



Revue de primatologie

5 (2013)

Varia

David Beaune, François Bretagnolle, Loïc Bollache, Chloé Bourson,
Gottfried Hohmann et Barbara Fruth

Les services écologiques des bonobos (*Pan paniscus*)

Avertissement

Le contenu de ce site relève de la législation française sur la propriété intellectuelle et est la propriété exclusive de l'éditeur.

Les œuvres figurant sur ce site peuvent être consultées et reproduites sur un support papier ou numérique sous réserve qu'elles soient strictement réservées à un usage soit personnel, soit scientifique ou pédagogique excluant toute exploitation commerciale. La reproduction devra obligatoirement mentionner l'éditeur, le nom de la revue, l'auteur et la référence du document.

Toute autre reproduction est interdite sauf accord préalable de l'éditeur, en dehors des cas prévus par la législation en vigueur en France.

revues.org

Revues.org est un portail de revues en sciences humaines et sociales développé par le Cléo, Centre pour l'édition électronique ouverte (CNRS, EHESS, UP, UAPV).

Référence électronique

David Beaune, François Bretagnolle, Loïc Bollache, Chloé Bourson, Gottfried Hohmann et Barbara Fruth, « Les services écologiques des bonobos (*Pan paniscus*) », *Revue de primatologie* [En ligne], 5 | 2013, document 59, mis en ligne le 31 mars 2014, Consulté le 14 avril 2014. URL : <http://primatologie.revues.org/1641> ; DOI : 10.4000/primatologie.1641

Éditeur : Société francophone de primatologie

<http://primatologie.revues.org>

<http://www.revues.org>

Document accessible en ligne sur :

<http://primatologie.revues.org/1641>

Document généré automatiquement le 14 avril 2014.

© SFDP

David Beaune, François Bretagnolle, Loïc Bollache, Chloé Bourson,
Gottfried Hohmann et Barbara Fruth

Les services écologiques des bonobos (*Pan paniscus*)

Historique

Soumis 9 septembre 2013. Accepté 30 septembre 2013

1 Introduction

- 1 En 2013, la Société Francophone de Primatologie s'est réunie au pays des bonobos à Kinshasa. De nombreuses avancées ont été faites en 'bonobologie'. Mais jusqu'à récemment très peu concernant leur rôle écologique dans l'écosystème (Beaune, 2013). Ce papier présente la version française des résultats publiés dans le 'Journal of tropical ecology' en partie grâce à la société francophone de primatologie (Beaune *et al.*, 2013e).
- 2 Dans les forêts tropicales, les espèces frugivores sont intégrées dans un réseau écologique complexe d'interactions plante-animal. Ceci influençant fortement la composition, la diversité et la structure des communautés d'espèce végétale. De 70 % à plus de 90 % des espèces de plantes à fruits dépendent des animaux pour la dispersion de graine (Beaune *et al.* 2013a ; Gautier-Hion *et al.*, 1985 ; Janson, 1983 ; Jordano, 2000 ; Muller-Landau 2007 ; Wright *et al.*, 2007). Plusieurs espèces de frugivore interagissent avec une espèce fruitière, mais les disperseurs diffèrent dans leur efficacité de dispersion, c.-à-d. 'le nombre de nouveaux adultes produits par les activités de dispersion d'un disperseur' (Schupp, 1993). L'efficacité de dispersion de graine (SDE en anglais) est affectée par le nombre de graines dispersées (quantité) et la qualité de la dispersion, c.-à-d. la probabilité qu'une graine dispersée produise un nouvel adulte (Schupp *et al.*, 2010). La qualité de la dispersion est fortement influencée par le traitement de la graine pendant le processus d'acquisition/digestion et par la qualité du dépôt de graine comprenant la distance de dispersion. Beaucoup de caractéristiques du frugivore telles que son comportement et sa physiologie alimentaire, son régime, et son mouvement spatial, peuvent influencer la SDE (Schupp *et al.*, 2010). Parmi les frugivores, les mammifères de large taille sont considérés comme des disperseurs principaux de graine en raison de leur diversité de régime (dizaine à centaines d'espèces), les grandes quantités de graines dispersées, et en raison de leurs capacités d'alimentation sur de grands fruits ou de grandes graines (Vidal *et al.*, 2013). C'est le cas en particulier, des plantes produisant de larges graines qui dépendent des vertébrés de grande taille pour leur dispersion et régénération (Poulsen *et al.*, 2001 ; Vanthomme *et al.*, 2010 ; Vidal *et al.*, 2013 ; Wright *et al.*, 2007). Les mammifères de grande taille sont également impliqués dans la dispersion longue distance (LDD en anglais) qui influencent la survie et la structure génétique des populations de plantes avec un effet ultime sur la structure forestière (Bohrer *et al.*, 2005). Cependant, les animaux sont chassés et extraits des forêts tropicales africaines à un taux environ six fois supérieur à un taux durable de prélèvements (Fa *et al.*, 2005). Cette crise de la viande de brousse produit une myriade d'effets cascade sur le réseau mutualistique plante-disperseur qui *in fine* affectera les écosystèmes d'Afrique centrale (Brodie *et al.*, 2009 ; Fa *et al.*, 2005 ; Milner-Gulland *et al.*, 2003 ; Muller-Landau 2007). Le massacre de la communauté de vertébrés (aussi appelé syndrome des forêts vides ou encore syndrome de défaunation) génère des modifications de la dynamique spatio-temporelle de la pluie de graine, de sa diversité et modifie la régénération des populations de plantes (Howe et Miriti, 2004 ; Redford, 1992 ; Wright *et al.*, 2007). Les espèces de grands singes des forêts africaines (chimpanzé, bonobo et gorille) sont considérées comme principaux disperseurs de graines de plantes à fruits, mais on connaît assez peu leur efficacité de dispersion de graine (SDE, quantitativement et qualitativement) (Chapman et Onderdonk, 1998 ; Effiom *et al.*, 2013 ; Gross-Kamp et Kaplin, 2011 ; Voysey *et al.*, 1999, Wrangham *et al.*, 1994). Cependant, cette information est importante afin d'évaluer si le service de dispersion fourni par

ces primates pourrait être compensé, au moins partiellement, par d'autres espèces de frugivore (Effiom *et al.*, 2013).

- 3 Dans l'étude présentée (Beaune *et al.*, 2013e), nous avons étudié la consommation de fruits d'une communauté de bonobos afin d'évaluer leur SDE. Premièrement, nous avons estimé la courbe/grain de dispersion (la fonction qui décrit la probabilité de dispersion en distances à la source, Nathan et Muller-Landau, 2000). En second lieu, nous avons évalué l'importance écologique des bonobos dans l'écosystème en étudiant la diversité de la communauté végétale et son abondance. Troisièmement, nous avons comparé la pluie de graine résultant de la dispersion par des bonobos à celle produite par d'autres disperseurs de graine en passant en revue la littérature. Nous présumons que plusieurs espèces de plante sont adaptées à l'endozoochorie via l'intestin des bonobos et que ces graines passées germent mieux que les graines non dispersées par les bonobos.

2 Matériel et méthodes

2.1 Site et espèce d'étude

- 4 Nous connaissons moins de choses sur les bonobos (*Pan paniscus* Schwarz, 1929), le dernier grand singe découvert et décrit (famille Hominidae). Il est endémique de la République Démocratique du Congo (RDC) et vit sur la rive sud du fleuve Congo. Plus de 50 % du régime du bonobo est composé de fruits, caractérisant le bonobo comme important frugivore, mais peu est connu au sujet de son rôle dans la dispersion de graine (Beaune, 2012 ; Idani, 1986 ; Tsuji *et al.*, 2010). Le rôle écologique de ce primate est particulièrement important dû à son statut critique de conservation (Hart *et al.*, 2008). Les évaluations de population de cette espèce menacée fluctuent actuellement entre 15 000 et 20 000 animaux (Fruth *et al.*, 2013).

Figure 1



Le site de recherche LuiKotale, RDC. (photo LKBP / David Beaune).
The field station of LuiKotale, DRC. (photo LKBP / David Beaune).

- 5 Les travaux de terrain ont eu lieu entre septembre 2009 et juin 2011 au site de recherche LuiKotale (LK, Figure 1) ($2^{\circ}47'S-20^{\circ}21'E$), situé à la frange du sud-ouest du parc national de la Salonga, République démocratique du Congo (RDC) (Hohmann et Fruth, 2003). L'emplacement d'étude se compose de > 100 km² de forêt tropicale humide primaire (pour plus de détails voir Beaune *et al.*, 2013a, b, c ; Fruth, 2011). L'étude des membres de la communauté Bompusa est continue depuis 2002. La communauté consiste en 33-35 individus matures vivant sur un territoire de 40 km². Ils sont entièrement habitués à l'observation humaine depuis 2007. Les bonobos sont individuellement connus par des traits physiques tels que les malformations, la morphologie, la structure et la coloration des membres, des parties

génitales et du visage. Le groupe d'étude est libre ; toutes les méthodes d'observation sont non invasives (Figure 2). Les chercheurs n'ont pas contraint, ne sont pas entrés en contact ou n'ont pas agi avec leurs sujets d'étude. La protection des animaux est la priorité, prévalant sur les intérêts scientifiques. Les méthodes de recherches employées sont conformes aux conditions et directives de l'Institut Congolais pour la Conservation de la Nature, et adhèrent aux conditions légales du pays d'accueil, la République démocratique du Congo.

