Master : Gestion Intégrées des Maladies Animales Tropicales
année universitaire 2019-2020

Rapport de stage

Caractérisation de la dynamique d'exposition des humains aux réservoirs mammifères par l'analyse des fréquences de contacts interspécifiques en République Démocratique du Congo

Présenté le 10 juin 2020 par **Thibaut Langlois**

Réalisé à l'Institut Pasteur de Paris (France)

sous la direction de **Tamara Giles-Vernick**

dans l'Unité *Anthropologie et Ecologie de l'Emergence des Maladies*

dans le cadre du projet ANR MICROTONE

du 06/01/2020 au 05/06/2020

Résumé

La probabilité d'exposition des humains aux animaux hôtes d'agents potentiellement infectieux est une composante essentielle du risque d'émergence zoonotique. Pourtant, cette fréquence de contact n'est pas ou mal évaluée dans la littérature scientifique. Dans l'objectif de caractériser précisément les modalités et les fréquences d'expositions aux espèces mammifères, une enquête participative incluant 25 volontaires a ainsi été menée dans la province de Maï-Ndombe, à l'ouest de la République Démocratique du Congo. Il a été constaté que chaque volontaire était en moyenne entré en contact (physiquement, visuellement ou indirectement) avec 7,4 espèces animales différentes par jour. Plus des deux tiers de ces contacts concernaient des espèces domestiques ou péridomestiques, et intervenaient au sein même des villages, sans interaction physique avec l'animal. Les habitants sont exposés de manière continue aux déjections des chauves-souris et des rongeurs commensaux. Par ailleurs, une grande précision dans la description de l'ensemble des modalités d'expositions aux différentes espèces de mammifères sauvages a permis de montrer qu'il existe de fortes variations de profils de contacts selon l'espèce considérée. De plus, alors que les efforts de recherche sont habituellement tournés vers la chasse, cette enquête montre que les contacts avec les espèces sauvages ont plutôt eu lieu pendant les activités agricoles. Si la chasse reste une activité majoritairement masculine, les femmes, qui travaillent davantage au champ, sont soumises à autant de contacts avec des animaux sauvages que les hommes. Et même si ces derniers sont exposés à de forts risques de transmissions zoonotiques lors des activités de boucherie, les femmes ont finalement davantage de contacts à risque qu'eux, en cuisinant la viande. Des travaux en écologie et en anthropologie seront nécessaires pour dégager des facteurs environnementaux, animaux et humains qui déterminent pour partie ces résultats. Ainsi, l'analyse des fréquences de contacts permet d'étudier le système d'interactions entre humains et animaux de manière factuelle en remettant en cause les concepts simplificateurs présents dans certaines études sur les risques d'émergence zoonotique.

Mots clés : Réservoir mammifère ; Maladies infectieuses émergentes ; Zoonoses ; Contact humain-animal ; Viande de brousse ; One Health ; Afrique centrale

Abstract

The probability of human exposure to animal hosts of potential infectious agents is an essential component of the risk of a zoonotic emergence. However, this contact rate is not or poorly estimated in the scientific literature. In order to precisely characterize the exposure modalities and frequencies to the mammalian species, a participatory survey involving 25 volunteers was conducted in the province of Maï-Ndombe, in western DRC. It was found that each volunteer came into contact (physically, visually or indirectly) with an average of 7.4 different animal species per day. More than two thirds of the contacts involved domestic or peridomestic species, and took place within the villages, with no physical interaction with the animal. The inhabitants are thus continuously exposed to the droppings of bats and commensal rodents. In addition, a high degree of precision in the description of all modalities of exposure to the different species of wild mammals has made it possible to show that there are strong variations in contact profiles according to the species under consideration. Furthermore, while research efforts are usually focused on hunting, this survey demonstrates that contact with wildlife has tended to take place during agricultural activities. While hunting remains a predominantly male activity, women, who work more in the field, are subject to as much contact with wild animals as men. And even though men are exposed to a high risk of zoonotic transmission during butchering activities, women end up having more frequent contacts during cooking the meat. Work in ecology and anthropology will be needed to identify the environmental, animal and human factors that partly determine these results. Thus, the analysis of contact frequencies makes it possible to study the system of interactions between humans and animals in a factual manner by questioning the simplifying concepts present in certain studies about the risks of zoonotic emergence.

Key words: Mammalian reservoir, Emerging Infectious Diseases, Zoonosis, Human–animal contact, Bushmeat, One Health, Central Africa

Avant-propos lié aux conséquences de la crise sanitaire sur le stage

Mon stage a eu pour objectif de caractériser la nature et les fréquences d'exposition d'une population d'Afrique centrale à d'éventuels pathogènes zoonotiques. Les données exploitées sont issues d'une enquête quantitative participative menée en République Démocratique du Congo (de mars à août 2019), relative d'une part aux contacts entre humains et animaux domestiques et sauvages, d'autre part aux activités et pratiques humaines. Après deux mois intégralement consacrés à la saisie des questionnaires manuscrits sur le logiciel Excel, et deux semaines passées au nettoyage et à l'homogénéisation des données, le confinement a été annoncé à l'échelle nationale. La section de recherche dans laquelle je travaillais a donc été fermée, et je me suis confiné à mon domicile. Bien que mon activité ait assurément été moins affectée par la crise sanitaire que celles de mes collègues partis à l'étranger, la distanciation physique avec mes tuteurs a tout de même eu pour conséquence de réduire l'analyse à une partie des données disponibles, remettant à plus tard l'exploitation des informations à caractère spatial, environnemental et anthropologiques collectées :

1) Dans la littérature scientifique, la probabilité de rencontre entre les humains et la faune est généralement déduite des densités et des répartitions des populations humaines et animales. De manière schématique, on considère que, plus il y a d'humains et d'animaux présents dans une même zone géographique, plus ils ont de chances d'entrer en contact. Afin d'évaluer la pertinence de cette approximation des fréquences de contact (par le recoupement géographique des densités animales et humaines), il aurait été intéressant de comparer les fréquences précises de contacts à des données de recensement géoréférencées des espèces animales. Bien qu'un tel jeu de données existe, il n'était pas entièrement saisi et pas encore homogénéisé quand le confinement a débuté. Travailler à distance avec mes tuteurs de stage s'est avéré difficile et nous avons donc décidé d'abandonner cette étude comparative début mai. Ayant longtemps pensé intégrer ce niveau d'analyse dans mon mémoire, il a donc fallu revoir le plan de mon rapport trois semaines avant de le rendre, ce qui fut délicat.
2) Les données que j'ai analysées ont été récoltées dans 3 villages le long d'un gradient écologique de mosaïque forêt-savane (écotone) dans l'objectif d'évaluer l'influence de la fragmentation de l'habitat sur les contacts humains-animaux, un facteur souvent considéré comme responsable de la multiplication des phénomènes d'émergence. L'environnement aux alentours du premier village est ainsi très fragmenté avec de nombreuses pâtures pour l'élevage, tandis que les forêts avoisinant le deuxième village sont moins défrichées mais toujours exploitées, et que le dernier village est entouré d'une forêt plus dense et compte peu de champs à sa périphérie. Afin de quantifier la fragmentation de ces habitats, nous aurions aimé réaliser une étude cartographique de la zone avec les logiciels Q-gis et ENVI. Face à la difficulté de travailler à distance sur des fichiers SIG relativement lourds, ce niveau d'analyse, qui n'est pas primordial, a lui aussi été temporairement abandonné.
3) De nombreuses interrogations demeurent quant aux modalités d'exposition des habitants aux animaux sauvages et domestiques. Or, des entretiens oraux ont apporté des renseignements sur les pratiques humaines, qui concernent entre autres les différents types de chasse, l'élevage et la vie au village. Mettre en perspective les résultats d'une étude descriptive des contacts avec cette approche anthropologique aurait certainement enrichi le propos. Toutefois, ces entretiens en langue locale n'ayant pas été retranscrits en raison de la crise sanitaire, je n'ai pas eu accès à ces informations.

Durant le premier mois du confinement, une partie des données que je pensais initialement intégrer à l'étude n'étant plus accessible, il m'a fallu reconstruire une problématique autour des données restantes. Afin de compenser la perte de contenu de la partie analytique liée aux trois points mentionnés ci-dessus, il a été convenu avec les responsables du Master GIMAT d'approfondir cette synthèse qui, de ce fait, est plus longue que recommandé. Pour autant, le corps du texte, dans son ensemble, ne dépasse pas les 30 pages autorisées si l'on ne tient pas compte des graphiques.

Je compte développer les trois aspects qui n'ont pas été traités à l'occasion de ce stage dans le cadre de la thèse de Doctorat Vétérinaire que je présenterai à la rentrée universitaire 2020. Il s'agira : (1) de comparer les données relatives aux contacts et les données géoréférencées de recensement des espèces animales ; (2) de procéder à une analyse SIG visant à rechercher une éventuelle corrélation entre la fragmentation des habitats et le taux de contact humain-animal ; (3) d'utiliser les informations obtenues lors des entretiens oraux pour apporter quelques éléments de réponse aux questions soulevées par l'analyse descriptive des contacts entre humains et animaux en République Démocratique du Congo.

Remerciements

À Tamara Giles-Vernick, je tiens tout d'abord à faire part de ma gratitude pour m'avoir accueilli au sein de l'Unité d'*Anthropologie et Ecologie de l'Emergence des Maladies* qu'elle dirige, ainsi que pour sa disponibilité et pour les conseils avisés qu'elle m'a prodigués. Ils m'ont été très précieux, notamment pour préparer la synthèse bibliographique. Je lui suis aussi reconnaissant de m'avoir permis de participer aux réunions d'unité qui m'ont permis de comprendre le fonctionnement d'un laboratoire de recherche. L'actualité particulière qui a accompagné ce stage a fait qu'il fut notamment très intéressant de discuter des travaux de recherche en cours et à venir sur la Covid-19. Je remercie par la même occasion l'administration de l'Institut Pasteur pour les implications administratives du stage et pour l'accueil qui fut réservé aux stagiaires.

À Victor Narat, je souhaite exprimer de vifs remerciements pour la confiance qu'il m'a accordée dès nos premiers échanges par courrier électronique, et pour le temps qu'il a consacré à m'aider à homogénéiser les données et à m'expliquer différentes techniques d'analyse. Sa disponibilité, même en période de confinement, fût très appréciée, de même que ses éclairages et ses conseils qui m'ont permis d'améliorer sensiblement la qualité de ce mémoire. Ayant beaucoup apprécié mon stage, je tiens aussi à remercier ici Philippe Chambon, qui m'a fait connaître les travaux de Victor Narat.

À Romain Duda, je suis très reconnaissant de m'avoir confié les données qu'il a récoltées dans le cadre du projet MICROTONE, et permis d'utiliser, dans le cadre de mon travail, les photographies et l'étude ethnozoologique dont il est l'auteur. Je le remercie également pour le temps passé à répondre à mes questions, pour l'aide apportée lors de l'homogénéisation des données et pour les relectures de mon mémoire. Je tiens encore à le remercier d'avoir accepté de partager son bureau avec moi, d'autant que sa bonne humeur a rendu cette cohabitation très agréable. A cet égard, je salue également Léonard Heyerdhal, qui fût lui aussi d'une compagnie des plus sympathiques.

À tous les intervenants et responsables du master GIMAT, j'adresse mes sincères remerciements pour les efforts qu'ils ont déployés pour nous assurer une formation complète et intéressante, dans une ambiance des plus conviviales, que ce soit à l'ENVT ou au CIRAD.

Aux membres du jury, Eve Miguel et Daniel Cornélis, qui me font l'honneur de participer à la soutenance, je souhaite exprimer ma gratitude pour le temps consacré à la lecture et à l'évaluation de mon mémoire.

À tous les membres de la promotion 2019/2020 du master GIMAT, qui ont rendu ce séjour en Occitanie très agréable, avec de belles rencontres et des moments d'anthologie, je souhaite une très bonne continuation et j'espère que nous garderons contact.

J'aurais aussi aimé faire part de mon admiration au volontaire n°17, pour son adresse et sa capacité de précision. Abattre un écureuil à 48 mètres, ou reconnaître un ascagne à 97 mètres, ne sont pas choses aisées, mais évaluer ces distances au mètre près relève assurément de l'exploit.

Je saisis enfin cette occasion pour remercier mes proches, mon père qui fait son possible pour m'aider et me guider dans mes choix professionnels, ma copine qui me soutient malgré notre distanciation sociale, et ma grand-mère qui m'a hébergé, nourri et blanchi durant ces quelques mois passés à Paris.

Sommaire

Introduction....1

Partie I : Synthèse bibliographique....2

I- Rôle du contact humain-animal dans le processus d'émergence zoonotique....2

A. Le phénomène de franchissement de la barrière d'espèce....2

B. Une rencontre avec un agent pathogène à potentiel zoonotique....3

II- Rôles épidémiologiques des différents réservoirs animaux....5

A. Maintien et circulation des agents pathogènes au sein de la faune sauvage....5

B. Le rôle de « pont épidémiologique » de la faune domestique....7

C. Fréquences de contact entre les humains et les différents réservoirs animaux....8

III- Etude des contacts entre humains et réservoirs animaux....10

A. Des études focalisées sur certains phénomènes anthropiques....10

B. Une vision globale des contacts par des approches géographiques et écologiques....13

C. Des études multidisciplinaires s'inscrivant dans le concept « One Health »....14

Partie II : Travail personnel....17

I- Matériel et Méthodes....17

A. Collecte des données....18

B. Validation, saisie et homogénéisation des données....19

C. Analyse des données....19

II- Résultats....20

A. Analyse des différents types de contacts....20

B. Analyse des contacts avec les différentes espèces animales rencontrées....25

C. Analyse des facteurs humains par rapport aux taux de contacts....29

III- Discussion....32

A. Confrontation des résultats....32

B. Forces et limites....36

C. Perspectives....38

Conclusion....38

Annexes....40

Figures....40

Tableaux....54

Textes....57

Bibliographie....58

Introduction

Les zoonoses, dont la Covid-19 pandémique, constituent plus de 60% des maladies infectieuses émergentes (MIE), représentant ainsi une menace majeure pour la santé publique mondiale (Taylor 2001). La rencontre entre un humain et un hôte animal porteur d'un agent biologique potentiellement infectieux constitue la première étape du phénomène d'émergence zoonotique. Cette exposition est conditionnée par la nature, la fréquence et la durée de ce contact interspécifique (Plowright 2017). Ainsi, étudier les contacts entre humains et animaux renseigne sur les risques spatio-temporels de transmission des pathogènes entre les hôtes, une information qui permet d'améliorer les systèmes de surveillance, d'identification et de contrôle des maladies zoonotiques, et qui est un facteur important dans l'élaboration et l'application de politiques de santé publique et de conservation de la faune (Paige 2014). Or, comme exposé dans la synthèse bibliographique ci-après, la littérature scientifique s'appuie généralement sur les densités et les répartitions des populations animales et humaines pour évaluer les probabilités de contacts entre espèces présentes dans une même zone géographique (e.g. Olival 2017). Les pratiques jugées particulièrement propices à une transmission de pathogènes, comme la chasse ou la découpe de viande de brousse, sont étudiées de manière plus approfondie dans le cadre de travaux anthropologiques (e.g. Wolfe 2005), mais ils ne permettent pas de rendre compte de la diversité des expositions à l'origine d'un potentiel risque zoonotique (Narat 2017). Etant donné la multitude de facteurs pouvant influencer les rencontres entre humains et animaux réservoirs de pathogènes à potentiel zoonotique, les seules études pouvant prétendre décrire de manière précise les interactions entre espèces sont celles qui traitent des différents types de contacts à une échelle locale. Pourtant, ces études sont très rares et se concentrent principalement sur les interactions physiques, en négligeant souvent les expositions indirectes par le biais de déjections animales ou de restes alimentaires, autant de modalités de contacts qui ont pourtant été identifiées comme d'importantes voies de transmission de nombreuses maladies. De plus, les rares études traitant des contacts humains-animaux se focalisent sur les ordres de mammifères connus pour héberger un grand nombre d'agents pathogènes zoonotiques, en particulier ceux des primates non-humains (Narat 2018) et des rongeurs (Bonwitt 2017). Seules deux études ont tenté d'évaluer les taux de contacts avec l'ensemble des ordres de mammifères sauvages en Afrique, même si leurs protocoles d'enquête ne permettaient pas d'en faire une mesure précise (Friant 2015 ; Rimoin 2017). Enfin, si 70% des pathogènes zoonotiques émergents proviennent de la faune sauvage (Jones 2008), les animaux domestiques semblent pouvoir jouer un rôle épidémiologique important, notamment en accumulant les agents biologiques à proximité des humains (Morand 2016). Or, l'étude des contacts avec ces espèces est négligée dans la littérature scientifique (Klous 2016). Les fréquences précises d'expositions humaines aux différents réservoirs animaux n'étant que rarement mesurées avec précision, ce mémoire propose de quantifier l'ensemble de ces contacts interspécifiques dans un écotone en Afrique équatoriale, un contexte supposé favorable aux émergences (Despommier 2007). Mais le projet ANR MICROTONE (Microbial and viral circulations among people and wild and domesticated animals in an ecotone), dans lequel s'inscrit ce mémoire de Master, outrepasse largement l'étude des seuls contacts. Il combine en effet différentes approches dans la perspective de mettre en lumière l'émergence de maladies zoonotiques par l'examen des voies sociales et écologiques facilitant les flux microbiens et viraux entre les hôtes. Afin de tester l'hypothèse selon laquelle les zones de transition écologique multiplient les risques d'émergences zoonotiques, des analyses métagénomiques comparatives du virome et du microbiome intestinal chez des personnes et chez des animaux sauvages et domestiques sont actuellement réalisées en suivant un gradient écologique dans une mosaïque forêt-savane en République Démocratique du Congo (RDC). Le chevauchement potentiel des virus et des bactéries entre humains et animaux sera ensuite confronté aux données collectées par différents outils, notamment au travers d'études en sciences sociales (par le biais d'entretiens oraux principalement) et par une approche écologique des mobilités, des pratiques et des contacts humains et animaux (cf. Figure I en Annexe : Schéma général du projet MICROTONE).

Notre objectif principal sera donc de confronter les fréquences des différentes modalités d'exposition, avec chaque espèce animale, afin d'en dégager les tendances générales, tout en conservant une grande précision dans la description de phénomènes rares, mais pouvant avoir une importance épidémiologique. Nous discuterons ensuite de la nécessité de croiser ces données avec les informations apportées par d'autres disciplines (anthropologie, écologie, épidémiologie, virologie, etc.) pour comprendre les facteurs qui influencent les contacts entre humains et animaux. Enfin, conformément à l'hypothèse qui sous-tend le programme MICROTONE, nous tenterons de voir si, à leur niveau, les contacts laissent déjà envisager une correspondance entre les processus écotonaux et une exposition accrue aux pathogènes d'origine zoonotique.

Partie I : Synthèse bibliographique

D'après l'Organisation Mondiale de la Santé Animale (OIE), l'expression « zoonose émergente » désigne « l'apparition nouvelle d'une maladie, d'une infection ou d'une infestation ayant des répercussions significatives sur la santé humaine. Elle résulte de la modification, ou de la propagation à une nouvelle aire géographique, d'un agent pathogène originellement présent chez une autre espèce animale » (OIE 2019). Dans le cadre de cette synthèse, nous exposons les facteurs qui favorisent ce changement d'hôte, en nous attachant tout particulièrement à mettre en évidence des lacunes dans l'étude des contacts entre humains et animaux à l'origine des transmissions interspécifiques d'agents pathogènes zoonotiques.

I- Rôle du contact humain-animal dans le processus d'émergence zoonotique

Stephen S. Morse (1995) propose un cadre conceptuel pour expliquer les étapes qui conduisent à l'émergence d'un agent infectieux préexistant, ou nouvellement introduit, dans une population. Le mécanisme d'émergence comporterait deux étapes que Claude Combes (2001) envisage en termes de « franchissement des filtres de rencontre et de compatibilité ».

A. Le phénomène de franchissement de la barrière d'espèce

Le processus d'émergence est lié au passage d'agents biologiques potentiellement infectieux (virus, bactérie, parasite…) d'un « réservoir », espace dans lequel ils prolifèrent et s'accumulent (Haydon 2002), à une nouvelle espèce cible. L'agent infectieux ne provoque généralement pas d'atteinte sévère à la santé et à la reproduction de ses espèces animales réservoirs, ce qui lui permet de se maintenir à bas bruit dans le milieu. Cependant, il peut exceptionnellement s'adapter à une nouvelle espèce hôte pour éventuellement y provoquer une maladie, en franchissant successivement les différentes barrières biologiques qui s'opposent à sa transmission.

1/ Les différentes barrières de l'hôte qui limitent les émergences zoonotiques

Bien que les humains soient continuellement exposés à de nombreux agents biologiques potentiellement infectieux dérivés d'autres espèces, l'infection est le plus souvent contenue (Wolfe 2005). En effet, ces micro-organismes ne parviennent généralement pas à s'adapter pour contourner les défenses biologiques de l'hôte, ce qui fait de l'émergence zoonotique un événement relativement rare (Woolhouse 2012). Une première barrière mécanique, à savoir la peau ou les muqueuses, doit être franchie pour que le pathogène puisse pénétrer dans l'hôte. A ce niveau, des défenses physiques telles que du mucus, l'acide gastrique ou l'absence de récepteurs fonctionnels empêchent l'entrée du pathogène dans les cellules ou les tissus cibles (Parrish 2008). Si cette barrière est franchie, la réponse immunitaire induite après l'entrée du pathogène dans l'organisme (Akira 2006), ainsi qu'un blocage de sa réplication intracellulaire (Pulliam 2009, Trobaugh 2017) ou de sa transmission aux autres cellules (Kuiken 2006) peuvent enrayer l'infection.

L'ensemble de ces mécanismes de franchissement des barrières biologiques détermine si l'espèce cible sera résistante à l'infection, ou si elle permettra de la maintenir à court terme, en développant une maladie (hôte accidentel), ou à long terme, en devenant un réservoir peu affecté par le pathogène (hôte d'entretien). Les hôtes d'entretien jouent un rôle épidémiologique fondamental puisqu'ils sont impliqués dans la plupart des transmissions interspécifiques (Rhyan 2010). L'agent pathogène doit donc s'adapter pour acquérir une compatibilité biologique avec cette espèce cible lui permettant de franchir, dans une fenêtre appropriée de l'espace et du temps, les nombreuses barrières présentes au sein de ce nouvel hôte. Ce phénomène d'adaptation d'un agent infectieux à une nouvelle espèce, qui peut aboutir à un « débordement », c'est-à-dire à un changement d'hôte, suit des mécanismes très complexes, parfois mal élucidés (Woolhouse 2005a).

Même si le pathogène se réplique et persiste au sein de l'organisme hôte, on ne parle généralement d'émergence que lorsque celui-ci parvient à se propager dans une population (Plowright 2017) en s'affranchissant progressivement de son réservoir sauvage (Wolfe 2007). Une « porte de sortie » est donc nécessaire pour permettre au pathogène d'accéder au milieu extérieur et d'être transmis à un autre individu hôte. L'émergence de maladies infectieuses humaines à l'échelle mondiale provient souvent, non pas du point de la première infection, mais de centres de concentration humaine, où les taux de contact entre les individus sont élevés et où les déplacements internationaux et la dissémination du pathogène vers d'autres villes sont

facilités (Woolhouse 2012). Les grands centres de peuplement apportent ainsi les conditions démographiques idéales pour qu'un changement d'hôte se transforme en phénomène pandémique (Smith 2007). Il semblerait ainsi que l'essor de villes comme Kinshasa (RDC) a joué un rôle dans l'émergence du VIH-1 (Sharp 2008). Les villes et mégalopoles des pays tropicaux émergents sont parfois confrontées à la surpopulation ainsi qu'au manque d'infrastructures essentielles comme le traitement des déchets et des eaux usées. Ces conditions, peuvent être génératrices de promiscuité et d'insalubrité, augmentant alors la sensibilité des individus, et le potentiel de transmission des maladies (Farmer 1996). Des prédispositions peuvent faciliter cette dissémination chez certaines populations hôtes : des comorbidités, telles la malnutrition ou une immunodéficience (Bonds 2012, Pisarski 2019), ou des systèmes de surveillances peu efficaces, couplés à des systèmes de santé débordés qui facilitent l'émergence, puis la propagation des maladies (Halliday 2015).

2/ Les mécanismes d'adaptation des pathogènes à leur nouvel hôte

La compatibilité entre l'agent infectieux et l'espèce cible est conditionnée par de nombreux facteurs se rapportant au pathogène, à son nouvel hôte et à l'environnement. Néanmoins, il semble que cette compatibilité s'acquiert principalement par mutation et réassortiment génétique du microorganisme. Les virus à ARN simple brin, instables génétiquement, possèdent ainsi des aptitudes particulières pour franchir les barrières d'espèces (Woolhouse 2005a). De fait, ils sont responsables de la plupart des épidémies récentes, qu'il s'agisse d'Ebola, de Zika ou encore du Covid-19. Ayant été moins impliqués dans les crises sanitaires récentes, les autres groupes pathogènes majeurs, tels les bactéries, les protozoaires ou les champignons, ont été moins étudiés dans le cadre des phénomènes d'émergence (Alexander 2018). Mark Woolhouse (2005b) suggère que la coévolution d'un agent pathogène avec de nombreux hôtes a probablement facilité la sélection de souches à haute plasticité. Un large spectre d'espèces réservoirs serait donc un indicateur de son potentiel d'émergence. Les agents pathogènes multi-hôtes sont particulièrement répandus chez les mammifères domestiques (75% des pathogènes du bétail et 90% des pathogènes des carnivores de compagnie) (Cleaveland 2001) et, parmi eux, ceux qui infectent également les espèces sauvages sont plus susceptibles de provoquer une émergence zoonotique que ceux dépourvus d'hôtes sauvages (Johnson 2015).

Par ailleurs, la parenté phylogénétique étroite entre les espèces domestiquées (qu'elles appartiennent aux ordres des périssodactyles, des artiodactyles ou des carnivores) et leurs parents sauvages a probablement intensifié les opportunités de transmissions interspécifiques de pathogènes (Pedersen 2007). Olival (2017) confirme en effet que la proximité phylogénétique entre le réservoir et l'hôte cible est le plus puissant prédicteur du potentiel zoonotique d'un agent infectieux. Les barrières biologiques des hôtes qui font obstacle à l'infection suivent les mécanismes de l'évolution, si bien que le passage d'un agent infectieux déjà adapté est facilité entre espèces apparentées génétiquement. Les parasites et pathogènes des primates non-humains (PNHs) bénéficient ainsi d'avantages physiologiques et biologiques pour infecter les humains, en profitant du parcours évolutif commun à tous les primates (Cooper 2013). Davies et Pedersen (2008) ont effectivement mis en évidence une corrélation entre la proximité phylogénétique des espèces hôtes et le nombre de pathogènes qu'ils partagent.

Mais, dans le même article, ces auteurs mettent en avant une autre relation, directement liée à la probabilité de rencontre avec l'agent infectieux. Il semble en effet que les densités et les recoupements des aires de distributions des espèces hôtes donnent aussi un aperçu des similitudes entre leurs communautés d'agents pathogènes. Ce chevauchement géographique illustre en réalité la possibilité d'un contact entre l'hôte réservoir et l'hôte receveur.

B. Une rencontre avec un agent pathogène à potentiel zoonotique

La rencontre interspécifique constitue la première étape du processus d'émergence. Elle est liée à un contact entre un agent biologique potentiellement infectieux et l'espèce humaine, par l'intermédiaire d'un réservoir animal non-humain. Cette exposition plus ou moins longue et répétée à un agent biologique à potentiel zoonotique dépend de la voie de transmission du pathogène (Plowright 2017).

1/ Différentes voies de transmission à l'origine de différents types d'exposition

La pression infectieuse qui s'exerce lors du contact dépend de la quantité de pathogènes libérés et de la viabilité de l'agent infectieux dans les tissus animaux (chair, sang, etc.), dans les produits d'excrétion (salive, urine, fèces, etc.), dans l'organisme d'un potentiel vecteur arthropode ou dans l'environnement souillé ou contaminé par les déjections de l'animal (eau, aliments, locaux, outils, etc.). Les principales voies de transmissions sont ainsi déterminées par les modalités de libération des agents biologiques, que ce soit par l'abattage de l'hôte, par des produits d'excrétions ou de déjections de celui-ci, ou par l'intervention d'un vecteur arthropode. La fièvre de la vallée du Rift, qui affecte principalement les animaux, peut atteindre les humains par contact avec du sang contaminé, par consommation de lait cru ou par piqûre de moustiques infectés (Sumaye 2019). La charge virale importante libérée par les voies respiratoires des volailles permet la transmission par inhalation de certaines souches d'Influenza Aviaires Hautement Pathogènes (IAHP) de l'animal à l'Homme (Ducatez 2008). Le virus de la fièvre hémorragique de Lassa peut infecter l'Homme par contact direct avec l'urine ou les matières fécales contaminées d'un rongeur, de l'espèce *Mastomys natalensis* notamment (Bonwitt 2017). La fièvre hémorragique de Crimée-Congo est une maladie virale transmise par morsure d'une tique ou par contact direct avec des tissus contaminés provenant d'animaux d'élevage pendant, ou immédiatement après, l'abattage (Spengler 2016).

Les modalités de transmission d'un agent zoonotique dépendent de sa dynamique infectieuse au sein du réservoir contaminant, mais aussi des voies d'entrée lui permettant d'accéder à son nouvel hôte (Loh 2015). Par exemple, la charge virale contenue dans les glandes salivaires des carnivores, même associée à des taux d'excrétion importants, ne suffit pas à expliquer la grande majorité des cas de rage humaine. En effet, une morsure entraînant une brèche cutanée est généralement nécessaire pour qu'il y ait inoculation, les lyssavirus ne traversant pas les peaux saines (Rupprecht 2002). En revanche, un simple contact suffit aux larves d'ankylostomes excrétées par des carnivores parasités pour leur permettre de pénétrer la peau intacte et provoquer la maladie Larva Migrans chez un humain. Ces exemples de transmissions, qu'elles soient directes, indirectes, ou qu'elles fassent intervenir un vecteur, illustrent la diversité des contacts entre animaux et humains à l'origine d'une exposition à un agent potentiellement pathogène.

En fonction de la voie de transmission, mais aussi de la virulence et de la dose minimale infectante, spécifiques de l'agent biologique considéré (Leggett 2012), une exposition peut permettre ou non le passage de l'agent à potentiel zoonotique du réservoir animal à l'hôte humain. On retiendra simplement qu'un contact entre un réservoir animal et un hôte humain peut provoquer une exposition à un risque zoonotique si la quantité de matière virulente est suffisante et si les conditions sont favorables à la transmission de l'agent potentiellement infectieux. Il est donc primordial d'étudier ces différents types de contacts pour comprendre les modalités et les risques de transmissions zoonotiques. Or, dans la littérature scientifique s'intéressant à la question, la caractérisation de cette exposition demeure souvent imprécise (Narat 2017).

2/ Pourquoi définir précisément la notion de contact avec un réservoir animal

D'après Wolfe (1998), l'intensification des contacts entre les humains et les écosystèmes abritant une grande diversité d'agents infectieux conduirait à une augmentation des risques d'émergence de maladies dans les populations humaines. Cette proposition a depuis été reprise dans plusieurs études (Morse 2012, Mossoun 2015, Ahuka-Mundeke 2017, Kelly 2017, Mossoun 2017). Pourtant, à la base même de la proposition aujourd'hui admise selon laquelle les risques de transmissions zoonotiques augmentent globalement avec l'accroissement des contacts humains-animaux, la notion de contact n'a pas été rigoureusement analysée (Narat 2017). Certains chercheurs étudiant la transmission zoonotique reconnaissent d'ailleurs que le terme est souvent défini de façon assez vague. En recherchant des articles portant sur les transmissions zoonotiques entre humains et PNHs qui utilisaient le terme contact pour évoquer les interactions entre espèces, Narat et ses collaborateurs (2017) ont montré que les définitions du mot « contact » diffèrent largement selon les publications. Ce terme est parfois utilisé pour désigner une rencontre physique avec l'animal ou avec des fluides corporels de celui-ci (viande, sang, fèces, aérosol, etc.), mais il peut dans certains cas faire référence à un simple contact visuel. Il peut aussi décrire une exposition indirecte à des matières fécales ou bien à des vecteurs. D'autre part, la notion de contact est parfois restreinte à une approche géographique, ce terme évoquant alors uniquement un chevauchement spatial entre les répartitions des espèces hôtes. Dans l'ensemble, l'emploi du terme « contact » s'avère souvent équivoque, faute d'être suffisamment précisé, voire apparaît comme incorrect.

Dans un autre article de synthèse, Klous (2016) met également en évidence un manque de rigueur dans la caractérisation des types d'expositions aux agents zoonotiques potentiels dans le cadre de l'élevage. Bien que des publications comme celle de Zhang (2019) aient apporté un éclairage sur la façon dont s'est produit le passage des micro-organismes du bétail aux humains, les voies de transmission spécifiques ne sont que rarement mentionnées dans les études s'intéressant aux contacts entre les humains et animaux domestiques. C'est particulièrement vrai concernant les travaux développés dans les pays en développement où il est souvent difficile de distinguer les voies de transmission des micro-organismes, notamment parce que les personnes sont exposées aux animaux à la fois dans le cadre d'activités de subsistance et d'activités domestiques (Lohiniva 2013). Les indicateurs d'exposition mesurés et les effets sur la santé associés ne peuvent donc pas être spécifiés en fonction des voies de transmission potentielles. Dans bien des études, les contacts humains-bétail ne font l'objet que de simples mentions et leur intensité est souvent définie par les seuls statuts professionnels des personnes enquêtées. Les contacts entre le bétail et les humains pourraient être mieux quantifiés notamment par le biais de modèles développés pour mesurer l'exposition à des agents non infectieux (Basinas 2013), à la fois dans le cadre des activités professionnelles et non professionnelles (Siwila 2007).

En conclusion de leur article de synthèse, Narat et ses collaborateurs (2017) alerte les chercheurs sur l'importance de spécifier de manière rigoureuse la nature des contacts humains-animaux dans le cadre de leurs études, cette spécification étant nécessaire pour définir avec précision les modalités et les causes de transmissions interspécifiques de pathogènes. Et il ne s'agit pas seulement de définir précisément chaque type de contact pouvant intervenir entre humains et animaux, mais également d'élargir la notion de contact au-delà de la gamme étroite de voies de transmission trop souvent considérée.

II- Rôles épidémiologiques des différents réservoirs animaux

Certains réservoirs animaux semblent abriter un nombre d'agents zoonotiques (Woolhouse 2005b) et biologiques susceptibles de franchir la barrière d'espèces (Luis 2013) bien supérieur à celui établi, en moyenne, pour l'ensemble du règne animal. Des contacts avec ces réservoirs animaux représenteraient donc un risque zoonotique particulièrement élevé.

A. Maintien et circulation des agents pathogènes au sein de la faune sauvage

Jones (2008) estime que, sur les 202 zoonoses qui ont émergé entre 1940 et 2004, 72 % trouvaient leur origine dans la faune sauvage. Le nombre d'émergences zoonotiques est géographiquement corrélé à la diversité des oiseaux, et plus encore des mammifères, qui représentent la grande majorité des réservoirs de pathogènes zoonotiques (Woolhouse 2005b). D'après Johnson (2020), trois ordres de mammifères, à savoir les rongeurs, les chauves-souris et les PNHs qui, associés, regroupent 72,7% des espèces de mammifères terrestres, comprennent des hôtes de la grande majorité (75,8%) des virus zoonotiques décrits à ce jour.

1/ Une grande diversité de rongeurs et chiroptères abritant une grande diversité de pathogènes

Globalement, les ordres de mammifères comprenant la plus grande diversité d'espèces animales sont ceux qui présentent la proportion la plus élevée d'espèces hébergeant des agents pathogènes zoonotiques (Han 2016). Avec plus de la moitié des espèces mammaliennes mondiales, l'ordre des rongeurs abritent en effet de nombreuses espèces réservoirs de pathogènes zoonotiques. Parmi les espèces de rongeurs, les espèces réservoirs se distinguent généralement par un cycle de vie rapide avec une maturité sexuelle précoce et des mises-bas fréquentes. Han (2015) avance que, bien que facilitant la diffusion des pathogènes dans les populations à forte densité, cette stratégie de reproduction permet de contrer la mortalité liée aux infections. Ces pathogènes peuvent avoir des impacts significatifs sur la santé publique : les rongeurs sont par exemple les hôtes des arénavirus responsables de la fièvre de Lassa et des fièvres hémorragiques d'Amérique du sud (Charrel 2010), de certains hantavirus, de nombreux parasites et de bactéries comme *Leptospira interrogans*, agent de la leptospirose, ou *Yersina pestis*, agent de la peste. Les rongeurs, au même titre que les chiroptères, appartiennent à un ordre taxonomique ancien à l'échelle de l'évolution des mammifères (Luis 2013). Les organismes hôtes auraient alors pu acquérir une tolérance aux pathogènes au cours de longs processus de coévolution. Le lyssavirus responsable de la rage, une maladie mortelle pour la plupart des espèces de mammifères, est originaire des chauves-souris (Johnson 2010), chez qui il circule de manière asymptomatique (Vázquez-Morón 2008). Rossetto (2020) remarque à ce propos que les chiroptères coexistent avec de nombreux virus, probablement grâce à un système immunitaire différent de celui des autres mammifères. Alors

qu'il existe deux fois moins d'espèces de chauves-souris que de rongeurs, on identifie pratiquement autant de virus chez les premières que chez les seconds (Luis 2013). La quantité de virus zoonotiques hébergée par les chiroptères est d'ailleurs bien plus élevée que dans n'importe quel autre ordre animal, quand on la rapporte à la proximité phylogénétique des hôtes avec l'homme (Olival 2017).

Pour différentes raisons liées à leurs stratégies de reproduction (Luis 2013), leurs comportements (Calisher 2006) et leur physiologie (Omatsu 2007), les virus peuvent se propager de manière très efficace au sein des colonies généralement très denses de chauves-souris, et s'y établir durablement (Beena 2019). La plupart du temps, différentes espèces vivent dans ces colonies, un même virus pouvant infecter en moyenne deux fois plus d'espèces de chauves-souris que de rongeurs (Luis 2013). On observe de surcroit une dispersion très efficace des virus lors de la migration saisonnière de certaines espèces (Luis 2015). Les chauves-souris semblent impliquées dans l'émergence de nombreuses épidémies humaines de grandes ampleurs, à commencer par celle du Covid-19 (Zhou 2020). Elles constituent en particulier un réservoir important de nombreuses familles de virus à ARN qui, par leur grande capacité de recombinaisons, sont particulièrement susceptibles de franchir la barrière d'espèce (Wang 2019). Des chiroptères sont notamment à l'origine d'une large diversité de coronavirus en Afrique et Asie (Tao 2017), d'hantavirus comme le virus Hendra (fatal pour les chevaux et les humains) en Australie (Smith 2014) ou encore de filovirus Ebola (Leroy 2005, Buceta 2017) et Marburg (Kurth 2012, Amman 2020). Ce-dernier a été découvert après que des chercheurs d'un laboratoire pharmaceutique allemand soient tombés malades, suite à des manipulations de cellules rénales de singes verts, *Chlorocebus aethiops*, importés d'Ouganda (Towner 2007). Des épidémies dues à ce virus ont ensuite été constatées en RDC en 1998, puis dans d'autres pays d'Afrique (Amman 2020) et des roussettes, de grandes chauves-souris frugivores, ont été identifiées comme réservoir du virus.

Si les chauves-souris sont la source de nombreuses crises sanitaires récentes, la transmission d'un virus des chiroptères aux humains est rarement directe ; elle fait intervenir dans la plupart des exemples une espèce de mammifère relais qui peut être proche de l'homme sur un plan génétique, à l'image des PNHs avec qui nous partageons de nombreuses maladies et parasites.

2/ Rapprochement des agents pathogènes par des animaux sauvages chassés et commercialisés

Un rapprochement entre les réservoirs et l'Homme est nécessaire pour permettre le passage d'un pathogène, d'une espèce à une autre. Or certaines espèces sauvages côtoient fréquemment les humains pour diverses raisons. Johnson (2020) souligne que les espèces menacées, notamment celles dont la population est réduite en raison de l'exploitation par la chasse et le commerce, sont particulièrement susceptibles de nous transmettre des maladies zoonotiques lors de contacts physiques, en particulier par une exposition à leurs liquides biologiques. C'est le cas des espèces sauvages vendues vivantes dans les marchés, en Asie du Sud-Est notamment, comme les civettes masquées qui ont transmis le SRAS-Cov1 (Moutou 2007) ou les pangolins suspectés d'avoir transmis le SRAS-Cov2 (Lam 2020), deux coronavirus hébergés par des chauves-souris (Wang 2007, Zhou 2020) responsables de graves syndromes respiratoires. Le confinement d'espèces sauvages, gardées comme animaux de compagnie ou vendues sur les marchés, facilite les contacts physiques entre les espèces et la transmission de virus (Johnson 2015). Même si un contact direct entre un homme et des roussettes, *Hypsignathus monstruosus* par exemple, est sans doute à l'origine de certaines flambées épidémiques de fièvres hémorragiques mortelles à virus Ebola en RDC (Leroy 2009), la transmission de ces virus est souvent consécutive à des manipulations de viande d'autres animaux, comme dans le cas démontré de PNHs infectés sur des marchés en Afrique équatoriale (Alhaji 2018).

