THESE

pour obtenir les grades de

Docteur de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes (France)

- Option : Sciences de l'environnement -

Docteur de l'Université Abdou Moumouni de Niamey (Niger)

présentée le 21 décembre 2007

par

Fabrice Hibert

Déterminants écologiques et anthropiques de la structuration des peuplements d'ongulés sauvages en Afrique de l'Ouest : cas du Parc Régional du W du fleuve Niger

thèse co-encadrée par

Hervé Fritz (co-directeur), Daniel Maillard (co-directeur), Mahamane Saadou (co-directeur)

et Dominique Ombredane (tutrice Agrocampus)

JURY

Hervé Fritz	CNRS-LBBE, Lyon 1	Co-directeur de thèse
Jean Joachim	INRA-CEFS, Toulouse	Rapporteur
Anne Loison	CNRS-LECA, Chambéry	Rapporteur
Willy Delvingt	Professeur, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux (Belgique)	Professeur examinateur
Marie-Noël de Visscher	CIRAD-Environnements & Sociétés, Montpellier	Examinatrice
Ali Mahamane	Professeur, Faculté des Sciences, Université Abdou-Moumouni (Niger)	Examinateur (co-tutelle)
Dominique Ombredane	Professeure, Agrocampus Rennes	Examinatrice (co-tutelle)

au W et à ses habitants

Remerciements

Au jury

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement les rapporteurs et membres du jury Anne Loison, Ali Mahamane, Marie-Noël de Visscher, Jean Joachim et Willy Delvingt pour avoir accepté d'évaluer ce travail. Un merci particulier à Ali Mahamane pour s'être déplacé spécialement du Niger à l'occasion de la soutenance.

Aux directeurs et les collaborateurs

Ce document est le fruit d'un long parcours aventureux qui n'aurait ni commencé ni non plus fini sans la confiance et le soutien sans faille de Dominique Dulieu, Hervé Fritz et Dominique Ombredane à qui je dédie aussi ce travail. A vous trois, un trés grand merci.

Dominique Dulieu, entraîné dans des joutes diplomatiques nécessaires au développement harmonieux du Parc Régional du W tout en défendant ardemment la place de la Recherche dans ce projet, a su surveiller l'état de ses troupes doctorantes en brousse et venir nous encourager régulièrement. Amiral au long cours, il nous a montré le cap contre vents et marées, s'acharnant à nous donner les moyens de travailler, tout en nous offrant en toute simplicité et à toute heure son hospitalité chaleureuse lors de nos passages à son ambassade de Ouagadougou. Merci Dominique de m'avoir pris à bord, je suis fier d'avoir fait partie de l'équipage.

Hervé Fritz, qui aurait cru que j'aurais un jour l'honneur de marcher sur les traces de ce "héro de la science" que j'apercevais sur le petit écran dans les paysages impossibles de la vallée du Zambèze aux heures sombres des classes prépa et qui m'avait déjà redonné alors, sans le savoir, du cœur à la tâche et la preuve qu'on peut combiner passion et profession. Depuis il m'a confirmé qu'il faut oser. Je suis honoré et lui suis reconnaissant de m'avoir permis de poursuivre sur un thème qui lui est cher, les relations entre communautés d'ongulés et pastoralisme des savanes africaines. Merci Hervé pour ton écoute attentive et pour avoir montré un intérêt toujours enthousiaste pour mon cheminement et avoir su lui donner son sens et m'insuffler l'énergie et l'enthousiasme pour progresser.

Dominique Ombredane a toujours suivi avec attention mes tribulations depuis les forêts sacrées du Rajasthan, en passant par les mitraillettes de Centrafrique et autres stages

"exotiques". Si "tutrice" signifie défendre une dérogation de DEA, une inscription en thèse à rallonges, de servir de relai pour les dossiers pour les bourses alors que j'étais coincé avec une arbovirose carabinée dans la savane béninoise, sans oublier une participation active aux comités de thèse, la relecture minutieuse du manuscrit, l'organisation de la soutenance et un dévouement acharné jusqu'aux dernières minutes avec une endurance hors du commun, je pense que Dominique Ombredane mérite le titre de "super" tutrice ! Merci Dominique pour tes encouragements renouvelés et la confiance que tu m'as témoignée; ce gros projet, tu m'auras bien aidé à le construire et à le porter.

Je remercie également beaucoup le Professeur Mahamane Saadou et Daniel Maillard pour l'intérêt porté à ce projet, leur soutien amical et leur disponibilité.

Le Professeur Saadou m'a ouvert les portes de l'université Abdou Moumouni de Niamey, formé patiemment à l'identification des plantes de la savane sur le terrain du W avec Ali Mahamane, facilité avec diligence les aspects administratifs et suivi avec attention mes démarches sur le terrain et mes travaux de rédaction.

Daniel Maillard, dès sa visite en Afrique et notre tournée des aires protégées de la région du W - le partage de nos observations naturalistes restent un excellent souvenir - a su identifier rapidement les enjeux et les défis du terrain. Sa vision pragmatique a permis de dédramatiser certains moments plus délicats et de réajuster les objectifs de la thèse pour en améliorer la progression tout en encourageant l'enthousiasme moteur, jusqu'au bout. Un grand merci aussi pour la relecture très attentive du manuscrit et le témoignage renouvelé d'encouragements et de la défense des intérêts des étudiants tout au long du parcours. C'est également grâce à Daniel Maillard que j'ai pu rentrer en relation avec Clément Calenge et Mathieu Garel, qui sont devenus rapidement des collaborateurs de choix. Je remercie beaucoup Clément Calenge pour sa disponibilité enthousiaste pour nos échanges et sa grande patience et la très grande qualité pédagogique de ses réponses détaillées qui m'ont encouragé à me lancer pour les aspects analytiques et de me découvrir un grand intérêt pour le monde de l'écologie spatiale dans ses développements méthodologiques.

En France

Je remercie la direction scientifique de l'Agrocampus Rennes pour avoir toujours été à l'écoute et permis le bon déroulement de la thèse au niveau académique, malgré mon éloignement. Merci en particulier à Marie-France Gaillard, Jacques Mallard, Hervé LeBris, ainsi qu'à Emmanuelle Degorce au service des relations internationales.

Je tiens également à remercier chaleureusement Patrick Duncan qui m'a permis de bénéficier du cadre stimulant de la base du laboratoire de Chizé. Je remercie Sylvie Houte pour son accueil sur la base et son soutien sympathique ainsi que Evelyse Roubi pour son aide pour les aspects administratifs. Merci également à Noël et Nadine Guillon et Jacqueline pour avoir également contribué également au confort de travailler et vivre à Chizé. Merci aussi à Samuel Alleaume, Sophie Grange, Christine Blaize, Emilien Lasne, Diane Desmonts, Maud Poisbleau, Pierre-Yves Perroi, Simon Chamaillé, Marion Valleix, et d'autres étudiants pour leur bonne humeur et leur soutien ainsi que pour leurs conseils techniques.

Je remercie beaucoup Marie-Noël De Visscher et François Monicat pour leur accueil à Baillarguet, et m'avoir permis de suivre des formations au CIRAD, de participer au colloque du Dodo et pour le soutien financier de la dernière année de thèse, ainsi que pour les échanges d'idées.

Un grand merci à Pierre Poilecot pour son intérêt pour mon travail, ses encouragements et nos échanges sympathiques de crottes et d'idées. Merci aussi à Cathy Richard, Betty Médouga, Camille Danés, Laure Guérini, Aurélie Binot, Nicolas Gaidet et les autres membres de l'équipe pour leur aide et contribué aux bons moments au CIRAD lors de mes passages à Montpellier.

Je remercie l'équipe du laboratoire INRA/CEFS de Toulouse pour leurs encouragements et les échanges, et en particulier Tanguy Daufresne.

En Afrique

L'Agence Universitaire de la Francophonie (AUF) a apporté son soutien financier à ce projet en renouvelant deux fois sa confiance à travers la bourse d'appui aux doctorants. Je tiens à remercier tout particulièrement les membres personnel du Campus numérique de Niamey, Abdelkader Gali et Dominique Pennel, pour m'avoir grandement facilité les aspects logistiques (internet…) lors de mes passages à Niamey.

Une grande partie des activités de terrain en Afrique a pu être financée grâce au soutien de la coordination régionale du projet ECOPAS. Je remercie les responsables nationaux et conseillers techniques, et en particulier Alioune Sylla Aladji-Boni, Konate Koalo, Aziz El-Hadj Issa, Idé Niandou, Roger Wilson, François Busson, Ottavio Novelli et Illaria Di Silvestre, Hubert Boulet et Jacques Rosseel pour leurs actions favorisant le bon déroulement du travail de terrain.

Je suis particulièrement reconnaissant à Jacques Rosseel pour son accueil à Diapaga et à Ottavio Novelli et Illaria Di Silvestre pour m'avoir hébergé et pour leurs soins attentifs soigné lorsque j'étais malade à mon arrivée au Bénin !

Une pensée également aux chauffeurs du projet (Etienne, Inoussa, Saidou, Abdoulaye, Nouhou…) pour leur amicale collaboration sur le terrain et à Djouma, Zaccharie et Chaibou pour leur aide pour les aspects administratifs à Niamey.

Cela a été également un plaisir de travailler avec Jean-Bosco So, Karim Samna et Safouratou Alfa Gambari sur les aspects de suivi écologique. Je remercie beaucoup Samaila Sahailou, alors conservateur du Parc W du Niger, pour son appui logistique à la Tapoa et Issa Chaibou pour son amicale collaboration sur les aspects du pastoralisme. Je remercie également Ferdinand Kidjo pour son aide pour les documents sur le damalisque.

Les aides de terrain : ils m'ont escorté à pied sous le soleil implacable, traversant les griffes des acacias jusqu'au milieu des buffles, éléphants et lions sur plus de 1000 km de transects, m'offrant avec patience leur œil aguerri, leur savoir précieux et leur sympathique compagnie. Merci beaucoup à Soumana Ali (iri ma karu bene nda zumbu ganda !), à Thomas Prin (Thomas Sauveur !) pour son précieux appui pour le relevé de données sur les transects et bien sûr de m'avoir évité de me faire mettre en pièce par les lionnes de la Tapoa…, merci aux aides de terrain du Burkina Faso : Laurent Kohoun, Kondja Youli, Natani Youli, Ampouginni Youli, du Bénin : Dambani, Boureima Chiuso, Saka Bogo, Mama Gado, Mamane Belo Bagnan, Kombasa et du Niger : Hama Abdou, Soumana Ali, Mammoudou Djibo, Moussa Berkamp, Issa Soumana, Koudou, Eric, Moussa Lompo, Lawal Manzo, Mammoudou Wali, Boubakar, Goga, Habibou, Ibrahim, Igdas, "Eric", Kudu. Merci aussi à Abdou Burkina pour les données météo de la Tapoa. Vos efforts ont permis de récolter des données précieuses originales, dont de nombreuses sont encore à valoriser.

Je savais qu'en partant en Afrique, je gagnerais bien plus que de l'expérience professionnelle. Et ô combien. Hama Abdou, Moussa Crick, Mammoudou Djibo, Mammoudou Turbo, Moussa Berkamp, Akilou, Pogné, Soumana Ali… merci pour votre amitié.

Mammoudou D., iri di Moussou Beri nda Moussi Beri di iri ! fofo goumo.

Hama, merci pour ta collaboration précieuse, sur les transects pédestres et à vélo, pour ton relevé des "crottes", leur mesure, etc., et ton aide logistique de tous les jours. Merci pour

toutes les merveilles naturelles et culturelles que tu m'as fait découvrir au sein du W et à sa périphérie, et pour les belles rencontres que j'ai pu effectuer grâce à toi au Sud Niger, merci pour ton accueil à la Tapoa et dans ta famille et les excellents moments passés ensemble. Comme on dit en Afrique, on est ensemble !

Merci beaucoup à Safouratou Alpha Gambari pour son accueil amical au Bénin et son excellente et contagieuse bonne humeur et pour les échanges philosophiques sur l'interculturalité.

Un grand merci aussi à Arnaud Convers pour sa joyeuse compagnie et son soutien et pour avoir participé et contribué à la plupart des meilleurs moments de cette aventure. Arnaud, tu méritais de franchir la ligne d'arrivée avec nous. Une pensée aussi à Laetitia Cuypers ou "Laeticielle" pour son soutien dans les coups durs et pour les bons moments passés avec l'équipe au W. Une pensée également à Nicolas Barbier, Vincent Deblauwe, Alessandra Ghisalberti et Federica Burini croisés sur le terrain.

Cette thèse s'est enrichie de nombreuses rencontres mais le parcours n'aurait pas été le même ni même sans doute possible sans ma coéquipière de choc, Audrey Ipavec, embarquée pour le pire mais aussi le meilleur avec moi dans une aventure qui aura bien marqué nos vies. Un immense merci Audrey pour m'avoir permis de profiter de tes moyens (il fallait le dire !), ta précieuse, laborieuse et essentielle contribution à la récolte des données sur les transects pédestres et dans les comptages aériens. Merci aussi pour ta patience, ton délicieux et salvateur sens de l'humour, et ton extraordinaire soutien moral quotidien durant ces 24 mois en brousse et au delà. Hey Sizta, quelle aventure !! Nous y voici, au bout de ce parcours incroyable, sans toi il n'aurait pas eu la même couleur. Je suis très heureux d'avoir vécu tous ces moments intenses à tes côtés.

Héros discrets du développement et de l'humanitaire, ils font vivre l'interculturel pour le meilleur. Merci à tous les amis de l'AFVP et leurs amis pour leurs sympathiques attentions et leur précieux réconfort. Eric, Véro, Sandrine, Arnaud, Kiki, Blandine, Virginie, Claire, Nadège, Delphine, Isabelle… un très grand merci pour votre joyeuse compagnie lors de mes passages à Niamey. Eric et Véro et Sandrine, je vous dois un immense merci pour votre chaleureuse hospitalité, et votre contribution au recueil de précieuses crottes de redunca, entres autres !, sans oublier les très bons moments passés ensemble, en espérant avoir le plaisir de pouvoir vivre de nombreuses nouvelles aventures en votre compagnie.

Ici et là

Ils étaient là jusqu'au bout : Jeannot et Laure, merci pour m'avoir ouvert votre havre Pyrénéen et renforcé de délicieuses potions magiques et les bons moments pour tenir la distance ; Emilien et Rosine, merci pour votre soutien moral et scientifique sans faille, et l'organisation du QG de présoutenance…; Anne, Nacho (merci beaucoup pour tous les conseils télédétection et data !), Cristobal, Claire, Jean-Paul… merci bien sûr de votre soutien régulier et aussi pour la surprise de votre présence le jour J !

Un très grands merci à la famille (voisins du d'sous compris) et belle-famille, attentifs, mes sœurs qui m'ont montré la route à suivre et mes parents, toujours là, allant jusque braver les 48°C pour rencontrer mon univers africain et veillant aux petits soins 24 h sur 24 le long accouchement de cette thèse.

The last but not the least, merci à Cécile Vanpé pour son soutien sans faille, la fraîcheur postée des mers gelées de Suède, son réconfort quotidien, et son aide précieuse. Merci Cécile, merci d'avoir repoussé de quelques mois ton envol vers le Pacifique pour me soutenir patiemment et activement jusque dans la dernière ligne droite. Si l'aventure de la thèse m'a permis d'effectuer des rencontres formidables, tu en es la plus belle.

bref, j'ai été TRES bien entouré.

Encore merci et bonne lecture

Résumé

Les savanes africaines abritent les plus riches peuplements de grands herbivores de la planète. Cependant, les déterminants de la diversité de ces peuplements sont encore mal connus, en particulier en Afrique de l'Ouest dans un contexte fortement anthropisé. Les objectifs de cette thèse étaient 1) d'établir un diagnostic de l'état du peuplement d'ongulés sauvages du Parc Régional du W, et 2) d'identifier les déterminants écologiques et anthropiques de la structure de ce peuplement. Une approche à plusieurs échelles spatiales imbriquées, basée sur la complémentarité de méthodes de suivi direct et indirect, a été développée. Un déficit dans l'abondance des ongulés sauvages, et en particulier des paisseurs, a été mis en évidence au regard des conditions environnementales globales, posant en particulier la question de l'impact de la transhumance dans le parc. En dehors de la zone de transhumance, à l'échelle du paysage, la structuration spatiale du peuplement en saison sèche semble être particulièrement liée aux variations de production primaire et à la distance aux points d'eau. A une échelle plus fine, il semblerait que la taille corporelle et la guilde alimentaire, qui déterminent les besoins trophiques des différentes espèces, puissent être responsables de leur sélection différentielle des habitats et par conséquent, de leur partage de l'espace. Cependant, il n'a pas été montré de ségrégation de niches évidente chez des espèces proches écologiquement. D'autre part, le peuplement d'ongulés sauvages est apparu plus pauvre en espèces et moins abondant en termes de biomasse dans les zones fréquentées par les transhumants et leur bétail ainsi que dans les zones proches des limites du parc. Ces résultats suggèrent l'intervention de processus compétitifs entre paisseurs domestiques et sauvages et/ou une crainte de l'homme, qui limiteraient l'espace et les ressources disponibles pour les ongulés sauvages. Le déficit en paisseurs sur le parc pourrait ainsi s'expliquer par une substitution par les paisseurs domestiques.