Figure 2



Une communauté habituée de bonobo avec individus identifiables: Les bonobos de la communauté de Bompusa sont indifférent à l'observateur humain, permettant ainsi les observations comportementales (gauche : Zed qui s'endort en confiance devant moi ; droite : Ida mangeant des pousses d'*Haumania*) (LuiKotale, RDC ; photos LKBP / David Beaune). *Habituated bonobo community with recognizable individuals: Bonobos of the Bompusa community are indifferent of researchers which allows behavioural data record (left: Zed falling asleep in front of me; right: Ida eating Haumania stem) (LuiKotale, DRC; photos LKBP / David Beaune).*

2.2 Comportement alimentaire des Bonobos

- 6 De septembre 2009 à juin 2011, les données comportementales des bonobos ont été enregistrées pendant plus de 22 mois, correspondant à 1879 heures d'observations pendant 315 jours. Les bonobos vivent dans une société de fission-fusion dans laquelle, dépendamment des saisons et de la période journalière, la communauté se fractionne en plusieurs sous-groupes composés de mères, de leur(s) enfant(s) (incluant souvent aussi les mâles adultes) et leurs alliées. Les sous-groupes sont largement cohésifs (la plupart des animaux conduisant les mêmes activités en même temps), nous avons considéré comme étant l'activité de groupe celui de la majorité (> 50% des bonobos) des animaux observés durant les activités d'alimentation (c.-à-d. focale continue de sous-groupe ; Altmann, 1974 ; Beaune *et al.*, 2013c). Le suivi continu s'arrête lorsque le groupe est hors de vue ou si le contact a été perdu. Afin d'enregistrer la part relative des sessions d'alimentation (commençant par le premier mouvement de main à bouche, s'arrêtant avec un autre comportement) dans des activités quotidiennes ; et parmi les sessions d'alimentation (la part relative concernant les interactions avec des plantes) les interactions sont catégorisées (c.-à-d. granivorie, herbivorie, frugivorie avec effet positif ou neutre de dispersion de graine). La durée de la session d'alimentation, de traitement de la plante consommée et de sa graine (craché, croqué, ingéré) a été enregistrée. Les nourritures ont été classifiées en cinq catégories : (1) fruits (le fruit entier ingéré avec ses graines ou la pulpe sans ses graines) (2) feuilles/tiges/écorce/sève (3) graines (4) animales et (5) autre nourriture (miel, champignons, sol).

2.3 Distance de dispersion

- 7 Les distances réelles de dispersion par les bonobos ont été calculées par des observations directes. Autant que possible, les bonobos ont été suivis quotidiennement du nid au nid suivant (approx. 5 h 30-17h30). Les itinéraires quotidiens des sous-groupes ont été géoréférencés avec GPS (Garmin® 60CSX, un point toutes les 5 minutes). Toutes les fois qu'un individu a avalé le fruit d'une espèce non mangée dans les précédentes 36 heures, sa graine a été considérée comme graine marqueur et l'individu a été surveillé sans interruption (pas la nuit) jusqu'à ce que les graines de l'espèce nouvellement ingérée aient été trouvées dans ses fèces. La distance linéaire de dispersion a été calculée avec des positions GPS de l'arbre parent au site géoréférencé du dépôt de graine. Quand plusieurs bonobos du groupe avaient ingéré de nouvelles graines marqueur, seulement un individu aléatoire a été inclus dans le modèle de dispersion pour éviter des biais dans le calcul de distance, alors que tous étaient inclus dans le calcul du temps transit. Le nuage et la courbe de dispersion ont été évalués grâce à un modèle mécanistique basé sur les mouvements empiriques des bonobos et au temps de transit des graines estimé à 24 h pour des bonobos *in naturae* (Beaune *et al.*, 2013c ; Nathan et Muller-Landau, 2000). Cette courbe est fréquemment employée comme descripteur quantitatif de dispersion de graine, car elle combine l'information des mouvements (distances, positions) et le temps de passage dans l'intestin des vecteurs animaux.

2.4 Plantes ingérées

- 8 Les plantes ingérées par des bonobos ont été identifiées par leur nom vernaculaire et déterminées *post hoc* en comparaison aux collections de l'herbier du « projet Cuvette Centrale comme réservoir de plantes médicinales », composées de 7300 vouchers en mai 2010 (Fruth, 2011). Si inconnus, les échantillons furent catégorisés comme NID (non - identifié), et conservé pour identification future. Toutes les plantes consommées (arbres, lianes et arbustes) ont été recensées. Les espèces végétales ont été considérées comme dispersées par endozoochorie lorsque les graines déféquées ont été observées intactes. De tels cas ont été classifiés comme frugivorie avec le mutualisme de dispersion de graine par les bonobos. Les plantes avec graines qui n'ont pas été ingérées mais ont été crachées sur place sans dispersion horizontale primaire ont été classifiées comme frugivorie sans endozoochorie. Les plantes bonobo-dispersées de la communauté LK ont été comparées aux plantes consommées par les bonobos de Wamba (Kano et Mulavwa, 1984) et de Lomako (Badrian et Malenky, 1984), les deux autres plus anciens sites de recherches sur les bonobos, pour évaluer les similitudes entre forêts.

2.5 Représentation des arbres bonobo-dispersés

- 9 Pour évaluer l'impact du bonobo et ses services de dispersion sur la communauté d'arbres, l'abondance et la diversité relative de ces arbres avec le reste de la communauté forestière ont été calculées (efficacement dispersé étant déterminé dans les autres paragraphes) dans 12 quadras de forêt primaire hétérogène *terra firme*. Les quadras ont été placés aléatoirement dans le territoire de la communauté de bonobo. De février à juin 2011, tous les arbres > 10 cm dbh (diamètre à hauteur de poitrine) étaient recensés dans ces 12 quadras de 1 ha (100 x 100 m) chacun. La diversité relative fut calculée avec le nombre d'espèces bonobo-dispersés dans les quadras divisé par le nombre d'espèces totales. L'abondance relative a été calculée avec le nombre d'arbres bonobo-dispersé dans les quadras, divisé par le nombre d'arbres total.

2.6 Dispersion de graines/viabilité/germination/survie

- 10 Des fèces de Bonobo ont été collectées à LK entre avril 2002 et juin 2011 (N = 1152). Les fèces et leurs graines ont été pesées (masse fraîche) ; le nombre de graines par fèces a été compté pour chaque espèce. Pour examiner la viabilité de germination des graines qui sont passées par le système digestif de bonobos, nous avons extrait des graines à partir des fèces rassemblées entre janvier 2010 et juin 2011. Les graines ont été emballées dans des feuilles d'*Haumania* spp. et déposées dans une pépinière le même jour. La pépinière était une plateforme surélevée

(170 cm de haut) *in situ* sous canopée. 200 cm long × 100 cm large, remplis de sol naturel (6 cm prof), et sécurisé par des pieds à l'épreuve des prédateurs granivores. Chaque graine a été marquée et suivie quotidiennement. L'apparition de la radicule (germination) (Beaune *et al.*, 2013d) et la viabilité relative (proportion de graines qui ont germé) a été notée.

11 Pour mesurer l'influence de la manipulation des graines ou de l'ingestion sur le potentiel germinatif, le pourcentage de germination de graines d'un même parent soumis à différents traitements (mimant trois modes de dispersion) a été comparé. Traitement avec dispersion : (1) par barochorie (graine incorporée dans son péricarpe (fruit) ; (2) par crachement de graine zoochorie (graine avec péricarpe ôté) ; et (3) par endozoochorie (graines après passage dans l'intestin de bonobo). Dès qu'un bonobo fut observé en train d'ingérer une nouvelle espèce, des fruits ont été directement collectés sur l'arbre parent et soumis au traitement imitant la barochorie et le recrachement. Les graines ingérées (endozoochorie) ont été collectées le jour suivant dans les fèces des bonobos identifiés. Les graines ont été marquées, placées dans la pépinière en lignes alternées (mixant les effets locaux) le soir même de la collection (D_0), et surveillées quotidiennement jusqu'à ce qu'elles se décomposent ou germent.

12 Pour évaluer la viabilité réelle et le recrutement des graines dans leurs fèces *in situ*, 45 fèces déféquées entre janvier 2010 et mai 2011 (et non utilisés pour les expériences ci-dessus) ont été suivies de 1 à 18 mois. La composition en espèce de graine a été déterminée par inspection visuelle. Les recrues de jeune plante ont été comptées une fois par semaine.

2.7 Pluie de graine

13 La pluie de graine dispersée quotidiennement par les bonobos a été calculée selon Poulsen *et al.* (2001) : Pluie de graine = nombre de graine déposée par bloc fécal x taux de défécation x densité de bonobo

14 La densité de population a été prise de (Mohneke et Fruth, 2008) avec 0.73 bonobo km⁻². Le taux de défécation a été calculé sur la base des suivis continus d'individus. Le nombre de graines déposées a été calculé avec le nombre moyen de graines compté dans les fèces collectées. L'influence du sexe et de l'âge (adulte, subadulte) a été testée avec des analyses de variance (ANOVA), avec les facteurs étant considérés comme effets fixes.

2.8 Chevauchement fonctionnel – parmi la communauté de primate

15 En plus des bonobos, 41 autres espèces de vertébrés frugivores ont été recensés à LuiKotale, comprenant des oiseaux, des chauves-souris, des civettes, des singes et autres animaux (Beaune *et al.*, 2013a). L'investigation du chevauchement fonctionnel n'a pu se concentrer que sur la communauté de primate diurne de LK de février à juin 2011. Les observations furent faites simultanément par deux équipes (une bonobo, l'autre singe). Contrairement aux bonobos, les singes n'ont pas été habitués (Bourson, 2011). Les comportements alimentaires et la manipulation de graine ont été évalués par le protocole mentionné ci-dessus. Le chevauchement fonctionnel a été mesuré en utilisant le coefficient de similitude de Jaccard (Real et Vargas, 1996)

3 Résultats

3.1 Alimentation des bonobos identifié et mesuré

16 Un total de 133 espèces végétales a été enregistré dans le régime alimentaire des bonobos pendant la période d'étude de 22 mois (Tableaux I et II). Parmi ces espèces, 107 (80 %) ont des fruits ingérés par les bonobos. Le comportement alimentaire a représenté 992 h d'observation continue (d'après 1879 h d'observation totale). Les groupes de bonobos investissent (moyenne ± ES) 52,8 % ± 1,1 % de leur activité quotidienne en sessions d'alimentation. Pendant les 315 j avec un temps moyen d'observation de 6 h d⁻¹ (sans différence entre le matin et les données d'après-midi), 4129 sessions d'alimentation furent observées. Les fruits de 91 espèces ont été ingérés avec leurs graines avalées. Ces espèces appartiennent à 45 genres de 25 familles de plantes. Les graines de 56 de ces espèces ont été trouvées intactes dans les fèces, confirmant l'endozoochorie par les bonobos.

