

Nidification habituelle au sol chez les chimpanzés de la forêt de Bugoma (*Pan troglodytes schweinfurthii*), Ouganda

Catherine Hobaiter ^{1,2} | Harmonie Klein ¹ | Thibaud Gruber ^{2,3} ¹Wild Minds Lab, École de psychologie et de neurosciences, Université de St Andrews, St Andrews, Royaume-Uni²Projet de conservation des primates de Bugoma, réserve forestière centrale de Bugoma, Hoima, Ouganda³Faculté de psychologie et des sciences de l'éducation et Centre suisse des sciences affectives, Université de Genève, Genève, Suisse

Correspondance

Catherine Hobaiter, École de psychologie et de neurosciences
Université de St Andrews,
St Andrews, Écosse KY16 8LT, Royaume-Uni.
Courriel : ch42@st-andrews.ac.uk

Informations sur le financement

Institut Jane Goodall Suisse ; National Geographic Society, numéro de subvention/attribution : GS-63895R-19 ; 8e programme-cadre de l'Union européenne, Horizon 2020, numéro de subvention/attribution : 802719 ; Pôle de recherche national en sciences affectives - Les émotions dans le comportement individuel et les processus sociaux, numéro de subvention/attribution : PCEFP1_186832

Résumé

Nous rapportons la présence de nids au sol habituels dans une population de chimpanzés d'Afrique de l'Est (*Pan troglodytes schweinfurthii*) récemment étudiée dans la réserve forestière centrale de Bugoma, en Ouganda. Sur une période de 2 ans, nous avons rencontré 891 nids de nuit, dont 189 ont été classés comme nids au sol, soit un taux d'environ 21%. Nous n'avons trouvé aucune preuve préliminaire de facteurs socio-écologiques qui favoriseraient son utilisation et soulignons des facteurs locaux, tels que l'incidence élevée des perturbations forestières dues au braconnage et à l'exploitation forestière, qui semblent rendre son utilisation désavantageuse. Bien que des études supplémentaires soient nécessaires pour établir si ce comportement répond aux critères stricts de la culture animale non humaine, nous soutenons l'argument selon lequel l'utilisation plus large de répertoires comportementaux spécifiques à la population et au groupe chez les espèces phares, telles que les chimpanzés, offre un outil pour promouvoir les mesures de conservation urgentes nécessaires pour protéger les écosystèmes menacés, y compris la forêt de Bugoma.

KEYWORDS

variation comportementale, chimpanzé, sommeil, plate-forme de sommeil

1 | INTRODUCTION

Tous les grands singes construisent des nids arboricoles pour la nuit en entrelaçant des branches et d'autres végétaux (Anderson et al., 2019 ; Fruth et al., 2018). Les gorilles, bien que capables de grimper lorsqu'ils cherchent de la nourriture, sont les plus terrestres des grands singes et construisent des nids de nuit principalement au sol en utilisant la végétation herbacée disponible, bien qu'ils augmentent l'utilisation de nids arboricoles de manière saisonnière, ou lorsque la végétation terrestre est limitée (Brugiere & Sakom, 2001 ; Mfossa et al., 2022 ; Tutin et al., 1995). En revanche, les orangs-outans, les bonobos et les chimpanzés construisent principalement des nids arboricoles (van Casteren et al., 2012 ; Fruth &

Hohmann, 1993 ; Fruth et al., 2018 ; Goodall, 1962 ; Hicks, 2010 ; Prasetyo et al., 2009), en utilisant plusieurs branches porteuses entrelacées, en remplissant avec des matériaux plus petits et plus mous (Fruth et al., 2018 ; Furuichi & Hashimoto, 2000 ; Prasetyo et al., 2009 ; Samson & Hunt, 2012). Il peut y avoir un effet d'apprentissage, les jeunes singes construisant des nids plus robustes plus tôt s'ils sont exposés à des adultes qui construisent des nids (orangs-outans : Lethmate, 1977 ; chimpanzés : McGrew, 2004 ; Videan, 2006), mais d'autres travaux avec des populations sauvages sont nécessaires pour démêler plus soigneusement l'apprentissage social potentiel des influences écologiques et développementales. Chaque individu indépendant construit son propre nid, mais les individus nichent généralement dans un groupe.

Abréviations : BPCP, Bugoma Primate Conservation Project ; GPS, système de positionnement global ; m, mètres.

Il s'agit d'un article en libre accès selon les termes de la licence [Creative Commons Attribution-NonCommercial](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/) License, qui permet l'utilisation, la distribution et la reproduction sur tout support, à condition que le travail original soit correctement cité et qu'il ne soit pas utilisé à des fins commerciales.

2023 Les auteurs. *American Journal of Primatology* publié par Wiley Periodicals LLC.

avec d'autres dans le même arbre ou dans des arbres proches (Fruth, 1995 ; Schaller, 1963 ; van Lawick-Goodall, 1968). Les chimpanzés et les bonobos construisent généralement leurs nids à une hauteur comprise entre 8 et 20 m, mais ils peuvent descendre jusqu'à 3-4 m lorsque les arbres plus grands sont limités (Fruth et al., 2018 ; Pruetz et al., 2008 ; Samson & Hunt, 2012). Les nids complets - de nuit ou de jour - se distinguent par leur construction d'autres structures de repos plus fragiles telles que les "lits de jour" et les "coussins", qui ne comportent qu'une ou deux branches pliées, vaguement entrelacées, et peuvent être aussi simples qu'un seul petit arbre plié ou une touffe de fougères (Boesch, 1995 ; Brownlow et al., 2001 ; Furuichi & Hashimoto, 2000 ; Koops et al., 2007). Les nids sont construits chaque soir pour la nuit, mais ils sont également construits pendant la journée pour diverses raisons allant du sommeil au jeu ou à la sollicitation sexuelle (Boesch, 1995 ; Brownlow et al., 2001 ; Fruth & Hohmann, 1996 ; Fruth et al., 2018 ; McGrew, 2010 ; Plumtre & Reynolds, 1997), les bonobos construisant aussi régulièrement des nids complets supplémentaires pendant la journée (Wessling & Surbeck, 2021).

Malgré l'utilisation de la nidification nocturne arboricole dans toutes les communautés de chimpanzés étudiées à ce jour, notre compréhension de leur fonction reste limitée, avec des hypothèses potentiellement complémentaires qui comprennent actuellement des modèles saisonniers (van Casteren et al., 2012 ; Samson & Hunt, 2014), la thermorégulation (Koops et al., 2012 ; McGrew, 2004 ; Stewart et al., 2018), l'évitement des pathogènes et des parasites (Anderson, 1998 ; Lacroux et al., 2022) et l'évitement de la prédation (Koops et al., 2012 ; Kortlandt, 1992 ; Pruetz et al., 2008 ; Stewart & Pruetz, 2013). Certains aspects de l'environnement local semblent avoir un impact sur le choix de l'emplacement du nid, par exemple une préférence pour les pentes par rapport aux terrains plus plats (Issa : Hernandez-Aguilar, 2009 ; Mahale : Izawa & Itani, 1966 ; Suzuki, 1969 ; Assirik : Baldwin, 1979). Cependant, dans les habitats où les arbres sont limités, cela tend à conduire à une concentration des nids dans les arbres disponibles (Hernandez-Aguilar, 2009), plutôt qu'à des stratégies alternatives telles que la nidification au sol.