Mots-clefs : Ongulés, Communautés, Sélection d'habitat, Compétition interspécifique, Interaction bétail-faune sauvage, Coexistence, Fèces, Echelles spatiales, Parc Régional du W, Afrique de l'Ouest.

Abstract

African savannas are known to shelter the richest communities of large herbivores in the world. However, no much is known about the determinants of the diversity of these communities, particularly in the well populated Western Africa. The aims of this study were 1) to examine the state of the wild ungulate community of the Niger W Regional Park, and 2) to identify the ecological and human determinants that structure this community. A multi-scale approach, based on both direct and indirect monitoring techniques, has been developed. The comparison to other protected areas of similar environmental conditions has shown a deficit in the abundance of the wild ungulates of the WRP, mostly in grazing species and suggests an impact of the illegal pastoralism. Out of the cattle area, the spatial organisation of the ungulate community at the landscape scale appeared to depend on the heterogeneity of primary production and on the distance to the water holes. At a finer scale, the animals' body size and their feeding type seemed to influence the selection of habitats and, consecutively, the space partitionning by the different species. However, no evidence of niche separation was clearly found between ecologically similar species. On the other hand, the observed species richness and the community biomass were lower in the areas occupyed by the herders and their cattle and as well close to the borders of the Park. These results suggest that competitive process between domestic and wild grazers and/or the fear of humans limit the space and resources available to the wild ungulates. The deficit in the wild grazers abundance at the scale of the WRP could thus be explained by a functional substitution by domestic grazers.

Key words: Ungulates, Communities, Habitat selection, Interspecific competition, livestock-wildlife interaction, Coexistence, Pellet-group, Spatial scales, Niger W Regional Park, West Africa.

Sommaire

Introduction.....1

Partie1 : Cadre scientifique et contexte du PRW.....6

1. La structure du peuplement : aspects théoriques 7
1.1. ETUDE DE LA DIVERSITE DES PEUPLEMENTS : QUELQUES DEFINITIONS 8
1.2. DIVERSITE DES FACTEURS RESPONSABLES DE L'ORGANISATION ET DE LA DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS 9
1.3. IMPORTANCE DE L'ECHELLE D'OBSERVATION 10
1.4. IMPORTANCE DES MODALITES DE PARTAGE DES RESSOURCES ENTRE ESPECES DANS LA STRUCTURATION DU PEUPLEMENT 13
1.4.1. Notions de compétition interspécifique et de niche écologique 13
1.4.2. L'exclusion compétitive 14
1.4.3. Compétition, morphologie et groupe fonctionnel 14
1.4.4. Importance de la variabilité temporelle de l'environnement 15
1.4.5. Importance de la nature, de la structure spatiale des habitats et des caractéristiques biologiques des espèces 17

2. La structure du peuplement : le cas des ongulés africains 22
2.1. DIVERSITE MORPHO-PHYSIOLOGIQUE DES ONGULES ET CONTRAINTES TROPHIQUES 23
2.1.1. Présentation des ongulés 23
2.1.2. Diversité de taille ou masse corporelle 24
2.1.3. Diversité de l'anatomie du tube digestif et distinction entre monogastrique et ruminant 27
2.1.4. Différences brouteurs / paisseurs 32
2.1.5. Variations de la forme de la bouche et de la dentition 35
2.2. LIENS ENTRE LES RESSOURCES ET LA STRUCTURE DES PEUPLEMENTS D'ONGULES 36
2.2.1. Relations entre pluviométrie, qualité du sol et abondance des différentes guildes d'ongulés 36
2.2.2. Variabilité intra- et inter-annuelle des conditions environnementales et dynamique des populations 39
2.2.3. Importance de l'hétérogénéité spatiale du milieu dans la diversité des ongulés africains (échelle intra-écosystème) 41

3. Présentation du Parc Régional du W 45
3.1. LOCALISATION DU PRW 46
3.2. LE MILIEU NATUREL DU PRW 46
3.2.1. Une vaste pénéplaine 46
3.2.2. Un gradient écologique lié aux conditions climatiques 47

3.2.3. Dynamique saisonnière (et spatiale) de l'abondance et de la qualité des ressources pour les ongulés 51
3.2.4. Les prédateurs des ongulés sur le PRW 54
3.3. LE PRW : UNE AIRE PROTEGEE DANS UN CONTEXTE REGIONAL DE DEGRADATION DE LA BIODIVERSITE 56
3.3.1. La modification des habitats naturels de la grande faune en Afrique de l'Ouest 56
3.3.2. Une pression de chasse historique 57
3.3.3. Les espèces de savane disparues en Afrique de l'Ouest 58
3.3.4. L'origine des aires protégées en Afrique de l'Ouest 59
3.3.5. Importance du PRW pour la préservation des ongulés d'Afrique de l'Ouest 60
3.4. MENACES SUR LA FAUNE DU PRW PAR LES ACTIVITES HUMAINES 65
3.4.1. Le braconnage 66
3.4.2. Le pastoralisme sur le W, histoire et actualité 69

4. Organisation de l'étude 72

Partie 2 : Mise au point d'une méthodologie basée sur les indices indirects 75

1. Démarche méthodologique 76
1.1. DIVERSITE DES APPROCHES POUR ETUDIER LA DISTRIBUTION SPATIALE ET LA SELECTION DE L'HABITAT PAR LES GRANDS HERBIVORES 77
1.2. ETUDES ANTERIEURES DES ONGULES SUR LE PRW 77
1.3. ASPECTS LOGISTIQUES ET DEVELOPPEMENT DE PROTOCOLES D'ECHANTILLONNAGE DE NOUVELLES DONNEES 78
1.3.1. Données de suivi aérien 79
1.3.2. Orientation vers un protocole complémentaire de relevés d'indices 80

2. Critères d'identification des fèces de 10 espèces d'ongulés du PRW 84
MORPHOLOGICAL CRITERIA TO IDENTIFY FAECAL PELLETS OF SYMPATRIC UNGULATES IN WEST AFRICAN SAVANNA AND ESTIMATES OF ASSOCIATED ERROR. 85
Introduction 86
Materials and methods 87
Results 91
Discussion 96

3. Essai de datation des tas de fèces 100
DRY SEASON AGEING OF SAVANNA UNGULATE PELLETS: HOW THE SHADE OF COLOUR CAN REFINE PELLET-GROUP COUNTS 101
Introduction 102
Materials and methods 103
Results 106
Discussion 111

4. Les fèces: des indicateurs de l'utilisation des habitats par les animaux ? 115
4.1. INTRODUCTION 116
4.2. COMPARAISON DES DISTRIBUTIONS SPATIALES DES FECES ET DES ANIMAUX 117
4.3. RELATION ENTRE DENSITE DE TAS DE FECES ET ACTIVITE DES ANIMAUX, RECHERCHES CHEZ LE COBE DE BUFFON 124
4.4. DISTRIBUTION DES FECES DANS L'ESPACE ECOLOGIQUE : UN INDICATEUR DE LA NICHE DES ANIMAUX ? 134
4.5. SYNTHESE 145

Partie 3 : Résultats 148

1. Positionnement du peuplement d'ongulés du PRW à l'échelle de l'Afrique et histoire locale 148
1.1. STRUCTURE PASSEE ET ACTUELLE DU PEUPLEMENT DU W 149
1.1.1. Tendances des populations dans la région au cours des 30 dernières années 149
1.1.2. Tendances des populations sur le Niger dans les années 90 152
1.2. RICHESSE SPECIFIQUE : MANQUE-T-IL DES ESPECES D'ONGULES SUR LE PRW ? 156
1.2.1. Déterminants écologiques de la richesse spécifique à une échelle régionale 158
1.2.2. Chez les herbivores 159
1.2.3. Une richesse de peuplement d'ongulés optimale sur le PRW ? 159
1.3. UNE COMPOSITION DE PEUPLEMENT REGLEE PAR LA COMPETITION INTERSPECIFIQUE ? 160
1.4. ABONDANCES DES DIFFERENTES GUILDES : MANQUE-T-IL DES ANIMAUX ? 163
1.4.1. Recherche de modèles prédictifs de l'abondance des ongulés à partir des données environnementales 163
1.4.2. Comparaison de la structure du peuplement d'ongulés du PRW avec celle prédite en conditions de faibles perturbations 180

2. Structures spatiales du peuplement d'ongulés du PRW 184
2.1. DISTRIBUTION DES ONGULES SAUVAGES DANS L'ESPACE GEOGRAPHIQUE DU PRW 185
2.2. VARIATIONS SPATIALES DE LA RICHESSE SPECIFIQUE SUR LE PRW 195
2.2.1. Richesse spécifique et échelle d'analyse 195
2.2.2. Facteurs de variations de la richesse spécifique 199
2.2.3. Facteurs de variations spatiales de l'abondance du peuplement 211
2.2.4. Sensibilité des différentes espèces aux facteurs environnementaux influençant l'abondance et la richesse du peuplement 218

3. Sélection d'habitat et coexistence des ongulés sauvages hors zone de transhumance . 222
3.1. DEFINITION D'UNE ZONE D'ETUDE "HORS TRANSHUMANCE" 224
3.2. SELECTION DE L'HABITAT ET COEXISTENCE A L'ECHELLE DU PAYSAGE, APPORTS DU COMPTAGE TOTAL PAR AVION 226
3.2.1. Etude des niches dans l'espace écologique 226
3.2.2. Assemblages d'espèces dans l'espace géographique 240
3.3. SELECTION D'HABITAT INDIQUEE PAR LES TAS DE FECES 248
3.4. CONCLUSION 278

4. Signes d'exclusion compétitive des paisseurs sauvages par le bétail transhumant..... 279
4.1. RELATIONS SPATIALES ENTRE TROUPEAUX DE VACHES ET GROUPES D'ANIMAUX SAUVAGES EN PERIODE DE TRANSHUMANCE 280
Synthèse *280*
SPATIAL COEXISTENCE BETWEEN WILD UNGULATES AND PASTORAL CATTLE: INSIGHTS FROM USING POINT PROCESS STATISTICS 283
Introduction *284*
Materials and methods *286*
Results *290*
Discussion *296*
4.2. INDICES INDIRECTS DE LA DYNAMIQUE SAISONNIERE D'OCCUPATION DE LA ZONE DE TRANSHUMANCE PAR LES ONGULES SAUVAGES ET DOMESTIQUES 299
4.3. HABITAT ET RESSOURCES SELECTIONNES PAR LES VACHES EN PERIODE DE TRANSHUMANCE 307
4.3.1. A l'échelle du paysage : apports du comptage aérien de 2003 ..... *307*
4.3.2. A l'échelle du site, apport des indices indirects sur les transects pédestres *310*
4.4. UNE MONOPOLISATION DES ZONES DE FORTE REPOUSSE DE VEGETATION PAR LES TROUPEAUX DE VACHES 314

Partie 4 : Synthèse générale.....318

1. SYNTHESE DES PRINCIPAUX RESULTATS 319
2. LIMITES DE L'ETUDE 321
2.1. Des photographies ponctuelles de la structure spatiale *321*
2.2. Biais liés aux comptages aériens *322*
2.3. Biais liés aux indices crottes *323*
3. INFLUENCE DE L'ENVIRONNEMENT SUR LA STRUCTURE DU PEUPLEMENT D'ONGULES DU PRW 324
3.1. Qualité du sol, richesse spécifique et abondance des ongulés *324*
3.2. Une composition limitée par l'environnement régional *324*
3.3. Importance de la dimension spatiale des ressources dans la structuration spatiale du peuplement d'ongulés sauvages sur le PRW *326*
3.4. Modalités de coexistence des espèces sympatriques à l'échelle locale *329*
4. IMPORTANCE DES ACTIVITES HUMAINES DANS LA STRUCTURE DU PEUPLEMENT D'ONGULES SAUVAGES DU PRW 334
4.1. Importance de l'histoire du braconnage dans le comportement des animaux *334*
4.2. Exclusion des grands ongulés sauvages par les activités pastorales *336*
5. CONCLUSION ET PERSPECTIVES 339
5.1. Apports méthodologiques et pistes pour la gestion *339*
5.2. Autres perspectives de recherche *341*

Références bibliogrphiques.....343

Annexes.....378

ANNEXE 1 : TAXONOMIE DES ONGULES AFRICAINS. D'APRES GRUBB (2005). EN GRISE, LES ESPECES PRESENTES SUR LE PRW. 379

ANNEXE 2 : EVOLUTION DES ONGULES ET ADAPTATIONS MORPHO-PHYSIOLOGIQUES DES ONGULES A LEUR ENVIRONNEMENT. 380

ANNEXE 3 : LES ONGULES TERRESTRES DU PARC REGIONAL DU W DU FLEUVE NIGER..... 381

ANNEXE 4 : ESTIMATIONS DES EFFECTIFS DES POPULATIONS DE GRANDS ONGULES DE LA REGION DU W AU DEBUT DES ANNEES 80. 382

ANNEXE 5 : COMPARAISON ENTRE L'UTILISATION ET LA DISPONIBILITE DES VARIABLES ECOLOGIQUES ET ANTHROPIQUES PAR LES GROUPES D'ONGULES SAUVAGES SUR TOUTE L'ETENDUE DU PRW A LA PERIODE DE TRANSITION ENTRE LA SAISON SECHE ET LA SAISON DES PLUIES. 384

ANNEXE 6 : COMPARAISON ENTRE L'UTILISATION ET LA DISPONIBILITE DES VARIABLES DE L'HABITAT A L'ECHELLE DU PAYSAGE PAR LES ONGULES SUR LA ZONE SANS BETAIL TRANSHUMANT A LA PERIODE DE TRANSITION, ENTRE LA SAISON SECHE ET LA SAISON DES PLUIES. 387

ANNEXE 7 : COMPARAISON ENTRE L'UTILISATION ET LA DISPONIBILITE DES VARIABLES DE L'HABITAT A L'ECHELLE DU SITE (< 1 HA) PAR LES ONGULES SUR LA ZONE HORS TRANSHUMANCE A LA MI-SAISON SECHE, EN FIN DE SAISON SECHE ET EN DEBUT DE SAISON DES PLUIES..... 389

ANNEXE 8 : COMPARAISON DES CARACTERISTIQUES ECOLOGIQUES DES BAS-FONDS ET DES ZONES ELEVEES (PLATEAUX ET COLLINES) DU PRW (HISTOGRAMMES EN GRISE) AVEC CELLES DE L'ENSEMBLE DES SITES ECHANTILLONNES (HISTOGRAMMES TRANSPARENTS). 404

ANNEXE 9 : COMPETITIVE REPLACEMENT OF DOMINANT WILD GRAZERS BY CATTLE IN PASTORAL RANGELANDS. 406

Liste des Tableaux

Tableau 1: Synthèse des besoins trophiques des ongulés liés à leur taille. 25

Tableau 2 : Synthèse des besoins trophiques des ongulés liés à l'anatomie de leur tube digestif. 29

Tableau 3 : Familles liées aux paisseurs vs. aux brouteurs (d'après Owen-Smith 1992)..... 32

Tableau 4 : Lien entre le régime alimentaire (paisseur/brouteur) des ruminant et leur anatomie digestive (d'après Hofmann 1968)..... 32

Tableau 5 : Lien entre le régime alimentaire (paisseur/brouteur) des ruminant et différents paramètres (d'après Gordon & Illius 1994). 33

Tableau 6 : Synthèse des besoins trophiques des ongulés brouteurs vs. paisseurs. 34

Tableau 7: Synthèse de la variabilité saisonnière de la disponibilité et de la qualité des ressources en eau et fourragères pour les ongulés.. 55