Tableau 1a

Espèce	Feuille	Fleur	Fruit	Graine	Tige	Sève	Ecorce	Manipulation de la graine	Graines passées intactes	Germinées Total
Achariaceae										
- <i>Caloncoba welwitschii</i> ^{WL}	arbre		X					avalée	I	
Anacardiaceae										
- <i>Antrocaryon nannanii</i>	arbre		X					crachée	I	
- <i>Sorindeia zenkeri</i>	arbre		X					avalée	I	
- <i>Trichoscypha acuminata</i>	arbre		X					avalée	I	
- <i>Trichoscypha arborescens</i>	arbre		X					avalée	I	
Annonaceae										
- <i>Anonidium mannii</i> ^{WL}	arbre		X					à la main	I	15/15
- <i>Enantia olivacea</i>	arbre		X					avalée	I	
- <i>Enantia pilosa</i>	arbre		X					avalée	I	
- <i>Isolona bruneelii</i>	arbre		X					avalée	I	
- <i>Monanthes myrsinifolia</i>	liane		X					avalée	I	
- <i>Greenwayodendron suaveolens</i> ^{WL}	arbre		X					avalée	I	1/4
- <i>Thonnera congolana</i>	arbre		X					avalée	I	5/19
- <i>Uvaria acabrada</i>	liane		X					avalée	I	
- <i>Uvaria</i> sp.	arbre		X					avalée	I	6/18
- <i>Uvaria engleriana</i>	liane		X					avalée	I	
- <i>Uvariastrum pynaertii</i>	arbre		X					avalée	I	
Apocynaceae										
- <i>Landolphia congolensis</i> ^{WL}	liane		X					avalée	I	
- <i>Landolphia forestiana</i>	liane		X					avalée	I	V
- <i>Landolphia owariensis</i> ^W	liane		X					avalée	I	
Burseraceae										
- <i>Canarium schweinfurthii</i> ^{WL}	arbre		X					avalée	I	
- <i>Dacryodes buettneri</i>	arbre		X					?		
- <i>Dacryodes</i> sp.	arbre		X					avalée	I	
- <i>Dacryodes yangambiensis</i>	arbre		X					avalée	I	69/142
-NID	arbre		X					avalée	I	
-NID	arbre		X					avalée	I	
- <i>Santiria trimera</i> ^W	arbre		X					avalée	I	
Caesalpinaceae										
- <i>Dialium corbisieri</i> ^{WL}	arbre	X	X					avalée	I	41/542
- <i>Dialium</i> sp.	arbre	X	X					avalée	I	
- <i>Dialium</i> sp.	arbre	X	X					avalée	I	
- <i>Dialium</i> sp.	arbre	?	X					avalée	I	
- <i>Dialium</i> sp.	arbre	?	X					avalée	I	
Cecropiaceae										
- <i>Musanga cecropioides</i>	arbre	X	X	X				avalée	I	V
Chrysobalanaceae										
- <i>Parinari excelsa</i> ^{WL}	arbre		X					crachée	I	
Clusiaceae										
- <i>Garcinia chromocarpa</i>	arbre		X					avalée	I	
- <i>Garcinia ovalifolia</i> ^L	arbre		X					avalée	I	52/101
- <i>Garcinia punctata</i> ^L	arbre		X					Avalée	I	
- <i>Mammea africana</i> ^{WL}	arbre		X					à la main	I	
Cucurbitaceae										
- <i>Momordica foetida</i>	liane		X					avalée	I	0/5
Ebenaceae										
- <i>Diospyros hoyleana</i> ^L	arbre		X					?		
- <i>Diospyros</i> sp.	arbre		X					avalée	I	V
- <i>Diospyros</i> sp.	arbre		X					avalée	I	
Euphorbiaceae										
- <i>Drypetes</i> sp.	arbre		X					?		
- <i>Drypetes</i> sp.	arbre		X					crachée	I	
- <i>Maesobotrya bertramiana</i>	arbre		X					crachée	I	
- <i>Phyllanthus muellerianus</i>	arbre		X					?		
- <i>Plagiostyles africana</i>	arbre		X					?		
Icacinaceae										
- <i>Icacina</i> sp.	buisson		X					avalée	I	
Irvingiaceae										
- <i>Irvingia gabonensis</i> ^{WL}	arbre		X					à la main	I	5/100
- <i>Irvingia grandifolia</i>	arbre		X					à la main	I	
- <i>Irvingia</i> sp.	arbre		X					à la main	I	
- <i>Klainedoxa gabonensis</i> ^L	arbre		X					à la main	I	

Légende : voir Légende Tableau 1c

Legend : see Table 1c

Tableau Ib (Tableau I, suite)

Espèce	Feuille	Fleur	Fruit	Graine	Tige	Sève	Ecorce	Manipulation de la graine	Graines passées intactes	Germinées Total
Malvaceae										
- <i>Cola bruneelii</i> ^W	buisson		X					avalée	I	
- <i>Cola clamidandtha</i>	arbre			X				avalée		
- <i>Cola gigantea</i>	arbre		X					avalée	I	24/24
- <i>Cola</i> sp.	buisson		X					avalée		
- <i>Cola</i> sp.	buisson		X					avalée	I	
- <i>Cola</i> sp.	arbre			X				avalée		
- <i>Grewia pinnatifida</i> ^W	arbre		X					avalée	I	13/77
- <i>Grewia</i> sp.	arbre		X					avalée	I	29/79
- <i>Grewia</i> sp.	arbre		X					avalée	I	15/40
- <i>Grewia</i> sp.	arbre		X					avalée	I	9/20
Marantaceae										
- <i>Marantochloa leucantha</i>	herb		X					avalée		
Melastomataceae										
- <i>Dissotis brazeana</i>	buisson	X	X	X				?		
Meliaceae										
- <i>Guarea laurentii</i>	arbre		X					avalée	I	68/74
Mimosaceae										
- <i>Parkia filicoidea</i>	arbre		X					?		
Moraceae										
- <i>Ficus cyathistipula</i>	liane		X					avalée	I	V
- <i>Ficus exasperata</i> ^L	liane		X					avalée	I	V
- <i>Ficus</i> sp.	liane		X			X		avalée	I	V
- <i>Ficus</i> sp.	liane		X					avalée	I	V
- <i>Ficus</i> sp.	liane		X					avalée	I	V
- <i>Ficus</i> sp.	liane		X					avalée	I	V
- <i>Morus nigrum</i>	arbre		X					avalée	I	
Myristicaceae										
- <i>Pycnanthus angolensis</i>	arbre		X					avalée		
- <i>Staudtia kamerunensis</i>	arbre		X					avalée	I	3/67
NID										
-NID	arbre		X					avalée	I	
-NID	arbre		X					avalée		
-NID	arbre		X					avalée	I	
-NID			X					avalée	I	6/83
-NID	arbre		X					avalée	I	1/100
-NID	arbre		X					avalée	I	
-NID			X					avalée	I	
-NID			X					avalée	I	2/100
-NID			X					avalée	I	V
-NID	arbre		X					avalée		
Olacaceae										
- <i>Olax</i> sp.	arbre		X					avalée	I	
- <i>Strombosiopsis tetrandra</i> ^L	arbre		X					avalée		
- <i>Strombosiopsis tetrandra</i> ^L	arbre		X					crachée	I	
Rubiaceae										
- <i>Mitragyna stipulosa</i>	arbre		X					avalée	I	V
-NID	arbre	X						avalée		
Sapindaceae										
- <i>Blighia welwitschii</i>	arbre		X					avalée		
- <i>Chytranthus macrobotrys</i>	arbre		X					avalée		
- <i>Eriocoelum microspermum</i>	arbre		X					avalée		
- <i>Haplocoelum congolanum</i>	buisson		X					avalée		
- <i>Pancovia laurentii</i> ^{WL}	arbre		X					avalée	I	54/74
- <i>Placodiscus paniculatus</i>	arbre	X	X					avalée	I	V
Sapotaceae										
- <i>Autranella congolensis</i>	arbre		X					crachée	I	
- <i>Gambeya lacourtiana</i>	arbre		X					avalée	I	2/50
- <i>Manilkara malcoleus</i>	arbre		X					avalée		
- <i>Manilkara obovata</i>	arbre		X					avalée		
- <i>Manilkara</i> sp.	arbre		X					avalée		
- <i>Manilkara yangambiensis</i>	arbre		X					avalée	I	30/133
- <i>Pachystela bequaertii</i>	arbre		X					?		
- <i>Synsepalum</i> sp.	arbre		X					avalée		
- <i>Zeyherella longepedicellata</i>	arbre		X					avalée	I	V

Légende : voir Légende Tableau Ic

Legend : see Table Ic

Tableau 1c (Tableau 1, suite et fin)

Espèce	Feuille	Fleur	Fruit	Graine	Tige	Sève	Ecorce	Manipulation de la graine	Graines passées intactes	Germinées Total
Verbenaceae										
- <i>Vitex</i> sp.	arbre		X					avalée		
Vitaceae										
- <i>Cissus dinklagei</i> ^w	liane		X					avalée	I	12/45
Zingiberaceae										
- <i>Aframomum daniellii</i>	herbe		X					avalée		
- <i>Aframomum</i> sp.	herbe		X		X			avalée		V
- <i>Aframomum</i> sp.	herbe		X					avalée	I	
- <i>Renalmia africana</i> ^{wL}	herbe		X					avalée	I	

Plantes consommées par les bonobos (X = consommation confirmée) avec graines dispersées à LuiKotale, RDC.^w indique que l'espèce existe et est consommée par des bonobos à Wamba (Kano et Mulavwa, 1984); ^L = idem pour Lomako (Badrian et Malenky 1984; Fruth, données non publiées); I = graines trouvées intactes dans les fèces, V = graines mises en pépinière et viables, le rapport n'est pas présenté du au recensement interrompu. NID = non identifié. Nomenclature botanique suivant l'African Plants Database (version 3.4.0) de: <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/> et la nomenclature non publiée d'espèces récemment décrites (Fruth et al., 2013).