L'utilisation très occasionnelle de nids de nuit au sol est largement répandue.

Les chimpanzés de l'Afrique de l'Est et de l'Afrique australe sont des espèces qui ont été rapportées dans toutes les sous-espèces de chimpanzés, y compris en Ouganda (voir ci-dessous et c.f. Tagg et al., 2013). En excluant les lits de jour et les coussins minimalement construits (Furuichi & Hashimoto, 2000 ; Koops et al., 2007), l'utilisation de nids de nuit entièrement construits au sol est typiquement rare (5%-10% des nids construits dans une population donnée ; Koops et al., 2007 ; Matsuzawa & Yamakoshi, 1996), peut-être comme solution de repli pour les individus malades ou blessés (<1% ; Furuichi & Hashimoto, 2000). Une utilisation légèrement plus fréquente de nids nocturnes au sol a été rapportée par les chimpanzés mâles d'Afrique de l'Ouest (*Pan troglodytes verus*) de Seringbara dans les Monts Nimba en Guinée (~3%-5% des nids nocturnes ; Koops et al., 2007, 2012) et du site de terrain à long terme de Fongoli (~12% des nids nocturnes ; Stewart, 2011a). Des nids au sol fréquents ont également été récemment observés au Cameroun chez les chimpanzés du Nigeria-Cameroun (*Pan troglodytes ellioti*) d'un des deux sites de terrain (i.e., Andu) des deux sites de terrain de la forêt de Lebialen-Mone (~32% des nids nocturnes ; Last & Muh, 2013) et chez les chimpanzés d'Afrique centrale (*Pan troglodytes troglodytes*) du site de recherche de La Belgique dans la réserve de biosphère du Dja (~3%~9% des nids nocturnes ; Guislain & Dupain, 2005 ; Tagg et al., 2013). Cependant, malgré ~250 ans d'observations continues sur des sites de recherche à long terme (Gombe, >60 ans ; Mahale, >60 ans ; Kibale-Kanyawara, >30 ans ; Kibale-Ngogo, >20 ans ; Kalinzu, >30 ans ; Budongo-Sonso, >30 ans, Budongo-Waibira,

>10 ans) ; l'utilisation coutumière de nids au sol pendant la nuit n'a été signalée que dans les communautés de chimpanzés d'Afrique de l'Est dans le nord de la République démocratique du Congo (~11% des sites de nidification ; Hicks et al., 2019).

Ici, nous rapportons la présence de nids au sol apparemment habituels dans la population de chimpanzés d'Afrique de l'Est (*Pan troglodytes schweinfurthii*) récemment étudiée dans la réserve forestière centrale de Bugoma, en Ouganda. En outre, tout en examinant les facteurs socio-écologiques spécifiques qui favoriseraient son utilisation, nous suggérons que des facteurs locaux tels que des perturbations anthropogéniques prolongées seraient susceptibles d'inhiber la construction de nids au sol, et soulignent la possibilité d'une explication culturelle. L'établissement d'un cas de comportement culturel sur la base d'une preuve de transmission sociale ou de l'exclusion d'autres hypothèses, telles que la variation génétique ou écologique, peut prendre des dizaines d'années chez les espèces à longue durée de vie. Cependant, nous soutenons que l'utilisation des différences de groupe dans les répertoires comportementaux des espèces phares, y compris les chimpanzés, indépendamment du mécanisme socio-écologique ou cognitif par lequel elles sont produites, offre un outil efficace pour promouvoir l'action de conservation urgente nécessaire pour protéger les écosystèmes menacés, tels que la forêt de Bugoma.

2 | MÉTHODES

2.1 | Site

La réserve forestière centrale de Bugoma comprend 400 km² de forêt tropicale humide semi-décidue (située à 01°15' N 30°58' E et à 990-1300 m d'altitude). Situé entre la réserve forestière centrale de Budongo (425 km²) et le parc national de Kibale (776 km²), Bugoma représente le plus grand habitat forestier contigu pour les chimpanzés en Afrique de l'Est dans lequel il n'y a pas eu d'activité de recherche à long terme. En 2006, la densité des chimpanzés a été estimée à 1,9 chimpanzé par km² (ce qui donne une estimation approximative de la population de ~760 chimpanzés ; Plumtre & Cox, 2006), mais compte tenu du déclin généralisé des populations de primates (Estrada et al., 2017), une estimation actuelle de la population de ~600 chimpanzés pourrait être plus appropriée. Suite aux études menées en 2015, le Bugoma Primate Conservation Project (BPCP, www.bugomaprimates.com) a lancé en 2016 des activités quotidiennes d'habituation et de suivi dans plusieurs communautés de chimpanzés. Nos données sont concentrées sur la communauté de Mwera, où des contacts réguliers ont été initiés en 2016 et ont eu lieu la plupart des jours en 2018. Les chimpanzés de la communauté de Mwera-Nord ont également été rencontrés, car leur aire de répartition chevauche celle de Mwera, mais ils ne sont pas suivis intentionnellement et ils ont toujours tendance à fuir lorsque notre présence est détectée, ce qui nous permet de faire la distinction entre les groupes. L'aire de répartition actuelle de la communauté de Mwera est estimée à environ 10 km² (voir figure 1). Pendant la période d'étude, les chimpanzés de la communauté de Mwera ont été suivis régulièrement (plusieurs jours par semaine pendant plusieurs heures par jour) avec une estimation de 60-80 individus basée sur les tailles des communautés locales de chimpanzés d'Afrique de l'Est (Wilson et al., 2014). Cependant, comme il n'a pas été possible de les nicher ou de les dénuder, les observations directes de la construction de nids nocturnes n'ont pas été disponibles.