La plupart des PNHs hôtes d'agents zoonotiques vivent dans la zone équatoriale, en Afrique, dans le bassin du Congo notamment (Han 2016). L'étroite parenté génétique entre les humains et les PNHs est reconnue comme une cause sous-jacente de nombreuses émergences humaines comme celle du VIH-1, de la fièvre jaune ou du paludisme (Gomez 2013), les humains étant d'ailleurs plus vulnérables aux maladies des « grands singes », dont les chimpanzés et les gorilles, car ces espèces représentent nos plus proches parents (Davies 2008). Bien qu'il y ait moins d'espèces de primates que de rongeurs ou de chauve-souris, une plus grande proportion d'entre eux sont des hôtes zoonotiques. Ceci est également vrai pour l'ordre des carnivores, puisqu'environ 50% des espèces carnivores (la proportion la plus élevée de tous les mammifères) portent un ou plusieurs agents pathogènes zoonotiques connus (Han 2016). Des recherches explorent actuellement la possibilité d'une accumulation des agents pathogènes par la prédation. C'est en Afrique qu'on retrouve le plus grand nombre d'hôtes carnivores d'agents pathogènes zoonotiques (Olival 2017). Les ongulés aussi sont très présents sur ce continent et il semble que plus d'un tiers des espèces sauvages appartenant à ce super-ordre soient des hôtes zoonotiques (Han 2016). Les réservoirs zoonotiques associés aux ongulés sauvages

présentent un intérêt particulier en raison des taux élevés de contacts humains résultant de la chasse, ainsi que de la fréquence des contacts et des degrés de parenté entre les espèces sauvages et domestiquées (Wiethoelter 2015).

3/ Rapprochement des agents pathogènes par des animaux sauvages commensaux

Les ordres des rongeurs et des chiroptères comprennent de nombreuses espèces généralistes aux habitudes péridomestiques (Luis 2013) qui se rapprochent toujours davantage des humains du fait de l'urbanisation qui gagne sur leurs habitats (Plowright 2011). Elle est à l'origine de changements comportementaux qui poussent certaines espèces animales à exploiter des ressources d'origine humaine, augmentant les risques de transmission de certains pathogènes aux êtres humains ou à leurs animaux domestiques, à l'image de la leptospirose transmises par des rats commensaux au Bénin (Houéménou 2019). Les roussettes, grandes chauves-souris frugivores, consomment fréquemment les fruits des arbres cultivés dans les villages et les espèces paléotropes de chiroptères peuvent séjourner dans des gîtes fréquentés par les êtres humains (grottes, caves, mines) ou à l'intérieur des maisons, sous les toits ou dans les combles (Luis 2013). De ce fait, la probabilité est grande qu'un pathogène puisse se transmettre à un humain par contact indirect, que ce soit via des aliments partiellement consommés ou des déjections (Dobson 2005). Les chauves-souris sont régulièrement consommées en Afrique et en Asie du sud-est, mais les contacts directs entre elles et des humains sont probablement moindres que ceux entretenus avec les rongeurs (Dobson 2005). D'après Bonwitt (2017), environ 90% des maisons abritent des rongeurs dans une zone rurale au Sierra Leone, avec de très nombreux contacts avec la souris *Mastomys natalensis*, le réservoir principal de la fièvre de Lassa, par ailleurs porteuse de puces qui transmettent des trypanosomes en Afrique (Schwan 2016). Les rongeurs vivent dans les murs et les toits des maisons et leurs déjections souillent les aliments des humains. Ils sont alors particulièrement chassés et consommés, y compris par les enfants (Meulen 1996, Friant 2015). Ces espèces commensales peuvent devenir le vecteur de pathogènes habituellement présents dans des réservoirs sauvages éloignés des humains. Certaines espèces de rongeurs transmettent ainsi des maladies parasitaires de carnivores, comme la toxoplasmose ou l'échinococcose (Reperant 2009). Des espèces péridomestiques et sauvages de chauves-souris entrent régulièrement en contact, ce qui favorise le rapprochement des pathogènes vers les habitations (Luis 2013). De plus, des relations permettant la transmission de maladies peuvent s'établir entre les animaux domestiques et animaux sauvages à proximité des habitations, telles celles qui interviennent lors des combats entre chiens de compagnie et hyènes tachetées dans la zone du Serengeti, en Tanzanie (Craft 2017).

Les chauves-souris et les rongeurs, qui peuvent vivre à proximité immédiate des humains au sein de colonies de plusieurs milliers d'individus, interagissent souvent étroitement avec le bétail qui constitue alors un réservoir potentiel d'amplification virale, élargissant ainsi indirectement l'interface homme-faune sauvage (Wood 2012).

B. Le rôle de « pont épidémiologique » de la faune domestique

Les animaux domestiqués depuis des millénaires sont fréquemment impliqués dans les retombées zoonotiques (Daszak 2000). Cleaveland (2001), malgré des résultats biaisés par le manque d'informations sur les réservoirs sauvages, avait montré que les ongulés (domestiques pour la plupart) représentaient la source la plus importante d'agents zoonotiques émergents, et que les carnivores (chiens et chats particulièrement) jouaient aussi un rôle prépondérant dans la propagation de ces nouvelles émergences.

1/ Accumulation et amplification des agents pathogènes

Douze espèces de mammifères domestiques étudiées dans un article paru récemment (Johnson 2020) abritent la moitié des virus zoonotiques présents chez l'ensemble des mammifères. On trouve en moyenne huit fois plus de virus transmissibles aux humains chez une espèce mammifère domestique que chez une espèce mammifère sauvage. Le nombre de virus zoonotiques détectés dans les espèces mammaliennes évolue positivement avec l'abondance mondiale des espèces, suggérant que le risque de transmission virale est d'autant plus important que les espèces animales ont un effectif élevé et une aire de répartition étendue (Han 2016). Or, aujourd'hui, la biomasse totale des mammifères et des oiseaux sauvages équivaut à seulement 5,6% de la biomasse cumulée des humains et de leurs animaux d'élevage (Bar-On 2018). Les espèces de mammifères qui partagent le plus de virus avec les autres espèces du réseau, et qui sont donc présentes au centre de celui-ci, sont les espèces animales les plus abondantes sur Terre, à savoir les espèces domestiques

(Johnson 2020). L'exemple des virus grippaux émergents originaires de l'avifaune sauvage, chez qui le portage est habituellement asymptomatique, illustre le rôle fondamental de « ponts épidémiologiques » joué par les animaux domestiques (Morand 2016). C'est en effet en maintenant durablement des souches de H5N1 au contact des populations humaines que des volailles ont permis l'adaptation de ces souches d'Influenza Aviaire Hautement Pathogène à leur nouvel hôte, par réassortiment génétique (Munier 2010). Le même processus existe à propos des maladies parasitaires ou vectorielles. Les grands animaux domestiques sont par exemple connus pour supporter une charge élevée de tiques, exposant ainsi des éleveurs à des maladies comme la fièvre hémorragique de Crimée-Congo (Splenger 2017). Par leurs densités élevées, les animaux d'élevage deviennent des réservoirs d'amplification, dans lesquels les virus prolifèrent.

2/ Adaptation des pathogènes au cours de longs processus de domestication

Par une analyse de réseau similaire à celle de Johnson, Morand (2014) a cherché à identifier les espèces domestiques « centrales » contribuant le plus au partage de pathogènes entre les humains et l'ensemble des espèces domestiques. Il est apparu que ces espèces étaient les plus anciennement domestiquées (chiens, bovins, porcs). L'auteur montra ainsi que le nombre de pathogènes partagés entre les humains et chacun des mammifères domestiques était proportionnel au temps écoulé depuis la domestication de l'espèce considérée, et indépendant de la proximité phylogénétique de cette espèce avec l'homme. Le fait que la diversité génétique des animaux d'élevage ait été fortement réduite au cours des dernières décennies, au travers d'un processus de standardisation des productions agroalimentaires et d'uniformisation des espèces, facilite la diffusion de la maladie chez ces animaux d'élevage. Certes les henipavirus Hendra (Australie) et Nipah (Malaisie), à forte létalité, sont abrités par des chauves-souris (Smith 2014, Luby 2009), mais ils ont sans doute été transmis à l'homme, respectivement par l'intermédiaire de chevaux (Field 2016) et de porcs domestiques (Pulliam 2012). De même, les camélidés semblent être aujourd'hui la principale source d'infection par le MERS-Coronavirus pour les êtres humains (Funk 2016), bien qu'il fût sans doute originellement présent chez les chiroptères (Banerjee 2019). Si l'abondance d'une espèce animale, ainsi que la durée écoulée depuis sa domestication semblent jouer des rôles importants dans la propension d'une espèce domestiquée à héberger des virus transmissibles aux humains, la part de chacun de ces facteurs est difficile à évaluer. Toujours est-il qu'il faut généralement du temps et une proximité intime, par le biais de l'élevage en l'occurrence, pour qu'un agent infectieux s'adapte aux humains. Par exemple, la rougeole, qui réémerge actuellement en RDC (site de l'OMS), résulte originellement d'une mutation du virus de la peste bovine apparue il y a plus d'un millénaire, sa sélection ayant été rendue possible par la cohabitation durable entre humains et bovins (Düx 2019).

Il faut donc nuancer l'étude de Cleaveland (2001) : si les animaux domestiques constituent le réservoir le plus important d'agents pathogènes zoonotiques émergents, c'est principalement par leur capacité à les accumuler par interactions et proximité phylogénétique avec la faune sauvage (Pedersen 2007) et à les rapprocher durablement de l'homme, favorisant ainsi leur adaptation (Pearce-Duvet 2006). Wolfe (2007) montre que ce rôle de « passeurs de pathogènes » est moins fondamental dans les régions tropicales ayant conservé une grande biodiversité, où l'élevage est souvent moins développé qu'en région tempérée. Parmi les quinze maladies zoonotiques apparues en zone tempérée évoquées dans cette étude, huit proviennent des animaux domestiques, une origine qui ne concerne que trois des dix maladies tropicales examinées. Ce modèle, qui nuance l'importance de la domestication dans la dispersion des maladies zoonotiques, met en valeur le rôle fondamental de la faune sauvage comme source d'agents pathogènes dans les régions tropicales.

C. Fréquences de contact entre les humains et les différents réservoirs animaux

L'identification des réservoirs animaux présents sur le terrain, ainsi que la caractérisation précise des différents types d'exposition auxquels les humains sont soumis, ne sont que les premières étapes permettant de décrire le risque de transmission zoonotique. L'un des paramètres clés de l'évaluation du risque est la fréquence de chaque type de contact entre les hôtes infectieux et sensibles. Or, malgré son impact direct sur la fréquence de transmission des parasites et des pathogènes, ce paramètre est souvent estimé mais rarement mesuré avec précision.

1/ De rares travaux mesurant précisément les fréquences de contacts

Concernant les contacts humains-animaux domestiques, dans la synthèse de Klous (2016), sur les 75 articles identifiés traitant des expositions aux pathogènes zoonotiques dans le cadre de l'élevage, seuls 2 études évaluaient quantitativement les contacts avec le bétail. Ces articles estimaient grossièrement le nombre d'heures passées auprès des animaux infectés (Whelan 2011), ou le nombre de tâches impliquant une manipulation des animaux infectés (Bridges 2002). Une étude plus récente a évalué l'exposition détaillée entre les humains et les animaux domestiques dans la ville de Shanghai, en Chine, en déterminant l'intensité, la durée et la fréquence des contacts (Zhang 2019) ; mais ce type d'approche fait encore figure d'exception. En comparaison, il semble exister davantage d'études consacrées aux contacts entre la faune sauvage et les animaux domestiques, publiées dans le cadre de travaux centrés sur des maladies d'élevages généralement non-zoonotiques (de Garine-Wichatitisky 2016, Jori 2017). Comme nous l'avons vu à propos de la grippe aviaire, par exemple, les contacts entre humains et animaux domestiques constituent pourtant un véritable enjeu de santé publique puisqu'ils permettent souvent à des pathogènes issus de la faune sauvage de s'adapter indirectement au corps humain. Dans les zones rurales des pays émergents, les animaux d'élevage qui vivent régulièrement à proximité immédiate des habitations, entrent surement davantage en contacts avec les humains que dans les pays industrialisés, mais cela n'a pas été réellement évalué (Hemsworth 2010).

À ce jour, un nombre limité d'études a quantifié l'exposition des populations aux différents réservoirs animaux dans des régions d'Afrique à grande diversité biologique. Quelques travaux ont tout de même permis de mesurer les taux de contacts entre les humains et certaines espèces animales dans certaines de ces régions. Bonwitt (2017) montre, qu'au Sierra Leone, les contacts avec les rongeurs commensaux, en particulier *Mastomys natalensis* et *Rattus rattus*, sont très fréquents au sein même des habitations puisqu'ils sont présents dans 92,4% d'entre elles. Durant la période d'étude de 2 mois, plus d'un tiers des participants était entré en contact physique avec un rongeur vivant tandis que la moitié environ des participants avait des contacts réguliers avec des urines de rat. Dans une autre étude, conduite au Nigeria, qui portait sur des hommes appartenant à des communautés de chasseurs, l'exposition aux animaux était omniprésente et les espèces avec lesquelles les contacts étaient les plus fréquents appartenaient aux ordres des primates, des artiodactyles et des rongeurs (Friant 2015). Les chasseurs avaient des rapports significativement plus élevés d'abattage et de blessure par un animal sauvage que les non-chasseurs. Cependant, les travaux menés par Wolfe (2004a) dans des villages camerounais ruraux, montrent que, si la chasse est une activité plutôt masculine, l'abattage d'animaux est une activité partagée à part presque égale entre les sexes. Par ailleurs, cette étude indique que l'exposition aux PNHs est significativement plus élevée dans les régions forestières que dans les autres habitats. Plus récemment, dans la région de Taï en Côte d'Ivoire, Mossoun (2015) a observé que la nature des contacts avec les PNHs différait selon des caractéristiques sociologiques des humains, tels l'âge et le sexe ; les hommes avaient des interactions plus fréquentes au cours de la chasse, puis lors des activités de boucherie (dépeçage, éviscération, etc.), tandis que les femmes étaient davantage impliquées dans les activités de découpe et de préparation (cuisine) de la viande.

Une enquête participative sur 10 mois développée par Narat (2018) a permis de mesurer les fréquences de contacts physiques avec les PNHs au sud-est du Cameroun. Conformément aux études antérieures, les participants rapportent bien plus de contacts physiques avec les singes qu'avec les grands singes. Mais près de 11% des femmes interrogées avaient chassé un PNH au moins une fois, et davantage d'hommes participaient à la découpe de la viande que ce qui avait été précédemment rapporté. En accord avec les résultats de Rimoin (2017), ces fréquences de contacts semblent plus variables et moins déterminées par le sexe que ce qu'avaient montré Wolfe (2004a) et Mossoun (2015) en identifiant des populations cibles à risque. De plus, les écologies propres aux différentes espèces de PNHs sont à considérer puisqu'elles déterminent pour partie les possibilités et les fréquences de contacts physiques avec les humains, une plus grande abondance des espèces présentes à proximité des établissements humains entraînant par exemple une exposition humaine accrue. Rimoin (2017) a profité d'une étude transversale très étendue, menée dans la province de Sankuru, en RDC, pour enquêter sur les facteurs associés aux expositions aux différentes catégories d'animaux. Les ordres animaux les plus rencontrés étaient les mêmes que ceux reconnus par Friant (2015). Les activités dans le cadre desquelles de produisaient les contacts les plus fréquemment déclarés étaient : la consommation, la cuisine, la boucherie et le dépouillement d'animaux. D'une manière générale, comme dans l'étude de Mossoun (2015), les hommes étaient plus impliqués dans la chasse que les femmes, ces dernières cuisinant davantage la viande de brousse que les hommes ; mais, comme dans l'étude de Narat (2018), les sexes des personnes participant à l'abattage ou au dépouillement des PNHs et des chauves-souris

n'ont pas montré de différence significative. Ces résultats mettent en évidence une exposition variable des différentes catégories sociodémographiques selon le lieu de l'étude, qui semble refléter une importante variabilité des pratiques culturelles et sociales, notamment des activités des hommes et des femmes dans les différentes communautés.

2/ Des lacunes dans l'étude des fréquences et des durées de contacts

En raison de la proximité génétique des PNHs et des humains, et de la conséquence de cette proximité en terme de partage d'agents pathogènes, les contacts avec les PNHs sont sans conteste les plus étudiés. Pourtant comme décrit précédemment, les rongeurs et les chiroptères, et dans une moindre mesure les artiodactyles et les carnivores, constituent eux aussi des réservoirs importants de pathogènes zoonotiques. Les études de Friant (2015) et de Rimoin (2017) semblent être les seules à tenter d'évaluer les taux de contacts avec l'ensemble des ordres de mammifères sauvages en Afrique, même si leurs protocoles d'enquête ne permettent pas d'en faire une mesure précise. De plus, la plupart des analyses regroupent les espèces en grandes catégories : « singes » ou « grands singes », par exemple (Wolfe 2004a, Mossoun 2015). Or, Narat (2018) précise que l'attention portée à la fréquence et au type de contact avec chaque espèce de PNH est cruciale, car la prévalence des maladies diffère selon les espèces animales. Cette recommandation est généralisable aux autres ordres mammifères, notamment à celui des rongeurs pour lesquels la spécificité des hantavirus diffère selon l'espèce hôte (Klingström 2002). Les écologies propres à chaque espèce animale peuvent aussi influencer les taux de contacts, notamment par des spécificités comportementales, telle la propension de *Mastomys natalensis* à vivre près des établissements humains. D'autre part, les études précédemment citées négligent généralement les contacts indirects, par le biais de déjections animales ou de restes alimentaires, qui ont pourtant été identifiés comme cause de nombreuses maladies, notamment certaines fièvres hémorragiques. Limiter ainsi les études à certains contacts physiques réduit notre vision à un spectre restreint de voies de transmissions (Narat 2017). Enfin, certains protocoles mis en œuvre pour mesurer les taux de contacts souffrent de limitations méthodologiques qui réduisent la précision des estimations obtenues. Ainsi, l'étude menée par Rimoin (2017) introduit un « biais de mémoire », les participants devant se souvenir des espèces rencontrées au cours du dernier mois.

Au-delà du manque de données sur ces fréquences de contacts, il existe donc de nombreuses lacunes dans les protocoles permettant de mesurer les taux de contacts entre humains et animaux. Face aux défis méthodologiques que représente une mesure réelle des taux de contacts, la grande majorité des recherches qui s'intéressent aux expositions à risque de transmissions zoonotiques se contentent d'estimer indirectement ces taux, en mobilisant différentes méthodes modélisatrices et simplificatrices, issues de disciplines variées. Pourtant la probabilité de contacts est une composante essentielle du risque au même titre que la gravité de l'exposition. Les études portant spécifiquement sur la caractérisation et la quantification précises des contacts entre les humains et les autres espèces abordent sous un angle nouveau la question de l'émergence zoonotique, un angle qui permet de considérer le réel dans toute sa complexité.

III- Etude des contacts entre humains et réservoirs animaux

D'après Plowright (2017), la fréquence, la durée et l'intensité du contact interspécifique sont déterminées par une combinaison de facteurs : les comportements, l'écologie, la densité et la distribution des hôtes animaux et des populations humaines. Grâce à l'écologie, qui fournit des informations sur les aires de distribution et les déplacements des animaux, et grâce à l'anthropologie, qui apporte des connaissances sur les interactions entre populations animales et humaines, il est possible d'estimer les risques spatio-temporels de contact entre les espèces animales sauvages et domestiques et l'espèce humaine.

A. Des études focalisées sur certains phénomènes anthropiques

Dans un contexte de changements environnementaux globaux, l'accroissement démographique, la déforestation ou encore les échanges commerciaux peuvent favoriser les contacts entre l'Homme et la faune, augmentant ainsi le risque d'émergences zoonotiques (Jones 2013). Deux facteurs anthropiques, souvent utilisés pour évaluer les taux de contacts avec les espèces animales, sont particulièrement étudiés dans la littérature scientifique : la fragmentation de l'habitat et l'exploitation de la faune sauvage.

1/ Fragmentation de l'habitat

La fragmentation des forêts est un phénomène mondial en augmentation rapide (Taubert 2018). Le réseau routier qui se développe pour répondre aux demandes du commerce national et international sépare les parcelles forestières. La déforestation crée des interfaces propices aux contacts entre les humains et la faune (Aguirre 2017), les pays les plus concernés étant le Brésil, l'Indonésie et la République Démocratique du Congo (RDC), trois pays qui concentrent presque 60% des forêts tropicales de notre planète, selon les derniers rapports de la Global Forest Watch datant de 2018. Afin de répondre aux besoins alimentaires grandissants des populations, les pratiques agricoles traditionnelles disparaissent pour laisser la place à une agriculture industrielle, basée sur l'intensification et la standardisation des méthodes d'élevage et d'agriculture. Des champs et des parcelles, où sont élevés des animaux de production, remplacent les forêts ce qui entraine une augmentation des interactions entre les humains, la faune sauvage et la faune domestique, comme dans le cas du virus Nipah qui transite par le porc pour passer de la chauve-souris aux humains (Greger 2007).

Les frontières entre les systèmes écologiques, souvent appelées écotones, sont des zones qui influencent la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes de manière disproportionnée au regard de leur étendue spatiale. Des recherches suggèrent une correspondance entre les processus écotonaux et les processus écologiques et évolutifs responsables de la transmission, de la propagation et de l'adaptation des agents pathogènes (Despommier 2007). Les résultats d'une étude de Paige (2014) confirment que les paysages en mosaïque de forêts et de parcelles agricoles sont des lieux propices aux contacts humain-animal avec des risques élevés de transmission des maladies zoonotiques. Les épidémies d'Ebola en Afrique de l'Ouest et en Afrique centrale sont probablement liées à cette fragmentation de l'habitat (Oliviero 2017) qui entraine un accroissement des interactions avec les PNHs, en Ouganda par exemple (Bloomfield 2020).

Des infections croisées entre les différentes espèces de plasmodium, habituellement spécifiques aux Hommes ou aux PNHs, seront probablement de plus en plus fréquentes avec l'augmentation de la déforestation (Ramasamy 2014). Un rapport de la FAO (Wilcox 2015) établie la liste non exhaustive des nombreuses maladies humaines liées à la perturbation des systèmes forestiers, en précisant qu'il s'agit pour la plupart de maladies vectorielles comme la leishmaniose, la maladie du sommeil ou encore la fièvre jaune (Althouse 2015). Les arthropodes vecteurs de maladies peuvent proliférer dans les espaces découverts anciennement boisés, tels les moustiques qui transmettent le virus West Nile aux chevaux et aux humains (Kilpatrick 2011) ou les tiques qui infestent le bétail et peuvent transmettre la fièvre de Crimée-Congo aux éleveurs (Grard 2011). Les changements climatiques peuvent aussi étendre la distribution des vecteurs et des hôtes réservoir des agents pathogènes, permettant à ces derniers d'envahir de nouveaux territoires (Gould 2009). La dengue est l'une des multiples viroses à transmission vectorielle dont l'incidence n'a cessé d'augmenter ces dernières décennies (Campbell 2015). L'augmentation de la température ambiante a provoqué la diminution de la période d'incubation du moustique tigre, et les hausses de la pluviométrie ont augmenté la densité des vecteurs, et donc les chances de rencontres hôte-vecteur. Ce contexte a permis au moustique tigre d'élargir son aire de distribution, sa compétence vectorielle, et *in fine* la zone de propagation de la dengue (Benedict 2007).

2/ Exploitation de la faune sauvage

D'autre part, en Afrique ou en Asie particulièrement, les humains exploitent de manière significative la faune sauvage pour leur alimentation ou la pharmacopée traditionnelle (Scheffers 2019), au prix, cette fois encore, de contacts multiples avec celle-ci. Pour les communautés rurales des forêts tropicales d'Afrique de l'Ouest et d'Afrique centrale, la viande d'animaux sauvages est une composante nutritionnelle, économique et culturelle importante de leurs moyens de subsistance (Milner-Gulland 2003). Les estimations du taux d'extraction de viande de brousse dans le bassin du Congo suggéraient que près de 300 g par personne et par jour pouvaient y être consommés il y a 20 ans (Fa 2002). Même si la demande en viande d'animaux sauvages semble avoir diminuée au cours des 2 dernières décennies en RDC, sa production reste vraisemblablement une source majeure d'expositions aux microbes potentiellement zoonotiques (van Vliet 2017a). Les risques de contamination par contacts directs avec des matières potentiellement virulentes sont élevés lors du dépeçage et de la découpe de la chair (Chastel 2004). Ces manipulations peuvent être à l'origine de transmissions zoonotiques, au même titre que la consommation de la viande, parfois imparfaitement cuite (Bouvier-Blaizot 2008). Le commerce ou l'autoconsommation de viande de brousse se traduit par un risque de blessure ou de morsure lors de la chasse et la capture des animaux sauvages (Friant 2015), exposant les chasseurs à des maladies transmissibles par contacts sanguins comme le VIS (Virus de l'Immunodéficience Simienne) (Kalish

2005) ou le VFS (Virus de la foret de Semliki) (Wolfe 2004b) au Cameroun. Par rapport à la chasse traditionnelle de subsistance, la chasse commerciale (appelée braconnage quand elle est pratiquée de façon illégale) entraîne une multiplication des contacts physiques que ce soit par l'abattage ou le transport de carcasse sur de longues distances, dans des conditions sanitaires et d'hygiène parfois mauvaises (Cantlay 2017). Le transport et le confinement des animaux vendus sur les marchés d'animaux vivants constituent des risques supplémentaires de transmission par le regroupement et l'accumulation de différentes espèces animales, non habituées à se côtoyer, victimes de baisses d'immunités liées au stress et aux maladies (Woo 2006). Ces usages traditionnels ont pu perdurer jusqu'à présent, probablement facilités par des processus coévolutifs locaux entre les humains et certains pathogènes. Mais avec la densification de la population et l'essor du commerce mondial, le maintien de ces pratiques à notre époque augmente sans doute les risques de transmissions zoonotiques à une échelle globale.

Le besoin exponentiel en ressources, nécessaires pour satisfaire une société de consommation dévorante et une population mondiale en croissance constante, entraine donc une expansion géographique des activités humaines sur les habitats des animaux sauvages. Les pressions associées à cette expansion multiplient les probabilités de transmissions de nombreuses zoonoses (McMahon 2018), en augmentant notamment les fréquences et l'intensité des contacts avec la faune sauvage.

3/ Un examen biaisé des différents types d'exposition

Néanmoins, ces activités humaines qui favorisent les rencontres entre humains et animaux peuvent masquer d'autres phénomènes plus discrets qui ne s'inscrivent pas toujours dans le cadre des changements globaux rapides. Giles-Vernick (2013) jette un regard critique sur les temporalités utilisées par les chercheurs virologistes, épidémiologistes et primatologues, qui se concentrent sur certains changements anthropiques récents afin de prédire un risque accru de futures transmissions inter-espèces et une intensification de la circulation mondiale des agents pathogènes à potentiel pandémiques. L'exemple du VIH-1-M montre que des enquêtes empiriques s'appuyant sur des analyses historiques et anthropologiques permettent de mieux cerner certains moteurs des émergences. Les analyses phylogénétiques ont identifié le chimpanzé (*Pan troglodytes*) comme hôte originel de ce Virus de l'Immunodéficience Humaine à caractère pandémique (Peeters 2014). Son émergence au début du XXème siècle coïnciderait avec la colonisation européenne de l'Afrique équatoriale, une période pendant laquelle la chasse se serait intensifiée subitement avec l'utilisation des armes à feu. Cette hypothèse a engendré la théorie du « cut hunter », le prétendu patient index coupé ou blessé par un chimpanzé infecté par le VIS (Pépin 2011). Outre le fait que cette théorie repose sur un évènement historique vraisemblablement erroné, les armes à feu ayant fait leur apparition dans la région plus d'un demi-siècle avant l'émergence, et leur propagation ayant été très progressive, Rupp (2016) montre que l'apparition de cette maladie s'inscrit dans un contexte bien plus large que l'on ne peut réduire à quelques pratiques, fussent-elles particulièrement à risque comme le sont la chasse ou la découpe. Des contacts avec des chimpanzés sont survenus au travers de nombreuses autres activités telles leur domestication, l'expansion agricole ou la cueillette. Après les années 1920, les mobilités humaines et l'exposition à des pratiques médicales invasives ont facilité l'adaptation d'un virus simien à la transmission humaine, la domination coloniale ayant provoqué une détérioration du sort des populations, de graves révoltes et une pauvreté dramatique (Coquery-Vidrovitch 1972). Cet exemple illustre comment la simplification d'un phénomène complexe peut aboutir à des conclusions hâtives et parfois incohérentes.

Dans un article de Pedersen et Davies (2009), une estimation de la transformation de l'habitat naturel (indexé par la croissance de la population humaine) est utilisée comme indicateur des taux de rencontres entre les espèces sauvages et leurs agents pathogènes associés. Certes, les contacts entre les humains et les animaux sont catalysés par l'expansion démographique humaine, le développement de l'élevage, la fragmentation de l'habitat induite par des facteurs anthropiques, la chasse et l'abattage d'animaux sauvages (Davies 2008). Mais l'auteur fait ici un amalgame entre facteur prédisposant aux contacts et le contact en lui-même. De même, dans les travaux de Wolfe (2004a, 2005, 2007), certaines activités comme la chasse servent de marqueurs afin d'évaluer indirectement le risque d'exposition à un agent pathogène viral. Toutefois, les voies de transmission des pathogènes sont diverses si bien qu'une attention exclusivement portée à aux contacts directs lors de la chasse et la découpe est trompeuse. Si la majorité des épidémies d'Ebola intervenues au Gabon semble liée à l'abattage de PNHs et à la manipulation de leurs carcasses (Gonzales 2012), certains cas de contamination pourraient avoir suivi d'autres voies de transmission, par une exposition sous la forme d'un aérosol par exemple (Weingartl 2012). Le VFS se répliquant davantage dans la salive que dans les autres fluides corporels, il est généralement transmis à l'Homme par la morsure d'un primate sauvage infecté (Murray 2008). Mais il existe des exceptions à ce modèle de transmission. Dans une étude menée en RDC, il est apparu

que deux personnes qui n'avaient eu aucun contact avec des PNHs avaient été infectées par le VFS, après être simplement « entrées dans la forêt » (Switzer 2012), ce qui laisse à penser qu'un contact avec de l'urine ou des excréments de PNHs pourrait permettre une transmission de ce virus. Certes ces expositions représentent souvent un risque moins important qu'un contact sanguin par exemple, mais elles peuvent aussi être plus fréquentes (Smiley Evans 2016).

Les activités facilitant les contacts physiques avec les fluides corporels des hôtes animaux, tels la chasse ou le commerce d'animaux sauvages, sont certainement propices aux transmissions zoonotiques. Toutefois, ces activités bénéficient d'un effort de recherche particulièrement important, une large partie de la gamme des expositions possibles restant dans l'ombre. Réduire ainsi le spectre d'expositions potentielles aux seuls contacts humains-animaux qui interviennent dans le cadre de ces activités peut conduire à un examen biaisé des risques d'émergence.

B. Une vision globale des contacts par des approches géographiques et écologiques

Les contacts peuvent être étudiés à travers une approche spatiale. Ce type d'approche porte sur une échelle beaucoup plus large que celui qui envisage la question à l'échelle de rencontres entre individus. L'approche spatiale permet d'étudier l'ensemble des transmissions en se dégageant d'éventuels biais induits par des efforts de recherche restreints à certaines pratiques connues pour catalyser les interactions entre humains et animaux. Les enquêtes menées sur les proximités spatiales des humains et des animaux semblent ainsi être nées en réaction à une focalisation des études sur les expositions physiques à des fluides biologiques.

1/ Le chevauchement spatial des aires de répartitions des hôtes comme estimateur

De nombreuses études basées sur une approche modélisatrice à l'échelle mondiale ont confirmé que, dans leur majorité, les zoonoses émergentes trouvent leurs origines dans les forêts tropicales, d'Asie du Sud-Est, d'Amazonie et d'Afrique centrale. Jones (2008) montre en effet que les risques d'émergences à partir du réservoir sauvage sont plus importants à ces latitudes ; et une étude plus récente (Allen 2017), étendue à l'ensemble des maladies émergentes zoonotiques, apporte des résultats similaires. Ces auteurs établissent une corrélation forte entre la densité humaine et les émergences, permettant de localiser les risques de transmissions zoonotiques en zone tropicale. De fait, dans de nombreuses régions d'Afrique centrale, les transmissions de pathogènes entre humains et PNHs sont plus fréquentes là où la croissance de la population humaine est élevée (Pedersen 2009). Ces études, qui tentent de compenser les nombreux biais liés au différentiel d'information entre les pays développés occidentaux et les pays du « Sud », évaluent les facteurs prédisposant aux émergences dans ces régions. Si le climat tropical humide, qui favorise le maintien de nombreux pathogènes dans l'environnement, peut expliquer une part de ces résultats, il semble que le taux d'émergence zoonotique dépende principalement de la densité des hôtes humains et animaux. En général, le nombre d'hôtes de pathogènes zoonotiques est proportionnel à la biodiversité globale de la région (Guernier 2004). Par exemple, les régions géographiques à forte richesse en espèces de primates, avec une grande diversité d'hominidés notamment, comme le bassin du Congo, présentent un risque disproportionné de changement d'hôte des primates sauvages vers l'Homme (Pedersen 2009). La richesse en espèces hôtes appartenant à la classe des mammifères est fortement corrélée à la transmission de maladies zoonotiques. Olival (2017) a cartographié la richesse en virus zoonotiques et celle en espèces hôtes pour chaque ordre de mammifère. Dans la grande majorité des cas, ces richesses se superposent dans la zone intertropicale, notamment en Afrique centrale pour les primates, les cetartiodactyles et les carnivores. Les chauves-souris partagent par ailleurs de nombreux pathogènes avec les humains, en particulier en Amérique du Sud et en Afrique centrale (bassin du Congo) (Brierley 2016).

Il est important de noter que les « hotspots » identifiés ici sont des régions où les espèces hôtes de pathogènes zoonotiques cohabitent au sein d'une même zone géographique (Han 2016). D'après Olival (2017) la sympatrie, qui représente le chevauchement des distributions des espèces, est en effet l'élément le plus important (après l'effort de recherche) pour prédire la richesse en parasites zoonotiques. La sympatrie reflète indirectement les probabilités d'interactions entre animaux d'espèces différentes (Luis 2013). Les modèles de risque mondiaux reliant les moteurs anthropiques et les virus zoonotiques, en particulier dans les hotspots tropicaux, suggèrent que la menace des zoonoses augmentera à mesure que les populations humaines continueront de s'étendre dans des habitats potentiellement riches en virus, avec de fortes probabilités de

contacts avec des espèces hôtes (Brierley 2016). Ainsi, la densité et la distribution des populations animales et humaines semblent être des éléments prédictifs forts pour estimer cette probabilité d'exposition d'un humain à un pathogène par le biais du réservoir animal. Une occupation conjointe du territoire par un grand nombre d'animaux hôtes potentiels et par une population humaine importante est reliée à un fort risque de contact entre espèces hôtes à l'origine d'une possible transmission zoonotique. Toutefois, si ce risque parait maximisé en zone tropicale, c'est aussi en raison de facteurs anthropiques locaux qui favorisent le rapprochement entre les espèces dans un contexte de changements environnementaux globaux.

2/ Un examen imprécis des probabilités de contacts entre humains et animaux

Certes le partage et l'adaptation des agents pathogènes entre les animaux et les humains se produisent presque exclusivement lorsque ces espèces cohabitent dans les mêmes espaces écologiques, mais ces analyses ne considèrent pas les variations du risque d'exposition en fonction des différentes voies de transmission. Dans le cadre d'un travail de cartographie de la richesse en mammifères hôtes d'agents pathogènes, Han (2016) souligne qu'une telle approche n'offre qu'une vue partielle du risque zoonotique qui ne prend pas en compte les variations de climats et paysages locaux influençant les paramètres épidémiologiques, ni les différents types de pathogènes aux modalités de transmission bien spécifiques. Ces facteurs, associés aux moteurs extrinsèques liés à l'environnement et aux contextes sociopolitiques et économiques, continueront de trianguler les zones où le risque d'émergence de maladies humaines coïncide avec un potentiel zoonotique élevé.

Paige (2017) s'appuie sur les recherches menées sur les systèmes socio-écologiques pour accéder à la complexité du système d'interactions entre les personnes, la faune et l'environnement. Elle a ainsi comparé le chevauchement des activités humaines et la distribution des PNHs dans cinq fragments forestiers en Ouganda, dans le parc national de Kibale. Dans cette analyse à petite échelle, l'auteur montre une forte variabilité des aires de répartitions humaines et animales entre ces cinq sites, avec un seul endroit où le chevauchement spatial interspécifique est statistiquement significatif. Les habitats des PNHs et les zones d'activités humaines, relativement éloignés les uns des autres, étaient répartis à l'intérieur, sur les contours et bien au-delà des fragments forestiers. Si les activités humaines associées à la collecte de bois de chauffage et d'autres produits forestiers ont été les principaux moteurs du chevauchement spatial humain-animal, les PNHs ont également passé du temps en dehors des fragments de forêt dans les espaces agricoles. Ces résultats montrent que le chevauchement des distributions interspécifiques n'est pas uniforme, même lorsque les espaces sont très proches géographiquement, et donc que les mesures de prévention et de contrôle des émergences doivent être tout à la fois spécifiques au contexte local et fondées sur des analyses de données récoltées à une échelle régionale (Paige 2017). Une proximité spatiale entre les populations humaines et les animaux n'entraîne pas toujours un accroissement du taux de contact accompagné de retombées zoonotiques.

Une autre étude, elle-aussi menée dans la région de Sebitoli en Ouganda, a révélé que les humains et les PNHs partageaient certains parasites intestinaux comme *Oesophagostomum bifurcum* et *O. stephanostomum* (Cibot 2015), ces échanges étant probablement facilités par le pillage des cultures de maïs par les chimpanzés et leur manque d'évitement des êtres humains (Krief 2014, Bortolamiol 2014). Mais Narat (2015), n'a trouvé aucune espèce d'helminthes intestinaux partagée entre des êtres humains et des bonobos (*Pan paniscus*) dans un espace de conservation communautaire en RDC, où le chevauchement spatial de l'activité humaine et du territoire des bonobos est pourtant élevé. Cet espace de conservation est compris dans la zone de mosaïque forêt-savane qui a servi de terrain d'étude aux travaux présentés dans ce mémoire. Sans porter une attention particulière aux modalités d'interactions homme-animal à une échelle locale, ainsi qu'aux types d'agents pathogènes partagés, le chevauchement spatial ne peut pas toujours prédire efficacement le risque de transmission zoonotique.

C. Des études multidisciplinaires s'inscrivant dans le concept « One Health »

Lloyd-Smith affirmait il y a une décennie (2009) que les modèles d'émergence et de propagation des agents pathogènes n'identifiaient pas les facteurs sous-jacents avec suffisamment de clarté pour permettre une prévention efficace de la maladie. L'auteur espérait des modèles plus robustes qui englobent l'interface complexe entre la biologie des agents pathogènes et le comportement humain, vectoriel et réservoir. Rares sont les projets qui mobilisent conjointement des recherches anthropologiques et écologiques, afin de mieux comprendre les processus et les pratiques pouvant conduire à une émergence zoonotique. Néanmoins, depuis quelques années, il semble qu'on assiste à un réel engouement pour ce type d'études qui s'inscrivent

parfaitement dans une logique « One Health », en s'appuyant sur le concept selon lequel la santé et le bien-être des animaux, des humains et de l'environnement sont interdépendants (Zinsstag 2011).

1/ Des outils issus des sciences sociales pour d'une meilleure évaluation des risques zoonotiques

Les sciences sociales sont nécessaires pour intégrer dans le système ses dimensions sociales, économiques, politiques et culturelles, réduisant ainsi les inconnues liées aux comportements des individus (Janes 2012). Fuentes (2006) a étudié les taux de morsures de macaques subies par les êtres humains à Gibraltar et à Bali, ainsi que le potentiel de transmission zoonotique associé. Son étude, basée sur des observations de terrain, a montré que plusieurs facteurs façonnaient le risque de transmission de pathogènes, notamment les comportements et les géographies spécifiques à chaque espèce de PNHs, mais aussi les caractéristiques démographiques, culturelles et sociales des humains. L'implication de l'anthropologie dans des enquêtes interdisciplinaires sur les origines zoonotiques de l'épidémie d'Ebola en Guinée a par ainsi permis d'attirer l'attention sur des pratiques de chasse peu documentées, spécifiques des enfants (Saez 2014). Des travaux menés sur la fièvre de Lassa ont exploré les liens entre les humains, les rongeurs et les conditions environnementales qui facilitent la transmission du virus. Pour ce faire, Bonwitt (2016, 2017) et ses collègues ont développé une méthode alliant divers outils d'enquête qualitatifs (entretiens semi-structurés, discussions individuelles ou collectives, observations) et quantitatifs (questionnaires transversaux, questions semi-ouvertes ou réponses à choix simples ou multiples), de manière à documenter précisément les contacts directs et indirects entre les personnes et les rats. Ces études montrent que les contacts sont souvent involontaires, mais peuvent être intentionnels, voire routiniers, en particulier en cas d'utilisation de pièges pour lutter contre les ravageurs de cultures. La consommation de rongeurs, y compris d'espèces réservoirs, était par ailleurs répandue. Cette approche anthropologique offre un nouvel éclairage sur la façon dont l'organisation des espaces domestiques rassemble les humains et les rongeurs et crée des voies d'infection dans les zones rurales en Sierra Leone, par le biais de pratiques de stockage des aliments notamment. Les matériaux et l'architecture des bâtiments sont favorables à l'établissement des rongeurs, ce qui les conduit à côtoyer étroitement les humains, des personnes ayant par exemple reçu de l'urine de rats sur le visage pendant leur sommeil. Ces travaux montrent comment une attention portée aux questions anthropologiques peut améliorer les connaissances sur les mécanismes d'émergence, de propagation et d'amplification des maladies (Brown 2015).