Plants consumed by bonobo (X = confirmed consumption) with seed dispersal in LuiKotale, DRC. ^w indicates that the species exists and is consumed by bonobos at Wamba (Kano & Mulavwa 1984); ^L = same for Lomako (Badrian & Malenky 1984; Fruth, unpublished data); I = seeds were found intact in faeces, V = seeds were tested and found viable in nursery trials but ratio is not presented because census was interrupted. NID = not identified. Botanical nomenclature follows the African Plants Database (version 3.4.0) from <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/> and unpublished nomenclature of recently described species (Fruth et al., 2013).

- 17 Parmi ces sessions d'alimentation, 54,5 % ± 4,4 % incluent l'ingestion du fruit avec dispersion de graine établie (c.-à-d. frugivorie avec ingestion de graine et dépôt observé, Figure 3), 0,6 % ± 0,2 % incluent l'ingestion du fruit, mais le dépôt des graines n'a pas été confirmé (données insuffisantes) et 7,3 % ± 3,0 % comprennent l'ingestion du fruit, mais les grandes graines n'ont pas été avalées (p. ex. *Mammea africana* avec une taille de graine moyenne de 62 ± 1 mm, *Anonidium mannii* 42 ± 2 mm, *Irvingia gabonensis* 55 ± 2 mm) (pour chacune de ces espèces mesurées, N ≥ 10). Le transport ces de larges graines à des distances d'environ 100 m (max = 426 m) avec la main ou la bouche a été observé.

Tableau II

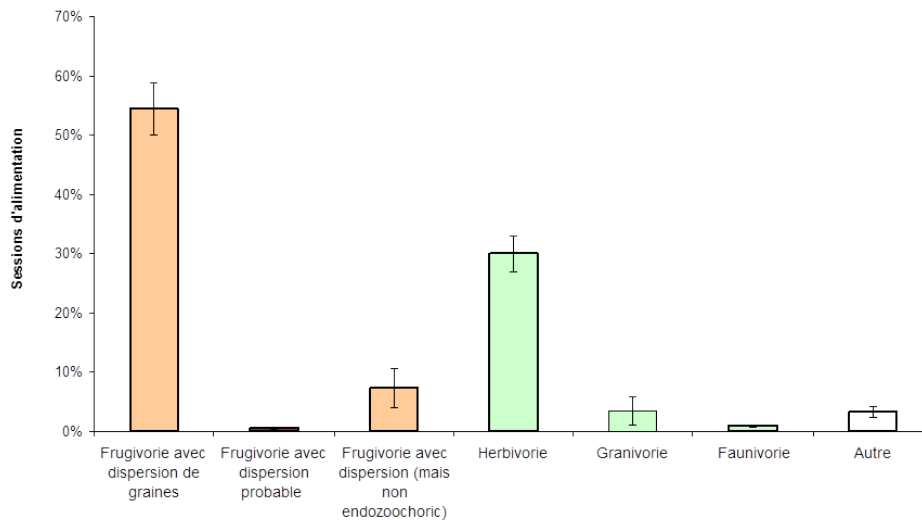
Espèce		Feuille	Fleur	Fruit	Graine	Tige	Sève	Ecorce
Caesalpiniaceae								
- <i>Cynometra alexandri</i> ^W	arbre				X			
- <i>Cynometra sessiliflora</i>	arbre	X						
- <i>Cynometra sp.</i>	arbre	X						
- <i>Dialium gossweileri</i>	arbre	X		?				
- <i>Erythrophleum suaveolus</i>	arbre	X						
- <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> ^{W L}	arbre	X			?			
- <i>Gilbertiodendron ogoense</i>	arbre				X			
- <i>Hymenostegia mundungu</i>	arbre				X			
- <i>Julbernardia seretii</i>	arbre	X						
- <i>Monopetalanthus microphyllus</i> ^L	arbre				X			
- <i>Scorodophloeus zenkeri</i> ^{W L}	arbre	X	X		X			
Euphorbiaceae								
- <i>Manniophyton fulvum</i> ^W	liane	X					X	
Marantaceae								
- <i>Haumania leonardiana</i>	liane					X		
- <i>Haumania liebrechtsiana</i> ^{W L}	liane					X		
- <i>Megaphrynium macrostachyum</i> ^L	herbe	X						
Melastomataceae								
- <i>Ochthocharis ancellandroides</i>	buisson	X	X					
- <i>Ochthocharis dicellandroides</i>	buisson	X	X	?				
- <i>Tristemma mauritianum</i>	buisson	X	X	?				
Mimosaceae								
- <i>Pentaclethra macrophylla</i> ^W	arbre		X					
- <i>Piptadeniastrum africanum</i>	arbre				X			
Moraceae								
- <i>Treculia africana</i> ^{W L}	arbre			X	X			
NID								
-NID	épiphyte	X						
Nymphaeaceae								
- <i>Nymphaea lotus</i>	herbe					X		

Plantes consommées par les bonobos (X = consommation confirmée) sans dispersion de graines à LuiKotale, RDC.^W indique que l'espèce existe et est consommée par des bonobos à Wamba (Kano & Mulavwa 1984); ^L = idem pour Lomako (Badrian & Malenky 1984); Fruth, unpubl. data); NID = non identifié. Nomenclature botanique suivant l'African Plants Database (version 3.4.0) de: <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/>.

Plants consumed by bonobos (X = consumption confirmed) without seed dispersal, LuiKotale DRC.^W indicates that the species exists and is consumed by bonobos at Wamba (Kano & Mulavwa 1984) ^L = ditto for Lomako (Badrian & Malenky 1984) Fruth, unpubl. data). NID = unidentified. Botanical nomenclature following the African Plants Database (version 3.4.0) from: <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/>.

- 18 L'ingestion de nourriture autre que les fruits telle que les feuilles, la végétation herbacée terrestre, les fleurs, les tiges et l'écorce compose 30,0 % ± 3,3 % des sessions d'alimentation. Le reste consiste en des sessions granivores (3,4 % ± 2,4 %), carnivores (écureuils, singes : *Procolobus tholloni*, poussins, duikers: *Cephalophus* spp.) (0,9 % ± 0,2 %) et d'autres aliments (miel, sol de termites, session de creusement dans le sol pour des truffes et probablement des larves d'insectes, etc.) (3,3 % ± 0,9 %).

Figure 3



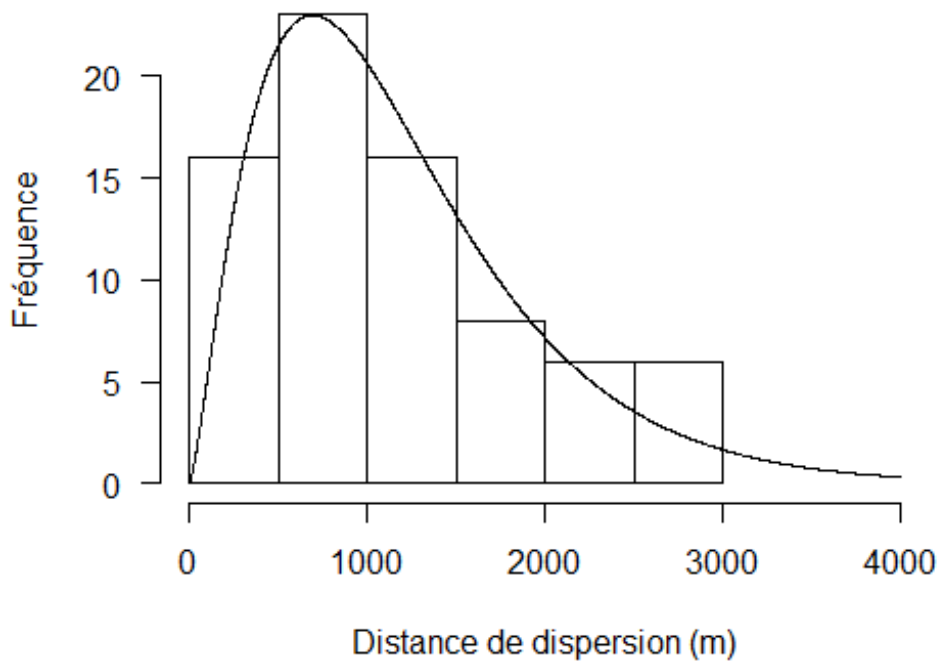
Part des interactions des bonobos (herbivorie, faunivorie, frugivorie dont service de dispersion de graines, et autre) pendant les sessions d'alimentation (22 mois ; 1879 h); les barres d'erreur indiquent ES. Autre = miel, champignons, sol et inconnu. LuiKotale, RDC.

Percentage of each bonobo interaction (herbivory, faunivory, frugivory including seed dispersal service, etc.) during the feeding sessions (22 mo; 1879 h of continuous group scans); Error bars indicate SE. Other = honey, mushrooms, soil and unknown. Location is LuiKotale, DRC.

