

Utilisation des habitats et abondance des grands singes dans le Triangle de Goualougo, République du Congo



David Morgan, Cambridge University and Wildlife Conservation Society-Congo

Crickette Sanz, Max Planck Institute and Washington University

Jean Robert Onononga, Wildlife Conservation Society-Congo

Samantha Strindberg, Living Landscapes Program, Wildlife Conservation Society

Morgan, D., Sanz, C., Onononga, J.R., & Strindberg, S. (2006) Ape Abundance and Habitat Use in the Goualougo Triangle, Republic of Congo. [International Journal of Primatology](#).

Résumé

Des travaux récents montrent que les populations de chimpanzés d'Afrique centrale (*Pan troglodytes troglodytes*) et de gorilles de plaines de l'ouest (*Gorilla gorilla gorilla*) connaissent un déclin rapide dû à des épidémies, à la chasse commerciale pour la viande de brousse et à la destruction des habitats. L'objectif principal de cette étude était d'évaluer l'abondance absolue et l'utilisation des habitats pour les chimpanzés et les gorilles dans les forêts intactes du Triangle de Goualougo en République du Congo, ainsi que dans une zone adjacente devant être exploitée sélectivement dans un avenir proche. Ces estimations constituent des données uniques sur des grands singes vivant dans un environnement non perturbé. Le deuxième objectif était de comparer les estimations d'abondance et les patterns d'utilisation des habitats obtenus par différentes techniques: (1) échantillonnage des nids et des sites de nids par transects linéaires, (2) observations directes de grands singes au cours de marches de reconnaissance, et (3) observations de traces de grands singes au cours de marches de reconnaissance. Au total, 222 km de transects linéaires ont été effectués dans quatre zones d'échantillonnage, donnant une estimation de densité globale de 1,53 chimpanzés/km² et de 2,34 gorilles/km². Les observations directes effectuées au cours de marches de reconnaissance ont généré une estimation de densité de 2,23 chimpanzés/km² pour une communauté semi-habituée dans une des quatre zones d'échantillonnage. Les patterns d'utilisation des habitats obtenus par les recensements de nids sur les transects diffèrent de ceux obtenus par observation directe et par les traces rencontrées au cours des marches de reconnaissance. La plus forte abondance globale de nids de chimpanzés a été obtenue en forêt monodominante à *Gilbertiodendron*, alors que les observations directes montrent que les chimpanzés préfèrent la forêt mixte. Les taux de rencontres de nids et de sites de nids de chimpanzés les plus élevés ont été trouvés sur les transects traversant la zone centrale du territoire de la communauté. Les nids de gorilles sur transects ont révélé une préférence pour les forêts mixtes à canopée ouverte, mais les observations directes et les traces observées lors de marches de reconnaissance indiquent clairement que les gorilles utilisent plusieurs types d'habitats. Nous concluons en évaluant la précision des recensements de nids et de notre capacité à détecter les futures tendances de densités de grands singes dans le Triangle de Goualougo.

Mots clés: grands singes, chimpanzé, gorille, densité, abondance, recensement par transect linéaire, échantillonnage, marches de reconnaissance, observation directe, utilisation des habitats

Utilisation des habitats et abondance des grands singes dans le Triangle de Goualougo, République du Congo

Des travaux récents montrent que les populations de chimpanzés d’Afrique centrale (*Pan troglodytes troglodytes*) et de gorilles de plaines de l’ouest (*Gorilla gorilla gorilla*) connaissent un déclin rapide dû à des épidémies, à la chasse commerciale pour la viande de brousse et à la destruction des habitats (Huijbregts *et al.*, 2003; Leroy *et al.*, 2004; Walsh *et al.*, 2003). L’importance de ce déclin ne sera peut-être jamais connue car il n’existe pas de données précises sur les densités de grands singes dans la plupart des forêts d’Afrique centrale (Butynski, 2001; Oates, 1996; Teleki, 1989). Même lorsque des estimations d’abondance existent, les méthodes de recensement ont été critiquées car biaisées, limitées dans leur aptitude à détecter des tendances, et ne permettant pas d’expliquer les causes des tendances (Plumptre, 2000; Walsh *et al.*, manuscrit non publié). Ces méthodes doivent être affinées et des estimations précises de densités des grands singes obtenues pour assurer une planification de la conservation appropriée et stratégique, afin d’assurer la survie des populations restantes de gorilles et de chimpanzés en Afrique centrale.

Les deux méthodes les plus utilisées pour déterminer les densités de grands singes sont les techniques de “domaine vital” et de “comptage des nids” (Plumptre et Reynolds, 1996, 1997). La méthode du domaine vital (ou de comptage absolu) implique que tous les gorilles ou chimpanzés d’une zone d’étude soient recensés et leurs domaines vitaux mesurés. L’abondance dans une zone donnée est obtenue en divisant le nombre d’individus par la surface de leur domaine vital. Cette méthode est supposée être la plus précise car basée sur l’observation directe d’individus connus, mais elle est limitée à un nombre relativement faible de sites où les grands singes ont été habitués à l’observation directe. Le comptage de nids de grands singes constitue une méthode de recensement alternative impliquant l’estimation des densités des animaux par des signes indirects. Les comptages de nids le long d’itinéraires de moindre résistance demandent moins d’efforts que sur des transects linéaires placés aléatoirement, mais sont reconnus pour être biaisés et moins puissants pour détecter les tendances (Buckland *et al.*, 2001; Walsh *et al.*, manuscrit non publié). Au cours des recensements de nids sur des transects linéaires, les observateurs suivent une série de transects en mesurant la distance perpendiculaire aux nids détectés. Ces distances sont utilisées pour calculer la distance perpendiculaire au site de nids : le site est l’unité d’observation car les nids appartenant au même site sont dépendants les uns des autres et car la taille du site influe sur la détection des nids individuels. La probabilité de détection d’un site de nids est modélisée comme une fonction des distances observées, puis combinée avec le taux de rencontre de sites de nids et leur taille estimée pour calculer une densité de nids dans la zone d’étude (Buckland *et al.*, 2001). La majorité des critiques sur les méthodes de recensements de nids par transects linéaires portent sur les

facteurs utilisés pour convertir les densités de nids en densités absolues de gorilles ou de chimpanzés (Plumptre, 2000; Plumptre et Reynolds, 1997; Tutin *et al.*, 1995).

Les facteurs utilisés pour calculer les densités de grands singes à partir des comptages de nids sont le taux de création de nids, l'identification de l'espèce qui a construit les nids et le taux de dégradation des nids. Comme cela a été vu par Plumptre (2000), la variance associée à chacun de ces facteurs de conversion contribue à la variance de l'estimation de densité de grands singes. Il est important de considérer les biais potentiels associés à chacun de ces facteurs et leur variance lorsqu'on examine l'exactitude et la précision des estimations de densité et leur puissance pour détecter les fluctuations des populations.

Taux de création des nids. Bien qu'on ait montré que les taux de création de nids varient selon les sites et les saisons, les valeurs utilisées pour les estimations de densités sont rarement spécifiques au site concerné (Basabose et Yamagiwa, 2002; Plumptre et Reynolds, 1997). Les chercheurs étudiant les chimpanzés en forêt de Budongo ont identifié des comportements qui modifient le taux de création de nids, tels que la réutilisation de nids de nuit, la proportion d'individus construisant des nids et la fréquence de construction de nids de jour (Plumptre et Reynolds, 1997). On supposait dans le passé que les grands singes construisaient un nid par jour pour dormir, mais on a observé dans la plupart des populations de gorilles et de chimpanzés que des plate-formes de repos temporaires sont utilisées pendant la journée, connues sous le nom de "nids de jour" (voir Fruth et Hohmann, 1996 pour une revue de la construction de nids par les grands singes). La construction de nids de jour augmente le taux de création de nids, comme cela a été montré en forêt de Budongo où il est de 1,09 nids par jour après incorporation des nids de jour (Plumptre et Reynolds, 1997). On a signalé que les gorilles des forêts d'Afrique centrale dorment fréquemment sur le sol nu, ce qui réduit leur taux de création de nids (Mehlman et Doran, 2002; Remis, 2000; mais voir Brugière et Sakom, 2001 et Tutin *et al.*, 1995). Ne pas tenir compte de ce comportement peut provoquer une sous-estimation significative des densités de gorilles dans la région. Les gorilles constituent des groupes stables, et la taille moyenne des groupes obtenue par observation directe peut être utilisée dans la formule de conversion des sites de nids pour tenir compte de la proportion d'individus qui ne construisent pas de structure détectable. Toutefois, il est nécessaire d'avoir des taux de création de nids spécifiques de la région, ce qui implique l'observation directe des comportements de construction de nids par les gorilles et les chimpanzés.

Attribution des nids à une espèce. Chimpanzés et gorilles sont sympatriques dans certaines régions d'Afrique orientale et centrale. Les deux espèces construisent des nids de nuit et l'identification certaine de l'espèce ayant construit les nids peut être impossible si certains signes

sont absents. Tutin *et al.* (1995) ont calculé la proportion de sites de nids de gorilles pouvant être attribués par erreur à des chimpanzés au cours de recensements non répétés si l'on suppose que les sites de nids dans les arbres sont créés par des chimpanzés. Ils ont suggéré que 26% des sites de nids de gorilles seraient attribués par erreur à des chimpanzés car ne contenant que des nids dans les arbres, ou semblant ne contenir que des nids dans les arbres après que les nids au sol aient disparu. Ce travail fournit une valeur qui a été utilisée pour corriger la surestimation potentielle des effectifs de chimpanzés sur les sites où ils sont sympatriques avec les gorilles. Furuichi *et al.* (1997) ont proposé une méthode pour identifier les constructeurs par des signes (tels que poils et fèces) et des covariables identificatrices telles que hauteur et diamètre des nids. En appliquant ces critères, ils ont trouvé seulement trois erreurs d'attribution pour 36 groupes de nids attribués sans aucun doute à une des deux espèces. L'extension de l'approche de Furuichi *et al.* (1997) consisterait à obtenir un modèle statistique permettant de discriminer les nids non attribués d'après les caractéristiques de nids dont les constructeurs sont connus. Une autre alternative consisterait à calculer des densités de grands singes uniquement à partir de nids frais ou récents, ayant davantage de chances de comporter des signes clairs permettant de les attribuer sans erreur à l'une ou l'autre espèce. Bien que cela fournisse des données ayant de plus hauts pourcentages de nids attribuables à l'une des espèces, l'exclusion des nids anciens diminue énormément la taille de l'échantillon et augmente l'effort de recensement nécessaire.

Taux de dégradation des nids. Le facteur « taux de dégradation des nids » constitue un autre obstacle pour estimer précisément les densités de grands singes. Les taux de dégradation de nids de chimpanzés connus varient de 46 jours en forêt de Budongo, Ouganda, à 114 jours à la réserve de la Lopé, Gabon (Plumptre et Reynolds, 1996; Tutin et Fernandez, 1984). Ils varient selon le type de construction, le type d'habitat, la saison, l'espèce d'arbre et le niveau de dérangement humain (Marchesi *et al.*, 1995; Tutin et Fernandez, 1984; Tutin *et al.*, 1995). Outre les facteurs écologiques, les taux de dégradation des nids calculés sur différents sites sont basés sur des définitions opérationnelles différentes, ou utilisent des régimes d'échantillonnage biaisés. Par exemple, Tutin et Fernandez (1984) considèrent qu'un nid est complètement dégradé lorsqu'il n'est plus reconnaissable, tandis que Plumptre et Reynolds (1996) considèrent qu'un nid a disparu s'il a perdu toutes ses feuilles, même si sa structure reste. Les unités d'échantillonnage (telles que la différence de taux de dégradation entre nids et entre sites de nids) sont un autre problème qui devra être examiné lors de futures études de dégradation des nids. Il est souhaitable d'utiliser des taux de dégradation spécifiques au site dans les calculs de densité de grands singes, mais il n'est pas toujours possible d'obtenir ces données (Plumptre, 2000). Les taux de dégradation de nids de

chimpanzés et de gorilles utilisés sont fréquemment ceux de Belinga et Lopé, au Gabon (Tutin & Fernandez, 1984; Tutin *et al.*, 1995).