Dans cette logique, Paige (2014) documentait les contacts humains-animaux dans l'ouest de l'Ouganda, en réalisant des enquêtes au sein des ménages. Les participants qui ont signalé un contact avec des PNHs ou une blessure causée par un animal, ont décrit l'évènement de manière précise. Cela a permis d'identifier une variété de scénarios pouvant entraîner une exposition à un large éventail d'espèces animales connues pour abriter des agents pathogènes potentiellement zoonotiques. Les résultats indiquent que le contact à risque se produit dans des contextes où la chasse n'est pas forcément courante, plus fréquemment en manipulant les carcasses qu'en abattant un animal. Les données montrent également que des facteurs sociaux, comme le sexe, et des facteurs environnementaux peuvent affecter de manière significative la probabilité de contact avec les animaux. Il est apparu que les personnes de sexe masculin vivant près des îlots forestiers étaient plus soumises à un risque de blessure animale et de contact avec les PNHs que ne l'étaient les autres participants. En complément des questionnaires et entretiens « classiques », une enquête participative longitudinale conduite par Narat (2018) au sud-est du Cameroun a permis de montrer que les chasseurs découpent et fument la viande de grands singes dans la forêt avant la commercialisation de manière à éviter les patrouilles anti-braconnage, ce qui entraîne une exposition élevée aux fluides corporels des Gorilles et Chimpanzés. Au contraire, les singes ont tendance à être transportés, commercialisés et achetés entiers, ce qui limite l'exposition des chasseurs aux fluides corporels, mais conduit à une prise de risque plus élevée et plus fréquente par les personnes qui commercialisent et préparent la viande. Leach et ses collègues (2017) ont effectué une analyse comparative de la transmission des zoonoses en Afrique, confirmant qu'une compréhension détaillée à l'échelle locale des interactions entre l'écosystème, les animaux, les moyens de subsistance et les maladies fournit une base pour dépasser les habituelles approches mono-sectorielles, dans une logique « One Health » harmonisée.

2/ Des méthodes mixtes combinant différentes approches

Comme nous l'avons vu précédemment, les facteurs d'émergences sont environnementaux, écologiques, fauniques et humains. « One Health » est le terme utilisé lorsque les approches de lutte contre les maladies,

en particulier les zoonoses, tiennent compte de toutes ces composantes qui participent à augmenter les menaces sanitaires (Cunningham 2017). Le succès de cette approche multidisciplinaire est largement dû à l'effet synergique de la combinaison de sciences de terrain, lourdes sur le plan logistique (écologie, biologie de terrain, anthropologie, etc.), avec des approches analytiques (modélisation épidémiologique, analyse phylogénétique des agents pathogènes, etc.) et des sciences de laboratoire (sérologie, diagnostic, immunologie, etc.). Les études sur les contacts à risque de transmissions zoonotiques requièrent l'effort conjoint et collaboratif de plusieurs disciplines (Allotey 2010).

Afin d'en évaluer précisément les fréquences, dans le cadre d'une étude déjà évoquée menée au sud-est du Cameroun, Narat (2018) a collecté des données quantitatives sur les contacts physiques entre humains et PNHs, en procédant à une enquête participative originale. Des questionnaires, des entretiens et des observations ont par ailleurs complété cette analyse en apportant des renseignements qualitatifs sur les modalités changeantes de ces contacts au cours du temps, sur les pratiques et coutumes locales qui, pour certaines impliquent des PNHs, et sur la perception qu'ont les habitants des activités et de la mobilité de ces derniers. Enfin, des données sur la distribution spatiale des populations de PNHs ont permis de déterminer l'abondance relative de chaque espèce de PNHs rapportée à la proximité des établissements humains. Le croisement de l'ensemble de ces jeux de données a apporté des informations permettant de mieux comprendre pourquoi, comment et à quelles fréquences la population entre en contact avec ces animaux qu'elle considère parfois comme un apport essentiel en protéines, comme une source de danger et de pillage, ou comme des créatures presque humaines. De ces travaux, il ressort que la chasse n'engage que 50% de la population totale étudiée, principalement des hommes, qu'ils s'y adonnent une fois par mois environ, et que cette activité n'entraîne que de très rares blessures. Ces mêmes travaux révèlent en revanche que la commercialisation, la boucherie, la cuisson et la consommation de viande de PNHs sont des activités très fréquentes, qui impliquent environ 85% de la population, hommes et femmes compris, à des fréquences d'une à deux fois par semaine. Contrairement à l'article de Paige (2014), ces résultats suggèrent que l'évaluation de sous-groupes à risque est d'une utilité limitée dans les régions où le risque de transmission zoonotique dépend surtout de la fréquence d'exposition. Il serait alors plus utile que les efforts de surveillance et de communication des risques ciblent les pratiques les plus répandues et fréquentes, en l'occurrence la manipulation et la préparation de la viande (Van Vliet 2017b). Pour obtenir des données précises sur les fréquences réelles de contacts, les enquêtes sur le terrain devraient mettre en œuvre de nouveaux outils méthodologiques, plus performants que les questionnaires classiquement utilisés.

Entre écologie et anthropologie, l'application de ces méthodes mixtes aux maladies transmises aux interfaces humain / bétail / faune, dans le cadre de l'élevage notamment, demeure particulièrement pertinente pour comprendre les interactions complexes entre facteurs humains et facteurs animaux qui facilitent les contacts et la transmission zoonotique (Woolhouse 2005b). Pourtant, de telles études sont relativement rares dans la littérature scientifique. Des travaux au Zimbabwe prennent en compte ces différentes dimensions. Si les sciences sociales ont permis de comprendre comment les éleveurs percevaient le rôle de la faune sauvage dans la transmission de maladies à leurs animaux (de Garine-Wichatitsky 2013), le cœur de ce projet repose sur une approche écologique cherchant à évaluer précisément les modalités de contacts entre les bovins et les animaux sauvages. En combinant des analyses de mobilité des buffles et des bovins par traçage GPS et des analyses sérologiques, Miguel (2013) a mis en évidence que la dynamique des infections à fièvre aphteuse chez les bovins était fortement liée aux variations spatio-temporelles des taux de contact avec les buffles. Si ces résultats indiquent que les contacts interspécifiques pouvant conduire à une transmission de la maladie sont des événements relativement rares et localisés, Caron (2013) précise que cela dépend largement du type d'interface bétail/faune. Afin d'évaluer le rôle du lion, en tant que grand prédateur, dans la dynamique de la fièvre aphteuse, une étude plus récente (Miguel 2017), qui utilise des méthodes similaires pour connaître les déplacements des animaux et la prévalence de la maladie, a également intégré des entretiens avec les éleveurs. Outre la mise en évidence des interactions prédateur-proie qui semblent contribuer à limiter la transmission interspécifique de la maladie, cette approche mixte a apporté des éléments qui amènent à considérer que la disponibilité des ressources induites par la saisonnalité, ainsi que l'adaptation des pratiques d'élevage en fonction de l'état perçu du système, influencent la propagation de la fièvre aphteuse. Eve Miguel conclu son article en affirmant qu'une meilleure image du pathoécosystème nécessite de comprendre comment les propriétaires de bovins prennent leurs décisions d'élevage, ainsi que les indices et les risques que ceux-ci perçoivent : prédation, maladies, ressources, etc. L'intégration de méthodes situées à l'interface entre biologie et sciences sociales permet ainsi de mieux comprendre, et donc de mieux gérer, le risque de transmission de maladies aux interfaces complexes homme / bétail / faune sauvage.

Ces recherches multidisciplinaires peuvent fournir des résultats robustes, car soutenus par différentes disciplines. Plus important encore, elles permettent d'appréhender le processus d'émergence dans sa globalité,

tout en conservant une grande précision dans la description de ses différents mécanismes à une échelle locale. Ces exemples illustrent comment une définition plus précise du contact, une étude sur le chevauchement spatial et une approche anthropologique et historique peuvent s'imbriquer pour permettre de développer une analyse rigoureuse des multiples interactions entre les êtres humains et les réservoirs animaux de pathogènes zoonotiques.

Partie II : Travail personnel

Nous avons vu en introduction que le projet MICROTONE, dans lequel s'inscrit ce mémoire de Master, combinait ces différentes approches écologiques, épidémiologiques et anthropologiques, dans la perspective de mettre en lumière l'émergence de maladies zoonotiques par l'examen des voies sociales et écologiques facilitant les flux de micro-organismes entre les hôtes, et d'expliquer pourquoi et comment de tels flux se produisent. Cette enquête renseigne sur une situation antérieure à l'émergence, en traçant un réseau écologique de partage des virus et bactéries entre humains et animaux, en Afrique centrale (cf. Figure I en Annexe : Schéma général du projet MICROTONE). La forêt équatoriale du bassin du Congo, la plus vaste au monde après l'Amazonie, fut en effet le lieu d'émergence de nombreuses maladies humaines parmi lesquelles certaines, comme le VIH ou Ebola, pèsent lourdement sur la santé des populations et l'économie mondiale. La République Démocratique du Congo (RDC), qui comprend environ la moitié de ce massif forestier (FAO 2011), possède le plus haut niveau de diversité biologique du continent africain, abritant plus de 400 espèces de mammifères connues, y compris une grande variété de primates non humains (PNHs), de rongeurs et de chauves-souris, réservoirs majeurs de pathogènes à potentiel zoonotique (Observatoire des forêts d'Afrique centrale 2010 ; Johnson 2020). Bien qu'ils dépendent de l'agriculture et de l'élevage pour leur subsistance nutritionnelle et économique (ONU 2014), 65% des 80 millions d'habitants de la RDC vivent dans des zones rurales densément boisées et dépendent, pour satisfaire leur besoin en protéines, de la chasse d'animaux sauvages disponibles localement (Golden 2011). La RDC est donc un endroit idéal pour accroître les connaissances sur les expositions aux réservoirs animaux de pathogènes potentiels (de Merode 2004, Poulsen 2009).

Les fréquences d'expositions humaines à ces différents hôtes animaux n'étant que rarement mesurées avec précision, on se propose ici de quantifier l'ensemble de ces contacts interspécifiques. L'objectif de l'étude est ainsi de confronter les fréquences des différentes modalités d'exposition avec chaque espèce animale, afin d'en dégager des tendances générales, tout en conservant une grande précision dans la description de phénomènes rares, pouvant avoir leur importance épidémiologique. Afin d'obtenir des données quotidiennes sur une période suffisamment longue, les informations sur les contacts des habitants ont été collectées en procédant à une enquête participative similaire à celle développée, précédemment, par Narat (2018). Le travail présenté dans la 2ème partie de ce mémoire se focalise donc sur l'analyse de ces données relatives aux contacts hommes/animaux, récoltées quotidiennement durant 5 mois lors d'une enquête incluant 30 personnes formées sur le terrain.

I- Matériel et Méthodes

L'espèce animale rencontrée et la nature de l'exposition sont les deux informations essentielles qui permettent de définir un contact, auxquelles sont associés la date du contact et l'identité de la personne ayant fourni ces données, deux informations nécessaires dans le cadre d'une analyse par nombre de jours d'observation et par nombre d'individus. D'autres renseignements liés à la caractérisation démographique de la population tels que le sexe, l'âge, le lieu de résidence ou encore les profils d'activités des personnes interrogées peuvent permettre de dégager des facteurs humains pouvant influer sur les taux de contacts. Ajoutées à ces informations essentielles, des caractéristiques écologiques propres aux espèces animales rencontrées ou à l'environnement doivent aussi être prises en compte dans l'optique de détecter d'éventuels facteurs non-humains.

L'étude a été menée dans le Territoire de Bolobo, province de Maï-Ndombe, à l'ouest de la République Démocratique du Congo, à proximité du fleuve Congo qui délimite la frontière avec la République du Congo (cf. Figure II : Cartes de la zone d'étude). La zone d'étude comprend un espace de conservation communautaire des bonobos géré par l'ONG congolaise Mbou-Mon-Tour. Le Territoire de Bolobo occupe une zone de mosaïque forêts-savanes-champs, un type d'écotone (zone écologique transitoire) commun à de nombreuses régions intertropicales. Selon l'hypothèse de recherche qui sous-tend le projet MICROTONE, il s'agit là d'un

contexte particulièrement favorable aux contacts entre espèces, et donc aux émergences zoonotiques (Despommier 2007). Du 15 mars au 20 août 2019, soit durant une période couvrant deux mois et demi de saison des pluies et la même durée de saison sèche, 30 habitants répartis dans trois villages se sont portés volontaires pour noter quotidiennement les animaux qu'ils ont rencontrés, ainsi que les conditions de ces rencontres. Toutefois, faute de temps, seules les données des 3 premiers mois et demi sont analysées dans ce mémoire. Trois terroirs villageois ont été choisis, représentant chacun un état d'anthropisation plus ou moins marqué, constituant ainsi un gradient écologique de fragmentation de l'habitat forestier. Dans chacun de ces terroirs, 10 volontaires ont été inclus. Le village de Lewo est distant seulement d'une dizaine de kilomètres de Tshumbiri, la ville fluviale la plus proche, à laquelle il est relié par une route. De nombreuses savanes, pâtures et champs s'étendent à sa périphérie. Le deuxième village, Embirima, se situe à 20 km du fleuve. Comparé au précédent, il est entouré par davantage de zones boisées, pour la plupart exploitées ou défrichées. Bodzuna, le troisième village, se situe à 50 km de piste de Tshumbiri, dans un environnement relativement peu anthropisé, largement composé de forêts relativement denses.

A. Collecte des données

Selon les recommandations des chefs de village, 10 volontaires ont donc été sélectionnés dans chacun des trois villages, parmi les personnes désireuses de participer à l'étude, en essayant de respecter un sex-ratio équilibré. Toutefois, sur les 25 volontaires finalement retenus, 8 seulement étaient des femmes. Certains volontaires étaient analphabètes, ce qui les obligeait à travailler avec un/une « secrétaire » (souvent un jeune de la famille) pour remplir les questionnaires quotidiens. Tous les volontaires ne parlant pas français, il leur a été demandé de compléter les fiches dans leur propre langue (le kitéké), afin de conserver un maximum de précisions, notamment dans la description des espèces animales, ce qui est nécessaire pour leur identification.

1/ Enquête participative sur les contacts entre humains et animaux

Le premier questionnaire portait sur les contacts que les volontaires avaient eu avec des espèces sauvages ou domestiques au cours de la journée (cf. Figure III : Fiche Contact). Les consignes de remplissage de la fiche étaient les suivantes :

1) Le volontaire notait la date, le lieu et l'habitat de chaque contact, ainsi que l'activité qu'il accomplissait au moment où le contact avec l'animal spécifié était intervenu. Seuls les oiseaux sauvages, les reptiles, les amphibiens, les poissons et les arthropodes n'étaient pas à mentionner afin de limiter la quantité de données, et étant donné leur importance secondaire en tant que réservoirs zoonotiques par rapport aux mammifères (Johnson 2020).
2) Le contact pouvait être *indirect*, que ce soit par la vue de restes alimentaires, d'une crotte, d'un nid ou d'un terrier, et/ou d'une empreinte de pas. Si le volontaire était en mesure de le faire, il devait évaluer l'ancienneté de l'indice découvert, en jours.
3) En cas de contact *direct* à distance, le volontaire devait préciser s'il avait vu l'animal vivant ou mort et/ou s'il l'avait entendu crier ou faire du bruit. Dans ce cas, il pouvait estimer (en mètres) la distance qui le séparait de l'animal.
4) Enfin, s'il avait touché l'animal vivant ou s'il l'avait tué, s'il avait dépecé ou découpé sa carcasse, s'il avait préparé ou cuisiné, consommé, commercialisé (acheté, vendu ou transporté) sa viande, le volontaire cochait les cases correspondantes dans la colonne « *contact physique* ».
5) D'éventuelles remarques pouvaient compléter toutes ces informations. Pour simplifier le remplissage des questionnaires, ainsi que le traitement des données, si une espèce était observée plus qu'une fois dans la même journée, elle ne faisait l'objet que d'un contact sur la fiche, le volontaire combinant alors les contacts avec une même espèce sur une même ligne.

2/ Enquête participative sur les activités des volontaires

Le deuxième questionnaire concernait les activités que les participants réalisaient durant la journée (cf. Figure IV : Fiche Activité). Ces activités étaient consignées, chaque soir, dans un tableau où le volontaire précisait le type d'activités réalisées à l'aide de différentes cases : « cueillette », « champs », « pêche », « chasse » ou « repos ». La catégorie « repos » était considérée comme exclusive pour la journée ; cocher cette activité impliquait donc de n'en avoir réalisée aucune autre dans la journée, signifiant donc une absence de déplacement hors du village. Dans le cas des autres activités, des annotations étaient ajoutées afin de les préciser. La nature des produits récoltés était par exemple ajoutée aux cases « cueillette » et « champs ». Si le volontaire avait chassé, il devait préciser la technique utilisée (piégeage, chasse au fusil, au filet, etc.). Si la chasse avait été fructueuse, il renseignait les espèces abattues ou capturées, ainsi que le nombre de prises.

De plus, le volontaire notait les lieux où il s'était rendu, ainsi que les termes vernaculaires correspondants aux habitats écologiques dans lesquels les activités étaient réalisées. Tout en apportant des précisions sur les occupations quotidiennes du volontaire, les données fournies par le questionnaire relatif aux « activités » permettaient de vérifier la cohérence des renseignements notés dans le questionnaire dédié aux « contacts ». Une correspondance entre les fiches « contacts » et « activités » donnait un aperçu de la fiabilité des données. Des rendez-vous réguliers entre les volontaires, les éventuels secrétaires et les personnes ayant mis en place le protocole d'enquête (chercheurs ou coordinateur local formé à cette tâche) ont permis de corriger le plus précocement possible certaines incompréhensions et erreurs de retranscription et de préciser certaines informations.

B. Validation, saisie et homogénéisation des données

Le taux de correspondances entre les lieux, les habitats et les activités renseignés à une même date dans les deux séries de fiches, « contacts » et « activités », donnait un indice de la fiabilité des données récoltées par chaque volontaire. Le caractère aléatoire des rencontres entre humains et animaux a par ailleurs été évalué. Ainsi, suite aux rendez-vous réguliers permettant de juger de la fiabilité des informations fournies par les volontaires, 5 personnes furent exclues de l'étude sur les 30 initialement formées. Parmi les 25 volontaires dont les données purent finalement être intégrées à l'étude, 8 étaient des femmes. Les âges des volontaires s'étalaient de 22 à 80 ans, pour une moyenne d'environ 49 ans (cf. Tableau I : Informations sur les volontaires). Une feuille de calcul Excel optimisée fut créée afin de faciliter la saisie des questionnaires manuscrits. Les 25 volontaires ont rempli les questionnaires « contacts » et « activités » quotidiennement durant 5 mois. Toutefois, faute de temps, seules les données des 3 premiers mois et demi furent saisies dans le cadre de ce stage. Ainsi, l'analyse des contacts porte sur une durée moyenne de 110 jours par volontaire (écart-type = 6 ; max = 121 ; min = 97) et l'analyse des activités porte sur une durée de 109 jours par volontaire (écart-type = 6 ; max = 120 ; min = 97). Le kiteke, langue propre aux Batéké, n'étant pas une langue écrite certains termes dans les fiches « activités » (se rapportant en particulier au type de chasse pratiqué) ont été notés de façon phonétique, avec d'importantes variations entre les individus. Cela nécessita une homogénéisation rigoureuse de ces informations avec l'équipe de recherche de terrain, connaissant la langue. Un travail similaire fut nécessaire pour les noms vernaculaires des espèces animales dans les fiches « contacts », eux aussi renseignés en langue locale. Par ailleurs, les enquêtes ethnozoologiques menées sur le terrain par l'équipe de recherche (et complété *a posteriori* grâce aux informateurs locaux), ont permis d'identifier le plus précisément possible les animaux mentionnés à partir des noms vernaculaires homogénéisés, en remontant jusqu'au genre et à l'espèce quand les données le permettait (cf. Tableau II en Annexe : Tableau de classification des espèces animales rencontrées).

C. Analyse des données

Une fois le nettoyage des données terminé, le logiciel Excel fut utilisé pour calculer, les fréquences (par jours de données fiables) de chaque type de contact, avec chacune des espèces animales mentionnées, pour chaque volontaire (cf. Texte I : Protocole d'analyse des données sur le logiciel Excel). L'utilisation du dénombrement par date distincte a permis de corriger d'éventuelles erreurs survenues lors de la collecte des données, notamment de supprimer des doublons, certains volontaires notant parfois 2 contacts avec la même espèce animale dans la même journée, ce qui allait à l'encontre du protocole. De plus, afin d'étudier les réservoirs animaux de manière plus globale, les fréquences de tous ces contacts furent ensuite compilées dans un tableau non seulement au rang de l'espèce animale, mais aussi par ordre taxonomique, par statut de domestication (domestique, commensale ou sauvage) et par habitat préférentiel de l'animal (déterminé selon les enquêtes ethnozoologiques). Sa dimension étant trop importante, ce tableau général ne figure pas dans ce mémoire. Enfin, afin de comparer ces fréquences en fonction de différents facteurs humains et environnementaux (notamment le sexe des volontaires et leurs villages de résidence), des tests de Wilcoxon ont été réalisés à l'aide du logiciel R (avec une correction de Bonferroni dans le cas des comparaisons multiples entre villages). Ces tests ont été réalisés dans le but de mettre en évidence d'éventuelles différences significatives entre les catégories, dans la perspective d'en dégager des facteurs influençant les contacts. Enfin, à l'aide d'une Analyse en Composantes Principales (cf. Figure V en annexe), d'éventuels profils d'activités ont été recherchés dans l'objectif de rendre compte d'une possible spécialisation « professionnelle » de certains volontaires.

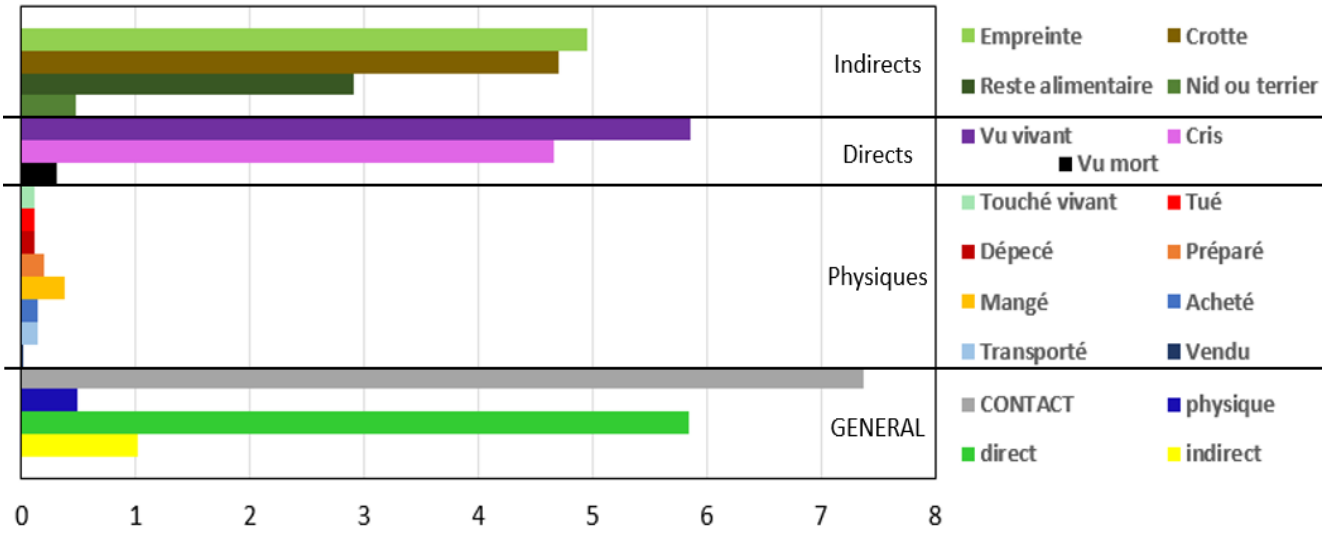
II- Résultats

Dans l'ensemble, les données montrent que les contacts entre humains et animaux sont nombreux. Durant la période de 3 mois et demi considérée, 20 269 contacts.espèces.jours ont été notifiés par les 25 volontaires interrogés, ce qui correspond à une moyenne de 7,4 contacts avec des espèces par volontaire et par jour. Ainsi, chaque volontaire a eu, quotidiennement, en moyenne, 4,7 contacts avec des espèces domestiques et 2,7 contacts avec des espèces sauvages. Plus d'un tiers des contacts implique donc la faune sauvage (ou commensale). Afin d'explorer les données de manière exhaustive, les contacts entre humains et animaux seront d'abord étudiés en fonction de la nature de l'exposition, puis selon l'espèce animale rencontrée. Enfin, il s'agira d'exposer les éventuels facteurs humains pouvant influer sur les fréquences de contacts.

A. Analyse des différents types de contacts

La figure 1 présente les fréquences d'occurrences de chaque modalité de contact, sachant qu'un contact comportait généralement plusieurs modalités (le volontaire pouvait par exemple, avoir vu un chien vivant, avoir vu ses empreintes et l'avoir touché dans la même journée). La barre CONTACT (en gris) correspond au nombre d'espèces rencontrées par jour (toutes modalités confondues). Chaque volontaire a eu quotidiennement, en moyenne, environ 1 contact indirect avec un indice (crotte, reste alimentaire, empreinte, entrée d'un terrier, etc.) laissé par un animal sans qu'il y ait eu contact visuel avec celui-ci (en jaune sur le graphique), 6 contacts directs (visuels ou auditifs, en vert) sans interaction physique, et 0,5 contacts avec rapprochement physique (avec l'animal vivant ou avec sa carcasse, en bleu). Afin de visualiser les différences de fréquences de contacts entre chaque volontaire, se référer aux annexes (cf. Figure VIII : Fréquences et proportions des différentes modalités de contact pour les 25 volontaires).

Figure 1 : Comparaison des fréquences quotidiennes d'occurrences des différentes modalités de contact tous volontaires confondus toutes espèces animales confondues (en dates non distinctes)



1/ Fréquence élevée des contacts indirects par le biais d'un indice laissé par un animal

Dans 82% des contacts décrits dans les questionnaires, un indice laissé par l'animal a été rencontré, les indices les plus remarqués étant les empreintes (dans 67% des cas) et les crottes (dans 63% des cas). Ainsi, en moyenne, chaque volontaire a été quotidiennement en contact visuel avec les déjections de 5 espèces animales différentes (en marron sur la Figure 1). Les indices découverts étaient généralement relativement frais puisqu'ils dataient, en moyenne, d'une demi-journée. On constate que les découvertes d'indice laissé par un animal domestique ont été très fréquentes (89% des contacts entre humains et animaux domestiques, soit plus de 4 contacts par jour et par volontaire), mais qu'elles sont presque toujours accompagnées de l'observation de l'animal vivant. De même, si une observation de l'animal s'est produite dans 93% des contacts avec des espèces commensales (souris *Mastomys natalensis* et chauves-souris aux habitudes péridomestiques), dans

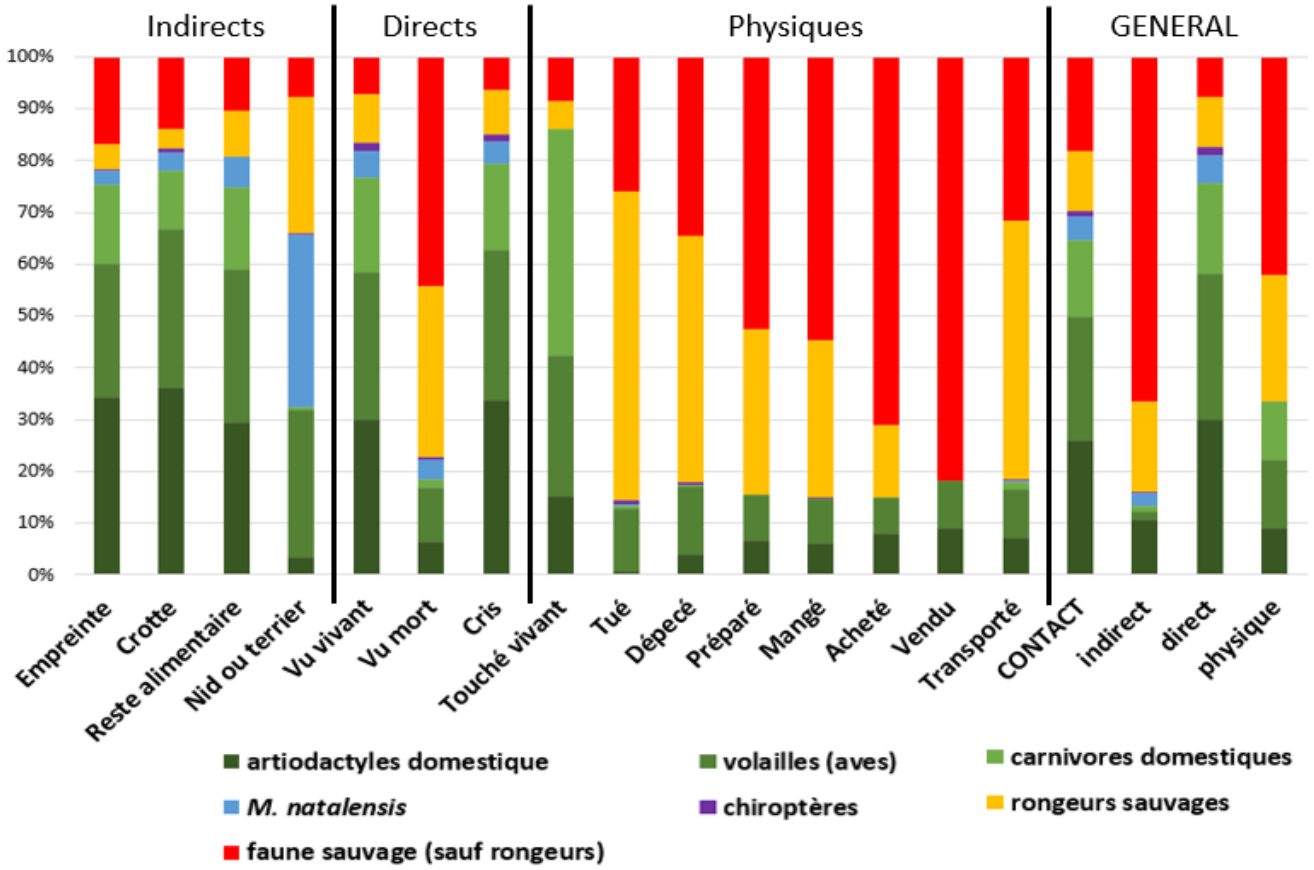
plus de trois-quarts des cas elle s'accompagnait de la découverte d'un indice, notamment une crotte (1 contact sur 2).

Les contacts uniquement indirects, c'est-à-dire intervenus sans que l'animal ne soit vu et/ou entendu (en jaune sur le graphique), furent à l'inverse relativement rares puisqu'ils ne représentent que 14% des contacts notés par les volontaires. Dans 84% des cas, ces contacts exclusivement indirects concernaient des animaux sauvages qui sont souvent plus difficiles à approcher que les animaux domestiques ou commensaux. On remarque d'ailleurs que l'ancienneté des indices laissés par les animaux sauvages était en moyenne estimée à un jour et demi, ce qui est bien supérieure à ce qui fut constaté concernant les animaux domestiques. Dans les deux tiers des cas, les contacts avec des espèces sauvages comprenaient la découverte d'un indice. Par exemple, une exposition à des excréments ou à des restes alimentaires de rongeurs sauvages a lieu 0,45 fois par jour et par volontaire.

2/ Les interactions avec un animal vivant

Avec près de 8 contacts notifiés sur 10, les contacts auditifs ou visuels, sans interaction physique avec un animal vivant, sont de loin les plus nombreux (en vert pomme sur la Figure 1). En revanche, toucher un animal vivant est bien moins fréquent puisque cela ne se produit qu'1 jour sur 10, en moyenne, par volontaire. La figure 2 permet de visualiser quelles catégories d'espèces sont impliquées dans chacune des modalités de contact. La barre CONTACT correspond aux espèces globalement impliquées dans les contacts, tandis que les catégories « indirect », « direct » et « physique » permettent de ne considérer que la modalité la plus directe de chaque contact (par exemple, si un volontaire a vu l'empreinte d'un rongeur sauvage et transporté sa carcasse dans la même journée, seul le transport est comptabilisé et le contact est considéré comme physique). Pour visualiser les différences de fréquences entre modalités, il faut se référer à la Figure 1 (ou à la Figure IX qui reprend ces données en fréquences et non en proportions).

Figure 2 : Proportions d'implication des différentes catégories animales cumulées par modalités de contact, tous volontaires confondus (en dates non distinctes)



a) Des contacts à distance très fréquents avec des animaux vivants

Les espèces animales domestiquées (trois teintes de vert en Figure 2) sont impliquées dans trois-quarts des interactions à distance sans contact physique. Chaque jour, les volontaires avaient ainsi en moyenne 4,4 contacts directs avec des animaux domestiques vivants. En effet, la très grande majorité (95%) des contacts avec des animaux domestiques correspondait à l'observation de l'animal vivant. De même, parmi les contacts avec des espèces commensales, 9 interactions sur 10 comprenaient un contact visuel (0,3 /volontaire /j) et/ou auditif (0,2 /volontaire /j), avec un animal vivant, sans contact physique. La souris péridomestique *Mastomys natalensis* (en bleu sur le graphique Figure 2), mentionnée environ 1 jour sur 3 par chaque volontaire, est de loin la plus concernée par ce type de contacts, bien que deux espèces de petite chauve-souris (non identifiées) logeant dans les toits des maisons soient, elles aussi, régulièrement observées. Si les animaux domestiques sont vus ou entendus à une distance déjà assez réduite, de 6 mètres, les espèces commensales sont observées à une distance encore moindre, en moyenne de 3 mètres, ce qui témoigne d'une grande proximité entre les humains et ces espèces de rongeurs et de chiroptères vivant dans les maisons. En comparaison, seuls 48% des contacts impliquant une espèce animale sauvage comprennent une interaction visuelle ou auditive, sans interaction physique, ce qui est très inférieur à la proportion établie pour les espèces domestiques (95%) ou commensales (93%). Le comportement farouche des animaux sauvages explique évidemment cette moindre proportion, puisque, comme nous l'avons vu précédemment, trouver des indices laissés par des animaux sauvages sans observer ces derniers, ni même les entendre, est assez fréquent (cela représente 38% des contacts avec des espèces sauvages). D'ailleurs, la distance moyenne de 12 mètres qui sépare un animal sauvage et un humain lors de contacts directs est plus grande que celle entre les humains et les autres espèces, ce qui témoigne, là aussi, de la difficulté à les approcher. Pour résumer ces données sur les contacts directs et indirects sans contact physique, on constate que la majorité des contacts répertoriés par les volontaires (62%) sont intervenus au sein même des villages, avec des animaux domestiques vivants, sans qu'il y ait d'interaction physique avec ces derniers.

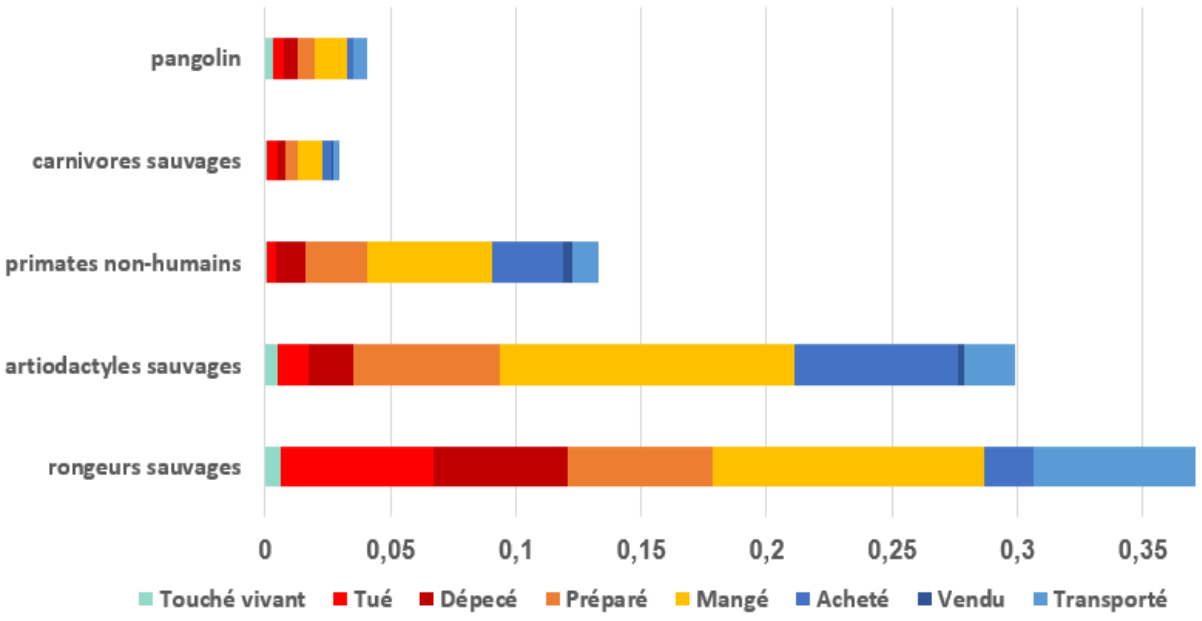
b) Des contacts physiques rares avec des animaux vivants

Les volontaires touchent rarement des animaux vivants puisque les contacts tactiles ne représentent que 2% de l'ensemble des contacts renseignés (Figure 1 : « touché vivant » en turquoise). Environ 40% de ces contacts impliquent des espèces domestiques de production (volailles ou bétail) et le même pourcentage concerne des animaux de compagnie (avec quelques mentions d'attaques par des chiens). Le transport d'animaux vivants est rare et n'implique que des animaux domestiques. Moins de 20% des contacts physiques avec des animaux vivants concernent donc des espèces sauvages (Figure 2), essentiellement des tortues ou des pangolins ramassés sur le sol, bien que des contacts avec des rongeurs pris dans des pièges aient été mentionnés une dizaine de fois sur la période étudiée, de 3 mois et demi. Plus rare encore, des contacts physiques avec des artiodactyles sauvages vivants ont eu lieu lors des activités de chasse au filet et au fusil, mais aucune blessure humaine n'a alors été mentionnée.

3/ Des contacts physiques fréquents avec les carcasses d'animaux sauvages

Les contacts avec des carcasses d'animaux représentent 5% de l'ensemble des contacts notés dans les questionnaires, soit environ 0,4 contact par volontaire et par jour. Cependant, 80% de ces contacts comprennent au moins une interaction physique, qu'il s'agisse de tuer l'animal, de transporter sa carcasse, de la vendre ou de l'acheter, de la dépecer, de découper des quartiers de viande ou de les préparer et de les cuisiner. En moyenne, les volontaires ont ainsi un contact physique avec un animal mort ou avec sa viande, tous les 3 jours. Globalement, les données montrent que les volontaires ont de nombreux contacts physiques avec des animaux morts, notamment par la manipulation et la consommation de la viande d'animaux sauvages. La Figure 3 se concentre sur les ordres de mammifères sauvages les plus rencontrés (*Mastomys natalensis* exclu de la catégorie « Rongeurs sauvages »), en détaillant les fréquences de modalités de contacts impliquant une interaction physique avec l'animal. Ce même graphique décrivant les proportions et non les fréquences est en Annexe (Figure X).

Figure 3 : Fréquences des différentes modalités de contact physique tous volontaires confondus cumulées par ordre de mammifères sauvages (en dates non distinctes)



a) Chasse et abattage

Chaque volontaire tuait, en moyenne, environ 1 animal tous les 10 jours, parmi lesquels seuls 13% étaient domestiques (Figure 2). Presque tous les animaux domestiques abattus étaient des oiseaux (poules, canards), bien que, d'une manière générale, les volontaires voyaient autant de carcasses d'artiodactyles (bétail ruminant) que de volailles. Globalement, l'abattage d'un animal domestique est un évènement rare puisque les volontaires n'ont vu un animal d'élevage mort qu'1 jour sur 20. Par ailleurs, les volontaires ont rarement vu des espèces commensales mortes, et tuer une souris péridomestique ne s'est produit que très exceptionnellement (une seule occurrence sur les 3 mois et demi d'enquête).

Si les contacts avec des animaux domestiques morts sont peu fréquents, 4 à 5 fois plus de carcasses d'animaux sauvages furent observées par les volontaires, ce qui représente plus de 3% de l'ensemble des contacts. Ce pourcentage est relativement important, puisqu'il correspond à un contact par volontaire, tous les 4 jours. Les volontaires ont tué en moyenne 2 rongeurs par mois, ce qui représente 64% des prises (Figure 2), une proportion bien plus élevée que pour les autres groupes taxonomiques puisque les artiodactyles ne représentent que 13% de l'ensemble des animaux sauvages tués, tandis que les PNHs, les pangolins, les tortues terrestres et les carnivores contribuent, chacun, pour environ 5% des animaux sauvages abattus, tous types de chasse confondus (Figure 3: couleur rouge sang). Seules 3 chauves-souris furent tuées par les volontaires durant la période étudiée.

