportant aucun, un, deux ou trois types d'œufs différents

	Nombre et pourcentages d'échantillons (n=702)
Aucun œuf (échantillons négatifs)	310 (44,1%) (IC95% = [40,4% , 47,7%])
Positifs à un seul type d'œuf	308 (43,9%) (IC95% = [40,2% , 47,5%])
Positifs à deux types d'œufs	82 (11,7%) (IC95% = [9,3% , 14,1%])
Positifs à trois types d'œufs	2 (0,3%) (IC95% = [0,0% , 0,7%])

Nous constatons d'après le tableau 14 que sur 82 échantillons positifs à deux types d'œufs en même temps, 75 contiennent au moins un strongle (soit 91,4%).

Tableau 14 : Nombres d'échantillons positifs à deux types d'œufs d'helminthes pour chaque association possible. Un groupe d'échantillon est positif aux types d'œufs présents à la fois en ligne et en colonne.

	Strongles	<i>Strongyloïdes</i> sp.	Oxyures	Capillariidés.	Dicrocoeliidés
Strongles		30	25	16	4
<i>Strongyloïdes</i> sp.	30		1	1	2
Oxyures	25	1		2	1
Capillariidés	16	1	2		0
Dicrocoeliidés	4	2	1	0	

2.4. Discussion

Ce travail est l'étude coproscopique comportant le plus d'échantillons de selles jamais effectuée sur le Bonobo. Les lectures directes au microscope optique ont permis de lister les principaux types d'helminthes présents chez ces animaux. Ainsi, grâce à l'identification des échantillons et aux données macroscopiques sur les selles ramassées en amont, il a été possible d'étudier les pourcentages de positivité et les charges parasitaires corrigées des échantillons pour chaque type d'œuf en fonction de plusieurs paramètres tels que la saison de collecte, la classe d'âge (immatures, adultes) et le sexe des individus concernés.

2.4.1. Résultats

a) Résultats généraux

Nous avons retrouvé les cinq types d'helminthes conformément aux données de la littérature concernant les bonobos en milieu fragmenté (Narat et al. 2015) : Strongle, *Strongyloïdes* sp., Oxyure, Capillariidés, et Dicrocoeliidés. Les parasites observés sont également les mêmes que ceux retrouvés chez les bonobos vivant en forêt continue à l'exception des Trichures et des Ascariidés qui ne semblent présents que chez ces derniers (Hasegawa et al. 1983 ; Dupain, 2009).

Les strongles sont les helminthes que nous avons le plus souvent observés dans les selles de bonobos (44,4 % des échantillons) suivi des *Strongyloïdes* sp (11,3 % des échantillons). Dupain avait également observé une plus grande positivité en Strongles qu'en *Strongyloïdes* sp. chez des bonobos vivant en forêt continue (Dupain et al. 2009) contrairement à Hasegawa et ses collaborateurs qui ont observé l'inverse (Hasegawa et al. 1983). Cette différence demeure pour l'instant inexplicée et d'autres facteurs non inclus dans notre étude pourraient intervenir (présence ou non d'autres sources de parasites comme diverses espèces de singes par exemple).

Les œufs de strongles observés pourraient appartenir à l'espèce *Oesophagostomum stephanostomum* ou au genre *Necator* sp. (Guillot et al. 2012, Hasegawa et al. 2014). Sachant que ces parasites sont potentiellement zoonotiques, des questions de sécurité sanitaire se posent dans une région où les humains partagent le même habitat que les bonobos, même si

aucune preuve de l'existence de transmission parasitaire croisée dans le territoire de Bolobo n'a été mise en lumière à ce jour (Narat et al. 2015).

Comme nous l'avons évoqué plus haut, le Bonobo et le Chimpanzé (*Pan troglodytes*) sont génétiquement très proches et il existe de nombreuses publications portant sur la parasitologie interne du Chimpanzé. Gardons en mémoire en revanche que les méthodes d'observation ne sont pas toujours identiques à celle que nous avons utilisée. Les strongles, les *Strongyloides* sp., et les oxyures sont partagés par les deux espèces (Hasegawa et al. 2014 ; PetržlĚelkovĚj et al. 2009, Krief 2005, Dupain et al. 2009 ; Ashford et al. 2000b). Les pourcentages d'échantillons positifs à ces différents parasites sont variables selon les auteurs, mais restent comparables à ceux trouvés dans notre étude. Cependant, le rapport *Strongyloides* sp. / Strongle est parfois inversé par rapport à nos résultats. Les chimpanzés sont aussi porteurs de *Troglodytella* sp. (Tokiwa et al. 2010) mais dans des proportions moyennes variables (53% d'après Kalousova et al. 2014, 61% d'après Krief, 2015, 97,3 % d'après Muehlenbein et al. 2005). Ce protozoaire *a priori* symbiotique capable de digérer la cellulose (Profousová et al. 2011b) est donc plus fréquemment retrouvé chez le Bonobo (96,6% d'après nos résultats).

La diversité des parasites intestinaux diagnostiqués chez le Chimpanzé est bien plus élevée que chez le Bonobo. Dans les selles de chimpanzés, en plus de ceux évoqués plus haut, d'autres espèces de cestodes, de trématodes, de nématodes et de protozoaires sont retrouvées. (Hasegawa et al. 2014 ; PetržlĚelkovĚj et al. 2009 ; Krief 2005 ; Dupain et al. 2009 ; Ashford et al. 2000b). Une étude plus poussée mêlant plusieurs techniques de diagnostic coprologique permettraient sans doute d'explorer plus en détail la faune parasitaire du Bonobo (cf. partie 2.4.2).

Nous avons obtenu une CPC moyenne de 227,1 opg pour tous nos échantillons en incluant les négatifs. Ce chiffre semble très élevé par rapport à ce qui a été calculé chez le chimpanzé en forêt continue dont la charge parasitaire ne dépasse que rarement les 100 opg (Lilly et al. 2002b ; Krief et al. 2005) sauf en cas d'infestation parasitaire massive ayant des répercussions cliniques où la CPC peut monter à 300 opg (Krief et al. 2005). Dans notre cas, un tel résultat pourrait être imputé à quelques échantillons très riches en œufs émis par des individus qualifiés de « superdisperseur » ayant tiré les moyennes vers le haut. En infectiologie, un

« superdisperseur » ou « superspreader » est individu infecté ou infesté par un agent pathogène et capable de le transmettre aux autres individus sains avec un taux de transmission significativement supérieur à celui de tous les autres individus infectés ou infestés (Kemper 1980). Ce taux de transmission élevé peut être dû à une forte excrétion du pathogène, mais aussi aux connexions sociales de l'individu (Fujie, Odagaki 2007). Comme le suggère mais sans le démontrer nos résultats, cette hypothèse de « superdisperseur » serait à explorer chez le Bonobo s'il s'avère possible d'effectuer des suivis individuels sur plusieurs années.

b) Résultats par saison

Nous avons émis l'hypothèse que le nombre d'individus parasités et les charges parasitaires seraient différents selon la saison de collecte des échantillons. Nous avons objectivé une influence significative de la saison sur le nombre d'échantillons positifs aux strongles ainsi que sur la charge parasitaire en strongles. Ainsi, il ressort de nos résultats que les échantillons sont plus fréquemment positifs aux strongles et plus riches en œufs en saison sèche qu'en saison humide. Pour les autres helminthes, nous ne retrouvons pas de différence significative ni pour la prévalence ni pour la charge entre les deux saisons. Ce résultat concernant les strongles s'avère être totalement inverse à ce qui a été observé chez le Chimpanzé (Masi et al. 2012 ; Huffman et al. 1997 ; McLennan et al. 2017 ; Krief et al. 2005; Masi et al. 2012). Les conditions environnementales étant plus favorables à la réalisation du cycle de vie d'un strongle en saison humide, il aurait effectivement pu être attendu de retrouver un résultat similaire. Masi et ses collaborateurs démontrent que les gorilles voient leur charge parasitaire en strongles augmenter eux aussi en saison sèche (Masi et al. 2012). Leur hypothèse est que la raréfaction de certains aliments végétaux induite par le changement de saison provoque chez cette espèce exclusivement herbivore un stress nutritionnel conséquent. La consommation d'aliments plus faibles en énergie et l'absence de comportements d'automédication seraient des facteurs pouvant expliquer cette différence. Le comportement alimentaire du Bonobo est cependant plus proche de celui du Chimpanzé que celui du Gorille. Pennec et ses collaborateurs ont entre autres récemment étudié les effets de la saison sèche sur la disponibilité en fruits dans la forêt de Manzano et sur le comportement des bonobos qui s'y trouvent (Pennec et al. 2020). Durant cette période de

l'année, la diversité en fruits diminue et les bonobos fréquentent moins les espaces de savane au profit des forêts clairsemées. Une consommation moins importante de fruits cueillis dans les arbres au profit d'aliments trouvés au sol pourrait en partie expliquer l'augmentation de la charge parasitaire en strongles dont le cycle de vie comprend un passage dans le milieu extérieur. Une étude portant la charge parasitaire du sol, source de contamination des aliments ramassés par les bonobos, permettrait d'explorer cette question. Dans le même temps, il aurait été intéressant de pouvoir suivre l'évolution de la population parasitaire d'un même individu dans le temps, en saison sèche et en saison des pluies. Malheureusement, l'identification des échantillons disponibles étant parfois incomplète, une telle étude n'a pas été possible ici.

