

L'ARBRE QUI CACHE L'ÉLÉPHANT DE SAVANE. ÉTUDES GÉNÉTIQUE ET MORPHOLOGIQUE PAR MACHINE LEARNING DES ÉLÉPHANTS DE SEBITOLI, OUGANDA

THE TREE THAT HIDES THE SAVANNA ELEPHANT. GENETIC AND MORPHOLOGICAL STUDIES USING MACHINE LEARNING ON THE ELEPHANTS OF SEBITOLI, UGANDA

Sabrina KRIEF ^{1,2} , Julie BONNALD ^{1,2,3}, Jose UTGE ¹, Jean-Michel KRIEF ², Raphaël CORNETTE ⁴

Manuscrit initial reçu le 12 septembre 2024, manuscrit révisé reçu le 8 novembre 2024, accepté le 12 novembre 2024

RÉSUMÉ

Les fermiers cultivant autour de la forêt de Sebitoli en Ouganda rapportent l'existence d'éléphants de taille et de comportements hétérogènes. Nos travaux conduits dans cette zone forestière, s'appuyant sur des méthodes de génétique et de morphométrie couplée à du *machine learning*, confirment l'existence de morphotypes différents et génétiquement distincts. Ils montrent également la présence majoritaire d'éléphants de savane et d'hybrides fertiles dans cette zone forestière. Depuis 2021, l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) considère qu'il existe deux espèces d'éléphants d'Afrique, l'éléphant de forêt (*Loxodonta cyclotis*), "en danger critique d'extinction", et l'éléphant de savane (*Loxodonta africana*), "en danger". Bien que nos résultats soient en faveur de l'existence d'une seule espèce biologique, la division en deux écotypes ou sous-espèces morphologiquement distincts se justifie. En effet, il est urgent de protéger les éléphants d'Afrique de forêt car les menaces qui pèsent sur la forêt tropicale s'additionnent à celles qui touchent les éléphants de savane. Nos résultats posent aussi la question du statut de conservation des hybrides.

Mots-clés : *Loxodonta africana*, *Loxodonta cyclotis*, conservation, forêt tropicale, Afrique

ABSTRACT

Farmers around the Sebitoli forest in Uganda report the existence of elephants of different sizes and behaviors. Our work - based on morphometry methods with deep learning analysis and on genetics - carried out in this forest area, confirms the existence of different morphotypes, the majority of savannah elephants but also fertile hybrids. Since 2021, the IUCN considers that there are two species of African elephants, the "critically endangered" forest elephant (*Loxodonta cyclotis*) and the "endangered" savannah elephant (*Loxodonta africana*). Although our results support the existence of a single biological species, the division into two morphologically distinct ecotypes or sub-species is justified. Indeed, there is an urgent need to protect African forest elephants, as threats to their rainforest habitat add to those affecting savannah elephants. Our results also raise the question of the conservation status of hybrids.

Keywords: *Loxodonta africana*, *Loxodonta cyclotis*, conservation, tropical rainforest, Africa

1- UMR7206 Eco-Anthropologie, Muséum national d'Histoire naturelle/CNRS/Université Paris-Cité, 17 place du Trocadéro, Paris, France.

E-mail : sabrina.krief@mnhn.fr

2- Sebitoli Chimpanzee Project, Fort Portal, Uganda.

3- Parc Zoologique de Paris, Muséum national d'Histoire naturelle, 53 avenue de Saint Maurice, 75012 Paris, France.

4- Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB), Muséum national d'Histoire naturelle/CNRS/Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles, CP 50, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France.



INTRODUCTION

Dans une étude conduite en 2012, dans la zone de Sebitoli, au nord du parc de Kibale (Ouganda), des fermiers rapportaient la présence de deux sortes d'éléphants qui se différenciaient par leur morphologie et leur comportement. Ils remarquaient que certains individus, plutôt grands, étaient placides (Capelot 2013). D'autres, petits et à la peau plus foncée, étaient plus agressifs. Ces derniers étaient au cœur du conflit humains/éléphants, car -en plus de piétiner les zones cultivées- ils refusaient de partir, chargeant et menaçant les agriculteurs. Parfois, lors d'une incursion dans un champ de maïs, les fermiers observaient ces deux types d'éléphants dans un même groupe.