Les volontaires pratiquaient la chasse, en moyenne, 2 jours par semaine, les fréquences variant beaucoup selon les volontaires. Il s'agit très majoritairement de piégeage (86% des activités de chasse). Trois-quarts des animaux sauvages capturés ont ainsi été piégés, que l'animal soit tué par étranglement avec un système de collet ou écrasé par une pierre assommante, ou attrapé vivant. 90% des animaux pris dans les pièges posés par les volontaires étaient des rongeurs, même si quelques artiodactyles furent aussi capturés. Les autres techniques de chasse se résument essentiellement aux chasses au fusil et au filet qui représentent respectivement 9% et 5% des activités cynégétiques. La chasse au fusil peut se pratiquer de jour comme de nuit, plusieurs chasseurs y participant. Les principales espèces tuées dans ce cadre appartiennent aux ordres des primates, des artiodactyles, des rongeurs et des carnivores. La chasse au filet, systématiquement collective (entre 15 et 25 personnes), consiste, quant à elle, à rabattre le gibier, avec l'aide d'un maitre-chien, vers une zone où d'autres chasseurs ont assemblés leurs filets sur plusieurs centaines de mètres, en attendant les animaux en fuite. Les espèces abattues sont généralement des artiodactyles de petite à moyenne tailles (céphalophes par exemple) ou des rongeurs de grande taille (athérures et aulacodes par exemple).

b) Manipulations des carcasses

Seuls 18% des contacts incluant le transport d'un animal mort, dans le cadre d'une transaction commerciale (achat ou vente), concernent des espèces animales d'élevage (Figure 2). Les manipulations de viande de gibier sont beaucoup plus fréquentes, puisque chaque volontaire a transporté, en moyenne, une carcasse d'animal sauvage tous les 6 jours. Les animaux tués lors des parties de chasse peuvent être consommés par les chasseurs et leurs familles (54% des transports) ou être destinés à la vente (4% des transports). Les autres cas de transports de carcasses se rapportent à des achats de viande de brousse par des volontaires (42% des transports). La fiabilité de ces données étant incertaine à cause d'une homogénéisation délicate de l'activité « commercialisation » entre volontaire, la part du gibier destiné à l'autoconsommation par les chasseurs et leurs familles n'est pas évaluée ici. De plus, le gros gibier étant souvent découpé, il est très probable que sa viande ait plusieurs devenirs (autoconsommation, partage/dons, revente).

Les chiffres concernant la préparation de la viande pour la consommation permettent d'affirmer que les carcasses d'animaux sauvages sont nettement plus manipulées que les carcasses d'animaux domestiques. Même si la proportion est légèrement plus importante que dans le cas de l'abattage, seuls 16% des animaux dépecés ou cuisinés étaient des espèces de production (Figure 2), très majoritairement des volailles. En comparant les espèces tuées et celles manipulées sous forme de viande, on remarque que la proportion de contacts avec des artiodactyles sauvages augmente tout au long de la « chaîne d'abattage ». Si les artiodactyles ne représentent que 13% de l'ensemble des animaux sauvages tués, le dépeçage et la découpe de leur chair contribuent, à hauteur de 31%, aux contacts liés à la préparation de viande pour la consommation (Figure 3), un même gradient étant observé pour les artiodactyles domestiques. En revanche, les rongeurs (en jaune en figure 2) représentent 44% des animaux dépecés, mais seulement 30% de la viande découpée. Globalement, cela semble indiquer que plus une espèce est imposante en taille, moins elle est abattue régulièrement, mais sa viande est par contre davantage manipulée.

c) Consommation de viande

Les animaux consommés correspondent à part égale aux viandes découpées, avec 31% d'artiodactyles sauvages consommés, 29% de rongeurs et 14% de PNHs (Figure 3). On observe en revanche un net rééquilibrage des proportions entre ordres de mammifères par rapport à celles observées lors de l'abattage des animaux (respectivement 13%, 64% et 5% des animaux tués). Globalement, plus l'animal est petit, moins sa carcasse subira de manipulation de boucherie avant d'être cuisinée. Cette balance entre abattage et consommation est visible Figure 2 entre les rongeurs sauvages (en jaune) et le reste du gibier (en rouge) (ou visible en Figure X en annexe). Si la part des animaux domestiques (toutes espèces confondues) dans le menu des volontaires (14%) est équivalente à la proportion d'animaux domestiques tués (13%), on observe là encore un rééquilibrage des fréquences de contacts le long de la chaîne d'abattage, en fonction de la taille des animaux considérés (volailles ou ruminants). D'autre part, la consommation de viande sans manipulation de la carcasse avant cuisson est relativement rare puisqu'elle ne représente qu'un tiers des contacts qui aboutissent à une consommation carnée, la plupart des volontaires participant au moins à une activité de boucherie avant la prise alimentaire. On remarque par ailleurs que les fréquences de contacts augmentent progressivement tout au long de la chaîne d'abattage. Ainsi, chaque volontaire tuait en moyenne 1 animal tous les 10 jours, dépeçait une carcasse tous les 8 jours, préparait de la viande pour les repas 1 jour sur 5 et en consommait finalement 1 jour sur 3 (Figure 3). Il semble enfin que des carcasses d'animaux trouvées en forêt, notamment de rongeurs, soient parfois ramenées au village pour être consommées mais les données ne permettent pas de déterminer une fréquence, même approximative, de la survenue de tels évènements, qui restent relativement rares.

Pour résumer ces données sur l'ensemble des types de contacts, les espèces domestiques et péridomestiques sont les plus rencontrées par les volontaires, qui les côtoient au quotidien, sans pour autant entrer fréquemment en contact physique avec elles. Ce type de contact ne représente en effet que 3% des contacts qui concernent ces espèces. A l'inverse, alors que les contacts avec les animaux sauvages ne représentent qu'un tiers de l'ensemble des contacts notifiés, 14% d'entre eux aboutissent à au moins une interaction physique avec l'animal vivant et/ou mort.

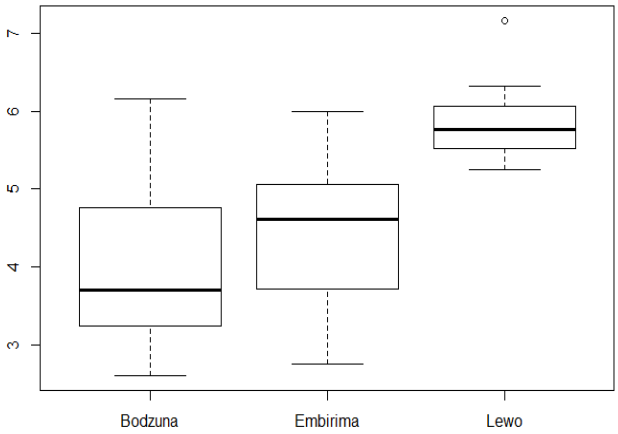
B. Analyse des contacts avec les différentes espèces animales rencontrées

Certaines espèces animales sont particulièrement représentées parmi les contacts auxquels les volontaires ont pris part. Il s'agit ici de décrire les fréquences de contacts à l'échelle de l'espèce afin mettre en évidence les grandes différences entre les ordres de mammifères, et entre espèces appartenant aux mêmes ordres.

1/ Influence de l'élevage sur les contacts avec les espèces animales domestiques

Les 8 espèces animales les plus régulièrement en contact avec les humains étaient des espèces domestiquées. Sans s'étendre sur les fréquences de contact de chaque espèce animale (qui sont consultables en Annexe sur la Figure XII), on remarquera que les interactions avec ces espèces domestiques ont été particulièrement fréquentes à Lewo, Lewo étant le village le plus proche du centre urbain situé sur les rives du fleuve Congo, et dont le couvert forestier est moindre que celui qui environne les deux autres villages. Sur la Figure 4, on s'aperçoit que les volontaires ont en effet interagit 5,9 fois par jour avec des animaux domestiques à Lewo, ce qui est significativement plus élevé qu'à Bodzuna (avec 3,6 contacts /volontaire /j ; test de Wilcoxon, p-value=0,004113534) et à Embirima (avec 4,6 contacts /volontaire /j ; test de Wilcoxon, p-value=0,041958042). D'ailleurs, plus généralement, voir un animal vivant est significativement plus fréquent à Lewo que dans les autres villages (test de Wilcoxon ; p-value=0,009186892 avec Bodzuna et p-value=0,041958042 avec Embirima). Ainsi, au regard des différences significatives de taux de contacts avec les canards (*Cairina moschata*) et les moutons (*Ovis aries*), il est probable que l'élevage, notamment de ces deux espèces, soit plus développé à Lewo que dans les deux autres villages. Toutefois, étant donné que seul un contact était notifié, même si le volontaire avait interagit plusieurs fois avec la même espèce animale au cours de la journée, il semble difficile de comparer les fréquences de contacts entre les espèces domestiques, qui sont souvent rencontrées plus d'une fois par jour au regard des pratiques d'élevage en troupeaux ou en basse-cour.

Figure 4 : Fréquences de contacts avec des espèces domestiques en fonction du village



2/ Variabilité entre villages des taux de contacts avec les espèces péridomestiques

Si les contacts physiques avec les espèces commensales sont relativement peu fréquents, les volontaires ont rapporté de très nombreuses interactions indirectes par le biais des déjections et des restes alimentaires de ces espèces omniprésentes, parfois au sein même des habitations. La souris *Mastomys natalensis*, vecteur de la fièvre de Lassa, cumule à elle seule 70% des contacts impliquant des animaux sauvages ou péridomestiques vus vivants dans les villages. Il semble qu'elle soit d'ailleurs rarement observée hors de l'espace habité. Cette espèce, observée 1 jour sur 3 en moyenne par les volontaires, a été le rongeur le plus rencontré durant la période d'étude. Toutefois, il semble que la fréquence des contacts dépende du village considéré (en noir sur la Figure 5). En effet, on observe 4 fois moins de contacts avec la souris *M. natalensis* à Embirima qu'à Bodzuna ou Lewo (test de Wilcoxon ; p-values respectivement égales à 0,01615 et 0,019464).

Après *M. natalensis*, les 3 espèces de chauves-souris observées par les volontaires sont davantage rencontrées dans les villages que tout autres mammifères, 24% des animaux sauvages vus vivants dans les zones habitées étant des chiroptères. Ces espèces ne sont d'ailleurs presque pas rencontrées ailleurs que dans les villages. Cependant, les rencontres avec un chiroptère ne sont pas particulièrement fréquentes (1 contact tous les 10 jours en moyenne par volontaire) mais un tiers d'entre elles s'accompagne d'un contact, si ce n'est physique, du moins peu éloigné, avec les déjections récentes de ces animaux. Une chauve-souris commensale de petite taille non identifiée (*Enkoro*) était impliquée dans 45% de ces contacts, tandis qu'un chiroptère du genre Pipistrellus représentait 35% d'entre eux et que la roussette *Hypsignathus monstruosus*, la plus grande chauve-souris du continent africain, cumulait les 20% restant. Cette dernière espèce a d'ailleurs été tuée et consommée 2 fois sur la période d'étude. Aucun contact mentionnant une chauve-souris n'a été

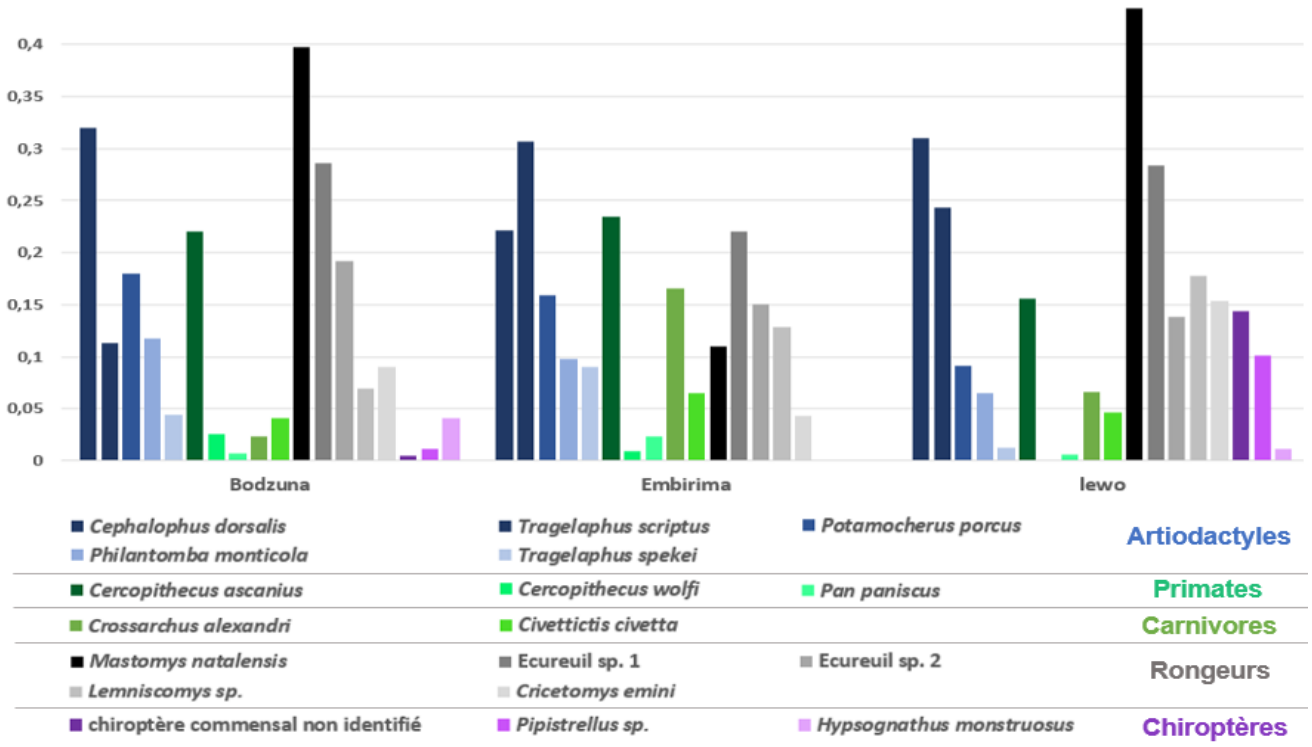
renseigné à Embirima, le deuxième village le plus éloigné du fleuve (teintes de violet en Figure 5). Si les effectifs ne sont pas suffisants pour affirmer que le résultat est significatif, il est tout de même remarquable que les roussettes aient été vues 4 fois moins à Lewo qu'à Bodzuna, dont l'environnement est davantage forestier, alors que le rapport est inverse concernant les deux autres espèces de chiroptères, la différence étant cette fois significative (test de Wilcoxon ; p-value=0,038606). Six fois plus de pipistrelles ont ainsi été observées à Lewo qu'à Bodzuna, et la chauve-souris commensale non identifiée n'a été observée qu'une dizaine de fois à Bodzuna.

Les autres espèces animales sauvages observées vivantes dans les villages sont majoritairement des rongeurs, notamment des souris rayées du genre Lemniscomys, ou des écureuils de différentes espèces (teintes de gris en Figure 5). Faits notables, des primates *Cercopithecus ascanicus* (ascagnes), ont été vus 5 fois aux abords de Bodzuna, le village situé dans l'environnement le plus forestier. Concernant les artiodactyles, certaines espèces sauvages semblent parcourir les villages de jour, l'antilope *Tragelophus scriptus* (guib harnaché) notamment, puisqu'elle fut observée 2 fois dans chaque village sur une période de 3 mois et demi. Les habitants remarquent régulièrement des empreintes de différentes espèces de céphalophes, ce qui peut indiquer que ces espèces s'approchent des habitations durant la nuit. Ces artiodactyles sauvages sont des caprinés au même titre que les petits ruminants élevés dans les villages, chèvres et moutons, et on peut imaginer qu'il puisse y avoir des interactions entre ces espèces proches phylogénétiquement, à l'origine d'éventuelles transmissions de pathogènes. Enfin, il semble qu'une espèce de mangouste (probablement *Crossarchus alexandri*) soit plus observée que les autres au sein des villages, notamment à Embirima (Figure 5). Globalement, les volontaires habitant Embirima ont davantage de contacts avec ce carnivore que ceux vivant à Bodzuna (test de Wilcoxon ; p-value = 0,049611836), sachant qu'ils cumulent 61% des observations relatives à cette espèce.

Ces exemples montrent qu'entre ces 3 villages, pourtant proches géographiquement, il existe de fortes variabilités de fréquences de contact entre les humains et les espèces aux habitudes péridomestiques**.**

La figure 5 décrit le nombre de signalements impliquant chaque espèce sauvage par rapport au nombre de jours où des données ont été récoltées dans chaque village. Ces fréquences considèrent donc l'ensemble des contacts qui ont eu lieu au sein même des villages mais aussi aux alentours de chacun. Seules les espèces les plus mentionnées sont ici représentées.

Figure 5 : Fréquences de contact avec les espèces de mammifères les plus souvent mentionnées en fonction des 3 villages (en nb de dates distinctes)



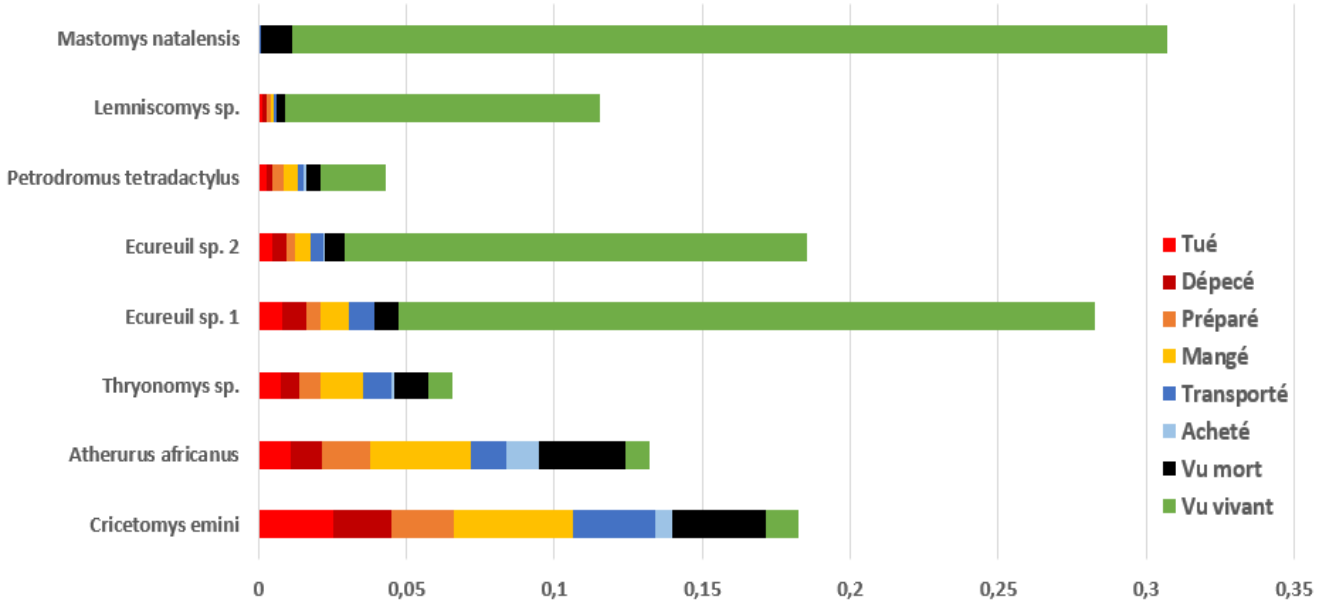
3/ Certaines espèces sauvages particulièrement en contact avec les humains

Contrairement aux fréquences de contacts entre humains et animaux domestiques qui étaient significativement différentes entre les 3 villages, les volontaires ont eu un nombre équivalent de contacts par jour avec des espèces animales sauvages, quel que soit le village d'étude (2,6 contacts par jour d'observation à Bodzuna, 2,7 à Embirima et 2,7 à Lewo). Les rongeurs représentent 45% des contacts impliquant des animaux sauvages, les artiodactyles 31%, les PNHs 10% et les carnivores 7%.

a) Les rongeurs

Si *Mastomys natalensis* est le rongeur le plus rencontré, les contacts avec deux espèces d'écureuils non identifiées sont fréquents puisqu'elles représentent plus de la moitié des interactions avec des rongeurs sauvages (*M. natalensis* non compris), soit 0,44 contacts /jour /volontaire. Ces espèces sont généralement observées vivantes et seuls 3% des contacts les concernant indiquent qu'ils ont été vus morts (presque exclusivement dans des pièges), ce qui ne représente que 14% des prises de gibiers appartenant à l'ordre des rongeurs. Le mode de vie arboricole et la vivacité des écureuils ne permettent sans doute pas de capturer fréquemment ces animaux. Les concernant, les contacts physiques sont donc rares comparés aux contacts visuels. Cela est encore plus vrai pour les souris rayées du genre *Lemniscomys* qui représentent 14% des contacts avec les humains impliquant un rongeur, mais qui n'ont été tuées et consommées que 4 fois durant la période d'étude. A l'inverse, par rapport à l'ensemble des contacts avec des rongeurs sauvages, les parts qui concernent *Thryonomys sp.* (aulacode), *Atherurus africanus* (athérure africain) et *Crycetomys emini* (rat géant d'Emin) sont chacune d'environ 10%, alors que les contacts qui comprennent la manipulation de leur carcasse représentent respectivement 13%, 30% et 37% du total des contacts comprenant au moins une interaction physique avec un rongeur sauvage. La très grande majorité des prises se fait grâce à l'utilisation de pièges, le rat géant étant l'animal le plus fréquemment tué (69 prises sur la période d'étude, contre 30 athérures qui constitue la deuxième espèce la plus chassée). Plus rarement, d'autres espèces de rongeurs, dont *Petrodromus tetradactylus* (les autres n'ayant pas été identifiées), peuvent être rencontrées et parfois consommées. La Figure 6 illustre les fréquences de contacts avec des rongeurs morts. La comparaison avec les fréquences d'observations de l'animal vivant (en vert) indique que les espèces les plus rencontrées ne sont pas les espèces les plus chassées et les plus consommées.

Figure 6 : Fréquences quotidiennes d'occurrences des différentes modalités de contact avec les carcasses et la viande de rongeurs sauvages tous volontaires confondus cumulées par espèce (en dates non distinctes)



b) Les artiodactyles

Des contacts avec neuf espèces différentes d'artiodactyles sauvages furent mentionnés par les volontaires. Cumulés, ils représentent 0,82 contacts par volontaire et par jour, en moyenne. Ainsi, plus d'1 jour sur 4 les volontaires signalaient un contact avec *Cephalophus* dorsalis, le céphalophe à bande dorsale, inféodé aux écosystèmes forestiers, ce qui représente 35% des contacts impliquant un artiodactyle sauvage (Figure 5). Sachant que 43% des contacts le concernant ont lieu à Bodzuna, le commerce de viande de *Cephalophus dorsalis* y est significativement plus important qu'à Lewo, au regard des fréquences de contacts mentionnant l'achat et la consommation de cette viande (test de Wilcoxon ; respectivement p-value=0,020781023 ; p-value=0,048487346). Des contacts avec *Tragelaphus scriptus,* le guib harnaché, et *Tragelaphus spekei*, le sitatunga, surviennent respectivement 1 jour sur 5 (26% des contacts avec des artiodactyles sauvages) et 1 jour sur 20 (6%), de manière significativement plus importante à Embirima (Figure 5). Bien que la première antilope interagisse 4 fois plus avec les humains que la seconde, ces espèces représentent chacune 6% des interactions physiques avec un animal sauvage appartenant au super-ordre des artiodactyles (visible en Figure XI en Annexe, similaire au graphique Figure 6 mais pour les artiodactyles sauvages). Le guib harnaché est pourtant vu régulièrement vivant (29% des contacts avec un artiodactyle sauvage vivant) ; il est donc surprenant qu'il ne soit pas chassé davantage. Au contraire, si seuls 18% des contacts avec un artiodactyle sauvage impliquent *Potamocherus porcus,* le potamochère, ce suidé compte pour un tiers des contacts physiques avec un animal sauvage de ce super-ordre. Enfin, *Philantomba monticola*, le céphalophe bleu (qui est impliqué dans 12% des contacts avec un artiodactyle sauvage) semble davantage chassé au filet et au fusil que les autres espèces qui sont plutôt piégées. *Sylvicapra grimmia* (céphalophe de Grimm), *Cephalophus nigrifons* (à front noir), *Cephalophus sylvicultor* (à dos jaune) et *Syncerus caffer nanus* (buffle nain) ont été vus de manière assez anecdotique durant la période étudiée, avec très peu de contact physique avec ces animaux, qu'ils soient vivants ou morts. Globalement, ramenés aux nombres de jours d'informations pour chaque village, 36% des contacts avec des artiodactyles sauvages sont intervenus autour de Bodzuna, le village le plus forestier, 39% à Embirima, et seulement 25% près de Lewo, le village dont l'environnement est le plus fragmenté (Figure 5).

c) Les primates non-humains

Comme nous l'avons vu à propos des artiodactyles, davantage de contacts avec des PNHs interviennent à Bodzuna (41%) et Embirima (40%) qu'à Lewo (19%), ce qui est visible en Figure 5. Six espèces de primates furent impliquées dans des contacts avec des volontaires, même si 85% de ces contacts concernent *Cercopithecus ascanicus* (ascagne). 88% des contacts physiques avec des PNHs concernent aussi cette espèce, les 12% restant impliquant deux autres espèces de cercopithèques, *Cercopithecus neglectus* et *C. wolfi*, dans des proportions équivalentes. Durant la période d'étude, 10 cercopithèques ascagnes furent tués par quelques volontaires, mais aucun cercopithèque de Wolf ou de Brazza. L'achat de viande de PNH est assez fréquent puisque, en moyenne, chaque volontaire y recourait environ une fois par mois, une fréquence plus élevée que pour les autres ordres de mammifères. Ainsi, comme on peut le voir en Figure 3, la viande de singe fut achetée 2 fois plus fréquemment que celle des rongeurs, sachant que 17% des contacts physiques avec des rongeurs comprennent un achat, contre 56% pour les PNHs. On remarque que le volontaire qui réalise cet achat prend aussi en charge le dépeçage de la carcasse dans 18% des cas, et de la découpe de la viande dans 51% des cas. Cette exposition semble plus fréquente que lors de la préparation de la viande d'artiodactyles, par exemple, qui ne sont pas souvent dépecés par les consommateurs eux-mêmes (seuls 10% des contacts concernant ce super-ordre comprennent l'achat et le dépeçage). Enfin, trois espèces de primates n'ont eu aucun contact physique avec les humains : *Perodicticus potto* (potto de Bausman), *Galago sp*. et *Pan paniscus* (bonobo). Il existe un interdit alimentaire culturel concernant ces espèces, ce qui explique qu'ils ne soient pas chassés. Rappelons que les bonobos sont par ailleurs protégés, notamment au sein de l'espace de conservation communautaire des bonobos géré par l'association Mbou-Mon-Tour. Cela n'empêche pas certains contacts impliquant des bonobos. Ceux-ci sont intervenus, en moyenne et par personne, une fois tous les 3 mois, à une distance supérieure à 20 mètres en moyenne, tout particulièrement à Embirima (66%).

d) Les carnivores

D'après les enquêtes ethnozoologiques réalisées par l'équipe de recherche, la population identifie environ une quinzaine de carnivores sauvages différents. La grande diversité de cet ordre, les ressemblances morphologiques entre espèces (genettes par exemple), et la rareté de leur capture a cependant rendu difficile

leur identification scientifique. Toutefois, on remarque que seuls 5% des contacts avec des carnivores sauvages comprennent un contact physique, essentiellement avec des genettes et des civettes. Comme vu précédemment, la mangouste d'Alexandre, qui fréquente pourtant les villages régulièrement, n'est presque jamais chassée. Globalement, les contacts avec les carnivores sont rarement physiques, de nombreuses espèces n'étant pas ou presque pas consommées.

D'autre part, des animaux appartenant à d'autres ordres de petits mammifères, notamment *Manis tricuspis* (pangolin à petites écailles) et *Potamogale velox* (potamogale) sont des proies relativement faciles si bien que, bien que leurs contacts avec les humains soient rares, ils se soldent souvent par leur capture, et leur contribution à l'alimentation humaine (respectivement 68% et 43% des contacts les concernant). Enfin, le cri de *Dendrohyrax dorsalis* (daman des arbres), qui porte à plusieurs centaines de mètres, fut mentionné une cinquantaine de fois durant la période étudiée. Mais cet animal nocturne fut rarement vu, et encore moins chassé, étant donné qu'il existe un interdit alimentaire culturel concernant cette espèce. Les pratiques sociales et culturelles associées à chaque espèce animale doivent ainsi être prises en compte au même titre que le comportement des espèces animales afin de comprendre les modalités de contacts.

Pour résumer cette partie, certaines espèces sauvages entrent particulièrement en contact avec les humains. Les ascagnes, par exemple, cumulent la quasi-totalité des contacts entre les volontaires et les PNHs. D'autre part, des espèces sont parfois en contact fréquent avec les humains, sans que leur consommation soit proportionnelle aux rencontres. Il existe des différences de profils de contacts selon les ordres de mammifères concernés, mais ces différences semblent tout aussi importantes au sein d'un même ordre.

C. Analyse des facteurs humains par rapport aux taux de contacts

Nous exposerons ici les fréquences d'activités réalisées par les volontaires qui peuvent être associées à des profils de contacts particuliers. Certaines caractéristiques sociologiques, notamment le sexe des personnes interrogées, qui ont une influence sur les taux de contacts, seront également prises en compte.

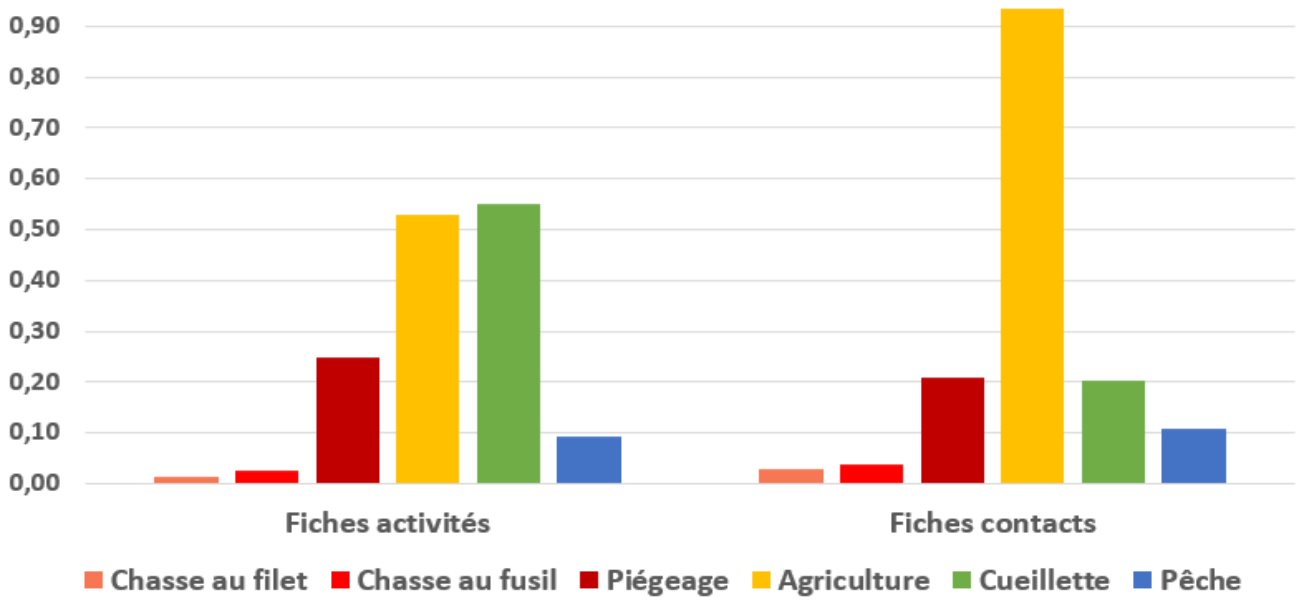
1/ Incidence des activités réalisées sur les contacts

Les volontaires ont noté quotidiennement les activités qu'ils avaient menées au cours de la journée (à gauche dans la figure 7, se référer à la figure XIII en annexe pour visualiser les différences de fréquences d'activités entre volontaires). La cueillette est pratiquée plus d'1 jour sur 2 par les volontaires (0,55 fois par jour et par volontaire), au même titre que les activités agricoles (0,53). Le piégeage est une activité relativement fréquente puisqu'elle est conduite en moyenne 1 jour sur 4 (0,25), ce qui est sans comparaison avec les autres activités cynégétiques, comme la chasse au fusil (0,026) et la chasse au filet (0,013), beaucoup moins pratiquées. Les volontaires pêchent environ 1 fois tous les 10 jours (0,092). Les profils d'activités entre les trois villages sont 2 à 2 significativement différents (test du Chi2 d'indépendance multinomiale ; p-value = 2.2e-16). On remarque d'ailleurs certaines différences notables : la part de la cueillette par rapport à l'agriculture est plus importante à Bodzuna, tandis que la pêche y est plus pratiquée (Figure XIV en annexe : Comparaison des fréquences d'activités entre villages). Globalement, les contacts impliquant de voir un animal sauvage mort, de l'acheter ou de consommer sa viande, sont 2 à 3 fois plus fréquents à Bodzuna qu'à Lewo et 1 à 2 fois plus fréquents à Bodzuna qu'à Embirima (exemple : 0,21 achats de viande de brousse /j /volontaire à Bodzuna contre 0,14 à Embirima et 0,07 à Lewo). La chasse au fusil est aussi moins pratiquée à Embirima et à Lewo, où le piégeage est en revanche plus développé. On notera qu'une Analyse en Composantes Principales a révélé une corrélation positive entre les activités de cueillette et d'agriculture, qui sont souvent réalisées par les mêmes volontaires (Figure 4 en annexe : ACP). Toutefois, la mesure des proximités entre volontaires grâce à la technique de Classification Ascendante Hiérarchique n'a pas permis de déterminer des profils humains d'activités correspondants aux résultats de l'ACP (Figure 5 en annexe : CAH). Il ne semble donc pas y avoir de forte spécialisation « professionnelle » au sein de cet échantillon d'individus.

En ne considérant que les activités de chasse, de pêche, de cueillette et d'agriculture (les quelques autres activités étant anecdotiques et difficiles à « normaliser »), les fréquences d'activité dans les fiches « activités » ont été comparées aux fréquences d'occurrences de ces mêmes activités dans les « fiches contacts » (à droite dans la Figure 7). Alors que l'agriculture concerne 35% des activités notifiées, les volontaires ont affirmé travailler au champ lors de 62% des contacts avec des animaux sauvages. A l'inverse, seulement 13% des

contacts survenus avec des animaux sauvages l'ont été alors que les volontaires pratiquaient la cueillette, une activité qui représente pourtant 39% de celles notées par les volontaires. Si on les considère à leur niveau d'ordre, les mammifères rencontrés à l'occasion de ces deux activités, l'ont été dans des proportions comparables. Il semble pourtant que l'agriculture concentre les contacts avec la faune sauvage. Par ailleurs, les différents types de chasse ont généré 18% des contacts avec des animaux sauvages, la chasse représentant 20% des activités renseignées (17% pour le seul piégeage). Bien qu'il arrive que des rongeurs soient tués lors du travail aux champs (sans doute pour protéger les cultures autant que pour se nourrir), la grande majorité des contacts physiques avec la faune sauvage vivante se concentrent pendant des activités cynégétiques (Figure XV en Annexe : Proportions et fréquences des types d'exposition en fonction de l'activité réalisée au moment du contact). De plus, 67% des contacts intervenant durant la chasse permettent de voir un animal sauvage vivant (avec ou sans contact physique). En comparaison, 53% des contacts qui ont lieu lors d'autres activités permettent de voir un animal sauvage vivant. Au total, la chasse suscite des contacts visuels ou physiques avec des animaux sauvages, en moyenne, 0,17 fois par jour et par volontaire, contre 0,62 fois par jour et par volontaire lors des autres activités cumulées (dont 0,46 fois pendant l'agriculture). La figure 7 permet de visualiser la différence entre les fréquences d'activités réalisées et les fréquences de contacts ayant eu lieu pendant que les volontaires réalisaient chacune des activités.

Figure 7 : Fréquences quotidiennes d'occurrence de chaque activité entre les Fiches « contact » et les Fiches « activité »



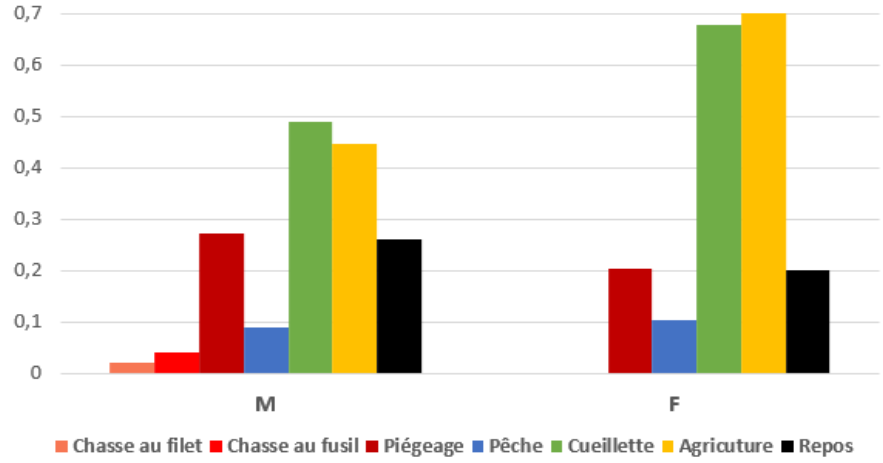
2/ Incidence du sexe des individus sur les contacts

Les volontaires sélectionnés pour l'étude étaient majoritairement des hommes (0,68%). De manière générale, ils avaient 7,6 contacts par jour avec des animaux, tandis que les femmes en avaient 6,9. De plus, il semble que leurs profils d'activités diffèrent sensiblement.

L'Analyse en Composantes Principales permet de visualiser des différences de profils d'activités entre les hommes et les femmes (Figure VII en annexe). L'analyse des informations concernant les activités indique que la chasse au fusil et la chasse au filet sont exclusivement des pratiques masculines. En revanche, le piégeage est une activité assez couramment pratiquée par les deux sexes, puisqu'elle est réalisée 2 jours sur 10 par les femmes et 2 jours sur 7 par les hommes. Certaines participantes ont d'ailleurs précisé qu'elles ramassaient le gibier capturé par les pièges posés par leur mari. Les seules différences significatives concernent l'agriculture et la cueillette, qui sont davantage pratiquées par les femmes (test de Wilcoxon ; respectivement p-value = 0,00149569 et p-value = 0,02488034). Les volontaires pêchaient en moyenne autant, quel que soit leur sexe (environ 1 jour sur 10). L'élevage semble en revanche n'être qu'une activité masculine, dont la fréquence fut d'ailleurs largement sous-estimée (puisqu'elle ne figurait pas parmi les choix proposés dans les questionnaires).

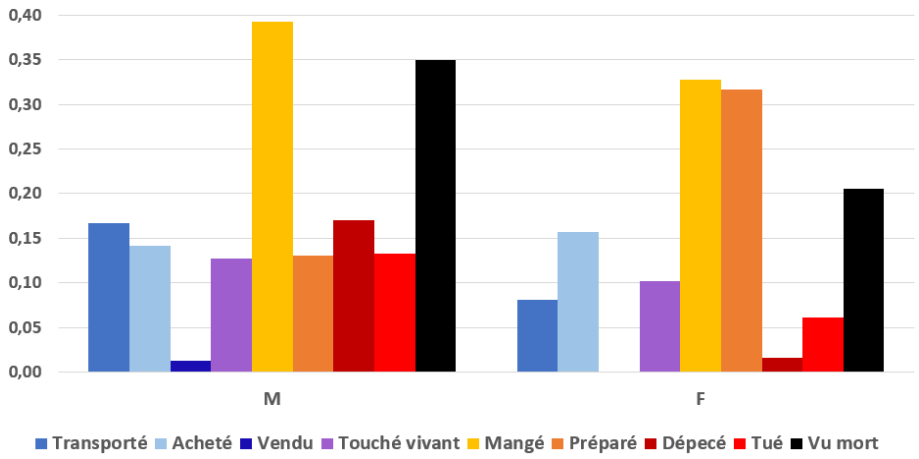
L'analyse statistique descriptive des fréquences d'activités en fonction du sexe des volontaires confirme les résultats de l'ACP (Figure VII). La figure 8 compare les profils masculins et féminins d'activités.

Figure 8 : Fréquences quotidiennes de pratiques de chaque activité en fonction du sexe



Par ailleurs, les données relatives à la nature des contacts physiques avec la viande d'animaux indiquent que les hommes pratiquaient le dépeçage 0,17 fois par jour, ce qui est dix fois plus fréquent que ce que l'on observe chez les femmes (test de Wilcoxon ; p-value = 0,005463342). A l'inverse, les femmes découpaient et/ou cuisaient de la viande 0,32 fois par jour, contre 0,13 fois pour les hommes (test de Wilcoxon ; p-value = 0,015424636). Ainsi, de manière significative, les hommes dépeçaient plus souvent des carcasses d'animaux que les femmes, tandis que ces dernières préparaient plus souvent la viande pour la consommation. D'autre part, la vente de carcasses est majoritairement réalisée par des hommes (test de Wilcoxon ; p-value = 0,016075398), ce qui semble logique puisque cette activité est souvent reliée à la chasse, qui est essentiellement masculine. On remarque enfin que les hommes ont tué 2 fois plus d'animaux que les femmes durant la période d'étude (soit 0,13 fois par jour) et ont transporté 2 fois plus de carcasses (soit 0,17 fois par jour). Néanmoins, les hommes n'ont pas eu beaucoup plus de contacts physiques avec des animaux que les femmes (0,52 contact physique par jour contre 0,42). La figure 9 compare les profils de contact avec interaction physique entre les sexes. Ce graphique avec les autres types de contact est disponible en annexe Figure XVI.