Il existe peu de comparaisons entre recensement par la méthode des domaines vitaux et par celle des comptages de nids sur les mêmes sites, alors qu'elles sont importantes pour valider ces mesures d'abondance des grands singes. Les chimpanzés vivent en communautés dont les membres exclusifs utilisent un domaine vital spécifique (Boesch et Boesch-Achermann, 2000; Goodall, 1986; Herbinger *et al.*, 2001). Les recensements de nids par transects linéaires dans le territoire d'une communauté reflètent donc très probablement la densité et la distribution spatiale de cette communauté seulement. Les domaines vitaux des gorilles se chevauchent en grande partie et la distribution des nids dans une zone peut décrire l'utilisation des habitats pour plusieurs groupes, ce qui diminue le potentiel de comparaison des méthodes de recensement directes et indirectes. L'observation des grands singes ou de leurs traces lors de marches de reconnaissance ne peut pas être utilisée pour générer des estimations de densité, mais peut fournir des indications générales sur l'abondance des grands singes et leur utilisation des habitats.

Les méthodes de recensement doivent non seulement être précises pour décrire la distribution et l'abondance actuelles des grands singes, mais également pour détecter les tendances futures des populations. Il a été suggéré que les perturbations associées à l'exploitation forestière mécanisée constituent une menace grave pour toutes les populations de gorilles et de chimpanzés subsistantes, y compris dans le nord du Congo, mais certains résultats concernant les effets spécifiques de l'exploitation forestière sur les grands singes sont contradictoires (Carroll, 1988; Hashimoto, 1995; Plumptre et Reynolds, 1994; Skorupa, 1988; Tutin et Fernandez, 1984; Usongo, 1998; White, 1992; Tutin, 2001; White et Tutin, 2001). On rapporte généralement que les densités de chimpanzés sont plus basses dans les zones exploitées et dans celles fréquentées par les hommes, par rapport aux zones non perturbées (Johns et Skorupa, 1987; Marchesi *et al.*, 1995; Plumptre et Reynolds, 1996; Skorupa, 1988; Tutin et Fernandez, 1984; White, 1992; mais voir Hashimoto, 1995). Au contraire, il a été montré que les gorilles utilisent préférentiellement les habitats ayant une végétation herbacée abondante, ce qui caractérise souvent les forêts secondaires (Carroll, 1988; Fay, 1997; Tutin *et al.*, 1995). Il est essentiel de pouvoir déterminer l'impact de l'extraction du bois et des perturbations associées sur les grands singes, car ces influences humaines s'étendent dans les plus grands blocs forestiers encore vierges du bassin du Congo.

Afin de quantifier les effets de l'extraction du bois, il est nécessaire de collecter des données avant et après exploitation dans une zone donnée. Ce type d'étude peut être amélioré en collectant simultanément des données contrôle dans des zones adjacentes ne devant pas être exploitées. De telles conditions existent dans le Triangle de Goulougo, dans les forêts reculées de la République du Congo. Chimpanzés et gorilles coexistent dans toute la zone d'étude, dont une partie a été récemment annexée au Parc National de Nouabalé-Ndoki, tandis qu'une autre partie est située dans une concession forestière

dont l'exploitation est prévue dans un futur proche. La distribution et l'abondance des grands singes rapportées ici reflètent leurs adaptations spécifiques aux conditions écologiques dans une forêt d'Afrique centrale intacte, sans les effets de perturbations humaines ou d'épidémies connues.

Le principal objectif de cette étude était de générer des estimations de densité précises et de documenter l'utilisation des habitats par les grands singes dans les forêts vierges du Triangle de Goualougo. Nous avons comparé l'abondance et l'utilisation des habitats des grands singes obtenues par trois techniques d'échantillonnage différentes: recensements des nids par transects linéaires, observation directe des grands singes lors de marches de reconnaissance, observation indirecte de traces de grands singes lors de marches de reconnaissance. Les densités de sites de nids sur transects linéaires ont été converties en densités de grands singes avec des taux de création et de dégradation des nids spécifiques à ce site. Nous présentons plusieurs types d'analyse des comptages de nids pour encourager les comparaisons entre sites et éclairer les différences de calculs d'estimations de densités. De plus, nous avons utilisé des analyses discriminantes afin de construire un modèle statistique basé sur les caractéristiques des nids, ce qui a permis d'attribuer 99% de notre échantillon de nids à des gorilles ou des chimpanzés. Les estimations de densités par les domaines vitaux ont été calculées à partir de la structure sociale et des déplacements d'une communauté de chimpanzés semi-habituée contactée lors de marches de reconnaissance. Nous discutons de la validité de ces méthodes de recensement et calculons la résolution des données de transects pour détecter les changements futurs de cette population de grands singes.

Méthodes

Site d'étude

Le Triangle de Goualougo est situé dans le Parc National de Nouabalé-Ndoki (2°05'-16°56' N; 3°03'-16°51' E), en République du Congo. La Figure 1 fournit une carte de la zone d'étude, qui couvre 310 km² de forêt de plaine, avec des altitudes variant entre 330 et 600 m. Le climat peut être décrit comme transitionnel entre les zones climatiques Congo-équatoriale et sub-équatoriale (White, 1983). La pluviométrie est bimodale avec une grande saison des pluies d'août à novembre et une petite saison des pluies en mai. Les températures et pluviométries moyennes mensuelles ont été enregistrées au camp de la baye de Mbeli en République du Congo (17 km de la zone d'étude). La pluviométrie annuelle a atteint une moyenne de 1,728±47 mm entre 2000 et 2002 (E. Stokes, données non publiées). Les températures minimum et maximum moyennes au cours de ces années étaient de 21,1° C et 26,5° C en 2000, 21,5° C et 26,8° C en 2001, et 21,9° C et 26,5° C en 2002, avec peu de variations saisonnières (E. Stokes, données non publiées).

Quatre types d'habitats ont été reconnus pour cette étude: forêt monodominante à *Gilbertiodendron*, forêt mixte à *Gilbertiodendron*, forêt mixte et forêt marécageuse. La forêt

monodominante à *Gilbertiodendron* est une formation monospécifique de *G. dewevrei* pouvant avoir un sous-bois clair ou dense (Marantaceae et Commelinaceae). Elle se rencontre le long des cours d'eau et sur les plateaux entre les cours d'eau. La forêt mixte à *Gilbertiodendron* se rencontre entre les formations monospécifiques à *G. dewevrei* et les forêts mixtes. La forêt mixte a une flore diversifiée et la canopée n'est pas toujours continue. C'est une forêt semi-décidue de terre ferme. Les familles typiques de cet habitat sont les Meliaceae, Leguminosae, Irvingiaceae, Sterculiaceae et Ebenaceae. La forêt marécageuse est une formation diversifiée associée aux cours d'eau dans les zones basses. Les familles dominantes sont les Rubiaceae, Euphorbiaceae et Annonaceae.

Bien qu'une grande partie du Triangle de Goulougo ait été annexée au Parc National de Nouabalé-Ndoki (PNNN) en juin 2003, presque un tiers de la zone d'étude est dans une concession forestière devant être exploitée. La région d'étude a été divisée en trois zones en fonction de la limite du PNNN, de l'exploitation prévue dans la zone adjacente et des caractéristiques géographiques telles que les cours d'eau (voir Figure 1). La définition de ces zones a été motivée par le besoin d'obtenir des informations de base pouvant être utilisées pour étudier et quantifier les changements futurs de densités et de distribution des grands singes dus à l'exploitation mécanisée prévue. La Zone A (107 km²) se situe dans le PNNN et sert de zone contrôle exclue géographiquement de l'exploitation future. Nous supposons que les densités et distributions des grands singes dans cette zone ne seront pas affectées par l'exploitation et les perturbations futures. La Zone B est également située dans le PNNN, mais est immédiatement adjacente aux zones d'exploitation. Nous nous attendons à ce que cette zone soit indirectement touchée par l'exploitation (perturbations sonores, arrivée de grands singes déplacés dans la zone protégée). La Zone B (113 km²) a été divisée en B₁ (60 km²) et B₂ (53 km²) car nous supposons que les abondances et distributions post-exploitation seront touchées différemment du fait de barrières géographiques naturelles. La Zone C (90 km²) est la zone expérimentale située dans la concession forestière où aura lieu l'exploitation, mais était intacte au moment de l'étude. D'après des résultats obtenus dans d'autres forêts d'Afrique centrale, nous attendons les changements de densité et de distribution des grands singes les plus importants dans la Zone C (White, 1992; White et Tutin, 2001).

Recensements par transects linéaires

Conception des recensements. Les résultats d'une étude pilote des transects linéaires ont indiqué que des transects parallèles distants de 1,5 km constituent un bon compromis entre l'effort de recensement et la précision demandée. La composante de conception automatique des recensements du logiciel DISTANCE 4.0 a été utilisée pour générer des transects espacés régulièrement avec un départ aléatoire dans chacune des quatre strates¹ géographiques de recensement (Thomas *et al.*, 2001). Ce processus systématique donne une probabilité de couverture constante sur toute la zone d'étude (chaque point de la zone d'étude a la même probabilité d'être échantillonné), hypothèse nécessaire pour une analyse standard

de transects linéaires. Dans chaque strate, les transects ont été placés perpendiculairement aux principaux cours d'eau pour accroître potentiellement la précision en recensant dans le sens des gradients de densité suspectés, afin de maximiser la variation des taux de rencontre dans chaque transect et de minimiser la variation entre eux (Buckland *et al.*, 2001).

Méthodes de terrain. Un Système de Positionnement Global (GPS, Garmin 12XL) a été utilisé pour situer les points de départ et d'arrivée de chaque transect. Un boussolier marchait devant les observateurs pour marquer le transect. Plutôt que d'ouvrir de grands layons avec des machettes, tous les transects ont été ouverts avec des sécateurs afin de minimiser l'impact écologique des recensements. Le type d'habitat et la couverture de la canopée ont été continuellement enregistrés au cours des recensements pour permettre une post-stratification et des estimations de densité par type d'habitat. Deux observateurs aidaient le chef d'équipe transect dans la recherche de signes de grands singes. Les données suivantes étaient enregistrées le long des transects: observations directes de grands singes, vocalisations de grands singes, traces de grands singes (reste de nourriture, fèces, nids), espèce ayant laissé les traces (grand singe, chimpanzé, gorille), informations spécifiques pour les nids. Les fèces de chimpanzé et de gorilles étaient distinguées par leur forme et leur consistance. Les traces de nourrissage étaient distinguées de celles laissées par d'autres espèces de grands mammifères forestiers par le type de nourrissage, mais n'étaient pas attribuées à l'une des deux espèces en particulier, à moins que d'autres signes soient présents.

Les sites de nids étaient définis comme l'ensemble des nids construits par la même espèce et ayant le même âge situés à moins de 50m les uns des autres. Nous avons attribué chaque nid à l'une des deux espèces si des signes indiscutables (observation directe des grands singes, fèces, empreintes ou poils) étaient présents. Comme les chimpanzés ont rarement été observés construisant des nids au sol, nous avons attribué les nids au sol aux gorilles, ainsi que les nids dans les arbres de même âge associés aux nids au sol (d'après la méthode de Tutin et Fernandez, 1984).

Les données spécifiques collectées pour chaque nid étaient les suivantes: distance topofil le long du transect, distance perpendiculaire au transect, côté du transect où le nid est situé, hauteur du nid, espèce végétale utilisée pour la construction, type d'habitat, âge estimé du nid. Les définitions des âges de nids et les méthodes d'estimations étaient basées sur Tutin et Fernandez (1984). Les « nids frais » étaient constitués de végétation fraîche, avec une structure intacte de rameaux et branches récemment cassés. Ces nids étaient souvent associés à de l'urine, des fèces ou des empreintes et étaient considérés comme vieux de 1 à 3 jours. Les « nids récents » avaient une structure intacte avec une végétation en train de faner et pouvaient avoir entre quelques jours et trois semaines. Les « vieux nids » étaient caractérisés par une structure intacte et une végétation ancienne. Les « très vieux nids » montraient une détérioration du matériau et de la structure. Il existe une grande variation dans le processus de vieillissement selon les

différents types de nids et de végétation utilisée (voir Onononga *et al.* in prep. pour les âges et caractéristiques des nids), mais les nids vieux et très vieux étaient estimés comme âgés de plus de trois semaines. Avant la collecte de données, une formation a eu lieu pour assurer une concordance minimum de 90% entre les observateurs pour l'attribution des nids à une espèce et l'estimation de la hauteur du nid (avec une précision de 2m vérifiée par un télémètre), de l'âge du nid et du type d'habitat.

Marches de reconnaissance

Nous avons noté la localisation, le type d'habitat, l'espèce de grand singe et l'âge de toutes les traces de grands singes rencontrées lors des marches de reconnaissance quotidiennes depuis le début de l'étude des chimpanzés en février 1999. Les efforts d'échantillonnage et les observations comportementales de chimpanzés ont été focalisées sur la communauté Moto, constituée de 43 individus indépendants (sans compter les juvéniles et jeunes non sevrés) (Morgan et Sanz, 2003). Les patterns de déplacement de la communauté ont été suivis avec un GPS pour situer le lieu initial des rencontres de chimpanzés. Nous avons utilisé un seul point par groupe rencontré chaque jour. Le type d'habitat et la couverture de la canopée ont été notés au point de contact initial en utilisant les catégories décrites plus haut. Bien que les observateurs n'aient pas suivi directement les vocalisations ou traces de gorilles, des groupes ont souvent été rencontrés lors des marches de reconnaissance. La localisation et le type d'habitat ont été notés à chaque rencontre avec des gorilles.