c) Résultats par sexe et par âge

Nous avons comparé les résultats selon le sexe et l'âge, puis croisé les résultats entre eux. Les tableaux 11 (comparaison des CPC pour chaque type d'œuf en fonction du sexe) et 12 (comparaisons croisées des pourcentages de positivité en fonction de l'âge et du sexe) ne présentent aucun résultat significatif. Il semble donc que le sexe seul des individus n'a pas d'influence directe sur leur charge parasitaire et que grouper les individus par classe d'âge et sexe ne suffise pas à observer des différences significatives de prévalence. Cependant, le tableau 10 nous montre que les mâles ressortent significativement plus souvent positifs que les femelles. Une plus grande positivité en parasites intestinaux et une plus grande charge parasitaire ont également été observées sur les chimpanzés mâles et les macaques japonais sauvages mâles (Muehlenbein et al. 2006 ; MacIntosh et al. 2010). Dans ces deux études, les influences des interactions sociales et des sécrétions hormonales des individus sont développées. En effet, il a été confirmé que la testostérone associée aux glucocorticoïdes avait une action immunosuppressive chez les mâles chimpanzés et pouvait être à l'origine d'une plus grande charge parasitaire, surtout si le mâle en question subit un stress extérieur dû à sa position dans le groupe. Des frictions, des affrontements, et une grande dépense énergétique découlent de la position de dominance que peuvent occuper certains chimpanzés mâles dans le groupe (Muehlenbein et al. 2010). Même si les conflits entre mâles existent aussi chez le Bonobo, notamment pendant les périodes de fertilité des femelles où la sécrétion de testostérone augmente, les interactions individuelles au sein du groupe sont différentes

(Surbeck et al. 2012). Chez le Chimpanzé, les mâles ont tendance à se grouper entre eux et exercer une dominance sur le reste du groupe, tandis que chez le Bonobo, les individus se regroupent plutôt par famille, les mâles autour de leur mère. Les relations sont donc articulées autour des femelles qui occupent une place prédominante dans la hiérarchie du groupe (Surbeck et al. 2017). Les niveaux de testostérone sont certes plus faibles chez les mâles adultes bonobos que chez les mâles adultes chimpanzés, mais ils demeurent plus élevés que ceux de femelles (Sannen et al. 2003). Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que les mâles adultes bonobos du groupe de Manzano pourraient être plus parasités que les femelles adultes, entre autres, en raison de leur statut hormonal qui pourrait induire une immunodépression. Les comparaisons croisées [classes d'âge x sexe] n'ont pas fournis de résultats significatifs. Toutefois, les deux classes d'âges définies dans notre étude mériteraient peut-être d'être affinées. Par la suite, il serait intéressant d'inclure également, dans le cadre du type d'études que nous avons mené, les dosages urinaires d'hormones telle que la testostérone pour les comparaisons de charge et de prévalence parasitaires.

2.4.2. Méthode

a) Analyses statistiques

Une limite importante à nos analyses statistiques est que les résultats se rapportent aux échantillons collectés et non à l'individu qui a émis les selles. Ainsi, de nombreuses informations descriptives des individus sont manquantes, ce qui diminue ainsi la puissance des tests effectués par diminution du nombre d'échantillons finalement exploitables. En outre, la liste des paramètres que nous avons évalués est restreinte mais elle constitue néanmoins une première approche où il faudra affiner ces derniers. À titre d'exemple, il est fortement envisageable que les deux grandes classes d'âge définies (immatures et adultes) soient trop génériques n'aient pas pu permettre de mettre en évidence des différences de charge parasitaire et de prévalence qui pourraient exister entre, par exemple, de très jeunes bonobos (dans leur première année) et des individus très âgés. Affiner les paramètres existants et en ajouter d'autres pouvant avoir une influence sur nos résultats semblerait donc pertinent.

a) Technique de lecture

Alors que les autres études coproscopiques portant sur le Bonobo utilisent la sédimentation, la technique choisie pour cette étude est la lecture directe. Cette méthode semi-quantitative présente l'avantage d'être pratique et rapide tout en offrant un bon compromis aux méthodes quantitatives. En effet, nous devons lire un grand nombre d'échantillons en peu de temps, ce qui a en partie motivé ce choix. De plus, cette étude avait pour objectif de poursuivre les premiers travaux effectués par Victor Narat entre 2010 et 2013. Afin de pouvoir analyser l'ensemble des données, il était préférable d'utiliser la même méthode. La double observation d'un même échantillon permet d'augmenter la probabilité de repérer des œufs, toutefois, il est possible que des œufs présents en faible quantité (< 100 opg) n'aient pas été observés. Aussi des méthodes d'enrichissement par flottation ou sédimentation ou combinant les deux permettraient d'augmenter la sensibilité. Une lecture à l'immersion (objectif $\times 100$) accroîtrait aussi la sensibilité pour la détection des protozoaires comme les amibes. Enfin, les parasites de l'arbre respiratoire n'ont pas été recherchés car les techniques utilisables comme la méthode de Baermann requièrent que les selles soient fraîches et les larves vivantes. Cette contrainte impliquerait que les échantillons soient analysés immédiatement après leur collecte.

Un temps de formation et un temps de familiarisation ont été nécessaires avant d'être à l'aise avec les observations microscopiques et mon rythme de lecture n'a pas été le même pendant toute la période de travail en laboratoire. Des erreurs de lectures ont donc pu être commises et se répercuter sur les résultats finaux. Même si l'identification des œufs n'a pas posé de problème, il est possible que certains types d'œufs aient été confondus, notamment les œufs de *Strongyloides* sp. qui ressemblent à certains œufs de strongles. Toutefois, la différence pour l'ensemble des œufs de parasites n'a pas été significativement différente entre les deux observateurs.

A l'heure actuelle, les espèces précises des parasites intestinaux des bonobos n'ont pas été identifiées. Pour cela, il est nécessaire d'effectuer des analyses moléculaires en laboratoire. Au cours des observations microscopiques, il nous a été possible de séparer les œufs de strongles en deux groupes selon leurs tailles respectives. Nous avons émis l'hypothèse qu'il pouvait s'agir d'au moins deux espèces de strongles différentes,

probablement *Oesophagostomum stephanostomum* et *Necator americanus* ou un autre *Necator* (Narat et al. 2015). Les échantillons de selles étant aussi conservés sous silicagel, il nous a été possible d'en extraire du matériel génétique, et nous avons entamé des analyses PCR en sélectionnant les amorces en fonction de nos hypothèses en décembre 2019. Malheureusement, les séquences obtenues n'ont pas pu être analysées à temps. Ce travail complémentaire est donc encore en cours et n'a pas pu être intégré à cette thèse.

b) Le choix des paramètres

Enfin, cette étude nous a permis de réaliser à quel point il est difficile de travailler avec des animaux sauvages rares évoluant dans leur milieu naturel. La multiplicité des paramètres influençant les résultats et les contraintes de terrain nous ont obligé à faire des raccourcis et simplifier nos analyses, et donc, à créer de nombreux biais. A titre d'exemples, nous n'avons ici pas pris en compte l'automédication, les liens sociaux spécifiques aux individus observés, l'éventualité que les infections parasitaires pouvaient être de long terme, le vieillissement des animaux sur la période d'étude, les biais dus à la collecte des échantillons et l'identification des individus, les éventuelles contaminations des échantillons par le milieu extérieur, etc... Tout cela n'invalide pas la présente étude, mais met en lumière la nécessité de travailler en collaboration et sur le long terme pour comprendre les espèces sauvages, à travers des études multidisciplinaires complémentaires.

2.4.3. Perspectives

Les études portant sur le Bonobo sont encore peu nombreuses comparées à celles menées sur le Chimpanzé. Pourtant, son statut de conservation est préoccupant. Il est primordial de continuer à développer nos connaissances sur cette espèce si nous souhaitons mettre en place des projets de conservation durables. A l'issue de ce travail, nous avons dégagé plusieurs axes de réflexion qui mériteraient un approfondissement.

Nous avons une grande quantité d'échantillons pour notre étude, mais malheureusement, trop peu possédaient une identification précise de l'individu pour pouvoir mener un vrai suivi individuel de long terme. Cela aurait pourtant été utile pour étudier la variation des charges parasitaires au cours du temps, en fonction de la saison, de la place dans

le groupe, et des interactions sociales, comme cela a déjà pu être fait chez le Chimpanzé. Les contraintes de terrain sont nombreuses et il est aujourd'hui plus facile pour les pisteurs en RDC d'identifier les individus qu'au début de la collecte d'échantillons en 2010. Une meilleure formation des personnes sur le terrain permettra par la suite d'identifier plus finement les individus observés. Tout cela nécessite une grande connaissance des individus et un travail d'habituation des animaux qui a lui seul est considérable.