Tableau 8 : Principales causes de déclin général en Afrique de l'Ouest d'espèces actuellement conservées dans le PRW (traduit d'après East 1999). 59

Tableau 9 : Principales zones d'importance internationale pour la conservation des ongulés de savane en Afrique de l'ouest dans les années 90 (éléphants et hippopotames exclus). 61

Tableau 10 : Statut de quelques ongulés du PRW dans la région (à l'échelle de chaque pays) dans les années 80 et 90, d'après les estimations de Newby (juin 1982), Grettenberger (mai 1983) et East & Estes (1990, et pour l'année 2004 pour l'ensemble du PRW (Hibert et al. 2004)..... 63

Tableau 11 : Taux de rencontres des ongulés du PRW d'après des comptages terrestres préalables. 80

Tableau 12 : Résultats de comptages pédestres en fin de saison sèche entre mars et juin 2003 sur la partie Nigérienne du PRW pour un effort d'échantillonnage de 300 km. 82

Tableau 13 : Discriminating power of variables. Results of one-way ANOVA with values of different morphological variables as the dependent variable and the ungulate species as the independent variable. 91

Tableau 14 : Standardised canonical weight of former variables in the discriminant functions and correlations between former variables and canonical variables. 93

Tableau 15 : Synthesis of measurements of sampled pellets in collected pellets. 94

Tableau 16 : Results of reclassification of pellet groups with the discriminant model. 95

Tableau 17 : Definition of classes of variables used. 105

Tableau 18 : Decay rate and observed causes of pellet disappearance during the dry season. 107

Tableau 19 : Comparison of mean age of pellet-group in each variable class between shade and sun exposure.107

Tableau 20 : Age classes of new, larger shade classes. 110

Tableau 21 : Caractéristiques du dispositif de suivi des tas de fèces du cobe de Buffon sur transects pédestres dans la zone de la Tapoa. 118

Tableau 22 : Nombre d'observations directes pour l'ensemble des espèces. 120

Tableau 23 : Temps moyen passé par les cobes de Buffon dans les principales activités observées au cours du suivi de février. 131

Tableau 24 : : Recul historique sur les estimations des densités d'ongulés sur les différentes composantes du Parc régional du W. 150

Tableau 25 : Compilation des estimations de taille de populations de grands ongulés issues de comptages aériens sur les aires protégées et zones de chasse de l'Est du Burkina Faso, pour les 30 dernières années. 152

Tableau 26 : Corrélations entre variables du milieu transformées en log10. 170

Tableau 27 : Résultats de sélection de modèles basés sur les variables NDVI et les variables continues de la qualité du sol pour les différentes catégories d'ongulés étudiées sur 31 sites. 173

Tableau 28 : Comparaison des nouveaux modèles sélectionnés avec les modèles utilisant les classes de sol et la pluviométrie. Les modèles sélectionnés (delta < 2) sont en gras. 174

Tableau 29 : Coefficients des meilleurs modèles retenus disposés par ordre croissant d'AICc pour chaque catégorie d'herbivore. 174

Tableau 30 : Densité de biomasse des ongulés observés sur le PRW lors du comptage aérien d'avril 2003 (d'après Bouché et al. 2004). 180

Tableau 31 : Masse corporelle et territorialité de 11 ongulés du PRW. 187

Tableau 32 : Variables environnementales et anthropiques utilisées dans les analyses factorielles des variations spatiales de la richesse spécifique 203

Tableau 33 : Masse corporelle (en kg) et masse métabolique (en $kg^{0.75}$) des espèces d'ongulés du PRW. 212

Tableau 34 : Synthèse des résultats des analyses discriminantes (AFD) aux différentes échelles. 215

Tableau 35 : Relations des distributions des groupes d'animaux avec la distance aux signes de présence ou d'activités humaines. 221

Tableau 36 : Types de végétation considérés dans l'analyse de la sélection de l'habitat à l'échelle du paysage par les ongulés (d'après De Wispelaere 2001). 230

Tableau 37 : Tableau de synthèse sur la sélection de l'habitat de 9 ongulés du PRW, détectée par avion sur la zone hors transhumance 234

Tableau 38 : Synthèse des résultats de l'étude des relations spatiales entre les groupes des différentes espèces d'ongulés du PRW hors zone de transhumance lors du comptage aérien d'avril 2003. 245

Tableau 39 : Résultat des tests de comparaison des moyennes des variables mesurées sur les zones échantillons et sur les transects au sein de ces zones. 253

Tableau 40 : Variables mesurées par estimation visuelle dans un rayon de 50 m autour de chaque points d'observation sur les transects pédestres. 254

Tableau 41 : Nombre d'observations directes et indirectes sur les transects pédestres (432 km) dans les zones Anana, Perelegou et Kabougou en 2004..... 256

Tableau 42 : Caractéristiques d'habitat sélectionnées les ongulés du PRW en saison sèche et en début de saison des pluies, d'après les indices fèces. 263

Tableau 43 : Caractéristiques de la végétation dans différents unités paysagères, d'après les relevés de végétation sur les sites tous les 200 m sur les transects pédestres sur les zones Anana, Perelegou et Kabougou. 273

Tableau 44 : Results of the aerial census conducted in 2002 and 2003. 288

Tableau 45 : Synthesis of results. 294

Tableau 46 : Nombre total de tas de fèces comptés sur les transects dans les zones Barabo(avec bétail transhumant) et Kabougou (sans bétail transhumant). 302

Liste des figures

Figure 1: Déterminants de la biodiversité à différentes échelles croisées (issu de Olff & Ritchie 2000). 12

Figure 2 : Relations entre les processus de compétition interspécifique et la coexistence des espèces. 21

Figure 3 : Relation entre la morphologie buccale et dentaire et la sélectivité et l'efficacité de la prise alimentaire. 35

Figure 4 : Localisation du Parc Régional du W (PRW) en Afrique. 46

Figure 5 : Carte du relief du PRW (Modèle Numérique d'Elévation, USGS 2006). 46

Figure 6 : Caractéristiques climatiques de la région du PRW (d'après FAO Clim). 47

Figure 7 : Variations spatiales de la pluviométrie et de la structure de la végétation sur le PRW. 49

Figure 8 : Quelques exemples d'espèces végétales dominantes du PRW (d'après les informations d'Arbonnier 2002 et de Dulieu 2004). 50

Figure 9 : Réseau hydrographique et points d'eau de surface du PRW. Réseau hydrographique digitalisé à partir d'une image LANDSAT (L7ETM+ 1999/2000ECOPAS/CIRAD scènes 192-51 des 09/11/99 et 19/05/00). 51

Figure 10 : Distribution probable du rhinocéros noir (Diceros bicornis) dans les années 1700. Carte extraite de African rhino: status survey and action plan, 1999, by Emslie, R. & Brooks, M. & the IUCN/SSC African Rhino Specialist Group, publisher : IUCN 58

Figure 11 : Zones d'accueil des ongulés dans la région du W (complexe «WAPOK » : "W-Arly-Pendjari-Oti Mandari-Keran"). 64

Figure 12 : Estimation des zones braconnées sur le Parc national du W du Niger dans les années 80 (à gauche) et 90 (à droite). 68

Figure 13 : Evolution des zones de pâturage illégal sur le Parc du W du Niger en période de tranhsumance. 71

Figure 14 : Situation d'accessibilité du PRW par la route en 2002-2005. 81

Figure 15 : Classes of tip and indent size. 89

Figure 16 : Photographs of one representative pellet from each of 10 pellet groups. 92

Figure 17 : Results of discriminant analysis showing pellet group means separation. 93

Figure 18 : Boxplot showing reclassification quality obtained from running 1000 discriminant models built on 50 % of the data taken at random and run for the remaining data. 96

Figure 19 : Summary diagram of main criteria for the discrimination of pellets of six ungulates in the WRP. ... 97

Figure 20 : Buffon's kob pellets ranging from dark and fresh (class c1) to lighter and older (class c4). 105

Figure 21 : Pellet-group shade versus the pellet-group age. 108

Figure 22 : Box-and-whisker plots showing lifetime of new shade classes of pellets. 109

Figure 23 : Probability (%) that the age attributed to a pellet group of a given colour shade is lower than or equal to the actual age. 113

Figure 24 : Zone d'étude du dispositif 1. 118

Figure 25 : Distribution des animaux et des tas de fèces chez le cobe de Buffon. 120

Figure 26 : Distribution des animaux et des tas de fèces chez le cobe Defassa. 121

Figure 27 : Distribution des animaux et des tas de fèces chez le guib harnaché. 121

Figure 28 : Distribution des animaux et des tas de fèces a) chez la gazelle à front roux, décembre 03, b) chez l'hippotrague rouan, décembre 03 122

Figure 29 : Zone d'étude du dispositif 2. 125

Figure 30 : Etude des relations spatiales entre les groupes de cobes de Buffon et les tas de fèces récents observés entre le barrage et le campement de la Tapoa à l'aide de la fonction bivariée L12. 128

Figure 31 : Distribution spatiale des tas de fèces (a) et des animaux observés (b) durant le suivi de février 05 entre le barrage et le campement de la Tapoa. 129

Figure 32 : Distribution spatiale des tas de fèces (a) et des animaux observés (b) durant le suivi d'avril 05 entre le barrage et le campement de la Tapoa. 130

Figure 33 : Résultats de l'analyse discriminante des classes de densité de tas de fèces calculé sur des pixels de 100 m de résolution dans l'espace multivarié des indices de chaque activité. 131

Figure 34 : Cartes de densité des tas de fèces et d'animaux observés dans leurs différentes activités en février, sur une grille virtuelle de 100 m de résolution recouvrant la zone d'étude. Les pixels les plus sombres indiquent des densités plus élevées. 132

Figure 35 : Relation entre intensité d'activité et densité de tas de fèces en février (sur une grille de 100 m de résolution).L'intensité d'activité est mesurée par le nombre total d'animaux observé dans l'activité pendant le suivi de 5 jours. 132

Figure 36 : Formations végétales sur la zone d'étude (dispositif 1) (d'après carte CIRAD, résolution 30 m). 135

Figure 37 : Cartes des différentes variables environnementales mesurées sur la zone du dispositif 2, avec une résolution 50 m. Les pixels plus foncés indiquent des valeurs plus élevées. 136

Figure 38 : Comparaison des proportions des formations végétales disponibles et utilisées par les cobes de Buffon en saison sèche, a) d'après les observations directes (groupes d'animaux) b) d'après la distribution spatiale des tas de fèces.. 138

Figure 39 : Rapports de Manly mesurant la sélection des formations végétales par les cobes de Buffon en saison sèche (% utilisé / % disponible), a) d'après les observations directes (groupes d'animaux) b) d'après la distribution spatiale des tas de fèces. 138

Figure 40 : Rapports de Manly mesurant la sélection du niveau d'ouverture du milieu par les cobes de Buffon en saison sèche (% utilisé / % disponible). a) d'après les observations directes (groupes d'animaux) b) d'après

la distribution spatiale des tas de fèces. Dans les deux cas, on observe, pour le niveau de densité mesuré le plus bas, un rapport de sélection supérieur à 60. 139

Figure 41 : Résultats de l'ENFA pour les tas de fèces. 140

Figure 42 : Résultats de l'ENFA pour les groupes de cobes de Buffon directement observés. 141

Figure 43 : Histogrammes univariés des valeurs des variables d'origine prises par les points disponibles (transparent) et utilisés (gris). 142

Figure 44 : Cartes de distribution des cobes de Buffon dans leurs différentes activités, résolution 50 m. 142

Figure 45 : Résultat de l'OMI montrant les différences de sélection des cobes de Buffon selon leur activité. 143

Figure 46 : Histogrammes univariés des valeurs des variables d'origine prises par les pixels disponibles (transparent) et utilisés (gris) par les cobes de Buffon dans leurs différentes activités. 144

Figure 47 : Tendances des populations d'ongulés sur le Parc du W du Niger dans les années 90 indiquées par les indices kilométriques routiers. 155

Figure 48 : Carte de prédiction de la biodiversité mondiale des grands herbivores (en % du pool d'espèces continental : N = 99) de Olff et al. (2002). 160

Figure 49 : Séparation des ongulés du PRW par la masse corporelle. 162

Figure 50 : Localisation des sites utilisés dans la méta-analyse et cartes d'intensité des différentes variables environnementales prises en compte dans les modèles. 167

Figure 51 : Réponse des différentes catégories d'ongulés aux variations de variables environnementales en termes de variations spatiales de densité de biomasse. 175

Figure 52 : Classes de qualité de sol définies par Bell (1982) dans l'espace défini par la teneur du sol en bases échangeables et en azote. 179

Figure 53 : Comparaison des abondances d'ongulés sauvages observées sur le PRW avec celles prédites à partir des modèles basés sur la qualité du sol, la pluviométrie et des indices de quantité et de qualité du fourrage issus des images NDVI. 181

Figure 54 : Comparaison des abondances d'ongulés, bétail transhumant inclus, observées sur le PRW avec celles prédites à partir des modèles basés sur la qualité du sol, la pluviométrie et des indices de quantité et de qualité du fourrage issus des images NDVI. 183

Figure 55 : Répartition des ongulés sur le PRW, comptage aérien d'avril 2003. 188

Figure 56 : Exemple théorique pour illustrer que selon l'échelle d'analyse, les structures d'agrégation spatiale ne sont pas mises en évidence de la même façon. 190

Figure 57 : Localisation sur le PRW et niveau d'agrégation spatiale des groupes d'animaux mesurée par la fonction L, chez les différentes espèces d'ongulés observées lors du comptage total aérien d'avril 2003. 192

Figure 58 : Exemple théorique où deux espèces de même affinité écologiques associées fortement à un même type d'habitat ne révèlent pas un niveau semblable d'association spatiale du fait de leur abondance. 193

Figure 59 : Exemple théorique de structures spatiales liées à la détection par comptage aérien. 193

Figure 60 : Détermination de l'aire minimale sur laquelle toutes les espèces observées ont été trouvées. 195

Figure 61 : Problème d'ajustement entre les limites du Parc et la grille d'analyse lié à sa résolution (effet de bord). 197

Figure 62 : Ecarts de la richesse spécifique moyenne observée à la richesse spécifique théorique sous l'hypothèse d'une distribution uniforme des groupes d'animaux, en fonction de la résolution de la grille d'analyse. 198

Figure 63 : Variations du nombre moyen de formations végétales et de l'hétérogénéité moyenne de la végétation en fonction de la résolution de l'échelle d'analyse. 199

Figure 64 : Schéma représentatifs des éléments du paysages considérés dans l'analyse de sélection des ongulés. 201

Figure 65 : Cartes de richesse spécifique des ongulés du PRW et des variables environnementales lors du comptage aérien d'avril 2003. 204

Figure 66 : Cercles des corrélations des variables étudiées avec les axes factoriels des ACP calculées sur les pixels aux différentes résolutions. 205

Figure 67 : Résultats de l'analyse discriminante des niveaux de richesse spécifique dans des pixels de 15 km de large par les variables environnementales. 206

Figure 68 : Variations de richesse spécifique dans des pixels de 15 km de large en fonction des variables identifiées par l'AFD. 207

Figure 69 : Résultats de l'analyse discriminante des niveaux de richesse spécifique dans des pixels de 10 km de large par les variables environnementales. 208

Figure 70 : Variations de richesse spécifique en ongulés sur des pixels de 5 km de large en fonction de la distance aux limites du parc du W, à l'intérieur du parc. 208

Figure 71 : Résultats de l'analyse discriminante des niveaux de richesse spécifique dans des pixels de 5 km de large par les variables environnementales, à plus de 20 km à l'intérieur du parc. 209

Figure 72 : Variations de la richesse spécifique en ongulés en fonction du niveau de repousse de la végétation dans la zone centrale du PRW en avril 2003. 209

Figure 73 : Distribution des camps de braconniers sur le PRW détectés lors du survol aérien d'avril 2003. Les camps sont représentés par des croix rouges. 210

Figure 74 : Variations spatiales de l'abondance des ongulés (masse métabolique) sur le PRW à différentes échelles, en avril 2003. 213

Figure 75 : Variations d'abondance totale des ongulés dans des pixels de 15 km de large en fonction des variables identifiées par l'AFD. 214

Figure 76 : Variations d'abondance des petits ongulés dans des pixels de 15 km de large. 216

Figure 77 : Variations d'abondance totale des ongulés dans des pixels de 10 km de large en fonction des principales variables identifiées par l'AFD. 216