Analyse des données

Sauf mention contraire, les calculs statistiques ont été effectués avec MINITAB 13 (Minitab, 2000) et SPSS 11.5 (SPSS Inc., 2002). Le niveau de significativité pour toute cette étude est de 0,01.

Densités de grands singes basées sur les recensements par transects. Les taux de création de nids, l'identification de l'espèce ayant construit les nids et les taux de dégradation des nids ont été utilisés pour convertir les estimations de densités de sites de nids en densités absolues en chimpanzés, gorilles ou grands singes comme suit:

$$\hat{D}_i = \frac{\hat{D}'_i}{\hat{r}_i \cdot \hat{t}_i} = \frac{\frac{1}{2} \cdot \frac{n'_i}{L} \cdot \hat{f}_i(0) \cdot \hat{E}(s_i)}{\hat{r}_i \cdot \hat{t}_i} \quad (1)$$

avec i utilisé pour noter si l'estimation concerne les chimpanzés ou les gorilles, \hat{D}_i l'estimation de densité animale, \hat{D}'_i l'estimation de densité de nids, n'_i le nombre de sites de nids, L la longueur totale des transects, $\hat{f}_i(0)$ la fonction de densité de probabilité de la distance perpendiculaire évaluée à zéro, $\hat{E}(s_i)$

la taille moyenne estimée des sites de nids, \hat{t}_i la durée de dégradation des nids (inverse du taux de dégradation) et \hat{r}_i l'estimation du taux de création de nids.

Si les densités sont estimées directement à partir des nids plutôt qu'à partir des sites de nids, cette absence de dépendance entre observations a peu d'effet sur l'estimation de densité ou d'abondance. Les estimations de densité sont alors calculées comme suit:

$$\hat{D}_i = \frac{\frac{1}{2} \cdot \frac{n_i}{L} \cdot \hat{f}_i(0)}{\hat{r}_i \cdot \hat{t}_i} \quad (2)$$

avec n_i le nombre de nids. Toutefois, les estimations théoriques de la variance d'échantillonnage seront biaisées négativement, mais ce problème peut être résolu en utilisant des estimateurs empiriques ou des méthodes de ré-échantillonnage pour les estimations de variance (Buckland *et al.*, 2001).

Les estimations de densité et leurs coefficients de variation associés et intervalles de confiance à 95% ont été calculés avec le logiciel DISTANCE 4.0 (Thomas *et al.*, 2001). Pour assurer une estimation robuste de la détection et donc de la demi-largeur de détection efficace, les observations effectuées les plus loin du transect ont été supprimées (Buckland *et al.*, 2001). Plusieurs modèles différents de fonction de détection ont été considérés pour chaque calcul de densité (*Half-normal cosine*, *Uniform cosine*, *Uniform simple polynomial*, *Half-normal hermite polynomial*, *Hazard rate cosine*). La sélection de modèles a été basée sur le critère d'information d'Akaike le plus bas (Buckland *et al.*, 2001).

Nous fournissons dans Sanz *et al.* (in prep.) une description détaillée de la façon dont les analyses discriminantes ont été utilisées pour construire un modèle prédictif des constructeurs de nids basé sur les caractéristiques des nids attribués sans erreur aux chimpanzés (n=53) ou aux gorilles (n=302). Une méthode de sélection de variable pas à pas a été utilisée pour identifier les variables discriminant le mieux les nids des deux espèces sympatriques. Les variables contribuant significativement aux capacités du modèle à discriminer les nids étaient la fermeture du sous-bois, le type de nid, la hauteur et certaines espèces d'arbres. Le modèle était basé sur un échantillon aléatoire de 70% de tous les nids de gorilles et de chimpanzés. Il a été testé séparément sur cet échantillon et sur l'échantillon restant de nids non sélectionnés pour déterminer son exactitude. Le degré de succès de classification précise des nids était élevé: 98,8% des nids sélectionnés à l'origine ont été correctement classés, 97,9% des nids validés² à l'origine ont été correctement classés et 98,2% des nids non sélectionnés à l'origine ont été correctement classés.

Une analyse de durée a été effectuée sur un ensemble de nids marqués pour estimer le taux de dégradation pour la zone d'étude du Triangle de Goulougo (description détaillée dans Onononga *et al.*, in prep.). Le vieillissement des nids détectés lors de recensements initiaux a été suivi sur des circuits de

nids marqués. Une régression logistique a été calculée sur la date de départ (première détection d'un nid frais), la date de fin (dernière détection) et le statut (présent, détruit). Un modèle "Cox Proportional Hazard" a été utilisé sur l'âge et le statut, l'âge étant standardisé au début de l'étude. L'analyse de durée finale a été conduite sur les nids rencontrés au premier passage (n=92) dont 50% étaient complètement détruits à la fin de l'étude. Le rôle de plusieurs covariables (espèce de grand singe, structure du nid, âge du nid, type d'habitat, canopée, sous-bois, zone d'échantillonnage) a été également examiné en lien avec la survie des nids en appliquant un modèle Kaplan-Meier à l'ensemble des données. La régression logistique a donné un taux de dégradation moyen des nids de 91,5 jours (S.E.=1,67). Le modèle « Cox Proportional Hazard » donne un taux de dégradation moyen des nids de 90,0 jours (S.E.=2,85). Le même taux de dégradation est utilisé pour les estimations de densité des chimpanzés et des gorilles car l'espèce qui construit le nid ne joue pas significativement sur la durée de vie du nid selon le modèle de Kaplan-Meier. Bien que les taux de dégradation puissent différer selon le type d'habitat, il n'y avait pas assez de données dans cet échantillon pour permettre une estimation séparée des taux de dégradation par habitat (Onononga *et al.*, in prep.).

En observant la communauté de chimpanzés Moto, Sanz (2004) a noté tous les événements de construction de nids de jour. Il s'agissait de structures temporaires servant de plate-formes de repos et de sommeil pendant la journée. D'après la fréquence de construction de nids de jour et la réutilisation de nids, Sanz (2004) a calculé un taux de création de nids de 1,09 nids par jour (S.E.=0,05) sur ce site. Les gorilles ont été supposés construire un nid par jour. Bien que cela puisse être une surestimation pour la région, il doit être noté que les endroits où les gorilles ont dormi sur le sol nu, sans construction de nids, ont également été comptés comme nids, suivant en cela la méthodologie de Tutin *et al.* (1995) de notation des types de nids.

Le nombre de nids sur un site est une variable utilisée pour la conversion de la densité de sites de nids de grands singes en densité absolue de grands singes. Les estimations de taille de sites de nids peuvent être influencées par le processus de vieillissement des nids (car les nids disparaissent à des vitesses différentes) et par la mauvaise attribution à l'une ou l'autre espèce (regrouper les nids de deux espèces sur un site, ou séparer le site d'une espèce en deux sites différents). Nous avons donc également estimé la densité des grands singes avec 1) les sites frais et récents initialement attribués aux chimpanzés ou aux gorilles et 2) les tailles de partis de chimpanzés et de groupes de gorilles obtenues par observation directe.

Afin d'examiner le potentiel de détection de changements futurs dans ces populations de grands singes, nous avons employé la formule d'approximation de Plumptre (2000):

$$P = 2.77 \left(\frac{CV(\hat{D}_i)}{100} \right) \quad (3)$$

avec P le changement proportionnel de densité de population pouvant être détecté au niveau de significativité de 5% avec une puissance de 50% et $CV(\hat{D}_i)$ le coefficient de variation total de l'estimation de densité. Afin de calculer le changement proportionnel pouvant être détecté avec une puissance de 80% au même niveau de significativité, la constante 2,77 doit être remplacée par 3,96. $CV(\hat{D}_i)$ a été calculé avec DISTANCE 4.0 et incorpore l'erreur type associée aux taux de création et de disparition des nids.

Les estimations de densité ont été calculées pour chaque zone d'échantillonnage et type d'habitat. Le taux de création de nids est supposé indépendant de la zone et du type d'habitat. Les types d'habitat varient dans toute la zone d'étude. Des régressions ont été utilisées pour évaluer la relation linéaire entre fréquence de sites de nids et types d'habitat. Une régression linéaire multiple, avec les types d'habitat comme variables indépendantes, a estimé les coefficients des équations linéaires prédisant le mieux la fréquence des sites de nids de gorilles et de chimpanzés le long des transects.

Le taux de rencontre de signes de grands singes sur les transects a été calculé en divisant le nombre de signes par la distance échantillonnée.

Abondance des chimpanzés et utilisation des habitats par observation directe. En utilisant ARCVIEW 3.2a et l'extension ANIMAL MOVEMENT, nous avons calculé la taille des domaines vitaux par les méthodes de polygone convexe minimum (MCP) et d'analyse Kernel. Les zones centrales ayant de fortes probabilités (50%, 75%) de rencontre de chimpanzés dans la communauté Moto ont été identifiées par l'analyse Kernel. Les zones périphériques entourant d'autres communautés de chimpanzés connues étaient situées en dehors de l'analyse Kernel à 95%. La taille de la communauté (nombre d'individus construisant des nids) a été divisée par la surface du territoire de la communauté pour obtenir une estimation de la densité dans le domaine vital. Les taux de rencontre de nids de chimpanzés ont été comparés entre les transects traversant les zones centrale et périphérique de la communauté Moto.

Utilisation des habitats par les grands singes obtenue par observation directe et fèces. Des tests du chi carré ont été utilisés pour comparer les fréquences attendues et observées d'observation directe des grands singes et des fèces dans les différentes catégories d'habitats. Les proportions de types d'habitat rencontrés le long des transects ont été utilisées pour calculer les valeurs attendues pour un test du chi carré basé sur l'hypothèse que les fréquences attendues d'utilisation des habitats sont proportionnelles à l'abondance des habitats. L'utilisation observée des habitats (observation directe et fèces) par les chimpanzés et les gorilles a ensuite été testée contre ces valeurs attendues. Les tests du chi carré ont également été utilisés pour comparer les profils d'utilisation des habitats générés par les différentes méthodes de recensement.

Résultats

Recensements de nids par transects. Entre décembre 2001 et juin 2002, 222 km de transects linéaires de recensement de nids ont été effectués dans le Triangle de Goulougo (Zone A=73 km, Zone B₁=54 km, Zone B₂=39 km, Zone C=56 km). Les types d'habitat généraux étaient très similaires dans les différentes zones (Figure 2). La forêt mixte est l'habitat le plus fréquent dans toute la zone d'étude (73,5±5,7% de la distance parcourue). Elle comprend 54,6±7,6% de canopée ouverte et 45,4±7,6% de canopée fermée. Les peuplements monodominants de *Gilbertiodendron* représentent 21,3±4,7%, dont 96,5±0,03% avec une canopée fermée et seulement 3,5±0,03% avec une canopée ouverte. La forêt marécageuse représente 5,2±0,01% des recensements, avec 26,5±23,2% de canopée fermée et 73,5±23,2% de canopée ouverte.

Globalement, les traces de grands singes les plus fréquemment rencontrées étaient les nids et sites de nids, avec 7,01 nids par km et 2,76 sites de nids par km. Les fèces ont été rarement rencontrées sur les transects (0,07 fèces/km), l'observation directe étant deux fois plus fréquente (0,14 observation directe/km). Comme les fèces de chimpanzé se dégradent rapidement, il n'est pas surprenant que 88% des fèces trouvées aient été déposées par des gorilles. Bien que les traces de nourrissage de grands singes soient relativement fréquentes (0,33 trace de nourrissage/km), il était difficile de les attribuer à l'une des deux espèces. Les vocalisations étaient assez rares (0,10 vocalisation/km) et 86% d'entre elles provenaient de chimpanzés.

Un total de 1557 nids de grands singes (53 nids de chimpanzés, 302 nids de gorilles, 1202 nids de grands singes) a été rencontré le long des transects, soit 613 sites de nids (21 sites de nids de chimpanzés, 116 sites de nids de gorilles, 476 sites de nids de grands singes). L'analyse discriminante a attribué 919 de ces nids à des chimpanzés et 273 à des gorilles, les 10 nids restant n'ayant pas de critères permettant de les attribuer à l'une des deux espèces. Au total, 89% des sites de nids étaient construits par une seule espèce. En se basant sur la majorité des nids d'un site, nous avons pu attribuer certains des nids restants à l'une des deux espèces. L'échantillon final était constitué de 375 sites de nids de chimpanzés (972 nids) et 213 sites de nids de gorilles (575 nids).