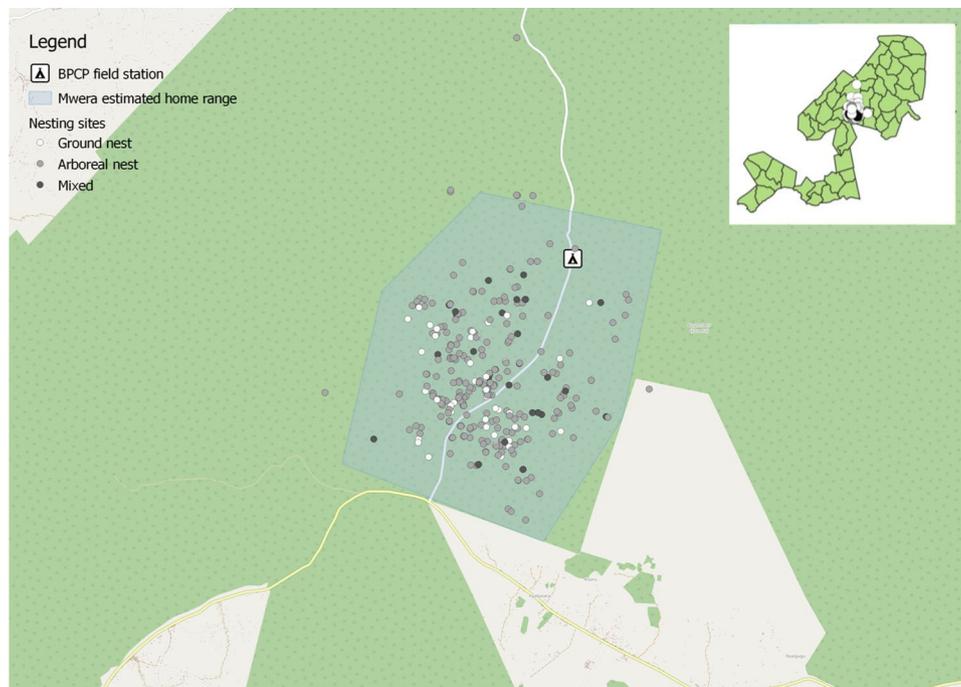


FIGURE 1 Localisation des sites de nidification dans l'aire de répartition actuelle estimée de la communauté de chimpanzés de Mwera dans la réserve forestière centrale de Bugoma. Blanc : site de nidification au sol uniquement ; gris : site de nidification dans les arbres uniquement ; noir : sites de nidification au sol et dans les arbres dans le même site. L'encart montre les limites complètes de la réserve forestière.

2.2 | Collecte de données

En plus des observations directes des données sur le comportement et la santé des chimpanzés, le personnel du projet enregistre le type et la localisation GPS des signes d'activité des chimpanzés (empreintes, excréments, restes de nourriture, outils abandonnés et nids), ainsi que des activités humaines illégales (principalement la chasse et l'exploitation forestière) chaque fois qu'ils sont rencontrés ad libitum.

Un "site de nidification" a été défini comme un ou plusieurs nids du même âge dans lequel aucun n'est séparé de plus de 30 m (Furuichi & Hashimoto, 2000). Suite à la multiplication des rencontres avec des nids de nuit au sol, en 2019, le personnel du BPCP a commencé à collecter des informations détaillées sur les nids de nuit. Cependant, la collecte de données a été impactée par l'épidémie de COVID-19 avec (1) un arrêt de la collecte de données de février 2020 à juillet 2020 et (2) un changement de protocole de collecte de données après cette période. Par conséquent, nous fournissons ici les données de nidification suivantes : La localisation GPS, l'âge approximatif (1 jour, 2 jours, moins d'une semaine, plus d'une semaine), le type de nid (sol, arbre), et le nombre de nids au sol et dans les arbres dans le site de nidification d'août 2019 à juin 2022. Les taux de dégradation des nids varient considérablement entre les populations et sont façonnés par des facteurs écologiques et saisonniers locaux (Morgan et al., 2016 ; Wessling & Surbeck, 2021). Nous avons suivi Romani et al. (2023), qui ont récemment décrit les étapes de la nidification et les taux de décomposition pour la réserve forestière centrale de Bugoma. D'autres données relatives à la nidification, notamment la densité de la forêt environnante (ouverte, moyenne, dense), le type de forêt (primaire, secondaire-mixte, perturbée, marécageuse, prairie), la hauteur à partir du sol de tous les nids dans les arbres (m), l'espèce d'arbre principale utilisée, la largeur et la longueur des nids au sol (cm), et l'utilisation de branches pliées ou détachées ainsi que l'inclusion de

La végétation herbacée terrestre (ci-après : herbes terrestres) dans la construction des nids au sol, ne sont disponibles que pour l'épidémie pré-COVID-19, c'est-à-dire d'août 2019 à février 2020.

3 | RÉSULTATS

3.1 | Présence de nids au sol et dans les arbres

Entre août 2019 et juillet 2022, nous avons enregistré 891 nids de nuit dans 310 sites de nidification, le nombre de nids par site variant de 1 à 21 (Figure 1). Nous avons enregistré 692 nids dans les arbres et 189 nids au sol (21%). Des nids au sol ont été observés dans 78 des 310 sites (25% des sites de nidification) et ont coexisté avec des nids dans les arbres dans 31 de ces sites (10% de tous les sites de nidification ; 40% des sites avec un nid au sol ; jusqu'à 15 nids au sol dans un site). Des nids au sol ont été observés tout au long de l'année (50% pendant les mois de la saison sèche décembre-février, juin-août ; 50% pendant les mois de la saison humide mars-mai, septembre-novembre).

Entre août 2019 et février 2020, nous avons enregistré des informations supplémentaires sur la construction des nids et sur l'habitat local pour les 138 sites de nidification contenant 323 nids de nuit (282 nids dans les arbres, 41 nids au sol). La hauteur des nids dans les arbres variait de 1 à 45 m ; et $n = 11$ (4 %) se trouvaient à 2 m ou moins du sol. Tous les nids au sol qui ont pu être mesurés ($n = 39$) contenaient des branches détachées entrelacées, et la plupart ($n = 34$, 87%) contenaient également des branches pliées (voir figure 2). Un petit nombre ($n = 2$) a incorporé des herbes terrestres dans la construction. La majorité des sites de nidification étaient situés dans des forêts de densité moyenne ($n = 117$) par opposition à des forêts claires ($n = 17$) ou à des forêts de haute densité ($n = 16$).



FIGURE 2 Trois nids au sol. Photos de trois nids au sol sur trois sites de nidification distincts. Notez l'inclusion de multiples branches pliées et entrelacées ainsi que des quantités substantielles de matériaux feuillus plus petits, ce qui les distingue des structures de repos plus fragiles telles que les "lits de jour" et les "coussins".

($n = 4$) ; de même, la majorité des sites de nidification étaient situés dans des forêts mixtes secondaires ($n = 121$) plutôt que dans des forêts perturbées ($n = 8$) ou des savanes ($n = 1$; inconnu $n = 8$).