3.2 Distance de dispersion

- 19 Pour mesurer la distance de dispersion des graines, 75 voyages géoréférencés de graines de 12 espèces végétales ont été utilisés, quand l'observation était continue de la première ingestion à la première défécation. La distance moyenne de dispersion à l'arbre parent est de 1183 ± 88 m ($CI_{95\%} = 1007-1358$ m) ; gamme = 0-2995 m, Figure 4). La courbe de distance de dispersion résultante est une fonction de densité de probabilité, caractérisée par une distribution unimodale leptokurtique, avec une large queue (right skewness = 0,63 ; kurtosis = 2.61). Les bonobos dispersent à de longues distances, avec 93,3 % des dispersions de graines > 100 m.

Figure 4

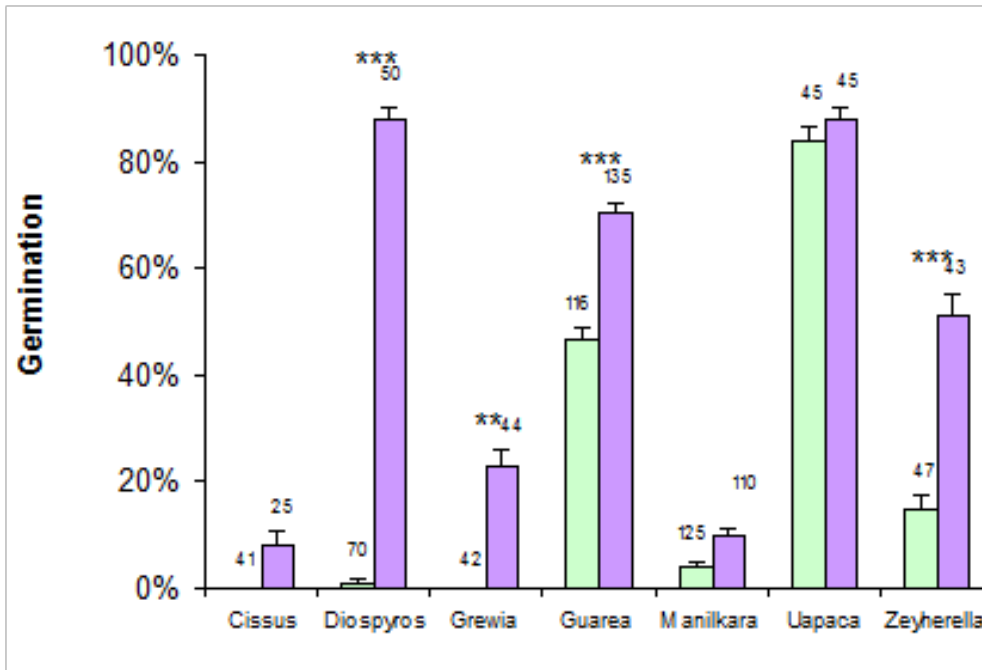


Distances de dispersion induites par les bonobos à LuiKotale RDC (N = 75, événements de dispersion de 12 espèces de plantes différentes).
Dispersal-distance kernel induced by bonobos in LuiKotale, DRC (N = 75 dispersal events of 12 different plant species recorded).

3.3 Viabilité et survie des graines

- 20 Parmi les 56 espèces dont les graines ont été observées avalées et déféquées intactes par les bonobos, les graines de 35 espèces ont été soumises à un recensement de viabilité dans la pépinière (il n'était pas possible d'apporter des échantillons des 21 autres espèces dû aux conditions de terrain). De cela, 97 % étaient viables, avec émergence de radicule observée (NB: pour l'espèce non germée seulement cinq graines de *Momordica foetida* purent être suivies) (Tableau I).
- 21 Concernant l'influence de la manipulation des graines sur le potentiel germinatif : le pourcentage de germination est plus important pour les graines sans péricarpe (crachées) que pour les graines restées dans la pulpe, bien que les différences aient été significatives pour seulement quatre espèces sur sept avec une taille d'échantillon suffisante ($P < 0,001$; analyse de puissance = 100 %) (Figure 5a).

Figure 5a

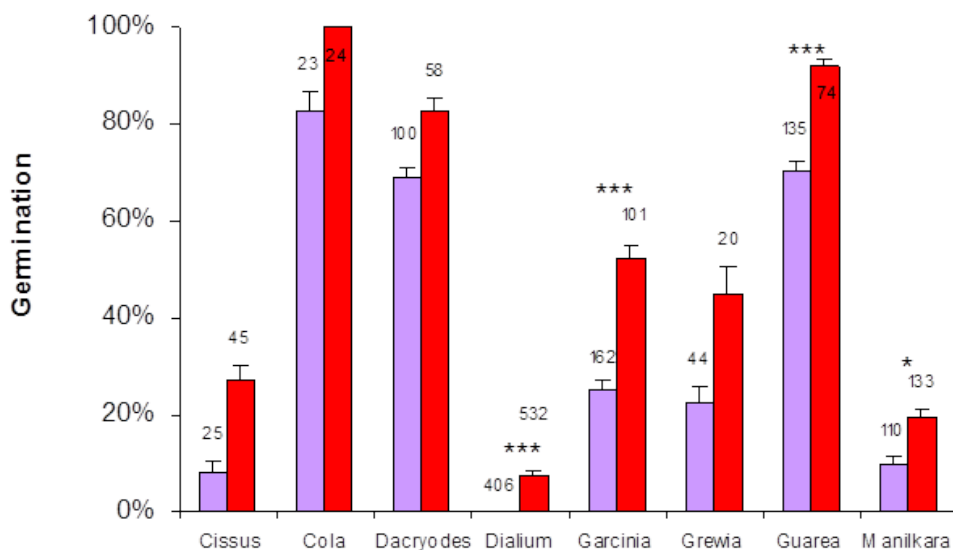


Pourcentage de germination de sept espèces (*Cissus dinklagei*, *Diospyros* sp., *Grewia* sp., *Guarea laurentii*, *Manilkara yangambiensis*, *Uapaca* sp., *Zeyherella longepedicellata*) avec (vert) et sans fruit (violet) LuiKotale, RDC. ***: $P < 0.001$, *: $P < 0.05$ avec t-test. Les barres d'erreur indiquent ES. Les chiffres sur les barres indiquent N (d'après Beaune et al., JTE 2013).

Germination percentage of seven species (*Cissus dinklagei*, *Diospyros* sp., *Grewia* sp., *Guarea laurentii*, *Manilkara yangambiensis*, *Uapaca* sp., *Zeyherella longepedicellata*) with (green) and without fruit (violet). Location is LuiKotale, DRC. ***: $P < 0.001$, *: $P < 0.05$ after t-test. Error Bars indicate SE. Numbers on the bars are N.

22 Le pourcentage de graines passées par un bonobo (endozoochorie) qui germent est encore plus important que ces dernières graines sans péricarpe (zoochorie crachée). Les différences étant significatives pour seulement quatre espèces sur huit avec une taille d'échantillon suffisant ($P < 0,05$; analyses de puissance $\geq 99\%$) (Figure 5b).

Figure 5b



Pourcentage de germination de huit espèces (*Cissus dinklagei*, *Cola gigantea*, *Dacryodes yangambiensis*, *Dialium corbisieri*, *Garcinia ovalifolia*, *Grewia* sp., *Guarea laurentii*, *Manilkara yangambiensis*) comparant les graines passées par un bonobo (rouge) et des graines sans fruit non passées par un bonobo (violet). LuiKotale, RDC. ***: $P < 0.001$, *: $P < 0.05$ avec t-test. Les barres d'erreur indiquent ES. Les chiffres sur les barres indiquent N (d'après Beaune et al., JTE 2013).

Germination percentage of eight species (*Cissus dinklagei*, *Cola gigantea*, *Dacryodes yangambiensis*, *Dialium corbisieri*, *Garcinia ovalifolia*, *Grewia* sp., *Guarea laurentii*, *Manilkara yangambiensis*) comparing passed through bonobos (red)

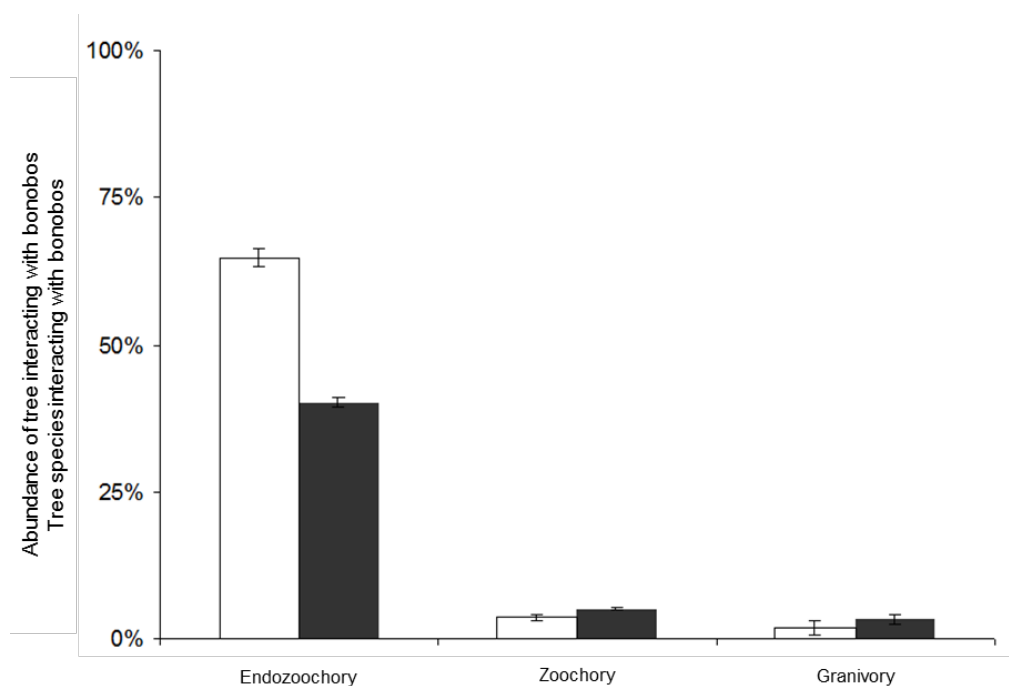
and unpassed seeds without fruit (violet). Location is LuiKotale, DRC. ***: $P < 0.001$, *: $P < 0.05$ after t-test. Error bars indicate SE. Numbers on the bars are N.