Figure 9 : Fréquences quotidiennes des modalités de contact physique en fonction du sexe



Les hommes ont de nombreux contacts avec des animaux de production, notamment les moutons, les porcs et les volailles, suggérant que leur élevage est confié aux hommes. Bien que les femmes soient moins entrées en contacts que les hommes avec des animaux domestiques (4,22 contacts par jour contre 4,95 pour les hommes), elles ont interagi tout autant qu'eux avec les animaux sauvages (2,65 contacts par jour pour les deux sexes). Elles sont parfois même davantage exposées à certains réservoirs animaux, notamment les

rongeurs et leurs excréments (test de Wilcoxon ; p-value = 0,0509472). Par ailleurs, la correspondance entre le dépeçage et la découpe en fonction des sexes se retrouve généralement au rang de l'espèce, quand les effectifs permettent de mettre en évidence une différence significative de fréquences entre hommes et femmes. Les artiodactyles, les PNHs et les rongeurs étaient ainsi significativement plutôt dépecés par des hommes, et cuisinés par des femmes. Au moins une de ces deux remarques était vraie pour chacune des 6 espèces de mammifères les plus consommées, à savoir l'ascagne, le rat géant d'Emin, l'athérure, les céphalophes bleu et à bande dorsale, le potamochère (ainsi que la poule). Sachant qu'il existe un interdit alimentaire concernant la consommation de viande de carnivores par les femmes, elles n'en ont presque pas mangée durant la période d'étude.

Si les profils de contacts diffèrent sensiblement entre les sexes, les femmes entrent globalement autant en contact avec les animaux sauvages que les hommes. Cela est en partie expliqué par le fait que les femmes travaillent plus régulièrement au champ que les hommes, l'agriculture étant l'activité qui concentre la majorité des contacts directs et indirects avec la faune.

III- Discussion

A. Confrontation des résultats

Les volontaires ont rencontré en moyenne 7,4 espèces animales différentes par jour, plus d'un tiers de ces contacts impliquant la faune sauvage ou commensale. Cette fréquence et proportion n'avaient encore jamais été évaluées précisément, en particulier en Afrique équatoriale, une région pourtant soumise à l'émergence de nombreuses maladies zoonotiques d'origine sauvage. Les contacts visuels et indirects par rencontre d'indices laissés par les animaux, qui sont habituellement négligés dans la littérature scientifique représentent plus des 9/10e de l'ensemble des contacts notés dans les questionnaires. Les fréquences élevées de ces contacts témoignent d'un important partage interspécifique du territoire. Certes ces expositions sans interaction physique ne représentent pas un risque de transmission de pathogènes aussi élevé que lors de contacts avec les fluides biologiques des animaux, mais la fréquence d'exposition étant plus grande, le risque associé à ces voies de transmission devrait être réévalué. Ce résultat, comme d'autres dont nous allons maintenant discuter, met en évidence certaines lacunes et approximations souvent constatée dans la littérature scientifique traitant des risques d'exposition zoonotique.

1/ Des contacts physiques partagés par l'ensemble de la population

Notre étude montre que l'ensemble de la population est exposée à des contacts physiques avec des fluides biologiques d'animaux sauvages lors des activités cynégétiques mais surtout durant les activités de préparation de la viande pour sa consommation :

1) Si la chasse au fusil et la chasse au filet ne sont pratiquées que par quelques volontaires de sexe masculin (10 volontaires/25), le piégeage est pratiqué par la quasi-totalité des volontaires (23/25) qui se partagent la pratique de cette activité presque équitablement entre les deux sexes. Les femmes sont de ce fait soumises à de nombreux contacts physiques avec des animaux morts (et parfois vivants) piégés. Une volontaire a d'ailleurs déclaré relever les pièges de son mari. Il semblerait même qu'elle soit davantage exposée que celui-ci qui ne faisait que réamorcer le piège après une prise. Hormis les quelques volontaires pratiquant sporadiquement la chasse au fusil et la chasse au filet, il ne semble donc pas exister ici de profils humains spécifiquement orientés vers la chasse, contrairement à ce qu'observe Friant au Nigeria (2015). Sachant que les femmes ont été écartées de son étude parce qu'elles n'étaient pas considérées comme de potentielles chasseuses, mais que l'auteur ne précise pas si elles pratiquent habituellement le piégeage, on peut se demander si les différences observées entre ces deux contextes, certes très éloignés, ne sont pas en partie dues au choix discutable de n'inclure que des hommes dans l'enquête. En effet, dans notre cas, les trois-quarts des animaux sauvages tués ont été capturés par des pièges. Ramené aux fréquences de pratiques d'activités, le piégeage représente autant de contact physique que la chasse au fusil ou au filet, et bien davantage en nombres bruts. De plus, sachant qu'aucune attaque d'animaux sauvages ni blessure n'a été signalée durant la chasse, la technique utilisée pour tuer l'animal ne semble pas constituer ici un facteur important de variations d'intensité d'exposition. Les blessures sont en effet un évènement rare, en

accord avec les résultats de Narat dans un environnement similaire au notre au Cameroun (2018) et contrairement à ce qu'a montré l'étude de Friant dans un contexte écologique différent (2015). Par une description des différentes techniques de chasse, des données anthropologiques pourraient permettre d'associer une « gravité » d'exposition à cette « probabilité » d'interaction, afin d'évaluer le risque que représente chacune des activités cynégétiques. On peut toutefois considérer globalement que la chasse au fusil et la chasse au filet n'exposent pas à davantage de risque de transmission que le piégeage. Le contact à risque intervient en effet principalement durant les activités de boucherie qui s'ensuivent, qui provoquent la libération d'un nombre bien plus important d'éventuels pathogènes que la mise à mort (Subramanian 2013).

2) Globalement, les hommes sont plus exposés aux fluides corporels des animaux au début de la chaîne d'abattage lors de la mise à mort et du dépeçage, tandis que les femmes le sont davantage en fin de chaîne lors de la découpe et de la préparation de la viande à des fins culinaires. En effet, celles-ci préparent la viande bien plus souvent que les hommes, ce qui compense par exemple le fait que les hommes dépècent des animaux 10 fois plus fréquemment que ne le font les femmes. Cette dichotomie entre dépeçage pour les hommes et préparation pour les femmes, observée sur plusieurs sites en Afrique (Paige 2014, Mossoun 2015, Rimoin 2018), semble globalement admise à l'échelle du continent. Certains auteurs considèrent que les risques les plus importants de transmission zoonotique sont pris lors de l'éviscération, du dépeçage ou de la découpe. Au regard de l'étude des fréquences de contact, cette affirmation semble devoir être nuancée. Puisque les données montrent que les fréquences de manipulation des carcasses augmentent tout au long de la chaîne d'abattage, conformément à ce qu'observent Wolfe (2004) et Mossoun (2015). Cela suggère que les tâches sont de plus en plus partagées au sein de l'ensemble de la population au cours de la chaîne opératoire, qui mène de l'abattage de l'animal jusqu'à sa consommation, en passant par la préparation de la viande. Les hommes ont finalement manipulé une carcasse ou de la viande 1 jours sur 2 (0,52 contacts /jour), ce qui n'est guère plus que les femmes (0,42 contacts /jour). Les risques de transmission zoonotique sont certes réduits lors de la manipulation d'une carcasse déjà saignée, mais la prise de risque est plus fréquente. Les hommes ne semblent donc pas soumis à des risques beaucoup plus élevés de contamination contrairement à ce qu'a montré Paige (2014), qui n'a pas pris en compte l'évaluation de la probabilité d'exposition.

3) On remarque enfin que les espèces abattues dans le cadre des différents types de chasse diffèrent, puisque, par exemple, seule la chasse au fusil a permis d'abattre des PNHs. Le coût d'un fusil et des munitions étant élevé, cette chasse n'est sans doute pas accessible à toute la population. On pourrait alors croire que seule une partie des habitants sont exposés à des contacts avec ces animaux connus pour abriter de nombreux pathogènes zoonotiques. Mais, l'achat de viande de singe, afin de la consommer, est plus fréquent que celui des autres produits carnés (20 volontaires/25). Or le volontaire qui réalise cet achat prend aussi en charge le dépeçage de la carcasse dans 18% des cas, et de la découpe de la viande dans 51% des cas. Cela semble indiquer que les consommateurs achètent régulièrement des PNHs entiers, ou tout au moins de gros quartiers qu'ils découpent eux-mêmes pour les cuisiner, s'exposant ainsi aux fluides corporels de l'animal, comme ce qui fut observé au sud-est du Cameroun (Narat 2018). Alors que seuls 5 volontaires ont tués des PHN sur la période étudiée, 16 ont dépecé ou découpé de la viande de singe. Logiquement les activités de boucherie conduites sur les carcasses d'animaux de grande taille (artiodactyles notamment), nécessitent davantage de main d'œuvre que celles menées sur les autres groupes de mammifères. C'est ainsi que les fréquences de dépeçage, de découpe et de préparation de la viande augmentent en fonction du poids et du volume du gibier considéré. Les contacts à risque en sont d'autant plus nombreux. Les autres espèces de mammifères pouvant être chassées par l'ensemble de la population, à l'aide de pièges notamment, n'ont que rarement été commercialisées, à l'image des rongeurs qui représentent pourtant 64% des animaux tués par les volontaires, mais seulement 30% de la viande découpée. Il est possible que certaines espèces de taille modérée soient cuites entières, réduisant probablement l'exposition aux fluides corporels de ces animaux.

Globalement, les fréquences des différentes modalités de contacts permettent d'affirmer que dans cette région à l'ouest de la RDC, les expositions physiques aux animaux hôtes de potentiels agents zoonotiques sont, certes majoritairement induites par les activités cynégétiques, mais se produisent rarement dans le cadre de ces activités. De ce fait, les chasseurs ne cumulent pas significativement plus de contacts physiques avec la faune sauvage que les autres habitants, et en particulier les femmes. En effet, elles participent de manière équitable

au piégeage, qui est l'activité qui concentre la plupart des contacts physiques (1) et elles participent de manière équivalente aux activités de préparation de la viande pour la consommation, avec une prise de risque moindre mais plus fréquente (2). Enfin, si les espèces piégées sont différentes de celles tuées dans le cadre de pratiques de chasse réservées aux hommes, le partage des tâches de boucherie et l'augmentation des fréquences de contact le long de la chaîne de consommation font que toute la population est soumise à des contacts physiques avec les fluides biologiques de l'ensemble des réservoirs animaux (3). Ces résultats similaires à ceux de Narat (2018) pour les PNHs, suggèrent que la détermination de sous-groupes à risque est d'une utilité limitée dans ces régions du bassin du Congo où le risque de transmission zoonotique dépend probablement davantage de la fréquence d'exposition. Il faut toutefois rester prudent dans l'extrapolation des résultats à d'autres populations forestières d'Afrique centrale puisque, bien qu'elles souffrent de lacunes méthodologiques pour déterminer précisément les fréquences de contacts (cf. Synthèse bibliographique), la plupart des études citées précédemment (Wolfe 2004, Paige 2014, Mossoun 2015, Friant 2015, Rimoin 2018), obtiennent des résultats plus contrastés concernant les diverses facteurs humains (sexe, chasse, âge, etc.).

2/ Les activités agricoles multiplient les contacts

Alors que les efforts de recherche sont souvent restreints aux pratiques connues pour entrainer des interactions physiques entre humains et animaux, telles les activités cynégétiques, cette enquête montre que les contacts sans interaction physique avec des animaux sauvages se produisent davantage pendant les activités agricoles que pendant la chasse. Cette-dernière ne cumule en effet que 1/5e des contacts avec les animaux sauvages contre 3/5e pour l'agriculture. Il est probable qu'un milieu ouvert de champs et de jachères favorise ces contacts. Les femmes travaillent significativement plus au champ que les hommes, et y entretiennent des interactions visuelles et indirectes fréquentes avec la faune sauvage, notamment avec les rongeurs *Lemniscomys* sp. et *Cricetomys emini*. Si les femmes pratiquent moins souvent la chasse que les hommes, leur contact avec des excréments de rongeurs sauvages, qui se produit 1 jour sur 5 environ, est 2 fois plus fréquent, ce qui n'est pas anodin au regard des voies de transmissions de certains hantavirus notamment (Ullmann 2008). Finalement, par les nombreux contacts qui interviennent durant les activités agricoles, les femmes interagissent globalement autant avec les animaux sauvages que les hommes.

Les volontaires ont signalé presqu'autant de contacts physiques pendant les activités agricoles que pendant les activités cynégétiques. Toutefois, il est probable qu'ils n'ont pas eu ces contacts lors du travail du champ mais plutôt dans le cadre des activités agricoles au sens large, qui comprennent également la protection des cultures par les ravageurs. En effet, Linares (1976) décrivit dès les années 1970 un système « co-adaptatif » des activités de prédation et d'agriculture au sein d'un même espace agricole, un phénomène qu'il appela « garden hunting ». La pullulation aux abords des zones agricoles de certaines espèces prédatrices des cultures fait du champ un lieu de piégeage privilégié. En effet, au-delà du fait que des animaux viennent se nourrir des végétaux cultivés par les humains, les lisières entre habitats sont reconnues comme un facteur de diversité (Despommier 2007). Il est d'ailleurs intéressant de constater que ces ravageurs des cultures constituent des mets très appréciés. C'est le cas de la plupart des rongeurs : les athérures et les cricétomes largement observés dans notre cas. Les cultivateurs mettent ainsi en place une vraie exploitation cynégétique de leurs zones agricoles, notamment en plaçant des pièges sur les voies de passage des animaux bordant les champs. Des mécanismes de ce genre ont été souvent décrits chez les populations forestières (Malaisse 1982, Bahuchet 1989). On pourrait y voir un premier indice à l'appui de l'hypothèse éco-épidémiologique à la base du projet MICROTONE, mais, avant de lui apporter un quelconque crédit, il faudra caractériser précisément l'habitat et sa fragmentation. Toujours est-il que l'agriculture est davantage pratiquée en périphérie d'Embirima et de Lewo, les villages aux environnements les plus fragmentés. On y observe ainsi plus de contacts avec des rongeurs qu'à Bodzuna. L'environnement forestier de ce village semble aussi permettre une pratique plus régulière de certaines activités, comme la pêche ou la cueillette, qui ne favorisent pas les contacts avec les mammifères sauvages (au regard des fréquences de pratiques et fréquences de contacts survenus pendant ces activités). De fait, il semble y avoir davantage d'interactions avec des animaux sauvages dans des habitats forestiers fragmentés par la présence de champs et de jachères, où l'agriculture est pratiquée plus régulièrement, que dans ceux moins fragmentés. Ce résultat apporte déjà des éléments de réponse au questionnement à l'origine du projet MICROTONE. Mais là encore, une meilleure définition des habitats et de leur fragmentation est nécessaire.

Bien que la chasse, soit l'activité qui maximise les chances d'entrer en contact physique avec un animal sauvage, la majorité des contacts, notamment visuels, ne se produisent pas lors d'activités cynégétiques mais bien davantage lors des travaux agricoles, en nombre (bruts) de contacts survenus, mais aussi rapporté aux fréquences de réalisation de ces 2 activités.

3/ Une exposition continue aux réservoirs animaux commensaux et domestiques

On constate que les deux tiers des contacts répertoriés par les volontaires sont intervenus, au sein même des villages, avec des animaux domestiques ou péridomestiques vivants, sans qu'il y ait eu d'interaction physique avec ces-derniers, mais avec l'observation presque systématique d'excréments ou de restes alimentaires laissés par les animaux.

Les volontaires étaient ainsi exposés, en moyenne, 1 jour sur 6 à des déjections du rongeur *Mastomys natalensis*, vecteur de la fièvre de Lassa. Dans l'étude de Bonwitt menée au Sierra Leone (2017), 52% des habitants interrogés ont déclaré avoir eu des contacts physiques avec de l'urine de rongeur, un mode exposition qui est la voie de transmission privilégiée de la fièvre de Lassa. Les fréquences de contacts physiques avec les déjections de M. natalensis n'ont pas été évaluées dans le cadre de notre étude, mais les données qui se rapportent à l'observation des animaux et des indices qu'ils ont laissés témoignent d'une proximité spatiale très importante, au quotidien, entre les humains et les souris commensales. Mais on peut s'étonner que *M. natalensis* soit 4 fois moins rencontrée à Embirima qu'à Bodzuna ou Lewo. Il est possible que l'architecture ou les matériaux de construction des bâtiments d'Embirima ne permettent pas à cette espèce de s'établir facilement dans les murs et les toits des maisons, où elle vit habituellement. Des murs en briques ou des toits en tôles semblent par exemple pouvoir empêcher les souris de creuser ou de trouver des trous dans lesquels elles peuvent s'installer (Bonwitt 2017). Mais cette hypothèse explicative demanderai à être vérifiée. Si *M. natalensis* est impliquée dans 70% des contacts avec des animaux non-domestiques au sein des villages, 24% concernent trois espèces de chauves-souris. Des restes alimentaires de la roussette géante *Hypsignathus monstruosus,* identifiée comme une source d'infection potentielle au virus Ebola (Leroy 2005)**,** n'ont été que peu observés par les volontaires, mais la période d'étude ne couvrait pas la saison de fructification des arbres sur lesquels viennent se nourrir cette chauve-souris, au sein même des villages. Si, en 3 mois et demi, elle n'a été tuée que 2 fois, ce chiffre pourrais, lui aussi, ne pas refléter correctement la fréquence de consommation de cette espèce sur l'année. Même en dehors de la saison de fructification, elle reste régulièrement observée aux abords des villages. Pour ce qui est des espèces de chiroptères insectivores, qui logent dans les toits des maisons et des greniers, on sait qu'elles défèquent régulièrement sur la nourriture des humains (Allocati 2016). Concernant ces espèces, on peut s'étonner de l'absence de contacts à Embirima, et de la rareté de ceux-ci à Bodzuna, puisque ces deux villages se situent dans les environnements les plus forestiers. Les espèces de chauves-souris observées semblent ainsi préférer les habitats anthropisés, où les ressources sont peut-être plus accessibles. Elles ne sont d'ailleurs presque jamais rencontrées ailleurs que dans les villages. Toutefois, il est probable que les habitants, qui sortent peu de chez eux durant la nuit, n'aperçoivent que rarement ces chiroptères nocturnes ailleurs que dans les villages.

On remarque que les espèces aux habitudes péridomestiques, souris et chauves-souris commensales, n'ont été tuées que de manière exceptionnelle, les habitants ayant sans doute appris à vivre avec ces nuisibles. *M. natalensis* était pourtant régulièrement touchée vivante et consommée par les habitants au Sierra Leone (Bonwitt 2017), ce qui n'est pas le cas ici. Toutefois, dans notre étude, un nombre important de souris furent trouvées mortes par les volontaires. Il est probable que la présence des chats, voire l'utilisation de poison, limitent la pullulation des rongeurs. Enfin, dans les savanes avoisinant Embirima on a pu noter une fréquence de contact avec *Crossarchus alexandri* particulièrement élevée, cette mangouste se rapprochant régulièrement des habitations, probablement pour se nourrir de déchets ménagers ou de proies faciles, notamment de rongeurs commensaux. Cette espèce de carnivore pourrait éventuellement entrer en contact avec des chats ou des chiens et, sa proximité génétique avec ces espèces domestiques pourrait constituer un pont épidémiologique permettant le passage d'agents pathogènes du réservoir sauvage au réservoir domestique (Wood 2012), semblable à celui qui pourrait résulter de contacts entre Céphalophes et petits ruminants d'élevage, par exemple. Au sein même des villages, les humains sont donc particulièrement exposés à des espèces de mammifères sauvages et commensales, omniprésentes au quotidien. Les souris et chauves-souris péridomestiques appartenant à des ordres de mammifères connus pour abriter de nombreux agents biologiques à potentiel zoonotique, ils peuvent par ailleurs rapprocher des pathogènes présents chez leurs parents sauvages. De fait, ces espèces commensales sont connues pour transmettre des agents pathogènes zoonotiques, dont des agents de fièvres hémorragiques, notamment par le biais de leurs déjections et de leurs restes alimentaires.

Enfin, les 8 espèces animales les plus régulièrement en contact avec les humains sont des espèces domestiquées. Les seules blessures mentionnées durant la période d'étude correspondent à des morsures de chiens. Comme le souligne Paige (2014), l'absence généralisée de vaccination antirabique en Afrique centrale interroge sur les risques de contamination lors de tels évènements. De plus, les volontaires sont soumis à des contacts répétés à faible distance avec les déjections des animaux domestiques, ce qui constitue un risque d'exposition important à certaines maladies, parasitaires notamment. La pratique de l'élevage au sein même des villages favorise logiquement les interactions suffisamment longues pour que soit observé, à la fois, l'animal et un indice de sa présence. De fait, avec près de 6 espèces domestiques rencontrées par jour, les volontaires habitant Lewo ont cumulé significativement plus de contacts avec des animaux que les volontaires des autres villages, un résultat que l'on peut probablement expliquer par un élevage localement particulièrement développé, sans doute pour des raisons économiques et historiques. Les animaux domestiques sont toutefois rarement touchés vivants et encore moins fréquemment manipulés sous forme de carcasses. Les animaux de production sont en effet davantage considérés comme un capital non-monétaire. Sachant que leur viande ne se conserve pas facilement, les ruminants sont abattus exceptionnellement, pour la fête d'Indépendance par exemple, ou vendus lorsqu'il y a un besoin urgent de liquidités. Les volailles, régulièrement tuées pour l'autoconsommation, constituent une épargne moins importante. Bien que les contacts physiques avec les espèces domestiques ne soient pas fréquents, l'élevage des animaux en divagation dans les villages engendre une exposition humaine continue aux éventuels pathogènes qu'ils abritent. Ces pratiques d'élevage favorisant par ailleurs les contacts entre la faune sauvage et la faune domestique, cette dernière peut alors jouer un rôle d'amplificateur, permettant ainsi aux agents infectieux d'origine sauvage de s'adapter au corps humain (Morand 2016). Le bétail constitue aussi un réservoir de nourriture pour les vecteurs arthropodes, qui se rapprochent ainsi des zones habitées, et permettent l'entretien des cycles de reproduction de nombreux parasites et pathogènes à potentiel zoonotique au sein même des villages (Tomley 2009).

B. Forces et limites

La puissance statistique de l'étude repose sur le nombre important de contacts renseignés quotidiennement par les volontaires pendant une longue période. Les 3 résultats généraux mentionnés dans la partie précédente s'appuient donc sur des tests valides. La quantité de données détaillées fournies par chaque participant compense ainsi le nombre réduit de personnes inclues dans l'étude. Néanmoins, certains évènements rares ne sont pas suffisamment mentionnés pour que l'on puisse y associer d'éventuelles différences significatives d'exposition, entre les sexes notamment. Une enquête incluant davantage de volontaires permettrait d'explorer encore plus avant les différences entre profils de contacts.

1/ Une méthode originale permettant de décrire les contacts avec précision

Notre approche quantitative participative permet d'accéder à des informations inaccessibles aux enquêtes employant des questionnaires « classiques ». Elle apporte tout d'abord des informations précises sur un large panel de modalités d'expositions entre les humains et les animaux. La grille a ainsi été conçue pour permettre aux volontaires de renseigner chaque contact avec la même précision, qu'il s'agisse d'un contact indirect, visuel ou encore physique. Les données sont alors analysées de manière factuelle, ce qui permet d'objectiver l'interprétation des résultats. En cela, elle évite le travers dont souffrent certaines études qui se focalisent sur certains types d'expositions ou certains facteurs humains. Le fait que l'étude n'ait pas été réalisée dans un contexte de crise sanitaire, ni même dans le but d'étudier la transmission d'une maladie particulière, a permis d'étudier tous les réservoirs mammifères et tous les types d'interaction de manière équivalente. De plus, le caractère prospectif de l'étude permet aussi de se défaire d'un biais relatif à la mémoire des personnes interrogées, inhérent aux questionnaires rétrospectifs qui ne peuvent pas offrir des informations exactes sur des périodes aussi longues que 3 mois et demi, ou davantage. Dans l'ensemble, cette méthode originale a permis de minimiser les biais.

Les taux de contact sont habituellement estimés, mais très rarement mesurés. Ils constituent pourtant des paramètres épidémiologiques essentiels pour modéliser le système d'interactions entre les humains et les animaux, et ainsi évaluer la probabilité de transmission zoonotique. D'autre part, la méthode utilisée permet de normaliser l'information, ce qui facilite le traitement des données. La comparaison chiffrée des fréquences de contacts est alors permise entre des villages d'une même zone géographique, comme ce fut le cas ici, mais aussi entre systèmes éloignés géographiquement, dans des contextes pouvant être très différents. Par ailleurs, l'enquête ayant permis d'évaluer la fiabilité de l'information délivrée, ce qui a d'ailleurs amené à écarter celle

apportée par certains volontaires, la confiance que l'on peut accorder à l'exactitude des données communiquées est relativement élevée.

2/ Une méthode qui doit encore être améliorée

Des moyens humains importants sont nécessaires pour former les volontaires en amont de l'enquête et pour les guider lors de rendez-vous réguliers durant la période d'étude. De plus, les rapports quotidiens génèrent un volume important de données qu'il faut ensuite saisir et nettoyer. C'est notamment pour ces raisons que le nombre de volontaires sélectionnés dans l'enquête participative fut limité. Si la mise en place relativement lourde du protocole d'enquête sur le terrain et la saisie des données manuscrites constituent sans doute un frein au développement de telles études sur une plus grande cohorte de personnes, des outils informatiques pourraient être développés afin de permettre une automatisation lors de la collecte des données. Toutefois, les précisions apportées librement par les volontaires dans les fiches ont été précieuses, et il faudra veiller à ce que ce futur logiciel permette de conserver autant de détails que possible dans la caractérisation de chaque contact. De plus, le lien humain entre les participants et les chercheurs reste primordial pour établir une relation de confiance avec la population.

Comme il est d'usage en Afrique centrale, la sélection des volontaires fut réalisée selon les recommandations des chefs de villages. Une rémunération étant versée aux volontaires, les « anciens », les hommes âgés du village, se voyaient généralement attribuer ce rôle comme marque de respect si bien qu'il fut difficile de réaliser un protocole d'échantillonnage qui respecte le sex-ratio et assure une équité entre les différentes classes d'âges. Si la parité hommes/femmes est déséquilibrée, elle reste acceptable pour l'analyse. En revanche, les différentes classes d'âge n'ont pas pu être étudiées à cause de biais trop importants. A l'avenir, il faudrait d'ailleurs inclure des enfants qui sont connus pour chasser régulièrement, notamment d'autres espèces animales que les adultes (Mignot 2001). Par ailleurs, nous évaluons la fréquence de survenue des contacts et des réalisations d'activités, mais la durée représente aussi une information importante pour caractériser l'exposition. On peut par exemple supposer que les travaux au champ demandent plus de temps que la pose des pièges, ce qui relativiserait la fréquence élevée de rencontres que nous avons mis en évidence durant la pratique de l'agriculture. De plus, dans ce cas il est probable que ces deux activités sont souvent conduites en même temps, comme le sont aussi probablement la chasse et la cueillette. Il faudrait donc sans doute reconsidérer cette catégorisation des activités, pour la rendre moins exclusive.

Les interactions entre humains et animaux domestiques représentaient près des 2/3 des contacts relevés dans cette étude, malgré la large sous-estimation de leurs fréquences de contacts. En effet, une personne qui a interagit avec un animal appartenant à une espèce grégaire avait de fortes chances d'entrer simultanément en contacts avec plusieurs individus du même groupe social, ce qui semble particulièrement vrai concernant les animaux domestiques élevés en troupeaux, comme les petits ruminants par exemple. Or, le protocole d'enquête n'intégrait par volontaire et par jour, qu'un seul contact avec chacune des espèces animales, ce qui rend impossible la comparaison des fréquences de rencontres entre espèces animales et domestiques. De plus, le protocole repose sur l'attention des volontaires et leur capacité à repérer et reconnaître les espèces animales. Or, celle-ci diffère en fonction des individus et du contexte dans lequel il se trouve. Sans parler du fait que certaines espèces sont bien évidemment plus discrètes que d'autres.

Enfin, des améliorations pourraient être envisagées dans la conception des formulaires « contacts » et « activités », qui faciliteraient l'homogénéisation des données. Le volontaire pouvait décrire librement les habitats où avaient lieu les contacts, sans contrainte particulière. Si cela permet une caractérisation précise de la végétation et de l'environnement, la normalisation de tous ces renseignements *a posteriori* s'est avérée très délicate. Seul l'habitat « village » fut aisément identifié et donc utilisé dans l'analyse. De plus, le volontaire ne pouvait cocher qu'un certain nombre d'activités. Ben que la pratique de l'élevage soit régulière, elle ne figurait pas dans les fiches. Les volontaires ont d'ailleurs eux-mêmes signalé que certains contacts survenaient lors d'autres activités que celles prises en compte, notamment durant la marche. Il semblerait que le fait de marcher ait provoqué au moins 7% des contacts renseignés par les volontaires mais, cette activité n'étant pas codifiée, il n'est pas possible de fournir une fréquence précise. De plus, il faudrait préciser les différentes modalités de contact, notamment les différentes interactions physiques, puisqu'il semble que certains volontaires aient parfois fait la confusion entre dépeçage et découpage de la viande, sachant que ces deux activités sont souvent

réalisées simultanément. Ajouter ou modifier ces quelques modalités de contacts et d'activités offrirait des informations qui reflèteraient de manière plus exacte la réalité.

C. Perspectives

Les trois villages situés le long du gradient de fragmentation de l'habitat forestier, pourtant proches géographiquement, ont révélé de fortes variabilités de fréquences de contact entre les humains et les espèces animales aux habitudes péridomestiques. Ces différences de profils de contacts s'expliquent en partie par des contextes environnementaux spécifiques à chaque village. Les relations complexes qui existent entre ces espèces commensales et les humains sont déterminées par des conditions particulières d'accès aux ressources et des habitats plus ou moins favorables à l'établissement des animaux dans les habitations. Des renseignements issus de travaux anthropologiques permettraient ainsi de comprendre certains résultats obtenus, en s'intéressant aux différentes pratiques d'élevage, aux méthodes de stockage du grain ou encore aux techniques de construction des maisons, spécifiques à chaque village. Combinées à l'étude des voies de transmission des pathogènes, l'identification de facteurs humains à l'origine de contacts répétés avec des rongeurs et chauves-souris péridomestiques, pourraient permettre de réduire les risques d'exposition à ces hôtes de nombreux agents potentiellement infectieux.

Les fréquences de contacts entre les espèces animales et les humains dépendent largement des effectifs et de la répartition de chaque espèce par rapport aux villages. Les ascagnes (*Cercopithecus ascanicus*) sont impliqués dans la quasi-totalité des contacts entre humains et PNHs, contrairement aux cercopithèques de Brazza (*Cercopithecus neglectus*) qui sont rarement observés. Une telle différence d'observation entre ces deux espèces de primates, qui sont pourtant toutes deux relativement communes dans le bassin du Congo, peut être expliquée par l'étude des distributions animales, inclue dans le projet MICROTONE. Il est possible que le cercopithèque de Brazza soit significativement moins présent dans la zone, qu'il s'approche moins des villages où qu'il soit tout simplement plus difficile à repérer. Sachant que les PNHs représentent un réservoir majeur de pathogènes zoonotiques, s'intéresser plus spécifiquement à Cercopithecus ascanicus parait judicieux au vu de la forte exposition des humains à cette espèce.

Enfin, les fréquences de modalités de contacts varient sensiblement selon les espèces animales, même lorsque celles-ci appartiennent au même ordre de mammifère, si bien que certaines espèces, quoique relativement rarement rencontrées, représentent une part importante du gibier abattu. Les profils de contacts des différentes espèces chassées sont largement fonction des écologies des animaux. Les cricétomes d'Emin, les athérures et les aulacodes étant des espèces plus grosses que les autres rongeurs mentionnés, il est probable que les chasseurs les ciblent. Ils sont régulièrement capturés au filet, un mode de chasse rendu possible par le fait qu'ils ne peuvent que difficilement s'échapper pas les arbres. Les entretiens anthropologiques permettraient ainsi, d'apporter des renseignements sur d'éventuelles préférences gustatives susceptible d'expliquer certains phénomènes, notamment pourquoi le sitatunga est autant chassé que le guib harnaché alors qu'il est observé beaucoup plus rarement. Enfin, des facteurs culturels doivent être pris en considération, l'absence de consommation des carnivores par les femmes résultant par exemple d'un évitement alimentaire qui leur est propre.

Les travaux réalisés dans le cadre de ce mémoire se limitent à l'étude des contacts entre les humains et les animaux dans une zone de mosaïque forêts-savanes en RDC. Toutefois, le projet MICROTONE, comprend d'autres études qui apportent les renseignements écologiques et anthropologiques nécessaires à la description, dans toute sa complexité, du réseau d'interactions entre les humains et les différentes espèces animales. L'exposition n'est que la première étape du processus de franchissement de la barrière d'espèces par un agent biologique potentiellement infectieux. Si la voie d'exposition impliquée est importante pour évaluer le risque de transmission, elle ne présage pas de la capacité d'adaptation des agents biologiques à leurs nouveaux hôtes. Des analyses métagénomiques ont été réalisées afin de déterminer quels microbes et quels virus sont réellement partagés entre les espèces animales. Après avoir repéré les animaux qui échangent le plus de micro-organismes avec les humains, et en ayant au préalable étudié les contacts qu'ils entretiennent, il sera possible d'évaluer quels types d'expositions sont associés à ces transmissions. La mise en dialogue des différents jeux de données aura pour objectif d'identifier les moteurs permettant les flux de micro-organismes entre réservoirs animaux et d'éclairer ainsi le risque d'émergence zoonotique.

Conclusion

L'étude des contacts par une approche participative a permis de caractériser précisément les modalités et les fréquences d'expositions humaines aux espèces mammifères potentiellement réservoirs de pathogènes, le long d'un gradient écologique forêt-savane à l'ouest de la République Démocratique du Congo. Les enquêtes similaires à celle présentée dans ce mémoire font figure d'exceptions dans la littérature scientifique. On s'aperçoit pourtant qu'elles fournissent des paramètres épidémiologiques qui sont d'une importance cruciale, tels les fréquences de contacts par catégorie animale (4,7 contacts avec des espèces domestiques par personne et par jour, 2,3 avec des espèces sauvages et 0,4 avec des espèces commensales), en particulier si l'on veut modéliser la transmission de pathogènes entre réservoirs. Bien qu'ils soient habituellement négligés dans la littérature scientifique, au profit des contacts physiques, les contacts visuels ou indirects par le biais de restes alimentaires ou d'excréments laissés par les animaux, qui témoignent d'un partage interspécifique du territoire, représentent plus des 9/10e de l'ensemble de ces contacts. Les fréquences élevées de ces expositions sans interaction physique indiquent que le risque associé à ces voies de transmission devrait être davantage exploré. Les deux-tiers des contacts concernent des espèces domestiques ou péridomestiques, et interviennent au sein même des villages, sans qu'il y ait d'interaction physique entre les humains et les animaux. Certes ce type d'exposition ne présente pas un risque de transmission zoonotique aussi élevé qu'un contact sanguin par exemple, mais il joue un rôle épidémiologique fondamental en permettant les processus d'adaptation des agents infectieux d'origine sauvage à l'être humain. Les habitants de cette région du bassin du Congo sont ainsi soumis à une exposition continue à des espèces commensales de chauves-souris et de rongeurs, des ordres connus pour abriter de nombreux pathogènes à potentiel zoonotique, notamment des agents de fièvres hémorragiques.

Alors que les efforts de recherche sont souvent restreints à quelques pratiques connues pour catalyser les interactions physiques entre humains et animaux, notamment les activités cynégétiques, cette enquête montre que les contacts avec les espèces sauvages se produisent davantage pendant les activités agricoles que pendant la chasse. De fait, il ne semble pas y avoir plus d'interactions avec des animaux sauvages dans un habitat forestier dense que lorsque celui-ci est plus fragmenté par la présence de champs et de jachères. Si les hommes interagissent souvent physiquement avec la faune sauvage durant la chasse, les femmes, qui pratiquent plus régulièrement l'agriculture, entrent ainsi globalement autant en contact que les hommes avec des espèces sauvages, notamment du fait de leur participation non négligeable aux activités de piégeage. L'analyse chiffrée des fréquences de contacts permet ainsi de relativiser certains facteurs de risque, telle la « blessure d'un homme parti chasser en forêt », archétype du contact responsable de l'émergence de maladies zoonotiques. Pour autant, l'analyse des données a rendu compte de la dichotomie classiquement observée à l'échelle de l'Afrique centrale, entre les activités de dépeçage, plutôt réalisées par les hommes, et la préparation de la viande pour la consommation, davantage réservée aux femmes. Mais, même si les hommes sont soumis à des expositions à forts risques de transmissions zoonotiques lors des activités de découpe de viande, celles-ci favorisant les contacts avec les fluides biologiques des animaux, les femmes, en prenant en charge la suite de la chaîne opératoire, en cuisinant la viande, ont finalement davantage de contacts à risques que leurs maris. Si la prise de risque est moindre, elle est plus fréquente.

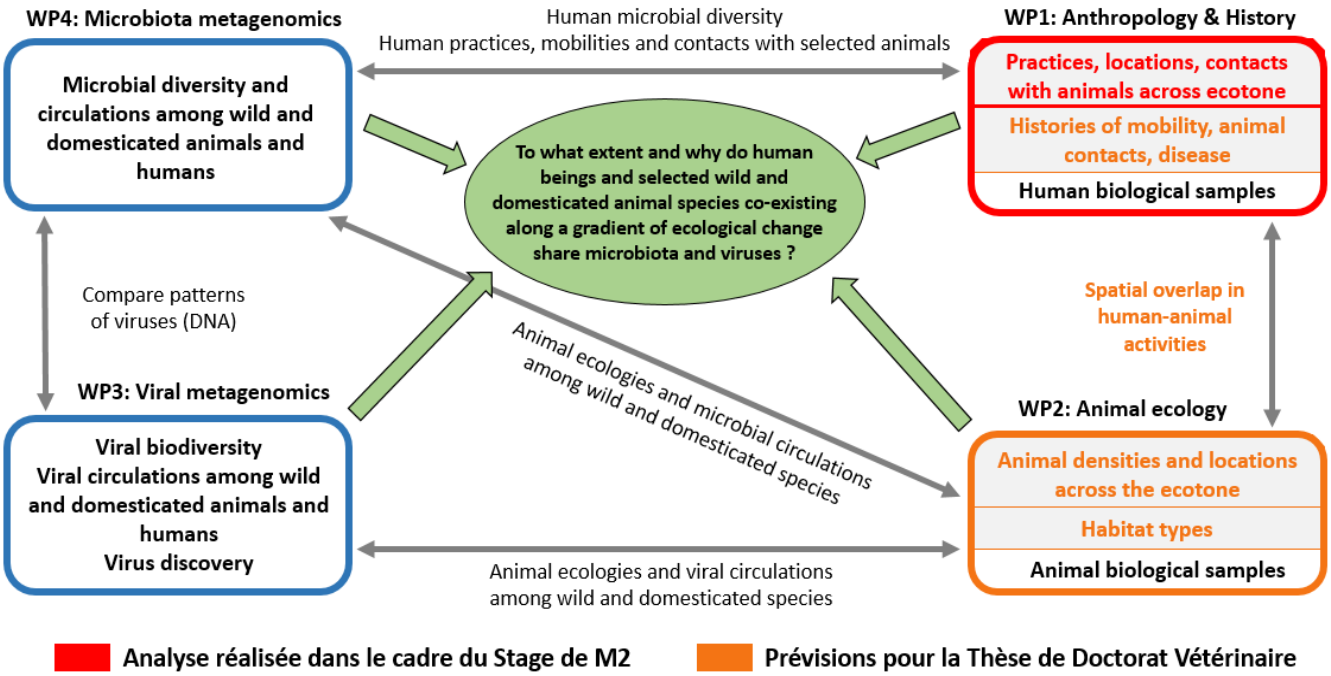
Contrairement aux approches géographiques, très éloignées des contextes locaux, cette étude offre une grande précision dans la description de phénomènes relativement rares aux implications épidémiologiques importantes. Il existe par exemple de fortes variations de profils de contacts en fonction du village et de l'espèce animale considérés. Pour comprendre ces variations de fréquences de contacts entre espèces, il faudra s'intéresser aux répartitions, aux comportements et aux préférences écologiques (en termes d'habitat et de ressources), de chaque espèce animale. D'autre part, l'organisation de la vie au village détermine les relations que les habitants entretiennent avec les animaux d'élevage et les espèces commensales. Les études anthropologiques, une fois analysées, permettront aussi de préciser certains facteurs humains, notamment de définir les pratiques de chasse spécifiquement adaptées à la capture de certaines espèces animales. Enfin, une fois la probabilité d'exposition à un agent infectieux estimée, il faudra s'appuyer sur les résultats des travaux en épidémiologie, virologie et microbiologie, afin d'évaluer la gravité d'une exposition selon les différentes voies de transmission, les doses minimales infectantes ou encore selon la virulence du pathogène considéré, de manière à estimer le risque d'émergence zoonotique. L'analyse des taux de contacts, qui permet de considérer le réel dans toute sa complexité, doit donc être intégrée à des études multidisciplinaires faisant appel à la fois à des approches écologiques, anthropologiques et épidémiologiques, en cherchant à appréhender le risque de transmission zoonotique sous un angle nouveau.