4 | DISCUSSION

Les chimpanzés de Bugoma construisent régulièrement des nids au sol pendant la nuit et, en outre, construisent des nids dans les arbres à une hauteur qui serait vulnérable à la menace humaine (<2 m). En plus de leur fréquence observée, nous avons constaté que les nids au sol apparaissent le plus souvent en grappes, ce qui suggère qu'ils n'ont pas été construits par un seul individu ou une seule famille. Comme ces chimpanzés n'étaient pas complètement habitués au moment de l'acquisition des données, il n'a pas été possible d'observer directement la construction des nids au sol pendant la nuit. Le nombre estimé d'individus indépendants dans la communauté (~40) est une fraction du nombre total de nids au sol rencontrés, il est donc impossible que chaque nid au sol observé ait été construit par un individu distinct à une seule occasion. De même, jusqu'à 15 nids au sol ont été trouvés dans un seul site de nidification, il n'est donc pas possible que ces nids soient l'œuvre d'un seul individu extrêmement prolifique. Nous suggérons que l'explication la plus probable est la construction répétée de nids au sol par au moins quelques individus. Si tel est le cas, la construction de nids au sol dans la communauté de chimpanzés de Mwera répond aux critères d'un comportement "habituel" (Whiten et al., 1999).

La transition vers un sommeil régulier sur le sol a été suggérée comme un moteur important des changements comportementaux et cognitifs des hominines dans notre divergence avec les autres singes (Coolidge & Wynn, 2006) et, par conséquent, les facteurs qui conduisent à une occurrence plus régulière du sommeil sur le sol chez les singes sont intéressants dans divers domaines. Il est possible que des facteurs écologiques locaux favorisent l'utilisation de la nidification au sol dans les communautés de Bugoma. Bien qu'une recherche systématique soit nécessaire pour le confirmer, nous pensons qu'il est peu probable que la limitation du nombre d'arbres appropriés pour la nidification dans les arbres (cf. McCarthy et al., 2017) favorise la nidification au sol, à la fois en raison de la cooccurrence régulière de nids dans les arbres et au sol dans le même groupe de nidification, et parce que l'habitat de forêt mixte secondaire dans lequel la majorité des sites de nidification se trouvent est un habitat de nidification à l'échelle locale.

La structure de la réserve forestière de Budongo est similaire à celle de la réserve forestière voisine de Budongo, dans laquelle aucun nid au sol n'a été signalé au cours de plus de 40 ans d'observation cumulée dans deux communautés.

Une autre explication pourrait être la saisonnalité (Pruetz et al., 2008 ; Tagg et al., 2013), mais les chimpanzés du Bugoma semblent nicher au sol toute l'année (voir aussi Koops et al., 2012). La nidification au sol peut apporter des différences importantes dans la thermorégulation (Stewart, 2011b) ou dans l'évitement des pathogènes (Lacroux et al., 2022 ; Stewart, 2011b ; Videan, 2006), qui sont d'un grand intérêt pour les recherches futures au Bugoma ; cependant, la cooccurrence fréquente de nids au sol et dans les arbres dans le même site de nidification suggère que tout effet varie en fonction des caractéristiques individuelles. Une possibilité est qu'il y ait des différences spécifiques au sexe : par exemple, la nidification au sol peut être plus répandue chez les chimpanzés mâles, qui nichent déjà typiquement à des hauteurs plus basses (e.g., Brownlow et al., 2001). Les chimpanzés semblent également sélectionner les espèces d'arbres pour leur nidification en fonction de leur "confort", en tenant compte de caractéristiques telles qu'une forte densité de feuilles (Lacroux et al., 2023), un aspect qui pourrait également varier en fonction de l'individu ou du sexe.

Une autre explication écologique pourrait être qu'un grand nombre d'individus sont incapables de construire des nids dans les arbres en raison d'une blessure ou d'une maladie. Là encore, nous pensons que cette hypothèse est peu probable. Notre collecte de données à long terme comprend un suivi de la santé des chimpanzés et bien qu'il y ait des épidémies d'infections respiratoires chez certains individus, celles-ci semblent similaires à celles rapportées dans d'autres populations de la forêt ougandaise (Scully et al., 2018). Une pression plus probable serait l'impact des fils de collet qui mutilent régulièrement les chimpanzés qui s'y coincent les mains et les pieds - ces blessures peuvent inclure des membres décharnés et amputés. Cependant, une fois de plus, les communautés voisines de Budongo ont également un nombre élevé de chimpanzés blessés par des collets (Reynolds, 2005 ; Stokes & Byrne, 2006 ; Waller & Reynolds, 2001), y compris des individus à qui il manque des mains et des pieds (y compris des individus dont plus d'un membre est amputé), et ne signalent pas d'utilisation de la nidification au sol.

La nidification au sol a parfois été expliquée par les spécialistes comme étant résultant de l'absence de prédateurs ou de l'activité humaine



FIGURE 3 Grands mammifères principalement terrestres et reptiles présents dans la réserve forestière centrale de Bugoma qui représentent une menace potentielle pour les chimpanzés. Images capturées directement ou par piège photographique dans le domaine vital de la communauté de Mwera. De gauche à droite : Eléphant d'Afrique (*Loxodonta cyclotis*) ; vipère rhinocéros (*Bitis nasicornis*) ; chat doré (*Caracal aurata*).

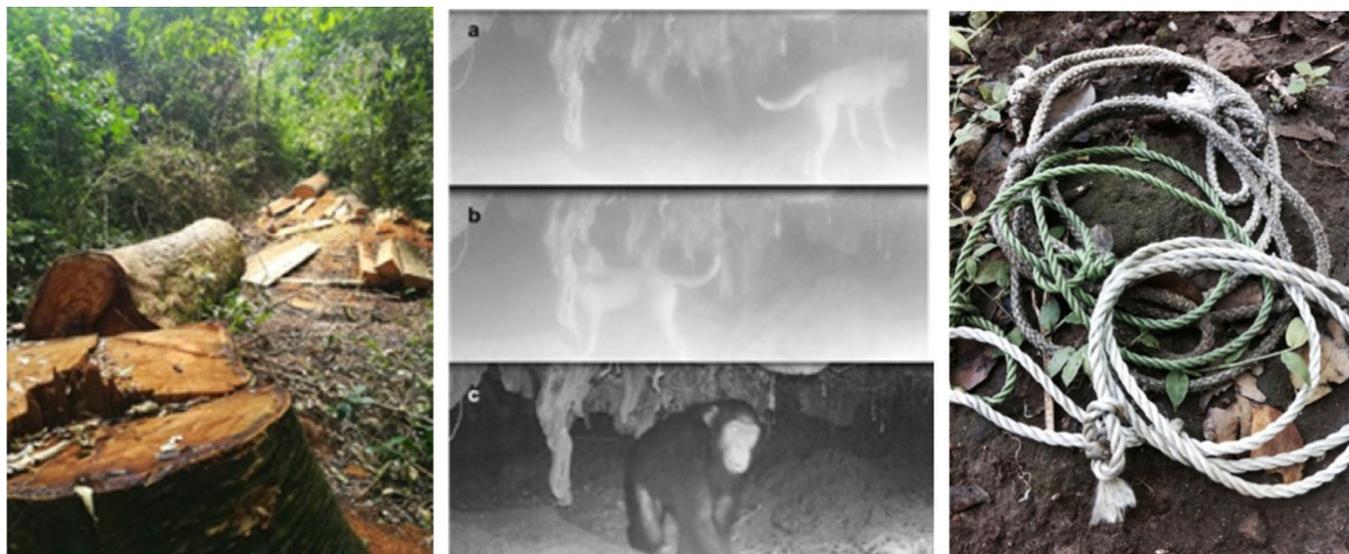


FIGURE 4 Activités humaines dans la réserve forestière centrale de Bugoma. Images prises directement ou à l'aide d'un piège photographique dans la zone d'habitation de la communauté de Mwera. De gauche à droite : abattage illégal de bois ; présence superposée de chiens de chasse dans des endroits clés pour les chimpanzés ; utilisation de collets en fil de fer et en nylon pour piéger le petit gibier.

