



University of Liège
Faculty of Sciences
Department of Biology, Ecology and Evolution
Behavioural Biology Unit
Primate Research Group

Behavioral ecology of commensal long-tailed macaque (*Macaca fascicularis*) populations in Bali, Indonesia: impact of anthropic factors



Academic year 2013-2014
September 2014

Dissertation submitted by
Fany BROTCORNE
for the Degree of
Doctor of Sciences



Université de Liège
Faculté des Sciences
Département de Biologie, Ecologie et Evolution
Unité de Biologie du Comportement
Groupe de Recherche en Primatologie

*Ecologie comportementale des populations commensales de
macaques à longue-queue (*Macaca fascicularis*) à Bali, Indonésie:
impacts des facteurs anthropiques*



Année académique 2013-2014
Septembre 2014

Dissertation présentée par
Fany BROTCORNE
en vue de l'obtention du grade de
Docteur en Sciences

Advisors:

Marie-Claude Huynen (University of Liège, Belgium)
Pascal Poncin (University of Liège, Belgium)

Thesis Committee:

Marie-Claude Huynen (University of Liège, Belgium)
Pascal Poncin (University of Liège, Belgium)
Roseline C. Beudels-Jamar (Royal Belgian Institute of Natural Sciences)
Régine Vercauteren (University of Brussels, Belgium)

President of the Thesis Jury:

Emmanuël Serusiaux (University of Liège, Belgium)

Members of the Thesis Jury:

Agustin Fuentes (Notre Dame University, USA)
Michael A. Huffman (Kyoto University, Japan)
Marc Vandenheede (University of Liège, Belgium)
Cédric Vermeulen (University of Liège, Belgium)
Régine Vercauteren (University of Brussels, Belgium)
Roseline C. Beudels Jamar (Royal Belgian Institute of Natural Sciences)

SUMMARY

Coexistence between humans and wildlife is one of the major challenges to biodiversity conservation at the onset of this new millennium. In addition to the development of protected areas providing refuge for wildlife populations, another option relies on the sharing of space, i.e., tolerating wildlife living alongside human populations in non-protected interface zones. During the last century, massive human encroachment into natural wildlife habitats has led to an increasing number of worldwide interface zones and a consecutive intensification of human-wildlife conflict, which is likely to escalate further as human populations rapidly expand. However, conflict does not account for all the scenarios since diverse forms of interaction between humans and wildlife exist. Human-nonhuman primate commensalism is one of these possible interspecies associations. Commensal (or synanthropic) primates are free-ranging populations ecologically associated with humans in anthropogenic habitats that take advantage of human food, waste or crops to supplement their diet.

In Bali, Indonesia, humans and long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) already have a long history of coexistence. The forest-agricultural matrix landscape of the island and the numerous Hindu temples provide habitat patches for macaques sometimes living in very close proximity to humans. The opportunistic style of this species enables it to exploit numerous habitat types. However little is known about the ways anthropic factors impact its behavioral ecology. Our intention was to conduct a comparative study, which would investigate whether anthropic factors were potential drivers of the behavioral ecology and population dynamics of Balinese macaques.

During a two-year period in the field (between 2009 and 2013), using a protocol including three populations of Balinese macaques made of ten social groups, we documented variations in the activity, dietary, ranging and demographic patterns between populations. We systematically investigated the anthropogenic influences (i.e. human food provisioning degree and habitat anthropization level) on those variations, and questioned the biological significance of the responses in terms of costs and benefits. While daily following each social group of macaques, we collected spatial, behavioral and botanical data, and further conducted a bi-annual demographic census in order to estimate the status and demographic trends of the study groups. Finally, our interest was to link these results with applied concerns regarding the management of these

populations interacting with humans, while taking into account the implications of these interactions from the human point of view.

We found a remarkable eco-behavioral diversity between the study populations. Human food was a central component of their ecology, macaques preferentially exploiting this resource when available while retaining their abilities to forage on natural resources. The preference for human food was optimal for macaques as it maximized their energy intake while minimizing the time expended for acquisition. Therefore, they adjusted their activity budget according to the proportion of human foods consumed. The free time available from relaxed foraging constraints was invested in resting and social activities. Macaques were flexible in their movements, making them successful in exploiting natural forest areas as well as highly anthropogenic habitats. However, increased social tension was a cost that stemmed from high-density situations induced by excessive anthropization of their habitat.