Enfin, parmi les données macroscopiques collectées sur le terrain, nous savons que des feuilles entières ont été retrouvées dans les selles, et de quelle espèce. Cela ouvre la porte vers des investigations portant sur l'automédication. Comme nous l'avons brièvement évoqué plus haut, de nombreuses méthodes préventives et curatives sont utilisées les bonobos et les chimpanzés pour lutter contre les infestations parasitaires. Ces comportements, assez bien renseignés chez le Chimpanzé, ne sont que très peu développés chez le Bonobo dans la littérature. Les données déjà collectées couplées à des observations de terrain pourraient amener au développement d'études sur ce sujet.

3. Conclusion

Dans cette étude, nous avons poursuivi les observations microscopiques débutées par Victor Narat en 2010 sur les bonobos de la forêt de Manzano, en RDC. Il s'agit de la première étude parasitaire effectuée chez le Bonobo vivant en milieu fragmenté de mosaïque forêt – savane. Cette espèce a fait l'objet de relativement peu d'études parasitaires, en particulier dans ce milieu de vie si particulier.

Sans pouvoir identifier les espèces précises, nous avons retrouvé que les familles, sinon les genres des helminthes intestinaux touchant les bonobos vivant en milieu fragmenté, sont les mêmes que ceux présents chez les bonobos vivant en forêt continue : des strongles, des Oxyuriidés, des Capillariidés, des Strongyloïdes, et des Dicrocoeliidés. La faune parasitaire du Bonobo semble différente de celle du Chimpanzé chez qui toute cette faune helminthique n'est pas retrouvée. Cependant, les œufs de strongles sont dans deux cas ceux observés avec la fréquence la plus haute. La quasi-totalité des échantillons prélevés contiennent des trophozoïtes de *Troglodytella* sp., ce qui tend à appuyer l'hypothèse selon laquelle ce protozoaire capable de digérer la cellulose vivrait en symbiose dans le tube digestif des grands singes.

Nous avons également observé que la saison sèche était celle durant laquelle les individus étaient le plus fréquemment et massivement infestés par les strongles.

Enfin, nous avons noté une prévalence en helminthes plus élevée chez les mâles que chez les femelles, indépendamment de la classe d'âge. Cela pourrait être lié en particulier au statut hormonal du mâle qui l'expose davantage aux parasites que les femelles.

Ces résultats découlent d'un besoin d'obtenir des données de référence sur le Bonobo, espèce qui malgré son statut emblématique voit sa population diminuer en raison des activités humaines. Ces modifications entraînent une augmentation des contacts entre la faune sauvage et l'humain, et donc, le risque de transmission de pathogènes zoonotiques. C'est le cas de certains parasites des bonobos qui sont susceptibles de se transmettre aux populations humaines en RDC, pays où les zones rurales souffrent d'un vrai manque d'accès à des soins médicaux.

De plus, la conservation des grands singes permet indirectement la conservation de toute une chaîne écosystémique les entourant, ce qui fait d'eux des espèces clés de voûte dans les forêts africaines. Les bonobos en sont un bon exemple. Étant frugivores, ils tiennent le rôle essentiel de disperseurs de graines (Beaune et al. 2013c).

C'est dans cette dynamique multidisciplinaire globale que notre travail s'inscrit. Complété par les études de terrain, il permet d'ajouter des données de parasitologie à l'ensemble des connaissances déjà acquises concernant le Bonobo. Toutefois, de nombreuses questions sont encore sans réponse. Dans un siècle où la conservation des espèces est devenue un enjeu majeur, et où les préoccupations sanitaires liées aux zoonoses inquiètent de plus en plus, la poursuite de ces travaux trouve tout son sens.

AGREMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussigné, Emmanuel LIENARD, Enseignant-chercheur, de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de **Robin DARDEL** intitulée « Suivi longitudinal des helminthes intestinaux d'une communauté de bonobos (*Pan paniscus*) en mosaïque forêt-savane » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

Fait à Toulouse, le 30/10/2020
Enseignant-chercheur de l'Ecole Nationale
Vétérinaire de Toulouse
Docteur Emmanuel LIENARD




Vu :
Le Président du jury
Professeur Alexis VALENTIN



Vu :
Le Directeur de l'Ecole Nationale
Vétérinaire de Toulouse
M. Pierre SANS



Vu et autorisation de l'impression :
Le Président de l'Université Paul Sabatier
M. Jean-Marc BROUO
Le Président de l'Université Paul Sabatier,
par délégation,
La Vice-Présidente de la CFVU
Fabienne ALARY



Fabienne ALARY

M. Robin Dardel
a été admis(e) sur concours en : 2014
a obtenu son diplôme d'études fondamentales vétérinaires le: 09/07/2019
a validé son année d'approfondissement le: 16/07/2020
n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider.

BIBLIOGRAPHIE

AM, Ghandour, NZ, Zahid, AA, Banaja, KB, Kamal et Al, Bouq, 1995. Zoonotic intestinal parasites of hamadryas baboons *Papio hamadryas* in the western and northern regions of Saudi Arabia. In : *The Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 1 décembre 1995. Vol. 98, n° 6, pp. 431-439.

ARTOIS, Marc, CARON, Alexandre, LEIGHTON, Frederick, BUNN, CH et VALLAT, B., 2006. Fauna sauvage y enfermedades emergentes. In : *Revue Scientifique et Technique de l'OIE*. 1 décembre 2006. Vol. 25, pp. 897-912. DOI 10.20506/rst.25.3.1701.

ASHFORD, R. W., REID, G. D. F. et WRANGHAM, R. W., 2000a. Intestinal parasites of the chimpanzee *Pan troglodytes* in Kibale Forest, Uganda. In : *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*. 1 mars 2000. Vol. 94, n° 2, pp. 173-179. DOI 10.1080/00034983.2000.11813526.

BADRIAN, Noel et MALENKY, Richard K., 1984. Feeding Ecology of *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaire. In : SUSMAN, Randall L. (éd.), *The Pygmy Chimpanzee* [en ligne]. Boston, MA : Springer US. pp. 275-299. [Consulté le 22 novembre 2019]. ISBN 978-1-4757-0084-8. Disponible à l'adresse : http://link.springer.com/10.1007/978-1-4757-0082-4_11.

BARELLI, Claudia et HUFFMAN, Michael A., 2017. Leaf swallowing and parasite expulsion in Khao Yai white-handed gibbons (*Hylobates lar*), the first report in an Asian ape species. In : *American Journal of Primatology*. mars 2017. Vol. 79, n° 3, pp. 1-7. DOI 10.1002/ajp.22610.

BARRIEL, Véronique, 2015. Enseigner Classification Evolution (ECEV): « Hominoïdes, Homininés, Hominidés... » Qui est qui ? In : *Musem d'Histoire Naturelle* [en ligne]. 2015. [Consulté le 19 novembre 2019]. Disponible à l'adresse : <http://edu.mnhn.fr/mod/page/view.php?id=366>.

BEAUNE, David, BRETAGNOLLE, François, BOLLACHE, Loïc, BOURSON, Chloé, HOHMANN, Gottfried et FRUTH, Barbara, 2013. Ecological services performed by the bonobo (*Pan paniscus*): seed dispersal effectiveness in tropical forest. In : *Journal of Tropical Ecology*. 2013. Vol. 29, n° 5, pp. 367-380.

BETHONY, Jeffrey, BROOKER, Simon, ALBONICO, Marco, GEIGER, Stefan M, LOUKAS, Alex, DIEMERT, David et HOTEZ, Peter J, 2006. Soil-transmitted helminth infections: ascariasis, trichuriasis, and hookworm. In : *The Lancet*. mai 2006. Vol. 367, n° 9521, pp. 1521-1532. DOI 10.1016/S0140-6736(06)68653-4.

BOESCH, Christophe, HOHMANN, Gottfried et MARCHANT, Linda, 2002. *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos*. S.I. : Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-00613-2.

BURGOS-RODRIGUEZ, Armando G., 2011. Zoonotic Diseases of Primates. In : *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*. septembre 2011. Vol. 14, n° 3, pp. 557-575. DOI 10.1016/j.cvex.2011.05.006.

BUSSIÉRAS, Jean et CHERMETTE, René, 1995. *Abrégé de parasitologie vétérinaire. Fascicule III, Fascicule III*,. Maisons-Alfort : Service de parasitologie, Ecole nationale vétérinaire. ISBN 978-2-900793-04-6.

CALDWELL, J. P., 1982. Pinworms (*Enterobius Vermicularis*). In : *Canadian Family Physician*. février 1982. Vol. 28, pp. 306-309.

CHAPMAN, Colin A., GILLESPIE, Thomas R. et GOLDBERG, Tony L., 2005b. Primates and the Ecology of their Infectious Diseases: How will Anthropogenic Change Affect Host-Parasite Interactions? In : *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 2005. Vol. 14, n° 4, pp. 134-144. DOI 10.1002/evan.20068.

