

<https://doi.org/10.1038/s42003-024-06139-z>

Déforestation sélective et exposition de la faune africaine aux virus transmis par les chauves-souris

Vérifier les mises à jour

Pawel Fedurek^{1,2,13}, Caroline Asimwe^{2,13}, Gregory K. Rice^{3,4}, Walter J. Akankwasa², Vernon Reynolds^{2,5}, Catherine Hobaiter^{2,6}, Robert Kityo⁷, Geoffrey Muhanguzi², Klaus Zuberbühler^{2,6,8}, Catherine Crockford^{9,10}, Regina Z. Cer³, Andrew J. Bennett^{3,4}, Jessica M. Rothman¹¹, Kimberly A. Bishop-Lilly³ & Tony L. Goldberg¹² ✉

Les mécanismes proposés pour la propagation des virus zoonotiques supposent souvent que la transmission et l'amplification par la faune sauvage précèdent les épidémies humaines. Entre 2006 et 2012, le palmier *Raphia farinifera*, une riche source de minéraux alimentaires pour la faune, a presque disparu de la forêt de Budongo, en Ouganda. Depuis, des chimpanzés, des colobes noirs et blancs et des céphalophes rouges ont été observés en train de se nourrir de guano de chauve-souris, un comportement qui n'avait pas été observé auparavant. Nous montrons ici que la consommation de guano peut être une réponse à la pénurie de minéraux alimentaires et peut exposer la faune aux virus transmis par les chauves-souris. Les vidéos de 2017-2019 ont enregistré 839 cas de consommation de guano par les espèces susmentionnées. L'analyse nutritionnelle du guano a révélé des concentrations élevées de sodium, de potassium, de magnésium et de phosphore.

Les analyses métagénomiques du guano ont permis d'identifier 27 virus eucaryotes, dont un nouveau betacoronavirus. Nos résultats illustrent la manière dont les facteurs "en amont", tels que la socio-économie et l'extraction des ressources, peuvent déclencher des chaînes de causalité élaborées, augmentant en fin de compte le risque de propagation des virus.

On pense souvent que la propagation des virus de la faune sauvage à l'homme est précédée d'une transmission et d'une amplification virales parmi la faune sauvage. Par exemple, les épidémies d'ébolavirus humain en Afrique suivent des cycles de transmission sylvatique chez les primates non humains et les ongulés, les humains étant probablement infectés par contact avec des carcasses¹⁻³. De même, les données épidémiologiques et les analyses de la recombinaison génomique virale présumée suggèrent qu'environ la moitié des coronavirus infectant l'homme ont été transmis des réservoirs de la faune sauvage à l'homme par des hôtes intermédiaires^{4,5}. Malgré le coût social et économique élevé des zoonoses⁶, les mécanismes qui sous-tendent cette transmission antérieure de virus chez les animaux restent mal compris.

La réserve forestière de Budongo, dans l'ouest de l'Ouganda, contient environ 482 km² de forêt semi-décidue de moyenne altitude⁷ et est située dans le rift Albertin, une région où la biodiversité et l'endémisme sont exceptionnels⁸. Jusqu'en 2008 environ, les forêts marécageuses de Budongo contenaient des *Raphia*

farinifera, un palmier qui, lorsqu'il se décompose, constitue une source de minéraux alimentaires essentiels de grande qualité pour la faune⁹. Entre 2006 et 2012, la culture du tabac s'est considérablement développée dans la région en raison de l'augmentation de la demande internationale et des incitations des compagnies de tabac présentes depuis longtemps en Ouganda¹⁰. En conséquence, les agriculteurs locaux ont presque fait disparaître *R. farinifera* en raison de son utilité pour fabriquer des cordes sur lesquelles sécher les feuilles de tabac^{3,11}. Les chimpanzés orientaux de Budongo (*Pan troglodytes schweinfurthii*) ont modifié leur comportement alimentaire en réponse à cette perte d'une source primaire de minéraux alimentaires, consommant de plus en plus de sources alternatives telles que l'argile, les termitières et la moelle en décomposition d'autres espèces d'arbres⁹. En 2017, nous avons observé un comportement jamais documenté auparavant par plusieurs espèces de faune à Budongo, y compris les chimpanzés : la consommation de guano de chauve-souris.

Nous présentons ici les résultats d'une étude visant à déterminer si ce comportement pourrait être une adaptation à la pénurie de minéraux alimentaires, analogue à ce qui a été documenté pour des comportements similaires sur ce site⁹. Nous avons également

¹Division de psychologie, Faculté des sciences naturelles, Université de Stirling, Stirling FK9 4LA, Royaume-Uni. ²Budongo Conservation Field Station, PO Box 362, Masindi, Ouganda. ³Biological Defense Research Directorate, Naval Medical Research Command, Fort Detrick, MD 21702, États-Unis. ⁴Leidos, 1750 Presidents St, Reston, VA 20190, États-Unis. ⁵École d'anthropologie, Université d'Oxford, 51/53 Banbury Road, Oxford OX2 6PE, Royaume-Uni. ⁶École de psychologie et de neurosciences, Université de St Andrews ; St Mary's Quad, South Street, St Andrews KY16 9JP, Royaume-Uni. ⁷Département de zoologie, d'entomologie et de sciences halieutiques, Université Makerere, PO Box 7062, Kampala, Ouganda. ⁸Institut de biologie, Université de Neuchâtel, Rue Emile-Argand 11, CH-2000, Neuchâtel, Suisse. ⁹Institut Max Planck d'anthropologie 11 Département d'anthropologie, Hunter College de la City University of New York, 695 Park Avenue, New York, NY 10065, États-Unis. ¹²École de médecine vétérinaire, Département des sciences pathobiologiques, Université du Wisconsin-Madison, 1656 Linden Drive, Madison, WI, États-Unis. ¹³Ces auteurs ont contribué à parts égales : Pawel Fedurek, Caroline Asimwe. e-mail : tony.goldberg@wisc.edu

étudier si la consommation de guano pourrait être un mécanisme écologique par lequel les animaux sauvages tels que les chimpanzés pourraient être exposés à des virus transmis par les chauves-souris. Nous avons documenté des fréquences élevées de consommation de guano par trois espèces d'animaux sauvages à Budongo, des concentrations élevées de minéraux alimentaires essentiels dans le guano, et divers virus transmis par les chauves-souris dans le guano, y compris un nouveau betacoronavirus dans le sous-genre *Hibecovirus*. Ces résultats illustrent la façon dont des forces lointaines en amont peuvent induire des chaînes de causalité imprévues qui modifient l'écologie et le comportement de la faune, et dont l'un des résultats peut être l'augmentation du risque de propagation de virus.