We showed that, although predation risk partially influenced the selection of sleeping trees, proximity to human settlements appeared to be the most influential factor in the essential process of sleeping site choice by long-tailed macaques living at the edge of the forest and anthropogenic zones.

Demographic data provide essential information to assess the status of a population and the long-term impacts of human pressures. Overall, the three study populations displayed good reproductive performance and positive growth rates, probably due to the human foods consumed. Indeed, we showed that the human food abundance in tourist sites may have diminished the density-dependent mechanism on macaques' birth rates, to eventually inflate the size of populations. When combined with a high level of habitat anthropization, these effects have led to high local densities and even overcrowded situations with associated costs regarding within and between-group social tension and epidemic risks. In this framework, we documented the demographic and social impacts of a *Streptococcus* outbreak which occurred in the Ubud population in 2012. The pre- and post-epidemic study showed that macaques modified their social dynamics following a significant mortality in certain groups. This study emphasized the role of pathogens in regulating primate populations living in zones of interface with humans.

This research also contributed to identify solutions regarding management of these populations increasingly interacting with humans in Bali. We notably provided preliminary

evidence that vasectomy, as a sterilization technique to control for overpopulation, had no negative side-effects on social and sexual behaviors of male macaques. Finally, we assessed the effect of a ten-year management regime at the Ubud Monkey Forest, using an ethnoprimateological approach. We showed that the aggressiveness of macaques towards visitors had been effectively reduced and the high tolerance of local people towards macaques was determined by economic and cultural benefits derived from the macaques' presence. However, we also identified men and adult or subadult male macaques as the most exposed groups to a potential risk of cross-species pathogen transmission given the frequency of close physical contact between them at this site.

RESUME

La coexistence entre les humains et la faune sauvage est l'un des défis majeurs pour la conservation de la biodiversité à l'aube ce nouveau millénaire. En parallèle au développement de zones protégées servant de refuge aux populations sauvages, une seconde option réside dans le partage de l'espace, c'est-à-dire tolérer la faune sauvage vivant à proximité voire, dans certains cas, en interface direct avec les populations humaines dans des zones non-protégées. Au cours du siècle dernier, l'empiètement considérable de l'homme sur les habitats naturels a conduit à une multiplication de ces zones d'interface et en conséquence, à une intensification du conflit avec la faune sauvage. De plus, ce conflit est susceptible de s'accroître davantage dans le futur étant donné la rapide croissance démographique humaine. Cependant, le conflit n'est pas inévitable, comme démontré par la diversité des formes d'interaction liant les hommes aux populations animales sauvages. Le commensalisme entre primates humains et non-humains incarne l'une de ces possibles formes d'association entre espèces. Les primates commensaux (ou synanthropes) sont des populations vivant en liberté dans des habitats modifiés par l'homme. Ils sont écologiquement associés aux humains dont ils tirent avantage en consommant leur nourriture, telle que les cultures dans les champs ou les déchets alimentaires dans les poubelles.

Sur l'île de Bali en Indonésie, les humains et les macaques à longue-queue (*Macaca fascicularis*) coexistent depuis des siècles. Les mosaïques forêts-zones agraires qui façonnent le paysage de l'île, ainsi que les nombreux temples religieux hindous, fournissent des zones d'habitat favorable aux macaques qui, à certains endroits, vivent en très grande proximité des humains dans des zones fortement peuplées. Le style opportuniste de l'espèce lui permet d'exploiter des types d'habitat très différents. Toutefois, nous disposons aujourd'hui de peu d'information concernant la manière dont les facteurs anthropiques influencent l'écologie comportementale de cette espèce. C'est pourquoi, l'objectif général de cette recherche était de réaliser une étude comparative qui investigue la question des facteurs anthropiques comme éventuels déterminants de l'écologie comportementale et des dynamiques populationnelles du macaque balinais.