La taille moyenne des sites de nids pour tous les nids de chimpanzés était de 2,75±1,88 (n=375, amplitude: 1, 12) et de 2,52±1,99 pour les gorilles (n=213, amplitude: 1, 11). La taille moyenne des sites de nids de chimpanzés frais et récents était de 2,29±1,40 (n=49, amplitude: 1, 6) et de 2,74±2,32 pour les gorilles (n=47, amplitude: 1, 10).

Le tableau 1 donne les estimations de densité de chimpanzés et de gorilles à partir des sites de nids dans les différents types d'habitats. Ces recensements par transects ont donné des estimations de densité globales de 1,53 chimpanzés/km² et 2,34 gorilles/km² dans la zone d'étude du Triangle de Goulougo (voir tableau 2). Le tableau 2 compare les estimations de densités de grands singes de

Goulougo générées à partir des 1) sites de nids, 2) sites de nids avec des taux de dégradation obtenus au Gabon, 3) sites de nids frais et récents seulement, 4) sites de nids avec taille de site calculée uniquement à partir des sites frais et récents, 5) sites de nids avec taille de site basée sur l'observation directe de chimpanzés à Goulougo et de gorilles à la baie de Mbeli, 6) comptage des nids individuels, 7) nids avec taux de dégradation obtenus au Gabon, et 8) uniquement nids frais et récents. Les estimations de densités de sites de nids de grands singes du Triangle de Goulougo sont comparées à d'autres sites d'étude des gorilles et des chimpanzés aux tableaux 3 et 4.

Comme on le voit au tableau 1, la densité des sites de nids de chimpanzés est la plus élevée en forêt monodominante à *Gilbertiodendron*, ce qui donne une impression de forte densité de grands singes dans ce type d'habitat. Les gorilles montrent une préférence pour la forêt mixte à canopée ouverte pour la construction de leurs nids. Les analyses de régression multiple indiquent une relation prédictive entre type d'habitat et sites de nids de chimpanzés sur les transects ($R=0,81$, $n=50$). Une relation similaire a été trouvée entre type d'habitat et sites de nids de gorilles ($R=0,76$, $n=50$). Le type d'habitat représente la majorité de la variation dans la fréquence des sites de nids pour les deux espèces ($\text{ANOVA}_{\text{chimp}}=16,46$, $\text{ddl}=49$, $p<0,01$; $\text{ANOVA}_{\text{gor}}=11,77$, $\text{df}=49$, $p<0,01$).

Le coefficient de variation total des estimations de densité de chimpanzés était de 11,78%. En utilisant la formule de Plumptre (2000) pour calculer la résolution, on peut détecter un changement de 32,6% de la population de chimpanzés avec une puissance de 50%, ou de 46,6% avec une puissance de 80%. Le coefficient de variation total des estimations de densité de gorilles était de 12,53%, ce qui permet de détecter un changement de 34,7% de la population de gorilles avec une puissance de 50% ou de 49,6% avec une puissance de 80%.

Abondance des chimpanzés par observation directe. La méthode des MCP et la méthode Kernel 95% a fourni des tailles de territoire de communauté de 19,2 km² et 17,3 km². Les estimations de densité de 2,23 chimpanzés/km² et 2,49 chimpanzés/km² ont été calculées en utilisant les territoires des analyses MCP et Kernel 95% respectivement. Les tailles de territoire de communauté, taille de communauté et estimations de densité pour plusieurs sites d'études des chimpanzés sont présentées au tableau 5. Pour des probabilités de 50% et 75%, l'analyse Kernel a montré que les chimpanzés de la communauté Moto utilisent préférentiellement une zone centrale de 2,80 km² et 6,75 km². Les taux de rencontre de nids de chimpanzés et de types d'habitat le long des transects dans les différentes zones du territoire sont présentés figure 3. Le plus fort taux de rencontre de nids de chimpanzés a été constaté dans la zone centrale du territoire de la communauté Moto, avec moins de nids observés dans d'autres zones du territoire.

Utilisation des habitats par les grands singes d'après l'observation directe et les fèces. Le type d'habitat a été noté pour 258 observations directes de chimpanzés (juin 2000-juin 2001, septembre 2001-

septembre 2002) et pour 184 fèces de chimpanzé trouvées lors de marches de reconnaissance (septembre 2001-2002). Le type d'habitat a été noté pour 193 observations directes de gorilles (février 1999-décembre 1999, juin 2000-juin 2001, septembre 2001-septembre 2002) et 259 fèces de gorille trouvées lors de marches de reconnaissance (septembre 2001-2002). L'utilisation des habitats par les chimpanzés obtenue par observation directe et par les fèces ne diffère pas significativement des valeurs attendues pour chaque type d'habitat pondéré par son abondance dans la zone d'étude (Chi-carré_{Dir Obs}=1,72, df=2, n.s., Chi-carré_{Feces}=11,23, df=3, n.s.). L'utilisation des habitats par les gorilles obtenue par observation directe et par les fèces diffère significativement des valeurs attendues (Chi-carré_{Dir Obs}=14,06, df=3, p<0,01, Chi-carré_{Feces}=47,73, df=2, p<0,01), avec des valeurs en forêt mixte à canopée ouverte plus élevées que celles attendues.

L'utilisation des habitats obtenue par les différentes méthodes est présentée figure 4a pour les chimpanzés et figure 4b pour les gorilles. Les profils d'utilisation des habitats des deux espèces d'après les nids recensés diffèrent de ceux obtenus par l'observation directe et les traces trouvées lors de marches de reconnaissance (Chi-carré_{chimp}=302,5, df=4, p<0,01, Chi-carré_{gor}=96,5, df=4, p<0,01). La grande majorité des nids de chimpanzés ont été trouvés dans des habitats à canopée fermée, ce qui peut refléter une contrainte dictée par le comportement de construction de nids dans les arbres plus que par des préférences pour la recherche de nourriture. L'observation directe des gorilles et leurs fèces le long des itinéraires de reconnaissance montrent qu'ils utilisent plusieurs types d'habitats, alors que les nids rencontrés sur les transects montrent une préférence pour les forêts mixtes à canopée ouverte.

Discussion

Déterminer la distribution des populations de chimpanzés et de gorilles est une priorité immédiate pour les chercheurs et conservationnistes dans le bassin du Congo. On connaît relativement peu de choses sur le comportement et l'écologie de ces espèces sympatriques, mais des recensements récents ont montré que plus de la moitié des chimpanzés et des gorilles de certaines régions ont déjà disparu (Huijbregts *et al.*, 2003; Leroy *et al.*, 2004; Walsh *et al.*, 2003). Une meilleure compréhension de la dynamique des perturbations humaines (telles que destruction des habitats et chasse commerciale pour la viande de brousse) et des épidémies qui déciment ces populations ne pourra être obtenue qu'avec des informations de fond précises provenant de sites dans toute la région. Ces données apporteront également une base quantitative pour allouer des ressources de conservation limitées et établir un travail de suivi à long terme dans les bastions qui permettront la préservation de ces grands singes.

Estimations des densités de grands singes. Bien qu'il n'y ait pas eu de recensement à l'échelle de la République du Congo, les recensements antérieurs suggèrent que ce pays abrite des populations de gorilles et de chimpanzés relativement importantes (Bermejo, 1995, 1999; Blake *et al.*, 1995; Fay et Agnagna, 1992; Poulsen et Clark, 2004; Maisels et Cruikshank, 1996). En utilisant plusieurs techniques

pour calculer la densité de ces espèces sympatriques (voir tableau 2), nous avons toujours trouvé une abondance relativement importante de chimpanzés et de gorilles dans le Triangle de Goualougo. Ces estimations de densités de grands singes serviront de base pour cette zone et de données comparatives pour des habitats similaires de la région.

La densité de chimpanzés dans le Triangle de Goualougo se situe dans la norme par rapport à d'autres sites en République du Congo, mais est relativement élevée par rapport à d'autres sites d'Afrique centrale et occidentale (tableau 3). Les estimations de densités de gorilles à Goualougo sont relativement élevées par rapport à d'autres pays d'Afrique centrale, mais n'atteignent pas les hautes densités autrefois connues dans d'autres parties du Congo (tableau 5). En considérant les habitats potentiels à chimpanzés dans le Parc National de Nouabalé-Ndoki, il est probable qu'au moins 10 000 grands singes vivent dans ces forêts. Avec les chimpanzés et gorilles vivant dans les aires protégées adjacentes (Parc National de Dzanga-Ndoki, Réserve Spéciale de Dzanga-Sangha en République Centrafricaine, Parc National du Lac Lobéké au Cameroun), la région trinationale de la Sangha constitue l'un des plus grands blocs d'habitat continu à grands singes existant encore.

Comparaison des différentes méthodes de recensement. Les estimations de densité par observation directe (tableau 3) donnent généralement des densités plus élevées que les comptages de nids sur transects linéaires (tableau 5), mais peu d'études ont comparé les deux méthodes sur le même site. Marchesi *et al.* (1995) ont trouvé que les estimations de densité obtenues par l'observation d'une communauté de chimpanzés habituée et par des recensements de nids sur des transects en forêt de Tai étaient identiques (1,7 chimpanzés/km²). Au contraire, des estimations de densité par observation directe variant de 2,5 à 5,8 chimpanzés/km² ont été rapportées de Budongo, alors que des recensements approfondis par transects linéaires dans la même zone ont produit des estimations de densité bien plus basses, soit 1,36 chimpanzés/km² (Fawcett, 2000; Plumtre *et al.*, 2003). Nos travaux donnent des résultats relativement semblables entre les comptages de nids sur les transects (1,53 chimpanzés/km²) et l'observation directe d'une seule communauté (2,2 à 2,5 chimpanzés/km²).

Nos résultats montrent que le taux de rencontre de nids de chimpanzés dépend de la zone du territoire de la communauté qui est étudiée. Ni les nids, ni les sites de nids n'étaient distribués aléatoirement dans le territoire de la communauté Moto, et la distribution des sites de nids reflétait les patterns de déplacements de base de cette espèce territoriale. Les recensements de nids dans la zone centrale du territoire de la communauté ont donné un taux de rencontre plus élevé que dans les zones périphériques. Les plus hautes estimations de densité résultant de l'observation directe pourraient refléter un biais d'échantillonnage vers la zone centrale, plus fréquemment utilisée. Au contraire, les transects linéaires répartis systématiquement avec un départ aléatoire pourraient refléter plus précisément la

distribution des grands singes sur un paysage étendu que les marches de reconnaissance effectuées dans le territoire d'un seul groupe ou communauté.

La comparaison de l'utilisation des habitats dans les figures 4a et 4b montre que les méthodes de recensements décrivent différemment les profils d'utilisation des habitats selon les espèces. Pour les chimpanzés, les nids sur les transects révèlent une préférence pour la forêt monodominante à *Gilbertiodendron* et la forêt mixte à canopée fermée. L'observation directe et les traces sur les itinéraires de reconnaissance montrent que la forêt mixte à canopée ouverte est également utilisée par les chimpanzés. Les nids de gorilles sur les transects montrent une préférence écrasante pour la forêt mixte à canopée ouverte. Cette préférence est confirmée par l'observation directe et les traces sur les itinéraires de reconnaissance, mais on a constaté que les gorilles utilisent également d'autres types d'habitats. L'ensemble des données issues de marches de reconnaissance et de transects montre que les chimpanzés et les gorilles utilisent les mêmes types d'habitats à des degrés différents, la plus grande divergence se voyant dans les choix de sites de nuit.

Utilisation des types d'habitats par les grands singes sympatriques. Les grands singes et leurs traces ont été le plus fréquemment rencontrés en forêt mixte, qui représente 74% de la surface de la zone d'étude du Triangle de Goulougo. La densité en chimpanzés estimée en forêt mixte à canopée fermée est plus élevée que celle des gorilles dans cet habitat. Marchesi *et al.* (1995) rapportent une préférence similaire des chimpanzés pour la forêt à canopée fermée à Tai et concluent que la couverture de la canopée joue un rôle important dans le choix des sites de nids des chimpanzés. Les estimations de densité de gorilles à partir de recensements de nids étaient beaucoup plus élevées en forêt mixte à canopée ouverte que dans les autres habitats, ce qui est en accord avec d'autres travaux montrant que cet habitat est favorisé par les gorilles de plaines de l'ouest (Brugière et Sakom, 2000; Fay, 1989; Mehlman et Doran, 2002; Tutin *et al.*, 1995).