(Hicks, 2010 ; Pruetz et al., 2008 ; McCarthy et al., 2017 ; Last & Muh, 2013). À Bugoma, un certain nombre de caractéristiques de la forêt rendent la nidification au sol potentiellement risquée. Bien qu'il n'y ait pas d'observations récentes confirmées du principal prédateur non humain des chimpanzés (le léopard, *Panthera pardus*) à Bugoma, d'autres grands animaux qui pourraient présenter un risque potentiel ont été régulièrement observés directement ou indirectement (par le biais de pièges photographiques) au cours de la période d'étude, notamment l'éléphant (*Loxodonta cyclotis*), le chat doré (*Caracal aurata*), le python (*Python sebae*) et la vipère rhinocéros (*Bitis nasicornis*) ; Figure 3). La présence d'éléphants a déjà été décrite comme ayant un impact sur la nidification au sol à Lope (Tutin et al., 1995) et ils sont également présents sur d'autres sites où la nidification au sol a été observée (i.e., La Belgique, Tagg et al., 2013 ; Bili-Uele, Hicks, 2010). Le risque le plus important pour les chimpanzés du Bugoma est peut-être l'activité humaine. La chasse est prédominante ; en plus de l'utilisation de fils de collets conçus pour cibler les céphalophes et les cochons, les chasseurs de Bugoma rencontrent régulièrement de grandes meutes de chiens dans l'aire de répartition des chimpanzés (Figure 4). Les restes de chimpanzés dépecés, apparemment à la suite d'une chasse par l'homme, ont été découverts dans la région de Bugoma.

découvert par le projet à deux reprises, avec d'autres rapports non confirmés (Bugoma Primate Conservation Project, données non publiées). Il est intéressant de noter, bien que cela reste contre-intuitif, que Tagg et al. (2013) ont également constaté que la nidification au sol des chimpanzés semblait augmenter avec la pression humaine.

Bien que des recherches supplémentaires importantes soient nécessaires, nous n'avons pas encore de preuves claires de l'existence de facteurs écologiques ou physiques de la nidification au sol à Bugoma. Étant donné le risque important pour la vie des chasseurs humains, il est possible qu'il y ait une composante culturelle dans la nidification au sol des chimpanzés du Bugoma. Si cela est vrai, cela mettrait en évidence que, comme chez d'autres espèces (Franz & Matthews, 2010 ; Laland & Williams, 1998), certaines variantes comportementales des chimpanzés acquises socialement peuvent ne pas avoir d'effet positif sur la condition physique des individus. Les variantes comportementales liées à l'amélioration des taux vitaux, tels que la survie, ont été suggérées comme étant particulièrement importantes pour la conservation (Brakes et al., 2021), mais l'établissement de ces liens est difficile (Carvalho et al., 2022) et l'association avec la condition physique individuelle peut varier en fonction des pressions locales fluctuantes, par exemple, la chasse humaine.

Les cultures des chimpanzés se sont révélées inflexibles, avec une résistance à la modification ou à l'acquisition de nouveaux comportements même lorsqu'ils pourraient être avantageux (Boesch & Boesch-Achermann, 2000 ; Gruber et al., 2011 ; mais voir Hobaiter et al., 2014), ce qui suggère qu'ils pourraient être également résistants à la perte de ces comportements lorsqu'ils semblent désavantageux.

Avec l'augmentation de la pression humaine sur la forêt, on ne sait pas comment les chimpanzés de Bugoma réagiront en ce qui concerne leur comportement de construction de nids. Une surveillance étroite de la construction des nids au sol dans la forêt de Bugoma pourrait fournir une évaluation directe de l'impact des activités anthropogéniques sur les chimpanzés sauvages semi-habitués. L'importance des variations comportementales spécifiques aux communautés et aux populations dans une perspective de conservation a commencé à faire l'objet d'une attention particulière (Brakes et al., 2019, 2021). La perte d'une communauté spécifique implique la perte irréversible d'un patrimoine génétique unique, ainsi que des informations et des connaissances individuelles sur lesquelles repose toute culture locale. L'habitat forestier de Bugoma au sens large est soumis à une pression considérable, non seulement en raison d'activités illégales telles que la chasse et l'exploitation forestière, mais aussi en raison de la coupe à blanc pour la production de cultures, de l'extraction de ressources énergétiques locales et de l'augmentation des infrastructures et des activités anthropogéniques (McLennan et al., 2020 ; Plumtre et al., 2020). Les variations comportementales non humaines sont sensibles à l'impact de l'activité anthropique sur la transformation, la fragmentation et la dégradation des habitats (Gruber et al., 2019 ; Kalan et al., 2020). Les appels à l'action urgents et généralisés de 2019 à 2022 pour sa protection par les organisations ougandaises et internationales, ainsi que la génération de ressources durables planifiée à partir de projets d'écotourisme, pourraient bénéficier d'un argumentaire clair et solide en faveur du répertoire comportemental unique des chimpanzés dans cette zone.

CONTRIBUTIONS DES AUTEURS

Catherine Hobaiter : Conceptualisation (chef de file) ; conservation des données (égal) ; analyse formelle (égal) ; acquisition de fonds (égal) ; investigation (égal) ; méthodologie (égal) ; administration du projet (égal) ; ressources (égal) ; visualisation (chef de file) ; rédaction - version originale (égal). Harmonie Klein : Conservation des données (égal) ; analyse formelle (égal) ; investigation (égal) ; rédaction - révision et édition (égal). Thibaud Gruber : Acquisition de fonds (égal) ; investigation (égal) ; méthodologie (égal) ; administration du projet (égal) ; ressources (égal) ; rédaction de l'ébauche originale (égal).

REMERCIEMENTS

Nous remercions le personnel du Bugoma Primate Conservation Project, de l'Ugandan National Forestry Authority et du Jane Goodall Institute Switzerland pour leur soutien sur le terrain. Nous remercions l'éditeur et les deux réviseurs pour leurs commentaires constructifs qui ont permis d'améliorer le manuscrit. Les travaux de terrain réalisés dans le cadre de cette recherche ont été financés par le 8e programme-cadre de l'Union européenne, Horizon 2020, dans le cadre de la convention de subvention n° 802719 ; National Geographic (subvention GS-63895R-19), le Fonds national suisse de la recherche scientifique (subvention

PCEFP1_186832). Les bailleurs de fonds n'ont joué aucun rôle dans la conception de l'étude, la rédaction ou la décision de publier.