Selon la littérature, il existe bien deux sortes d'éléphants en Afrique qui se distinguent par leurs phénotypes : de plus petite taille, avec des oreilles arrondies et de longues défenses fines dirigées vers le sol, les éléphants de forêt se différencient de ceux de savane qui portent de grandes oreilles de forme triangulaire et des défenses souvent plus épaisses et courbes dirigées vers l'avant (Grubb *et al.* 2000 ; Morgan & Lee 2003). On note aussi des différences comportementales entre ces éléphants, associées à leur milieu de vie : les éléphants de forêt seraient plus frugivores que les éléphants de savane dont le régime alimentaire est principalement composé d'herbes (Merz 1981 ; Short 1981 ; Short 1983 ; White *et al.* 1993 ; Grubb *et al.* 2000 ; Turkalo & Fay 2001 ; Morgan & Lee 2007). Enfin, leurs caractéristiques sociales, selon les références, diffèrent également. Ainsi, les éléphants de forêt vivent généralement en petits groupes d'un à quatre individus (White *et al.* 1993 ; Grubb *et al.* 2000 ; Turkalo & Fay 2001), contrairement aux éléphants de savane qui vivent en grands groupes familiaux d'une dizaine d'individus et plus (Buss 1961 ; Douglas-Hamilton 1973).

Le dernier rapport portant sur la situation des éléphants en Afrique considère qu'il ne resterait que 415 000 éléphants d'Afrique dans 37 pays dont seulement 9 % seraient des éléphants de forêt (Thouless *et al.* 2016).

Pendant longtemps, ces deux types d'éléphants d'Afrique étaient considérés comme des sous-espèces, vivant pour l'un en zone forestière et pour l'autre en zone de savane, mais appartenant à une même espèce classée comme vulnérable sur la liste rouge des espèces menacées de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature). Depuis 2021, ils sont considérés comme appartenant à deux espèces distinctes : les éléphants de savane (*Loxodonta africana*) et les éléphants de forêt (*Loxodonta cyclotis*) (Hart *et al.* 2021 ; Gobush *et al.* 2021). Bien que les éléphants soient globalement menacés (Maisels *et al.* 2013), les éléphants de forêt sont plus fortement touchés par la perte, la fragmentation et la dégradation des forêts en raison de l'expansion de l'agriculture, ainsi que par le commerce illégal de l'ivoire, celui des éléphants de forêt étant réputé de meilleure qualité.

La description des fermiers de la zone de Sebitoli, en Ouganda, pouvait donc correspondre à ces deux types d'éléphants. En effet, on considère ces deux espèces comme assez strictement inféodées à des milieux spécifiques mais, dans certaines zones géographiques, leur aire de répartition se chevauche (Pfeffer 1989 ; Groves & Grubb 2000).

Notre hypothèse est donc que Sebitoli, zone forestière d'altitude moyenne (1 600 m), pourrait être une zone où cohabitent éléphants de savane et de forêt : bien que l'habitat soit théoriquement favorable aux éléphants de forêt, la dégradation des forêts, le braconnage et/ou les conflits dans les zones voisines auraient pu favoriser le déplacement des éléphants de savane vers ces zones. Dans ce cas, si les éléphants appartiennent à deux espèces distinctes - selon le concept biologique et usuel d'« espèce » basé sur l'interfécondité - comme le suggère le récent changement de catégorie proposé par l'UICN (2021), des hybrides non fertiles pourraient coexister. En revanche, la présence d'hybrides fertiles signifierait que les éléphants d'Afrique n'appartiennent qu'à une seule et même espèce ou que, malgré un isolement génétique entre les éléphants de forêt et de savane datant de 2,6 à 5,6 millions d'années (Barriol *et al.* 1999 ; Roca *et al.* 2001 ; Eggert *et al.* 2002 ; Rohland *et al.* 2010), le processus de spéciation n'a pas encore abouti à un isolement reproductif complet.