Résultats

Études sur le terrain

Le 25 juin 2017, nous avons observé pour la première fois des chimpanzés consommant du guano de chauve-souris sous un grand arbre creux (*Mildbraediendendron excelsum*) dans lequel une colonie de chauve-souris à feuilles rondes de Noack (*Hipposideros ruber*) était perchée (Fig. 1). À l'aide d'une caméra, nous avons capturé des images vidéo de chimpanzés, de colobes noirs et blancs (*Colobus guereza occidentalis*) et de céphalophes rouges (*Cephalophus natalensis*) consommant à plusieurs reprises du guano sous l'arbre (Fig. 1). Les animaux ont consommé le guano directement, et non pas accidentellement (par exemple en consommant de l'argile et de l'eau contaminées adjacentes), comme le montre la sélection clairement visible du guano lui-même dans tous les cas et la présence d'excavations et d'empreintes de mains caractéristiques dans le guano après le départ des animaux (Fig. supplémentaire 1a). Nous avons enregistré 92 cas distincts de consommation de guano par des chimpanzés sur 71 jours différents, avec entre 1 et 13 chimpanzés par cas. Les chimpanzés ont enlevé et mangé le guano avec leurs mains (Fig. 1b, Vidéos complémentaires 1 et 2), ou ils ont bu l'eau adjacente à l'aide d'une éponge de feuille (feuilles pliées utilisées pour recueillir de l'eau¹²; Vidéo complémentaire 3). Les caméras ont capturé des colobes noirs et blancs se nourrissant de guano à 65 occasions pendant 56 jours différents, avec entre 1 et 9 individus par cas. Ces primates ont mangé directement le guano (Fig. 1c; Supplementary Video 4). Les caméras ont capturé des céphalophes solitaires à 682 reprises pendant 210 jours différents. Les céphalophes ont soit léché le guano directement, soit bu de l'eau à proximité du tas (Fig. 1d; Supplementary Video 5). À une occasion, nous avons observé un poteau d'environ 2 m modifié par l'homme, suggérant que la population locale avait également visité cet arbre, peut-être pour collecter du guano (Supplementary Fig. 1b).

Analyses des minéraux alimentaires

Les analyses nutritionnelles ont révélé que le guano contenait des concentrations de magnésium, de phosphore et de potassium plus élevées que dans toute autre source alimentaire de minéraux enregistrée à Budongo (tableau 1). Le guano contenait également

Les concentrations de sodium étaient approximativement égales à celles du bois de *Cleisto- pholis patens* en décomposition, la principale source alternative de sodium alimentaire pour les chimpanzés après la perte de *R. farinifera*⁹ (Tableau 1). Les concentrations de calcium, de manganèse et de fer se situaient dans les fourchettes des autres sources à Budongo (Tableau 1).

Identification et caractérisation des virus

Les analyses métagénomiques du guano de chauve-souris ont révélé 27 nouveaux virus eucrotiques putatifs avec 30,2-92,7% d'identité d'acides aminés à des virus connus de 12 familles (*Coronaviridae*, *Dicistroviridae*, *Hepeviridae*, *Iflaviridae*, *Nodaviridae*, *Parvoviridae*, *Picobirnaviridae*, *Picornaviridae*, *Permutotetraviridae*, *Polycipiviridae*, *Reoviridae* et *Totiviridae*) et à 7 virus actuellement non classifiés (tableau supplémentaire 1). Les échantillons individuels de guano analysés contenaient en moyenne 14,5 virus (écart-type de 3,6) dont la prévalence variait de 9 à 100 % entre les échantillons et l'abondance d'environ 4 ordres de grandeur, les virus infectant les arthropodes étant généralement les plus prévalents et les plus abondants, ce qui correspond au régime alimentaire insectivore de *H. ruber* (Fig. 2 supplémentaire). Des séquences correspondant à un nouveau betacoronavirus (*Coronaviridae*: *Betacoronavirus*) étaient présentes dans 6 échantillons (55%) (Fig. 2 supplémentaire). En raison de l'importance des betacoronavirus pour la santé publique, nous avons intensivement séquencé ce virus, le BHRGV-1 (BHRGV-1), en utilisant l'échantillon présentant les lectures les plus abondantes (échantillon 9 dans la Fig. 2 supplémentaire) et avons réussi à obtenir 15 433 bases du gène de la polyprotéine orf1a/b et 3 181 bases du gène de la protéine spike (GenBank OP199247). Les analyses phylogénétiques (figure 2) montrent que le BHRGV-1 est un nouveau membre du sous-genre *Hibecovirus*, à peu près à égale distance du Bat Hp-betacoronavirus et du Zaria bat coronavirus^{13,14}. Le BHRGV-1 et les autres hibécovirus forment un clade bien étayé, le plus étroitement apparenté aux virus du sous-genre distinct *Sarbecovirus*, qui contient le SARS-CoV et le SARS-CoV-2 (Fig. 2).¹⁵

Pour étudier la gamme d'hôtes potentiels du BHRGV-1, nous avons réalisé une structure prédite de la protéine et une analyse d'ancrage *in silico* de la protéine de pointe du BHRGV-1 (figure supplémentaire 3) et des récepteurs de l'angiotensine II (ACE2) de l'homme et des autres mammifères qui consomment du guano de chauve-souris (figure supplémentaire 4). Dans les cas où la séquence nucléotidique ACE2 d'un animal particulier n'était pas disponible, nous avons utilisé des séquences d'une espèce étroitement apparentée. Les scores de Ramachandran pour BGHRV-1 S et les différentes espèces d'ACE2 dans la région énergétiquement favorisée de la protéine étaient compris entre 95 et 98 % (tableau supplémentaire 3). Les analyses de docking de la protéine BHRGV-1 spike indiquent des interactions de liaison non permises entre le BHRGV-1 S et les récepteurs ACE2 dans toutes les séquences analysées

Fig. 1 | Consommation de guano par la faune dans la réserve forestière de Budongo, en Ouganda. Les images de la pile de guano (a, flèche) et des chimpanzés (b), des colobes noirs et blancs (c) et des céphalophes rouges (d) consommant du guano de chauve-souris ont été capturées à l'aide de caméras de suivi entre le 5 juillet et le 18 octobre 2017 et entre le 14 septembre 2018 et le 28 avril 2019.



Tableau 1 - Concentrations de minéraux dans le guano de chauve-souris, le bois en décomposition, le sol argileux, le sol de termitière et le régime normal à base de fruits et de feuilles (mg/kg) dans les échantillons de Budongo (moyennes ± écarts-types)

Élément minéral	Bat guano	Bois de <i>Raphia farinifera</i> en décomposition (n = 11) ^a	Bois de <i>Cleistopholis patens</i> en décomposition (n = 20) ^b	Sol argileux (n = 10) ^{b,c}	Sol de termitière (n = 44) ^{b,c}	Régime alimentaire normal (n = 24) ^a
Ca	4280 ± 736	1563 ± 1176	5682 ± 6616	2381 ± 3003	3201	± 300613315 ± 30648 H = 30,72 ; p <
Fe	1238 ±	24128 ±	143148 ± 160	8720 ± 3080	45728	± 21250649 ± 1310H = 92,26 ; p <
Mg	K23180 ± 1145	6650 ± 3366	10817 ± 17177	2528 ±	3613908 ± 277	6485H = 50,91 ; p <
	5840 ± 1356	2430 ± 2262	2136 ± 2013	1012 ±	1165669 ± 251	1272H = 30,83 ; p <
Mn	706 ±	123425 ±	52150 ±	141306 ±	252954 ±	69H = 89,00 ; p <
Na	1822 ± 61	5038 ± 4118	1871 ±	3207234 ±	2285 ±	507H = 96,45 ; p <
P	26420 ± 1638	367 ± 323	1425 ± 2557	414 ± 534	664 ± 174	H = 26,99 ; p < 0,0001

^aDonnées de Reynolds et al.⁹, recalculées à partir des valeurs originales.

^bDonnées de Reynolds et al.