Au cours d'une période de deux années passées sur le terrain, entre 2009 et 2013, et au moyen d'un protocole mettant en jeu trois populations de macaques balinais, constituées de dix groupes sociaux, nous avons documenté les variations de leur budget d'activité, et de leurs patterns démographiques, alimentaires et spatiaux. Nous avons investigué de manière systématique les

influences des facteurs anthropiques – à savoir le degré d’approvisionnement du régime alimentaire en nourriture humaine, et le niveau d’anthropisation de l’habitat – sur ces variations. Enfin, nous avons questionné la valeur biologique des réponses des macaques en termes de coûts et bénéfices. Pour ce faire, au cours des suivis journaliers de nos différents groupes d’étude, nous avons collecté des données spatiales, comportementales et botaniques. Par ailleurs, nous avons également conduit des recensements (ou comptages) de nos groupes d’étude à raison de deux fois par an, et ce afin d’estimer leur statut et leurs tendances démographiques. Finalement, l’intérêt de notre étude était également de mettre nos résultats au profit de questions plus appliquées quant à la gestion de ces populations qui interagissent au quotidien avec les humains, et ce, en prenant aussi en considération les implications que représentent ces interactions pour les humains.

Nous avons mis en évidence une remarquable diversité éco-comportementale entre les groupes étudiés. Nos résultats ont montré que la nourriture humaine était une composante centrale de leur écologie; les macaques exploitaient de manière préférentielle cette ressource lorsqu’elle était disponible, tout en conservant leur capacité à exploiter les ressources naturelles de leur habitat. La préférence pour la nourriture d’origine humaine était optimale pour les macaques dans la mesure où ils maximisaient leur gain énergétique tout en minimisant le temps dépensé pour acquérir la nourriture. Ainsi, ils ajustaient leur budget d’activité en fonction des proportions de nourriture humaine consommée et le gain de temps était investi dans le repos et les activités sociales. Les macaques montraient une grande flexibilité dans leurs déplacements, leur permettant d’exploiter les environnements forestiers autant que les habitats fortement anthroposés. Par contre, un accroissement de la tension sociale au sein et entre les groupes de macaques était un coût engendré par les situations de forte densité locale, induite par l’anthropization excessive de leur habitat.

Bien que le risque de prédation influençait en partie la sélection des arbres dortoirs, nous avons démontré que la proximité avec les infrastructures humaines apparaissait comme le facteur le plus déterminant dans le processus essentiel de sélection des sites dortoirs par les macaques à longue-queue vivant à la lisière des forêts et des zones anthroposées.

Les données démographiques fournissent des informations fondamentales pour évaluer le statut d’une population et les impacts à long terme des pressions anthropiques. Globalement, nos trois populations d’étude présentaient des taux élevés de reproduction, ainsi que des taux de croissance positive au cours des trois années échantillonnées. Ceci était probablement dû à la

nourriture humaine consommée. En effet, nous avons montré que l'abondance de nourriture humaine dans les sites touristiques permettait d'atténuer le mécanisme de densité-dépendance dans les taux de naissance des macaques, et au final, d'accroître la taille des populations. Lorsque cet effet était combiné à une forte anthropisation de l'habitat, le résultat pouvait conduire à des densités locales très élevées, voire même à des situations de surpopulation qui engendrait des coûts au niveau de la tension sociale au sein et entre les groupes de macaques, ainsi qu'en termes de risque épidémique. Dans ce cadre, nous avons documenté les impacts démographiques et sociaux d'une épidémie de streptocoques (*Streptococcus* sp.) survenue dans la population d'Ubud en 2012. Une étude pré- et post-épidémie a permis de montrer que les macaques ont modifié les dynamiques sociales intergroupes suite à une mortalité significative affectant certains de ces groupes. Cette étude a également permis de souligner le rôle que peuvent jouer les pathogènes dans la régulation des populations de primates vivant dans les zones d'interface avec l'homme.