DÉCLARATION DE CONFLIT D'INTÉRÊTS

Les auteurs ne déclarent aucun conflit d'intérêt.

DÉCLARATION DE DISPONIBILITÉ DES DONNÉES

Toutes les données utilisées pour les analyses et les figures de ce manuscrit sont disponibles dans un dépôt GitHub accessible au public : https://github.com/Wild-Minds/GroundNesting_Bugoma

DÉCLARATION D'ÉTHIQUE

Il s'agit d'une étude d'observation qui n'implique aucune intervention, hormis des visites quotidiennes sur les territoires des communautés de chimpanzés. Le personnel du BPCP suit des règles strictes d'hygiène et de distance d'observation afin de prévenir la transmission de maladies. Suite à l'épidémie de Covid19, à partir de mars 2020, la collecte de données est passée du suivi des chimpanzés à la biosurveillance uniquement. Les suivis réguliers ont repris en 2022. Les autorisations de collecte de données ont été fournies par l'Autorité nationale des forêts de l'Ouganda, l'Autorité ougandaise de la faune et le Conseil national ougandais de la science et de la technologie, et toutes les collectes de données ont respecté les directives nationales et internationales, y compris les principes de la Société américaine des primatologues pour le traitement éthique des primates non humains, et le Code des meilleures pratiques pour la primatologie sur le terrain.

ORCID

Catherine Hobaiter  <http://orcid.org/0000-0002-3893-0524> Harmonie Klein  <https://orcid.org/0000-0003-1925-5049> Thibaud Gruber  <https://orcid.org/0000-0002-6766-3947>

RÉFÉRENCES

- Anderson, J. R. (1998). Le sommeil, les lieux de sommeil et les activités liées au sommeil : Awakening to their significance. *American Journal of Primatology*, 46, 63-75.
- Anderson, J. R., Ang, M. Y. L., Lock, L. C., & Weiche, I. (2019). Comportements de nidification, de sommeil et de nuit chez les grands singes sauvages et captifs. *Primates*, 60, 321-332. <https://doi.org/10.1007/s10329-019-00723-2>
- Baldwin, P. J. (1979). *The natural history of the chimpanzee (Pan troglodytes verus) at Mt. Assirik, Senegal*. Université de Stirling.
- Boesch, C. (1995). L'innovation chez les chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology*, 16(1), 1-16.
- Boesch, C., & Boesch-Achermann, H. (2000). *Les chimpanzés de la forêt de Taï : Behavioural ecology and evolution*. Oxford University Press.
- Brakes, P., Carroll, E. L., Dall, S. R. X., Keith, S. A., McGregor, P. K., Mesnick, S. L., Noad, M. J., Rendell, L., Robbins, M. M., Rutz, C., Thornton, A., Whiten, A., Whiting, M. J., Aplin, L. M., Bearhop, S., Ciucci, P., Fishlock, V., Ford, J. K. B., Notarbartolo di Sciara, G., ... Garland, E. C. (2021). Une meilleure compréhension de la culture animale suggère des leçons pour la conservation. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 288, rspb.2020.2718.
- Brakes, P., Dall, S. R. X., Aplin, L. M., Bearhop, S., Carroll, E. L., Ciucci, P., Fishlock, V., Ford, J. K. B., Garland, E. C., Keith, S. A., McGregor, P. K., Mesnick, S. L., Noad, M. J., di Sciara, G. N., Robbins, M. M., Simmonds, M. P., Spina, F., Thornton, A., Wade, P. R., ... Rutz, C. (2019). Les cultures animales comptent pour la conservation. *Science*, 363, 1032-1034.