Annexes

Figures

Figure I : Schéma général du projet MICROTONE

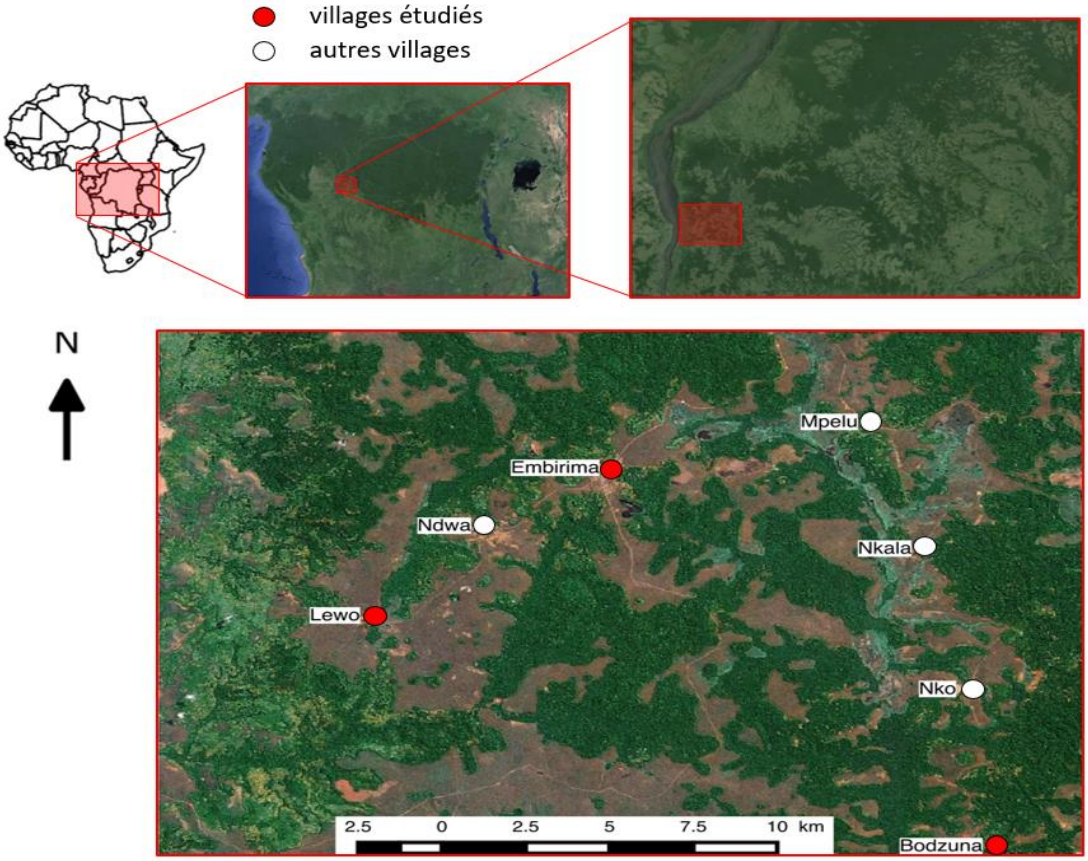
Microbial and viral circulations among people and wild and domesticated animals in an ecotone, DRC



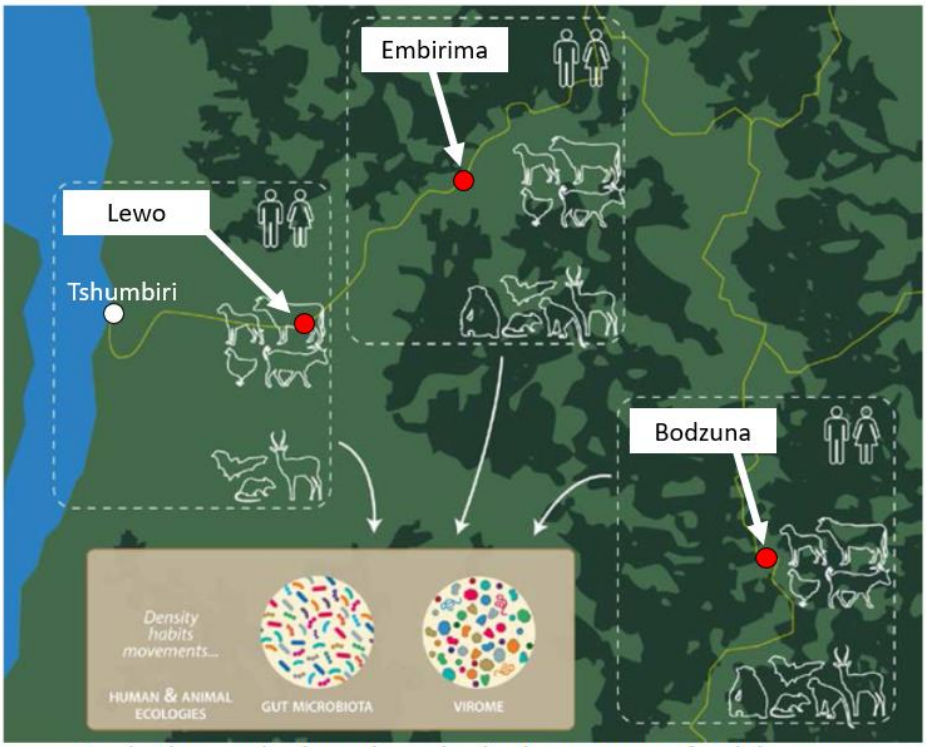
D'après le dossier de soumission du projet ANR

Note : Pour répondre à la question « *Dans quelle mesure et pourquoi les êtres humains et certaines espèces animales sauvages et domestiques, coexistant le long d'un gradient de changement écologique, partagent-ils des microbes et des virus ?* », une approche multidisciplinaire a été développée dans le cadre du projet ANR MICROTONE. On peut voir sur ce schéma que l'étude est organisée en 4 Work Packages : « Anthropologie et Histoire », « Ecologie animale », « Métagénomique virale » et « Métagénomique microbienne ». Les techniques de métagénomiques permettent un séquençage à spectre large des échantillons de sang et de fèces des humains, des animaux sauvages et des animaux domestiques prélevés en RDC (analyses en cours). Les recoupements entre les profils d'ADN des microbiotes intestinaux et des viromes des différents individus prélevés permettront d'établir un réseau de partage interspécifique (et intra-spécifique) des micro-organismes. Afin de comprendre les raisons de ces éventuels flux d'agents biologiques potentiellement pathogènes pour les humains, l'étude des modalités d'expositions aux différents réservoirs animaux a été abordée par une enquête longitudinale participative concernant principalement les contacts entre humains et animaux, mais aussi les activités menant à ce contact, ainsi que l'environnement dans lequel il survient. Le travail réalisé dans le cadre de ce stage de Master 2 se concentre sur l'analyse des fréquences de contacts et d'activités des volontaires interrogés quotidiennement pendant 5 mois (en rouge sur le schéma). D'autre part, les relations entre humains et animaux sont aussi explorées par une approche anthropologique qualitative à l'aide d'entretiens oraux (retranscriptions en cours). Les discussions portèrent notamment sur les modalités actuelles et passées des activités facilitant les contacts avec la faune (élevage, chasse, pêche, etc.), ainsi que sur les pratiques alimentaires et médicales. De plus, afin de déterminer l'influence de la fragmentation de l'habitat sur les fréquences de contacts, une caractérisation écologique de la zone par SIG est prévue. Enfin, les distributions et répartitions animales jouant un rôle majeur dans les probabilités de rencontres entre humains et animaux, elles ont été évaluées au moyen de méthodes de recensement par transects. La confrontation de l'analyse des fréquences et des modalités de contacts aux données écologiques et anthropologiques (en orange sur le schéma) fera l'objet d'un autre travail développé dans le cadre de ma thèse de Doctorat Vétérinaire.

Figure II : Cartes de la zone d'étude



Carte satellite (source *Google Earth*)



Study sites and selected species in the ecotone of Bolobo area

Croquis (source *dossier de soumission du projet ANR*)

Figure III : Fiche « contact »

Fiche de suivi des contacts – Projet MICROTONE – Institut Pasteur

N° du volontaire : ....4.... / N° de fiche : .....

					Indirect					Direct sans contact physique				Direct avec contact physique						
Date	Lieu	Habitat	Activité	Espèce	Reste alimentaire	Crotte	Nid	Empreinte	Ancienneté ?	Vu vivant	Vu mort	Cris - Sons	Distance ?	Chassé	Dépecé - Découpé	Préparé - Cuisiné	Mangé	Achat/Vente/Transp	Blessé/ Attaqué/ Touché	Remarques
23/7	BODZUNA	BOLA	EWUMU	NTABA		x		x	0J	x		x	3m							
"	"	"	"	LEBATA		x		x	0J	x			2m							
"	"	"	"	NKULU							x		1m				x	A		
"	"	"	"	NSUYU		x		x	0J	x		x	2m							dormir petit frère
"	"	"	"	NGWIYA							x		1m				x			WAWI MBOYI ANDE à moi
24/7	NGABOSU	EVUU	YAWUYIE	NGWIYA	x			x	1J											
"	"	"	"	NKEON							x		0m		x		x	T		
"	"	"	"	BOKWALA				x	0J	x			3m							
"	BODZUNA	BOLA	EWUMU	EBINGA		x		x	0J	x			4m							
"	"	"	"	NGOME		x		x	1J											
"	"	"	"	NSUXU		x		x	0J	x		x	2m							

Fiche de suivi des activités – Projet MICROTONE – Institut Pasteur

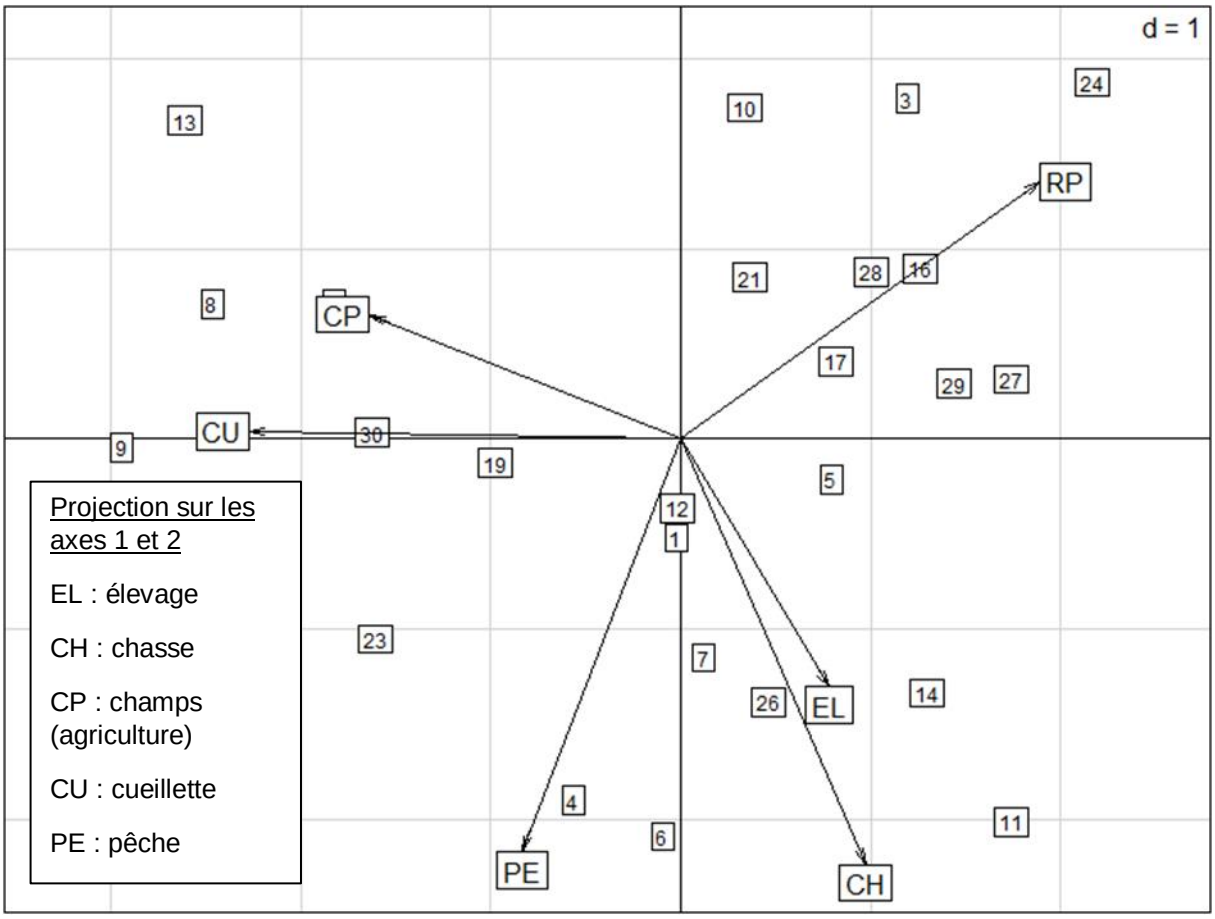
N° du volontaire : 6 / N° de fiche : .....

Date	Lieu	Habitat	Cueillette	Champs	Pêche	Chasse	Gibier obtenu	Remarque
12/7	mubuon	evu nzuomi	ntunu nkuu et mfumi	ofala nguru	,	otala mweru bokwala	2 bokwala	
13/7	bodzuna	bola	,	,	,	-	,	Visite mes famille à ewumu nkoô.
14/7	mubuon	evu nzuomi	mpumpolo ntunu	ofala nguru	odzuba	,	.	.
15/7	bodzuna	bola	,	,	,	,	.	Visite mes famille à ewumu mbée
16/7	madzu	evu	badizoli mpumpolo	ofalu nguru	,	otala bepanu	1 mkuli	
17/7	mubuon	evu nzuomi	ntunu, nkuu et mfumi	ofala nguru	belimaseu pêche en trous	otala mweru a bokwala	2 bokwala	
18/7	bodzuna	bola	,	,	,	,	,	TSHUMBIRI ewumu
19/7	mubuon	evu nzuomi	matero, ntunu et badizoli	ofala nguru	,	,	,	,
,,	ngabodu	mobwa	,	,	muliemi belimbeli	,	,	.
20/7	bodzuna	bola	,	,	,	,	,	Visite mes famille à nkoô.
21/7	bodzuna	bola	,	,	,	,	-	ZION
22/7	mubuon	evu nzuomi	ntunu nkuu	obio nguru	,	otala mweru mi bokwala	3 bokwala	
23/7	mbali	mokuna lesenu mobwa	mfumi matero et nzuomi	,	odzuba	mofunu bota	0	.

Figure IV : Fiche « activité »

Figure V : Analyse en Composantes Principales

Recherche de corrélations entre activités avec visualisation des 25 volontaires



Note :

Corrélations positives :

- entre la « cueillette » et le « champs »
- entre la « chasse » et « l'élevage »

Corrélations négatives :

- entre la « pêche » et le « repos »
- entre la « chasse » et le « champs » + « cueillette »

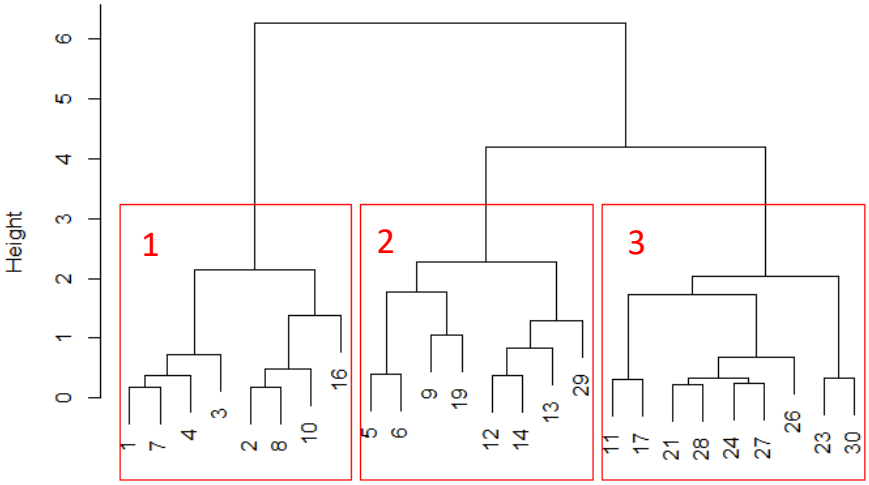
La projection des 25 volontaires sur l'ACP semble indiquer trois groupes de personnes :

- 1er groupe : en haut à gauche de l'ACP → majoritairement CU et CP
- 2ème groupe : en bas à droite de l'ACP → majoritairement EL et CH
- 3ème groupe : en haut à droite de l'ACP → majoritairement RP

Afin de vérifier cette proposition, une Classification Ascendante Hiérarchique a été réalisée.

Figure VI : Classification Ascendante Hiérarchique

Recherche de profils d'activités par la mesure des proximités entre volontaires et la détermination de classes



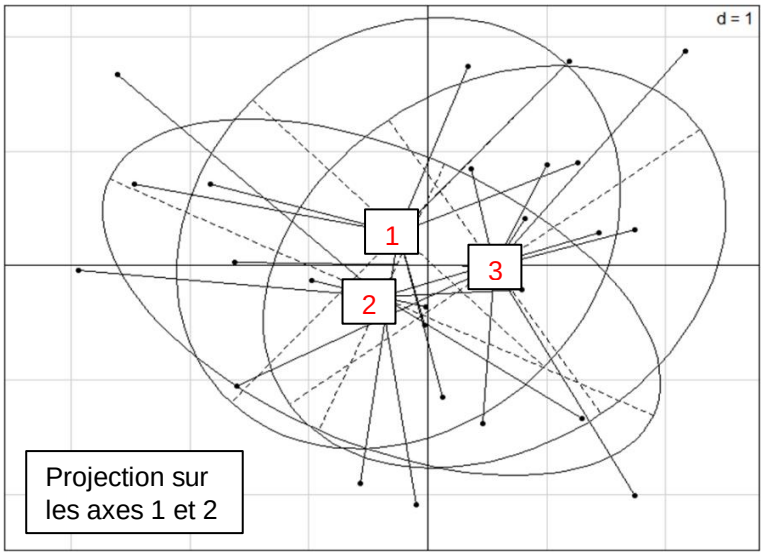
Agglomerative Coefficient = 0.92

Note :

On visualise la perte d'inertie et on divise le dendrogramme en 3 classes à l'emplacement du plus grand saut.

Visualisation des classes sur l'ACP :

- report des classes attribuées à chaque volontaire sur l'ACP
- vérification de l'homogénéité des classes par rapport aux profils



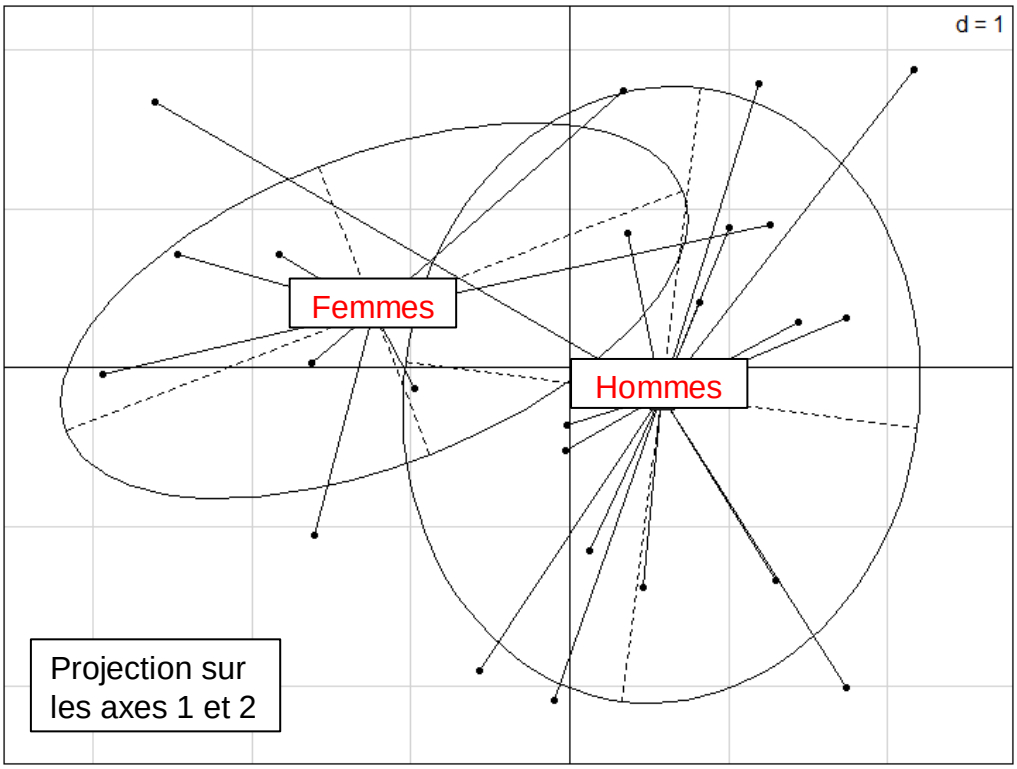
Note :

Les classes déterminées ne correspondent pas à des profils d'activités particuliers.

Le regroupement des volontaires par village ne permet pas non plus de visualiser des catégories distinctes.

Figure VII : Visualisation des sexes sur l'ACP

Recherche de profils d'activités en fonction des sexes des volontaires



Note :

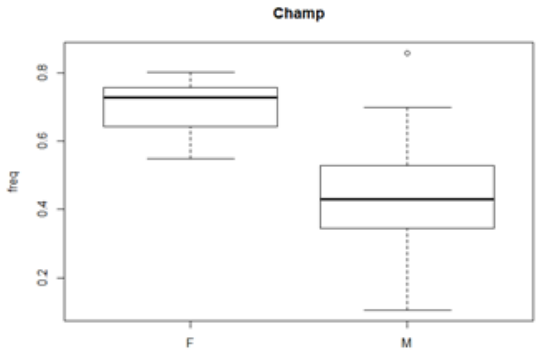
Profil féminin → davantage dirigé vers le « champs » et la « cueillette »

→ correspond au 1er groupe de l'analyse initiale

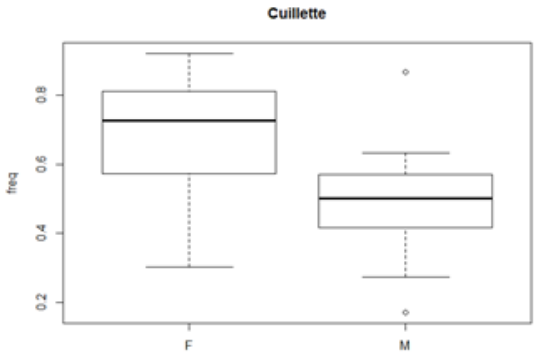
Profil masculin → davantage dirigé vers l'« élevage », la « chasse » et le « repos »

→ correspond aux 2ème et 3ème groupe de l'analyse initiale

Cette ACP est confirmée par les résultats de l'analyse statistique descriptive qui a mis en évidence des différences significatives de fréquences de pratique d'activités entre les sexes, notamment concernant l'agriculture (CP) et la cueillette (CU) qui sont davantage réalisées par les femmes.

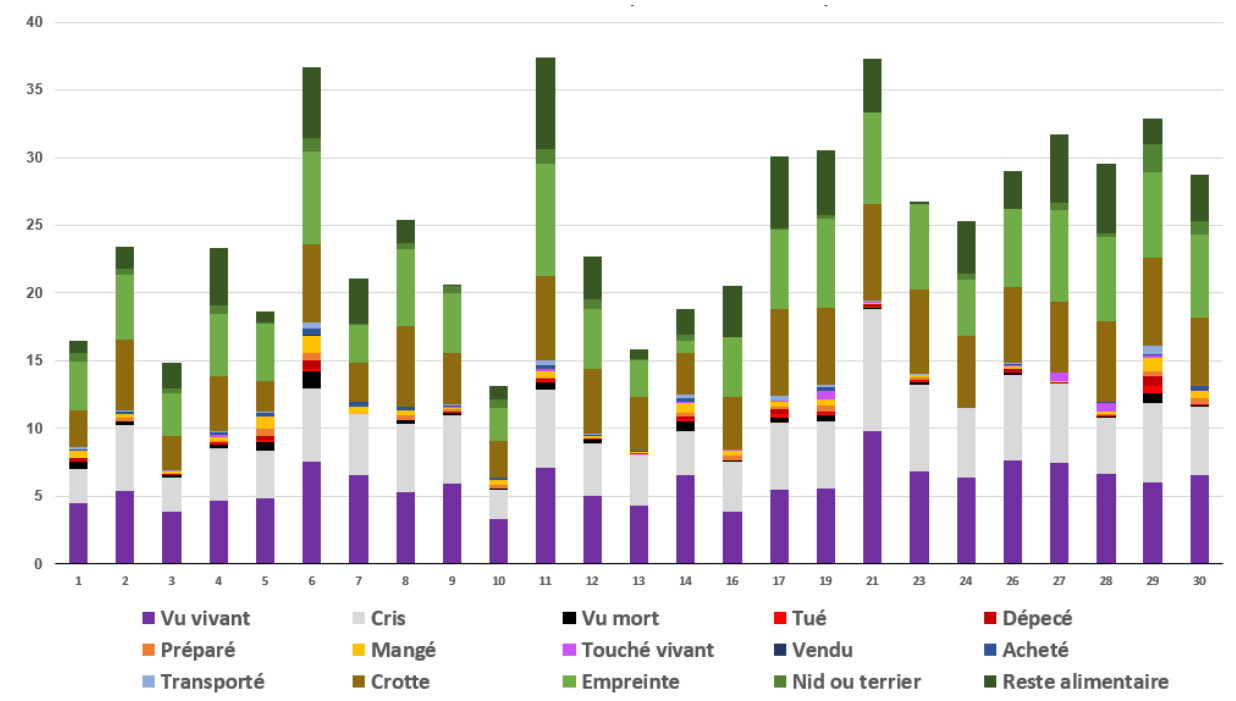


Test de Wilcoxon : p-value=0,00149569



Test de Wilcoxon : p-value= 0,02488034

Figure VIII : Fréquences quotidiennes et proportions des différentes modalités de contact pour les 25 volontaires toutes espèces animales confondues (dates non distinctes)



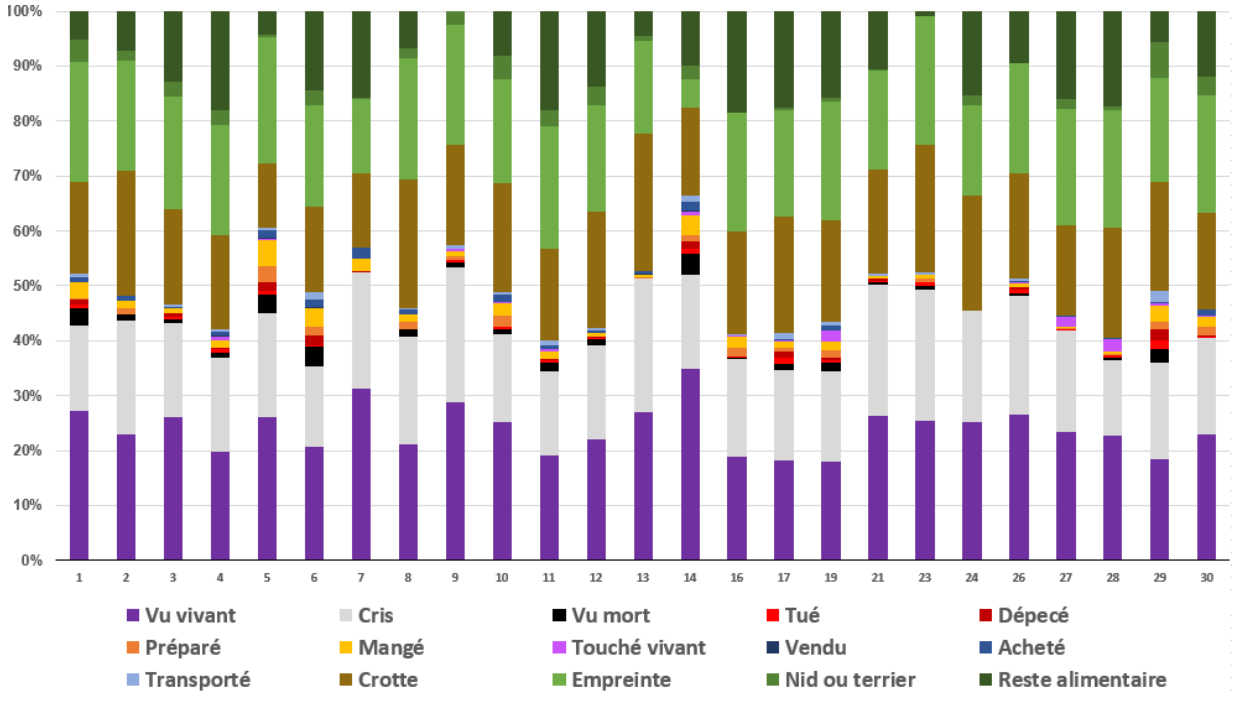
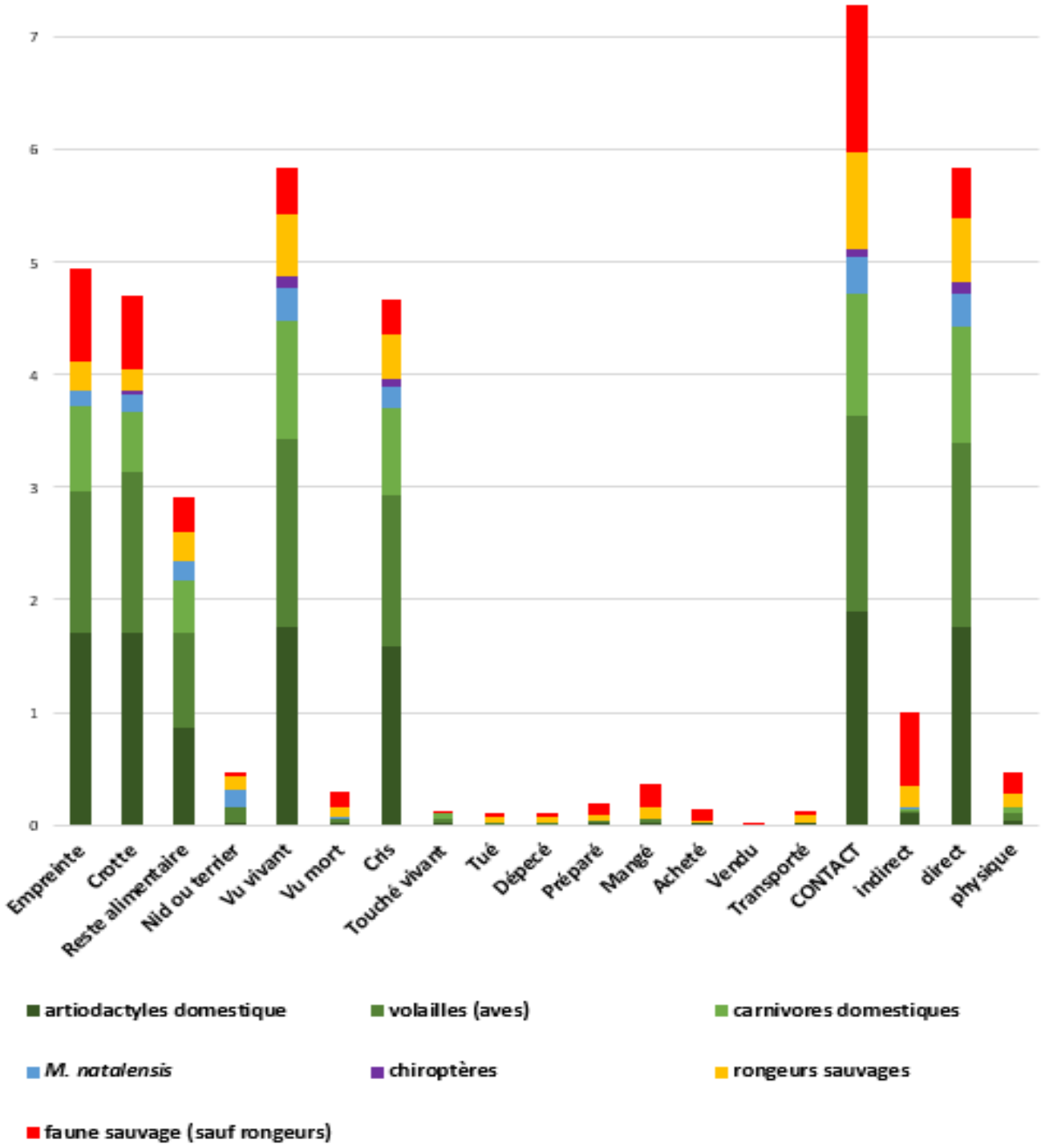
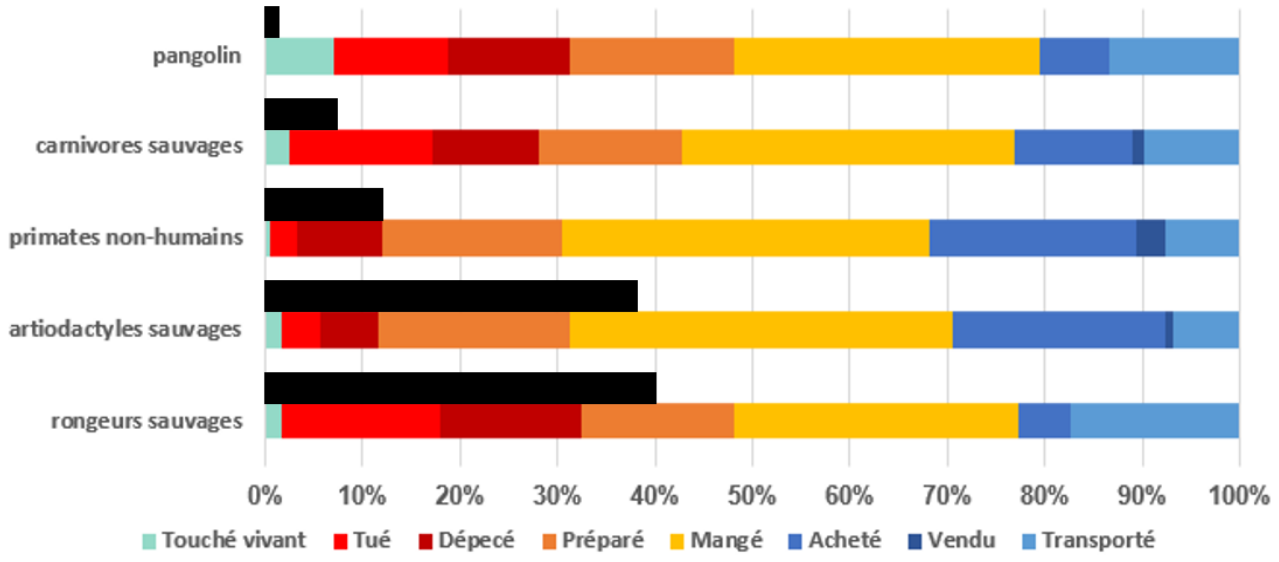


Figure IX : Fréquences quotidiennes de signalement des catégories animales cumulées par modalité de contact toutes espèces animales et volontaires confondus



Note : « CONTACT » correspond à une comptabilisation toutes modalités confondues.
« Indirect » ne comprend que les contacts ayant permis la découverte d'un indice, sans contact visuel ou auditif avec l'animal.
« Direct » ne comprend que les contacts visuels ou auditifs, sans contacts physique.
« Physique » comprend les contacts ayant induit au moins une interaction physique.

Figure X : Fréquences quotidiennes d'occurrences des modalités de contacts cumulées par catégories d'espèces animales (dates non distinctes, tous volontaires confondus)



Note : La barre noire représente la part des contacts avec chaque catégorie animale sur l'ensemble des contacts notifiés impliquant la faune sauvage (chauves-souris et souris commensales exclues).

On remarque une rééquilibration des occurrences de chaque modalité de contact le long de la chaîne d'abattage. Si les rongeurs sont plus souvent tués, ils sont proportionnellement moins consommés que les primates par exemple. Globalement la part prise par la consommation pour chaque catégorie animale est équivalente quel que soit la fréquence d'abattage de l'ordre de mammifères considéré.