Figure 78 : Variations d'abondance des petits ongulés dans des pixels de 10 km de large en fonction des principales variables identifiées par l'AFD. 217

Figure 79 : Variations d'abondance totale des ongulés dans des pixels de 5 km de large en fonction des principales variables identifiées par l'AFD. 217

Figure 80 : Variations d'abondance des petits ongulés dans des pixels de 5 km de large en fonction des principales variables identifiées par l'AFD. 217

Figure 81 : Cercle des corrélations entre les différentes variables étudiées. L'axe horizontal représente le premier axe de l'ACP et l'axe vertical le second. 219

Figure 82 : Résultats de l'analyse de la marginalité des niches des ongulés du W dans l'espace des variables jouant particulièrement sur la structure du peuplement en fin de saison sèche - début de saison des pluies, à partir des données du comptage aérien d'avril 2003. 220

Figure 83 : Exemple théorique dans lequel les espèces d'ongulés s'assemblent dans l'espace géographique du fait de leur sélection spécifique. 223

Figure 84 : Identification d'une zone d'étude sur laquelle l'influence du pastoralisme aurait été moindre en avril 2003. 225

Figure 85 : Distribution supposée des ongulés du PRW par rapport aux points d'eau de surface. 227

Figure 86 : Dépendance supposée des ongulés du W à la qualité et à la quantité du fourrage, en fonction de leur masse corporelle. Le régime est donné pour la saison sèche. 228

Figure 87 : Prédictions sur la position des ongulés du PRW dans l'espace écologique défini par le niveau de production du milieu (quantité de fourrage) et la distance aux points d'eau de surface (échelle du paysage). 228

Figure 88 : Cercle des corrélation des variables avec les deux premiers axes factoriels de l'ACP calculée sur ces variables. L'axe horizontal représente le premier axe de l'ACP et l'axe vertical le second. 231

Figure 89 : Résultats de l'O.M.I. montrant la sélection de l'habitat chez 9 espèces d'ongulés du PRW au niveau de variables mesurées à l'échelle du paysage. 232

Figure 90 : Figure 90 : Moyenne du niveau de productivité de la végétation sur les sites utilisés par les différentes espèces (sauf éléphant) en fonction de leur masse métabolique. 233

Figure 91 : Tolérance de niche réalisée, calculée sur les variables environnementales (centrées réduites) à l'échelle du paysage en fonction de la masse métabolique. 235

Figure 92 : Amplitude de niche réalisée, calculée sur les types de végétation à l'échelle du paysage en fonction de la masse métabolique. 236

Figure 93: Projection des niches réalisées de 9 ongulés du PRW en fin de saison sèche - début de saison des pluies, dans le plan formé par les variables centrées réduites difndvi (comme indicateur de la productivité primaire) et deau (distance au point d'eau le plus proche). 238

Figure 94 : Projection des barycentres des niches réalisées de 9 ongulés du PRW en fin de saison sèche - début de saison des pluies, dans le plan formé par les variables centrées réduites difndvi. 238

Figure 95 : Distribution des différents types d'espèces ayant des sélections similaires à l'échelle du paysage, observés sur la zone hors transhumance du PRW lors du comptage aérien d'avril 2003. 239

Figure 96 : Résultats de l'analyse discriminante sur vecteurs propres du graphe de voisinage. 242

Figure 97 : Variations spatiales de la composition des assemblages d'espèces d'ongulés sauvages sur la zone hors transhumance en avril 2003. 243

Figure 98 : Relations spatiales entre les groupes d'éléphants et les groupes des autres espèces en zone hors transhumance en avril 2003. 244

Figure 99 : Comparaison des variations spatiales du niveau de repousse fourragère (a) avec le gradient spatial d'assemblages d'espèces d'ongulés (b) défini par l'axe 2 de l'analyse discriminante sur vecteurs propres du graphe de voisinage, lors du comptage aérien 246

Figure 100 : Exemple d'agrégation de groupes d'éléphants lors du comptage aérien d'avril 2003. 247

Figure 101 : Prédictions sur la séparation écologique des ongulés du PRW. Les cercles délimitent les domaines de conditions environnementales utilisées. 251

Figure 102 : Dispositif des transects de suivi des indices indirects (tas de fèces) sur le PRW en 2004. 252

Figure 103 : Résultats des analyses O.M.I à l'échelle du paysage, à partir des données de relevés de tas de fèces sur transects pédestres sur les zones Anana, Perelegou et Kabougou en 2004. 258

Figure 104 : Evolution saisonnière de la fréquentation des zones Anana, Perelegou et Kabougou par les ongulés en 2004. 259

Figure 105 : Sélection de l'espace par les différentes espèces d'ongulés du PRW et assemblages de ces espèces en fonction de la distance aux points d'eau d'après l'information apportée par les indices indirects (tas de fèces) sur les transects dans les zones Anana, Perelegou et Kabougou en saison sèche et début de saison des pluies 2004. 260

Figure 106 : Dynamique de sélection des bas-fonds par les différentes espèces d'ongulés du PRW hors zone de transhumance, d'après l'information apportée par les indices indirects (tas de fèces) sur les transects dans les zones Anana, Perelegou et Kabougou en 2004. 261

Figure 107 : Exemples de régularité et de variation de comportement de sélection de la repousse de végétation sur le gradient écologique du PRW, en début de saison des pluies hors zone de transhumance. 276

Figure 108 : Résultats de l'analyse factorielle des correspondance sur le tableau du nombre sites échantillonné (< 1 ha) pour 3 classes de difndvi (en lignes) et chaque combinaison de niveaux de repoussess ligneuses et herbacées (en colonne) pour la zone Anana en début de saison des pluies. 277

Figure 109 : Distribution spatiale des ongulés sauvages et des troupeaux de vaches en transhumance, lors du comptage aérien de mai 2002 sur le parc du W (d'après Rouamba et al. 2002). 281

Figure 110 : Distribution spatiale des ongulés sauvages et des troupeaux de vaches en transhumance, lors du comptage aérien d'avril 2003 sur le parc du W (d'après Bouché et al. 2004). 282

Figure 111 : Ungulate spatial distribution within the W regional Park during the 2003 aerial census. 290

Figure 112 : Bivariate L fonction calculated for wild ungulate species groups related to cattle herds with the 2002 (a) and 2003 (b) dataset. 292

Figure 113 : Pattern of spatial segregation of wild ungulate groups from cattle herds in relation to body mass and feeding style (from the 2003 dataset, without the elephant). 293

Figure 114 : Average size of wild species groups at given distances from an arbitrary herd of cattle (from the 2003 dataset)..... 293

Figure 115 : Average group size of herd of cattle at given distances from an arbitrary group of the given wild species (from the 2003 dataset). 294

Figure 116 : Spatial response of wild ungulate to cattle proximity in terms of biomass (2003 dataset). 295

Figure 117 : Positionnement des transects pédestres de suivi des fèces sur la zone Barabo. 301

Figure 118 : Différences des évolutions des $IK_{tas\ de\ fèces}$ entre les zones Kabougou et Barabo. 303

Figure 119 : Différences des $IK_{tas\ de\ fèces}$ entre les zones Kabougou et Barabo. 304

Figure 120 : Distribution des camps de braconniers sur le PRW détectés lors du survol aérien d'avril 2003. Les camps sont représentés par des croix rouges. 306

Figure 121: Résultats de l'ENFA indiquant la sélection de l'habitat par les troupeaux de vaches sur l'est du PRW. 308

Figure 122 : Histogrammes des valeurs des variables sur les pixels utilisés par les troupeaux de vaches (en gris foncé) et sur l'ensemble des pixels de la zone de transhumance (en transparent). 309

Figure 123 : Position des bouses de vaches observées sur les transects pédestres de la zone Barabom. 310

Figure 124 : Sélection de l'habitat par les troupeaux de vaches en transhumance sur la zone Barabo, en fin de saison sèche (a) et en début de saison des pluies (b). 311

Figure 125 : Distribution des grandes espèces d'ongulés observées en fin de saison sèche : mise en évidence d'une séparation spatiale entre espèces domestiques et sauvages. 315

Figure 126 : Echelles spatiales de l'étude et organisation de la thèse. 318

Figure 127 : Taux de rencontres des ongulés sauvages par différentes méthodes dans la partie Nigérienne en fin de saison sèche – tout début de saison des pluies. 322

Figure 128 : Distribution des aires protégées en Afrique (d'après la World Database on Protected Areas (WDPA) de l'UNEP-WCMC). 326

Figure 129 : Séparation et chevauchement des niches des espèces paisseuses en mi-saison sèche dans l'espace réduit défini par l'altitude, la distance aux points d'eu et la hauteur d'herbe. 331

Figure 130 : Comparaison des densités de biomasse ; d'une part des paisseurs sauvages en zone sans bétail et d'autre part des vaches en zone de transhumance avec celle prédite par le modèle environnemental. 338

Introduction

Les savanes africaines sont habitées par la plus riche et la plus spectaculaire des faunes de grands herbivores de la planète (Cumming 1982). Certains écosystèmes protégés en Afrique de l'Est comptent jusque plus de 20 espèces d'ongulés. Cette diversité remarquable représente à la fois une ressource naturelle pour l'Homme, mais aussi un élément fonctionnel à part entière de ces écosystèmes (McNaughton et al. 1998).

Sous la forme de produit du tourisme visuel et cynégétique, la diversité des grands herbivores peut apparaître comme une richesse sociale et économique évidente, mais qui pourrait être encore davantage valorisée (Chardonnet 1995, Getz et al. 1999). Elle semble en effet être un paramètre important du niveau de productivité secondaire des écosystèmes de savane et ainsi déterminer la quantité de protéines animales et autres ressources dérivées recherchées par l'Homme (Fritz & Duncan 1994). L'optimisation de cette productivité à partir de systèmes multi-espèces utilisant de façon plus diversifiée et plus durable les ressources du milieu, est un enjeu important pour le développement de systèmes de production alternatifs aux grands systèmes d'élevage monospécifique actuels (Du Toit & Cumming 1999).

En outre, il a été mis en évidence que la diversité des ongulés sauvages jouait un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes de savane (McNaughton et al. 1988, Mc Naughton 1992, Huntly 1991, Olff & Richie 1998) et le maintien de la diversité du reste de la biocénose (ex : Olivier & Laurie 1974, Adler et al. 2001). Les études de McNaughton (1976) au Serengeti par exemple ont montré l'importance de la pâture par les gnous dans la stimulation de la repousse herbeuse et la dynamiques de la production primaire (Cumming 1982, McNaughton et al. 1998). Les éléphants, en abattant, arrachant et émondant les arbres sont connus pour profondément modifier la structure de la végétation (Laws 1970, Cumming 1982), entraînant des successions de formations végétales qui peuvent être propices (ou non) à d'autres espèces (Bell 1970, 1971, Vesey-Fitzgerald 1960). Des espèces plus petites, telles que les impalas (Aepyceros melampus) ou les steenbucks (Raphicerus campestris) peuvent limiter le recrutement des arbres en broutant les rejets et les plantules (Belsky 1984, Du Toit 1990). Les ongulés peuvent également intervenir de façon majeure dans les cycles des nutriments tels que l'azote (exemple chez les brouteurs : Fornara 2005), en fertilisant certaines zones avec leurs crottes et leur urine (McNaughton et al. 1988).

D'une manière générale, les facteurs susceptibles d'intervenir dans l'organisation des peuplements sont les mêmes que ceux déterminant leur diversité spécifique. Plus largement, l'étude de l'organisation des peuplements permet donc de caractériser certaines composantes

de la biodiversité, d'identifier les facteurs qui la modifient pour mieux la protéger et de mieux connaître son rôle sur le reste de l'écosystème. Une meilleure compréhension des processus écologiques à l'origine de la biodiversité a pour application, par exemples, de prédire quelles espèces ou groupes d'espèces sont le plus vulnérables à la fragmentation et à la perte des habitats, à l'invasion par d'autres espèces ou de définir les conditions nécessaires de restauration de certains habitats pour retrouver de hauts niveaux de biodiversité (Ritchie 2002).

Une façon d'étudier cette diversité sur un écosystème est de considérer la structure du peuplement constitué des populations d'ongulés qui y coexistent. Plus précisément, cette structure peut être caractérisée par le nombre d'espèces, leur nature, leur abondance et la façon dont leurs distributions spatiales s'agencent (Barbault 2000). En termes statistiques, cette structure est finalement une réponse multi-variée ou une intégration de variables dépendantes. Si les déterminants d'abondance des ongulés ont commencé à être identifiés (Fritz & Duncan 1994, Fritz 1997, Fritz et al. 2002), ceux de leur coexistence et de leur diversité sont encore mal connus malgré quelques avancées récentes (Ritchie & Olff 1999, Belovsky 1997, Olff et al. 2002). La plupart des modèles s'intéressant à la diversité des peuplements d'ongulés de savane ont été développés à partir d'études réalisées en Afrique de l'Est ou australe. Celles-ci ont commencé à mettre en évidence l'importance des ressources à travers des variables éco-géographiques (ex : eau de surface, productivité primaire, qualité du sol : Sinclair 1974, Owen-Smith 1990, Mduma et al. 1999, Georgiadis et al. 2003), et des interactions interspécifiques (Sinclair 1985, Gasaway et al. 1996, Sinclair et al. 2003, Grange et al. 2004, Tambling & du Toit 2005) dans la structuration des peuplements d'ongulés sauvages.

En Afrique de l'Ouest, le peuplement humain et les traditions pastorales qui s'y sont développées depuis longtemps ont pu avoir un impact important par le passé et peuvent participer encore aujourd'hui à la structure des peuplements d'ongulés. Les principaux espaces encore recouverts de grandes étendues de savane relativement peu dégradées sont abrités par les aires protégées. Celles-ci préservent depuis une cinquantaine d'années les derniers vestiges d'une biodiversité en déclin dans la région et sur l'ensemble du continent Africain (East 1999). Toutefois, suite à l'expansion démographique humaine (Sayer 1979, Barnes 1999) et aux mouvements de populations liés aux sécheresses des années 70 et 80 au Sahel (Jones 1973, Roth & Douglas Hamilton 1991), les ressources naturelles des aires protégées ainsi que les

surfaces qu'elles représentent sont de plus en plus convoitées (Sournia 1998, Toutain 2001, Toutain et al 2004). Les grands herbivores sauvages d'Afrique de l'Ouest seraient particulièrement menacés par la dégradation de leurs habitats et la compétition avec le bétail y compris sur les aires protégées (Poché 1973, Grettenberger 1984, East 1999, Bernus 1984). Il a été montré que le taux d'extinction des grands mammifères est beaucoup plus important en Afrique de l'Ouest qu'ailleurs en Afrique (Brashares et al. 2001) et il semblerait que les peuplements d'ongulés y montrent des structures différentes de celles observées sur d'autres écosystèmes de savane d'Afrique de l'Est ou australe. Les peuplements présenteraient notamment un déficit en espèces brouteuses important ainsi qu'une abondance moindre en espèces de grande taille (Fritz 1997). Ces structures pourraient être également déterminées par les conditions environnementales particulières d'Afrique de l'Ouest, notamment au niveau de la pluviométrie et de la qualité des sols (Fritz 1997). Dans ce contexte, l'Afrique de l'Ouest apparaît comme une région originale dans laquelle les déterminants de la structure des peuplements d'ongulés restent à étudier. Se pose en particulier la question de l'impact du pastoralisme sur l'abondance et la coexistence des ongulés sauvages.

Cette thèse se base sur des observations de terrain dans cette région d'Afrique et devrait contribuer à élargir le champ de connaissance sur les processus de structuration des peuplements d'ongulés sur le Continent. L'étude a été menée sur le Parc Régional du W du Niger (PRW), un vaste complexe écologique (10200 km²) réunissant les parcs nationaux du W du Bénin, du Burkina Faso et du Niger, dans le cadre du Projet Européen de développement ECOPAS (ECOsystèmes Protégés de l'Afrique Sub-Saharienne). Le Projet est né d'un accord international entre le Burkina Faso, le Bénin et le Niger pour réhabiliter les aires protégées de la région des parcs du W et définir un plan de gestion concertée. Cette étude s'inscrit dans plusieurs axes de recherche appliquée du Projet ECOPAS en ayant pour objectifs de développer une meilleure connaissance 1) sur l'état et 2) sur les déterminants écologiques et anthropiques de la biodiversité sur le PRW, dans sa composante grande faune ongulée. Etant donné que le peuplement du PRW n'avait jamais été étudié sur l'ensemble du PRW, cette thèse a permis de compiler de rares données historiques et de générer de nouvelles données. Il s'agit donc d'une étude essentiellement exploratoire.