Pour tester et vérifier l'hypothèse de la coexistence d'éléphants de forêt, de savane et hybrides, une thèse de doctorat a été réalisée à l'École Doctorale du Muséum national d'Histoire naturelle par Julie Bonnald Baer (Alfort 2017), encadrée scientifiquement par Sabrina Krief (Alfort 1997) et conduite en collaboration avec plusieurs équipes (voir la section « remerciements ») et collègues, notamment Raphaël Cornette (pour la partie morphologique) et Jose Utge (pour la partie génétique). Les travaux décrits ci-après sont issus de cette étude, dont l'objectif était de décrire morphologiquement et génétiquement les éléphants présents dans la zone de Sebitoli, en forêt et en interface forêt/zone agricole.

Cependant, en forêt, l'observation des éléphants est non seulement difficile mais dangereuse, les éléphants au repos étant silencieux et pouvant charger lorsque la distance des observateurs est trop réduite (Omeja *et al.* 2016). Notre analyse s'est donc appuyée sur des images obtenues à partir de caméras à détection de présence (*Camera-Trap*, ci-après CT) et des analyses génétiques réalisées à partir de crottins échantillonnés dans la zone d'étude.



SITE D'ÉTUDE

Cette étude a été menée dans la région de Sebitoli, à l'extrême nord du parc national de Kibale dans le sud-ouest de l'Ouganda (Figure 1 ; Krief et al. 2014). Le parc occupe 795 km² de forêt humide de moyenne altitude, de forêt secondaire, de prairies, de marécages et de plantations d'eucalyptus et de pins (Chapman & Lambert 2000). La forêt de Sebitoli, exploitée commercialement dans les années 1970, est maintenant composée de 70 % de forêts dégradées ou en régénération et 14 % de forêts matures (Bortolamiol et al. 2014).

La densité de population humaine autour du parc est élevée et l'interface avec le parc national est composée de paysages anthropisés, avec peu de fragments forestiers (Hartter 2010). La périphérie du parc est principalement occupée par des plantations de thé et d'eucalyptus, ainsi que des cultures vivrières qui attirent la faune, notamment les éléphants (Naughton-Treves 1998). Un corridor relie le parc national de Kibale à celui de Queen Elizabeth au sud, lequel est lui-même proche du parc national du Rwenzori en Ouganda et de celui des Virunga en République Démocratique du Congo (Figure 1).

La zone d'étude dite de Sebitoli est le domaine vital d'une communauté de chimpanzés suivis depuis 2008 par Sabrina Krief, fondatrice et co-directrice avec Jean-Michel Krief du *Sebitoli Chimpanzee Project* (SCP). Au sein du SCP, une équipe de trois personnes est dédiée à l'étude de la faune via des *camera traps* (Couturier et al. 2023).