CIBOT, Marie, GUILLOT, Jacques, LAFOSSE, Sophie, BON, Céline, SEGUYA, Andrew et KRIEF, Sabrina, 2015. Nodular Worm Infections in Wild Non-human Primates and Humans Living in the Sebitoli Area (Kibale National Park, Uganda): Do High Spatial Proximity Favor Zoonotic Transmission? In : *PLOS Neglected Tropical Diseases*. 9 octobre 2015. Vol. 9, n° 10, pp. e0004133. DOI 10.1371/journal.pntd.0004133.

CIOCHON, R., & White, J. (2004). Walter C. Hartwig (ed.). 2002. *The Primate Fossil Record*. Cambridge University Press, Cambridge, 503 p., cloth, ISBN 0-521-66315-6. *Journal of Paleontology*, 78(6), 1217-1218. doi:10.1017/S002233600004405X

DE WASSEIGE C, DE MARCKEN P, BAYOL N, HIOL HIOL F, MAYAUX PH, DESCLÉE B, NASI R, BILLAND A, DEFOURNY P et EBA'A R, 2012. *Les forêts du bassin du Congo - Etat des Forêts 2010*. Luxembourg : Office des publications de l'Union Européenne.

DOLLFUS, R. P., 1954. [Apparently genotypic variety of *Concinnum brumpti* in a chimpanzee]. In : *Bulletin De La Societe De Pathologie Exotique Et De Ses Filiales*. 1954. Vol. 47, n° 6, pp. 826-833.

DOUMENGE, GARCIA YUSTE, GARTLAN, LANGRAND et NDINGA, 2001. Conservation de la biodiversité forestière en Afrique centrale atlantique : le réseau d'aires protégées est-il adéquat ? In : *Bois et Forêts des Tropiques*. 2001. pp. 126.

DUPAIN, J, 2009. Gastrointestinal parasites of bonobos in the Lomako Forest, Democratic Republic of Congo. In : *Primate Parasite Ecology. The Dynamic and Study of Host-Parasite Relationship*. Huffman MA, Chapman CA. New York City : s.n. pp. 548.

DUPAIN, Jef, VAN ELSACKER, Linda, NELL, Carlos, GARCIA, Paola, PONCE, Francisco et HUFFMAN, Michael A., 2002. New Evidence for Leaf Swallowing and Oesophagostomum Infection in Bonobos (*Pan paniscus*). In : *International Journal of Primatology*. 2002. Vol. 23, n° 5, pp. 1053-1062. DOI 10.1023/A:1019697915897.

FAHRIG, Lenore, 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2003. Vol. 34, n° 1, pp. 487-515. DOI 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419.

FLEAGLE, John. *Primate Adaptation and Evolution* (1998). San Diego, CA, USA: Elsevier Science & Technology. Web.

FIMBEL, Chery, 1994. The relative use of abandoned farm clearings and old forest habitats by primates and a forest antelope at Tiwai, Sierra Leone, West Africa. In : *Biological Conservation*. 1994.

FLEAGLE, J. G., 2013. *Primate Adaptation and Evolution* [en ligne]. S.l. : Elsevier Science. ISBN 978-0-12-378633-3. Disponible à l'adresse : <https://books.google.co.uk/books?id=--PNXm0q2O8C>.

FREEMAN, Andrea S., KINSELLA, John M., CIPOLLETTA, Chloe, DEEM, Sharon L. et KARESH, William B., 2004. Endoparasites of Western Lowland Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Bai Hokou, Central African Republic. In : *Journal of Wildlife Diseases*. 1 octobre 2004. Vol. 40, n° 4, pp. 775-781. DOI 10.7589/0090-3558-40.4.775.

FRUTH, Barbara, HICKEY, Jena, ANDRE, Claudine, HART, Therese, HART, John, KÜHL, Hjalmar, MAISELS, Fiona, NACKONEY, Janet, REINARTZ, Gay, SOP, Tene, FURUICHI, Takeshi, THOMPSON, Jo et WILLIAMSON, Liz, 2016. *Pan paniscus. The IUCN Red List of Threatened Species 2016*. S.l. : s.n.

FRUTH, Barbara, IKOMBE, Nono Bondjengo, MATSHIMBA, Gaby Kitengie, METZGER, Sonja, MUGANZA, Désiré Musuyu, MUNDRY, Roger et FOWLER, Andrew, 2014. New evidence for self-medication in bonobos: Manniophyton fulvum leaf- and stemstrip-swallowing from LuiKotale, Salonga National Park, DR Congo. In : *American Journal of Primatology*. 2014. Vol. 76, n° 2, pp. 146-158. DOI <https://doi.org/10.1002/ajp.22217>.

FUEHRER, Hans-Peter, IGEL, Petra et AUER, Herbert, 2011. Capillaria hepatica in man—an overview of hepatic capillariasis and spurious infections. In : *Parasitology Research*. octobre 2011. Vol. 109, n° 4, pp. 969-979. DOI 10.1007/s00436-011-2494-1.

FUJIE, Ryo et ODAGAKI, Takashi, 2007. Effects of superspreaders in spread of epidemic. In : *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*. 1 février 2007. Vol. 374, n° 2, pp. 843-852. DOI 10.1016/j.physa.2006.08.050.

FURUICHI, Takeshi, 1987. Sexual swelling, receptivity, and grouping of wild pygmy chimpanzee females at Wamba, Zaïre. In : *Primates*. 1 juillet 1987. Vol. 28, n° 3, pp. 309-318. DOI 10.1007/BF02381014.

FURUICHI, Takeshi, 1989. Social interactions and the life history of female *Pan paniscus* in Wamba, Zaire. In : *International Journal of Primatology*. 1 juin 1989. Vol. 10, n° 3, pp. 173-197. DOI 10.1007/BF02735199.

FURUICHI, Takeshi, 2009. Factors underlying party size differences between chimpanzees and bonobos: a review and hypotheses for future study. In : *Primates*. 1 juillet 2009. Vol. 50, n° 3, pp. 197-209. DOI 10.1007/s10329-009-0141-6.

FURUICHI, Takeshi et THOMPSON, Jo, 2007. *The Bonobos: Behavior, Ecology, and Conservation*. S.l. : Springer Science & Business Media. ISBN 978-0-387-74787-3.

GARAPIN, 2014. *Etude parasitaire par coproscopie au Safari de Peaugres*. S.l. : VetAgroSup Lyon.

GOODMAN, M., KOOP, B. F., CZELUSNIAK, J., FITCH, D. H., TAGLE, D. A. et SLIGHTOM, J. L., 1989. Molecular phylogeny of the family of apes and humans. In : *Genome*. 1989. Vol. 31, n° 1, pp. 316-335. DOI 10.1139/g89-050.

GOODMAN, Morris, PORTER, Calvin A., CZELUSNIAK, John, PAGE, Scott L., SCHNEIDER, Horacio, SHOSHANI, Jeheskel, GUNNELL, Gregg et GROVES, Colin P., 1998. Toward a Phylogenetic Classification of Primates Based on DNA Evidence Complemented by Fossil Evidence. In : *Molecular Phylogenetics and Evolution*. juin 1998. Vol. 9, n° 3, pp. 585-598. DOI 10.1006/mpev.1998.0495.

GUILLOT, J, NARAT, V, KRIEF, S, LAFOSSE, S, CHAUFFOUR, S, CIBOT, M, MASI, S, NIEGUISILA, A, SNOUNOU, G, BAIN, O et OTHERS, 2012. Nematodes of the genus *Oesophagostomum*: an emerging risk for humans and apes in Africa? In : *Bulletin de l'Académie nationale de médecine 195: 1955–1963*. 2012.

GUILLOT, Jacques, VERMEULEN, Benjamin, LAFOSSE, Sophie, CHAUFFOUR, Sophie, CIBOT, Marie, NARAT, Victor, MASI, Shelly, NIEGUISILA, Adélaïde, SNOUNOU, Georges, BAIN, Odile et KRIEF, Sabrina, 2011. Les nématodes du genre *Oesophagostomum*. Un risque émergent pour l'homme et les grands singes en Afrique ? In : *Bulletin de l'Académie Nationale de Médecine*. 1 novembre 2011. Vol. 195, n° 8, pp. 1955-1963. DOI 10.1016/S0001-4079(19)31932-6.

HASEGAWA, Hideo, MODRÝ, David, KITAGAWA, Masahiro, SHUTT, Kathryn A., TODD, Angelique, KALOUSOVÁ, Barbora, PROFOUSOVÁ, Ilona et PETRŽELKOVÁ, Klára J., 2014. Humans and Great Apes Cohabiting the Forest Ecosystem in Central African Republic Harbour the Same Hookworms. In : GASSER, Robin B. (éd.), *PLoS Neglected Tropical Diseases*. 20 mars 2014. Vol. 8, n° 3, pp. e2715. DOI 10.1371/journal.pntd.0002715.