Par ailleurs, notre recherche a contribué à identifier des solutions quant à la gestion de ces populations dont les interactions avec les humains s'intensifient à Bali. Nous avons notamment fourni des preuves que la vasectomie – comme technique de stérilisation pour contrôler les surpopulations locales – n'induisait pas d'effets secondaires sur le comportement social et sexuel des mâles stérilisés. Enfin, nous avons évalué les effets d'un projet de gestion mis en place il y a plus de dix ans à la Monkey Forest d'Ubud, via une approche éthnoprimatologique. Nous avons trouvé une réduction significative de l'agressivité des macaques envers les visiteurs, ainsi qu'une grande tolérance des balinais envers ces macaques. Cette attitude positive était déterminée par les bénéfices économiques et culturels engendrés par la présence des macaques. Toutefois, notre étude a également permis d'identifier que les hommes, ainsi que les macaques mâles adultes et subadultes, étaient les plus exposés à un risque potentiel de transmission de pathogènes, étant donné la fréquence des interactions impliquant un contact physique rapproché entre macaques et humains à ce site touristique d'Ubud.

TABLE OF CONTENTS

| | |
|---|--------|
| REMERCIEMENTS – AKNOWLEDGEMENTS | -v- |
| SUMMARY | -viii- |
| INTRODUCTION | - 8 - |
| I. GENERAL CONTEXT, PROBLEMS AND OBJECTIVES | - 8 - |
| 1. Of human and non-human primates | - 9 - |
| 2. The diversity of human-primate interface | - 12 - |
| 3. Understanding the consequences of the human-primate interface | - 13 - |
| 4. Why study commensalism in primates? | - 15 - |
| 5. Objectives of the study and organization of the manuscript | - 17 - |
| 5.1. <i>Global objectives</i> | - 17 - |
| 5.2. <i>Organization of the manuscript with specific objectives</i> | - 17 - |
| II. THE STUDY SPECIES <i>MACACA FASCICULARIS</i> [Raffles, 1821] | - 19 - |
| 1. Phylogeny and geographical distribution | - 20 - |
| 2. Morphology, locomotion and reproduction | - 22 - |
| 3. Habitat preferences: a species increasingly living on the edge of disturbed habitats | - 23 - |
| 4. Social structure and organization | - 24 - |
| 5. Behavioral ecology | - 25 - |
| 6. Conservation status and main threats | - 27 - |
| III. GENERAL METHODS | - 30 - |
| 1. The study sites | - 31 - |
| 1.1. <i>Overview of Indonesia and Bali Island</i> | - 31 - |
| 1.1.1. Climate | - 32 - |
| 1.1.2. Biodiversity and landscape | - 32 - |
| 1.2. <i>Three study sites: a continuum of commensalism with humans</i> | - 35 - |
| 1.2.1. Ubud Monkey Forest | - 36 - |
| 1.2.2. Uluwatu Temple | - 37 - |
| 1.2.3. Bali Barat National Park | - 37 - |
| 1.3. <i>Calendar of field work</i> | - 39 - |
| 1.4. <i>The data collected</i> | - 41 - |

| | |
|---|---------------|
| 1.4.1. Demographic data | - 41 - |
| 1.4.2. Activity and dietary data | - 42 - |
| 1.4.3. Ranging data and sleeping sites | - 47 - |
| 1.4.4. Botanical data | - 47 - |
| 1.4.5. Human-macaque interaction data and questionnaire survey | - 49 - |
| IV. APPENDIX | - 51 - |
| APPENDIX A | - 51 - |
| APPENDIX B | - 52 - |
| CHAPTER 1 | - 53 - |
| ECO-BEHAVIORAL PROFILE OF BALINESE COMMENSAL MACAQUES AND ANTHROPOIC INFLUENCES | - 53 - |
| ABSTRACT | - 54 - |
| I. INTRODUCTION | - 55 - |
| 1. The human-primate interface | - 55 - |
| 2. Eco-behavioral flexibility | - 56 - |
| 2.1. <i>What is the most flexible activity?</i> | - 57 - |
| 3. Study objectives, hypotheses and predictions | - 58 - |
| II. METHODS | - 60 - |
| 1. Study sites and subjects | - 60 - |
| 1.1. <i>Anthropogenic profile of the study sites</i> | - 61 - |
| 1.1.1. Habitat type | - 61 - |
| 1.1.2. Anthropization degree of the home range | - 61 - |
| 1.1.3. Human presence and food provisioning degree | - 62 - |
| 1.1.4. Space constraints | - 62 - |
| 1.2. <i>Study design: 3 sites, 3 populations, 10 social groups, 153 focal individuals</i> | - 63 - |
| 2. Data collection | - 64 - |
| 2.1. <i>Schedule and sampling effort</i> | - 64 - |
| 2.2. <i>Ranging data</i> | - 65 - |
| 2.3. <i>Botanical data</i> | - 65 - |
| 2.4. <i>Activity and dietary data</i> | - 65 - |
| 2.5. <i>Comparative anthropogenic conditions</i> | - 67 - |