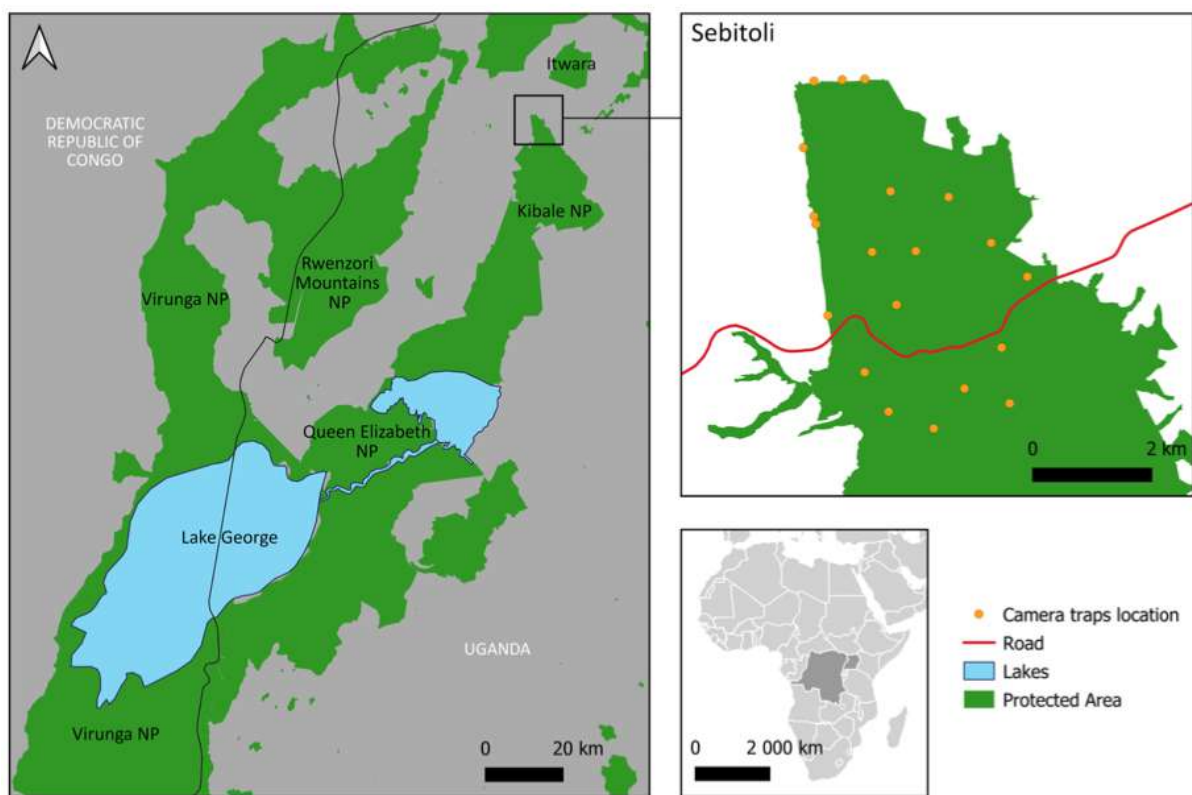


Figure 1 : Carte de la frontière République Démocratique du Congo-Ouganda et ses aires protégées. Zone de Sebitoli, au nord du parc national de Kibale (Ouganda) et localisation des camera-traps utilisées dans l'étude (©Julie Bonnard)

MÉTHODES

Les détails méthodologiques sont décrits dans Bonnard et al. (2021 ; 2023) et Aznar-Cormano et al. (2021).

Morphologie étudiée par *Machine-Learning*

En bref, la première étape a consisté à choisir 6 critères morphologiques (Figure 2) pour distinguer les deux types d'éléphants et à tester la fiabilité de ces critères. Pour ce faire, nous avons rassemblé les photos de 171 éléphants de savane et de 125 éléphants de forêt issues de 11 pays différents. Une approche par *Machine Learning* supervisée a été utilisée avec un algorithme de type *k nearest neighbors* (dite *k NN*) afin de réévaluer la discrimination entre espèces (Ripley 2007).



La seconde étape vise à caractériser les éléphants de Sebitoli à partir de clips vidéos obtenus par *camera-trapping* (13 HD video traps Reconyx XR-6 Ultrafire™ et une HD video trap Bushnell Trophy Cam HD Max™). Les *camera traps* ont été placées en forêt, et les vidéos ont été lues et annotées par l'équipe de terrain du SCP. Pour cette étude, 1 408 vidéos comportant des éléphants ont été sélectionnées parmi les 12 483 vidéos enregistrées entre novembre 2017 et mars 2018 à partir des 14 *camera traps* (Figure 1). Une analyse statistique multivariée Analyse des Correspondances Multiples (*Multiple Correspondance Analysis*, MCA) a été réalisée. Enfin, une approche en *Machine Learning*, *K-means* non supervisée (Hartigan & Wong 1979) a été effectuée pour caractériser les différents phénotypes présents sur la zone.

Génétique

La méthodologie est décrite dans Bonnard et al. (2021). En résumé, 187 échantillons de selles fraîches ont été collectés en forêt et dans les champs cultivés en lisière de forêt, dans la région de Sebitoli. Pour chaque échantillon, 10 à 15 g de selles ont d'abord été placés dans de l'éthanol pendant 48 h, puis séchés et conservés sur silicagel dans des pots à coproscopie à température ambiante. Quinze microsatellites autosomaux ont permis de déterminer le nombre d'individus (deux échantillons sont considérés comme issus d'un même individu si au moins 9 loci sont identiques) et l'espèce ou le statut hybride (Bonnard et al. 2021). Les individus de cette étude ont été combinés avec 2 407 échantillons de référence puis soumis au programme EBhybrids™ (Mondol et al. 2015). Pour chaque échantillon, une probabilité d'être un individu pur ou hybride (avec 5 catégories d'hybrides : F1, F2, backcrossed savane, backcrossed forêt, autre) est donnée.