HASEGAWA, Hideo, SATO, Hiroshi, FUJITA, Shiho, NGUEMA, Pierre Philippe Mbehang, NOBUSUE, Kenichi, MIYAGI, Kei, KOORIYAMA, Takanori, TAKENOSHITA, Yuji, NODA, Shohei, SATO, Akiko, MORIMOTO, Azusa, IKEDA, Yatsukaho et NISHIDA, Toshisada, 2010. Molecular identification of the causative agent of human strongyloidiasis acquired in Tanzania: Dispersal and diversity of *Strongyloides* spp. and their hosts. In : *Parasitology International*. septembre 2010. Vol. 59, n° 3, pp. 407-413. DOI 10.1016/j.parint.2010.05.007.

HASEGAWA, Hideo et UDONO, Toshifumi, 2007. CHIMPANZEE PINWORM, ENTEROBIUS ANTHROPOPITHECI (NEMATODA: OXYURIDAE), MAINTAINED FOR MORE THAN TWENTY YEARS IN CAPTIVE CHIMPANZEES IN JAPAN. In : *Journal of Parasitology*. août 2007. Vol. 93, n° 4, pp. 850-853. DOI 10.1645/GE-1039R.1.

HAUREZ, Barbara, DAÏNOU, Kasso, TAGG, Nikki, PETRE, Charles-Albert et DOUCET, Jean-Louis, 2015. The role of great apes in seed dispersal of the tropical forest tree species *Dacryodes normandii* (Burseraceae) in Gabon. In : *Journal of Tropical Ecology*. 1 septembre 2015. Vol. 31, pp. 395-402. DOI 10.1017/S0266467415000322.

HERCBERG, S., CHAULIAC, M., GALÁN, P., DEVANLAY, M., ZOHOUN, I., AGBOTON, Y., SOUSTRE, Y., BORIES, C., CHRISTIDES, J. P. et POTIER DE COURCY, G., 1986. Relationship between anaemia, iron and folacin deficiency, haemoglobinopathies and parasitic infection. In : *Human Nutrition. Clinical Nutrition*. septembre 1986. Vol. 40, n° 5, pp. 371-379.

HICKEY, Jena R., CARROLL, John P. et NIBBELINK, Nathan P., 2012. Applying Landscape Metrics to Characterize Potential Habitat of Bonobos (*Pan paniscus*) in the Maringa-Lopori-Wamba Landscape, Democratic Republic of Congo. In : *International Journal of Primatology*. avril 2012. Vol. 33, n° 2, pp. 381-400. DOI 10.1007/s10764-012-9581-8.

HOHMANN, Gottfried et FRUTH, Barbara, 2008. New Records on Prey Capture and Meat Eating by Bonobos at Lui Kotale, Salonga National Park, Democratic Republic of Congo. In : *Folia Primatologica*. 2008. Vol. 79, n° 2, pp. 103-110. DOI 10.1159/000110679.

HOWELLS, Michaela, PRUETZ, Jill et GILLESPIE, Thomas, 2011. Patterns of Gastro-Intestinal Parasites and Commensals as an Index of Population and Ecosystem Health: The Case of Sympatric Western Chimpanzees (*Pan*

troglodytes verus) and Guinea Baboons (*Papio hamadryas papio*) at Fongoli, Senegal. In : *American journal of primatology*. 1 février 2011. Vol. 73, pp. 173-9. DOI 10.1002/ajp.20884.

HUFFMAN, Michael A., GOTOH, Shunji, TURNER, Linda A., HAMAI, Miya et YOSHIDA, Kozo, 1997. Seasonal trends in intestinal nematode infection and medicinal plant use among chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania. In : *Primates*. avril 1997. Vol. 38, n° 2, pp. 111-125. DOI 10.1007/BF02382002.

HUGOT, J. P., 1993. Redescription of *Enterobius anthropopithecii* (Geddes, 1916) (Nematoda, Oxyurida), a parasite of chimpanzees. In : *Systematic Parasitology*. 1 novembre 1993. Vol. 26, n° 3, pp. 201-207. DOI 10.1007/BF00009727.

HUGOT, J.P., REINHARD, K.J., GARDNER, S.L. et MORAND, S., 1999. Human enterobiasis in evolution: origin, specificity and transmission. In : *Parasite*. septembre 1999. Vol. 6, n° 3, pp. 201-208. DOI 10.1051/parasite/1999063201.

HUNT, Kevin et MCGREW, William, 2002. Chimpanzees in the dry habitats at Assirik, Senegal, and at Semliki Wildlife Reserve, Uganda. In : . S.l. : s.n. pp. 35-51. ISBN 978-0-521-00613-2.

HUSSAIN, Shaik, RAM, Muthuvarmadam Subramanian, KUMAR, Ajith, SHIVAJI, Sisinthy et UMAPATHY, Govindhaswamy, 2013. Human Presence Increases Parasitic Load in Endangered Lion-Tailed Macaques (*Macaca silenus*) in Its Fragmented Rainforest Habitats in Southern India. In : *PLOS ONE*. 22 mai 2013. Vol. 8, n° 5, pp. e63685. DOI 10.1371/journal.pone.0063685.

ICCN - Site Officiel. In : [en ligne]. [Consulté le 25 novembre 2020 b]. Disponible à l'adresse : <https://iccnrdc.org/>.

INRS. *Necator americanus*. In : [en ligne]. [Consulté le 25 novembre 2020 c]. Disponible à l'adresse : [https://www.inrs.fr/baobab/baobab.nsf/\(allDocParRef\)/Necator_americanus?opendocument&format=print](https://www.inrs.fr/baobab/baobab.nsf/(allDocParRef)/Necator_americanus?opendocument&format=print).

ISCO.SC, 2010. *Conseils agricoles et ruraux de gestion (CARG) des Territoires de Bolobo et Yumbi*. 2010. S.l. : s.n.

IUCN, 1989. La conservation des écosystèmes forestiers d'Afrique centrale. In : . S.l. : s.n. pp. 124.

JESSICA JUNKER stephen blake christophe boesch geneviève campbell louwrens du toit chris duvall atanga ekobo gilles etoga anh galat - luong joel gamys jessica ganas - swaray sylvain gatti andrea ghiurghi nicolas granier john hart josephine head ilka herbinge thurston cleveland hicks bas huijbregts inaoyom s. imong

noëlle kuempel sally lahm jeremy lindsell fiona maisels matthew mclennan laura martinez bethan morgan david morgan felix mulindahabi roger mundry kouamé paul n'goran emmanuelle normand anne ntongho david tiku okon charles - albert petre andrew plumptre hugo rainey sébastien regnaut crickette sanz emma stokes adama tondossama sandra tranquilli jacqueline sunderland - groves peter walsh ymke warren elizabeth a. williamson hjalmar s. kuehl, 2012. Recent decline in suitable environmental conditions for African great apes. In : . 2012.

JONES, Kate E., PATEL, Nikkita G., LEVY, Marc A., STOREYGARD, Adam, BALK, Deborah, GITTLEMAN, John L. et DASZAK, Peter, 2008. Global trends in emerging infectious diseases. In : *Nature*. février 2008. Vol. 451, n° 7181, pp. 990-993. DOI 10.1038/nature06536.

JUNCKER-VOSS, Martina, PROSL, Heinrich, LUSSY, Helga, ENZENBERG, Ulrike, AUER, Herbert et NOWOTNY, Norbert, 2000. Serological Detection of *Capillaria hepatica* by Indirect Immunofluorescence Assay. In : *Journal of Clinical Microbiology*. 1 janvier 2000. Vol. 38, n° 1, pp. 431-433. DOI 10.1128/JCM.38.1.431-433.2000.

JUSTINE, J.-L., 1988. *Capillaria brochieri* n. sp. (Nematoda : Capillariinae) parasite intestinal du chimpanzé (*Pan paniscus*) au Zaïre. In : *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*. 1988. Vol. 63, n° 6, pp. 420-438. DOI 10.1051/parasite/1988636420.

KALOUSOVÁ, Barbora, PIEL, Alexander K., POMAJBÍKOVÁ, Kateřina, MODRÝ, David, STEWART, Fiona A. et PETRŽELKOVÁ, Klára J., 2014. Gastrointestinal Parasites of Savanna Chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in Ugalla, Tanzania. In : *International Journal of Primatology*. avril 2014. Vol. 35, n° 2, pp. 463-475. DOI 10.1007/s10764-014-9753-9.

KANO, Takayoshi, 1980. Social behavior of wild pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Wamba: A preliminary report. In : *Journal of Human Evolution*. 1 mai 1980. Vol. 9, n° 4, pp. 243-260. DOI 10.1016/0047-2484(80)90053-6.

KARTHIK, 2009. Forest Recovery Following Shifting Cultivation: An Overview of Existing Research. In : . 2009.