^cDonnées de Reynolds et al.²⁷

^dStatistique H de Kruskal-Wallis et valeur p associée pour les différences entre les sources alimentaires pour chaque élément minéral.

(tableau supplémentaire 4), ce qui implique que l'ACE2 n'est peut-être pas le récepteur de l'*Hibecovirus*. Pour étudier d'autres récepteurs potentiels, nous avons répété cette analyse sur l'aminopeptidase-N, la dipeptidyl peptidase 4 et la CEACAM1¹⁶, avec des résultats similaires indiquant des interactions de liaison non permissives entre le BHRGV-1 S et chacune de ces molécules (tableau supplémentaire 4, figures supplémentaires 5-7 et tableaux supplémentaires 2-4). Enfin, nous avons cherché à savoir si le BHRGV-1 possédait une région hémagglutinine-estérase prédite, ce qui impliquerait l'utilisation d'acides sialiques O-acétylés comme récepteur¹⁷, mais nous n'avons trouvé aucune preuve de l'existence d'une telle région en recherchant des correspondances dans les bases de données de signatures protéiques InterPro^{18,19}.

Discussion

Les minéraux sont essentiels au fonctionnement physiologique, à la croissance, à la reproduction et à l'immunité²⁰. Les minéraux sont également souvent limités dans l'alimentation de base des animaux sauvages²¹. Certains invertébrés, poissons et salamandres vivant dans les grottes consomment du guano de chauve-souris pour obtenir des minéraux dans leurs environnements souterrains limités en nutriments²². Cependant, à notre connaissance, l'ingestion de guano par des mammifères vivant dans les forêts n'a jamais été signalée auparavant. Le guano de chauve-souris contient également des nutriments essentiels à la croissance des plantes, tels que l'azote, le phosphate et le potassium, ce qui en fait un engrais efficace et largement utilisé²³. Cela pourrait expliquer pourquoi des personnes semblent avoir visité le même arbre où nous avons documenté la consommation de guano par la faune. Nous notons qu'un autre betacoronavirus a été décrit dans du guano de chauve-souris collecté comme engrais en Thaïlande²⁴, et que la récolte de guano de chauve-souris à cette fin est une pratique répandue mais sous-estimée qui peut augmenter le risque de pandémie²⁵.

Nos résultats suggèrent que la consommation de guano par la faune de Budongo pourrait être une adaptation comportementale à la pénurie de minéraux. Cette conclusion est étayée par un ensemble de preuves datant de plusieurs décennies et montrant que la faune de Budongo a réagi à la disparition de *R. farinifera* en recherchant d'autres sources de minéraux^{9,26,27}. Le guano contenait des concentrations de potassium, de magnésium, de sodium et de phosphore égales ou supérieures à celles d'autres sources alimentaires. Des études antérieures ont montré que la consommation d'autres sources de minéraux par les chimpanzés de Budongo a commencé avec la disparition de *R. farinifera*^{9,26,27}. Les colobes noirs et blancs et les céphalophes n'ont pas été étudiés de manière aussi intensive à Budongo, et on ne sait donc pas si la consommation de guano est également un nouveau comportement pour ces animaux. Les colobes noirs et blancs consomment fréquemment de la terre, de l'argile, des plantes aquatiques et même du ciment, faisant preuve d'une extrême plasticité alimentaire en ce qui concerne l'acquisition de minéraux²⁸.

La consommation de guano semble également exposer la faune à des virus associés aux chauves-souris, dans la mesure où les séquences que nous avons obtenues représentent des virus infectieux. Le BHRGV-1 est un membre du sous-genre *Hibecovirus*, qui contient des virus qui infectent principalement les chauves-souris du genre *Hipposideros*, mais qui ont également été documentés dans les genres de chauves-souris *Macronycteris*, *Nycteris* et *Rhinolophus*²⁹, et l'*Hibecovirus* est un taxon frère du sous-genre *Sarbecovirus*, qui contient le SARS-CoV et le SARS-CoV-2. L'analyse de la structure protéique prédite de la protéine S du BHRGV-1 indique la plus grande similitude structurelle avec la protéine S du SARS-CoV (figure supplémentaire 3 et tableau supplémentaire 2). Toutefois, l'affinité de liaison de la protéine S du BHRGV-1 pour toutes les protéines ACE2 examinées (y compris celles de *H. armiger*, un proche parent de *H. ruber*) est faible (figure supplémentaire 4 et tableaux supplémentaires 3 et 4), ce qui indique que l'ACE2 n'est probablement pas un récepteur viable pour l'entrée dans la cellule hôte chez ces mammifères. Nous avons obtenu des résultats similaires pour les récepteurs alternatifs supposés Aminopeptidase-N, Dipeptidyl peptidase 4 et CEACAM1¹⁶ (figures supplémentaires 5-7 et tableaux supplémentaires 3 et 4), et nous n'avons trouvé aucune preuve que le BHRGV-1 possède une région hémagglutinine-estérase prédite qui pourrait lier des acides sialiques O-acétylés, comme cela a été démontré pour d'autres coronavirus¹⁷. Si aucune de ces molécules n'est en fait un récepteur du BHRGV-1 et d'autres hibécovirus, cela mériterait d'être étudié plus avant, en particulier pour prédire la gamme d'hôtes et le potentiel zoonotique des coronavirus des sous-genres autres que le *Sarbecovirus*.

Les infections à coronavirus de la faune sauvage n'ont pas été documentées à Budongo à ce jour. L'examen de la faune locale à la recherche de traces de BHRGV-1 ou de virus similaires dans les fèces pourrait fournir des informations supplémentaires sur l'étendue des espèces susceptibles d'avoir été exposées aux coronavirus transmis par les chauves-souris.