Le document s'articule en quatre grandes parties :

1) La première partie offre une synthèse bibliographique sur les relations entre les ressources et la structure des peuplements et caractérise l'originalité de la diversité des ongulés africains.

Les principales questions de recherche étudiées dans cette thèse sont ensuite définies au regard des contraintes alimentaires des ongulés et du contexte écologique et anthropique du PRW.

2) Une grande part du travail de terrain a fait l'objet d'une recherche à part entière de méthodes d'échantillonnage adaptées aux objectifs et aux contraintes logistiques et écologiques. Cette recherche est présentée dans une deuxième partie méthodologique.

3) La troisième partie réunit quatre chapitres de résultats sur les déterminants écologiques et anthropiques de la structure du peuplement d'ongulés sauvages sur le PRW. Elle décrit en particulier à la fois les structures d'abondances et les structures spatiales du peuplement d'ongulés. Elle tâche de les mettre en relation avec la distribution des ressources en s'intéressant à la sélection de l'habitat par les différentes espèces, mais aussi avec la distribution des activités humaines.

4) Enfin, dans la quatrième partie, les résultats obtenus sont synthétisés et font l'objet d'une discussion générale.

Partie 1

Cadre scientifique et contexte du PRW

1. La structure du peuplement : aspects théoriques

1.1. Etude de la diversité des peuplements : quelques définitions

L'écologie est définie comme l'étude du système de relations qui lie les organismes vivants à d'autres organismes et à leur environnement physico-chimique. L'unité fondamentale de ces systèmes écologiques est la **population**, qui se définit au sens large comme l'ensemble d'individus de même espèce coexistant dans le milieu considéré. Une **espèce** est caractérisée par un groupe d'êtres vivants présentant un ensemble de caractéristiques morphologiques, anatomiques, physiologiques, biochimiques et génétiques, communes, qui sont effectivement ou potentiellement interféconds et dont la descendance est fertile. La délimitation concrète des systèmes écologiques dépend de l'objectif de l'étude et de l'état de connaissance dans le domaine. Etant donné le très grand nombre d'espèces cohabitant généralement dans un écosystème, il est difficile de pouvoir étudier une biocénose complète (i.e. l'ensemble des populations occupant un même milieu, population par population). Les écologues se concentrent en général soit sur un nombre limité d'espèces reconnues pour leur importance particulière dans le fonctionnement des systèmes écologiques (espèces dominantes, espèces clé de voûte, espèces ingénieurs, etc.) soit sur des ensembles plus grands d'espèces, regroupées sur la base de leurs similitudes fonctionnelles et appelés groupes fonctionnels. Dans la littérature écologique de langue anglaise, le terme de ***guild*** est apparu dans les années 60 (Root 1967) pour désigner des groupements d'espèces taxonomiquement proches et particulièrement homogènes du point de vue fonctionnel puisque appartenant à un même niveau trophique, c'est à dire utilisant de mêmes ressources alimentaires. La **ressource** peut-être définie comme une substance ou un facteur qui peut entraîner une augmentation des taux de croissance lorsque sa disponibilité dans le milieu s'accroît, et qui est consommé par le type d'organisme considéré (Tilman 1982). Le terme de **peuplement** ou de **communauté** a été réservé pour des ensembles plus vastes, réunissant plusieurs guildes. La signification de peuplements, guildes, groupes fonctionnels, etc. dont l'usage est très souple, dépend finalement surtout de la problématique en fonction de laquelle ils sont définis.

La **coexistence** désigne la présence simultanée dans un même espace de plusieurs individus appartenant à des catégories différentes, en ce qui nous intéresse à des espèces différentes. Etudier la coexistence des espèces au sein d'un peuplement revient à essayer de comprendre pourquoi certaines espèces se maintiennent ensemble dans un même espace alors que d'autres

pas, et comment les espèces vivent ensemble, c'est-à-dire dans quelles abondances absolues et relatives, mais aussi comment elles se partagent les ressources et comment elles interagissent entre elles de manière plus générale. Selon Barbault (2000), si l'on admet que les peuplements présentent des structures interprétables en terme de relations entre les espèces constitutives, et de relations entre celles-ci et les autres facteurs de l'environnement considéré, on peut considérer que les peuplements sont des systèmes fonctionnels organisés. Le terme "**structure**" est dérivé du latin *struere* (construire) et désigne la « manière dont les parties d'un tout sont arrangées entre elles » (Larousse) mais aussi un « ensemble organisé de rapports » (Petit Robert). Dans l'usage qui en est fait en écologie, à propos de peuplements, le terme recouvre finalement ces deux sens un peu différents: 1) il peut désigner une **organisation numérique** (structure taxonomique ou structure d'abondances) ou un mode de **distribution spatiale** des populations composant le peuplement étudié ; 2) dans d'autres cas le terme de structure s'applique à **l'organisation fonctionnelle** du peuplement.

La **structure des peuplements** est classiquement caractérisée par leur composition taxonomique, leur densité ou leur biomasse globale, par leur richesse spécifique (nombre d'espèces coexistantes) et par leur diversité spécifique, qui prend en compte les abondances relatives de chaque espèce présente. La coexistence des individus de différentes espèces à une échelle d'espace et de temps donnée peut également être abordée par l'étude de leur distribution spatiale et de leur organisation trophique.

1.2. Diversité des facteurs responsables de l'organisation et de la dynamique des peuplements

L'étude des déterminants de la structure des peuplements et des mécanismes de coexistence des espèces se base généralement sur deux grandes hypothèses : 1) les structures observées résultent des contraintes exercées par l'environnement et des compromis que réalisent les organismes et les populations pour y faire face ; 2) il est possible de s'appuyer sur ces structures ou éléments de structure pour dégager les processus écologiques qui les déterminent. Parmi ces processus, on distingue les processus "horizontaux" qui mettent en jeu les relations inter et intra spécifiques à l'intérieur du peuplement et les processus "verticaux" qui font référence à la position du peuplement dans son environnement biotique et physique. Avant les années 70, la plupart des théories sur l'organisation des communautés accordaient

un rôle central aux processus horizontaux, et en particulier à la compétition interspécifique dans l'évolution des organismes et la structuration des communautés (Lyell 1832, Darwin 1859, Hutchinson 1959, MacArthur 1972, Connell 1983, Schoener 1983, Gurevitch et al. 1992). Cette prépondérance de la compétition interspécifique a toutefois été remise en cause par les résultats de nombreuses études empiriques (Begon et al. 1996), mettant en évidence l'intervention d'autres mécanismes (Connor & Simberloff 1979, 1984, Simberloff & Boecklen 1981, Strong et al. 1984, Connell 1990). L'étude de la part relative, au sein des processus verticaux, du contrôle des populations par la prédation ("top-down forces") et de celui par les ressources ("bottom-up forces") reste d'actualité en écologie des peuplements (revue dans Hunter & Price 1992). Selon les modèles "bottom-up", ce sont l'abondance et la diversité des niveaux trophiques inférieurs qui contrôlent la diversité des niveaux trophiques supérieurs (Hunter & Price 1992, Siemann 1998, Siemann et al. 1998).

Il apparaît finalement que l'organisation et la dynamique des peuplements peuvent être attribuées à une grande diversité de facteurs (Menge & Sutherland 1987, Dunson & Travis 1991, Gurevitch et al. 2000), que Barbault (1992) classe ainsi : la probabilité de colonisation ; les facteurs physiques : la structure physique du milieu, des facteurs limitants (ex : eau, température, éléments minéraux), la variabilité imprévisible de certains facteurs ; les facteurs biotiques : la production du milieu, la diversité des ressources disponibles, la compétition interspécifique, la prédation, le parasitisme, le mutualisme. Beaucoup de ces facteurs sont inter reliés et interviennent à des échelles différentes, ce qui amplifie la difficulté pour identifier la part de chaque facteur dans la variance de la structure des peuplements. Dans cette étude, je me suis focalisé sur les effets horizontaux liés aux interactions interspécifiques et les effets verticaux bottom-up liés aux ressources.

1.3. Importance de l'échelle d'observation

L'**échelle** d'observation est caractérisée par son **grain**, c'est-à-dire la résolution des grandeurs mesurées, et son **étendue**, qui correspond à la taille de la fenêtre d'observation (Chust et al. 2003). On peut ainsi concevoir un ensemble d'espèces dans une étendue donnée comme un sous-ensemble d'espèces dans une étendue plus large (Olff et al. 2002). Les échelles spatiales et temporelles auxquelles les études des peuplements sont menées déterminent donc beaucoup

les structures qui seront observées (Ricklefs 1987, Wiens 1989, Levin 1992, Caley & Schluter 1997, Gaston & Blackburn 1999).

D'autre part, les caractéristiques de la structure des peuplements sont déterminées par des mécanismes opérant à différentes échelles (Turner 1989, Olff et al. 2002). Les processus et les paramètres importants à une échelle ne sont pas forcément important ou prédictifs à une autre échelle (Turner 1989, Wiens 1989, Levin 1992, Wiens et al. 1993). Il est donc important que les études ne se limitent pas toujours à une seule échelle d'observation (voir Dayton & Tegner 1984, Giller & Gee 1987, Frost et al. 1988, Wiens 1989, Levin 1992, Wiens et al. 1993, Brown 1995). Autrement dit, même si le peuplement est défini, selon la problématique, à des échelles d'espace et de temps données, il est souvent important d'en étudier la structure à différentes échelles pour en comprendre l'organisation générale et le fonctionnement.

Huston (1999) et Ricklefs & Schluter (1993) distinguent deux échelles pour les déterminants de la biodiversité : l'échelle régionale et l'échelle locale. A des échelles larges de temps et d'espace (échelle régionale), on attribue généralement les variations de diversité spécifique aux événements climatiques, à des différences de **migration** des organismes, de **spéciation** et d'**extinction** (MacArthur & Wilson 1967, MacArthur & Levins 1967). La surface du milieu (MacArthur & Wilson 1967, Terborgh 1973, Brown & Lomolino 2000), le niveau d'isolement de l'écosystème, la position géographique des barrières et des corridors de dispersion des organismes sont déterminants dans les processus mis en jeu (Ricklefs 1987). A une échelle plus fine, la composition du peuplement serait plutôt déterminée par des processus tels que la **compétition**, le **mutualisme**, la **prédation**, le **parasitisme** et les maladies, la mortalité dépendant de la **densité**, la **productivité** des ressources et la **différenciation** des ressources. Mais on retrouve également à petite échelle l'aspect dynamique de la diversité spécifique locale lié aux arrivées et départ des individus, aux colonisations et extinctions locales, tout particulièrement chez les espèces mobiles. Olff & Ritchie (2000) préfèrent distinguer trois niveaux d'agrégation imbriqués (Figure 1).

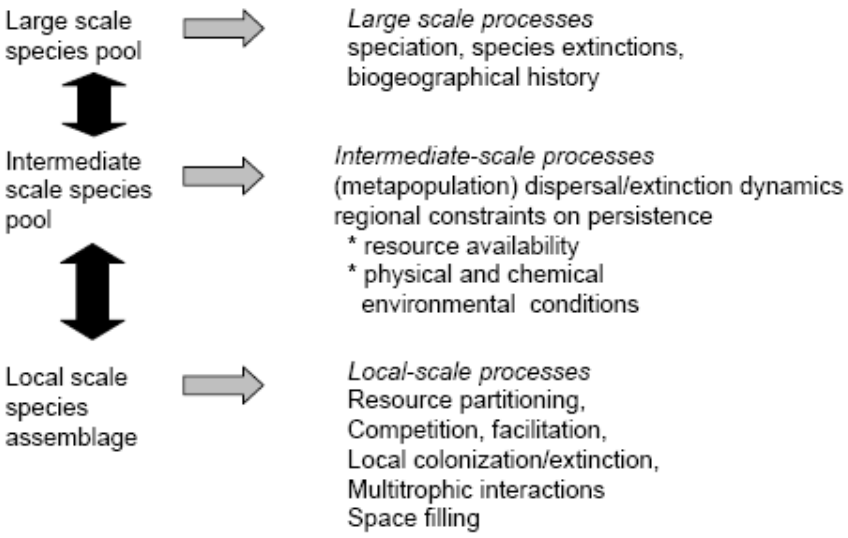


Figure 1: Déterminants de la biodiversité à différentes échelles croisées (issu de Olff & Ritchie 2000).

Ils considèrent que la composition du peuplement à une échelle spatiale donnée peut finalement être toujours vue comme un sous-échantillon de la composition à une échelle plus grande. On voit donc ici l'importance de l'échelle régionale pour expliquer des structures à des échelles plus petites (Sykes et al. 1994, Partel et al. 1996).

Une augmentation de la diversité à l'échelle régionale n'induit cependant pas obligatoirement une augmentation de la diversité à l'échelle locale. On parle par exemple de **diversité locale saturée** lorsque la diversité spécifique locale n'augmente pas linéairement avec la diversité régionale et atteint un seuil (Ricklefs & Schluter 1993, Caley & Schluter 1997, Huston 1999) du fait des processus intervenant à l'échelle locale. Inversement, les processus intervenant à petite échelle peuvent déterminer les structures que l'on observera à grande échelle (Brown & Nicoletto 1991).

Dans cette étude, j'ai considéré les trois échelles définies dans le schéma de Olff & Ritchie (2000), en m'intéressant notamment aux déterminants des variations de la structure des peuplements d'ongulés en Afrique et dans le PRW, et au partage des ressources entre espèces à l'échelle de l'habitat.

1.4. Importance des modalités de partage des ressources entre espèces dans la structuration du peuplement

1.4.1. Notions de compétition interspécifique et de niche écologique

« *Il y a compétition lorsque plusieurs organismes (de même espèce ou d'espèces différentes) utilisent des ressources communes présentes en quantité limitée ou, si ces ressources ne sont pas limitantes, quand, en les recherchant, les organismes en concurrence se nuisent* » (Birch 1957). On parle ainsi de **compétition par exploitation** ou par **déplétion** lorsqu'il n'y a pas d'action directe entre les individus ou les populations en concurrence. Dans ce cas, la compétition résulte du fait que l'exploitation des ressources communes par l'un des concurrents diminue leur disponibilité pour l'autre. La **compétition par interférence** désigne les situations dans lesquelles il y a une interaction directe des concurrents, l'un interdisant à l'autre l'accès à la ressource recherchée ou nuisant à son développement (Barbault 1981, Putman & Wratten 1985).

Pour comprendre comment la compétition intervient dans l'organisation des peuplements, il est important d'introduire le concept de **niche écologique** qui est à la base de la théorie. La notion de niche écologique a initialement été introduite par Grinnell (1904, 1917) pour désigner les conditions environnementales du milieu dans lequel chaque espèce vivait et qui limitent son développement. Elton (1927) a repris le terme en lui donnant un aspect davantage fonctionnel, pour définir la place de l'espèce dans la hiérarchie trophique et son rôle dans le fonctionnement de l'écosystème. Cette notion englobe l'idée de stratégie adaptative liée à la morphologie, à la physiologie ou encore au comportement des individus (Vieira Da Silva 1979). Dans la deuxième moitié du XX^{ème} siècle, de nombreuses études sur les communautés se sont finalement beaucoup basées sur le concept élargi proposé par (Hutchinson 1957, 1959). Ce dernier a défini la niche comme l'ensemble des conditions dans lesquelles vit et se maintient une population. Cet **hypervolume** à *n* dimensions correspondrait à la **niche potentielle** ou **niche "fondamentale"** qu'occuperait l'espèce en l'absence de compétiteurs. La **niche réelle** ou **niche réalisée** serait plus restreinte, par suite des interactions biotiques avec les autres populations locales.

1.4.2. L'exclusion compétitive

Pour expliquer le rôle des processus compétitifs dans l'organisation des communautés, on se base principalement sur l'hypothèse qu'il y aurait d'étroites relations entre la quantité et la diversité des ressources disponibles d'une part et le nombre et la densité d'espèces d'autre part. La compétition interspécifique fixerait une limite aux chevauchements des niches écologiques des espèces en présence, donc au nombre d'espèces susceptibles de se maintenir dans le même espace, autrement dit de **coexister** (Brown 1989, Kotler & Brown 1993, MacArthur & Levins 1967). Hardin (1960) résume ainsi le **principe d'exclusion compétitive** introduit par Gause (1935) et déjà en germe chez Darwin (1859) : « Deux ou plusieurs espèces présentant des modes d'utilisation des ressources identiques ne peuvent continuer à coexister dans un environnement stable, la plus apte éliminant l'autre ». La **différenciation de niches** et le **partage de ressources** qui en résulte sont souvent considérés comme un résultat de **processus évolutifs** liés à la compétition (Lawlor & Maynard-Smith 1976, Milinski & Parker 1991, Murray & Brown 1993, Tokeshi 1999, Prins et al. 2006).