- 23 Pour la viabilité des graines *in situ*, parmi les 45 fèces suivies, $67\% \pm 8\%$ ont produit des plantules ($CI_{95\%} = 53\% - 81\%$). De façon générale, huit genres ont été identifiés. Le recrutement a probablement continué après le suivi de 1 à 18 mois. Dans une expérience non publiée, le T_{50} (temps où 50 % des graines ont germé) pour les graines passées au travers des bonobos était de : *Zeyherella longepedicellata*, =50 j; *Diospyros* sp., 7 j; *Guarea laurentii*, 20 j; *Garcinia* sp., 63 j; *Manilkara yangambiensis*, 44 j.

3.4 Diversité et abondance des arbres dispersés par des bonobos

- 24 En se focalisant sur les arbres seulement, 5233 adultes ont été recensés dans les quadras de 12 1-ha. Un total de $40,1\% \pm 0,8\%$ de ces espèces d'arbres est dispersé par les bonobos via l'endozoochorie (Figure 6). Ceci représente $64,7\% \pm 1,3\%$ de tous les arbres enregistrés dans ces quadras. L'abondance des espèces endozoochoriques n'est pas également distribuée. Quelques espèces seulement expliquent cette majorité d'arbres bonobo-dispersés, comme *Greenwayodendron suaveolens* et *Dialium* spp., qui à eux seuls représentent 32 % des arbres.

Figure 6



Richesse spécifique (noir) et abondance des arbres (blanc) affectés par les services écologiques de dispersion de graine (Endozoochorie et Zoochorie ; 'Zoochorie' implique dispersion de graine sans transport interne dans le tube digestif) et prédation (granivorie). L'ordonnée indique la proportion d'espèce d'arbre (diversité) ou du nombre d'arbre (abondance) ($N = 12$ 1-ha quadras). Les barres d'erreur indiquent ES. LuiKotale, RDC.

Tree species richness (black) and abundance of trees (white) affected by bonobo seed dispersal service (endozoochory and zoochory; 'zoochory' implies seed dispersal without internal transport) and predation (granivory). The y-axis depicts the average proportion of tree species (diversity) or tree individuals (abundance) ($N = 12$ 1-ha plots). Error bars indicate SE. LuiKotale, DRC.

3.5 Pluie de graine

- 25 Seize individus matures (5 mâles + 11 femelles) ont été suivis pour déterminer les intervalles de défécation. Un total de 74 défécations a été enregistré (1 mai 2010-31 mai 2011), avec pour résultat une moyenne de 7,55 défécations par jour entre l'aube et le crépuscule. Ainsi, l'intervalle de défécation pour chaque individu est en moyenne 95 ± 3 min. Il ne semble pas y avoir d'effet sexe ($t = 0,244$; $df = 12,5$; $P = 0,811$) ou âge (adulte, subadulte) ($t = -0,332$; $df = 4,38$; $P = 0,755$) sur l'intervalle de défécation. En tenant compte de la densité de population de bonobo à LK, on estime que la pluie de graine induite par les bonobos dans la région de LuiKotale est de 441 graines $j^{-1} km^2$. En extrapolant avec la durée de vie moyenne des bonobos en liberté (50-55 ans), un individu devrait disperser au cours de sa vie 9,1 tonnes de graines

ou encore 11,6 millions de graines (sont exclues les graines < 2 mm comme les graines de *Ficus* spp. et *Musanga cecropioides*).

3.6 Chevauchement fonctionnel – parmi la communauté de primate

26 La communauté de primates diurnes de la zone d'étude est composée de membres de trois familles : Hominidae: *P. paniscus*; Colobidae: *Colobus angolensis* (P. Sclater, 1860), *Piliocolobus tholloni* (Horn, 1987); Cercopithecidae: *Lophocebus aterrimus* (Oudemans, 1890), *Cercopithecus wolffi* (A Meyer, 1891), *Cercopithecus ascanius* (Audebert, 1799), *Cercopithecus neglectus* (Schlegel, 1876) et *Allenopithecus nigroviridis* (Pocock, 1907). Dans 16 fèces de *C. angolensis* analysées, et 124 fèces de *P. tholloni*, aucune graine n'a été découverte. Les singes des marais (*A.nigroviridis*) et de Brazza (*C.neglectus*) vivent dans les zones de forêt ripisylve. Bien que les bonobos visitent occasionnellement ces habitats et se nourrissent de quelques espèces, nous ne pouvons assurer de chevauchement fonctionnel des singes de marais et de Brazza avec les bonobos, dû au manque de données. Parmi un total de 124 fèces de *L. aterrimus*, 11,3 % contenaient des graines intactes et 62,9 % des fragments de graines. Le nombre moyen de graines intactes par fèces était de $0,19 \pm 0,06$ (N = 124). Parmi 78 fèces de *C. wolffi*, 17,9 % contenaient les graines intactes de six espèces différentes dont *Dialium* sp. comme seules espèces communément dispersées par les bonobos. En moyenne, chaque fèces contenaient $0,39 \pm 0,99$ graine. Pour *C. ascanius*, 35,2 % des 118 fèces contenaient des graines (moyenne de $2,8 \pm 0,15$) de 16 espèces. Basées sur des observations directes, les deux espèces dispersent d'autres espèces en recrachant les graines. Par conséquent, le nombre total d'espèces dispersées est de N = 18 pour *C. wolffi* et N = 23 pour *C. ascanius*. Basés sur ces cinq mois d'étude, les indices de Jaccard montrent que les chevauchements fonctionnels des singes avec les bonobos sont assez faibles. Les bonobos ont partagé 17,1 % des espèces dispersées avec *C. ascanius* et 16.1 % avec *C. wolffi*. Seulement 4,8 % des plantes dispersées par *L. aterrimus* le sont aussi par les bonobos.

4 Discussion

27 Cette étude présente ici le service écologique de dispersion de graine par les bonobos (*Pan paniscus*), un grand singe, principalement frugivore de la partie sud du bassin du Congo. Dans le site de recherche de LuiKotale, 133 espèces de plantes dont les fruits sont consommés par les bonobos ont été observées. Parmi ces plantes 91 furent ingérées avec les graines. Ces plantes bonobo-dispersées représentent 40 % des espèces d'arbres ou 65 % des arbres en tant qu'individus. Le nombre d'espèces interagissant avec les bonobos à LK est concordant avec les deux autres sites de recherches de Wamba et Lomako (Tableaux I et II). Kano et Mulavwa (1984) ont rapporté 113 espèces pour Wamba, représentant un chevauchement de 44 % avec LK au niveau générique. Badrian et Malenky (1984) ont rapporté 81 espèces pour Lomako, représentant un chevauchement de 40 % avec LK au niveau générique. Le fait que le chevauchement au niveau spécifique est relativement faible (8 % et 9 % respectivement) mérite d'être remarqué, suggérant un niveau de biodiversité plus élevé qu'habituellement suggéré dans le bassin du Congo.

28 Bien que les bonobos ne soient pas les seuls disperseurs de graine, ils offrent indéniablement d'importants services écologiques de dispersions de graines et sont un nouvel exemple documenté en écologie et primatologie.

29 Presque toutes les fèces de bonobo contiennent des graines (98 %), qui représentent plus de la moitié du poids des matières excrétées (67 %), avec en moyenne deux espèces de plantes par déjection. Ces graines restent viables après le passage dans le tube digestif pour la majorité des espèces (97 %). Ces graines germent plus vite et à un plus haut taux que les graines non passées suggérant une levée de la dormance tégumentaire et une adaptation évolutive des graines au transport endozoochorique par les bonobos (Beaune *et al.*, 2013 c, d ; Howe et Smallwood, 1982, Robertson *et al.*, 2006). Des résultats semblables ont été documentés parmi les autres grands singes, montrant leur rôle déterminant dans la régénération des forêts qu'ils occupent (Gross-Camp et Kaplin, 2011, Nielsen *et al.*, 2011, Poulsen *et al.*, 2001). Bien que toutes les étapes de la dispersion d'une graine, sa survie, croissance, jusqu'à sa reproduction

n'aient pas été étudiées, cette étude démontre que les bonobos remplissent plusieurs critères pour répondre à la définition de disperseurs efficaces. Par ailleurs, cette étude montre que ces grands singes au vaste territoire, dispersent les graines à de très longues distances, jusqu'à 1,2 km des plantes mères. Ces distances pourraient être bien plus importantes pour certaines graines sachant que le temps de dernière apparition excède la moyenne de 24 h (63 h pour les chimpanzés ; Lambert, 1998). De façon générale, 93,3 % des événements de dispersion sont supérieurs à 100 m. Les longues distances de dispersion (LDD, Nathan *et al.*, 2003) sont déterminantes dans la dynamique de population végétale (Cain *et al.*, 2000) et à LuiKotale, la majorité des plantes zoochores étudiées ne peuvent se reproduire sans dispersion de graines (95 % des espèces étudiées : 18 espèces d'arbres + 1 espèce de liane) et ne recrutent pas sous leur canopée (Beaune, 2012). Ceci étant probablement dû à la dormance tégumentaire et à l'effet densité-dépendant sous la canopée (Beaune *et al.*, 2012a, b, c, 2013b ; Connell, 1971 ; Janzen, 1970 ; Schupp, 1992).