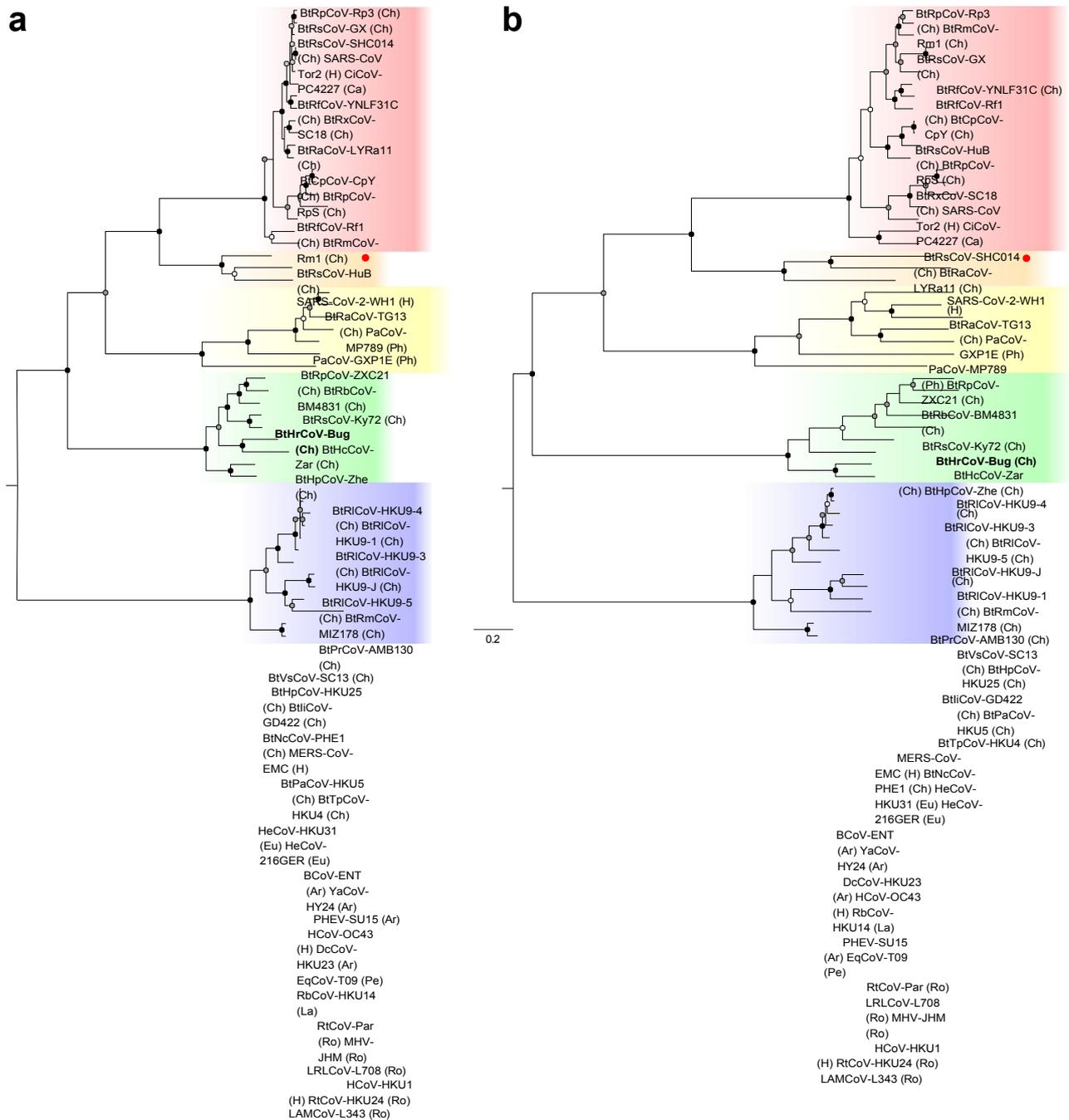


Fig. 2 | Arbres phylogénétiques des bêta-coronavirus selon la méthode du maximum de vraisemblance. Les arbres du BHRGV-1 (en gras, point rouge) et des bêta-coronavirus représentatifs basés sur les gènes de l'ARN polymérase ARN-dépendante (A) et de la protéine spike (B) virale ont été construits à partir d'alignements de nucléotides basés sur les codons (15 816 et 5334 positions, respectivement). Les étiquettes des taxons sont des abréviations (voir tableau S1 pour les descriptions complètes) avec, entre parenthèses, le virus provenant de l'homme (H) ou d'hôtes d'autres ordres de mammifères (Ar = Artiodactyla ; Ca = Carnivora ; Ch = Chiroptera ; Eu = Eulipotyphla ; La = Lagomorpha ; Pe = Perisso-dactyla ; Ph = Pholidota ; Ro = Rodentia). Les cercles sur les nœuds indiquent

Valeurs bootstrap basées sur 1 000 répliques (noir = 100 % ; gris = 75 %-99 % ; blanc = 50 %-74 %) ; seules les valeurs ≥ 50 % sont indiquées. Les groupes colorés correspondent aux sous-genres de *Beta-coronavirus* (de haut en bas) : *Sarbecovirus*, *Hibecovirus*, *Nobecovirus*, *Merbecovirus* et *Embecovirus*. Les arbres ont été enracinés au point médian, ce qui donne un positionnement des racines identique à celui du clade *Betacoronavirus* du Comité international de taxonomie des virus au sein des *Coronaviridae*¹⁵. La barre d'échelle indique les substitutions de nucléotides par site.

Cependant, de nombreuses épidémies de maladies respiratoires ont été observées chez les chimpanzés de Budongo, dont les causes n'ont pas été diagnostiquées. Les épidémies de maladies respiratoires dans d'autres populations de chimpanzés en Ouganda ont résulté de la transmission inter-espèces de virus provenant de l'homme^{30,31}, et le bêta-coronavirus humain OC43 peut infecter les chimpanzés sauvages et provoquer une maladie clinique.³²

Curieusement, les chimpanzés, les colobes noirs et blancs et les céphalophes rouges ont tous été impliqués dans des épidémies d'ébolavirus en Afrique centrale et de l'Ouest^{13,33,34}. L'histoire naturelle des ébolavirus est mal connue, mais les

modèles multi-hôtes de transmission de l'ébolavirus sylvatique supposent que les épidémies se produisent lorsque les primates et les ongulés sont infectés par des chauves-souris et servent d'hôtes amplificateurs^{2,3,35}. De même, de nombreux coronavirus transmis par des chauves-souris sont apparus chez l'homme après avoir été transmis par des hôtes intermédiaires^{4,5}. Les mécanismes de transmission des virus des chauves-souris à d'autres animaux sauvages dans la nature restent mal compris, bien que la consommation de fruits contaminés par les chauves-souris^{35,36} et le contact avec des virus excrétés dans l'environnement^{37,38} aient été supposés. Nos données suggèrent un autre mécanisme écologique plausible

pour l'exposition de la faune aux virus associés aux chauves-souris : la consommation de guano de chauve-souris comme source de minéraux alimentaires. Les plantes et les sols des forêts tropicales sont pauvres en minéraux³⁹. L'épuisement des sources primaires de minéraux telles que *R. farinifera* pourrait créer des conditions qui favorisent la consommation de guano comme source de minéraux de "repli".

L'émergence de maladies infectieuses est souvent attribuée à des facteurs tels que la conversion des terres, la chasse, l'urbanisation, le changement climatique et l'intensification de l'agriculture⁴⁰, mais les mécanismes écologiques par lesquels ces facteurs conduisent à la transmission d'agents pathogènes entre espèces restent mal compris. Nos résultats illustrent la manière dont ces mécanismes pourraient suivre les étapes de l'évolution des maladies infectieuses.

des chaînes de causalité élaborées. À Budongo, la demande internationale de tabac a entraîné une déforestation sélective locale et la perte d'une source primaire de minéraux alimentaires, ce qui a conduit à la consommation de guano par la faune et à l'exposition de la faune aux virus associés aux chauves-souris, y compris un congénère des coronavirus pandémiques du SRAS. Les outils mathématiques permettant de représenter les chaînes et les réseaux de causalité sont de plus en plus répandus en épidémiologie⁽⁴¹⁾ et pourraient s'avérer utiles pour évaluer la manière dont les facteurs environnementaux et sociaux conduisent en fin de compte à la transmission zoonotique. Cette compréhension pourrait à son tour permettre d'améliorer la précision de l'application des outils de prévention de la panique. Par exemple, comparé aux coûts d'une pandémie, le coût de l'offre aux agriculteurs locaux de substituts à *R. farinifera* pour la fabrication de cordes pour sécher les feuilles de tabac serait probablement insignifiant^{6,11}. D'une manière générale, nous pensons que la compréhension des chaînes de causalité et l'identification de leurs liens "cassants" sont prometteuses pour éclairer l'écologie des maladies et améliorer la prévention des zoonoses.