KAWAMOTO, Yoshi, TAKEMOTO, Hiroyuki, HIGUCHI, Shoko, SAKAMAKI, Tetsuya, HART, John A., HART, Terese B., TOKUYAMA, Nahoko, REINARTZ, Gay E., GUISLAIN, Patrick, DUPAIN, Jef, COBDEN, Amy K., MULAVWA, Mbangi N., YANGOZENE, Kumugo, DARROZE, Serge, DEVOS, Céline et FURUICHI, Takeshi, 2013. Genetic Structure of Wild Bonobo Populations: Diversity of Mitochondrial DNA and Geographical Distribution. In : *PLOS ONE*. 27 mars 2013. Vol. 8, n° 3, pp. e59660. DOI 10.1371/journal.pone.0059660.

KEMPER, John T., 1980. On the identification of superspreaders for infectious disease. In : *Mathematical Biosciences*. 1 février 1980. Vol. 48, n° 1, pp. 111-127. DOI 10.1016/0025-5564(80)90018-8.

KRIEF, Sabrina, HUFFMAN, Michael A., SÉVENET, Thierry, GUILLOT, Jacques, BORIES, Christian, HLADIK, Claude Marcel et WRANGHAM, Richard W., 2005. Noninvasive Monitoring of the Health of Pan troglodytes schweinfurthii in the Kibale National Park, Uganda. In : *International Journal of Primatology*. 1 avril 2005. Vol. 26, n° 2, pp. 467-490. DOI 10.1007/s10764-005-2934-9.

KRIEF, Sabrina, JAMART, Alette, MAHÉ, Sandrine, LEENDERTZ, Fabian H., MÄTZ-RENSING, Kerstin, CRESPEAU, François, BAIN, Odile et GUILLOT, Jacques, 2008. Clinical and pathologic manifestation of oesophagostomosis in African great apes: does self-medication in wild apes influence disease progression? In : *Journal of Medical Primatology*. août 2008. Vol. 37, n° 4, pp. 188-195. DOI 10.1111/j.1600-0684.2008.00285.x.

LAMBERT, Joanna, 2014. Handbook of the Mammals of the World: 3. Primates. In : *Journal of Mammalogy*. 1 juillet 2014. Vol. 95, pp. 906-907. DOI 10.1644/14-MAMM-R-059.

LANDSOU-D-SOUKATE, J., TUTIN, C. E. G. et FERNANDEZ, M., 1995. Intestinal parasites of sympatric gorillas and chimpanzees in the Lopé Reserve, Gabon. In : *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*. 1 février 1995. Vol. 89, n° 1, pp. 73-79. DOI 10.1080/00034983.1995.11812931.

LAROUSSE, Éditions. Encyclopédie Larousse en ligne - parasite. In : [en ligne]. [Consulté le 5 août 2020]. Disponible à l'adresse : <https://www.larousse.fr/encyclopedie/divers/parasite/76859>.

LILLY, Alecia A., MEHLMAN, Patrick T. et DORAN, Diane, 2002a. Intestinal Parasites in Gorillas, Chimpanzees, and Humans at Mondika Research Site, Dzanga-Ndoki National Park, Central African Republic. In : *International Journal of Primatology*. 1 juin 2002. Vol. 23, n° 3, pp. 555-573. DOI 10.1023/A:1014969617036.

LILLY, Alecia A., MEHLMAN, Patrick T. et DORAN, Diane, 2002b. [No title found]. In : *International Journal of Primatology*. 2002. Vol. 23, n° 3, pp. 555-573. DOI 10.1023/A:1014969617036.

MACINTOSH, Andrew J. J., HERNANDEZ, Alexander D. et HUFFMAN, Michael A., 2010. Host age, sex, and reproductive seasonality affect nematode parasitism in wild Japanese macaques. In : *Primates*. octobre 2010. Vol. 51, n° 4, pp. 353-364. DOI 10.1007/s10329-010-0211-9.

MASI, Shelly, CHAUFFOUR, Sophie, BAIN, Odile, TODD, Angélique, GUILLOT, Jacques et KRIEF, Sabrina, 2012. Seasonal Effects on Great Ape Health: A Case Study of Wild Chimpanzees and Western Gorillas. In : SNOUNOU, Georges (éd.), *PLoS ONE*. 5 décembre 2012. Vol. 7, n° 12, pp. e49805. DOI 10.1371/journal.pone.0049805.

MCLENNAN, Matthew R., HASEGAWA, Hideo, BARDI, Massimo et HUFFMAN, Michael A., 2017. Gastrointestinal parasite infections and self-medication in wild chimpanzees surviving in degraded forest fragments within an agricultural landscape mosaic in Uganda. In : *PLOS ONE*. 10 juillet 2017. Vol. 12, n° 7, pp. e0180431. DOI 10.1371/journal.pone.0180431.

MILLS, L. Scott, SOULÉ, Michael E. et DOAK, Daniel F., 1993. The Keystone-Species Concept in Ecology and Conservation. In : *BioScience*. 1993. Vol. 43, n° 4, pp. 219-224. DOI 10.2307/1312122.

Ministère de l'Europe et des Affaires Etrangères. Présentation de la République démocratique du Congo. In : *France Diplomatie - Ministère de l'Europe et des Affaires étrangères* [en ligne]. [Consulté le 6 août 2020]. Disponible à l'adresse : <https://www.diplomatie.gouv.fr/fr/dossiers-pays/republique-democratique-du-congo/presentation-de-la-republique-democratique-du-congo/>.

MOUTOU, François et LERPAZ, Afssa, [sans date]. Bulletin épidémiologique n°11 de l'anses. ZOONOSES DES PRIMATES. In : . pp. 3.

MURRAY, Suzan, STEM, Chip, BOUDREAU, Barbara et GOODALL, Jane, 2000. Intestinal Parasites of Baboons (*Papio cynocephalus anubis*) and Chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Gombe National Park. In : *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 2000. Vol. 31, n° 2, pp. 176-178.

MYERS, Betty June et KUNTZ, Robert E., 1972. A checklist of parasites and commensals reported for the chimpanzee (*Pan*). In : *Primates*. 1 décembre 1972. Vol. 13, n° 4, pp. 433-471. DOI 10.1007/BF01793663.

MYERS, Thompson Ja, [sans date]. The history, taxonomy and ecology of the bonobo (*Pan paniscus* Schwarz, 1929) with a first description of a wild population living in a forest/savanna mosaic habitat (Congo, Zaire). In : [en ligne]. [Consulté le 6 août 2020]. Disponible à l'adresse : <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=6682377>.

NARAT, Victor, 2011. *Résilience des bonobos (*Pan paniscus*) à la fragmentation de l'habitat et à la pression anthropique. Etude préliminaire lors de deux missions dans le territoire de Bonobo en République Démocratique du Congo*. Thèse. S.l. : Oniris - Ecole Nationale Vétérinaire, Agroalimentaire et de l'Alimentation, Nantes Atlantique. N-2011-067

NARAT, Victor, 2014. *Interactions bonobos-habitats-humains : habitude, écologie, santé et conservation*. Paris : Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme.

NARAT, Victor, GUILLOT, Jacques, PENNEC, Flora, LAFOSSE, Sophie, GRÜNER, Anne Charlotte, SIMMEN, Bruno, BOKIKA NGAWOLO, Jean Christophe et KRIEF, Sabrina, 2015. Intestinal Helminths of Wild Bonobos in Forest-Savanna Mosaic: Risk Assessment of Cross-Species Transmission with Local People in the Democratic

Republic of the Congo. In : *EcoHealth*. décembre 2015. Vol. 12, n° 4, pp. 621-633. DOI 10.1007/s10393-015-1058-8.

NELLY, Molto, 2010. Les maladies réglementées chez les primates. In : . 2010. pp. 301.

ORIHÉL, Thomas C., 1971. *Necator americanus* Infection in Primates. In : *The Journal of Parasitology*. 1971. Vol. 57, n° 1, pp. 117-121. DOI 10.2307/3277764. JSTOR

PAFČO, Barbora, KREISINGER, Jakub, ČÍŽKOVÁ, Dagmar, PŠENKOVÁ-PROFOUSOVÁ, Ilona, SHUTT-PHILLIPS, Kathryn, TODD, Angelique, FUH, Terence, PETRŽELKOVÁ, Klára J. et MODRÝ, David, 2019. Genetic diversity of primate strongylid nematodes: Do sympatric nonhuman primates and humans share their strongylid worms? In : *Molecular Ecology*. novembre 2019. Vol. 28, n° 21, pp. 4786-4797. DOI 10.1111/mec.15257.

PENNEC, Flora, GÉRARD, Caroline, METERREAU, Laura, MONGHIEMO, Claude, NGAWOLO, Jean-Christophe Bokika, LAURENT, Romain et NARAT, Victor, 2020. Spatiotemporal Variation in Bonobo (*Pan paniscus*) Habitat Use in a Forest–Savanna Mosaic. In : *International Journal of Primatology* [en ligne]. 30 octobre 2020. [Consulté le 24 novembre 2020]. DOI 10.1007/s10764-020-00180-5. Disponible à l'adresse : <https://doi.org/10.1007/s10764-020-00180-5>.