- 30 Par ailleurs, l'endozoochory des bonobos est souvent suivie de la diplochory avec les bousiers. Les tunneliers comme *Catharsius* sp. enterrent les graines à une profondeur moyenne de 3,5 cm (Beaune *et al.*, 2012a) ce qui les cache aux prédateurs et augmente leur probabilité de survie de 50 % par rapport aux graines restées à la surface (Beaune *et al.*, 2012a). Ces changements de survie peuvent avoir de grandes conséquences dans la démographie de plantes (Fenner, 2000).
- 31 La boucle de reproduction n'est toujours pas bouclée (dispersion secondaire/tertiaire/quaternaire, mortalité post dispersion, compétition, facteurs abiotiques et biotiques, etc. Forget *et al.*, 2005, 2011), mais la partie dispersion impliquant les bonobos est bouclée. Et ceci est probablement applicable pour la plupart des grands singes et leur forêt.
- 32 L'unique et irremplaçable service écologique fourni par les bonobos ne peut être démontré ici. Cependant, les 5 mois d'étude de la communauté de primates montrent peu de redondance fonctionnelle avec les bonobos. Il existe aussi une corrélation entre la taille des frugivores et la taille des graines qu'ils ingèrent (Howe et Smallwood, 1982) et très peu d'animaux sont aussi larges que les bonobos. Il est donc évident que les bonobos sont des disperseurs clefs pour beaucoup de plantes de leur milieu et que les bonobos sont certainement (après les éléphants) des jardiniers de la forêt du Congo.

5 Conclusion

- 33 *Pan paniscus* est le plus grand primate de son aire de répartition et le second plus grand frugivore après l'éléphant de forêt. Bien que les plantes à fruits peuvent être dispersées par de nombreux frugivores (Beaune *et al.* 2013a, Gross-Camp et Kaplin 2011) comme des calaas, les singes, les ongulés et les chiroptères, les vecteurs de dispersion des fruits à grosses graines sont plus rares. Ceci implique une certaine dépendance de ces plantes aux frugivores de grande taille comme les bonobos et que ces derniers doivent influencer significativement les processus de régénération de ces plantes (Vanthomme *et al.* 2010). Les grands singes sont aussi spécialisés dans une certaine catégorie de graines de par leurs grandes tailles (Forget *et al.* 2007). La redondance fonctionnelle avec d'autres singes semble être faible à LK. Très peu de plantes semblent être dispersées à la fois par les bonobos et d'autres singes. Par ailleurs lorsque c'est le cas, les *Cercopithecus* recrachent souvent les graines (Dominy et Duncan 2005), ce qui est un mécanisme différent de l'endozoochorie des bonobos avec un effet différent sur le recrutement des plantules (Gross-Camp et Kaplin 2011). De plus, l'utilisation des territoires, la taille et les distances journalières sont différentes dans la communauté de primates ce qui affecte les distances de dispersion. Dans les forêts Afrotropicales, les oiseaux et les primates se nourrissent dans des strates différentes de la canopée et présentent donc un faible recouvrement d'espèces qu'ils dispersent (Clark *et al.* 2001, Fleming 1979, Poulsen *et al.* 2002). En l'absence de redondance fonctionnelle, la disparition des bonobos signifierait la disparition d'irremplaçables services écologiques. Les stratégies de conservation de la forêt du Congo doit inclure la conservation des espèces clefs, disperseurs de graines comme les bonobos.

Bibliographie

- Altmann J (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49, 227-267.
- Badrian N, Malenky R (1984). Feeding ecology of *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaire. pp. 275-299 in Susman RL (ed.). *The pygmy chimpanzee: evolutionary biology and behavior*. Plenum Press, New York.
- Beaune D (2012). Latest news from the bonobos: *Pan paniscus* myths and realities. *Revue de Primatologie* 4. <http://primatologie.revues.org/1090>
- Beaune D, Bollache L, Bretagnolle F, Fruth B (2012a). Dung beetles are critical in preventing post-dispersal seed removal by rodents in Congo rain forest. *J Trop Ecol* 28, 507-510.
- Beaune D, Bollache L, Fruth B, Bretagnolle F (2012b). Bush pig (*Potamochoerus porcus*) seed predation of bush mango (*Irvingia gabonensis*) and other plant species in Democratic Republic of Congo. *Afr J Ecol* 50, 509-512.
- Beaune D, Bollache L, Fruth B, Hohmann G, Bretagnolle F (2012c). Density-dependent effect affecting elephant-seed dispersed tree recruitment (*Irvingia gabonensis*) in Congo forest. *Pachyderm* 52, 97-100.
- Beaune D, Bretagnolle F, Bollache L, Hohmann G, Surbeck M, Fruth B (2013a). Seed dispersal strategies and the threat of defaunation in a Congo forest. *Biodivers Conserv* 22, 225-238.
- Beaune D, Fruth B, Bollache L, Hohmann G, Bretagnolle F (2013b). Doom of the elephant-dependent trees in a Congo tropical forest. *Forest Ecol Manag* 295, 109-117.
- Beaune D, Bretagnolle F, Bollache L, Hohmann G, Surbeck M, Bourson C, Fruth B (2013c). The Bonobo–*Dialium* positive interactions: seed dispersal mutualism. *Am J Primatol* 75, 394-403.
- Beaune D, Bollache L, Muganza MD, Bretagnolle F, Hohmann G, Fruth B (2013d). Artificial germination activation of *Dialium corbisieri* by imitation of ecological process. *J Sustain Forest* 32, 565-575
- Bohrer G, Nathan R, Volis S (2005). Effects of long-distance dispersal for metapopulation survival and genetic structure at ecological time and spatial scales. *J Ecol* 93, 1029-1040.
- Bourson C (2011). La dispersion de graines par une communauté de singes dans le bassin du Congo (LuiKotale, RDC), non publié. M.Sc. dissertation : Université de Bourgogne, Dijon. pp 42.
- Brodie JF, Helmy OE, Brockelman WY, Maron JL (2009). Bushmeat poaching reduces the seed dispersal and population growth rate of a mammal-dispersed tree. *Ecol Appl* 19, 854-863.
- Cain ML, Milligan BG, Strand AE (2000). Long-distance seed dispersal in plant populations. *Am J Bot* 87, 1217-1227.
- Chapman CA, Onderdonk DA (1998). Forests without primates: primate/plant codependency. *Am J Primatol* 45, 127-141.
- Clark C, Poulsen J, Parker V (2001). The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica* 33, 606-620.
- Connell JH (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine mammals and in rain forest trees. pp. 298-310 in den Boer PJ, Gradwell G (eds.). *Dynamics of populations*, PUDOC, Wageningen.
- Dominy NJ, Duncan BW (2005). Seed-spitting primates and the conservation and dispersion of large-seeded trees. *Int J Primatol* 26, 631-649.
- Effiom EO, Nuñez-Iturri G, Smith HG, Ottosson U, Olsson O (2013). Bushmeat hunting changes regeneration of African rainforests. *P Roy Soc Lond B Bio* 280, 1759-1771
- Fa JE, Ryan SF, Bell DJ (2005). Hunting vulnerability, ecological characteristics and harvest rates of bushmeat species in afro-tropical forests. *Biol Conserv* 121, 167-176.
- Fenner M (2000). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI, New York. 410 pp.
- Fleming TH (1979). Do tropical frugivores compete for food? *Am Zool* 19, 1157-1172.
- Forget P-M, Lambert J, Hulme P, Vander Wall S (2005). *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CABI, Wallingford. 410 pp.
- Forget P-M, Dennis A, Mazer S, Jansen P, Kitamura S, Lambert J, Westcott D (2007). Seed allometry and disperser assemblages in tropical rainforests: a comparison of four floras on different continents. pp. 5–36 in Dennis AJ, Schupp EW, Green RJ, Westcott DA (eds.). *Seed dispersal: theory and its applications in a changing world.*, CAB International, Wallingford.