Méthodes

Études sur le terrain

L'étude s'est déroulée dans la réserve forestière de Budongo, en Ouganda. Nous avons observé pour la première fois des chimpanzés dans la communauté habitée de Waibira^{42,43} se nourrissant de guano de chauve-souris dans un arbre creux le 25 juin 2017, même si des chimpanzés avaient été régulièrement observés depuis 2011. Le 5 juillet 2017, nous avons installé une caméra de suivi (Bushnell Trophy Cam, modèle 119 774) avec les paramètres par défaut suivants : Durée et intervalle vidéo de 10 s, niveau de capteur automatique, obturateur à faible vision nocturne et mode caméra 24 h. Nous avons monté la caméra sur un arbre à 6 m de l'arbre au sommet du guano à une hauteur de 1 m. La capture d'images a eu lieu entre le 6 juillet et le 18 octobre 2017 et à nouveau entre le 14 septembre 2018 et le 28 avril 2019. Nous

Nous avons analysé les 14 567 enregistrements vidéo de 10 secondes (40,46 heures-caméra au total) pour déterminer la présence et le nombre d'animaux se nourrissant sur le guano. Nous avons défini une "instance" comme un ensemble d'enregistrements vidéo séquentiels d'animaux d'une espèce donnée se nourrissant sur le guano, séparés de l'instance précédente par au moins 30 minutes au cours desquelles aucun individu de la même espèce n'a été enregistré.

Nous avons collecté des échantillons de guano de cet arbre creux tous les mois du 13 septembre 2018 au 29 avril 2019 (Fig. supplémentaire 2) et les avons divisés pour l'analyse de la teneur en minéraux et l'identification des virus. Nous avons séché au four les échantillons pour l'analyse du contenu minéral (environ 50 g) et les avons stockés et expédiés aux États-Unis à température ambiante. Nous avons placé les échantillons pour l'analyse moléculaire (environ 0,9 ml) dans des cryovials stériles de 1,8 ml, les avons mélangés soigneusement avec un volume égal de solution de stabilisation RNAlater (Thermo Fisher, Waltham, MA, USA) et les avons conservés au froid sur le terrain et dans l'azote liquide avant et pendant l'expédition aux États-Unis.

Tous les animaux ont été utilisés de manière strictement non invasive et à des fins d'observation. Le protocole de l'étude a été examiné et approuvé par l'Uganda Wildlife Authority et l'Uganda National Council for Science and Technology, et était conforme aux directives de l'Animal Welfare and Ethical Review Body de l'Université de Stirling et à toutes les réglementations applicables en matière de protection des animaux et de recherche. Nous avons respecté toutes les règles éthiques applicables à l'utilisation des animaux. Les espèces animales étaient *Pan troglodytes schweinfurthii*, *Hipposideros ruber*, *Colobus guereza occidentalis* et *Cephalophus natalensis*, et toutes étaient de type sauvage et de sexe et d'âge indéterminés.

Analyses des minéraux alimentaires Avant l'analyse, nous avons inactivé les échantillons par rayonnement ultraviolet et les avons séchés au four à 105 °C pendant 48 h. Nous avons ensuite digéré les échantillons à l'aide du système de digestion par micro-ondes MARS 6 (CEM Corporation, Matthews, NC, USA) et les avons analysés pour Ca, P, Mg, K, Na, Fe, Zn, Cu, Mn et Mo sur un spectromètre radial à plasma à couplage inductif iCAP 6300 (Thermo Fisher, Waltham, MA, USA).⁴⁴

Analyses métagénomiques

Nous avons traité les échantillons de guano pour l'identification des virus en utilisant des méthodes métagénomiques^{31,45}. Brièvement, nous avons ajouté 200 µl de guano+ARNlater à 800 µl de solution saline équilibrée de Hanks et les avons homogénéisés dans des tubes PowerBead (Qiagen, Hilden, Allemagne) contenant des billes métalliques de 2,38 mm. Nous avons ensuite traité l'homogénat avec des nucléases pour réduire les acides nucléiques non encapsulés⁴⁶. Nous avons utilisé le kit d'essorage QIAamp MinElute Virus (Qiagen, Hilden, Allemagne) pour isoler les acides nucléiques totaux, et nous avons converti l'ARN en ADNc double brin à l'aide du kit de synthèse d'ADNc double brin SuperScript (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA). Nous avons nettoyé l'ADNc à l'aide des billes Agencourt AmpureXP (Beckman Coulter, Brea, CA, États-Unis) et synthétisé des bibliothèques d'ADN à l'aide du kit de préparation d'échantillons d'ADN Nextera XT (Illumina, San Diego, CA, États-Unis). Nous avons séquencé les bibliothèques sur un instrument Illumina MiSeq en utilisant des kits de réactifs MiSeq v3 de 600 cycles. Nous avons élagué les séquences résultantes à un score de qualité Phred <30, écarté les lectures <50 pb et supprimé les séquences correspondant à des génomes hôtes et à des contaminants connus. Nous avons ainsi séquencé des échantillons à une profondeur moyenne de 1,9 M de lectures (erreur standard de 0,2 M de lectures), allant de 1,4 à 3,5 M de lectures par échantillon, après l'ajustement de la qualité et de la longueur et la soustraction du génome de l'hôte.

Traitement des données, bioinformatique, statistiques et reproductibilité Nous avons soumis les séquences lues à un assemblage de novo à l'aide de SPAdes 3.13.0⁴⁷, écarté les séquences contiguës (contigs) <500 nucléotides et utilisé cd-hit⁴⁸ pour éliminer les contigs redondants (seuil de similarité de 90 %). Nous avons comparé les contigs restants à des bases de données personnalisées de séquences de protéines virales représentatives et à la base de données de séquences de protéines non redondantes du NCBI à l'aide de blastx⁴⁹. Nous avons exécuté et analysé des échantillons vierges en parallèle pour nous assurer qu'il n'y avait pas eu de contamination croisée.

Pour étudier le BHRGV-1 plus en détail, nous avons interrogé le contig initial de 15 433 pb représentant ce virus dans la base de données de nucléotides du National Center for Biotechnology Information (NCBI) à l'aide de blastn in

BLAST +^{50,51}. Sur la base de cette analyse, nous avons choisi deux séquences de référence pour les comparaisons en aval : bat Hp-betacoronavirus/Zhejiang2013 (NCBI accession ID NC_025217.1) avec 74,5 % d'identité de séquence nucléotidique avec le BHRGV-1 et Zaria bat coronavirus strain ZBCoV (Genbank : HQ166910.1) avec 76,4 % d'identité de séquence nucléotidique avec le BHRGV-1. Nous avons ensuite mis en correspondance les lectures de séquences de l'échantillon contenant la plus forte concentration de ce virus (échantillon 9, figure S2) avec chaque référence séparément à l'aide de CLC Genomics Workbench (Qiagen, Hilden, Allemagne), en spécifiant une fraction de longueur minimale de 0,5 et une fraction de similarité minimale de 0,8. Nous avons étendu les régions cartographiées dans CLC Genomics Workbench à l'aide d'une cartographie itérative des lectures non cartographiées précédemment aux séquences consensus extraites de chaque itération précédente. Nous avons collecté les lectures ainsi identifiées, les avons assemblées de novo et avons aligné les contigs résultants sur les deux références pour créer un échafaudage génomique (chaque référence a été utile pour assembler différentes régions du génome BHRGV-1). Nous avons ensuite mis en correspondance les contigs et les lectures qui ne formaient pas de contigs avec l'échafaudage génomique pour créer un projet final de séquence de 32 594 pb des gènes de la polyprotéine ORF1ab et de la protéine spike (S) du BHRGV-1. Nous avons construit des arbres phylogénétiques des gènes de la polyprotéine BHRGV-1 ORF1ab et de la protéine spike (S) en utilisant PhyML⁵² avec une sélection intelligente de modèles⁵³ (modèles GTR + I sélectionnés dans les deux cas) et 1000 répétitions bootstrap pour évaluer la confiance statistique dans les clades.