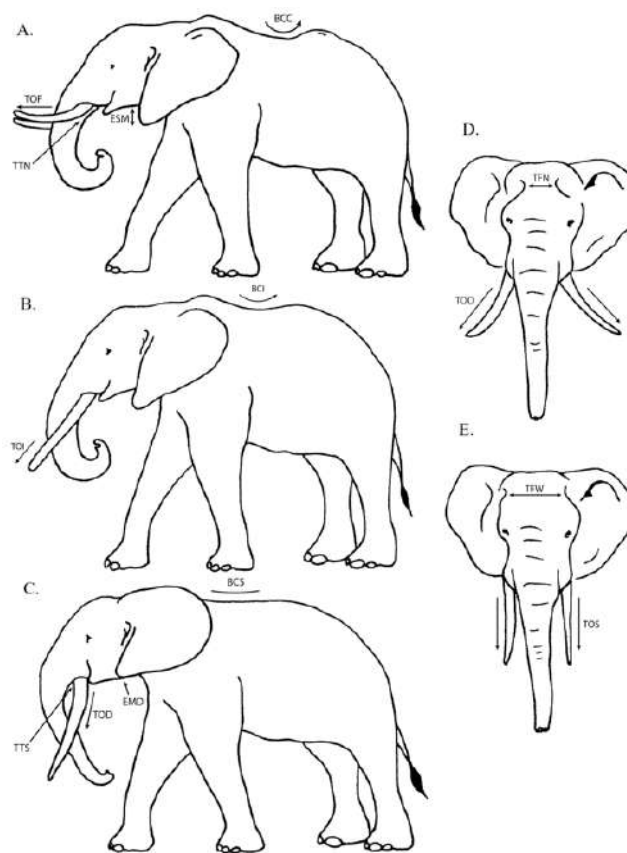


Figure 2 : Illustrations des variables morphologiques utilisées dans l'étude.

ESM: Ear below the line of the mandible (oreille sous la ligne de la mandibule); **EMD**: Ear above or at the line of the mandible (oreille au-dessus de la ligne de la mandibule); **TTN**: No space between the tusks and the trunk (pas d'espace entre les défenses et la trompe); **TTS**: Space between the tusks and the trunk (espace entre les défenses et la trompe); **TOF**: Tusks pointing forward (défenses pointant vers l'avant); **TOI**: Intermediate orientation of the tusks (orientation intermédiaire des défenses); **TOD**: Tusks pointing downward (défenses pointant vers le bas); **TOO**: Tusks directing outward (défenses orientées vers l'extérieur); **TOS**: Tusks directing inward or parallel (défenses droites ou orientées vers l'intérieur); **TFN**: Narrow temporal fossae (espace étroit entre les fosses temporales); **TFW**: Wide temporal fossae (espace large entre les fosses temporales); **BCC**: Concave back curvature (dos concave); **BCI**: Intermediate back curvature (courbure du dos intermédiaire); **BCS**: Straight back curvature (dos droit). **A et D**: Phénotype typique d'un éléphant de savane; **C et E**: Phénotype typique d'un éléphant de forêt; **B**: Phénotype intermédiaire (© Julie Bonnard)



RÉSULTATS

Morphométrie

Les approches statistiques multivariées et l'analyse en K-means non supervisée ont montré la présence de trois types de phénotypes, à savoir le phénotype attendu de type forêt (12 % des images), un phénotype de type savane (37 %) et un troisième groupe (51 %). Ce dernier correspond à un morphotype intermédiaire entre le groupe des phénotypes de savane et celui des phénotypes de forêt et semble donc correspondre à des individus hybrides (Figure 2).

Génétique

Sur les 187 échantillons fécaux collectés, 177 ont pu être assignés à 91 individus différents. De façon surprenante pour une zone forestière, sur ces 91 individus, aucun éléphant de forêt n'a été détecté durant cette étude. Une très grande proportion (81,3 %) étaient des individus hybrides, principalement de la deuxième génération ou plus. La présence de plusieurs individus hybrides de deuxième génération ou plus dont un des parents était un éléphant de forêt montrent que les types « forêt » sont présents dans la zone mais n'ont pas été échantillonnés dans cette étude. Seuls 18,7 % d'éléphants de savane ont été détectés, tous originaires de la frontière entre la République Démocratique du Congo et l'Ouganda. Seul un individu était hybride de première génération, alors que 73 (98,7 %) étaient au moins de deuxième génération.