| | | |
|------|---|---------|
| 3. | Data analysis | - 67 - |
| 3.1. | <i>Preliminary notes on statistical methods used</i> | - 67 - |
| 3.2. | <i>Ranging patterns</i> | - 68 - |
| 3.3. | <i>Activity budget</i> | - 69 - |
| 3.4. | <i>Dietary patterns</i> | - 70 - |
| | 3.4.1. Relation with natural habitat resources | - 70 - |
| | 3.4.2. Provisioning level of the diet | - 70 - |
| | 3.4.3. Availability of human food | - 71 - |
| III. | RESULTS | - 75 - |
| 1. | Assessing the global impact of commensalism on the eco-behavioral profile of Balinese macaques: a between-site comparison | - 75 - |
| 1.1. | <i>Ranging patterns</i> | - 75 - |
| 1.2. | <i>Activity budget</i> | - 79 - |
| | 1.2.1. Preliminary note on the diversity of the behavioral repertoire | - 79 - |
| | 1.2.2. A between-site comparison of the overall activity budget | - 81 - |
| 1.3. | <i>Diet</i> | - 84 - |
| | 1.3.1. Description of the diet composition in relation with tree species diversity | - 84 - |
| | 1.3.2. Provisioning level of the diet | - 89 - |
| 2. | Are the dietary and behavioral adjustments optimal? The optimal feeding index | - 90 - |
| 3. | What activities were flexible in regard to variations in feeding requirements? | - 91 - |
| 3.1. | <i>Resting time</i> | - 93 - |
| 3.2. | <i>Social time</i> | - 94 - |
| | 3.2.1. Zoom on social tension | - 95 - |
| 4. | Do macaques adjust their locomotion mode according to habitat anthropization? | - 97 - |
| IV. | DISCUSSION | - 97 - |
| 1. | Diversity in the behavioral repertoire of Balinese macaques | - 98 - |
| 2. | Diversity in dietary patterns | - 100 - |
| 3. | Diversity in demographic and ranging patterns | - 101 - |
| 4. | Conclusion and perspectives | - 106 - |
| V. | LITERATURE CITED | - 108 - |

| | |
|--|----------------|
| VI. APPENDIX CHAPTER 1 | - 114 - |
| APPENDIX A | - 114 - |
| APPENDIX B | - 115 - |
| APPENDIX C | - 116 - |
| APPENDIX D | - 117 - |
| APPENDIX E | - 117 - |
| APPENDIX F | - 118 - |
| CHAPTER 2 | - 124 - |
| THE ROLE OF ANTHROPIC, ECOLOGICAL AND SOCIAL FACTORS IN SLEEPING SITE CHOICE BY LONG-TAILED MACAQUES (<i>MACACA FASCICULARIS</i>) | - 124 - |
| ABSTRACT | - 125 - |
| I. INTRODUCTION | - 126 - |
| II. METHODS | - 128 - |
| 1. Study site and subjects | - 128 - |
| 2. Data collection | - 130 - |
| 3. Data analysis | - 131 - |
| III. RESULTS | - 133 - |
| 1. Physical characteristics of sleeping trees | - 133 - |
| 2. Patterns of use and re-use of sleeping sites | - 136 - |
| 3. Sleep-related behavior | - 136 - |
| 4. Spatial distribution of sleeping sites within the home range and intergroup encounters | - 137 - |
| 5. Proximity to human settlements | - 138 - |
| 6. Changes in habitat use and food availability | - 139 - |
| IV. DISCUSSION | - 140 - |
| 1. Predation avoidance hypothesis | - 140 - |
| 2. Intergroup competition avoidance hypothesis | - 142 - |
| 3. Proximity to human settlements and human food | - 142 - |
| V. ACKNOWLEDGEMENTS | - 144 - |
| VI. LITERATURE CITED | - 145 - |