Nous avons modélisé les structures 3D du domaine de liaison au récepteur (RBD) de BHRGV-1 S et des protéines réceptrices putatives ACE2, Aminopeptidase-N, Dipeptidyl peptidase 4, et CEACAM1¹⁶ à partir d'espèces animales sélectionnées en utilisant Modeller 10.2⁵⁴. Dans les cas où une espèce particulière n'avait pas de séquence représentative disponible, nous avons choisi le parent phylogénétique le plus proche de cette espèce pour lequel une séquence représentative était disponible : *Hipposideros armiger* (grande chauve-souris à feuilles rondes) à la place de *Hipposideros ruber* (chauve-souris à feuilles rondes de Noack) ; *Capra hircus* (chèvre) à la place de *Cephalophus natalensis* (céphalophe rouge) ; et *Colobus angolensis palliatus* (colobe noir et blanc d'Angola) à la place de *Colobus guereza occidentalis* (colobe noir et blanc) (tableau S2). Nous avons modélisé la protéine S du BHRGV-1 en utilisant la protéine de fusion SARS-CoV bien caractérisée (PDB ID : 2BEZ) comme modèle structurel homologue. De même, nous avons utilisé les protéines humaines ACE2 (PDB ID : 1R42), Aminopeptidase-N (PDB ID : 5LHD), Dipeptidyl peptidase 4 (PDB ID : 2QT9) et CEACAM1 (PDB ID : 4QXW) comme modèles structurels homologues dans les autres espèces analysées (tableau S2). Nous avons évalué la qualité des modèles obtenus à l'aide du score GA341⁵⁵, des scores de la méthode DOPE (Discrete Optimized Protein Energy)⁵⁶, et du serveur d'évaluation des structures SWISS-MODEL⁵⁷. Nous avons ensuite affiné les structures présentant les scores DOPE les plus bas à l'aide de simulations de dynamique moléculaire (MD) et les avons ensuite analysées pour en déterminer la qualité à l'aide du diagramme de Ramachandran et de MolProbity dans SWISS-MODEL (49) (tableau S3).

Nous avons utilisé HDOCK⁵⁸ pour modéliser les complexes de liaison putatifs entre le récepteur et le BHRGV-1. HDOCK cartographie les molécules de protéines du récepteur et du ligand sur des grilles, puis "arrime" deux molécules à l'aide d'une approche hiérarchique basée sur la transformation rapide de Fourier. Pour minimiser les biais, nous avons appliqué la méthode d'ancrage sans modèle avec des structures générées par Modeller 10.2. Nous avons optimisé les complexes protéiques arrimés finaux en utilisant le champ de force AMBER99SB-ILDN dans GROMACS⁵⁹. Plus précisément, les complexes ancrés ont été immergés dans une boîte octaédrique tronquée de molécules d'eau TIP3P. La boîte solvatée a ensuite été neutralisée avec des contre-ions Na⁺ ou Cl⁻ à l'aide du programme tleap. Nous avons utilisé Particle Mesh Ewald (PME) pour calculer les interactions électrostatiques à longue portée, avec une distance de coupure pour le terme énergétique de van der Waals (VDW) à longue portée de 12,0 Å, et le système a été minimisé sans contraintes. Nous avons appliqué 2500 cycles de minimisation de la descente la plus raide suivis de 5000 cycles de minimisation du gradient conjugué. Nous avons lancé les simulations MD en chauffant chaque système de l'ensemble NVT de 0 à 300 K pendant 50 ps à l'aide d'un thermostat de Langevin avec un coefficient de couplage de 1,0/ps et une constante de force de 2,0 kcal/mol-Å² sur le complexe. Nous avons effectué la simulation MD pendant 100 ns à une température constante de 300 K dans l'ensemble NPT avec des conditions limites per-iodiques pour chaque système. Au cours de la procédure MD, nous avons appliqué l'algorithme SHAKE à toutes les liaisons covalentes impliquant des atomes d'hydrogène, avec un pas de temps de 2 fs. Nous avons calculé les énergies libres de liaison pour toutes les structures amarrées simulées à l'aide de la mécanique moléculaire Poisson

Boltzmann (MM-PBSA) dans GROMACS 2022⁶⁰ (tableau S4). Pour examiner le BGHRV-1 à la recherche d'une région hémagglutinine-estérase prédite, nous avons recherché des correspondances dans les bases de données de signatures protéiques InterPro à l'aide d'InterProScan 5.65-97.0^{18,19}

Disponibilité des données

Toutes les séquences brutes ont été déposées dans le NIH National Center for Biotechnology Information (NCBI) Sequence Read Archive sous BioProject PRJNA1087330 (numéros d'accès SAMN40440184- SAMN40440195). Toutes les séquences assemblées du génome du virus ont été déposées dans la GenBank du NCBI sous les numéros d'accès OP199247 et OP834146-OP834171.

Reçu : 23 mai 2023 ; Accepté : 2 avril 2024 ;