DISCUSSION

Ainsi que le soulignent très pertinemment les fermiers cultivant en périphérie du parc forestier de Kibale en Ouganda, la morphologie des éléphants dans la région n'est pas homogène et souligne une dynamique de populations probablement en lien avec les activités humaines et la forte capacité d'adaptation des éléphants. Le premier fait étonnant est que certains individus étaient bien de morphologie correspondant à celle d'éléphants de savane, qu'on ne s'attendait pas à trouver en zone forestière. L'analyse génétique a confirmé que 18,7 % des individus étaient de type « savane ». La seconde surprise vient de la rareté des éléphants de forêt, de plus petit gabarit (12 % des images correspondaient à ce type mais aucun des 177 échantillons fécaux n'a été émis par un éléphant de forêt). Par contre, les deux méthodes ont permis de mettre en évidence l'existence d'individus de type « hybrides ». Le fait que la plupart n'étaient pas de première génération indique que ces hybrides sont fertiles. Ces résultats montrent que, d'après nos données et selon le concept biologique usuel d'espèce, les éléphants d'Afrique appartiennent à une même espèce, contrairement à ce qui a été statué par l'UICN en 2021.

D'autres analyses sont nécessaires pour évaluer l'âge de cette zone d'hybridation. Nos résultats soulignent que les hybrides et les éléphants de savane peuvent se déplacer et vivre avec succès dans les zones forestières. La migration des éléphants du parc national des Virunga, forestier, vers le parc national Queen Elizabeth, de savane, a été observée à plusieurs reprises depuis les années 1960, et il semble qu'elle soit en grande partie unidirectionnelle de la République Démocratique du Congo vers l'Ouganda (Keigwin *et al.* 2016). Il est probable que ces mouvements soient dus à des pressions de braconnage ainsi qu'à des modifications des habitats.

Nos résultats montrent également que les éléphants de forêt sont rares, même dans leur habitat d'origine. Dans le contexte actuel de fortes menaces pesant sur les éléphants d'Afrique, il est crucial de renforcer les efforts de conservation des différents types avant qu'il ne soit trop tard. Par conséquent, la décision de l'UICN de les distinguer se justifie, quel que soit leur statut d'espèce, de sous-espèce ou d'écotype, car elle permet d'alerter mais également de renforcer la conservation des éléphants de forêt. En effet, il est urgent d'attirer l'attention, de dénombrer et de protéger les éléphants d'Afrique de forêt car les menaces qui pèsent sur leur habitat - la forêt tropicale - s'additionnent à celles qui touchent les éléphants de savane (braconnage, trafic d'ivoire, infrastructures et anthropisation du milieu limitant leurs déplacements...). Nos résultats et l'annonce de l'UICN posent aussi la question du statut de conservation des hybrides. Nous suggérons que les zones d'hybridation soient l'objet d'une attention tout particulière et de mesures de protection renforcées, afin de préserver non seulement les individus de type « forêt » qui y sont présents, mais aussi leurs hybrides qui présentent une capacité d'utilisation et de régénération de la forêt tropicale utile pour la conservation de cet écosystème menacé. Dans ces zones, nous suggérons que tous les individus aient le statut de protection le plus élevé puisqu'il est difficile de les discriminer visuellement.

CONCLUSION

Ces recherches soulignent l'intérêt scientifique de combiner différentes approches méthodologiques (sciences humaines, génétique, étude morphologique, *Machine Learning*...) pour une meilleure connaissance et préservation des écosystèmes et de leur fonctionnement. Les résultats de cette étude montrent d'une part la grande adaptabilité des éléphants à des milieux écologiques différents, d'autre part la grande vulnérabilité du morphotype « forêt », retrouvé en faible proportion dans un habitat pourtant forestier. Ils mettent en exergue le besoin de donner un statut de conservation aux hybrides fertiles d'espèces protégées.