Figure XI : Fréquences quotidiennes d'occurrences des différentes modalités de contact avec les carcasses et la viande d'artiodactyles sauvages cumulées par espèce

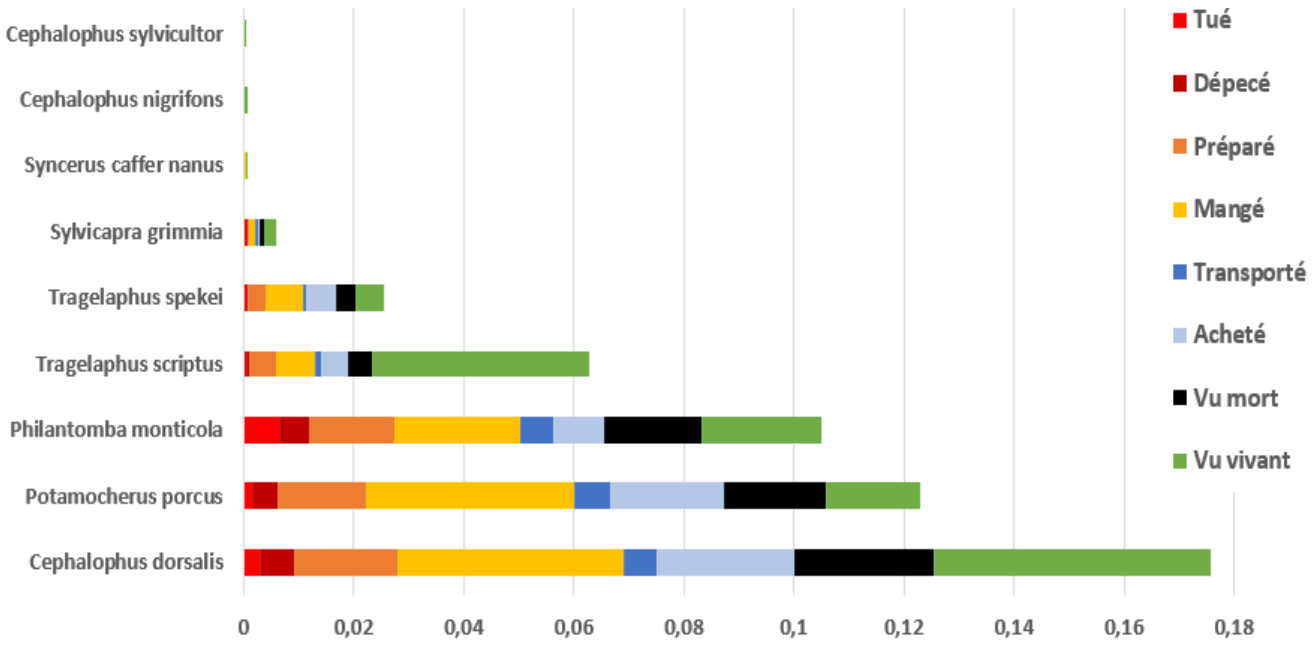
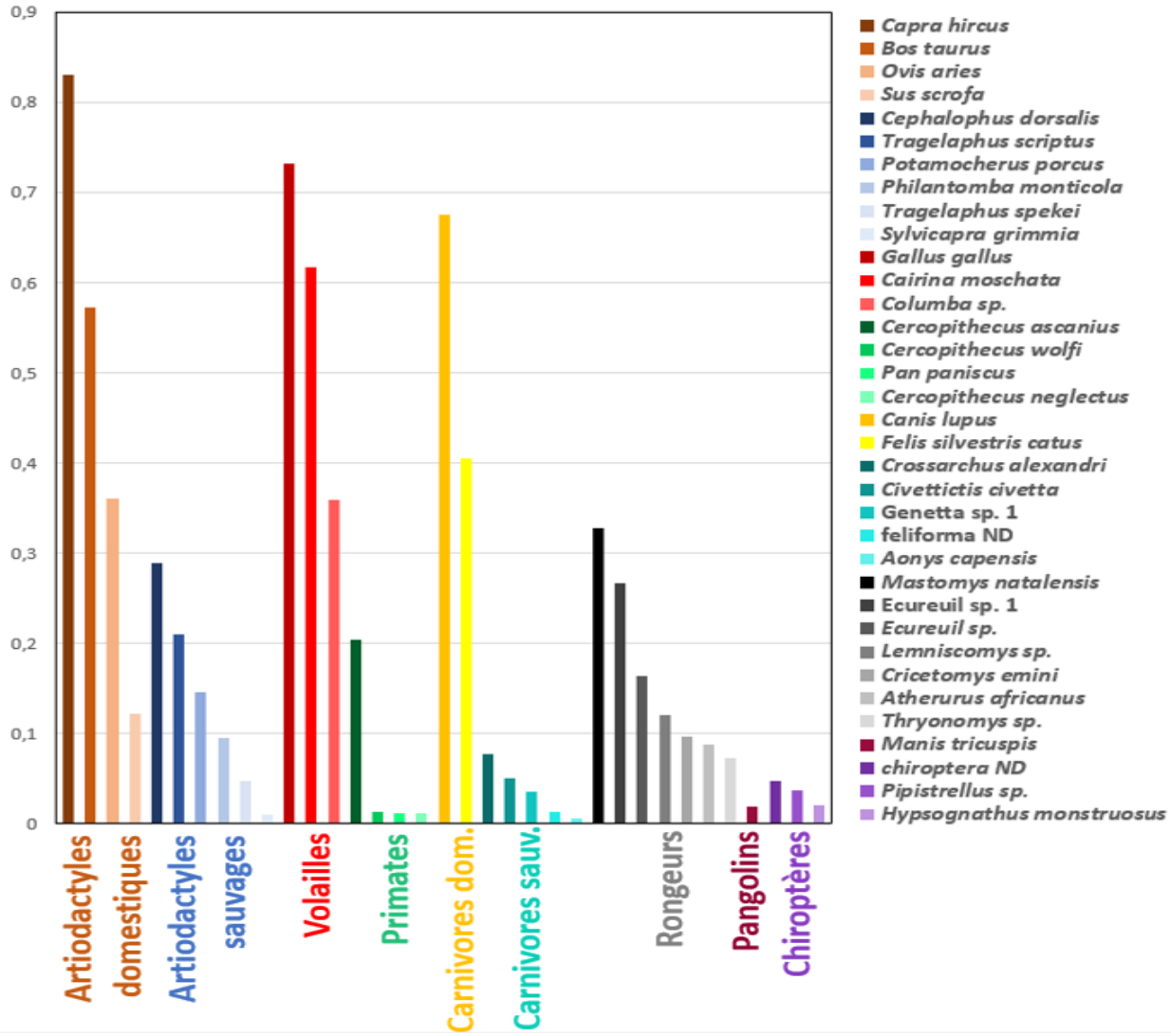


Figure XII : Fréquences de contacts avec les espèces animales les plus mentionnées (toutes modalités de contacts confondues, tous volontaires confondus) et focus sur les espèces domestiques



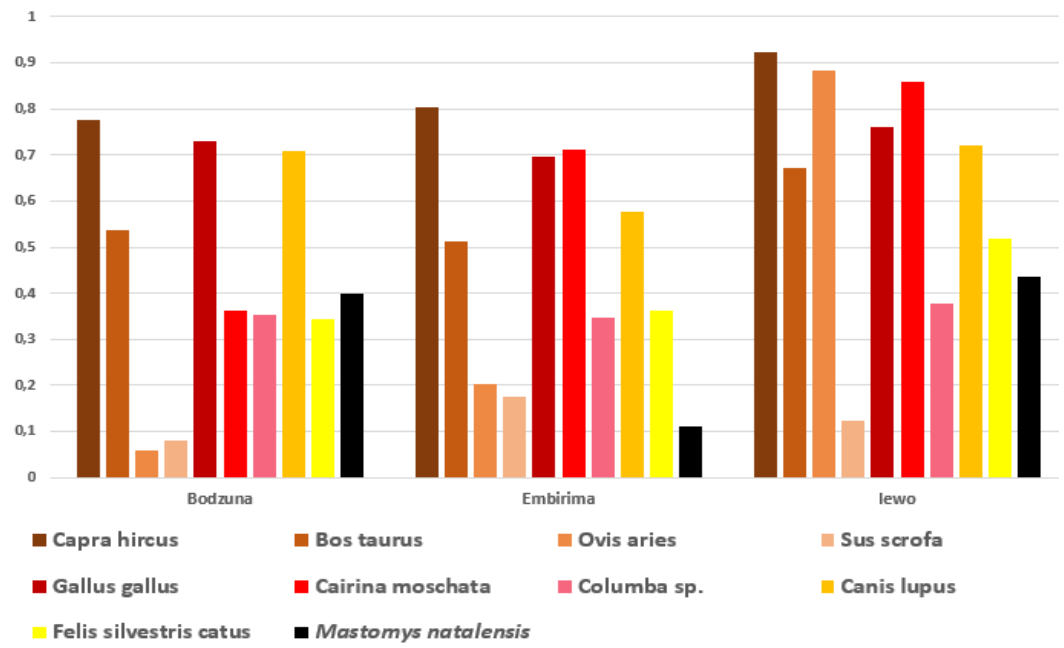


Figure XIII : Proportions et fréquences quotidiennes d'activités pour les 25 volontaires toutes espèces animales confondues (dates distinctes)

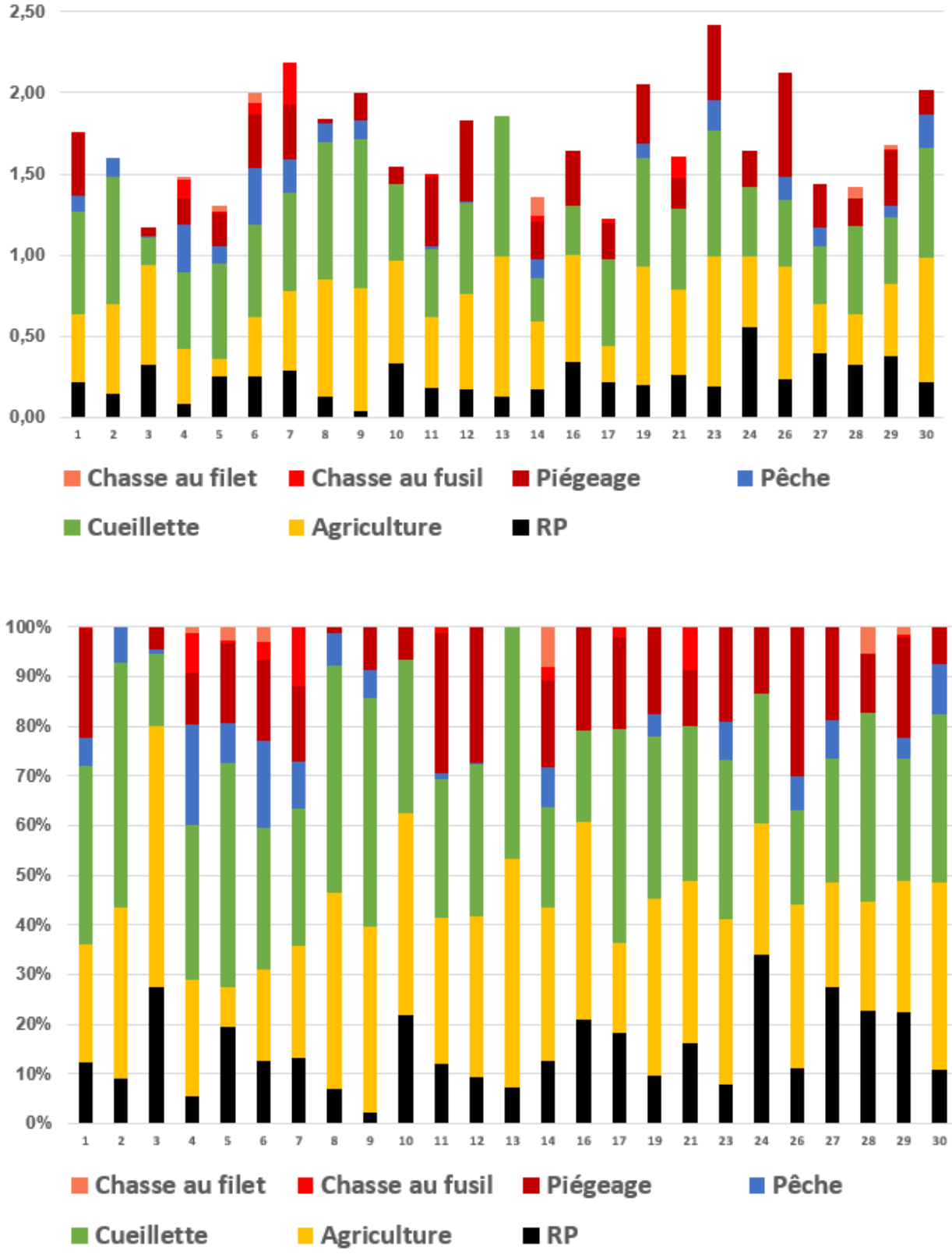
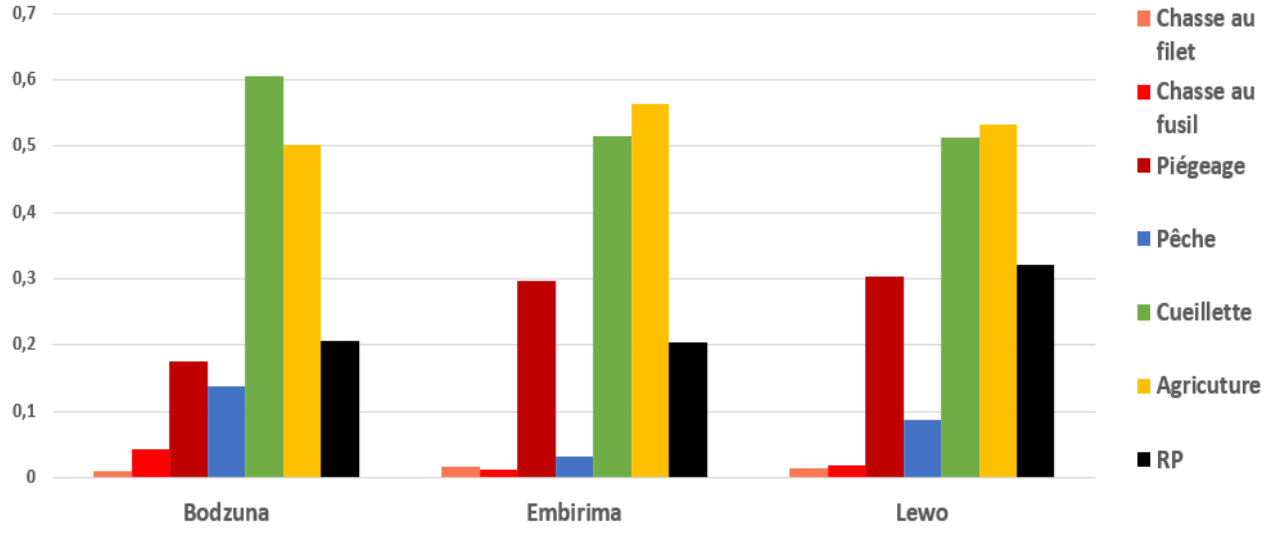


Figure XIV : Comparaison des fréquences quotidiennes d'activités entre villages (dates distinctes)

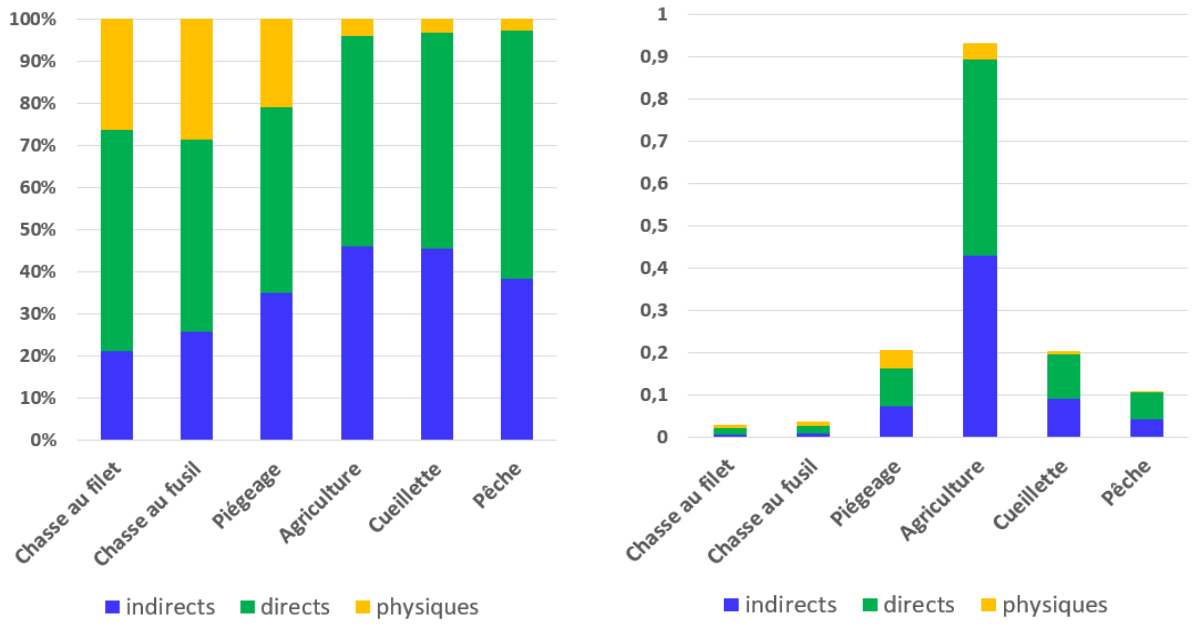


Note : Test du Chi2 d'indépendance multinomiale ; p-value = 2.2e-16

→ Profils d'activités entre villages différents 2 à 2

Il est probable que l'environnement plus forestier en périphérie de Bodzuna favorise la pratique de la pêche et de la cueillette, au même titre que la chasse au fusil. En revanche, les pièges sont proportionnellement plus utilisés dans des environnements ouverts présents à Embirima ou Lewo.

Figure XV : Proportions et fréquences des types d'exposition en fonction de l'activité réalisée au moment du contact



Note : la chasse provoque environ 5 fois plus de contacts physiques que les autres activités. Toutefois, elle est rarement pratiquée par rapport aux autres activités. Les fréquences de contacts physiques entre l'agriculture et la chasse semblent ainsi équivalentes. Ces résultats sont à nuancer puisque les volontaires affirmaient travailler au champ durant le contact physique mais il est probable qu'il s'agisse souvent de piégeage pratiqué aux abords des cultures.

Figure XVI : Fréquences quotidiennes des modalités de contact physique en fonction du sexe

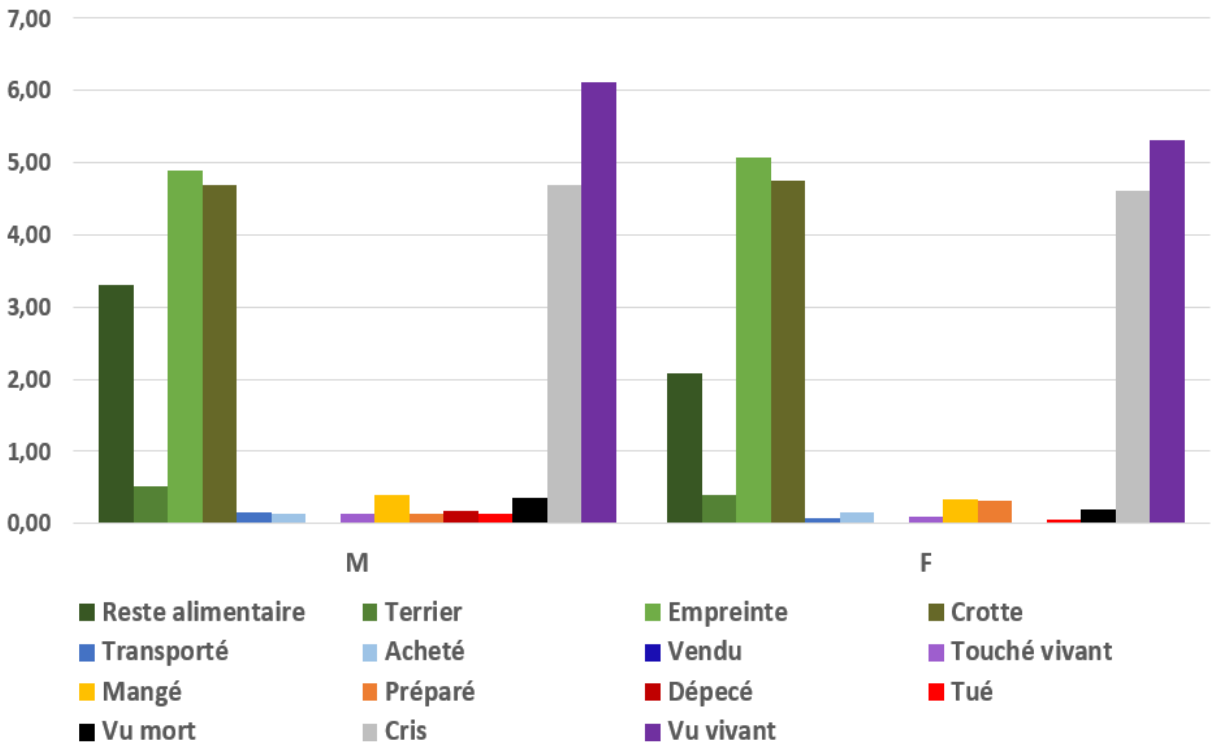


Figure XVII : *Cephalophus dorsalis* tué lors d'une partie de chasse au filet

Crédit : **Romain Duda**

Tableaux

Tableau I : Informations sur les volontaires

N° volontaire	village	sexe	année de naissance	âge en 2019	Nb de jours saisis pour les activités	Nb de jours saisis pour les contacts
1	Bodzuna	H	1956	63	120	119
2	Bodzuna	F	1952	67	102	102
3	Bodzuna	H	1942	77	112	112
4	Bodzuna	H	1939	80	110	111
5	Bodzuna	H	1997	22	114	113
6	Bodzuna	H	1996	23	100	100
7	Bodzuna	H	1943	76	97	97
8	Bodzuna	F	1942	77	117	114
9	Bodzuna	F	1982	37	115	121
10	Bodzuna	F	1956	63	116	116
11	Embirima	H	1979	40	106	108
12	Embirima	H	1987	32	108	110
13	Embirima	H	1993	26	113	112
14	Embirima	H	1993	26	106	111
15	Embirima	F	1976	43	0	0
16	Embirima	F	1943	76	119	120
17	Embirima	H	1980	39	109	110
18	Embirima	H	1984	35	0	0
19	Embirima	F	1984	35	109	109
20	Embirima	H	1972	47	101	101
21	Lewo	H	1962	57	107	112
22	Lewo	F	1971	48	0	0
23	Lewo	F	1979	40	106	106
24	Lewo	H	1971	48	109	109
25	Lewo	F	1956	63	0	0
26	Lewo	H	1970	49	106	106
27	Lewo	H	1979	40	104	105
28	Lewo	H	1971	48	118	118
29	Lewo	H	1988	31	106	106
30	Lewo	F	1958	61	106	106
All	10B/7E/8L	8F/17H		moy. 49	2735	2753

Note : les données des volontaires surlignées en noir n'ont pas été retenues pour l'étude à causes d'incohérences ou de répétitions suspectes relevées dans les fiches « contacts » et « activités » qu'ils ont remplies. Au final, 10 volontaires de Bodzuna, 7 d'Embirima et 8 de Lewo ont été retenus, soient 8 femmes et 17 hommes.

Tableau II : Tableau de classification des espèces animales rencontrées

En **bleu** les espèces domestiques (ou commensales) et en **noir** les espèces sauvages

Les lignes **rouges** séparent les différents ordres de mammifères (+ volailles et reptiles).

Nom vernaculaire	Nom scientifique	Classe anthropo.	Ordre taxon.	Famille taxonomique	Habitat préf.
MBARA	*Ovis aries*	domestique	artiodactyla	caprinae	village
NGOME	*Bos taurus*	domestique	artiodactyla	bovinae	village
NGULU	*Sus scrofa*	domestique	artiodactyla	suidae	village
NTABA	*Capra hircus*	domestique	artiodactyla	caprinae	village
BIMI	*Cephalophus sylvicultor*	sauvage	artiodactyla	caprinae	foret
BOKELI	*Cephalophus nigrifons*	sauvage	artiodactyla	caprinae	foret
MFINI	*Cephalophus dorsalis*	sauvage	artiodactyla	caprinae	foret
MPEO	*Syncerus caffer nanus*	sauvage	artiodactyla	bovinae	mixte
MVUU / MVULI	*Tragelaphus spekei*	sauvage	artiodactyla	bovinae	savane
NGWEYA	*Potamocherus porcus*	sauvage	artiodactyla	suidae	foret
NKA	*Tragelaphus scriptus*	sauvage	artiodactyla	bovinae	savane
NSEYI	*Philantomba monticola*	sauvage	artiodactyla	caprinae	foret
NSHUA	*Sylvicapra grimmia*	sauvage	artiodactyla	caprinae	ND
ENKUA	*Columba sp.*	domestique	columbiforme	columbidae	village
LEBATA	*Cairina moschata*	domestique	anseriforme	anatidae	village
NSUIYU	*Gallus gallus*	domestique	galliforme	phasianidae	village
MBUA	*Canis lupus*	domestique	carnivora	canidae	village
NGANION	*Felis silvestris catus*	domestique	carnivora	felidae	village
BII	*Aonys capensis*	sauvage	carnivora	mustelidae	aquatique
BOFUA	feliforma ND 3	sauvage	carnivora	feliforma	ND
MBALA	*Genetta sp. 1*	sauvage	carnivora	viverridae	foret
MBULU	feliforma ND 7	sauvage	carnivora	viverridae	foret
MFU	feliforma ND 6	sauvage	carnivora	viverridae	foret
MOBO	feliforma ND 5	sauvage	carnivora	viverridae	foret
MOFIE	*Crossarchus alexandri*	sauvage	carnivora	viverridae	foret
NDUNU	*Aonys capensis*	sauvage	carnivora	mustelidae	aquatique
NGAMAWELE	*Genetta sp. 2*	sauvage	carnivora	viverridae	foret
NGATSIU	*Civettictis civetta*	sauvage	carnivora	viverridae	foret
NYAMBALA	feliforma ND 1	sauvage	carnivora	viverridae	ND
NZULI	feliforma ND 2	sauvage	carnivora	viverridae	ND
LEMPURUNGIEMU	*Pipistrellus sp.*	commensale	chiroptera	vespertilionidae	village
ENKORO	chiroptera ND	commensale	chiroptera	chiroptera	ND
NGIEMU	*Hypsignathus monstruosus*	sauvage	chiroptera	pteropodidae	mixte

EBUYA	*Dendrohyrax dorsalis*	sauvage	hyracoidae	procaviidae	foret
DJANIOMO	*Manis tricuspis*	sauvage	pholidota	manidae	foret
MBENO	*Orycteropus afer*	sauvage	tubulidentata	orycteropodidae	savane
NUELE	*Potamogale velox*	sauvage	afrosoricida	tenrecidae	aquatique
EBUBU	*Pan paniscus*	sauvage	primate	hominidae	foret
EKARU	*Perodicticus potto faustus*	sauvage	primate	lorisidae	foret
LEMFINA	*Galago sp.*	sauvage	primate	galagidae	foret
MOSILA	*Cercopithecus neglectus*	sauvage	primate	cercopithecidae	foret
NGI	*Cercopithecus wolfi*	sauvage	primate	cercopithecidae	foret
TSEKE	*Cercopithecus ascanius*	sauvage	primate	cercopithecidae	foret
MBAMI	squamata	sauvage	squamata	squamata	foret
MFULU	Tortue terreste	sauvage	testudine	testudine	foret
NKULU	Petit crocodile	sauvage	crocodilia	crocodilia	aquatique
MPUU	*Mastomys natalensis*	commensale	rondentia	rondentia	village
BOKWALA	*Petrodromus tetradactylus*	sauvage	rondentia	macroscelididae	foret
LEPFI	*Anomalurus sp.*	sauvage	rondentia	sciuridae	foret
MBIENE	*Lemniscomys sp.*	sauvage	rondentia	muridae	savane
NKAO NKULI	rondentia ND 2	sauvage	rondentia	rondentia	ND
NKEAN	*Atherurus africanus*	sauvage	rondentia	hystricidae	foret
NKULI	*Cricetomys emini*	sauvage	rondentia	nemosidae	foret
NSINI	Ecureuil sp. 1	sauvage	rondentia	sciuridae	foret
NTSILI	*Thryonomys sp.*	sauvage	rondentia	thryonomyidae	savane
PUU	Ecureuil sp. 2	sauvage	rondentia	sciuridae	foret
SUENU	rondentia ND 1	sauvage	rondentia	rondentia	ND

Note : classification réalisée à l'aide d'un travail préalable d'ethnozoologie réalisé sur le terrain par Romain Duda (complété *a posteriori* grâce aux informateurs locaux)

Textes

Texte I : Protocole d'analyse des données sur le logiciel Excel

Une variable associant le type de contact à l'espèce animale rencontrée fut créée sur Excel à l'aide d'un programme informatique en langage Visual Basic pour Application (VBA). Cette nouvelle variable était construite comme suit : « espece_CONTACT » où CONTACT prenait la valeur RAL (restes alimentaires), CRO (crotte), NID (nid/terrier) ou EMP (empreinte) pour les différents indices découverts lors d'un contact indirect ; ou la valeur VUV (vu vivant), VUM (vu mort) ou CRI (cris ou bruits) pour un contact visuel/auditif à distance ; ou la valeur TOU (touchée), TUE (tuée), DEP (dépecée ou découpée), PRE (préparée), MAN (mangée), VEN (vendue), ACH (achetée), TRA (transportée) quand il s'agissait d'une interaction espèce animale/humain avec contact physique. Afin d'étudier les différents contacts de manière assez générale, une variable qu'on appellera « Contact_ecrase » renvoyait le type d'exposition [indirecte (IND), directe (DIR) ou physique (PHY)] qui était survenu lors du contact, sans détailler les modalités de cette exposition. Si le contact avait conduit à différents types d'exposition, l'interaction directe « écrasait » l'interaction indirecte, et l'interaction physique « écrasait » les deux autres. Seule était ainsi retenue l'exposition la plus proche intervenue, masquant éventuellement un contact à distance ou par l'intermédiaire d'un indice laissé par l'animal. Une autre variable pouvait prendre les valeurs espece_IND, espece_DIR et espece_PHY correspondant au modèle de la variable précédente. Afin d'étudier les réservoirs animaux de manière plus globale, des variables équivalentes à celles construites au rang de l'espèce furent créées au rang de la famille et de l'ordre taxonomique. L'habitat préférentiel de chaque espèce (forêt, savane, village, aquatique ou mixte forêt/savane) a été renseigné dans le tableau de classification, de même que son statut de domestication, qu'il soit domestique, commensale ou sauvage. Une variable associant l'ordre taxonomique de chaque espèce à son statut de domestication a permis par exemple de différencier le gibier « artiodactyle_sauvage » et le bétail « artiodactyle_domestique » afin de permettre une analyse élargie des différents groupes d'animaux. Les nombres d'occurrences de chacune de ces différentes valeurs prises par l'ensemble des variables furent compilés à l'aide de tableaux croisés dynamiques sur le logiciel Excel, ainsi que leurs proportions respectives par rapport à différents totaux. Les fréquences de contacts et d'activités ont ensuite été calculées indépendamment pour chaque volontaire, à partir du nombre de dates distinctes d'occurrences divisé par le nombre de jours où des données fiables avaient été collectées pour ce volontaire. Les fréquences de contacts par genre et par village ont aussi été calculées en regroupant les volontaires de même sexe, ou habitant le même village. Elles ont ensuite été comparées entre elles par des tests de Wilcoxon sur le logiciel R (par la méthode de Pairwise avec une correction de Bonferroni dans le cas des comparaisons multiples entre villages). L'utilisation du dénombrement par date distincte a permis de corriger d'éventuelles erreurs lors de la collecte des données, notamment de supprimer des doublons, certains volontaires notant parfois 2 contacts avec la même espèce animale dans la même journée, ce qui allait à l'encontre du protocole.

Bibliographie

Aguirre, A. A. (**2017**). Changing Patterns of Emerging Zoonotic Diseases in Wildlife, Domestic Animals, and Humans Linked to Biodiversity Loss and Globalization. *ILAR Journal*, *58*(3), 315-318. https://doi.org/10.1093/ilar/ilx035

Akira, S., Uematsu, S., & Takeuchi, O. (**2006**). Pathogen Recognition and Innate Immunity. *Cell*, *124*(4), 783-801. https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.02.015

Ahuka-Mundeke, S., Ahidjo, A., Placide, M.-K., Caroline, F., Mukulumanya, M., Simon-Pierre, N.-K., Octavie, L.-M., Valentin, M.-A., Jean-Jacques, M.-T., Eric, D., & Martine, P. (**2017**). High prevalences and a wide genetic diversity of simian retroviruses in non-human primate bushmeat in rural areas of the Democratic Republic of Congo. *EcoHealth*, *14*(1), 100-114. https://doi.org/10.1007/s10393-016-1202-0

Alexander, K. A., Carlson, C. J., Lewis, B. L., Getz, W. M., Marathe, M. V., Eubank, S. G., Sanderson, C. E., & Blackburn, J. K. (**2018**). The Ecology of Pathogen Spillover and Disease Emergence at the Human-Wildlife-Environment Interface. In C. J. Hurst (Éd.), *The Connections Between Ecology and Infectious Disease* (Vol. 5, p. 267-298). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92373-4_8

Alhaji, N. B., Yatswako, S., & Oddoh, E. Y. (**2018**). Knowledge, risk perception and mitigation measures towards Ebola virus disease by potentially exposed bushmeat handlers in north-central Nigeria : Any critical gap? *Zoonoses and Public Health*, *65*(1), 158-167. https://doi.org/10.1111/zph.12384

Allen, T., Murray, K. A., Zambrana-Torrelio, C., Morse, S. S., Rondinini, C., Marco, M. D., Breit, N., Olival, K. J., & Daszak, P. (**2017**). Global hotspots and correlates of emerging zoonotic diseases. *Nature Communications*, *8*(1), 1-10. https://doi.org/10.1038/s41467-017-00923-8

Allocati, N., Petrucci, A. G., Di Giovanni, P., Masulli, M., Di Ilio, C., & De Laurenzi, V. (**2016**). Bat–man disease transmission : Zoonotic pathogens from wildlife reservoirs to human populations. Cell Death Discovery, 2(1), 1-8. https://doi.org/10.1038/cddiscovery.2016.48

Allotey, P., Reidpath, D. D., & Pokhrel, S. (**2010**). Social sciences research in neglected tropical diseases 1 : The ongoing neglect in the neglected tropical diseases. *Health Research Policy and Systems*, *8*, 32. https://doi.org/10.1186/1478-4505-8-32

Althouse, B. M., Hanley, K. A., Diallo, M., Sall, A. A., Ba, Y., Faye, O., Diallo, D., Watts, D. M., Weaver, S. C., & Cummings, D. A. T. (**2015**). Impact of Climate and Mosquito Vector Abundance on Sylvatic Arbovirus Circulation Dynamics in Senegal. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, *92*(1), 88-97. https://doi.org/10.4269/ajtmh.13-0617

Amman, B. R., Bird, B. H., Bakarr, I. A., Bangura, J., Schuh, A. J., Johnny, J., Sealy, T. K., Conteh, I., Koroma, A. H., Foday, I., Amara, E., Bangura, A. A., Gbakima, A. A., Tremeau-Bravard, A., Belaganahalli, M., Dhanota, J., Chow, A., Ontiveros, V., Gibson, A., … Lebbie, A. (**2020**). Isolation of Angola-like Marburg virus from Egyptian rousette bats from West Africa. *Nature Communications*, *11*(1), 510. https://doi.org/10.1038/s41467-020-14327-8

Bahuchet, C. M., I. de Garine, et al. (**1989**). L'art du piégeage en forêt. Se nourrir en forêt équatoriale. C. M. Hladik, S. Bahuchet and I. de Garine. Paris (France), UNESCO/MAB: 95-96.

Banerjee, A., Kulcsar, K., Misra, V., Frieman, M., & Mossman, K. (**2019**). Bats and Coronaviruses. *Viruses*, *11*(1), 41. https://doi.org/10.3390/v11010041

Bar-On, Y. M., Phillips, R., & Milo, R. (2018). The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(25), 6506-6511. https://doi.org/10.1073/pnas.1711842115

Basinas, I., Schlünssen, V., Takai, H., Heederik, D., Omland, Ø., Wouters, I. M., Sigsgaard, T., & Kromhout, H. (**2013**). Exposure to Inhalable Dust and Endotoxin Among Danish Pig Farmers Affected by Work Tasks and Stable Characteristics. *The Annals of Occupational Hygiene*, *57*(8), 1005-1019. https://doi.org/10.1093/annhyg/met029

Beena, V., & Saikumar, G. (**2019**). Emerging horizon for bat borne viral zoonoses. *Virusdisease*, *30*(3), 321-328. https://doi.org/10.1007/s13337-019-00548-z

Benedict, M. Q., Levine, R. S., Hawley, W. A., & Lounibos, L. P. (**2007**). Spread of The Tiger : Global Risk of Invasion by The Mosquito *Aedes albopictus*. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, *7*(1), 76-85. https://doi.org/10.1089/vbz.2006.0562

Bloomfield, L. S. P., McIntosh, T. L., & Lambin, E. F. (**2020**). Habitat fragmentation, livelihood behaviors, and contact between people and nonhuman primates in Africa. *Landscape Ecology*, *35*(4), 985-1000. https://doi.org/10.1007/s10980-020-00995-w

Bonds, M. H., Dobson, A. P., & Keenan, D. C. (**2012**). Disease Ecology, Biodiversity, and the Latitudinal Gradient in Income. *PLoS Biology*, *10*(12). https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001456

Bonwitt, J., Kelly, A. H., Ansumana, R., Agbla, S., Sahr, F., Saez, A. M., Borchert, M., Kock, R., & Fichet-Calvet, E. (**2016**). Rat-atouille : A Mixed Method Study to Characterize Rodent Hunting and Consumption in the

Context of Lassa Fever. *EcoHealth*, *13*(2), 234-247. https://doi.org/10.1007/s10393-016-1098-8
Bonwitt, J., Sáez, A. M., Lamin, J., Ansumana, R., Dawson, M., Buanie, J., Lamin, J., Sondufu, D., Borchert, M., Sahr, F., Fichet-Calvet, E., & Brown, H. (**2017**). At Home with *Mastomys* and *Rattus* : Human–Rodent Interactions and Potential for Primary Transmission of Lassa Virus in Domestic Spaces. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 16-0675. https://doi.org/10.4269/ajtmh.16-0675
Bortolamiol, S., Cohen, M., Potts, K., Pennec, F., Rwaburindore, P., Kasenene, J., Seguya, A., Vignaud, Q., & Krief, S. (**2014**). Suitable Habitats for Endangered Frugivorous Mammals : Small-Scale Comparison, Regeneration Forest and Chimpanzee Density in Kibale National Park, Uganda. *PLOS ONE*, *9*(7), e102177. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102177
Bouvier-Blaizot, C. (**2008**). Évolution des risques infectieux alimentaires. *Annales des Mines - Responsabilité et environnement*, *N° 51*(3), 25. https://doi.org/10.3917/re.051.0025
Brierley, L., Vonhof, M. J., Olival, K. J., Daszak, P., & Jones, K. E. (**2016**). Quantifying Global Drivers of Zoonotic Bat Viruses : A Process-Based Perspective. *The American Naturalist*, *187*(2), E53-E64. https://doi.org/10.1086/684391
Brown, H., Kelly, A. H., Sáez, A. M., Fichet-Calvet, E., Ansumana, R., Bonwitt, J., Magassouba, N., Sahr, F., & Borchert, M. (**2015**). Extending the "Social" : Anthropological Contributions to the Study of Viral Haemorrhagic Fevers. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, *9*(4), e0003651. https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0003651
Buceta, J., & Johnson, K. (**2017**). Modeling the Ebola zoonotic dynamics : Interplay between enviroclimatic factors and bat ecology. *PLoS ONE*, *12*(6). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179559
Calisher, C. H., Childs, J. E., Field, H. E., Holmes, K. V., & Schountz, T. (**2006**). Bats : Important reservoir hosts of emerging viruses. *Clinical Microbiology Reviews*, *19*(3), 531-545. https://doi.org/10.1128/CMR.00017-06
Campbell, L. P., Luther, C., Moo-Llanes, D., Ramsey, J. M., Danis-Lozano, R., & Peterson, A. T. (**2015**). Climate change influences on global distributions of dengue and chikungunya virus vectors. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *370*(1665). https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0135
Cantlay, J. C., Ingram, D. J., & Meredith, A. L. (**2017**). A Review of Zoonotic Infection Risks Associated with the Wild Meat Trade in Malaysia. *EcoHealth*, *14*(2), 361-388. https://doi.org/10.1007/s10393-017-1229-x
Charrel, R. N., & de Lamballerie, X. (**2010**). Zoonotic aspects of arenavirus infections. *Veterinary Microbiology*, *140*(3-4), 213-220. https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2009.08.027
Chastel, C., & Charmot, G. (**2004**). Epidémies bactériennes et virales d'origine zoonotique. Rôle de la chasse et du dépeçage d'animaux sauvages. *Bull Soc Pathol Exot*, 6.
Cibot, M., Guillot, J., Lafosse, S., Bon, C., Seguya, A., & Krief, S. (**2015**). Nodular Worm Infections in Wild Non-human Primates and Humans Living in the Sebitoli Area (Kibale National Park, Uganda) : Do High Spatial Proximity Favor Zoonotic Transmission? *PLoS Neglected Tropical Diseases*, *9*(10). https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004133
Cleaveland, S., Laurenson, M. K., & Taylor, L. H. (**2001**). Diseases of humans and their domestic mammals : Pathogen characteristics, host range and the risk of emergence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *356*(1411), 991-999. https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0889
Combes, C. (**2001**). *Parasitism : The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*. University of Chicago Press.
Cooper, N., & Nunn, C. L. (**2013**). Identifying future zoonotic disease threats : Where are the gaps in our understanding of primate infectious diseases? *Evolution, Medicine, and Public Health*, *2013*(1), 27-36. https://doi.org/10.1093/emph/eot001
Coquery-Vidrovitch, C. (**2013**). Le Congo au temps des grandes compagnies concessionnaires 1898-1930. Tome 1. In *Le Congo au temps des grandes compagnies concessionnaires 1898-1930. Tome 1*. Éditions de l'École des hautes études en sciences sociales. http://books.openedition.org/editionsehess/359
Craft, M. E., Vial, F., Miguel, E., Cleaveland, S., Ferdinands, A., & Packer, C. (**2017**). Interactions between domestic and wild carnivores around the greater Serengeti ecosystem. *Animal Conservation*, *20*(2), 193-204. https://doi.org/10.1111/acv.12305
Cunningham, A. A., Daszak, P., & Wood, J. L. N. (**2017**). One Health, emerging infectious diseases and wildlife : Two decades of progress? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *372*(1725), 20160167. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0167
Daszak, P., Cunningham, A. A., & Hyatt, A. D. (**2000**). Emerging infectious diseases of wildlife—Threats to biodiversity and human health. *Science (New York, N.Y.)*, *287*(5452), 443-449. https://doi.org/10.1126/science.287.5452.443
Davies, T. J., & Pedersen, A. B. (**2008**). Phylogeny and geography predict pathogen community similarity in wild primates and humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *275*(1643), 1695-1701. https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0284

de Garine-Wichatitsky, M., Caron, A., Valls Fox, H., Perrotton, A., Moyo, V., Miguel, E., Zengeya, F., Gomo, C., Cornelis, D., Grosbois, V., Hoffmeyr, M., Mukamuri, B., Guerbois, C., Pfukenyi, D., Murwira, A., Chamaillé-Jammes, S., Fynn, R., Le Page, C., Figuié, M., & Fritz, H. (**2016**, mars 13). *Buffalo, cattle and their interactions at the edge of transfrontier conservation areas : Synthesis of research carried out 2008-2015 in Hwange NP, Gonarezhou NP and their peripheries (Zimbabwe)*.

de Garine-Wichatitsky, M., Miguel, E., Mukamuri, B., Garine-Wichatitsky, E., Wencelius, J., Pfukenyi, D. M., & Caron, A. (**2013**). Coexisting with wildlife in transfrontier conservation areas in Zimbabwe : Cattle owners' awareness of disease risks and perceptions of the role played by wildlife. *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases*, *36*(3), 321-332. https://doi.org/10.1016/j.cimid.2012.10.007

de Merode, E., Homewood, K., & Cowlishaw, G. (**2004**). The value of bushmeat and other wild foods to rural households living in extreme poverty in Democratic Republic of Congo. *Biological Conservation*, *118*(5), 573-581. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.10.005

Despommier, D., Ellis, B. R., & Wilcox, B. A. (**2007**). The Role of Ecotones in Emerging Infectious Diseases. *EcoHealth*, *3*(4), 281-289. https://doi.org/10.1007/s10393-006-0063-3

Dobson, A. P. (**2005**). Virology. What links bats to emerging infectious diseases? *Science (New York, N.Y.)*, *310*(5748), 628-629. https://doi.org/10.1126/science.1120872

Ducatez, M. F., Webster, R. G., & Webby, R. J. (**2008**). Animal influenza epidemiology. *Vaccine*, *26*, D67-D69. https://doi.org/10.1016/j.vaccine.2008.07.064

Düx, A., Lequime, S., Patrono, L. V., Vrancken, B., Boral, S., Gogarten, J. F., Hilbig, A., Horst, D., Merkel, K., Prepoint, B., Santibanez, S., Schlotterbeck, J., Suchard, M. A., Ulrich, M., Widulin, N., Mankertz, A., Leendertz, F. H., Harper, K., Schnalke, T., … Calvignac-Spencer, S. (**2019**). *The history of measles : From a 1912 genome to an antique origin* [Preprint]. Evolutionary Biology. https://doi.org/10.1101/2019.12.29.889667

Fa, J. E., Peres, C. A., & Meeuwig, J. (**2002**). Bushmeat Exploitation in Tropical Forests : An Intercontinental Comparison. *Conservation Biology*, *16*(1), 232-237. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00275.x

***FAO**, Forests and human health. (**2015**) (s. d.). http://www.fao.org/3/a0789e03.htm*

***FAO**, The State of Forests in the Amazon Basin, Congo Basin and Southeast Asia: A report prepared for the Summit of the Three Rainforest Basins, Brazzaville, Republic of Congo. Report. (**2011**) Brazzaville, Republic of Congo: Food and Agriculture Organization of the United Nation; 2011 31 May-3 June, 2011. Report No.: ISBN 978-92-5-106888-5*

Farmer, P. (**1996**). Social inequalities and emerging infectious diseases. *Emerging Infectious Diseases*, *2*(4), 259-269. https://doi.org/10.3201/eid0204.960402

Field, H. E. (**2016**). Hendra virus ecology and transmission. *Current Opinion in Virology*, *16*, 120-125. https://doi.org/10.1016/j.coviro.2016.02.004

Friant, S., Paige, S. B., & Goldberg, T. L. (**2015**). Drivers of Bushmeat Hunting and Perceptions of Zoonoses in Nigerian Hunting Communities. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, *9*(5), e0003792. https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0003792

Fuentes, A. (**2006**). Human culture and monkey behavior : Assessing the contexts of potential pathogen transmission between macaques and humans. *American Journal of Primatology*, *68*(9), 880-896. https://doi.org/10.1002/ajp.20295

Giles-Vernick, T., & Rupp, S. (**2014**). Global health in Africa : Historical perspectives on disease control. *Choice Reviews Online*, *51*(11), 51-6209-51-6209. https://doi.org/10.5860/CHOICE.51-6209

Golden, C. D., Fernald, L. C. H., Brashares, J. S., Rasolofoniaina, B. J. R., & Kremen, C. (**2011**). Benefits of wildlife consumption to child nutrition in a biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(49), 19653-19656. https://doi.org/10.1073/pnas.1112586108

Gomez, J. M., Nunn, C. L., & Verdu, M. (**2013**). Centrality in primate-parasite networks reveals the potential for the transmission of emerging infectious diseases to humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(19), 7738-7741. https://doi.org/10.1073/pnas.1220716110

Gonzalez, J. P., Prugnolle, F., & Leroy, E. (**2012**). Men, Primates, and Germs : An Ongoing Affair. In J. S. Mackenzie, M. Jeggo, P. Daszak, & J. A. Richt (Éds.), *One Health : The Human-Animal-Environment Interfaces in Emerging Infectious Diseases* (Vol. 365, p. 337-353). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/82_2012_304

Gould, E. A., & Higgs, S. (**2009**). Impact of climate change and other factors on emerging arbovirus diseases. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, *103*(2), 109-121. https://doi.org/10.1016/j.trstmh.2008.07.025

Grard, G., Drexler, J. F., Fair, J., Muyembe, J.-J., Wolfe, N. D., Drosten, C., & Leroy, E. M. (**2011**). Re-Emergence of Crimean-Congo Hemorrhagic Fever Virus in Central Africa. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, *5*(10). https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0001350

Greger, M. (**2007**). The Human/Animal Interface : Emergence and Resurgence of Zoonotic Infectious Diseases. *Critical Reviews in Microbiology*, *33*(4), 243-299. https://doi.org/10.1080/10408410701647594

Guernier, V., Hochberg, M., & Guégan, J.-F. (**2004**). Ecology Drives the Worldwide Distribution of Human Diseases. *PLoS biology*, *2*, e141. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020141

Halliday, J. E. B., Allan, K. J., Ekwem, D., Cleaveland, S., Kazwala, R. R., & Crump, J. A. (**2015**). Endemic zoonoses in the tropics : A public health problem hiding in plain sight. *The Veterinary Record*, *176*(9), 220-225. https://doi.org/10.1136/vr.h798

Han, B. A., Kramer, A. M., & Drake, J. M. (**2016**). Global Patterns of Zoonotic Disease in Mammals. *Trends in Parasitology*, *32*(7), 565-577. https://doi.org/10.1016/j.pt.2016.04.007

Han, B. A., Schmidt, J. P., Bowden, S. E., & Drake, J. M. (**2015**). Rodent reservoirs of future zoonotic diseases. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(22), 7039-7044. https://doi.org/10.1073/pnas.1501598112

Haydon, D. T., Cleaveland, S., Taylor, L. H., & Laurenson, M. K. (**2002**). Identifying reservoirs of infection : A conceptual and practical challenge. *Emerging Infectious Diseases*, *8*(12), 1468-1473. https://doi.org/10.3201/eid0812.010317

Hemsworth, P. H., & Coleman, G. J. (**2010**). *Human-Livestock Interactions : The Stockperson and the Productivity of Intensively Farmed Animals*. CABI.