Published online: 22 April 2024

Références

1. Leroy, E. M. et al. Multiple Ebola virus transmission events and rapid decline of central African wildlife. *Science* 303, 387-390 (2004).
2. Caron, A. et al. Ebola virus maintenance : if not (only) bats, what else ? *Viruses* 10, <https://doi.org/10.3390/v10100549> (2018).
3. Gonzalez, J. P., Souris, M., Sylla, M., Veas, F. & Vincent, T. In *Emerging Challenges in Filovirus Infections* (ed. Okware, S. I.) 9-28 (IntechOpen, 2019).
4. Latif, A. A. & Mukaratirwa, S. Origines zoonotiques et hôtes animaux des coronavirus responsables de pandémies de maladies humaines : A review. *Onderstepoort J. Vet. Res* 87, e1-e9 (2020).
5. Ye, Z. W. et al. Zoonotic origins of human coronaviruses. *Int J. Biol. Sci.* 16, 1686-1697 (2020).
6. Bernstein, A. S. et al. The costs and benefits of primary prevention of zoonotic pandemics. *Sci. Adv.* 8, eabl4183 (2022).
7. Egging, W. J. Observations on the ecology of the Budongo Rain Forest, Uganda. *J. Ecol.* 34, 20-87 (1969).
8. Plumptre, A. J. et al. The biodiversity of the Albertine Rift. *Biol. Conserv* 134, 178-194 (2007).
9. Reynolds, V., Lloyd, A. W. & English, C. J. Adaptation by Budongo Forest chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) to loss of a primary source of dietary sodium. *Afr. Primates* 7, 156-162 (2012).
10. Seijaaka, S. in *International Businesses and the Challenges of Poverty in the Developing World : Case Studies on Global Responsibilities and Practices* (eds Bird, F. & Herman, S. W.) 111-123 (Palgrave Macmillan UK, 2004).
11. Kinights, J. *Raphia Conservation Project*. (Budongo Conservation Field Station, 2009).
12. Sousa, C., Biro, D. & Matsuzawa, T. Leaf-tool use for drinking water by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) : acquisition patterns and handedness. *Anim. Cogn.* 12, S115-S125 (2009).
13. Quan, P. L. et al. Identification of a severe acute respiratory syndrome coronavirus-like virus in a leaf-nosed bat in Nigeria. *mBio* 1, <https://doi.org/10.1128/mBio.00208-10> (2010).
14. Wu, Z. et al. Deciphering the bat virome catalog to better understand the ecological diversity of bat viruses and the bat origin of emerging infectious diseases. *ISME J.* 10, 609-620 (2016).
15. Woo, P. C. Y. et al. ICTV virus taxonomy profile : *Coronaviridae* 2023. *J. Gen. Virol.* 104, <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001843> (2023).
16. Millet, J. K., Jaimes, J. A. & Whittaker, G. R. Molecular diversity of coronavirus host cell entry receptors. *FEMS Microbiol. Rev.* 45, <https://doi.org/10.1093/femsrev/fuaa057> (2020).
17. Robson, B. Bioinformatics studies on a function of the SARS-CoV-2 spike glycoprotein as the binding of host sialic acid glycans. *Comput. Biol. Med* 122, 103849 (2020).
18. Jones, P. et al. InterProScan 5 : genome-scale protein function classification. *Bioinforma. (Oxf., Engl.)* 30, 1236-1240 (2014).
19. Blum, M. et al. The InterPro protein families and domains database : 20 years on. *Nucleic Acids Res* 49, D344-D354 (2021).
20. McDowell, L. R. *Minerals in animal and human nutrition*. (Elsevier, 2003).
21. Kaspari, M. The seventh macronutrient : how sodium shortfall ramifies through populations, food webs and ecosystems (Le septième macronutrimet : comment le manque de sodium se répercute sur les populations, les réseaux alimentaires et les écosystèmes). *Ecol. Lett.* 23, 1153-1168 (2020).
22. Fenolio, D. B., Graening, G. O., Collier, B. A. & Stout, J. F. Coprophagy in a cave-adapted salamander ; the importance of bat guano examined through nutritional and stable isotope analyses. *Proc. Biol. Sci.* 273, 439-443 (2006).
23. Sakoui, S. et al. La vie cachée dans les grottes : importance écologique et économique du guano de chauve-souris. *Int. J. Ecol.* 2020, 9872532 (2020).
24. Wacharapluesadee, S. et al. Group C betacoronavirus in bat guano fertilizer, Thailand. *Emerg. Infect. Dis.* 19, 1349-1351 (2013).
25. Osofsky, S. A., Lieberman, S., Walzer, C., Lee, H. L. & Neme, L. A. Un moyen immédiat de réduire le risque de pandémie : (ne pas) saisir les fruits à portée de main (chauve-souris). *Lancet Planet Health* 7, e518-e526 (2023).
26. Reynolds, V., Pascual-Garrido, A., Lloyd, A. W., Lyons, P. & Hobaiter, C. Contribution possible des minéraux au régime alimentaire et à la santé des chimpanzés sauvages dans trois forêts d'Afrique de l'Est. *Am. J. Primatol.* 81, e22978 (2019).
27. Reynolds, V. et al. Mineral acquisition from clay by Budongo Forest chimpanzees. *PLoS One* 10, e0134075 (2015).
28. Pebsworth, P. A., Huffman, M. A., Lambert, J. E. & Young, S. L. Geophagy among nonhuman primates : A systematic review of current knowledge and suggestions for future directions. *Am. J. Phys. Anthropol.* 168, 164-194 (2019).
29. Chidoti, V. et al. Longitudinal survey of coronavirus circulation and diversity in insectivorous bat colonies in Zimbabwe. *Viruses* 14, <https://doi.org/10.3390/v14040781> (2022).
30. Scully, E. J. et al. Lethal respiratory disease associated with human rhinovirus C in wild chimpanzees, Uganda, 2013. *Emerg. Infect. Dis.* 24, 267-274 (2018).
31. Negrey, J. et al. Simultaneous outbreaks of respiratory disease in wild chimpanzees caused by distinct viruses of human origin. *Emerg. Microbes Infect.* 8, 139-149 (2019).
32. Patrono, L. V. et al. Human coronavirus OC43 outbreak in wild chimpanzees, Cote d'Ivoire, 2016. *Emerg. microbes Infect.* 7, 118 (2018).
33. Formenty, P. et al. Ebola virus outbreak among wild chimpanzees living in a rain forest of Cote d'Ivoire. *J. Infect. Dis.* 179, S120-S126 (1999).
34. Lahm, S. A., Kombila, M., Swanepoel, R. & Barnes, R. F. Morbidité et mortalité des animaux sauvages en relation avec les épidémies de fièvre hémorragique Ebola au Gabon, 1994-2003. *Trans. R. Soc. Trop. Med Hyg.* 101, 64-78 (2007).
35. Olival, K. J. & Hayman, D. T. Filovirus in bats : current knowledge and future directions. *Viruses* 6, 1759-1788 (2014).
36. Becquart, P. et al. High prevalence of both humoral and cellular immunity to Zaire ebolavirus among rural populations in Gabon. *PLoS One* 5, e9126 (2010).
37. Forbes, K. M., Sironen, T. & Plyusnin, A. Hantavirus maintenance and transmission in reservoir host populations. *Curr. Opin. Virol.* 28, 1-6 (2018).
38. Becker, D. J., Eby, P., Madden, W., Peel, A. J. & Plowright, R. K. Ecological conditions predict the intensity of Hendra virus excretion over space and time from bat reservoir hosts. *Ecol. Lett.* 26, 23-36 (2023).
39. Camenzind, T., Hättenschwiler, S., Treseder, K. K., Lehmann, A. & Rillig, M. C. Nutrient limitation of soil microbial processes in tropical forests. *Ecol. Monogr.* 88, 4-21 (2018).
40. Plowright, R. K. et al. Land use-induced spillover : a call to action to safeguard environmental, animal, and human health. *Lancet Planet Health* 5, e237-e245 (2021).
41. Ackley, S. F., Lessler, J. & Glymour, M. M. Dynamical modeling as a tool for inferring causation. *Am. J. Epidemiol.* 191, 1-6 (2022).