1.4.3. Compétition, morphologie et groupe fonctionnel

Plus les caractéristiques **physiologiques, morphologiques et comportementales** des espèces sont proches, plus celles-ci risquent d'avoir des niches similaires (Schoener 1965, Hespenheide 1973) et d'entrer en compétition. C'est pourquoi on a soupçonné la compétition d'entretenir des **différences morphologiques** entre espèces coexistantes. Moulton & Pimm (1986) et Putman (1995), par exemple, ont montré que si l'on introduit une espèce dans une communauté établie dans une île, et que cette espèce est très proche morphologiquement d'une des espèces de la communauté, l'une des deux risque de disparaître. L'espacement des tailles entre espèces d'une même communauté pourrait ainsi être l'indice d'une organisation réglée par la compétition (Hutchinson 1959).

Toutefois, Wiens (1982) remet en question l'idée d'un rapport de taille universel entre les espèces d'une même communautés. Diamond (1975) parle plus généralement de « **règles d'assemblages d'espèces** » en développant l'idée que seules certaines combinaisons d'espèces suffisamment différentes peuvent coexister dans une communauté en fonction des ressources disponibles. Autrement dit, l'abaissement des ressources disponibles en dessous d'un niveau où d'éventuels envahisseurs pourraient survivre et se multiplier, constituerait,

pour certaines constellations d'espèces étroitement co-ajustées, un important mécanisme d'exclusion compétitive (Barbault 1992). L'évidence empirique de cette hypothèse a été remise en question par Connor & Simberloff (1979) et Hastings (1987), mais de nouveaux travaux l'ont reprise et étayée. Fox & Brown (1993) ont par exemple développé une approche basée sur les groupes fonctionnels trophiques, chez les micro-mammifères. Leurs résultats suggèrent que les espèces s'assemblent et se maintiennent dans la communauté en fonction du groupe trophique auquel elles appartiennent (i.e. en fonction de la nature des ressources qu'elles exploitent) et non pas de l'identité de leur espèce. Seules les espèces suffisamment différentes peuvent coexister dans un même groupe trophique. Les études de Brown et al. (2001) ont également montré sur des peuplements d'oiseaux, de rongeurs et de pollens que si la composition des peuplements changeait beaucoup sur le long terme, leur richesse spécifique au contraire demeurait remarquablement constante. Ils suggèrent que si la composition du peuplement est très variable en fonction des changements de conditions environnementales, la richesse spécifique est au contraire une propriété des écosystèmes, qui est principalement régulée par le niveau de productivité du milieu et la disponibilité des ressources.

L'hypothèse d'une limitation de la richesse spécifique par la productivité du milieu rejoint l'idée d'une limitation énergétique (Kaspari et al. 2000). Selon cette dernière hypothèse, la densité d'un taxon est déterminé par la productivité primaire du milieu. De plus, plus la densité du taxon est grande, plus un grand nombre d'espèces de ce taxon peuvent coexister. Ceci a été testé chez des communautés de fourmis et semble particulièrement vérifié à petite échelle spatiale (Kaspari et al. 2000).

1.4.4. Importance de la variabilité temporelle de l'environnement

Suivant la même ligne de pensée, il a été supposé que la séquence et l'ordre d'arrivée d'espèces nouvelles dans un milieu, ou espèces colonisatrices, pouvaient avoir un effet significatif sur leur chance de se maintenir dans la communauté et sur la structure résultante de la communauté (ex : Drake 1990, 1991).

La théorie de la **succession**, développée au début du XX^{ème} siècle à partir de l'observation de la succession de formations végétales, avance l'hypothèse qu'il y aurait une évolution directionnelle des écosystèmes vers un stade autorégulé (Barbault 2000). Selon cette théorie

assez controversée, la succession se mettant en place suite à une perturbation importante se ferait dans le sens d'une complexification croissante de l'organisation des communautés avec une prépondérance des interactions biotiques (Odum 1969).

Il est toutefois admis que le régime des perturbations a un effet important sur la dynamique structurelle des communautés. L'environnement peut être perturbé de différentes façons :

- par modification de la fréquence, de l'intensité, de l'aire d'influence de perturbations naturelles induisant un stress ou causant la mort des organismes
- par augmentation ou diminution de la disponibilité des ressources pour les organismes
- par introduction d'espèces (plantes, animaux, microbes) auxquelles les espèces indigènes ne sont pas adaptées.

Oindo (2002) dans ses travaux sur la diversité des mammifères en Afrique de l'Est formule l'hypothèse que l'accumulation d'espèces pendant une longue période dans des espaces où les conditions environnementales sont restées stables et prévisibles se traduit par une grande diversité spécifique (Sanders & Hessler 1969, Fjeldsa & Lovett 1997) du fait d'une plus grande spécialisation des niches. Pour exploiter des zones avec des conditions instables (climatiques par exemple) et se maintenir, les organismes devraient au contraire évoluer de façon à être beaucoup plus tolérantes, ce qui diminuerait la spécialisation et donc le nombre de niches.

Dans le cas où la fréquence des perturbations imprévisibles est grande, on peut également supposer que la richesse spécifique y soit faible du fait que le temps de colonisation est bref et que seules les espèces à cycle court peuvent s'y maintenir avec succès (Barbault 2000).

D'autres auteurs considèrent que le jeu combiné de la compétition et de la limitation de certaines espèces par les perturbations favoriserait finalement un plus grand nombre d'espèces pour des régimes de perturbation moyens (Connell 1978, Huston 1979) . En effet, pour des régimes de perturbation moyens, les espèces potentiellement dominantes dans la compétition seraient limitées dans leur abondance par les perturbations et ne pourraient avoir le temps d'exclure complètement d'autres espèces moins compétitives.

La réponse des organismes aux variations de court terme du stress environnemental serait influencée par la taille corporelle et la mobilité. Chez les espèces mobiles, les espèces plus

petites peuvent éviter le stress au niveau de micro-refuges au sein de leur habitat, les plus grosses espèces peuvent quitter l'habitat perturbé grâce à leur plus grande capacité de mouvement (Menge & Sutherland 1976). Un niveau relativement faible de perturbation peut également diminuer la contrainte de "dilution" des ressources liée à une grande diversité structurelle du milieu. En effet, la présence de nombreuses ressources dans le milieu "inutiles" pour les organismes, génère des coûts énergétiques liés aux déplacements pour les traverser ou les contourner et exploiter les ressources "utiles" (Ganzhorn et al. 1997). Ainsi les perturbations pourraient favoriser l'accès à certaines ressources et une meilleure productivité du milieu favorisant une plus grande diversité spécifique.

Certains auteurs ont également avancé l'idée de l'importance du recrutement, défini comme la survie aux stades juvéniles, dans la structuration des peuplements (ex : Booth & Brosnan 1995 chez les communautés de poissons).

On peut donc conclure que la structure des peuplements et les patrons de coexistence dépendent donc à la fois de l'influence de facteurs contemporains mais peut aussi être le résultat de processus passés.

1.4.5. Importance de la nature, de la structure spatiale des habitats et des caractéristiques biologiques des espèces

Il existe d'étroites relations entre l'éventail des ressources qu'une espèce peut utiliser et ses caractéristiques morphologiques ou éthologiques (Barbault 1992). Malgré un chevauchement important dans leurs besoins écologiques, le partage des ressources expliquerait que des espèces relativement similaires puissent tout de même coexister (Hutchinson 1959, MacArthur & Wilson 1967, MacArthur 1970, 1972, May 1973, Schoener 1974).

Leur coexistence serait notamment possible lorsque l'environnement est **variable**, même faiblement mais au niveau de plusieurs facteurs différents, ou lorsque celui-ci est **complexe** (Crombie 1947). Dans ce cas on parle généralement de coexistence assurée par une **ségrégation écologique** effectuée le long des principaux gradients de la niche – habitats, types de nourriture, temps (Barbault 1981, Putman & Wratten 1985, Putman 1995).

Les animaux peuvent diviser leur environnement en différents espaces, se concentrant par exemple sur différentes parties d'une même plante, sur différentes strates de végétation ou différents micro-environnements (Levin 1992). Ainsi, le partage des ressources peut se

traduire par des structures de peuplement constantes dans l'espace mais pas dans le temps, des structures constantes dans le temps mais pas dans l'espace ou encore des mosaïques spatio-temporelles (Levin & Paine 1974, Paine & Levin 1981, Tilman 1988).

Beaucoup d'études considèrent le **partage des habitats** ou micro-habitats comme un des principaux mécanismes de la **coexistence** des espèces potentiellement compétitrices (ex : Dickman et al. 1983, Rosenzweig 1987, Abramsky et al. 1990, Morris 1996). Les communautés végétales déterminent souvent la structure physique de l'environnement et jouent ainsi un rôle important dans la distribution et les interactions des espèces animales (revues dans Lawton 1983, McCoy & Bell 1991). Par conséquent, dans beaucoup d'études sur les animaux, on parle de **type d'habitat** pour caractériser des associations spatiales d'espèces végétales avec une structure particulière (ex : Ricklefs & Miller 1999). Pour Hall et al. (1997), l'**habitat** se définit plus généralement par les ressources et les conditions présentes sur une zone qui produisent son occupation, incluant la survie et la reproduction, par un organisme donné. Morrison (2001) insiste sur la dimension spatiale du concept d'habitat, en tant que surface physique occupée par un animal durant une période donnée.

Selon la théorie de **l'hétérogénéité de l'habitat**, la complexité structurelle des habitats produirait **davantage de niches** et diverses façons d'exploiter les ressources du milieu et augmenterait ainsi la **diversité spécifique** (Bazzaz 1975). Ganzhorn et al. (1997) ont montré, par exemple, que le nombre d'espèces de lémuriens à Madagascar augmentait avec le nombre d'espèces d'arbres dans le milieu. L'hétérogénéité peut cependant abaisser la diversité spécifique lorsqu'elle se traduit pour certaines espèces par une **fragmentation** du milieu qui interrompt certains processus biologiques clefs tels que la dispersion ou l'acquisition de ressources (ex : Saunders et al. 1991, Chiarello 1999 chez des mammifères de forêt brésilienne). Ainsi, toutes les espèces ne sont pas affectées de la même façon par l'hétérogénéité du milieu (Andrén 1994, Steffan-Dewenter & Tscharntke 2000).

L'hétérogénéité est en fait définie en fonction des groupes taxonomiques étudiés, l'étendue et le grain de l'échelle d'observation. L'hétérogénéité peut, par exemple, être définie depuis l'échelle de l'architecture d'une seule espèce de plante (ex : Lawton 1983) à celle des motifs du paysage (ex : Böhning-Gaese 1997).

Depuis peu, certains chercheurs ont émis l'hypothèse que l'échelle à laquelle les animaux mobiles perçoivent leur environnement, en particulier au niveau de sa résolution, influence la quantité et l'hétérogénéité des ressources qu'ils peuvent détecter (Ritchie 1998, Wiens &

Milne 1989). Il est généralement considéré que la sélection des habitats est orientée de telle façon que les animaux maximisent leur valeur sélective, c'est à dire leur survie et leur reproduction (Cezilly & Benhamou 1996, Jones et al. 2006). Les différences d'échelles de sensibilité et de besoins entraîneraient entre les espèces des choix différents de ressources et une utilisation exclusive. Ceci leur permettrait ainsi de **coexister** mais les modalités restent encore mal connues. L'idée principale qu'il faut retenir de cette théorie est qu'une plus **grande hétérogénéité** impliquerait **davantage de choix** possibles et que les espèces qui perçoivent avec une grande résolution leur environnement détecteraient davantage de ressources (Ritchie 2002, Cromsigt & Olff 2006). Ritchie & Olff (1999) ont suggéré que les espèces plus grandes devraient percevoir et utiliser des ressources distribuées de façon hétérogène avec moins de détail spatial que des espèces plus petites et l'échelle de l'habitat devrait augmenter avec la taille corporelle et la surface des domaines vitaux (Cornell & Lawton 1992).

L'idée du choix renvoie à la notion de **sélection de l'habitat** par les organismes. On entend par sélection *le processus hiérarchique impliquant une série de décisions comportementales innées ou acquises prise par un animal concernant l'habitat qu'il utilise aux différentes échelles spatiales de l'environnement* (Hall et al. 1997). C'est ce processus qui conduit les individus à rechercher et rester dans un environnement particulier auxquels ils sont adaptés. La distribution spatiale d'un individu peut ainsi dépendre de décisions prises simultanément ou successivement par rapport à des structures du milieu perçues à différentes échelles.

Johnson (1980) définit différentes échelles de sélection qui correspondent à l'échelle à laquelle on étudie la sélection. La sélection du **premier ordre** correspond à la sélection de **l'aire de répartition** géographique par l'ensemble des individus de l'espèce; la sélection de **second ordre** correspond à la sélection du **domaine vital** sur une zone au sein de son aire de répartition, la sélection de **troisième ordre** identifie **les sites alimentaires** utilisés par l'individu au sein de son domaine vital et la sélection de **quatrième ordre** correspond à la sélection des **ressources alimentaires** au sein du site d'un site utilisé par l'animal.

Tews et al. (2004) concluent que la relation entre l'hétérogénéité de l'habitat et la diversité spécifique des animaux dépend finalement de la façon dont l'hétérogénéité est perçue par les animaux, de la façon dont la diversité spécifique et la structure de l'habitat sont définies et mesurées et des échelles d'espace et de temps de l'étude.

En résumé

La structure spatiale de l'habitat et la façon dont celle-ci est perçue par les animaux ainsi que leurs besoins physiologiques déterminent fortement les modalités de la sélection de l'habitat et la distribution spatiale qui en découle. La distribution spatiale des animaux est également affectée par les compromis que les individus doivent faire pour subsister dans un milieu sous la contrainte de la présence des individus d'autres espèces (ex : compétition interspécifique, prédation…) ou de leur propre espèce (ex: compétition intraspécifique). Jones et al. (2001) insistent sur l'importance des caractéristiques comportementales, physiologiques et morphologiques des espèces. La coexistence des espèces dans une mosaïque d'habitats serait déterminée par les compromis faits par celles-ci pour optimiser la conversion de leurs ressources en nouvelle biomasse (Vincent et al. 1996), pour éviter la prédation (ex : Brown et al. 1988, Lima & Dill 1990) ou les deux à la fois. En effet, en fonction de leur caractéristiques biologiques, la performance des espèces serait ainsi plus ou moins bonne selon les habitats. L'utilisation d'un habitat par un animal n'est en effet pas forcément représentatif de sa qualité en terme de survie ou de pouvoir reproducteur (Van Horne 1983). Un animal peut utiliser un habitat « marginal » parce que d'autres habitats davantage « optimaux » sont déjà occupés par d'autres animaux (compétition). Le comportement individuel d'utilisation des habitats ne rend donc pas compte des caractéristiques de la population en conditions optimales.

On peut finalement distinguer différentes situations dans lesquelles soit les espèces coexistent, soit elles ne coexistent pas du fait de la mise en jeu de processus compétitifs, de leur évitement, de leur atténuation par d'autres facteurs ou de leur absence (Figure 2).