Le long des transects, les sites de nids de chimpanzés étaient particulièrement fréquents en forêt monodominante à *Gilbertiodendron*. On rencontre occasionnellement des gorilles ou leurs traces dans cet habitat, mais les sites de nids y sont rares. Les observations directes de chimpanzés se nourrissant dans cet habitat connaissent un pic au cours des événements de fructification de masse, à intervalles de quelques années, et sont relativement rares entre ces événements. D'après les différences avec l'observation directe et les patterns de dégradation des nids, nous suggérons que les sites de nids dans les arbres subsistant longtemps en forêt à *Gilbertiodendron* pourraient conduire à une surestimation des densités de chimpanzés dans cet habitat. Nos observations des patterns de vieillissement des nids ont indiqué que les nids pourraient subsister plus longtemps en forêt monodominante à *Gilbertiodendron* que dans les autres types d'habitats (Onononga *et al.*, in prep.). Les patterns différentiels de dégradation des nids selon les habitats méritent davantage d'investigations car cette question intéresse les travaux de suivi des grands

singes dans d'autres zones d'Afrique centrale possédant de grands blocs de forêt monodominante à *Gilbertiodendron* comme en République Démocratique du Congo, au Cameroun, au Gabon et en République Centrafricaine.

D'après des recensements antérieurs dans le nord du Congo, nous nous attendions à une abondance en nids de gorilles relativement élevée en forêt marécageuse, mais les grands singes de la zone d'étude de Goualougo fréquentent rarement les marécages (Blake, 1995; Fay et Agnagna, 1992; Fay *et al.*, 1990; Poulsen et Clark, 2004). Bien que 5% de la zone d'étude soit constituée de forêts marécageuses, le faible nombre d'observations (directes, nids, fèces) dans ce type d'habitat suggère qu'il est sous-exploité par rapport à son abondance. Trois hypothèses sont généralement citées pour expliquer l'utilisation des marécages par les gorilles: importantes sources de nourriture dans les marécages (Fay *et al.*, 1989), matériaux de construction des nids abondants dans les marécages (Williamson et Usongo, 1995), refuge contre les perturbations humaines (Blake, 1993). Nos résultats ne montrent pas que les gorilles sont attirés par des ressources en nourriture ou en matériaux de construction des nids dans les forêts marécageuses du Triangle de Goualougo, mais qu'ils préfèrent les habitats de terre ferme et plus particulièrement les forêts mixtes à canopée ouverte.

Bien que chimpanzés et gorilles montrent des préférences spécifiques, les deux espèces ont été observées dans tous les habitats, ce qui reflète un certain degré de chevauchement dans leur écologie alimentaire et leurs patterns de déplacement. Comme dans des rapports antérieurs concernant le nord du Congo, nous avons noté un chevauchement significatif du régime alimentaire entre ces deux espèces pour les items végétaux consommés, et les avons observées s'alimentant simultanément dans le même arbre en fruits (Kuroda *et al.*, 1996; Morgan et Sanz, in prep.). Au contraire des données indiquant un évitement mutuel dans d'autres sites, nous avons observé des interactions neutres entre chimpanzés et gorilles lorsqu'ils se croisent en cherchant de la nourriture, ou sur les sites choisis pour la nuit (Basabose et Yamagiwa, 2002). Toutefois, davantage de recherches sont nécessaires pour documenter la séparation de niches entre ces deux espèces sympatriques des forêts de plaine du bassin du Congo.

Conclusions pour le suivi des populations de grands singes. Il est devenu impératif d'avoir des estimations de densité précises pour suivre les populations restantes de grands singes en Afrique centrale. Dans cette étude, nous avons établi des informations de base pour suivre les tendances d'abondance et d'utilisation des habitats pour les grands singes dans le Triangle de Goualougo. Grâce aux coefficients de variations combinés des estimations de densité de chimpanzés de cette étude (11,78%), nous pourrions détecter un changement de la population supérieur à 32,6% avec une puissance de 50% et de 46,6% avec une puissance de 80%. Ce niveau de fluctuation de population représenterait le type de "déclin catastrophique" associé aux épidémies de fièvre Ebola (Huijbregts *et al.*, 2003; Leroy *et al.*, 2004; Walsh *et al.*, 2003). Toutefois, la résolution de ces estimations de densité ne nous permettrait probablement pas

de détecter des changements plus subtils des zones occupées et de la dynamique des groupes sociaux associés à l'exploitation sélective ou à d'autres types de perturbations humaines (Plumptre, 2000; White, 1992; White et Tutin, 2001).

Pour le suivi à long terme, l'exactitude de ces estimations et leur capacité à détecter des changements des populations de grands singes doivent être améliorées. Plumptre (2000) a montré que pour détecter un changement de 10% de la population, le coefficient de variation global de tous les facteurs contribuant à l'estimation de densité doit être inférieur à 2,4% (avec une puissance de 80%) ou à 3,6% (avec une puissance de 50%). Pourtant, le coefficient de variation associé à un seul facteur de conversion (tel que taux de dégradation des nids) dépasse souvent cette limite. Une alternative consiste à répéter les recensements pour détecter les tendances. Lorsque la population est contrôlée à intervalles réguliers, le logiciel TRENDS (Gerrodette, 1987) peut être utilisé pour calculer la puissance de détection des tendances sur les effectifs d'une espèce. Par exemple, si la population est recensée trois (ou quatre) fois, en supposant que le changement de population est linéaire et que le coefficient de variation est inversement proportionnel à l'abondance et égale 11,78%, alors avec un niveau de significativité de 5%, en utilisant un test bilatéral, une diminution de 18% (ou 11%) de la population pourrait être détectée avec une puissance de 50%, et de 26% (ou 16%) avec une puissance de 80%. La capacité à détecter des changements d'effectifs d'une population s'améliore avec le nombre de répétition des recensements.

Grâce à nos résultats, nous proposons plusieurs suggestions spécifiques pour des travaux futurs visant à estimer l'abondance des grands singes et à décrire leur utilisation des habitats. Les transects linéaires de recensements de nids doivent couvrir les territoires de plusieurs groupes sociaux et tous les types d'habitats dans un paysage étendu. Les recensements de chimpanzés doivent couvrir les zones centrale et périphérique du territoire d'une communauté. Les recensements de gorilles et de chimpanzés doivent être stratifiés par types d'habitat. On peut diminuer les erreurs associées et améliorer les capacités de détection des changements en minimisant le nombre de facteurs de conversion et en calculant des facteurs spécifiques au site. L'exactitude et potentiellement la précision des recensements indirects de grands singes peuvent être améliorées 1) en utilisant une analyse discriminante pour attribuer des nids de "grand singe" à l'une ou l'autre espèce, 2) en calculant des taux de dégradation des nids spécifiques au site avec une variance associée pour les recensements de nids sans répétition, 3) en mettant en oeuvre la méthode des nids marqués (voir Plumptre et Reynolds, 1996 pour les détails) lorsque cela est possible pour supprimer totalement le facteur de conversion du taux de dégradation dans le calcul de densité de grands singes et 4) en documentant le taux de création de nids et sa variance dans la région étudiée. Toutefois, nous pensons que des recensements de nids à intervalles réguliers dans la même région sont la meilleure façon de documenter des tendances positives ou négatives des populations de grands singes. Des variables additionnelles adéquates (biotiques ou perturbations humaines) doivent également être

relevées au cours des recensements pour étudier leur influence potentielle sur les densités de grands singes. Enfin, les résultats des recensements de nids doivent être validés avec les résultats provenant d'autres méthodes (telles que l'observation directe) lorsque cela est possible. L'obtention d'estimations de densité exactes et précises sur les populations de gorilles et de chimpanzés en Afrique centrale est la seule façon d'avoir des bases solides pour la conservation et ainsi assurer la survie des futures générations de ces grands singes.

Remerciements

Nous reconnaissons la chance que nous avons de travailler au Parc National de Nouabalé-Ndoki et en particulier dans le Triangle de Goualougo. Ce travail n'aurait pas pu avoir lieu sans le soutien continu du gouvernement de la République du Congo et de la Wildlife Conservation Society-Congo. Remerciements particuliers à J. M. Fay, P. Elkan, S. Elkan, B. Curran, M. Gately, et B. Djoni. Une aide inestimable a été fournie sur le terrain par R. Mokanga, J. P. Koba, G. Djokin, J. Mbio, N. Ewouri, L. Oessembati, et plusieurs autres assistants pisteurs du village de Makao. Nous avons beaucoup apprécié l'aide de E. Stokes, F. Maisels, B. Inogwabini, C. Boesch, P. Lee, et R. Sussman pour améliorer ce manuscrit. Nous remercions Peter Walsh pour de nombreuses discussions provocantes sur la conservation des grands singes et les méthodes de recensement. Le financement a été assuré par l'U. S. Fish et Wildlife Service, la National Geographic Society, le Columbus Zoological Park, et la Wildlife Conservation Society.

References

- Balcomb, S. R., Chapman, C. A., and Wrangham, R. W. (2000). Relationship between chimpanzee (*Pan troglodytes*) density and large, fleshy-fruit tree density: Conservation Implications. American Journal of Primatology, *51*, 197-203.
- Basabose, A. K., and Yamagiwa, J. (2002). Factors affecting nesting site choice in chimpanzees at Tshibati, Kahuzi-Biega National Park: Influence of sympatric gorillas. International Journal of Primatology, *23*, 263-282.
- Bermejo, M. (1995). Programme de conservation, education environnementale et recherche scientifique des gorilles et chimpanzes de Lossi (Nord-Congo). Report to Projet ECOFAC.
- Bermejo, M. (1996). Programme de conservation d'education environnementale et de recherche scientifique des gorilles et chimpanzes de Lossi (Nord-Congo). Report to Projet ECOFAC.
- Bermejo, M. (1999). Status and conservation of primates in Odzala National Park, Republic of Congo. Oryx, *33*, 323-338.
- Blake, S. (1993). A reconnaissance survey in the Likouala Swamp of northern Congo and its implications for conservation. Masters Degree. University of Edinburgh.
- Blake, S. (1995). Loundougou UFA Biological Survey. Report to Wildlife Conservation Society-Congo.
- Blake, S., Rogers, E., Fay, J. M., Ngangoue, M., and Ebeke, G. (1995). Swamp gorillas in northern Congo. African Journal of Ecology, *33*, 285-290.
- Blom, A., Almasi, A., Heitkonig, I. M. A., Kpanou, J.-B., and Prins, H. H. T. (2001). A survey of the apes in the Dzanga-Ndoki National Park, Central African Republic: A comparison between the census and survey methods of estimating the gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) and chimpanzee (*Pan troglodytes*) nest group density. African Journal of Ecology, *39*, 98-105.
- Boesch, C., and Boesch-Achermann, H. (2000). The Chimpanzees of the Tai Forest: Behavioural Ecology and Evolution. Oxford, Oxford University Press.
- Brugiere, D., and Sakom, D. (2001). Population density and nesting behavior of lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in the Ngotto forest, Central African Republic. J. Zool. Lond., *255*, 251-259.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L., and Thomas, L. (2001). Introduction to Distance Sampling. Oxford University Press, London.
- Butynski, T. M. (2001). Africa's Great Apes. In B. B. Beck, T. S. Stoinski, M. Hutchins, T. L. Maple, B. Norton, A. Rowan, E. Stevens and A. Arluke (Eds.), Great Apes and Humans: The Ethics of Coexistence (pp. 3-56). Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Carroll, R. W. (1986). Status of the lowland gorilla and other wildlife in the Dzanga-Sangha region of southwestern Central African Republic. Primate Conservation, *7*, 38-41.
- Carroll, R. W. (1988). Relative density, range extension and conservation potential of lowland gorilla *Gorilla gorilla gorilla* in the Dzanga-Sangha region of southwestern Central African Republic. Mammalia, *52*, 309-323.
- Chapman, C. A., and Wrangham, R. W. (1993). Range use of the forest chimpanzees of Kibale: Implications for the understanding of chimpanzee social organization. American Journal of Primatology, *31*, 263-273.
- Dupain, J., Guislain, P., Nguenang, G. M., De Vleeschouwer, K. and Van Elsacker, L. (2004). High chimpanzee and gorilla densities in a non-protected area on the northern periphery of the Dja Faunal Reserve, Cameroon. Oryx, *38*, 209-216.
- Fawcett, K. (2000). Female relationships and food availability in a forest community of chimpanzees. Ph.D. University of Edinburgh, Edinburgh.
- Fay, J. M. (1989). Partial completion of a census of the western lowland gorilla *Gorilla gorilla gorilla* (Savage and Wyman) in southwestern Central African Republic. Mammalia, *53*, 202-215.
- Fay, J. M. (1997). CARPE Year One Report, Nouabalé-Ndoki, Congo Component. Report to United States Agency for International Development.
- Fay, J. M. and Agnagna, M. (1992). Census of gorillas in northern Republic of Congo. American Journal Primatology, *27*, 275-284.