REMERCIEMENTS

Nous remercions l'Uganda Wildlife Authority de nous autoriser à conduire nos recherches dans le parc national de Kibale et de nous apporter leur soutien dans les activités de conservation et recherche, Kinome pour la contribution au financement de la thèse de Julie Bonnald, la Fondation Prince Albert 2 et le Fonds Français pour l'Environnement Mondial pour le soutien financier au Sebitoli Chimpanzee Project. Nous adressons nos plus vifs remerciements à l'équipe du Sebitoli Chimpanzee Project pour le travail de terrain effectué au quotidien, l'encadrement des recherches et des étudiants. Nous remercions les personnes ayant participé aux études génétiques, notamment Régis Debruyne et Samuel Wasser, ainsi que le Plateau Technique de Paléogénomique et Génétique Moléculaire du MNHN au Musée de l'Homme pour avoir permis la réalisation des analyses génétiques.

RÉFÉRENCES

- Aznar-Cormano L, Bonnald J, Krief S, Guma N, Debruyne R. Molecular sexing of degraded DNA from elephants and mammoths: a genotyping assay relevant both to conservation biology and to paleogenetics. *Scientific Reports* 2021; 11(1): 7227
- Barriel V, Thuët E, Tassy P. Molecular phylogeny of Elephantidae. Extreme divergence of the extant forest African elephant. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie.* 1999 ; 322 : 447-454
- Bonnald J, Utge J, Kuhner MK, Wasser SK, Asalu E, Okimat JP et al. Who are the elephants living in the hybridization zone? How genetics may guide conservation to better protect endangered elephants. *Global Ecology and Conservation* 2021; 32: e01917
- Bonnald J, Cornette R, Pichard M, Asalu E, Krief S. Phenotypic characterization of African savannah and forest elephants, with special emphasis on hybrids: the case of Kibale National Park, Uganda. *Oryx* 2023; 57(2): 188-195
- Bortolamiol S, Cohen M, Potts K, Pennec F, Rwaburindore P, Kasenene J et al. Suitable habitats for endangered frugivorous mammals: small-scale comparison, regeneration forest and chimpanzee density in Kibale National Park, Uganda. *PLoS One* 2014; 9(7): e102177
- Buss IO. Some observations of food habits and behavior of the African Elephant. *The Journal of Wildlife Management* 1961; 25 : 131-148
- Capelot J. Des techniques de défenses entre traditions et innovations dans les conflits hommes-éléphants. Étude ethno-éthologique dans le nord-est du parc national de Kibale (Ouganda). Mémoire de Master 2, Spécialité Environnement, Développement, Territoires, Société. 2013
- Chapman CA & Lambert JE. Habitat alteration and the conservation of African primates: case study of Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology* 2000; 50: 169-185
- Comstock K, Georgiadis N, Pecon-Slattey J, Roca A, Ostrander E, O'Brien S et al. Patterns of molecular genetic variation among African elephant populations. *Molecular Ecology* 2002; 11: 2489-2498
- Couturier C, Lacroux C, Okimat JP, Asalu E, Krief S. Inter-individual differences in crop foraging behavior of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at a forest-agriculture interface. *Journal of Mammalogy* 2023; 104(2): 387-400
- Douglas-Hamilton I. On the ecology and behaviour of the Lake Manyara elephants. *African Journal of Ecology* 1973; 11(3-4): 401-403.
- Eggert LS, Rasner CA, Woodruff DS. The evolution and phylogeography of the African elephant inferred from mitochondrial DNA sequence and nuclear microsatellite markers. *Proc R Soc Lond.* 2002; B269: 1993-2006. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2070>
- Gobush KS, Edwards CT, Maisels F, Wittemyer G, Balfour D, Taylor RD. *Loxodonta cyclotis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T181007989A181019888. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T181007989A204404464.en>.
- Groves CP & Grubb P. Do *Loxodonta cyclotis* and *L. africana* interbreed? *Elephant* 2000; 2: 4-7.
- Grubb P, Groves CP, Dudley JP, Shoshani J. Living african elephants belong to two species: *Loxodonta africana* (Blumenbach 1797) and *Loxodonta cyclotis* (Matschie 1900), *Elephant* 2000; 2(4): 1-4.
- Hart J, Gobush K, Maisels F, Wasser S, Okita-Ouma B, Slotow R. African Elephant Specialist Group's 2021 Red List Assessment and Status Report treat forest and savanna elephants as separate species. *Oryx*, 2021; 55(2): 169-172.
- Hartigan JA & Wong MA. A k-means clustering algorithm. *Applied statistics* 1979; 28(1): 100-108.
- Hartter J. Resource use and ecosystem services in a forest park landscape. *Society and Natural Resources*: 23(3): 207-223.
- Keigwin M, Wabukawo V, Wasser SK, Chapman C Impacts on transboundary elephant movements between Queen Elizabeth Conservation Area, Uganda and Parc National des Virunga, Democratic Republic of Congo. *Pachyderm* 2016; 57: 118-121.
- Krief S, Cibot M, Bortolamiol S, Seguya A, Krief JM, Masi S. Wild chimpanzees on the edge: nocturnal activities in croplands. *PLoS One* 2014; 9(10): e109925.
- Maisels F, Strindberg S, Blake S, Wittemyer G, Hart J, Williamson EA et al. Devastating decline of forest elephants in Central Africa. *PLoS One* 2013; 8(3) : e59469.
- Merz G. Recherches sur la biologie de nutrition et les habitats préférés de l'éléphant de forêt, *Loxodonta africana cyclotis* Matschie, 1900. *Mammalia* 1981; 45(3): 299-312. <https://doi.org/10.1515/mamm.1981.45.3.299>
- Mondol I, Moltke J, Hart M, Keigwin L, Brown M, Stephens S, Wasser K. New evidence for hybrid zones of forest and savanna elephants in central and west Africa. *Molecular Ecology* 2015; 24: 6134-6147.
- Morgan BJ & Lee PC. Forest elephant (*Loxodonta africana*