| | |
|---|---------|
| CHAPTER 3 | - 148 - |
| CHAPTER 3 / SECTION 1 | - 150 - |
| IMPACTS OF ANTHROPIC FACTORS ON DEMOGRAPHY AND POPULATION | |
| DYNAMICS OF BALINESE MACAQUES: A BETWEEN-SITE COMPARISON | - 150 - |
| ABSTRACT | - 151 - |
| I. INTRODUCTION | - 152 - |
| II. METHODS | - 153 - |
| 1. Study sites and study groups | - 153 - |
| 2. Data collection | - 154 - |
| 3. Demographic parameters: definition and calculation | - 155 - |
| 4. Data analysis | - 156 - |
| III. RESULTS | - 157 - |
| 1. Group size and level of food provisioning | - 157 - |
| 2. Group density and home range anthropization | - 158 - |
| 3. Population demographic structure and age-sex ratios | - 158 - |
| 4. Birth rates | - 162 - |
| 4.1. <i>Relationship between group size and birth rate</i> | - 163 - |
| 4.2. <i>Relationship between birth rate and human food</i> | - 164 - |
| 5. Infant mortality rate | - 164 - |
| 6. Population growth rates | - 165 - |
| IV. DISCUSSION | - 166 - |
| V. LITERATURE CITED | - 172 - |
| CHAPTER 3 / SECTION 2 | - 175 - |
| DEMOGRAPHIC CONSEQUENCES OF A STREPTOCOCCUS sp. OUTBREAK AND | |
| CHANGES IN ACTIVITY PATTERNS AND INTERGROUP RELATIONSHIPS OF | |
| COMMENSAL MACAQUES IN BALI, INDONESIA - 175 - | |
| ABSTRACT | - 176 - |
| I. INTRODUCTION | - 177 - |
| II. METHODS | - 178 - |
| 1. Study site and subjects | - 178 - |
| 2. Data collection | - 179 - |

| | | |
|---|---|---------|
| 2.1. | <i>Demographic patterns</i> | - 179 - |
| 2.2. | <i>Activity patterns</i> | - 180 - |
| 2.3. | <i>Agonistic intergroup encounters</i> | - 181 - |
| 2.4. | <i>Ranging patterns</i> | - 181 - |
| 3. | Data analysis | - 182 - |
| 3.1. | <i>Demographic patterns</i> | - 182 - |
| 3.2. | <i>Activity patterns</i> | - 182 - |
| 3.3. | <i>Agonistic intergroup encounters</i> | - 183 - |
| 3.4. | <i>Ranging patterns</i> | - 183 - |
| 4. | Ethical Note | - 184 - |
| III. | RESULTS | - 184 - |
| 1. | Demographic patterns | - 184 - |
| 1.1. | <i>Population demographic trends over 26 years</i> | - 184 - |
| 1.2. | <i>2012 Streptococcus outbreak and its consequences on population demographic structure</i> | - 185 - |
| 2. | Changes in activity and social patterns between periods | - 188 - |
| 2.1. | <i>Activity budget</i> | - 188 - |
| 2.2. | <i>Intergroup agonistic encounters</i> | - 190 - |
| 2.3. | <i>Home range and access to provisioning areas</i> | - 191 - |
| IV. | DISCUSSION | - 193 - |
| 1. | Long term demographic trends | - 193 - |
| 2. | Origin of the epidemic and potential for cross-species transmission | - 193 - |
| 3. | Variations in demographic consequences of the epidemic | - 194 - |
| 4. | Impact on activity patterns | - 196 - |
| 5. | Intergroup relationships and access to provisioning areas | - 197 - |
| V. | ACKNOWLEDGEMENTS | - 197 - |
| LITERATURE CITED | | - 199 - |
| CHAPTER 3 / SECTION 3 | | - 202 - |
| MALE STERILIZATION AS POPULATION CONTROL STRATEGY: A PRELIMINARY ASSESSMENT OF BEHAVIORAL IMPACTS OF VASECTOMY ON LONG-TAILED MACAQUES | | - 202 - |