- Fay, J. M., Agnagna, M., Moore, J., and Oko, R. (1989). Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in the Likouala swamp forests of north central Congo: Preliminary data on populations and ecology. International Journal of Primatology, 10, 477-486.
- Fay, J. M., Agnagna, M., and Moutsambote, J. M. (1990). A survey of the proposed Nouabalé conservation area in northern Congo. Report to Wildlife Conservation Society-Congo.
- Fruth, B. and G. Hohmann (1996). Nest building behavior in the great apes: The great leap forward? Great Ape Societies. Edited by W. C. McGrew, L. F. Marchant and T. Nishida. Cambridge, Cambridge University Press: 225-240.
- Furuichi, T., Inagaki, H., and Angoue-Ovono, S. (1997). Population density of chimpanzees and gorillas in the Petit Loango Reserve, Gabon: Employing a new method to distinguish between nests of the two species. International Journal of Primatology, 18, 1029-1046.
- Gerrodette, T. (1987). A power analysis for detecting trends. Ecology, 68, 1364-1372.
- Goodall, J. (1986). The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior. Harvard University Press Boston.
- Hashimoto, C. (1995). Population census of the chimpanzees in the Kalinzu Forest, Uganda: Comparison between methods with nest counts. Primates, 36, 477-488.
- Herbinger, I., Boesch, C., and Rothe, H. (2001). Territory characteristics among three neighboring chimpanzee communities in the Tai National Park, Côte d'Ivoire. International Journal of Primatology, 22, 143-167.
- Huijbregts, B., de Wachter, P., Obiang, L. S. N., and Akou, M. E. (2003). Ebola and the decline of gorilla *Gorilla gorilla gorilla* and chimpanzee *Pan troglodytes troglodytes* in Minkebe Forest, north-eastern Gabon. Oryx, 37, 437-443.
- Ihobe, H. (1995). The diurnal primate fauna and population densities of Tschego chimpanzees in southwestern Congo. African Study Monographs, 16, 35-44.
- Johns, A. and Skorupa, J. (1987). Response of rainforest primates to habitat disturbance: A review. International Journal of Primatology, 8, 157-191.
- Jones, C., and Sabater Pi, J. (1971). Comparative ecology of *Gorilla gorilla* (Savage and Wyman) and *Pan troglodytes* (Blumenbach) in Rio Muni, West Africa. Bibliotheca Primatologica, 13.
- Kuroda, S., Nishihara, T., Suzuki, S., and Oko, R.A. (1996). Sympatric chimpanzees and gorillas in the Ndoki forest, Northern Congo. In W.C. McGrew, L. F. Marchant, and T. Nishida (Eds.), Great Ape Societies (pp. 71-81). Cambridge: Cambridge University Press.
- Leroy, E. M., P. Rouquet, P. Formenty, S. Souquiere, a. Kilbourne, J. Froment, M. Bermejo, S. Smit, W. Karesh, R. Swanepoel, S. Zaki and P. Rollin (2004). Multiple ebola virus transmission events and rapid decline of central African wildlife. Science, 303, 387-390.
- Maisels, F. G., and Cruikshank, A. J. (1996). Inventaire et recensement des grand mammiferes dans le Reserve do Faune du Conkouati. Report to UICN/Projet Conkouati.
- Marchesi, P., Marchesi, N., Fruth, B., and Boesch, C. (1995). Census and distribution of chimpanzees in Cote D'Ivoire. Primates, 36, 591-607.
- Matthews, A., and Matthews, A. (2004). Survey of gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) and chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) in Southwestern Cameroon. Primates, 45, 15-24.
- Mehlman, P. T., and Doran, D. M. (2002). Influencing western gorilla nest construction at Mondika Research Center. International Journal of Primatology, 23, 1257-128.
- Morgan, B. (2000). Ecology of Mammalian Frugivores in the Reserve de Faune du Petit Loango, Gabon. PhD. University of Cambridge, Cambridge.
- Morgan, D., and Sanz, C. (2003). Naive encounters with chimpanzees in the Goualougo Triangle, Republic of Congo. International Journal of Primatology, 24, 369-381.
- Morgan, D. and Sanz, C. (in prep). Chimpanzee feeding ecology and interspecific foraging interactions in the Goualougo Triangle, Republic of Congo.
- Nishida, T. (1979). The Social Structure of Chimpanzees of the Mahale Mountains. In D. A. Hamburg and E. R. McCown (Eds.), The Great Apes (pp. 73-121). Menlo Park, CA, Benjamin/Cummings.
- Nishihara, T. (1994). Population density and group organization of gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in the Nouabale-Ndoki National Park, Congo. Afurika Kenkyu/African Area Studies, 44, 29-45.

- Oates, J. (1996). African primates: Status survey and conservation action plan (rev. ed.). Gland, Switzerland: International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources.
- Onononga, J. R., Morgan, D. B., Sanz, C. M., and Strindberg, S. (in prep). A comparison of great ape density estimates using the standing crop and marked-nest methods in a central African forest.
- Plumptre, A. J. (2000). Monitoring mammal populations with line transect techniques in African forests. Journal of Applied Ecology, *37*, 356-368.
- Plumptre, A. J., Cox, D., and Mugume, S. (2003). The Status of Chimpanzees in Uganda. New York, Wildlife Conservation Society.
- Plumptre, A. J., and Reynolds, V. (1994). The effect of selective logging on the primate populations in the Budongo Forest Reserve, Uganda. Journal of Applied Ecology, *31*, 631-641.
- Plumptre, A. J., and Reynolds, V. (1996). Censusing chimpanzees in the Budongo Forest, Uganda. International Journal of Primatology, *17*, 85-99.
- Plumptre, A., and Reynolds, V. (1997) Nesting behaviour of chimpanzees: implications for censuses. International Journal of Primatology, *18*, 475-485.
- Poulsen, J. R., and Clark, C. J. (2004). Densities, distributions, and seasonal movements of gorillas and chimpanzees in swamp forest in northern Congo. International Journal of Primatology, *25*, 285-306.
- Pruetz, J. D., Marchant, L. F., Arno, J., and McGrew, W. C. (2002). Survey of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in Southeastern Senegal. American Journal of Primatology, *58*, 35-43.
- Remis, M. J. (2000). Preliminary assessment of the impacts of human activities on gorillas and other wildlife at Dzanga-Sangha Reserve, Central African Republic. Oryx, *34*, 56-65.
- Sanz, C. (2004). Behavioral ecology of chimpanzees in a central african forest: *Pan troglodytes troglodytes* in the Goualougo Triangle, Republic of Congo. PhD. Washington University, Saint Louis.
- Skorupa, J. P. (1988). The effect of selective timber harvesting on rain-forest primates in Kibale Forest, Uganda. PhD. University of California, Davis.
- Stromayer, K. A. K., and Ekobo, A. (1991). Biological surveys of southeastern Cameroon. Report to Wildlife Conservation International.
- Teleki, G. (1989). Population status of wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) and threats to survival. In P. Heltne and L. Marquardt (Eds.), Understanding Chimpanzees. Cambridge, Harvard University.
- Thomas, L., Laake, J.L., Strindberg, S., Marques, F.F.C., Borchers, D.L., Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Hedley, S.L., and Pollard, J.H. (2001). Distance 4.0. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK.
- Tutin, C. (2001). Saving the gorillas (*Gorilla g. gorilla*) and chimpanzees (*Pan t. troglodytes*) of the Congo Basin. Journal of Fertility and Development, *13*, 469-476.
- Tutin, C., and Fernandez, M. (1984). Nationwide census of gorilla and chimpanzee populations in Gabon. American Journal of Primatology, *6*, 313-336.
- Tutin, C. E. G., Parnell, R.J., White, L.J.T., and Fernandez, M. (1995). Nest building by lowland gorillas in the Lopé Reserve, Gabon: Environmental influences and implications for censusing. International Journal of Primatology, *16*, 53-76.
- Usongo, L. (1998). Conservation status of primates in the proposed Lobeke Forest Reserve, south-east Cameroon. Primate Conservation, *18*, 66-68.
- Walsh, P. D., Abernathy, K. A., Bermejo, M., Beyers, R., de Wachter, P., Akou, M. E., Huijbregts, Mambounga, D.K., Toham, A. K., Kilbourn, A. M., Lahm, S. A., Latour, S., Maisels, F., Mbina, C., Mihindou, Y., Obiang, S. N., Effa, E. N., Starkey, M. P., Telfer, P., Thibault, M., Tutin, C. E. G., White, L. J. T., and Wilkie, D. S. (2003). Catastrophic ape decline in western equatorial Africa. Nature, *422*, 611-613.
- Walsh, P. D., Lahm, S. A., White, L. J. T., and Blake, S. (unpublished manuscript). Methods for monitoring African apes: Some cold, hard facts about bias.
- White, F. (1983). The vegetation of Africa. Paris, UNESCO.

- White, L. (1992). The effects of mechanized selective logging on the flora and mammalian fauna of the Lope Reserve, Gabon. Ph.D. University of Edinburgh, Edinburgh.
- White, L., and Tutin, C. E. G. (2001). Why chimpanzees and gorillas respond differently to logging: A cautionary tale from Gabon. In W. Weber, L. J. T. White, A. Vedder and L. Naughton-Treves (Eds.), African Rain Forest Ecology and Conservation: An Interdisciplinary Perspective (pp. 449-462). New Haven, Yale University Press.
- Williamson, L., and Usongo, L. (1995). Survey of elephants, gorillas, and chimpanzees. Reserve de Fauna du Dja, Cameroun Project. Report to ECOFAC, Cameroun.
- Wilson, M. L., Hauser, M. D. and Wrangham, R. W. (2001). Does participation in intergroup conflict depend on numerical assessment, range location, or rank for wild chimpanzees? Animal Behaviour, *61*, 1203-1216.
- Wrangham, R. W., and Smuts, B. (1980). Sex differences in the behavioural ecology of chimpanzees in the Gombe National Park, Tanzania. Journal of Reproduction and Fertility, *28*, 13-31.
- Yamagiwa, J., Mwanza, N., Spangenberg, A., Maruhashi, T., Yumoto, T., Fischer, A., Steinhauer-Burkart, B. and Refisch, J. (1992). Population density and ranging pattern of chimpanzee in Kahuzi-Biega National Park, Zaire: A comparison with a sympatric population of gorillas. African Study Monographs *3*, 217-230.

Notes de bas de page

¹ Terme technique pour la conception et l'analyse des recensements.

²Cette validation réfère à une technique spécifique pour laquelle chaque cas (nid) est classé avec un modèle dérivé de tous les cas de l'échantillon autres que celui concerné.

Légendes des figures

Figure 1. Carte de la République du Congo montrant le Parc National de Nouabalé-Ndoki et les transects linéaires effectués dans la zone d'étude du Triangle de Goualougo.

Figure 2. Proportion des différents types d'habitat dans chaque zone et dans l'ensemble de la zone d'étude.

Figure 3. Composition des habitats dans la zone centrale, la zone périphérique et le territoire de la communauté de chimpanzés de Moto comparée aux taux de rencontre de sites de nids et de nids de chimpanzé.

Figures 4a et 4b. Utilisation des habitats par les chimpanzés et les gorilles obtenue par observation directe au cours des marches de reconnaissance, par les fèces au cours des marches de reconnaissance et par les nids sur les transects.

Fig. 1.