PENNEC, Flora, KRIEF, Sabrina, HLADIK, Annette, LUBINI AYINGWEU, Constantin, BORTOLAMIOL, Sarah, BOKIKA NGAWOLO, Jean-Christophe et NARAT, Victor, 2016. Floristic and structural vegetation typology of bonobo habitats in a forest-savanna mosaic (Bolobo Territory, D.R.Congo). In : *Plant Ecology and Evolution*. 8 juillet 2016. Vol. 149, n° 2, pp. 199-215. DOI 10.5091/plecevo.2016.1157.

PETRZELKOVÁ, Klára J., HASEGAWA, Hideo, APPLETON, Chris C., HUFFMAN, Michael A., ARCHER, Colleen E., MOSCOVICE, Liza R., MAPUA, Mwanahamissi Issa, SINGH, Jatinder et KAUR, Taranjit, 2010. Gastrointestinal parasites of the chimpanzee population introduced onto Rubondo Island National Park, Tanzania. In : *American Journal of Primatology*. avril 2010. Vol. 72, n° 4, pp. 307-316. DOI 10.1002/ajp.20783.

PETRZELKOVÁ, Klára J., HASEGAWA, Hideo, APPLETON, Chris C., HUFFMAN, Michael A., ARCHER, Colleen E., MOSCOVICE, Liza R., MAPUA, Mwanahamissi Issa, SINGH, Jatinder et KAUR, Taranjit, 2009. Gastrointestinal parasites of the chimpanzee population introduced onto Rubondo Island National Park, Tanzania. In : *American Journal of Primatology*. 2009. pp. n/a-n/a. DOI 10.1002/ajp.20783.

PHILLIPS, Sarah Renee, GOLDBERG, T. L., MULLER, M. N., MACHANDA, Z. P., OTALI, E., FRIANT, S., CARAG, J., LANGERGRABER, K. E., MITANI, J. C., WROBLEWSKI, E. E., WRANGHAM, R. W. et THOMPSON, M. Emery, 2020. Faecal parasites increase with age but not reproductive effort in wild female chimpanzees. In : *Philosophical*

Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 9 novembre 2020. Vol. 375, n° 1811, pp. 20190614. DOI 10.1098/rstb.2019.0614.

PIZZI, R., GORDON, J. C., FLACH, E. J., ROUTH, A. D., CLARK, B. et BOARDMAN, W. S. J., 2008. *Capillaria hepatica* (syn *Calodium hepaticum*) in primates in a zoological collection in the UK. In : *Veterinary Record*. 6 décembre 2008. Vol. 163, n° 23, pp. 690-691. DOI 10.1136/vr.163.23.690.

Planet-Vie [en ligne]. [Consulté le 25 novembre 2020 a]. Disponible à l'adresse : <https://planet-vie.ens.fr/>.

PONCE, Luis, KINOSHITA, Ryo et NISHIURA, Hiroshi, 2019. Exploring the human-animal interface of Ebola virus disease outbreaks. In : *Mathematical biosciences and engineering: MBE*. 11 2019. Vol. 16, n° 4, pp. 3130-3143. DOI 10.3934/mbe.2019155.

Primates-SG - Home. In : [en ligne]. [Consulté le 5 août 2020 e]. Disponible à l'adresse : <http://www.primates-sg.org/>.

PRINCE, Alfred M. et KIMBALL, Lindsley F., 1993. Emerging Infections: Microbial Threats to Health in the United States. In : *JAMA*. 21 juillet 1993. Vol. 270, n° 3, pp. 384-384. DOI 10.1001/jama.1993.03510030108047.

PROFOUSOVÁ, I., MIHALIKOVÁ, K., LAHO, T., VÁRADYOVÁ, Z., PETRŽELKOVÁ, K. J., MODRÝ, D. et KIŠIDAYOVÁ, S., 2011a. The ciliate, *Troglodytella abrossarti*, contributes to polysaccharide hydrolytic activities in the chimpanzee colon. In : *Folia Microbiologica*. juillet 2011. Vol. 56, n° 4, pp. 339-343. DOI 10.1007/s12223-011-0053-x.

SANNEN, Adinda, ELSACKER, Linda Van, EENS, Marcel, HEISTERMANN, Michael et MÖHLE, Ulrike, 2003. Urinary Testosterone Metabolite Levels in Bonobos: A Comparison with Chimpanzees in Relation to Social System. In : *Behaviour*. 1 janvier 2003. Vol. 140, n° 5, pp. 683-696. DOI 10.1163/156853903322149504.

SHOSHANI, J., GROVES, C. P., SIMONS, E. L. et GUNNELL, G. F., 1996. Primate phylogeny: morphological vs. molecular results. In : *Molecular Phylogenetics and Evolution*. février 1996. Vol. 5, n° 1, pp. 102-154. DOI 10.1006/mpev.1996.0009.

SLEEMAN, Jonathan M., MEADER, Lisa L., MUDAKIKWA, Antoine B., FOSTER, James W. et PATTON, Sharon, 2000. GASTROINTESTINAL PARASITES OF MOUNTAIN GORILLAS (*GORILLA GORILLA BERINGEI*) IN THE PARC NATIONAL DES VOLCANS, RWANDA. In : *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. septembre 2000. Vol. 31, n° 3, pp. 322-328. DOI 10.1638/1042-7260(2000)031[0322:GPOMGG]2.0.CO;2.

SPRINGER, Mark S., MEREDITH, Robert W., GATESY, John, EMERLING, Christopher A., PARK, Jong, RABOSKY, Daniel L., STADLER, Tanja, STEINER, Cynthia, RYDER, Oliver A., JANEČKA, Jan E., FISHER, Colleen A. et MURPHY, William J., 2012. Macroevolutionary Dynamics and Historical Biogeography of Primate Diversification Inferred from a Species Supermatrix. In : STANYON, Roscoe (éd.), *PLoS ONE*. 16 novembre 2012. Vol. 7, n° 11, pp. e49521. DOI 10.1371/journal.pone.0049521.

SQUIRE, Sylvia Afriyie, YANG, Rongchang, Roberston, Ian, AYI, Irene, Daniel Sai et RYAN, Una, 2018. Gastrointestinal helminths in farmers and their ruminant livestock from the Coastal Savannah zone of Ghana. In : *Parasitology Research*. octobre 2018. Vol. 117, n° 10, pp. 3183-3194. DOI 10.1007/s00436-018-6017-1.

STRACKE, Katharina, JEX, Aaron R. et TRAUB, Rebecca J., 2020. Zoonotic Ancylostomiasis: An Update of a Continually Neglected Zoonosis. In : *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 8 juillet 2020. Vol. 103, n° 1, pp. 64-68. DOI 10.4269/ajtmh.20-0060.

SURBECK, Martin, DESCHNER, Tobias, SCHUBERT, Grit, WELTRING, Anja et HOHMANN, Gottfried, 2012. Mate competition, testosterone and intersexual relationships in bonobos, *Pan paniscus*. In : *Animal Behaviour*. 1 mars 2012. Vol. 83, n° 3, pp. 659-669. DOI 10.1016/j.anbehav.2011.12.010.

SURBECK, Martin, GIRARD-BUTTOZ, Cédric, BOESCH, Christophe, CROCKFORD, Catherine, FRUTH, Barbara, HOHMANN, Gottfried, LANGERGRABER, Kevin E., ZUBERBÜHLER, Klaus, WITTIG, Roman M. et MUNDRY, Roger, 2017. Sex-specific association patterns in bonobos and chimpanzees reflect species differences in cooperation. In : *Royal Society Open Science*. mai 2017. Vol. 4, n° 5, pp. 161081. DOI 10.1098/rsos.161081.

TAYLOR M., COOP R., WALL R. (2007). *Veterinary parasitology*, 3eme edition. Blackwell, Oxford, 600p.

THOMPSON, Jo Myers, 1997. *The history, taxonomy and ecology of the bonobo (Pan Paniscus, Schwarz, 1929) with a first description of a wild population living in a forest/savanna mosaic habitat*. S.I. : University of Oxford.

TOKIWA, Toshihiro, MODRÝ, David, ITO, Akira, POMAJBÍKOVÁ, Kateřina, PETRŽELKOVÁ, Klára J. et IMAI, Soichi, 2010. A New Entodiniomorphid Ciliate, *Troglocorys cava* n. g., n. sp., from the Wild Eastern Chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) from Uganda. In : *Journal of Eukaryotic Microbiology*. mars 2010. Vol. 57, n° 2, pp. 115-120. DOI 10.1111/j.1550-7408.2009.00456.x.

TSUJI, Yamato, YANGOZENE, Kumugo et SAKAMAKI, Tetsuya, 2010. Estimation of seed dispersal distance by the bonobo, *Pan paniscus*, in a tropical forest in Democratic Republic of Congo. In : *Journal of Tropical Ecology*. janvier 2010. Vol. 26, n° 1, pp. 115-118. DOI 10.1017/S0266467409990290.