- Forget P-M, Jordano P, Lambert JE, Böhning-Gaese K, Traveset A, Wright SJ (2011). Frugivores and seed dispersal (1985–2010); the 'seeds' dispersed, established and matured. *Acta Oecol* 37, 517-520.
- Fruth B (2011). The CBD in the Democratic Republic of Congo (RDC): the project "The *Cuvette Centrale* as a reservoir of medicinal plants" in the process of implementation. *Curare* 34, 51-62.
- Fruth B, Williamson EA, Richardson M (2013). Bonobo *Pan paniscus*. pp. 853-854 in Mittermeier RA, Rylands AB, Wilson DE (eds.). *Handbook of the Mammals of the World.3. Primates*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Gautier-Hion A, Duplantier JM, Quris R, Feer F, Sourd C, Decoux JP, Dubost G, Emmons L, Erard C, Hecketsweiler P, Mougazi A, Roussilhon C, Thiollay JM (1985). Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65, 324-337.
- Gross-Camp ND, Kaplin BA (2011). Differential seed handling by two african primates affects seed fate and establishment of large-seeded trees. *Acta Oecol* 37, 578-586.
- Hart JA, Grossmann F, Vosper A, Ilanga J (2008). Human hunting and its impact on bonobos in the Salonga National Park, democratic republic of Congo. pp. 245-272 in Furuichi T, Thompson J (eds.). *Bonobos: behavior, ecology, and conservation*. Springer, New York.
- Hohmann G, Fruth B (2003). Lui Kotal - A new site for field research on bonobos in the Salonga National Park. *Pan Africa News* 10, 25-27.
- Howe HF, Miriti MN (2004). When seed dispersal matters. *BioScience* 54, 651-660.
- Howe HF, Smallwood J (1982). Ecology of seed dispersal. *Annu Rev Ecol Syst* 13, 201-228.
- Idani G (1986). Seed dispersal by pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*): a preliminary report. *Primates* 27, 441-447.
- Janson CH (1983). Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* 219, 187-189.
- Janzen DH (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat* 104, 501-528.
- Jordano P (2000). Fruits and frugivory. pp. 105-156 in Fenner M (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI, Wallingford.
- Kano T, Mulavwa M (1984). Feeding ecology of the pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Wamba. pp. 233-274 in Susman R L (ed.). *The Pygmy chimpanzee: evolutionary biology and behavior*. Plenum press, New York.
- Lambert JE (1998). Primate digestion: interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. *Evol Anthropol* 7, 8-20.
- Mohneke M, Fruth B (2008). Bonobo (*Pan paniscus*) density estimation in the SW-Salonga National Park, Democratic Republic of Congo: common methodology revisited. pp. 151-166. in Furuichi T, Thompson J (eds.). *Bonobos: behavior, ecology, and conservation*. Springer, New York.
- Milner-Gulland EJ, Bennett EL (2003). Wild meat: the bigger picture. *Trends Ecol Evol* 18, 351-357.
- Muller-Landau HC (2007). Predicting the long-term effects of hunting on plant species composition and diversity in tropical forests. *Biotropica* 39, 372-384.
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol Evol* 15, 278-285.
- Nathan R, Perry G, Cronin JT, Strand AE, Cain ML (2003). Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos* 103, 261-273.
- Nielsen NH, Jacobsen MW, Graham LLB, Morrogh-Bernard HC, D'Arcy LJ, Harrison M E (2011). Successful germination of seeds following passage through orang-utan guts. *J Trop Ecol* 27, 433-435.
- Poulsen JR, Clark CJ, Smith TB (2001). Seed dispersal by a diurnal primate community in the Dja Reserve, Cameroon. *J Trop Ecol* 17, 787-808.
- Poulsen JR, Clark CJ, Connor EF, Smith TB (2002). Differential resource use by primates and hornbills: implications for seed dispersal. *Ecology* 83, 228-240.
- Redford KH (1992). The empty forest. *Bioscience* 42, 412-422.
- Real R, Vargas JM (1996). The probabilistic basis of Jaccard's index of similarity. *Syst Biol* 45, 380-385.
- Robertson AW, Trass A, Ladley JJ, Kelly D (2006). Assessing the benefits of frugivory for seed germination: the importance of the deinhibition effect. *Funct Ecol* 20, 58-66.
- Schupp E (1992). The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *Am Nat* 140, 526-530.

- Schupp E (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Plant Ecol*, 107, 15-29.
- Schupp EW, Jordano P, Gomez JM (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytol* 188, 333-353.
- Tsuji Y, Yangozene K, Sakamaki T (2010). Estimation of seed dispersal distance by the bonobo, *Pan paniscus*, in a tropical forest in Democratic Republic of Congo. *J Trop Ecol* 26, 115-118.
- Vanthomme H, Bellé B. et Forget, P.-M. 2010. Bushmeat hunting alters recruitment of large-seeded plant species in Central Africa. *Biotropica* 42, 672-679.
- Vidal MM, Pires MM, Guimarães PR (2013). Large vertebrates as the missing components of seed-dispersal networks. *Biol Conserv* 163, 42-48.
- Voysey BC, McDonald KE, Rogers ME, Tutin CEG, Parnell RJ (1999). Gorillas and seed dispersal in the Lope Reserve, Gabon. I: Gorilla acquisition by trees. *J Trop Ecol* 15, 23-38.
- Wrangham RW, Chapman CA, Chapman LJ (1994). Seed dispersal by forest chimpanzees in Uganda. *J Trop Ecol* 10, 355-368.
- Wright SJ, Stoner KE, Beckman N, Corlett RT, Dirzo R, Muller Landau HC, Nuñez-Iturri, G, Peres CA, Wang BC (2007). The plight of large animals in tropical forests and the consequences for plant regeneration. *Biotropica* 39, 289-291.

Notes

1 **Remerciements.** Nous remercions l'Institut Congolais pour la Conservation de la Nature (ICCN) pour la permission de conduire les recherches dans le parc national de la Salonga et le village de Lompole et ses habitants pour leur permission d'utiliser la forêt de leurs ancêtres. Ces recherches ont bénéficié du financement de la société Max-Planck, le ministère allemand fédéral de l'Éducation et de la Recherche, le conseil régional de Bourgogne, la Société Francophone de Primatologie et la Société Française d'Écologie. Nous remercions les travailleurs locaux et internationaux de LuiKotale.

Cet article est la version française de l'article publié en anglais : Ecological services performed by the bonobo (*Pan paniscus*): seed dispersal effectiveness in tropical forest, David Beaune, François Bretagnolle, Loïc Bollache, Chloé Bourson, Gottfried Hohmann and Barbara Fruth, *Journal of Tropical Ecology* / Volume 29 / Issue 05 / September 2013, pp 367 – 380, DOI: 10.1017/S0266467413000515, Published online: 20 September 2013 [http://journals.cambridge.org/abstract_S0266467413000515]. Adaptation en Français réalisée par l'auteur D. Beaune, avec l'aimable autorisation des Editions Cambridge University Press, Publishers of the *Journal of Tropical Ecology*.

Pour citer cet article

Référence électronique

David Beaune, François Bretagnolle, Loïc Bollache, Chloé Bourson, Gottfried Hohmann et Barbara Fruth, « Les services écologiques des bonobos (*Pan paniscus*) », *Revue de primatologie* [En ligne], 5 | 2013, document 59, mis en ligne le 31 mars 2014, Consulté le 14 avril 2014. URL : <http://primatologie.revues.org/1641> ; DOI : 10.4000/primatologie.1641

À propos des auteurs

David Beaune

Max-Planck-Institute for Evolutionary Anthropology, Department of Primatology, Leipzig, Germany et Laboratoire Biogéosciences, UMR CNRS 6282, Université de Bourgogne, Dijon, France
Auteur pour la correspondance : david.beaune@gmail.com

François Bretagnolle

Laboratoire Biogéosciences, UMR CNRS 6282, Université de Bourgogne, Dijon, France et UMR 5175 CEFE-CNRS, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier 5, France

Loïc Bollache

Université de Bourgogne, F-21000 Dijon, France et INRA, UMR 1347 Agroécologie, BP 86510 F-21000, Dijon, France

Chloé Bourson

Max-Planck-Institute for Evolutionary Anthropology, Department of Primatology, Leipzig, Germany et Université de Bourgogne, F-21000 Dijon, France

Gottfried Hohmann

Max-Planck-Institute for Evolutionary Anthropology, Department of Primatology, Leipzig, Germany

Barbara Fruth

Max-Planck-Institute for Evolutionary Anthropology, Department of Primatology, Leipzig, Germany

Droits d'auteur

© SFDP

Résumés

L'écologie des forêts d'Afrique tropicale dépend non seulement de la protection des habitats, mais également de la protection des espèces qui la composent telle que les primates frugivores, identifiés parmi les disperseurs de graines les plus importants pour de nombreuses plantes. L'étude de la dispersion de graines par des bonobos (*Pan paniscus*) dans une forêt tropicale humide du bassin du Congo est ici présentée. Les bonobos sont principalement frugivores (66% de toutes les sessions d'alimentation). Ils passent environ 3,5 h/jour à avaler des graines qui sont transportées dans l'intestin pendant 24 heures en moyenne. Pendant l'étude comportementale (22 mois), les graines de plus de 91 espèces de plantes ont été identifiées comme étant dispersées par endozoochorie dans l'estomac à une distance moyenne de 1,2 km de l'arbre-parent. Les graines passées germent plus rapidement, à des taux plus élevés et avec une plus grande survie post-dispersion que les graines non passées par le tube digestif d'un bonobo. L'influence du bonobo dans le réseau écologique devrait affecter 40 % des espèces d'arbres et 65 % des arbres individuels. Puisque les chevauchements fonctionnels avec d'autres frugivores sont faibles, le bonobo en tant que vecteur de dispersion de graines est susceptible d'affecter la structure et la dynamique des forêts. Nos conclusions classifient le bonobo (espèce menacée d'extinction) comme probable jardinier de la forêt du Congo.

Ecological services performed by the bonobo (*Pan paniscus*)

Survival of Afrotropical primary forests depends not only on habitat protection but also on the protection of animal species such as frugivorous primates, recognized as the most important seed dispersers for many plants. Here we investigate seed-dispersal services by the bonobo (*Pan paniscus*) in an evergreen lowland tropical rain forest of the Congo Basin. In the long-term research site of LuiKotale, we investigated food habits and seed processing based on 22 mo of behavioural observation, seed trial experiment and long-term daily GPS tracking of a habituated ape community. Bonobos were mainly frugivores (66% of all feeding sessions), spending about 3.5 h d⁻¹ swallowing seeds that were transported for an average of 24 h in the gut. On average, an individual bonobo dispersed 172 kg y⁻¹ of seeds (or 220,000 seeds y⁻¹) of more than 91 plant species by endozoochory over an average distance of 1.2 km from the parent tree. Passed seeds germinated more rapidly, more successfully and had greater post-dispersal survival than unpassed seeds. Bonobo-dispersed plants accounted for 40% of tree species and 65% of individual trees in the study site (12 1-ha plots census). Since bonobos show little functional overlap with other frugivores, the loss of their seed-dispersal services is likely to affect forest structure and dynamics. Our results justify description of the threatened bonobo as a gardener of the Congo forest.

Entrées d'index

Mots-clés : Afrique, bassin du Congo, dispersion de graine, distance de dispersion, écologie forestière, mutualisme, pluie de graine, relation plante-animal, zoochorie

Keywords : africa, Congo basin, forest ecology, long-distance dispersal, seed dispersal, seed rain, seed shadow, zoochory

Thématique : écologie, nutrition