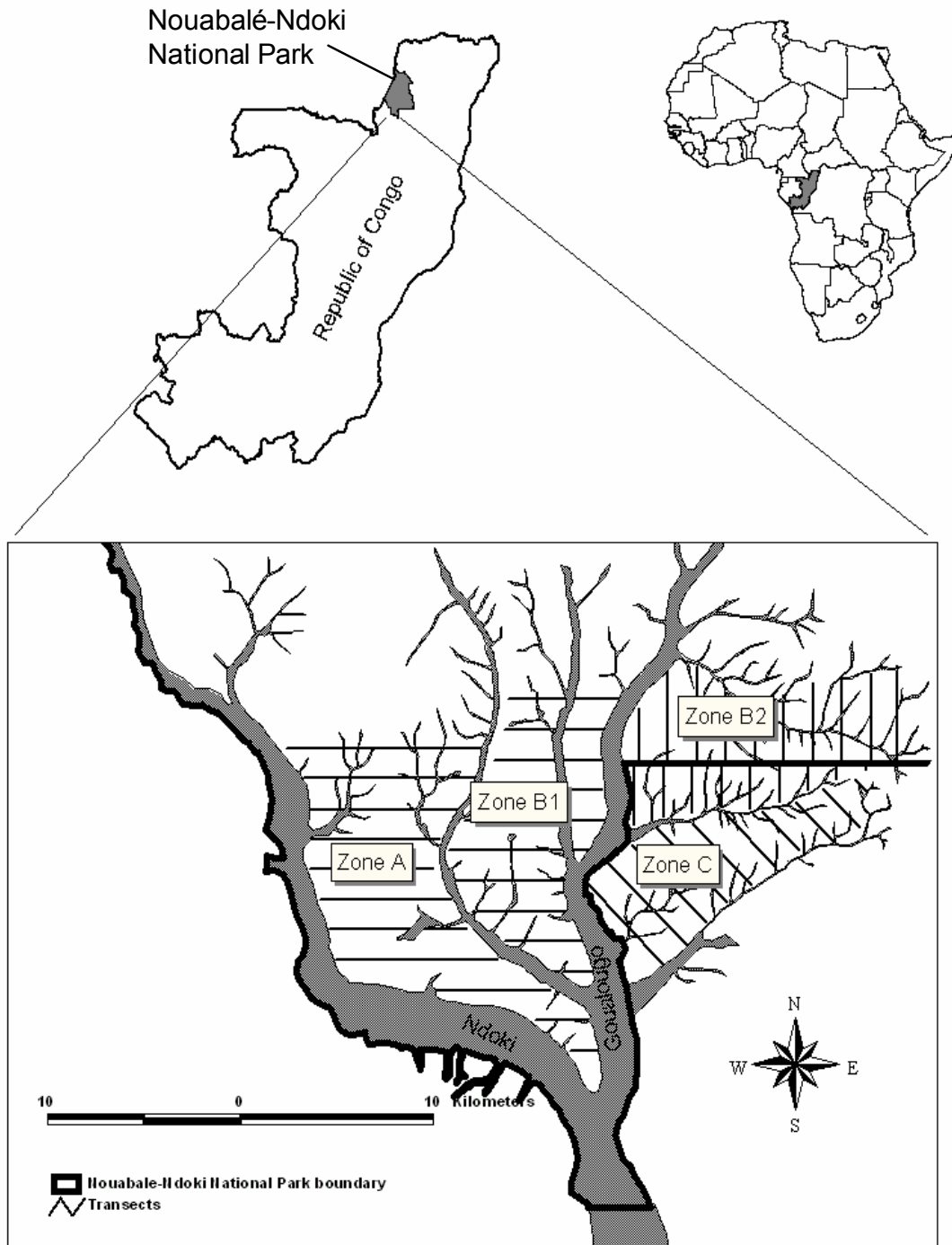


Fig. 2.

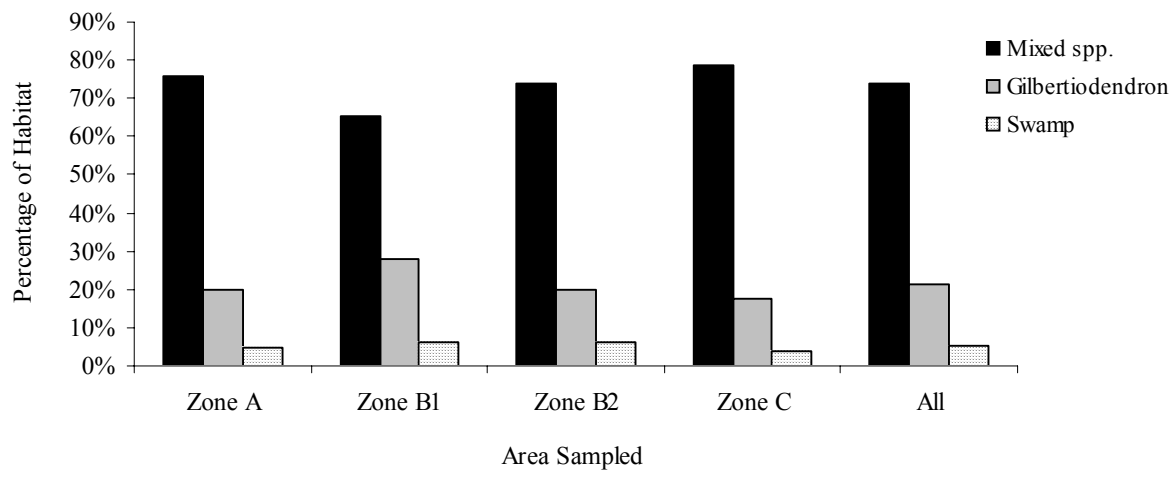


Fig. 3.

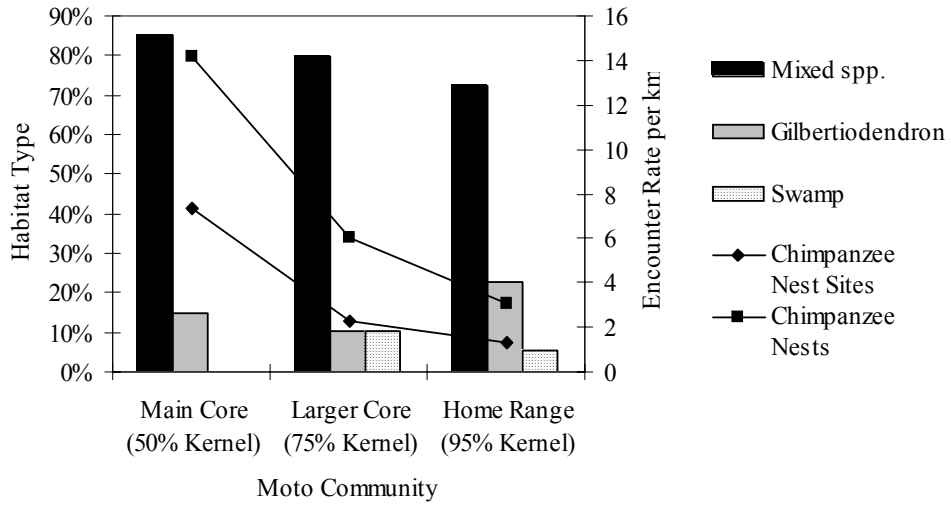


Fig. 4a.

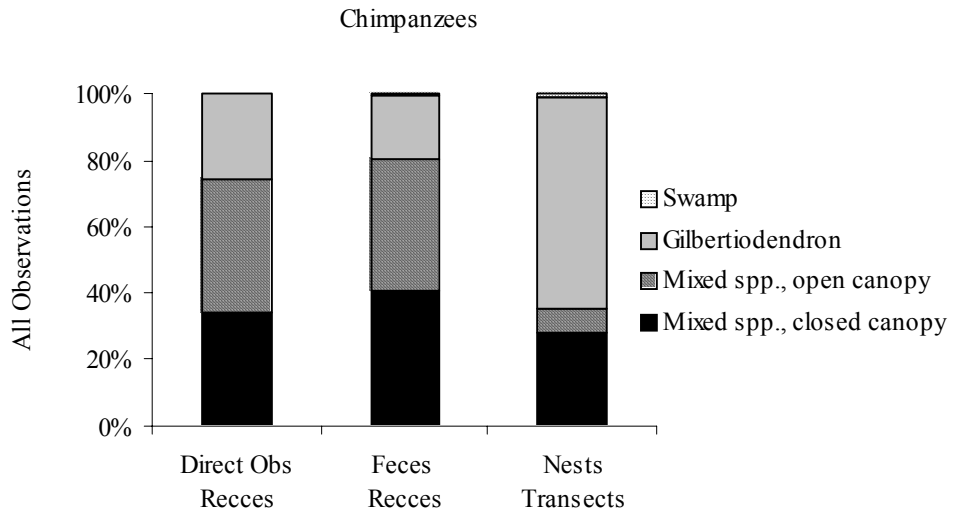


Fig. 4b.

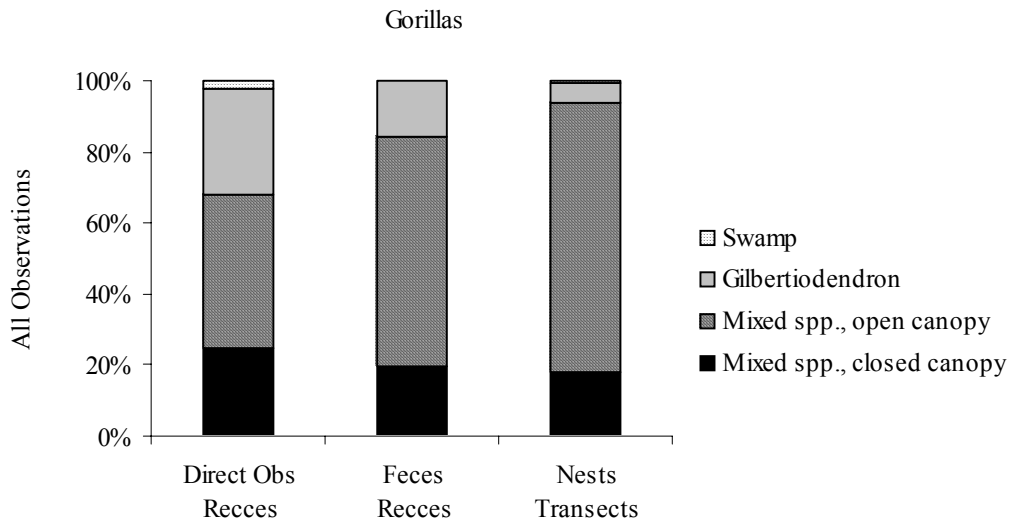


Tableau 1. Estimations de densités de grands singes à partir des sites de nids dans les différents types d'habitats.

Habitat (distance surveyed)	Nest Sites	Density (indiv/km²)	95% CI^a (indiv/km²)	% CV^b
Mixed species, open canopy (92 km)				
Chimpanzee ^{cde}	35	0.33	0.22-0.50	20.64
Gorilla ^{dfg}	149	4.58	3.56-5.89	12.80
Mixed species, closed canopy (72 km)				
Chimpanzee ^{cde}	120	1.42	1.07-1.87	13.44
Gorilla ^{dfg}	28	1.07	0.72-1.58	19.87
<i>Gilbertiodendron</i> Forest (47 km)				
Chimpanzee ^{cde}	208	3.82	3.05-4.78	11.30
Gorilla ^{dfg}	6	0.36	0.19-0.68	32.93
Swamp Forest (11 km)				
Chimpanzee ^h	5	NA	NA	NA
Gorilla ^h	2	NA	NA	NA

^aConfidence Interval; ^bCoefficient of Variation; ^cNest creation rate of 1.09 (SE=0.05); ^dNest decay rate of 90.0 days (SE=2.85) from this site; ^eAverage nest site size for chimpanzees 2.49 (SE: 0.09); ^fNest creation rate of 1.0 (SE=0); ^gAverage nest site size for gorillas was 2.59 (SE=0.15); ^hInsufficient sample size to estimate density (Buckland *et al.*, 2001).

Tableau 2. Comparaison des estimations de densités de grands singes générées par différents types d'analyse des comptages de nids.