42. Reynolds, V. *Les chimpanzés de la forêt de Budongo : Ecology, Behaviour and Conservation*. (Oxford University Press, 2005).
43. Samuni, L., Mundry, R., Terkel, J., Zuberbühler, K. & Hobaiter, C. Socially learned habituation to human observers in wild chimpanzees. *Anim. Cognition* 17, 997-1005 (2014).
44. Irwin, M. T., Raharison, J. L., Chapman, C. A., Junge, R. E. & Rothman, J. M. Minerals in the foods and diet of diademated sifakas : are they nutritional challenges ? *Am. J. Primatol.* 79, 1-14 (2017).
45. Negrey, J. D. et al. Demography, life-history trade-offs, and the gastrointestinal virome of wild chimpanzees. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 375, 20190613 (2020).
46. Allander, T., Emerson, S. U., Engle, R. E., Purcell, R. H. & Bukh, J. A virus discovery method incorporating DNase treatment and its application to the identification of two bovine parvovirus species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 11609-11614 (2001).
47. Bankevich, A. et al. SPAdes : a new genome assembly algorithm and its applications to single-cell sequencing. *J. Comput Biol.* 19, 455-477 (2012).
48. Li, W. & Godzik, A. Cd-hit : a fast program for clustering and comparing large sets of protein or nucleotide sequences. *Bioinformatics* 22, 1658-1659 (2006).
49. States, D. J. & Gish, W. Combined use of sequence similarity and codon bias for coding region identification. *J. Comput Biol.* 1, 39-50 (1994).
50. Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W. & Lipman, D. J. Basic local alignment search tool. *J. Mol. Biol.* 215, 403-410 (1990).
51. Camacho, C. et al. BLAST+ : architecture et applications. *BMC Bioinforma.* 10, 421 (2009).
52. Guindon, S. et al. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies : Évaluation des performances de PhyML 3.0. *Syst. Biol.* 59, 307-321 (2010).
53. Lefort, V., Longueville, J. E. & Gascuel, O. SMS : Sélection intelligente de modèles dans PhyML. *Mol. Biol. Evol.* 34, 2422-2424 (2017).
54. Sali, A. & Blundell, T. L. Comparative protein modelling by satisfaction of spatial restraints. *J. Mol. Biol.* 234, 779-815 (1993).
55. John, B. & Sali, A. Comparative protein structure modeling by iterative alignment, model building and model assessment. *Nucleic Acids Res* 31, 3982-3992 (2003).
56. Shen, M. Y. & Sali, A. Potentiel statistique pour l'évaluation et la prédiction des structures de protéines. *Protein Sci.* 15, 2507-2524 (2006).
57. Benkert, P., Biasini, M. & Schwede, T. Vers l'estimation de la qualité absolue des modèles de structure de protéines individuels. *Bioinformatics* 27, 343-350 (2011).
58. Yan, Y., Tao, H., He, J. & Huang, S. Y. Le serveur HDock pour l'amarrage intégré des protéines. *Nat. Protoc.* 15, 1829-1852 (2020).
59. Lundborg, M. & Lindahl, E. Automatic GROMACS topology generation and comparisons of force fields for solvation free energy calculations. *J. Phys. Chem. B* 119, 810-823 (2015).
60. Kumari, R., Kumar, R., Open Source Drug Discovery, C. & Lynn, A. g_mmpbsa-a GROMACS tool for high-throughput MM-PBSA calculations. *J. Chem. Inf. Model* 54, 1951-1962 (2014).
- K.A.B.-L.), et la Chaire de recherche John D. MacArthur de l'Université du Wisconsin-Madison (à T.L.G.). Les opinions exprimées dans cet article sont celles des auteurs et ne reflètent pas nécessairement la politique ou la position officielle du ministère de la défense, du ministère de la marine ou du gouvernement des États-Unis. Plusieurs des auteurs sont des employés du gouvernement américain. Ce travail a été préparé dans le cadre de leurs fonctions officielles. Le titre 17 U.S.C. § 105 stipule que "la protection du droit d'auteur en vertu de ce titre n'est pas disponible pour toute œuvre du gouvernement des États-Unis". Le titre 17 U.S.C. §101 définit une œuvre du gouvernement des États-Unis comme une œuvre préparée par un membre du service militaire ou un employé du gouvernement des États-Unis. Gouvernement des États-Unis dans le cadre de ses fonctions officielles.

Contributions des auteurs

P.F., C.A. et T.L.G. ont contribué à la conception de l'étude. P.F., C.A., W.J.A., V.R., C.H., R. K., G.M., K.Z. et C.C. ont contribué à l'échantillonnage et à la conception de l'étude. collecte de données sur le terrain. P.F., J.M.R., G.K.R., R.Z.C. A.J.B., K.B.L. et T.L.G. a effectué les analyses de laboratoire. G.K.R., R.Z.C., A.J.B., K.B.L. et T.L.G. a effectué les analyses statistiques et les interprétations. P.F. et T.L.G. ont rédigé le manuscrit initial, et tous les auteurs ont lu, édité et approuvé le manuscrit final.

Intérêts concurrents

Les auteurs ne déclarent aucun intérêt concurrent.

Approbation éthique

Le protocole de l'étude a été examiné et approuvé par l'Uganda Wildlife Authority et l'Uganda National Council for Science and Technology et était conforme aux directives de l'Animal Welfare and Ethical Review Body de l'université de Stirling et à toutes les réglementations applicables en matière de protection des animaux et de recherche. Nous avons respecté toutes les règles éthiques applicables à l'utilisation des animaux.

Informations complémentaires

Informations complémentaires La version en ligne contient des informations complémentaires disponibles à l'adresse suivante : <https://doi.org/10.1038/s42003-024-06139-z>.

La correspondance et les demandes de matériel doivent être adressées à Tony L. Goldberg.

Information sur la révision par les pairs *Communications Biology* remercie Daniel Becker, Katharina C. Wollenberg Valero et les autres réviseurs anonymes pour leur contribution à la révision par les pairs de ce travail. Rédacteur en chef principal : Tobias Goris. Un dossier d'évaluation par les pairs est disponible.

Les informations relatives à la réimpression et aux autorisations sont disponibles à l'adresse suivante : <http://www.nature.com/reprints>

Note de l'éditeur Springer Nature reste neutre en ce qui concerne les revendications juridictionnelles dans les cartes publiées et les affiliations institutionnelles.

Libre accès Cet article est placé sous licence Creative Commons Attribution 4.0 International License, qui permet l'utilisation, le partage, l'adaptation, la distribution et la reproduction sur tout support ou dans tout format, à condition de mentionner les auteurs originaux et la source, de fournir un lien vers la licence Creative Commons et d'indiquer si des modifications ont été apportées. Les images ou autres éléments de tiers figurant dans cet article sont inclus dans la licence Creative Commons de l'article, sauf indication contraire dans la ligne de crédit de l'élément. Si le matériel n'est pas inclus dans la licence Creative Commons de l'article et que l'utilisation que vous souhaitez en faire n'est pas autorisée par la loi ou dépasse l'utilisation autorisée, vous devrez obtenir l'autorisation directement auprès du détenteur des droits d'auteur. Pour consulter une copie de cette licence, visitez le site <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© Le(s) auteur(s) 2024

Remerciements

Nous sommes reconnaissants à l'Uganda Wildlife Authority et au Uganda National Council for Science and Technology d'avoir aimablement accordé l'autorisation de mener des études sur le terrain. Nous remercions également le personnel et la direction du Budongo Conservation Field Station pour leur soutien logistique, et en particulier Jacob Ariyo, Vicent Kiiza, Stephen Mugisha et Charles Rabu pour leur aide dans la collecte des données sur le terrain. Ce travail a été soutenu en partie par le Conseil européen de la recherche, convention de subvention numéro 679787 (à C. C.) et 802179 (à C.H.), la Royal Zoological Society of Scotland (à V.R.), la Armed Forces Health Surveillance Division (AFHSD), Global Emerging Infections Surveillance (GEIS) Branch, ProMIS ID P0167_22_NM (à K.A.B.-L.), Navy WUN A1417 (à K.A.B.-L.), et l'Institut de recherche sur les maladies infectieuses.