- Brownlow, A. R., Plumptre, A. J., Reynolds, V., & Ward, R. (2001). Sources of variation in the nesting behavior of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo Forest, Uganda. *American Journal of Primatology*, 55(1), 49-55.
- Brugiere, D., & Sakom, D. (2001). Densité de population et comportement de nidification des gorilles de plaine (*Gorilla gorilla gorilla*) dans la forêt de Ngotto, République centrafricaine. *Journal of Zoology*, 255(2), 251-259.
- Carvalho, S., Wessling, E. G., Abwe, E. E., Almeida-Warren, K., Arandjelovic, M., Boesch, C., Danquah, E., Diallo, M. S., Hobaiter, C., Hockings, K., Humle, T., Ikemeh, R. A., Kalan, A. K., Luncz, L., Ohashi, G., Pascual-Garrido, A., Piel, A., Samuni, L., Soiret, S., ... Koops, K. (2022). L'utilisation de la culture non humaine dans la conservation nécessite une action prudente et concertée. *Conservation Letters*, 15(2), e12860.
- van Casteren, A., Sellers, W. I., Thorpe, S. K. S., Coward, S., Crompton, R. H., Myatt, J. P. et Ennos, A. R. (2012). Les orangs-outans constructeurs de nids démontrent leur savoir-faire en ingénierie pour produire des lits sûrs et confortables. *Proceedings of the National Academy of Sciences United States of America*, 109, 6873-6877.
- Coolidge, F. et Wynn, T. (2006). The effects of the tree-to-ground sleep transition in the evolution of cognition in earlyHomo. *Before Farming*, 2006, 1-18.
- Estrada, A., Garber, P. A., Rylands, A. B., Roos, C., Fernandez-Duque, E., Di Fiore, A., Nekaris, K. A. I., Nijman, V., Heymann, E. W., Lambert, J. E., Rovero, F., Barelli, C., Setchell, J. M., Gillespie, T. R., Mittermeier, R. A., Arregoitia, L. V., de Guinea, M., Gouveia, S., Dobrovolski, R., ... Li, B. (2017). Crise d'extinction imminente des primates du monde : Pourquoi les primates sont importants. *Science Advances*, 3(1), e1600946.
- Franz, M. et Matthews, L. J. (2010). Le renforcement social peut créer des traditions culturelles adaptatives, arbitraires et inadaptées. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 277, 3363-3372. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0705>
- Fruth, B. (1995). *Nids et groupes de nids chez les bonobos sauvages (Pan paniscus) : Corrélats écologiques et comportementaux*. Verlag Shaker.
- Fruth, B. et Hohmann, G. (1993). Ecological and behavioral aspects of nest building in wild bonobos (*Pan paniscus*). *Ethology*, 94(2), 113-126.
- Fruth, B. et Hohmann, G. (1996). Comparative analyses of nest building behavior in Bonobos and Chimpanzees. In R. W. Wrangham, W. C. McGrew, F. B. M. Wall, & P. G. Heltne (Eds.), *Chimpanzee cultures* (Vol. xxii, p. 424). Harvard University Press.
- Fruth, B., Tagg, N. et Stewart, F. (2018). Sommeil et comportement de nidification chez les primates : A review. *American Journal of Physical Anthropology*, 166(3), 499-509.
- Furuichi, T. et Hashimoto, C. (2000). Ground beds of chimpanzees in the Kalinzu Forest, Uganda. *Pan Africa News*, 7, 26-28.
- Goodall, J. M. (1962). Nest building behavior in the free ranging chimpanzee. *Annales de l'Académie des sciences de New York*, 102(2), 455-467.
- Gruber, T., Luncz, L., Mörchen, J., Schuppli, C., Kendal, R. L., & Hockings, K. (2019). Changement culturel chez les animaux : Une adaptation comportementale flexible aux perturbations humaines. *Palgrave Communications*, 5, 64. <https://doi.org/10.1057/s41599-019-0271-4>
- Gruber, T., Muller, M. N., Reynolds, V., Wrangham, R. et Zuberbühler, K. (2011). Évaluation spécifique à la communauté de l'accessibilité des outils chez les chimpanzés sauvages. *Scientific Reports*, 1, 128.
- Guislain, P., & Dupain, J. (2005). *Rapport scientifique : Déterminants de l'utilisation de l'habitat par les populations sympatriques de chimpanzés et de gorilles à la périphérie de la Réserve de Faune du Dja, Cameroun*. Fondation L.S.B. Leakey, PGS Cameroun.
- Hernandez-Aguilar, R. A. (2009). Chimpanzee nest distribution and site reuse in a dry habitat : Implications for early hominin ranging. *Journal of Human Evolution*, 57(4), 350-364.
- Hicks, T. C. (2010). A chimpanzee mega-culture ? Exploring behavioral continuity in *Pan troglodytes schweinfurthii* across Northern DR Congo. *African Primates*, 7(1), 1-18.
- Hicks, T. C., Kühl, H. S., Boesch, C., Dieguez, P., Ayimisin, A. E., Fernandez, R. M., Zungawa, D. B., Kambere, M., Swinkels, J., Menken, S. B. J., Hart, J., Mundry, R., & Roessingh, P. (2019). Billi-Uéré : Un royaume comportemental des chimpanzés dans le nord de la République démocratique du Congo. *Folia Primatologica*, 90, 3-64.
- Hobaiter, C., Poisot, T., Zuberbühler, K., Hoppitt, W., & Gruber, T. (2014). L'analyse des réseaux sociaux montre des preuves directes de la transmission sociale de l'utilisation d'outils chez les chimpanzés sauvages. *PLoS Biology*, 12(2), e1001960.
- Izawa, K. et Itani, J. (1966). Chimpanzees in Kasakati Basin, Tanganyika (1) Ecological study in the rainy season 1963-1964. *Université de Kyoto Études africaines*, 1, 73-156.
- Kalan, A. K., Kulik, L., Arandjelovic, M., Boesch, C., Haas, F., Dieguez, P., Barratt, C. D., Abwe, E. E., Agbor, A., Angedakin, S., Aubert, F., Ayimisin, E. A., Bailey, E., Bessone, M., Brazzola, G., Buh, V. E., Chancellor, R., Cohen, H., Coupland, C., ... Kühl, H. S. (2020). Environmental variability supports chimpanzee behavioural diversity (La variabilité environnementale soutient la diversité comportementale des chimpanzés). *Nature Communications*, 11, 4451. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18176-3>
- Koops, K., Humle, T., Sterck, E. H. M., & Matsuzawa, T. (2007). Ground-nesting by the chimpanzees of the Nimba Mountains, Guinea : Environmentally or socially determined ? *American Journal of Primatology*, 69, 407-419.
- Koops, K., McGrew, W. C., de Vries, H., & Matsuzawa, T. (2012). Nest-building by chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Seringbara, Nimba Mountains : Antipredation, thermorégulation, et hypothèses antivectorielles. *International Journal of Primatology*, 33, 356-380.
- Kortlandt, A. (1992). On chimpanzee dormitories and early hominid home sites. *Current Anthropology*, 33, 399-401.
- Lacroux, C., Krief, S., Douady, S., Cornette, R., Durand, S., Aleje, A., Asalu, E., & Pouydebat, E. (2023). Les chimpanzés sélectionnent des espèces d'arbres confortables pour la nidification. *Scientific Reports*, 13(1), 16943.
- Lacroux, C., Pouydebat, E., Rossignol, M., Durand, S., Aleje, A., Asalu, E., Chandre, F., & Krief, S. (2022). Repellent activity against *Anopheles gambiae* of the leaves of nesting trees in the Sebitoli chimpanzee community of Kibale National Park, Uganda. *Malaria Journal*, 21(1), 271.
- Laland, K. N. et Williams, K. (1998). Social transmission of maladaptive information in the guppy. *Behavioral Ecology*, 9, 493-499.
- Last, C., & Muh, B. (2013). Effets de la présence humaine sur l'emplacement des nids de chimpanzés dans le paysage de la forêt de Lebialem-Mone, région du sud-ouest, Cameroun. *Folia Primatologica*, 84, 51-63.
- van Lawick-Goodall, J. (1968). The behaviour of free-living chimpanzees in the gombe stream reserve. *Animal Behaviour Monographs*, 1, 161-1N12.
- Lethmate, J. (1977). Nestbauverhalten eines isoliert aufgezogenen, jungen Orang-Utans. *Primates*, 18(3), 545-554.
- Matsuzawa, T. et Yamakoshi, G. (1996). Comparison of chimpanzee material culture between Bossou and Nimba, West Africa. In A. E. Russon, K. A. Bard, & S. T. Parker (Eds.), *Reaching into thought : The minds of the great apes* (pp. 211-232). Cambridge University Press.
- McCarthy, M. S., Lester, J. D., & Stanford, C. B. (2017). Les chimpanzés (*Pan troglodytes*) utilisent avec souplesse des espèces introduites pour la nidification et l'alimentation par écorce dans un habitat dominé par l'homme. *International Journal of Primatology*, 38(2), 321-337.
- McGrew, W. C. (2004). *The cultured chimpanzee : Reflections on cultural primatology (Le chimpanzé cultivé : réflexions sur la primatologie culturelle)*. Cambridge University Press.
- McGrew, W. C. (2010). Chimpanzee technology. *Science*, 328(5978), 579-580.
- McLennan, M. R., Hintz, B., Kiiza, V., Rohen, J., Lorenti, G. A. et Hockings, K. J. (2020). Surviving at the extreme : Chimpanzee ranging is not restricted in a deforested human-dominated landscape in