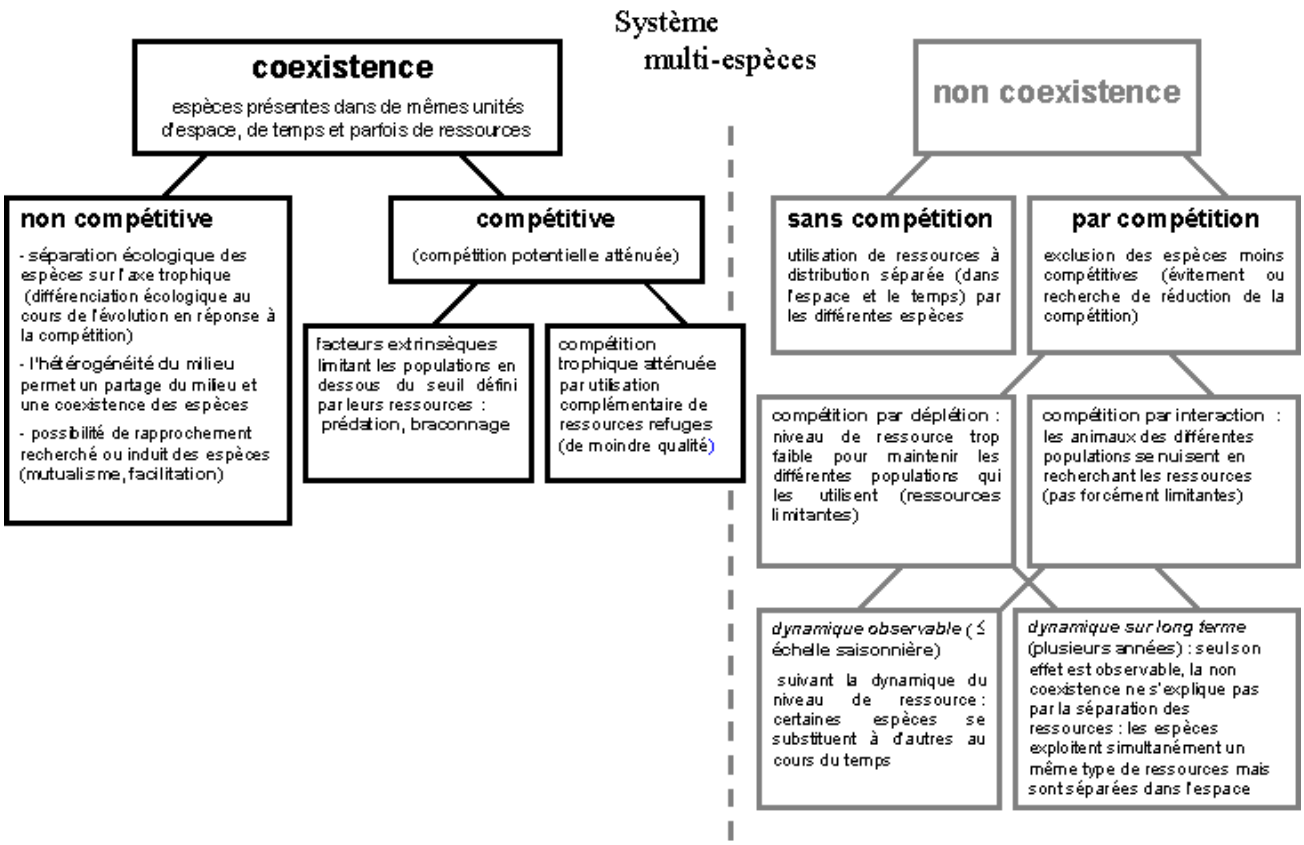


Figure 2 : Relations entre les processus de compétition interspécifique et la coexistence des espèces.

2. La structure du peuplement : le cas des ongulés africains

2.1. Diversité morpho-physiologique des ongulés et contraintes trophiques

2.1.1. Présentation des ongulés

Les ongulés (*Ungulata*) — du grec *onykos*, puis du latin *ungula*, "ongle" — forment un taxon traditionnel de mammifères herbivores défini comme regroupant les espèces marchant sur le bout des doigts. Les ongulés formaient initialement un super-ordre regroupant six ordres de mammifères :

- **les artiodactyles** (qui possèdent un nombre pair de doigts) : bovins, cerfs, hippopotames, sangliers, chameaux et lamas, girafes, etc.
- **les périssodactyles** (qui possèdent un nombre impair de doigts) : chevaux, zèbres, rhinocéros, tapirs, etc.
- **les proboscidiens** : éléphants.
- **les siréniens** : dugong et lamantin.
- **les hyracoïdes** : damans.
- **les tubulidentés** : oryctérope.

Bon nombre de ces espèces possèdent un ou plusieurs sabots (formation cornée très développée qui enveloppe le ou les doigts reposant sur le sol lors de la marche) à l'extrémité de leurs membres.

Selon la taxonomie moderne, ce groupe est cependant discutable. Les récentes analyses génétiques montre que les proboscidiens, siréniens, hyracoïdes et tubulidentés sont relativement éloignés des artiodactyles et périssodactyles. Le taxon des ongulés est alors totalement artificiel et obsolète et l'on pourrait le qualifier de polyphylétique, car il regrouperait des descendants d'ancêtres distincts.

Dans cette étude cependant, je considère les ongulés au sens traditionnel, et je m'intéresse aux espèces d'ongulés africains regroupés dans les artiodactyles, périssodactyles, proboscidiens et hyracoïdes qui peuvent utiliser les mêmes ressources (tableau taxonomique en Annexe 1). On peut toutefois noter la présence du rare lamantin d'Afrique de l'Ouest *(Trichechus senegalensis*) dans le fleuve Niger qui borde le PRW.

Les ongulés montrent une grande variabilité interspécifique dans leur morphologie, physiologie, comportement et organisation sociale. L'exceptionnelle diversité des ongulés a

été attribuée à leur diversification en terme de comportements et régimes alimentaires (Codron et al. 2007) (origine et diversification des ongulés en Annexe 2). La coexistence des espèces au sein des peuplements d'ongulés serait favorisée par le partage des ressources lui-même conséquence des différences morphologiques et physiologiques des espèces. Ces caractéristiques font des ongulés un groupe particulièrement intéressant pour étudier la structure des peuplements et les modalités de partage de ressources entre espèces.

2.1.2. Diversité de taille ou masse corporelle

Il existe une grande variabilité de taille (ou masse) au sein des ongulés (ex : 1.5 kg et 20 cm de haut pour l'antilope royal *Neotragus pygmaeus*, 1100 kg et 5.5 m de haut pour la girafe *Giraffa camelopardalis*, jusque 500 kg et plus de 3m de haut pour l'éléphant africain *Loxodonta africana* ; Estes 1997). Cette variabilité de taille a des conséquences importantes en terme de contraintes physiologiques et alimentaires, impliquant une sélection différentielle des ressources par les différentes espèces (résumé dans le Tableau 1).

Besoins en eau

Les animaux obtiennent l'eau de leurs aliments, à la fois contenue dans les tissus et issue de la dégradation métabolique des glucides (Owen-Smith 1988). Si cette source ne suffit pas, les animaux doivent s'abreuver à des points d'eau. Selon MacFarlane & Howard (1972), les besoins en eau des animaux augmenteraient avec leur masse corporelle à la puissance 0.82 mais certaines espèces ont développé certaines adaptations morphologiques pour réduire leur dépense en eau telles que la couleur du pelage, la forme des naseaux, etc. (Estes 1997). Selon Lamprey (1963), la dépense d'eau est proportionnelle à la quantité de chaleur à dissiper, lorsque la température ambiante dépasse un certain niveau. La surface du corps des grosses espèces étant inférieure à celle des petites ramenée à leur unité de masse corporelle, finalement l'énergie dissipée sous forme de chaleur, notamment lors du travail des muscles pour les mouvements, est relativement plus faible pour les grosses espèces. Les très grosses espèces, telles que les mégaherbivores, notamment risquent donc une surchauffe et doivent s'abreuver régulièrement. On peut remarquer que la plupart ont la peau nue pour favoriser les échanges thermiques, se baignent souvent et sont actifs la nuit quand il fait plus frais, ou présentent des glandes sudoripares bien développées comme le rhinocéros (Owen-Smith 1988).

Tableau 1: Synthèse des besoins trophiques des ongulés liés à leur taille.

caractéristiques		petit	grand
dépendance vis à vis de l'eau de surface	pertes théoriques par unité de masse		>
	besoins absolus		<
	sécrétions digestives (liée à la quantité de fourrage ingérée)		<
	bilan perte d'eau		**<**
énergie des aliments	taille de l'estomac		<
	besoins journaliers par unité de masse		>
	taux de fermentation dans le rumen		>
	➔ vitesse de transit		>
	➔ besoin d'aliments digestibles (peu fibreux)		**>**
	➔ besoin d'aliments énergétiques		**>**
	temps de rétention des aliments dans le tube digestif (et rumination chez ruminants)		<
	➔ temps pour sélectivité des items riches et plus rares		>
	➔ quantité digérée par unité de fourrage		<
	temps passé à l'alimentation		<
	quantité relative de graisse stockée		<
	➔ capacité à vivre sur fourrage plus pauvre en conditions défavorables		<
azote des aliments	besoins absolus en azote		<
	besoins journaliers par unité de masse		>
	recyclage de l'azote		<
	➔ besoin d'aliments riches en protéines élaborées		**>**
	➔ sélectivité d'items riches en protéines		**>**

Besoins en énergie

Kleiber (1961) a défini la masse métabolique par $W^{0,75}$, avec W la masse corporelle de l'animal en kg, pour caractériser les besoins énergétiques des animaux. En effet, les expériences ont montré que les besoins énergétiques, en kJ/jour, des animaux adultes des différentes tailles seraient de la forme $NE = 293 \times W^{0,75}$ pour le métabolisme de base (correspond aux dépenses d'entretien irréductibles au service physiologique de l'animal au repos, à jeun, dans un environnement thermiquement neutre ; Gautier 1982). Plus les surfaces d'échange avec l'extérieur sont importantes, plus on peut supposer que les déperditions de chaleur sont grandes. Les animaux les plus petits ont relativement plus de surface que les gros

animaux puisque les surfaces croissent en fonction du carré des longueurs alors que les masses croissent proportionnellement au cube des longueurs. Sous cette hypothèse, il apparaît donc que les espèces les plus grandes ont moins besoin d'énergie par kilogramme que les petites (Soest 1982).

Le coût énergétique lié aux déplacements est également relativement plus élevé pour les espèces plus petites (Gautier 1982). En effet, pour parcourir une même distance, un petit animal devra fournir davantage de pas et de mouvements qu'un grand animal et pour tous les animaux, la quantité d'énergie par unité de masse corporelle pour faire un pas est la même (Owen-Smith 1988). Ce coût lié à la taille limite donc l'ampleur des déplacement des espèces et on peut s'attendre à ce que les espèces plus grandes soient davantage mobiles sur de plus grandes échelles spatiales.

Si les besoins relatifs en énergie diminuent avec l'augmentation de la taille, la capacité digestive, liée au volume de l'appareil digestif, augmente avec la taille (Paara 1978, Demment 1982). Par exemple, l'estomac tubulaire de l'éléphant est particulièrement grand, ainsi que son colon où a lieu la fermentation, permettant l'ingestion de 110 kg de fourrage. Ainsi le rapport des besoins sur la capacité digestive est supérieur chez les petits animaux (Owen-Smith 1988). Le transit des nutriments dans l'appareil digestif doit être plus rapide chez les animaux de petite taille, donc les aliments plus assimilables. De plus, les aliments doivent être plus énergétiques (Fritz 1991).

Une conséquence de la relation allométrique entre les besoins et la taille corporelle est que les petites espèces doivent être sélectives dans leur alimentation, c'est-à-dire choisir des aliments qui se digèrent facilement et rapidement en apportant beaucoup d'énergie, alors que les espèces de grande taille peuvent être davantage généralistes (Illius & Gordon 1987) et tolérer une nourriture de moindre qualité. En revanche, les espèces de grande taille doivent prélever de grandes quantités de végétation pour subvenir à leurs besoins plus importants en absolu. Leur grande taille est adaptée à une recherche alimentaire à grande échelle spatiale ce qui leur permet de collecter de grandes quantités de fourrage (Du Toit & Owen-Smith 1989).

Le fait que les petits herbivores aient proportionnellement de plus fortes exigences que les gros et doivent manger des aliments de meilleure qualité, c'est à dire plus énergétiques (Demment & Van Soest 1983) et de plus grande digestibilité est énoncé comme le principe de Bell-Jarman (Geist 1974).

Besoins en azote

Selon Prins (1987), la teneur en protéines digestible (DP), c'est à dire, la quantité d'azote du fourrage réellement assimilée par l'animal lors de la digestion (g/jour), et nécessaire pour satisfaire les besoins est également une fonction de la masse métabolique, i.e. la masse corporelle élevée à la puissance ¾. Il apparaît donc que les espèces les plus petites ont de plus grands besoins en azote par kilogramme que les grandes espèces.

On peut observer que les espèces de plus grande masses corporelle sont justement mieux adaptées à la consommation des tissus végétaux présentant de faibles teneurs en protéines que les plus petites (Mattson 1980, Van Soest 1982, Soest 1982). Une plus grande masse corporelle permet une bonne macération des tissus végétaux, une fermentation gastro-intestinale élaborée et un recyclage de l'azote favorisant la digestion d'aliments de faible qualité. Les espèces de grande masse corporelle ont également tendance a stocker davantage de graisse que les petites, relativement à leur masse corporelle (Lindstedt & Boyce 1985, Owen-Smith 1988). Elles sont donc mieux adaptées à résister à des conditions où les ressources alimentaires sont moins riches.

Les petites espèces sélectionnent les éléments les plus riches sur des communautés végétales constituées en majorité de dicotylédones ligneuses. Ces éléments sont présents en moins grande quantité dans l'environnement que les items moins riches. Finalement, les petites espèces peuvent donc survivre sur des ressources/milieux où la quantité de nourriture disponible est insuffisante pour les grandes espèces.

Plus la biomasse des herbes est importante, moins leur teneur en protéine est grande et moins elles sont digestibles (Mattson 1980). On attend donc que le fourrage de biomasse importante et de moindre qualité soit plutôt utilisé par les herbivores de forte corpulence et les non-ruminants.

2.1.3. Diversité de l'anatomie du tube digestif et distinction entre monogastrique et ruminant

On distingue, en fonction de l'anatomie de leur tube digestif et des modalités de digestion, deux grands types d'ongulés : les **ruminants** et les **monogastriques**. Alors que chez les monogastriques (tels que l'éléphant, le phacochère ou le zèbre), la digestion reste sommaire

dans l'estomac et a lieu principalement dans l'intestin grêle et dans le gros intestin ; chez les ruminants (tels que les bovidés), le système de fermentation des aliments, caractérisé par trois compartiments en avant de la caillette (laquelle est l'équivalent de l'estomac du monogastrique), est beaucoup plus élaboré (Eltringham 1979). Chez les ruminants, l'animal mange jusqu'à ce que son rumen soit plein. Puis il rumine, c'est-à-dire qu'il régurgite les parties les plus grossières par contraction de son rumen et des annexes. Il les mâche longuement de façon à favoriser l'extraction des nutriments en augmentant la surface exposée à l'action de la flore microbienne du rumen. Les conditions physico-chimiques au sein du rumen sont propices au développement d'une population de micro-organismes (bactéries,. protozoaires, champignons anaérobies) qui interviennent directement dans la digestion.

Ces caractéristiques anatomiques du tube digestif jouent de manière importante dans les caractéristiques d'assimilation de l'énergie et des comportements alimentaires qui en découlent (Tableau 2).

Les petites espèces ruminantes consomment des quantités moindres de végétation, du fait de leur plus faible capacité d'ingestion et ruminent moins longuement que les grandes espèces. Elles disposent donc de temps plus longs pour une recherche plus sélective des aliments plus riches dont elles ont besoin (Gautier 1982).

Besoins en eau

La dépense déterminée par la quantité d'aliments ingérée détermine la quantité d'eau nécessaire pour en assurer le transport digestif et d'en éliminer les produits de déchet par les voies fécales et urinaire. Chez les ruminants, les échanges entre l'appareil digestif et le sang mettent en jeu des quantités d'eau considérables en raison de l'abondance des sécrétions digestives (Jarrige 1980). Les pertes par les fèces sont également beaucoup plus importantes chez les ruminants que chez les monogastriques, en raison de quantités plus élevées de constituants indigestibles à excréter, en particulier en saison sèche. Toutefois, le recyclage de l'urée permet aux ruminants de s'affranchir du besoin d'uriner beaucoup. Ils ont donc moins de déperdition en eau que les monogastriques.