Houéménou, G., Gauthier, P., Etougbétché, J., Badou, S., Dossou, H. J., Agossou, D., Picardeau, M., & Dobigny, G. (**2019**). Pathogenic Leptospira in commensal small mammals from the extensively urbanized coastal Benin. *Urban Science*, *3*(3). https://doi.org/10.3390/urbansci3030099

Janes, C. R., Corbett, K. K., Jones, J. H., & Trostle, J. (**2012**). Emerging infectious diseases : The role of social sciences. *Lancet (London, England)*, *380*(9857), 1884-1886. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(12)61725-5

Johnson, Christine K., Hitchens, P. L., Pandit, P. S., Rushmore, J., Evans, T. S., Young, C. C. W., & Doyle, M. M. (**2020**). Global shifts in mammalian population trends reveal key predictors of virus spillover risk. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *287*(1924), 20192736. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2736

Johnson, Christine Kreuder, Hitchens, P. L., Evans, T. S., Goldstein, T., Thomas, K., Clements, A., Joly, D. O., Wolfe, N. D., Daszak, P., Karesh, W. B., & Mazet, J. K. (**2015**). Spillover and pandemic properties of zoonotic viruses with high host plasticity. *Scientific Reports*, *5*(1), 1-8. https://doi.org/10.1038/srep14830

Johnson, N., Vos, A., Freuling, C., Tordo, N., Fooks, A. R., & Müller, T. (**2010**). Human rabies due to lyssavirus infection of bat origin. *Veterinary Microbiology*, *142*(3-4), 151-159. https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2010.02.001

Jones, B. A., Grace, D., Kock, R., Alonso, S., Rushton, J., Said, M. Y., McKeever, D., Mutua, F., Young, J., McDermott, J., & Pfeiffer, D. U. (**2013**). Zoonosis emergence linked to agricultural intensification and environmental change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *110*(21), 8399-8404. https://doi.org/10.1073/pnas.1208059110

Jones, K. E., Patel, N. G., Levy, M. A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J. L., & Daszak, P. (**2008**). Global trends in emerging infectious diseases. *Nature*, *451*(7181), 990-993. https://doi.org/10.1038/nature06536

Kalish, M. L., Wolfe, N. D., Ndongmo, C. B., McNicholl, J., Robbins, K. E., Aidoo, M., Fonjungo, P. N., Alemnji, G., Zeh, C., Djoko, C. F., Mpoudi-Ngole, E., Burke, D. S., & Folks, T. M. (**2005**). Central African Hunters Exposed to Simian Immunodeficiency Virus. *Emerging Infectious Diseases*, *11*(12), 1928-1930. https://doi.org/10.3201/eid1112.050394

Kelly, T. R., Karesh, W. B., Johnson, C. K., Gilardi, K. V. K., Anthony, S. J., Goldstein, T., Olson, S. H., Machalaba, C., PREDICT Consortium, & Mazet, J. A. K. (**2017**). One Health proof of concept : Bringing a transdisciplinary approach to surveillance for zoonotic viruses at the human-wild animal interface. *Preventive Veterinary Medicine*, *137*(Pt B), 112-118. https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2016.11.023

Kilpatrick, A. M. (**2011**). Globalization, land use and the invasion of West Nile virus. *Science (New York, N.y.)*, *334*(6054), 323-327. https://doi.org/10.1126/science.1201010

Klingström, J., Heyman, P., Escutenaire, S., Sjölander, K., Jaegere, F., Henttonen, H., & Lundkvist, Å. (**2003**). Rodent host specificity of European hantaviruses : Evidence of Puumala virus interspecific spillover. *Journal of medical virology*, *68*, 581-588. https://doi.org/10.1002/jmv.10232

Klous, G., Huss, A., Heederik, D. J. J., & Coutinho, R. A. (**2016**). Human–livestock contacts and their relationship to transmission of zoonotic pathogens, a systematic review of literature. *One Health*, *2*, 65-76. https://doi.org/10.1016/j.onehlt.2016.03.001

Kuiken, T., Holmes, E. C., McCauley, J., Rimmelzwaan, G. F., Williams, C. S., & Grenfell, B. T. (**2006**). Host Species Barriers to Influenza Virus Infections. *Science*, *312*(5772), 394-397. https://doi.org/10.1126/science.1122818

Kurth, A., Kohl, C., Brinkmann, A., Ebinger, A., Harper, J. A., Wang, L.-F., Mühldorfer, K., & Wibbelt, G. (**2012**). Novel Paramyxoviruses in Free-Ranging European Bats. *PLOS ONE*, *7*(6), e38688. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038688

Lam, T. T.-Y., Shum, M. H.-H., Zhu, H.-C., Tong, Y.-G., Ni, X.-B., Liao, Y.-S., Wei, W., Cheung, W. Y.-M., Li, W.-J., Li, L.-F., Leung, G. M., Holmes, E. C., Hu, Y.-L., & Guan, Y. (**2020**). Identifying SARS-CoV-2 related coronaviruses in Malayan pangolins. *Nature*. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2169-0

Leach, M., Bett, B., Said, M., Bukachi, S., Sang, R., Anderson, N., Machila, N., Kuleszo, J., Schaten, K., Dzingirai, V., Mangwanya, L., Ntiamoa-Baidu, Y., Lawson, E., Amponsah-Mensah, K., Moses, L. M., Wilkinson, A., Grant, D. S., & Koninga, J. (**2017**). Local disease–ecosystem–livelihood dynamics : Reflections from comparative case studies in Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *372*(1725), 20160163. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0163

Leggett, H. C., Cornwallis, C. K., & West, S. A. (**2012**). Mechanisms of Pathogenesis, Infective Dose and Virulence in Human Parasites. *PLoS Pathogens*, *8*(2), e1002512. https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1002512

Leroy, E. M., Epelboin, A., Mondonge, V., Pourrut, X., Gonzalez, J.-P., Muyembe-Tamfum, J.-J., & Formenty, P. (**2009**). Human Ebola Outbreak Resulting from Direct Exposure to Fruit Bats in Luebo, Democratic Republic of Congo, 2007. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, *9*(6), 723-728. https://doi.org/10.1089/vbz.2008.0167

Leroy, E. M., Kumulungui, B., Pourrut, X., Rouquet, P., Hassanin, A., Yaba, P., Délicat, A., Paweska, J. T., Gonzalez, J.-P., & Swanepoel, R. (**2005**). Fruit bats as reservoirs of Ebola virus. *Nature*, *438*(7068), 575-576. https://doi.org/10.1038/438575a

Lloyd-Smith, J. O., George, D., Pepin, K. M., Pitzer, V. E., Pulliam, J. R. C., Dobson, A. P., Hudson, P. J., & Grenfell, B. T. (**2009**). Epidemic Dynamics at the Human-Animal Interface. *Science*, *326*(5958), 1362-1367. https://doi.org/10.1126/science.1177345

Loh, E. H., Zambrana-Torrelio, C., Olival, K. J., Bogich, T. L., Johnson, C. K., Mazet, J. A. K., Karesh, W., & Daszak, P. (**2015**). Targeting Transmission Pathways for Emerging Zoonotic Disease Surveillance and Control. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, *15*(7), 432-437. https://doi.org/10.1089/vbz.2013.1563

Lohiniva, A., Dueger, E., Talaat, M., Refaey, S., Zaki, A., Chisholm Horton, K., & Kandeel, A. (**2013**). Poultry rearing and slaughtering practices in rural Egypt : An exploration of risk factors for H5N1 virus human transmission. *Influenza and Other Respiratory Viruses*, *7*(6), 1251-1259. https://doi.org/10.1111/irv.12023

Luby, S. P., Gurley, E. S., & Hossain, M. J. (**2009**). Transmission of Human Infection with Nipah Virus. *Clinical Infectious Diseases*, *49*(11), 1743-1748. https://doi.org/10.1086/647951

Luis, A. D., Hayman, D. T. S., O'Shea, T. J., Cryan, P. M., Gilbert, A. T., Pulliam, J. R. C., Mills, J. N., Timonin, M. E., Willis, C. K. R., Cunningham, A. A., Fooks, A. R., Rupprecht, C. E., Wood, J. L. N., & Webb, C. T. (**2013**). A comparison of bats and rodents as reservoirs of zoonotic viruses : Are bats special? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1756), 20122753. https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2753

Luis, A. D., O'Shea, T. J., Hayman, D. T. S., Wood, J. L. N., Cunningham, A. A., Gilbert, A. T., Mills, J. N., & Webb, C. T. (**2015**). Network analysis of host–virus communities in bats and rodents reveals determinants of cross-species transmission. *Ecology Letters*, *18*(11), 1153-1162. https://doi.org/10.1111/ele.12491

Malaisse, F. (**1997**). Se nourrir en forêt claire africaine : Approche écologique et nutritionnelle. Presses Agronomiques de Gembloux.

McMahon, B. J., Morand, S., & Gray, J. S. (**2018**). Ecosystem change and zoonoses in the Anthropocene. *Zoonoses and Public Health*, *65*(7), 755-765. https://doi.org/10.1111/zph.12489

Meulen, J. T., Lukashevich, I., Sidibe, K., Inapogui, A., Marx, M., Dorlemann, A., Yansane, M. L., Koulemou, K., Chang-Claude, J., & Schmitz, H. (**1996**). Hunting of Peridomestic Rodents and Consumption of Their Meat as Possible Risk Factors for Rodent-to-Human Transmission of Lassa Virus in the Republic of Guinea. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, *55*(6), 661-666. https://doi.org/10.4269/ajtmh.1996.55.661

Mignot, J.-M. (**2001**). Prélude à une étude ethnoscientifique des enfants Masa Bugudum : Éléments sur l'acquisition des savoirs ethnobotaniques et ethnozoologiques [These de doctorat, Paris 10]. http://www.theses.fr/2001PA100008

Miguel, E., Grosbois, V., Caron, A., Boulinier, T., Fritz, H., Cornélis, D., Foggin, C., Makaya, P. V., Tshabalala, P. T., & de Garine-Wichatitsky, M. (**2013**). Contacts and foot and mouth disease transmission from wild to domestic bovines in Africa. *Ecosphere*, *4*(4), art51. https://doi.org/10.1890/ES12-00239.1

Miguel, E., Grosbois, V., Fritz, H., Caron, A., de Garine-Wichatitsky, M., Nicod, F., Loveridge, A. J., Stapelkamp, B., Macdonald, D. W., & Valeix, M. (**2017**). Drivers of foot-and-mouth disease in cattle at wild/domestic interface : Insights from farmers, buffalo and lions. *Diversity and Distributions*, *23*(9), 1018-1030. https://doi.org/10.1111/ddi.12585

Milner-Gulland, E. J., & Bennett, E. L. (**2003**). Wild meat : The bigger picture. *Trends in Ecology & Evolution*, *18*(7), 351-357. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00123-X

Morand, S., & Figuié, M. (**2016**). *Emergence de maladies infectieuses : Risques et enjeux de société*. Editions Quae.

Morand, S., McIntyre, K. M., & Baylis, M. (**2014**). Domesticated animals and human infectious diseases of zoonotic origins : Domestication time matters. *Infection, Genetics and Evolution*, *24*, 76-81. https://doi.org/10.1016/j.meegid.2014.02.013

Morse, S. S. (**1995**). Factors in the Emergence of Infectious Diseases. *Emerging Infectious Diseases*, *1*(1), 7-15. https://doi.org/10.3201/eid0101.950102

Morse, S. S., Mazet, J. A., Woolhouse, M., Parrish, C. R., Carroll, D., Karesh, W. B., Zambrana-Torrelio, C., Lipkin, W. I., & Daszak, P. (**2012**). Prediction and prevention of the next pandemic zoonosis. *The Lancet*, *380*(9857), 1956-1965. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(12)61684-5

Mossoun, A., Calvignac-Spencer, S., Anoh, A. E., Pauly, M. S., Driscoll, D. A., Michel, A. O., Nazaire, L. G., Pfister, S., Sabwe, P., Thiesen, U., Vogler, B. R., Wiersma, L., Muyembe-Tamfum, J.-J., Karhemere, S., Akoua-Koffi, C., Couacy-Hymann, E., Fruth, B., Wittig, R. M., Leendertz, F. H., & Schubert, G. (**2017**). Bushmeat Hunting and Zoonotic Transmission of Simian T-Lymphotropic Virus 1 in Tropical West and Central Africa. *Journal of Virology*, *91*(10), e02479-16, e02479-16. https://doi.org/10.1128/JVI.02479-16

Mossoun, A., Pauly, M., Akoua-Koffi, C., Couacy-Hymann, E., Leendertz, S. A. J., Anoh, A. E., Gnoukpoho, A. H., Leendertz, F. H., & Schubert, G. (**2015**). Contact to Non-human Primates and Risk Factors for Zoonotic Disease Emergence in the Taï Region, Côte d'Ivoire. *EcoHealth*, *12*(4), 580-591. https://doi.org/10.1007/s10393-015-1056-x

Moutou, F. (**2007**). *La Vengeance de la civette masquée*. Editions le Pommier.

Munier, S., Moisy, D., Marc, D., & Naffakh, N. (**2010**). Transmission inter-espèces, adaptation à l'homme et pathogénicité des virus influenza d'origine animale. *Pathologie Biologie*, *58*(2), e59-e68. https://doi.org/10.1016/j.patbio.2010.01.012

Narat, V., Alcayna-Stevens, L., Rupp, S., & Giles-Vernick, T. (**2017**). Rethinking Human–Nonhuman Primate Contact and Pathogenic Disease Spillover. *EcoHealth*, *14*(4), 840-850. https://doi.org/10.1007/s10393-017-1283-4

Narat, V., Kampo, M., Heyer, T., Rupp, S., Ambata, P., Njouom, R., & Giles-Vernick, T. (**2018**). Using physical contact heterogeneity and frequency to characterize dynamics of human exposure to nonhuman primate bodily fluids in central Africa. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, *12*(12), e0006976. https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0006976

Narat, V., Pennec, F., Krief, S., Ngawolo, J. C. B., & Dumez, R. (**2015**). Conservation communautaire et changement de statuts du bonobo dans le Territoire de Bolobo : Animal juridique, économique et écologique. *Revue d'ethnoécologie*, *7*. https://doi.org/10.4000/ethnoecologie.2206

***Observatory for the Forests of Central Africa**, Congo basin forest partnership. The forests of the Congo basin: state of the forest. (**2010**) In: Luxembourg: Publications Office of the European Union. p.v.*

***OIE**, Code sanitaire pour les animaux terrestres (**2019**). Unithèque. Consulté 12 avril 2020, à l'adresse https://www.unitheque.com/code-sanitaire-pour-les-animaux-terrestres-2019/oie/Livre/157194*

Olival, K. J., Hosseini, P. R., Zambrana-Torrelio, C., Ross, N., Bogich, T. L., & Daszak, P. (**2017**). Host and viral traits predict zoonotic spillover from mammals. *Nature*, *546*(7660), 646-650. https://doi.org/10.1038/nature22975

Olivero, J., Fa, J. E., Real, R., Márquez, A. L., Farfán, M. A., Vargas, J. M., Gaveau, D., Salim, M. A., Park, D., Suter, J., King, S., Leendertz, S. A., Sheil, D., & Nasi, R. (**2017**). Recent loss of closed forests is associated with Ebola virus disease outbreaks. *Scientific Reports*, *7*(1), 1-9. https://doi.org/10.1038/s41598-017-14727-9

Omatsu, T., Watanabe, S., Akashi, H., & Yoshikawa, Y. (**2007**). Biological characters of bats in relation to natural reservoir of emerging viruses. *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases*, *30*(5-6), 357-374. https://doi.org/10.1016/j.cimid.2007.05.006

***OMS**, Le nombre de décès dû à la rougeole dépasse la barre de 6.000 en République Démocratique du Congo. (s. d.). (**2020**) Regional Office for Africa. Consulté 24 avril 2020, à l'adresse https://www.afro.who.int/fr/news/le-nombre-de-deces-du-la-rougeole-depasse-la-barre-de-6000-en-republique-democratique-du-congo*

***ONU**, Department of Economic and Social Affairs, (**2014**) United Nations. Statistical Division. World Statistics Pocketbook. New York: United Nations*

Paige, S. B., Bleecker, J., Mayer, J., & Goldberg, T. (**2017**). Spatial Overlap Between People and Non-human Primates in a Fragmented Landscape. *EcoHealth*, *14*(1), 88-99. https://doi.org/10.1007/s10393-016-1194-9

Paige, S. B., Frost, S. D. W., Gibson, M. A., Holland, J., Shankar, A., Switzer, W. M., & Ting, N. (**2014**). Beyond bushmeat : Animal contact, injury, and zoonotic disease risk in western Uganda. *EcoHealth*, *11*(4), 534-543. https://doi.org/10.1007/s10393-014-0942-y

Parrish, C. R., Holmes, E. C., Morens, D. M., Park, E.-C., Burke, D. S., Calisher, C. H., Laughlin, C. A., Saif, L.

J., & Daszak, P. (**2008**). Cross-Species Virus Transmission and the Emergence of New Epidemic Diseases. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, *72*(3), 457-470. https://doi.org/10.1128/MMBR.00004-08

Pearce-Duvet, J. M. C. (**2006**). The origin of human pathogens : Evaluating the role of agriculture and domestic animals in the evolution of human disease. *Biological Reviews*, *81*(3), 369-382. https://doi.org/10.1017/S1464793106007020

Pedersen, A. B., & Davies, T. J. (**2009**). Cross-species pathogen transmission and disease emergence in primates. *EcoHealth*, *6*(4), 496-508. https://doi.org/10.1007/s10393-010-0284-3

Pedersen, A. B., Jones, K. E., Nunn, C. L., & Altizer, S. (**2007**). Infectious Diseases and Extinction Risk in Wild Mammals. *Conservation Biology*, *21*(5), 1269-1279. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00776.x

Peeters, M., D'Arc, M., & Delaporte, E. (**2014**). The origin and diversity of human retroviruses. *AIDS reviews*, *16*(1), 23-34.

Pepin, J. (**2011**). *The origins of AIDS*. Cambridge University Press.

Pisarski, K. (**2019**). The Global Burden of Disease of Zoonotic Parasitic Diseases : Top 5 Contenders for Priority Consideration. *Tropical Medicine and Infectious Disease*, *4*(1). https://doi.org/10.3390/tropicalmed4010044

Plowright, R. K., Foley, P., Field, H. E., Dobson, A. P., Foley, J. E., Eby, P., & Daszak, P. (**2011**). Urban habituation, ecological connectivity and epidemic dampening : The emergence of Hendra virus from flying foxes (Pteropus spp.). *Proceedings. Biological Sciences*, *278*(1725), 3703-3712. https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0522

Plowright, R. K., Parrish, C. R., McCallum, H., Hudson, P. J., Ko, A. I., Graham, A. L., & Lloyd-Smith, J. O. (**2017**). Pathways to zoonotic spillover. *Nature Reviews. Microbiology*, *15*(8), 502-510. https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.45

Poulsen, J. R., Clark, C. J., Mavah, G., & Elkan, P. W. (**2009**). Bushmeat Supply and Consumption in a Tropical Logging Concession in Northern Congo. Conservation Biology, 23(6), 1597-1608. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01251.x

Pulliam, J. R. C., Epstein, J. H., Dushoff, J., Rahman, S. A., Bunning, M., Jamaluddin, A. A., Hyatt, A. D., Field, H. E., Dobson, A. P., & Daszak, P. (**2012**). Agricultural intensification, priming for persistence and the emergence of Nipah virus : A lethal bat-borne zoonosis. *Journal of The Royal Society Interface*, *9*(66), 89-101. https://doi.org/10.1098/rsif.2011.0223

Ramasamy, R. (**2014**). Zoonotic Malaria – Global Overview and Research and Policy Needs. *Frontiers in Public Health*, *2*. https://doi.org/10.3389/fpubh.2014.00123

Reperant, L. A., Hegglin, D., Tanner, I., Fischer, C., & Deplazes, P. (**2009**). Rodents as shared indicators for zoonotic parasites of carnivores in urban environments. *Parasitology*, *136*(3), 329-337. https://doi.org/10.1017/S0031182008005428

Rhyan, J. C., & Spraker, T. R. (**2010**). Emergence of Diseases From Wildlife Reservoirs. *Veterinary Pathology*, *47*(1), 34-39. https://doi.org/10.1177/0300985809354466

Rimoin, A. W., Alfonso, V. H., Hoff, N. A., Doshi, R. H., Mulembakani, P., Kisalu, N. K., Muyembe, J.-J., Okitolonda, E. W., & Wright, L. L. (**2017**). Human Exposure to Wild Animals in the Sankuru Province of the Democratic Republic of the Congo. *EcoHealth*, *14*(3), 552-563. https://doi.org/10.1007/s10393-017-1262-9

Rossetto, F., Iglesias-Caballero, M., Liedtke, H. C., Gomez-Mestre, I., Berciano, J. M., Pérez-Suárez, G., de Paz, O., Ibáñez, C., Echevarría, J. E., Casas, I., & Juste, J. (**2020**). Mating strategy is determinant of adenovirus prevalence in European bats. *PloS One*, *15*(1), e0226203. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226203

Rupp, S., Ambata, P., Narat, V., & Giles-Vernick, T. (**2016**). Beyond the Cut Hunter : A Historical Epidemiology of HIV Beginnings in Central Africa. *EcoHealth*, *13*(4), 661-671. https://doi.org/10.1007/s10393-016-1189-6

Rupprecht, C. E., Hanlon, C. A., & Hemachudha, T. (**2002**). Rabies re-examined. *The Lancet Infectious Diseases*, *2*(6), 327-343. https://doi.org/10.1016/S1473-3099(02)00287-6

Saéz, A., Weiss, S., Nowak, K., Lapeyre, V., Zimmermann, F., Düx, A., Kühl, H. S., Kaba, M., Regnaut, S., Merkel, K., Sachse, A., Thiesen, U., Villányi, L., Boesch, C., Dabrowski, P. W., Radonić, A., Nitsche, A., Leendertz, S. A. J., Petterson, S., … Leendertz, F. H. (**2015**). Investigating the zoonotic origin of the West African Ebola epidemic. *EMBO Molecular Medicine*, *7*(1), 17-23. https://doi.org/10.15252/emmm.201404792

Scheffers, B. R., Oliveira, B. F., Lamb, I., & Edwards, D. P. (**2019**). Global wildlife trade across the tree of life. *Science*, *366*(6461), 71-76. https://doi.org/10.1126/science.aav5327

Schwan, T. G., Lopez, J. E., Safronetz, D., Anderson, J. M., Fischer, R. J., Maïga, O., & Sogoba, N. (**2016**). Fleas and trypanosomes of peridomestic small mammals in sub-Saharan Mali. *Parasites & Vectors*, *9*(1), 541. https://doi.org/10.1186/s13071-016-1818-5

Sharp, P. M., & Hahn, B. H. (**2011**). Origins of HIV and the AIDS Pandemic. *Cold Spring Harbor Perspectives in Medicine:*, *1*(1). https://doi.org/10.1101/cshperspect.a006841

Siwila, J., Phiri, I. G. K., Vercruysse, J., Goma, F., Gabriel, S., Claerebout, E., & Geurden, T. (**2007**). Asymptomatic cryptosporidiosis in Zambian dairy farm workers and their household members. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, *101*(7), 733-734. https://doi.org/10.1016/j.trstmh.2007.01.006

Smiley Evans, T., Gilardi, K. V. K., Barry, P. A., Ssebide, B. J., Kinani, J. F., Nizeyimana, F., Noheri, J. B., Byarugaba, D. K., Mudakikwa, A., Cranfield, M. R., Mazet, J. A. K., & Johnson, C. K. (**2016**). Detection of viruses using discarded plants from wild mountain gorillas and golden monkeys. *American Journal of Primatology*, *78*(11), 1222-1234. https://doi.org/10.1002/ajp.22576

Smith, C., Skelly, C., Kung, N., Roberts, B., & Field, H. (**2014**). Flying-Fox Species Density—A Spatial Risk Factor for Hendra Virus Infection in Horses in Eastern Australia. *PLoS ONE*, *9*(6), e99965. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099965

Smith, K. F., Sax, D. F., Gaines, S. D., Guernier, V., & Guégan, J.-F. (**2007**). Globalization of human infectious disease. *Ecology*, *88*(8), 1903-1910. https://doi.org/10.1890/06-1052.1

Spengler, J. R., Bergeron, É., & Rollin, P. E. (**2016**). Seroepidemiological Studies of Crimean-Congo Hemorrhagic Fever Virus in Domestic and Wild Animals. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, *10*(1), e0004210. https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004210

Spengler, J. R., Estrada-Peña, A., Garrison, A. R., Schmaljohn, C., Spiropoulou, C. F., Bergeron, É., & Bente, D. A. (**2016**). A chronological review of experimental infection studies of the role of wild animals and livestock in the maintenance and transmission of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus. *Antiviral Research*, *135*, 31-47. https://doi.org/10.1016/j.antiviral.2016.09.013

Subramanian, M. (**2012**). Zoonotic Disease Risk and the Bushmeat Trade : Assessing Awareness Among Hunters and Traders in Sierra Leone. EcoHealth, 9(4), 471-482. https://doi.org/10.1007/s10393-012-0807-1

Sumaye, R., Jansen, F., Berkvens, D., De Baets, B., Geubels, E., Thiry, E., & Krit, M. (**2019**). Rift Valley fever : An open-source transmission dynamics simulation model. *PLoS ONE*, *14*(1). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209929

Switzer, W. M., Tang, S., Ahuka-Mundeke, S., Shankar, A., Hanson, D. L., Zheng, H., Ayouba, A., Wolfe, N. D., LeBreton, M., Djoko, C. F., Tamoufe, U., Esteban, A., Heneine, W., Peeters, M., Wright, L. L., Muyembe-Tamfum, J. J., Wemakoy, E. O., Mulembakani, P., Hoff, N. A., & Rimoin, A. W. (**2012**). Novel simian foamy virus infections from multiple monkey species in women from the Democratic Republic of Congo. *Retrovirology*, *9*, 100. https://doi.org/10.1186/1742-4690-9-100

Tao, Y., Shi, M., Chommanard, C., Queen, K., Zhang, J., Markotter, W., Kuzmin, I. V., Holmes, E. C., & Tong, S. (**2017**). Surveillance of Bat Coronaviruses in Kenya Identifies Relatives of Human Coronaviruses NL63 and 229E and Their Recombination History. *Journal of Virology*, *91*(5). https://doi.org/10.1128/JVI.01953-16

Taubert, F., Fischer, R., Groeneveld, J., Lehmann, S., Müller, M. S., Rödig, E., Wiegand, T., & Huth, A. (**2018**). Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature*, *554*(7693), 519-522. https://doi.org/10.1038/nature25508

Taylor, L. H., Latham, S. M., & Woolhouse, M. E. (**2001**). Risk factors for human disease emergence. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 356(1411), 983-989. https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0888

Tomley, F. M., & Shirley, M. W. (**2009**). Livestock infectious diseases and zoonoses. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 364(1530), 2637-2642. https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0133

Towner, J. S., Pourrut, X., Albariño, C. G., Nkogue, C. N., Bird, B. H., Grard, G., Ksiazek, T. G., Gonzalez, J.-P., Nichol, S. T., & Leroy, E. M. (**2007**). Marburg Virus Infection Detected in a Common African Bat. *PLoS ONE*, *2*(8), e764. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000764

Trobaugh, D. W., & Klimstra, W. B. (**2017**). MicroRNA Regulation of RNA Virus Replication and Pathogenesis. *Trends in Molecular Medicine*, *23*(1), 80-93. https://doi.org/10.1016/j.molmed.2016.11.003

Ullmann, L., Souza, L., & Langoni, H. **(2008)**. Hantaviruses as emergent zoonoses. Journal of Venomous Animals and Toxins Including Tropical Diseases, 14(4), 558-571. https://doi.org/10.1590/S1678-91992008000400002

van Vliet, N., Moreno, J., Gómez, J., Zhou, W., Fa, J. E., Golden, C., Alves, R. R. N., & Nasi, R. (**2017a**). Bushmeat and human health : Assessing the Evidence in tropical and sub-tropical forests. *Ethnobiology and Conservation*. https://doi.org/10.15451/ec2017-04-6.3-1-45

van Vliet, N., Schulte-Herbrüggen, B., Muhindo, J., Nebesse, C., Gambalemoke, S., & Nasi, R. (**2017b**). Trends in bushmeat trade in a postconflict forest town : Implications for food security. *Ecology and Society*, *22*(4), art35. https://doi.org/10.5751/ES-09780-220435

Vázquez-Morón, S., Juste, J., Ibáñez, C., Ruiz-Villamor, E., Avellón, A., Vera, M., & Echevarría, J. E. (**2008**). Endemic Circulation of European Bat Lyssavirus Type 1 in Serotine Bats, Spain. *Emerging Infectious Diseases*, *14*(8), 1263-1266. https://doi.org/10.3201/1408.080068

Wang, L. -F., & Eaton, B. T. (**2007**). Bats, Civets and the Emergence of SARS. In J. E. Childs, J. S. Mackenzie, & J. A. Richt (Éds.), *Wildlife and Emerging Zoonotic Diseases : The Biology, Circumstances and Consequences of Cross-Species Transmission* (Vol. 315, p. 325-344). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-70962-6_13

Wang, Lin-Fa, & Anderson, D. E. (**2019**). Viruses in bats and potential spillover to animals and humans. *Current Opinion in Virology*, *34*, 79-89. https://doi.org/10.1016/j.coviro.2018.12.007

Weingartl, H. M., Embury-Hyatt, C., Nfon, C., Leung, A., Smith, G., & Kobinger, G. (**2012**). Transmission of Ebola virus from pigs to non-human primates. *Scientific Reports*, *2*, 811. https://doi.org/10.1038/srep00811

Whelan, J., Schimmer, B., Schneeberger, P., Meekelenkamp, J., Ijff, A., van der Hoek, W., & Robert-Du Ry van Beest Holle, M. (**2011**). Q fever among culling workers, the Netherlands, 2009-2010. *Emerging Infectious Diseases*, *17*(9), 1719-1723. https://doi.org/10.3201/eid1709.110051

Wiethoelter, A. K., Beltrán-Alcrudo, D., Kock, R., & Mor, S. M. (**2015**). Global trends in infectious diseases at the wildlife–livestock interface. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(31), 9662-9667. https://doi.org/10.1073/pnas.1422741112

Wolfe, N. D., Escalante, A. A., Karesh, W. B., Kilbourn, A., Spielman, A., & Lal, A. A. (**1998**). Wild primate populations in emerging infectious disease research : The missing link? *Emerging Infectious Diseases*, *4*(2), 149-158.

Wolfe, Nathan D, Daszak, P., Kilpatrick, A. M., & Burke, D. S. (**2005**). Bushmeat Hunting, Deforestation, and Prediction of Zoonotic Disease Emergence. *Emerging Infectious Diseases*, *11*(12), 6.

Wolfe, Nathan D., Dunavan, C. P., & Diamond, J. (**2007**). Origins of major human infectious diseases. *Nature*, *447*(7142), 279-283. https://doi.org/10.1038/nature05775

Wolfe, N. D., Prosser, A. T., Carr, J. K., Tamoufe, U., Mpoudi-Ngole, E., Torimiro, J. N., LeBreton, M., McCutchan, F. E., Birx, D. L., & Burke, D. S. (**2004a**). Exposure to Nonhuman Primates in Rural Cameroon. Emerging Infectious Diseases, 10(12), 2094-2099. https://doi.org/10.3201/eid1012.040062

Wolfe, Nathan D., Switzer, W. M., Carr, J. K., Bhullar, V. B., Shanmugam, V., Tamoufe, U., Prosser, A. T., Torimiro, J. N., Wright, A., Mpoudi-Ngole, E., McCutchan, F. E., Birx, D. L., Folks, T. M., Burke, D. S., & Heneine, W. (**2004b**). Naturally acquired simian retrovirus infections in central African hunters. *Lancet (London, England)*, *363*(9413), 932-937. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(04)15787-5

Woo, P. C., Lau, S. K., & Yuen, K. (**2006**). Infectious diseases emerging from Chinese wet-markets : Zoonotic origins of severe respiratory viral infections. *Current Opinion in Infectious Diseases*, *19*(5), 401-407. https://doi.org/10.1097/01.qco.0000244043.08264.fc

Wood, J. L. N., Leach, M., Waldman, L., Macgregor, H., Fooks, A. R., Jones, K. E., Restif, O., Dechmann, D., Hayman, D. T. S., Baker, K. S., Peel, A. J., Kamins, A. O., Fahr, J., Ntiamoa-Baidu, Y., Suu-Ire, R., Breiman, R. F., Epstein, J. H., Field, H. E., & Cunningham, A. A. (**2012**). A framework for the study of zoonotic disease emergence and its drivers : Spillover of bat pathogens as a case study. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *367*(1604), 2881-2892. https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0228

Woolhouse, M. E. J., Haydon, D. T., & Antia, R. (**2005a**). Emerging pathogens : The epidemiology and evolution of species jumps. *Trends in Ecology & Evolution*, *20*(5), 238-244. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.009

Woolhouse, M. E. J., & Gowtage-Sequeria, S. (**2005b**). Host Range and Emerging and Reemerging Pathogens. *Emerging Infectious Diseases*, *11*(12), 1842-1847. https://doi.org/10.3201/eid1112.050997

Woolhouse, M., Scott, F., Hudson, Z., Howey, R., & Chase-Topping, M. (**2012**). Human viruses : Discovery and emergence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *367*(1604), 2864-2871. https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0354

Zhang, J., Klepac, P., Read, J. M., Rosello, A., Wang, X., Lai, S., Li, M., Song, Y., Wei, Q., Jiang, H., Yang, J., Lynn, H., Flasche, S., Jit, M., & Yu, H. (**2019**). Patterns of human social contact and contact with animals in Shanghai, China. *Scientific Reports*, *9*(1), 1-11. https://doi.org/10.1038/s41598-019-51609-8

Zhou, P., Yang, X.-L., Wang, X.-G., Hu, B., Zhang, L., Zhang, W., Si, H.-R., Zhu, Y., Li, B., Huang, C.-L., Chen, H.-D., Chen, J., Luo, Y., Guo, H., Jiang, R.-D., Liu, M.-Q., Chen, Y., Shen, X.-R., Wang, X., … Shi, Z.-L. (**2020**). A pneumonia outbreak associated with a new coronavirus of probable bat origin. *Nature*, *579*(7798), 270-273. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2012-7

Zinsstag, J., Schelling, E., Waltner-Toews, D., & Tanner, M. (**2011**). From “one medicine” to “one health” and systemic approaches to health and well-being. *Preventive Veterinary Medicine*, *101*(3-4), 148-156. https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2010.07.003

Résumé

La probabilité d'exposition des humains aux animaux hôtes d'agents potentiellement infectieux est une composante essentielle du risque d'émergence zoonotique. Pourtant, cette fréquence de contact n'est pas ou mal évaluée dans la littérature scientifique. Dans l'objectif de caractériser précisément les modalités et les fréquences d'expositions aux espèces mammifères, une enquête participative incluant 25 volontaires a ainsi été menée dans la province de Maï-Ndombe, à l'ouest de la République Démocratique du Congo. Il a été constaté que chaque volontaire était en moyenne entré en contact (physiquement, visuellement ou indirectement) avec 7,4 espèces animales différentes par jour. Plus des deux tiers de ces contacts concernaient des espèces domestiques ou péridomestiques, et intervenaient au sein même des villages, sans interaction physique avec l'animal. Les habitants sont exposés de manière continue aux déjections des chauves-souris et des rongeurs commensaux. Par ailleurs, une grande précision dans la description de l'ensemble des modalités d'expositions aux différentes espèces de mammifères sauvages a permis de montrer qu'il existe de fortes variations de profils de contacts selon l'espèce considérée. De plus, alors que les efforts de recherche sont habituellement tournés vers la chasse, cette enquête montre que les contacts avec les espèces sauvages ont plutôt eu lieu pendant les activités agricoles. Si la chasse reste une activité majoritairement masculine, les femmes, qui travaillent davantage au champ, sont soumises à autant de contacts avec des animaux sauvages que les hommes. Et même si ces derniers sont exposés à de forts risques de transmissions zoonotiques lors des activités de boucherie, les femmes ont finalement davantage de contacts à risque qu'eux, en cuisinant la viande. Des travaux en écologie et en anthropologie seront nécessaires pour dégager des facteurs environnementaux, animaux et humains qui déterminent pour partie ces résultats. Ainsi, l'analyse des fréquences de contacts permet d'étudier le système d'interactions entre humains et animaux de manière factuelle en remettant en cause les concepts simplificateurs présents dans certaines études sur les risques d'émergence zoonotique.

Mots clés : Réservoir mammifère ; Maladies infectieuses émergentes ; Zoonoses ; Contact humain-animal ; Viande de brousse ; One Health ; Afrique centrale

Abstract

The probability of human exposure to animal hosts of potential infectious agents is an essential component of the risk of a zoonotic emergence. However, this contact rate is not or poorly estimated in the scientific literature. In order to precisely characterize the exposure modalities and frequencies to the mammalian species, a participatory survey involving 25 volunteers was conducted in the province of Maï-Ndombe, in western DRC. It was found that each volunteer came into contact (physically, visually or indirectly) with an average of 7.4 different animal species per day. More than two thirds of the contacts involved domestic or peridomestic species, and took place within the villages, with no physical interaction with the animal. The inhabitants are thus continuously exposed to the droppings of bats and commensal rodents. In addition, a high degree of precision in the description of all modalities of exposure to the different species of wild mammals has made it possible to show that there are strong variations in contact profiles according to the species under consideration. Furthermore, while research efforts are usually focused on hunting, this survey demonstrates that contact with wildlife has tended to take place during agricultural activities. While hunting remains a predominantly male activity, women, who work more in the field, are subject to as much contact with wild animals as men. And even though men are exposed to a high risk of zoonotic transmission during butchering activities, women end up having more frequent contacts during cooking the meat. Work in ecology and anthropology will be needed to identify the environmental, animal and human factors that partly determine these results. Thus, the analysis of contact frequencies makes it possible to study the system of interactions between humans and animals in a factual manner by questioning the simplifying concepts present in certain studies about the risks of zoonotic emergence.

Key words: Mammalian reservoir, Emerging Infectious Diseases, Zoonosis, Human–animal contact, Bushmeat, One Health, Central Africa