- Ouganda. *African Journal of Ecology*, 59, 17-28. <https://doi.org/10.1111/aje.12803>
- Mfossa, D. M., Gazagne, E., Gray, R. J., Ketchen, M. E., Abwe, E. E., Beudels-Jamar, R. C., & Brotcorne, F. (2022). Montane grassland resources drive gorilla (*Gorilla gorilla*) nesting behaviours in the Ebo Forest, Littoral Region, Cameroon. ResearchSquare. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2082431/v1>
- Morgan, D., Sanz, C., Onononga, J. R., & Strindberg, S. (2016). Facteurs influençant la survie des nids de gorilles sympatriques (*Gorilla gorilla gorilla*) et de chimpanzés (*Pan troglodytes troglodytes*). *International Journal of Primatology*, 37(6), 718-737. <https://doi.org/10.1007/s10764-016-9934-9>
- Plumptre, A. J., Ayebare, S., Kujirakwinja, D., & Segan, D. (2020). Conservation planning for Africa's Albertine Rift : Conserving a biodiverse region in the face of multiple threats. *Oryx*, 55, 302-310. Plumptre, A. J., & Cox, D. (2006). Counting primates for conservation : Primate surveys in Uganda. *Primates*, 47, 65-73.
- Plumptre, A. J., et Reynolds, V. (1997). Nesting behavior of chimpanzees : Implications for censuses. *International Journal of Primatology*, 18(4), 475-485.
- Prasetyo, D., Ancrenaz, M., Morrogh-Bernard, H. C., Utami Atmoko, S. S., Wich, S. A., et van Schaik, C. P. (2009). Nest building in orangutans. In S. A. Wich, S. S. Utami Atmoko, T. Mitra Setia, & C. P. van Schaik (Eds.), *Orangutans : geographic variation in behavioral ecology and conservation* (pp. 269-277). Oxford University Press.
- Pruetz, J. D., Fulton, S. J., Marchant, L. F., McGrew, W. C., Schiel, M. et Waller, M. (2008). Arboreal nesting as anti-predator adaptation by savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in southeastern Senegal. *American Journal of Primatology*, 70, 393-401.
- Reynolds, V. (2005). *Les chimpanzés de la forêt de Budongo : Ecologie, comportement et conservation*. Oxford University Press.
- Romani, T., Mundry, R., Mayanja Shaban, G., Konarzewski, M., Namaganda, M., Hobaiter, C., Gruber, T., & Hicks, T. C. (2023). Decay rates of arboreal and terrestrial nests of eastern chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Bugoma Central Forest Reserve, Uganda : Implications for population size estimates. *American Journal Primatology*, 85(9), e23536.
- Samson, D. R. et Hunt, K. D. (2012). A thermodynamic comparison of arboreal and terrestrial sleeping sites for dry-habitat chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at the Toro-Semliki Wildlife Reserve, Uganda. *American Journal of Primatology*, 74, 811-818.
- Samson, D. R., et Hunt, K. D. (2014). Les chimpanzés choisissent de préférence des espèces d'arbres pour la construction de plateformes de sommeil avec des propriétés biomécaniques qui produisent des nids stables, fermes, mais compliants. *PLoS One*, 9, e95361.
- Schaller, G. E. (1963). *Le gorille de montagne : écologie et comportement*. University of Chicago Press.
- Scully, E. J., Basnet, S., Wrangham, R. W., Muller, M. N., Otali, E., Hyeroba, D., Grindle, K. A., Pappas, T. E., Thompson, M. E., Machanda, Z., Watters, K. E., Palmenberg, A. C., Gern, J. E., & Goldberg, T. L. (2018). Maladie respiratoire mortelle associée au rhinovirus humain C chez les chimpanzés sauvages, Ouganda, 2013. *Emerging Infectious Diseases*, 24, 267-274.
- Stewart, F. A. (2011a). *L'évolution des abris : Écologie et éthologie de la construction des nids de chimpanzés*. Université de Cambridge.
- Stewart, F. A. (2011b). Pourquoi dormir dans un nid ? Test empirique de la fonction des abris simples fabriqués par les chimpanzés sauvages. *American Journal of Biological Anthropology*, 146(2), 313-318.
- Stewart, F. A., Piel, A. K., Azkarate, J. C. et Pruetz, J. D. (2018). Les chimpanzés de la savane ajustent l'architecture du nid de sommeil en réponse aux conditions météorologiques locales. *American Journal of Physical Anthropology*, 166(3), 549-562.
- Stewart, F. A., et Pruetz, J. D. (2013). Do chimpanzee nests serve an anti-fonction prédatrice ? *American Journal of Primatology*, 75, 593-604.
- Stokes, E. J. et Byrne, R. W. (2006). Effect of snare injuries on the fig-feeding behavior of chimpanzees of the Budongo Forest, Uganda (Effet des blessures causées par les collets sur le comportement alimentaire des chimpanzés de la forêt de Budongo, en Ouganda). In N. E. Newton-Fisher, H. Notman, J. D. Paterson, & V. Reynolds (Eds.), *Primates of western Uganda* (pp. 281-297). Springer.
- Suzuki, A. (1969). An ecological study of chimpanzees in a savanna woodland. *Primates*, 10(2), 103-148.
- Tagg, N., Willie, J., Petre, C. A., & Haggis, O. (2013). Nidification nocturne au sol chez les chimpanzés : New insights from central chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) in South-East Cameroon. *Folia Primatologica*, 84(6), 362-383.
- Tutin, C. E. G., Ham, R., & Wrogemann, D. (1995). Tool-use by chimpanzees (*Pan t. troglodytes*) in the Lopé Reserve, Gabon. *Primates*, 36(2), 181-192.
- Videan, E. N. (2006). Bed-building in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*) : The importance of early rearing. *American Journal of Primatology*, 68, 745-751.
- Waller, J. C. et Reynolds, V. (2001). Limb injuries resulting from snares and traps in chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) of the Budongo Forest, Uganda. *Primates*, 42(2), 135-139.
- Wessling, E. G. et Surbeck, M. (2021). L'absence de prise en compte de la variabilité du comportement compromet de manière significative la précision de la surveillance indirecte des populations. *Animal Conservation*, 26(4), 558-572.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., Tutin, C. E. G., Wrangham, R. W., & Boesch, C. (1999). Cultures in chimpanzees. *Nature*, 399, 682-685.
- Wilson, M. L., Boesch, C., Fruth, B., Furuichi, T., Gilby, I. C., Hashimoto, C., Hobaiter, C. L., Hohmann, G., Itoh, N., Koops, K., Lloyd, J. N., Matsuzawa, T., Mitani, J. C., Mjunga, D. C., Morgan, D., Muller, M. N., Mundry, R., Nakamura, M., Pruetz, J., ... Wrangham, R. W. (2014). L'agression mortelle chez Pan est mieux expliquée par les stratégies adaptatives que par les impacts humains. *Nature*, 513(7518), 414-417.

Comment citer cet article : Hobaiter, C., Klein, H., & Gruber, T. (2024). Habitual ground nesting in the Bugoma Forest chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*), Uganda. *American Journal of Primatology*, 86, e23583. <https://doi.org/10.1002/ajp.23583>