| | |
|--|---------|
| ABSTRACT | - 203 - |
| I. INTRODUCTION | - 204 - |
| 1. Population control methods | - 204 - |
| 2. The population in focus: Ubud | - 205 - |
| 3. Reproduction in <i>Macaca fascicularis</i> | - 206 - |
| II. METHODS | - 207 - |
| 1. The vasectomy campaign in Ubud Monkey Forest | - 207 - |
| 1.1. <i>Capturing – surgery – marking</i> | - 207 - |
| 2. Data collection: behavioral observations | - 208 - |
| 3. Data analysis | - 209 - |
| III. RESULTS | - 209 - |
| 1. Activity budget and agonistic interactions | - 209 - |
| 2. Sexual interactions | - 211 - |
| IV. DISCUSSION | - 211 - |
| 1. The sterilization program in Ubud | - 211 - |
| 2. Towards a holistic approach | - 213 - |
| 2.1. <i>Overpopulation and provisioning</i> | - 213 - |
| 2.2. <i>The value of riverine forest corridors</i> | - 214 - |
| 2.3. <i>The human dimension</i> | - 214 - |
| LITERATURE CITED | - 216 - |
| CHAPTER 4 | - 219 - |
| AN ETHNOPRIMATOLOGICAL APPROACH TO UNDERSTANDING HUMAN-MACAQUE INTERACTIONS IN THE UBUD MONKEY FOREST, BALI | - 219 - |
| ABSTRACT | - 220 - |
| I. INTRODUCTION | - 221 - |
| 1. Study site | - 224 - |
| 2. Study objectives | - 224 - |
| II. METHODS | - 225 - |
| 1. Data collection | - 225 - |
| 1.1. <i>Visitor-macaque interactions</i> | - 225 - |
| 1.2. <i>Public opinion survey</i> | - 227 - |

| | | |
|---------------------------|---|---------|
| 1.2.1. | Target population | - 227 - |
| 1.2.2. | Questionnaire | - 227 - |
| 2. | Data analysis | - 229 - |
| 2.1. | <i>Visitor-macaque interactions</i> | - 229 - |
| 2.2. | <i>Public opinion survey</i> | - 230 - |
| III. | RESULTS | - 231 - |
| 1. | Visitor-macaque interactions | - 231 - |
| 1.1. | <i>Who initiated interactions?</i> | - 231 - |
| 1.2. | <i>Agonistic interactions</i> | - 231 - |
| 1.3. | <i>Interactions with contact</i> | - 233 - |
| 1.4. | <i>The effect of human food</i> | - 234 - |
| 2. | Public opinion survey | - 235 - |
| 2.1. | <i>Global status of the Ubud macaques in public opinion in 2013</i> | - 235 - |
| 2.2. | <i>The role of demographic and socio-economic variables in local attitudes</i> | - 236 - |
| 2.2.1. | Fear of macaques | - 236 - |
| 2.2.2. | Report on macaque aggressiveness | - 236 - |
| 2.2.3. | Protected status of macaques outside the Monkey Forest | - 236 - |
| 2.2.4. | Reports of macaque provisioning | - 236 - |
| 2.2.5. | Reports of pestering macaques | - 237 - |
| 2.3. | <i>Changes in nuisance problems and attitudes towards management strategies</i> | - 237 - |
| IV. | DISCUSSION | - 239 - |
| 1. | Visitor-macaque interactions | - 239 - |
| 2. | Public opinion survey | - 241 - |
| LITERATURE CITED | | - 245 - |
| APPENDIX CHAPTER 4 | | - 248 - |
| APPENDIX A | | - 248 - |
| APPENDIX B | | - 256 - |
| APPENDIX C | | - 258 - |
| GENERAL CONCLUSION | | - 259 - |
| 1. | Majors findings of our research | - 260 - |

| | | |
|---------------------|--------------------------------------|---------|
| 2. | Additional management considerations | - 262 - |
| 3. | Perspectives for future research | - 263 - |
| BIBLIOGRAPHY | | - 265 - |

Corresponding author: fbrotcorne@gmail.com