cyclotis) stature in the Réserve de Faune du Petit Loango, Gabon. *J Zool Lond.* 2003; 259: 337-344.

- Morgan BJ & Lee, PC. Forest elephant group composition, frugivory and coastal use in the Réserve de Faune du Petit Loango, Gabon. *African Journal of Ecology* 2007; 45: 519-526. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2007.00762.x>
- Omeja PA, Lawes MJ, Corriveau A, Valenta K, Sarkar D, Paim FP, Chapman CA. Recovery of tree and mammal communities during large-scale forest regeneration in Kibale National Park. *Biotropica* 2016; 48(6) : 770-779.
- Pfeffer P. Vie et mort d'un géant : *l'éléphant d'Afrique*. Paris: Editions Flammarion; 1989.
- Ripley BD. *Pattern Recognition and Neural Networks*. Cambridge University Press, Cambridge, UK; 2007.
- Roca AL, Georgiadis N, Pecon-Slattery J, O'Brien SJ. Genetic evidence for two species of elephant in Africa. *Science* 2001; 293(5534): 1473-1477.
- Rohland N, Reich D, Mallick S, Meyer M, Green RE et al. Genomic DNA sequences from mastodon and woolly mam-

moth reveal deep speciation of forest and savanna elephants. *PLoS Biol.* 2010; 8(12): e1000564.

- <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000564>.
- Short JC. Diet and feeding behaviour of the forest elephant. *Mammalia* 1981; 45: 177-185.
- Short JC. Density and seasonal movements of forest elephant (*Loxodonta africana cyclotis*, Matschie) in Bia National Park, Ghana. *African Journal of Ecology* 1983; 21: 175-184.
- Thouless CR, Dublin HT, Blanc JJ, Skinner DP, Daniel TE, Taylor RD et al. African Elephant Status Report 2016. *An update from the African Elephant Database*; 2016.
- Turkalo AK & Fay JM. Forest elephant behavior and ecology: observations from the Dzanga Saline. *African Rain Forest Ecology and Conservation*. Yale University Press, New Haven; 2001.
- White LJT, Tutin CEG, Fernandez M. Group composition and diet of forest elephants, *Loxodonta africana cyclotis* Matschie 1900, in the Lope Reserve, Gabon. *African Journal of Ecology* 1993; 31: 181-199.