UNSD — Methodology. In : [en ligne]. [Consulté le 18 octobre 2020 f]. Disponible à l'adresse : <https://unstats.un.org/unsd/methodology/m49/>.

VAN PARIDON, Bradley J., GILLEARD, John S., COLWELL, Douglas D. et GOATER, Cameron P., 2017. Life Cycle, Host Utilization, and Ecological Fitting for Invasive Lancet Liver Fluke, *Dicrocoelium dendriticum*, Emerging in Southern Alberta, Canada. In : *Journal of Parasitology*. juin 2017. Vol. 103, n° 3, pp. 207-212. DOI 10.1645/16-140.

VDH VIRGINIA. Non-Human Primates – Environmental Epidemiology. In : [en ligne]. [Consulté le 7 août 2020 d]. Disponible à l'adresse : <https://www.vdh.virginia.gov/environmental-epidemiology/zoonoses/non-human-primates/>, <https://www.vdh.virginia.gov/environmental-epidemiology/zoonoses/non-human-primates/>.

VINEY, Mark, 2007. Strongyloides spp. In : *WormBook* [en ligne]. 2007. [Consulté le 2 juin 2020]. DOI 10.1895/wormbook.1.141.1. Disponible à l'adresse : http://www.wormbook.org/chapters/www_genomesStrongyloides/genomesStrongyloides.html.

WAAL, Frans B. M. de, 1995. Bonobo Sex and Society. In : *Scientific American*. mars 1995. Vol. 272, n° 3, pp. 82-88. DOI 10.1038/scientificamerican0395-82.

WILDMAN, Derek E., UDDIN, Monica, LIU, Guozhen, GROSSMAN, Lawrence I. et GOODMAN, Morris, 2003. Implications of natural selection in shaping 99.4% nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: Enlarging genus Homo. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 10 juin 2003. Vol. 100, n° 12, pp. 7181-7188. DOI 10.1073/pnas.1232172100.

World Population Prospects - Population Division - United Nations. In : [en ligne]. [Consulté le 6 août 2020 g]. Disponible à l'adresse : <https://population.un.org/wpp/DataQuery/>.

WRANGHAM, Richard W., CHAPMAN, Colin A., CLARK-ARCADI, Adam P., ISABIRYE-BASUTA, Gilbert, GOODALL, Jane et ITANI, Junichiro, 1996. Social ecology of Kanyawara chimpanzees: implications for understanding the costs of great ape groups. In : GOODALL, Jane et ITANI, Junichiro, *Great Ape Societies* [en ligne]. Cambridge : Cambridge University Press. pp. 45-57. [Consulté le 22 novembre 2019]. ISBN 978-0-511-75241-4. Disponible à l'adresse : https://www.cambridge.org/core/product/identifier/CBO9780511752414A017/type/book_part.

ZELMER, Derek A., 1998. An evolutionary definition of parasitism. In : *International Journal for Parasitology*. mars 1998. Vol. 28, n° 3, pp. 531-533. DOI 10.1016/S0020-7519(97)00199-9.

Annexes :

N°	Date prélèvement	Identification	Type	L	I	Troglodytella	Consistance	Saison	Sexe	Age
390	21/04/2016					109	normale	Humide		
391	21/04/2016		Strongle	65,65	37,875	31	normale	Humide		
393	21/04/2016		Strongle	60,6	30,3	27	normale	Humide		
395	26/04/2016	MS	Strongle	66,9125	35,35	89	normale	Humide	F	Immature
396	26/04/2016	KM	Dicrocoeliidé			57	normale	Humide	F	Adulte
396	26/04/2016	KM	Strongyloides	45,7	25,4	57	normale	Humide	F	Adulte
397	26/04/2016					152	normale	Humide		
394_b	26/04/2016					320		Humide		
398	27/04/2016	Juv	Strongle embryonné	58,075	31,5625	36	normale	Humide		Immature
400	28/04/2016	Juv Femelle	Strongle	69,4375	50,5	20	normale	Humide	F	Immature
401	10/05/2016	Femelle				18	normale	Humide	F	
402	11/05/2016					67	normale	Humide		
403	11/05/2016					14	normale	Humide		
407	17/05/2016					1	normale	Humide		
404	25/05/2016	NG	Strongle	90,9	45,45	12	normale	Humide	F	Adulte
405	25/05/2016	NG	Strongle	90,9	47,975	12	normale	Humide	F	Adulte
406	27/05/2016	PM	Oxyure	53,025	27,775	19	normale	Humide	F	Adulte
408	27/05/2016	OB	Strongle	66,9125	36,6125	2	normale	Humide	F	Immature
408	27/05/2016	OB	Strongle	60,6	37,875	2	normale	Humide	F	Immature
405	27/05/2016						normale	Humide		
409	27/05/2016					24	normale	Humide		
410	27/05/2016					4	normale	Humide		
411	27/05/2016		Oxyure	53,025	27,775	5	normale	Humide		
411	27/05/2016		Oxyure	55,55	27,775	5	normale	Humide		
411	27/05/2016		Oxyure	53,025	25,25	5	normale	Humide		
414	07/06/2016	OB				3	normale	Sèche	F	Immature
412	07/06/2016					7	normale	Sèche		
413	07/06/2016		Oxyure	53,025	26,5125	19	normale	Sèche		
413	07/06/2016		Oxyure	53,025	25,25	19	normale	Sèche		
413	07/06/2016		Oxyure	53,025	23,9875	19	normale	Sèche		
413	07/06/2016		Oxyure	47,975	25,25	19	normale	Sèche		
413	07/06/2016		Strongyloides	50,5	37,875	19	normale	Sèche		
415	07/06/2016					9	normale	Sèche		
416	07/06/2016					30	normale	Sèche		
417	07/06/2016		Strongle	84,5875	35,35	8	normale	Sèche		
440	16/06/2016	DD	Strongle	65,65	37,875	77	normale	Sèche	M	Adulte

Annexe 1 : Extrait du tableau de données contenant toutes les informations sur les échantillons.

NOM : DARDEL

Prénoms : Robin, Philippe, Armand

TITRE : Suivi longitudinal des helminthes intestinaux d'une communauté de bonobos (*Pan paniscus*) en mosaïque forêt-savane.

RÉSUMÉ : L'objectif de ce travail de thèse est de caractériser l'infestation parasitaire gastro-intestinale d'une population de bonobos (*Pan paniscus*) vivants dans la forêt de Manzano en République Démocratique du Congo (RDC) de 2010 à 2019. La première partie bibliographique réalise l'état des lieux des connaissances actuelles concernant la parasitologie interne du Bonobo en mettant l'accent sur les helminthes intestinaux. La seconde partie expérimentale décrit les résultats de l'examen coproscopique par double lecture directe effectué sur 702 échantillons de selles collectés entre 2010 et 2019 dans cette communauté de 25 bonobos vivants en mosaïque forêt-savane en RDC et leur analyse. Les œufs observés dans les échantillons fécaux sont de type Strongyles, *Strongyloides* sp. Capillariidés, Oxyuridés, et Dicrocoeliidés. Des trophozoïtes de *Trogodytella* spp. ont été détectés sur la quasi-totalité des prélèvements. Les pourcentages d'échantillons positifs et les charges parasitaires corrigées sont comparés pour chaque type d'œuf en fonction de la saison de collecte (saison humide ou sèche), le sexe des individus ayant émis les selles, et leur classe d'âge (adulte ou immature). Il apparaît que l'excrétion d'œufs de strongyles est significativement plus importante en saison sèche qu'en saison humide et que les mâles sont plus parasités que les femelles.

MOTS-CLÉS : Bonobo, *Pan paniscus*, coproscopie, parasites, strongyles, République Démocratique du Congo, *Trogodytella* sp.

TITLE: Longitudinal monitoring of the intestinal helminths of a bonobo community (*Pan paniscus*) in a forest-savanna mosaic.

ABSTRACT: The objective of this thesis is to characterize the gastrointestinal parasitic infestation of a population of bonobos (*Pan paniscus*) living in the forest of Manzano in the Democratic Republic of Congo (DRC) from 2010 to 2019. The first part is bibliographic, presenting the available data about the internal parasitology of Bonobo with a special emphasis on intestinal helminths. The second experimental part describes the results of the direct double-reading coproscopic examination carried out on 702 stool samples collected between 2010 and 2019 in this community of 25 bonobos living in forest-savanna mosaic in the DRC and their analysis. Eggs observed in faecal samples are of the Strongyles, *Strongyloides* sp., Capillariidae, Oxyuridae, and Dicrocoeliidae type. *Trogodytella* spp trophozoites were detected on almost all of the samples. The percentages of positive samples and the corrected parasite loads are compared for each type of egg according to the collection season (wet or dry season), the sex of the individuals having emitted the stool, and their age class (adult or immature). Strongyles' egg excretion is significantly greater in the dry season than in the wet season and that males are more parasitized than females.

KEYWORDS: Bonobo, *Pan paniscus*, coproscopy, parasites, strongyles, Democratic Republic of Congo, *Trogodytella* sp.