Density Estimate Analysis	Sample Size*	Density (indiv/km ²)	95% CI ^a (indiv/km ²)	% CV ^b
<u>Nest Sites</u>				
Density estimate calculated from chimpanzee and gorilla nest sites. Average nest site size is based on nest sites of all ages.				
Chimpanzee ^{cde}	372	1.53	1.21-1.93	11.78
Gorilla ^{dfg}	185	2.34	1.83-2.99	12.53
<u>Nest Sites with Decay Rates from Gabon</u>				
Density estimates were generated using published chimpanzee and gorilla decay rates from Gabon.				
Chimpanzee ^{ceh}	372	1.21	0.97-1.52	11.34
Gorilla ^{fgh}	185	2.70	2.13-3.43	12.12
<u>Fresh and Recent Nest Sites</u>				
Sample sizes of fresh and recent nest sites were not sufficient to calculate chimpanzee and gorilla densities separately.				
All Great Apes ^{cij}	97	5.16	3.37-7.91	21.87
<u>Nest Sites with Fresh/Recent Site Size</u>				
Nest site size was calculated for chimpanzees and gorillas from only the fresh and recent nest sites. These values were used as multipliers, rather than the average size of nest sites of all ages.				
Chimpanzee ^{cdk}	372	1.41	1.06-1.86	14.18
Gorilla ^{dfl}	185	2.47	1.78-3.43	16.69
<u>Nest Site Size from Direct Observations</u>				
Average chimpanzee party sizes from this site and weighted gorilla group sizes from visitation at Mbeli Bai (17 km from Goulougo) were used as multipliers, rather than the average size of nest sites.				
Chimpanzee ^{cdm}	372	1.72	1.36-2.17	11.73
Chimpanzee ^{cdn}	372	2.09	1.67-2.62	11.42
Gorilla ^{dfo}	185	4.26	3.42-5.32	11.17
<u>Nests</u>				
Density estimates were generated from individual nests, rather than sites.				
Chimpanzee ^{cd}	941	1.30	1.05-1.60	10.42
Gorilla ^{fd}	559	1.96	1.56-2.46	11.36
<u>Nests with Decay Rates from Gabon</u>				
Density estimates were generated using published chimpanzee and gorilla decay rates from Gabon.				
Chimpanzee ^{ch}	941	1.03	0.84-1.25	9.92
Gorilla ^{fh}	559	2.26	1.82-2.81	10.91
<u>Fresh and Recent Nests</u>				
Only fresh and recent individual nests were used to calculate this density estimate.				
Chimpanzee ^{ci}	102	0.96	0.62-1.48	22.04
Gorilla ^{fi}	116	3.10	2.19-4.40	17.65

*sample sizes after truncation; ^aConfidence Interval; ^bCoefficient of Variation; ^cNest creation rate of 1.09 (SE=0.05); ^dNest decay rate of 90.0 days (SE=2.85) from this site; ^eAverage size of chimpanzee nest sites of all ages was 2.49 (SE: 0.09); ^fNest creation rate of 1.0 (SE=0); ^gAverage size of gorillas nest sites of all ages was 2.59 (SE=0.15); ^hDecay rate of 113.6 days for chimpanzees and 78 days for gorillas (Tutin and Fernandez, 1984; Tutin *et al.*, 1995); ⁱDecay rate replaced with time period multiplier during which this sample of nests was created (based on age of new and recent nests, this was estimated to be approximately 15 days); ^jAverage size for fresh and recent ape sites was 2.82 (SE: 0.21); ^kNest site size from only fresh and recent chimpanzee sites (2.29, SE=0.20); ^lNest site size from only fresh and recent gorilla sites (2.74, SE=0.34); ^mAverage size of initial parties (2.8 chimpanzees, SE=0.10) substituted for nest site size multiplier; ⁿAverage party size from scan observations (3.4 chimpanzees, SE=0.08) substituted for nest site size multiplier; ^oParnell (2002) reported that 14 groups (average weaned group size of 6.6) and 7 solitaries visited Mbeli Bai. Including solitaries in the nest building population, yields an approximated average group size of 4.73.

Tableau 3. Estimations de densités des chimpanzés à partir des recensements de nids (intervalles de confiance à 95% ou amplitude donnés entre parenthèses lorsque disponibles)

Study Site	Density (indiv/km ²)	Survey (km)	Description	Primary/ Secondary	Source
<i>P. t. verus</i>					
Ivory Coast					
Tai (Nipla.)	1.06	9	Evergreen Forest	P	Marchesi <i>et al.</i> , 1995
Tai (Audr.)	1.72	15	Evergreen Forest	P	Marchesi <i>et al.</i> , 1995
Nationwide	1.64	--	All Habitats	P	Marchesi <i>et al.</i> , 1995
Nationwide	0.40	--	All Habitats	S	Marchesi <i>et al.</i> , 1995
Senegal					
Assirik (Niokolo Koba)	0.13	84	Savanna	P	Pruetz <i>et al.</i> , 2002
<i>P. t. troglodytes</i>					
Cameroon					
Dja	0.79 (0.60-1.04)	95	Semi-deciduous forest	P	Williamson and Usongo, 1995
Ntonga	1.09	58	Semi-deciduous forest	P, S	Dupain <i>et al.</i> , 2004
Lac Lobeke	0.15	157	Semi-deciduous forest	P	Stromayer and Ekobo, 1991
Mongokole	0.12	50	Semi-deciduous forest	P	Stromayer and Ekobo, 1991
Boumba Bek	0.34	100	Semi-deciduous forest	P	Stromayer and Ekobo, 1991
Campo	0.63-0.78	404	Semi-deciduous forest	P, S	Matthews and Matthews, 2004
Ma'an	0.80-0.10	262	Semi-deciduous forest	P, S	Matthews and Matthews, 2004
Central African Republic					
Dzangha-Sangha	0.16	100	Semi-deciduous forest	P, S	Blom <i>et al.</i> , 2001
Equatorial Guinea					
Rio Muni	0.31-1.53	--	--		Jones and Sabater Pi, 1971
Gabon					
Nationwide	0.32 (0.03-0.49)	783	Semi-evergreen forest	P, S	Tutin and Fernandez, 1984
Nationwide	0.59	--	Semi-evergreen forest	P	Tutin and Fernandez, 1984
Nationwide	0.14, 0.35	--	Semi-evergreen forest	S	Tutin and Fernandez, 1984
Lopé Reserve	0.2-1.1	700*	Semi-evergreen forest	P, S	White, 1992
Petit Loango	0.97	98	Coastal, Interior	P	Furuichi <i>et al.</i> , 1997

	Petit Loango	0.52	98	Coastal, Interior	S	Furuichi <i>et al.</i> , 1997
	Petit Loango	0.38	218	Coastal, Interior	P	Morgan, 2000
Republic of Congo						
	Conkouati	1.09 (0, 2.58)	19	Semi-deciduous forest	P, S	Maisels and Cruickshank, 1996
	Conkouati	2.27 (1.76, 2.78)	30	Sublittoral	P, S	Maisels and Cruickshank, 1996
	Goualougo	1.53 (1.21, 1.93)	222	Semi-deciduous forest	P	This study
	Lac Tele	0.70 (0.4, 1.3)	234	All habitats	P	Poulsen and Clark, 2004
	Southwest Congo	0.27*	265	Semi-deciduous forest	P, S	Ihobe, 1995
<hr/>						
<i>P. t. schweinfurthii</i>						
Uganda						
	Budongo	1.36	514	Moist semi-deciduous	P, S	Plumptre <i>et al.</i> , 2003
	Kalinzu	1.55	311	Moist evergreen forest	P, S	Plumptre <i>et al.</i> , 2003
	Kalinzu	1.45, 1.50	500*	Moist evergreen forest	P, S	Furuichi <i>et al.</i> , 2001
	Kalinzu	2.0-4.7	20	Moist evergreen forest	P, S	Hashimoto, 1995
	Kibale	1.78-4.81	475*	Moist evergreen forest	P	Balcomb <i>et al.</i> , 2000
	Kibale	0.82-1.82	475*	Moist evergreen forest	S	Balcomb <i>et al.</i> , 2000
	Kibale	2.32	564	Moist semi-deciduous	P, S	Plumptre <i>et al.</i> , 2003
	Kibale (K-30)	1.89 (1.04-4.21)	108	Moist semi-deciduous	P	Skorupa, 1988
	Kibale (K-15)	0.65 (0.35-0.98)	104	Moist semi-deciduous	S	Skorupa, 1988
Democratic Republic of Congo						
	Ituri	0.8	268*	Moist semi-evergreen forest	P, S	Thomas, 1991
	Kahuzi-Biega	0.13	--	Montane forest		Yamagiwa <i>et al.</i> , 1992

*Smaller subset of transects were surveyed several times

Tableau 4. Estimations de densités de gorilles de plaines de l'ouest à partir de recensements de nids (intervalles de confiance à 95% ou amplitude donnés entre parenthèses lorsque disponibles).

Study Site	Density (indiv/km ²)	Survey (km)	Description	Primary/ Secondary	Source
Cameroon					
Dja	1.71 (1.02-2.86)	95	Semi-deciduous forest	P	Williamson and Usongo, 1995
Ntonga	3.87	58	Semi-deciduous forest	P, S	Dupain <i>et al.</i> , 2004
Lac Lobeke	2.5	157	Semi-deciduous forest	P	Stromayer and Ekobo, 1991
Mongokole	1.2	50	Semi-deciduous forest	P	Stromayer and Ekobo, 1991
Boumba Bek	1.6	100	Semi-deciduous forest	P	Stromayer and Ekobo, 1991
Campo	0.2	404	Semi-deciduous forest	P, S	Matthews and Matthews, 2004
Central African Republic					
Dzangha-Sangha	1.52 (0.93-2.50)	81	Semi-deciduous forest	P, S	Remis, 2000
Dzanga-Ndoki	1.6 (1.1, 2.3)	100	Semi-deciduous forest	P, S	Blom <i>et al.</i> , 2001
Dzangha-Sangha	0.89-1.45	783	Semi-deciduous forest	P, S	Carroll, 1986
Ngotto	0.34-0.40	94	Semi-deciduous forest	P	Brugiere and Sakom, 2001
Gabon					
Nationwide	0.18 (0.01-0.44)	783	Semi-evergreen forest	P, S	Tutin and Fernandez, 1984
Nationwide	0.23	--	Semi-evergreen forest	P	Tutin and Fernandez, 1984
Nationwide	0.19,0.35	--	Semi-evergreen forest	S	Tutin and Fernandez, 1984
Lopé Reserve	0.3-1.0	700*	Semi-evergreen forest	P, S	White, 1992
Petit Loango	0.03	98	Coastal, Interior	P	Furuichi <i>et al.</i> , 1997
Petit Loango	0.59	98	Coastal, Interior	S	Furuichi <i>et al.</i> , 1997
Petit Loango	0.08	218	Coastal, Interior	P	Morgan, 2000
Republic of Congo					
Conkouati	3.90(2.41, 5.39)	19	Semi-deciduous forest	P, S	Maisels and Cruikshank, 1996
Conkouati	1.62 (1.08, 2.16)	30	Sublittoral	P, S	Maisels and Cruikshank, 1996
Goualougo	2.34 (1.83, 2.99)	222	All habitats	P	This study
Lac Tele	2.91 (1.6, 5.6)	234	All habitats	P	Poulsen and Clark, 2004
Lake Mboukou	1.2	63	All habitats	P	Fay and Agnagna, 1992
Motaba	0.1	142	All habitats	P	Fay and Agnagna, 1992
Ndoki	0.2	101	All habitats	P	Fay and Agnagna, 1992

Mbomo	0.6	96	All habitats	P	Fay and Agnagna, 1992
Lake Mboukou	1.14	63	All habitats	P	Fay <i>et al.</i> , 1989
Ndoki	1.9-2.6*	--	Semi-deciduous forest		Nishihara, 1994
Odzala (Lossi)	1.04-10.3	68	Semi-deciduous forest	P	Bermejo, 1996

*Smaller subset of transects were surveyed several times

Tableau 5. Estimations de densité calculées à partir de l'observation directe de la taille des communautés

Study Site	Method	Range Km ²	Community Size		Density chimpanzees/km ²	Source
			all indiv.	no inf		
Budongo	MCP	9.7	56	45	4.6	Fawcett, 2000
	Fixed Kernel	9.2	56	45	4.9	Fawcett, 2000
	Adaptive Kernel	18.2	56	45	2.5	Fawcett, 2000
	Cluster (Centroid)	7.7	56	45	5.8	Fawcett, 2000
Gombe	500 x 500m Grid	13		23	1.77*	Wrangham and Smuts, 1980
Goulougo	MCP	19.2	54	43	2.23	This study, Moto community 2002
	Fixed Kernel 95%	17.3	54	43	2.49	This study, Moto community 2002
Kibale	MCP	14.9	41	30	2.01	Chapman and Wrangham, 1993
	200x200 Grid	8.5	41	30	3.53	Chapman and Wrangham, 1993
	200x200 Grid	7.8	41	30	3.85	Chapman and Wrangham, 1993
	MCP	15.8	~50	34	2.15	Wilson <i>et al.</i> , 2001
	MCP	37.8	~50	34	0.90	Wilson <i>et al.</i> , 2001
Mahale	400x400 Grid	19.4			3.92	Nishida, 1979
Tai	MCP (1982)	18.1	74	56	3.1	Boesch and Boesch-Achermann, 2000
	Unknown (1988)	26.0	79	44	1.7	Marchesi <i>et al.</i> , 1995
	MCP (1989)	23.7	66	51	2.2	Boesch and Boesch-Achermann, 2000
	MCP (1995)	15.5	29	19	1.2	Boesch and Boesch-Achermann, 2000
	MCP ^a	10.5	35	32	3.0	Herbinger <i>et al.</i> , 2001
	MCP ^b	9.0	11	7	0.8	Herbinger <i>et al.</i> , 2001
	MCP ^c	13.5	63	36	2.7	Herbinger <i>et al.</i> , 2001

*Calculated for this study

^aNorthern community, ^bMiddle community, ^cSouthern community