Tableau 2 : Synthèse des besoins trophiques des ongulés liés à l'anatomie de leur tube digestif.

	caractéristiques	monogastriques	ruminants
dépendance vis à vis de l'eau de surface	perte d'eau dans l'urine	>	
	recyclage de l'urée	non	oui
	perte d'eau dans les fèces	<	
	sécrétions digestives (liée à la quantité de fourrage ingérée)	<	
	richesse en eau des aliments	>	
	bilan perte d'eau	**>**	
énergie des aliments	largeur du passage de l'estomac aux compartiments avals du tube digestif	>	
	➔ temps de rétention des aliments dans le tube digestif	<<	
	utilisation énergétique des aliments peu fibreux (riches en sucres)	>	
	détournement par les bactéries	non	oui
	valeur énergétique des aliments fibreux	<	
	digestibilité des parois cellulaires (cellulose)	<<	
azote des aliments	besoins journaliers	<	
	protéines assimilées	protéines solubles	protéines solubles + protéines microbiennes
	➔ part digestible des protéines des plantes	<	
	quantité digérée et assimilée par unité de temps	**>**	
		<	
	➔ teneur totale nécessaire dans le fourrage (bilan)	mangent davantage pour compenser	

Besoins en énergie

Chez les ruminants, les aliments ingérés subissent d'abord une fermentation grâce aux microbes du rumen ; cette fermentation microbienne est très importante puisque 60 à 90% des glucides de la ration y sont fermentés. Les acides gras volatils, issus de la fermentation ruminale, sont absorbés dans le sang surtout à travers la paroi du rumen et constituent la principale source d'énergie pour l'animal hôte puisqu'ils fournissent de 70 à 80% de l'énergie totale absorbée chez le ruminant (Vermorel 1978). Les acides gras volatils dégagés dans le

gros intestin et le caecum des monogastriques ne fournissent que 25 à 30 % de l'énergie utilisée (Gordon & Illius 1994). A la différence des ruminants, les monogastriques tirent leur énergie essentiellement du glucose et des lipides alimentaires absorbés au niveau de l'intestin grêle.

C'est le faible temps de rétention de la nourriture dans leur appareil digestif qui expliquerait que les non-ruminants, tels que le phacochère, digèrent moins efficacement (sur un type de fourrage donné, une moins grande quantité est dégradée en fin de digestion). Chez les ruminants, le taux de renouvellement du contenu du rumen décroît lorsque la teneur en fibre de l'aliment augmente. Ceci a été attribué au fait que les particules alimentaires doivent subir une fragmentation et une réduction de leur volume pour pouvoir passer à travers l'étroit passage menant à l'aval du tube digestif (Bell 1971). Chez les non-ruminants, le passage est beaucoup plus large ce qui permettrait un taux de passage rapide des aliments dans le tube digestif (Foose 1982, Owen-Smith 1982).

Chez les non-ruminants, la dégradation de la cellulose ne se fait qu'en fin de digestion dans le caecum et le gros intestin, avec une assimilation moindre. L'énergie digestible d'une même quantité de fourrage riche en cellulose est donc moindre pour les non-ruminants. Par contre, les plantes riches en sucres et peu fibreuses apporteront davantage d'énergie aux non-ruminants, qui les digèrent dans l'intestin grêle, donc en amont de l'activité microbienne, qu'aux ruminants. En effet, les microbes du rumen des ruminants consommeront une partie de ces sucres pour leur compte. Pour compenser leur faible digestibilité, les non ruminants, grâce à leur transit rapide, peuvent manger davantage de fourrage par jour (ex : éléphant) . Sur des fourrages riches en fibre, les non-ruminants peuvent finalement assimiler davantage de nutriments par unité de temps que les non-ruminants, bien que ces derniers digèrent plus complètement le fourrage (Owen-Smith 1988, Bell 1971, Rittenhouse 1986, Beekman & Prins 1989, Duncan et al. 1990, Van Soest 1994, Van Wieren 1996).

Besoins en azote

Les tissus des ruminants ont les mêmes besoins en acides aminés que ceux des monogastriques. Toutefois, les modalités d'acquisition de ces composés azotés sont différentes selon le type de système digestif et cela a des répercussions en termes de qualité de fourrage recherché et donc de sélectivité alimentaire.

Chez les ruminants, les matières azotées (protéiques et non protéiques) ingérées sont soumises à l'action protéolytique des microbes du rumen. Les matières azotées non protéiques des aliments sont dissoutes en totalité et hydrolysées en ammoniac récupérés par les microbes pour la synthèse de leurs propres acides aminés constitutifs. Les microbes sont ensuite entraînés avec les "digestats", dans la caillette et l'intestin grêle, où ils subissent alors le processus classique de digestion. Ces protéines digestibles (à plus de 80 %) dans l'intestin jouent un rôle très important dans la couverture des besoins azotés des ruminants, surtout quand ces derniers utilisent des fourrages pauvres. Sous cette contrainte digestive, l'herbivore nécessite davantage de temps pour digérer avant de manger à nouveau, ainsi le taux brut journalier de consommation est réduit (Sibbald et al. 1979, Van Soest 1982, Fryxell 1991). On peut noter qu'à faible concentrations en protéines (moins de 8 %), l'activité bactérienne de l'appareil digestif est réduite, ce qui diminue l'efficacité de la digestion et le taux de consommation volontaire (Crampton & Harris 1969, Van Soest 1982).

Les monogastriques, à la différence des ruminants, ne peuvent pas utiliser les matières azotées non protéiques. Les ruminants sont finalement moins tributaires de la qualité des matières azotées alimentaires que les monogastriques. En revanche, afin de pouvoir obtenir suffisamment de nutriments dans un temps donné, les monogastriques se sont adaptés pour une digestion plus rapide. A qualité d'aliments égale, les individus non-ruminants peuvent extraire davantage de nutriments, dont les glucides et protéines solubles, que les individus ruminants dans un temps donné (Eltringham 1979). Grâce à cette adaptation, les non-ruminants peuvent se nourrir d'aliments de plus faible teneur en protéine que les ruminants à condition que celle-ci ne soit pas trop faible. Passant moins de temps à digérer, et la digestibilité de leurs aliments pouvant être moindre, les non-ruminants doivent manger plus souvent dans la journée pour combler leurs besoins alimentaires. L'éléphant, par exemple, peut passer les trois quarts de son temps à s'alimenter (Eltringham 1979). Néanmoins, l'hippopotame apparaît alors comme une exception chez les non-ruminants car la plus grande efficacité digestive de cette espèce pré-gastrique serait due à un plus long temps de rétention de la nourriture dans l'appareil digestif (Arman & Field 1973).

2.1.4. Différences brouteurs / paisseurs

Les herbivores africains se différencient écologiquement (Greenacre & Vrba 1984, McNaughton & Georgiadis 1986) par la proportion de parties ligneuses et d'herbe dans leur régime (Lamprey 1963). On distingue en effet les espèces **paisseuses** (*grazers*), qui consomment principalement, voire exclusivement, des herbes, des espèces **brouteuses** (*browsers*) qui se nourrissent plutôt de fruits et/ou de feuilles de dicotylédones ligneuses et herbacées (Owen-Smith 1979, 1982, Owen-Smith & Cooper 1989). Les espèces à **régime mixte** (*mixed feeders* ou *intermediate feeders*) présentent une plus grande faculté d'adaptation à différents habitats et changements saisonniers de la végétation que les brouteurs ou paisseurs. En saison de pousse de la strate herbacée, lorsque les pâtures sont vertes et tendres, ces espèces ont tendance à paître davantage. Lorsque les herbes atteignent leur maturité et sèchent, elles se mettent à brouter le feuillage de ligneux.

Selon Owen-Smith (1992), la distinction entre paisseur et brouteur chez les Bovidés, concorderait avec la classification taxonomique en familles (Tableau 3).

Tableau 3 : Familles liées aux paisseurs vs. aux brouteurs (d'après Owen-Smith 1992).

brouteur	paisseur	mixte
Cephalophinae	*Reduncinae*	*Aepycerotinae*
Tragelaphini	*Hippotraginae*	*Antilopinae*
Peleinae	*Alcelaphinae*	*Caprinae*
Giraffidae	*Bovini*	

Tableau 4 : Lien entre le régime alimentaire (paisseur/brouteur) des ruminant et leur anatomie digestive (d'après Hofmann 1968).

paramètre étudié	paisseur	brouteur
ouverture de la bouche		<
glandes salivaires		<(1)
volume du rumen (capacité) lié à la complexité, capacité musculaire et taux de remplissage		>(2)
taille des ouvertures entre les compartiments stomacaux		<
longueur de l'intestin (temps de transit)		>
longueur colon et caecum		<
surface absorbante (densité de papilles)		<
taille du foie		<

(1) confirmé par Kay 1987 et Robbins et al. 1995

(2) remis en cause par Gordon & Illius 1994 mais repris par Clauss et al. 2003

De nombreux auteurs ont tenté de relier l'anatomie digestive, la morphophysiologie, la taille corporelle et la morphologie de la bouche et des dents des ruminants aux régimes paisseurs et brouteurs (Robbins et al. 1987, Hofmann 1989, Gordon & Illius 1994, 1996, Robbins et al. 1995, Illius 1997, Ditchkoff 2000 ; Tableaux 4 et 5).

Tableau 5 : Lien entre le régime alimentaire (paisseur/brouteur) des ruminant et différents paramètres (d'après Gordon & Illius 1994).

Paramètre étudié	rumen	caecum
Taux de fermentation mesuré par le taux d'acides gras volatils (molVFA/kg MS)	diminue avec la masse corporelle pas de différence entre brouteur et paisseur à masse corporelle fixée	relié ni à la masse corporelle ni au régime alimentaire
Production d'énergie (kJ/jour)	augmente avec la masse corporelle paisseur > brouteur énergie insuffisante pour satisfaire les besoins des brouteurs et petits paisseurs	augmente avec la masse corporelle pas de différence entre brouteur et paisseur
Temps de rétention des aliments dans le tube digestif	augmente avec la masse corporelle pas de différence selon le régime alimentaire à masse corporelle fixée	

On retrouve des contraintes différentes entre brouteurs et paisseurs vis-à-vis de leur dépendance en eau de surface, en énergie ou en matière azotée (Tableau 6).

Besoins en eau

On a vu précédemment que les pertes en eau par les fèces sont également beaucoup plus importantes chez les ruminants que chez les monogastriques, en raison de quantités plus élevées de constituants indigestibles à excréter, en particulier en saison sèche. C'est sans doute le cas également chez les paisseurs par rapport aux brouteurs qui (les brouteurs) utilisent des aliments moins fibreux. La quantité d'eau perdue par l'urine augmente avec la quantité de produits de déchets du métabolisme que le rein doit éliminer.

Les brouteurs sont en général moins dépendants de l'eau de surface que les paisseurs. Les arbres et arbustes atteignent des sols plus profonds et plus humides et produisent des organes verts et riches en eau accessibles aux brouteurs, même en saison sèche, tandis que le tapis herbacé utilisé par les paisseurs est desséché (Estes 1997). La quantité d'eau bue varie en sens

inverse de la quantité d'eau apportée par les aliments, donc dans le même sens que leur teneur en matière sèche (Jarrige 1980). Les petits brouteurs obtiennent suffisamment d'humidité de leurs aliments sans nécessiter d'aller boire (Estes 1997). Leurs aliments, constitués essentiellement de feuillages et de pousses tendres ou de fruits sont en effet particulièrement riche en eau, même en saison sèche et leur rumen présente une importante surface absorbante relativement à leur masse corporelle. Les grands brouteurs et les paisseurs ingèrent de plus grandes quantités de fourrage, on peut donc s'attendre à ce que leurs besoins en eau soient plus élevés.

Tableau 6 : Synthèse des besoins trophiques des ongulés brouteurs vs. paisseurs.

caractéristiques		brouteur	paisseur
dépendance vis à vis de l'eau de surface	surface absorbante de l'estomac		>
	richesse des aliments en saison sèche		>
	quantité de fourrage ingérée, besoin d'eau		<
	bilan dépendance		**<**
énergie des aliments	taille de l'estomac		<
	surface absorbante de l'estomac		>
	vitesse de transit		> **?***
	➔ adaptation de la morphologie de l'estomac à la consommation d'aliments peu fibreux, facilement assimilables car fermentant rapidement		> **?***
	temps de rétention des aliments dans le tube digestif et rumination		< **?***
	➔ temps pour sélectivité des items riches et plus rares		>
	temps passé à chercher la nourriture		>
	temps passé à manger divisé par temps passé à chercher la nourriture		<
azote des aliments	➔ utilisation d'aliments riches en protéines élaborées		>
	digestibilité des aliments		>
	➔ teneur totale en protéines nécessaire dans les aliments		<

** : remis en cause par Gordon & Illius 1994, Robbins, et al. 1995.*

Paramètres de la qualité du fourrage

Sur le plan nutritionnel, la qualité des plantes pour les herbivores tient aux teneurs en glucides pariétaux complexes peu digestibles - cellulose, hémicelluloses et lignine -, en matières azotées métaboliques et en macro-éléments (Ca, P, Na), oligo-éléments et en vitamines, en

particulier A et D3. Les deux dernières caractéristiques déterminent positivement la qualité du fourrage alors que la teneur en constituants de faible digestibilité en diminue la qualité (Bell 1971, Sinclair 1977). C'est pourquoi la qualité du fourrage est souvent estimée par le rapport des concentrations en carbone et en azote. Les composés secondaires des plantes constituent également une importante défense contre l'herbivorie (Whittaker & Feeny 1971, Rhoades & Cates 1976), davantage marquée chez les dicotylédones ce qui concerne davantage les espèces brouteuses (Jung 1977). La concentration en tanins du fourrage peut donc avoir des implications au niveau de la biomasse et de la diversité des brouteurs dans les écosystèmes de savane (Cumming 1982). La plupart des brouteurs présentent de grandes glandes parotides salivaires, la salive permettant de capter les tannins. Les espèces de brouteurs qui ne sont pas équipés d'importantes glandes salivaires (ex : le koudou *Tragelaphus strepsiceros* et la chèvre domestique *Capra aegagrus*) doivent éviter les plantes qui se défendent avec de forts taux de tannins et utilisent un processus de désintoxication dans le foie et le rumen via les micro-organismes digestifs pour atténuer l'effet des composés phénoliques et autres composés secondaires (MacArthur et al. 1993).

2.1.5. Variations de la forme de la bouche et de la dentition

La forme du museau, la morphologie de la mâchoire, de la bouche et des dents seraient également des paramètres importants déterminant le niveau de sélectivité alimentaire des différentes guildes d'ongulés et le partage des ressources au sein de mêmes guildes (Bell 1969, Codron et al. 2007, Illius & Gordon 1987, Gordon & Illius 1988, Janis & Ehrhardt 1988, Perez-Barberia & Gordon 2001, Figure 3).

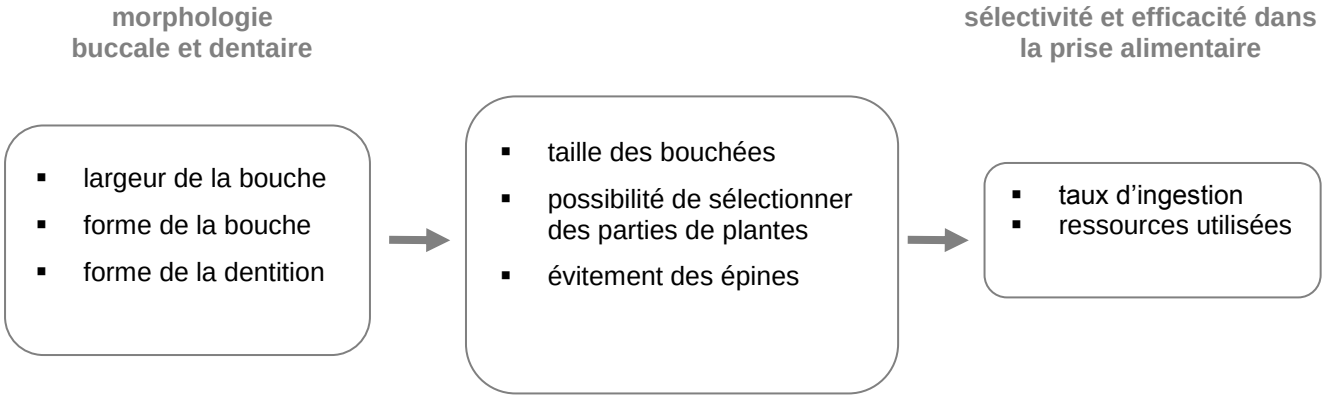


Figure 3 : Relation entre la morphologie buccale et dentaire et la sélectivité et l'efficacité de la prise alimentaire.

Bell (1969) a par exemple mesuré chez des bovidés africains le rapport de la largeur de l'arc incisif sur la distance entre les incisives et les premières molaires. Il a montré que les espèces brouteuses présentaient un museau plus étroit que les paisseurs. Les espèces mixtes et brouteuses présentent également des rangées d'incisives plus étroites, avec les incisives centrales plus grandes mais les incisives latérales plus petites que chez les paisseurs (Gordon & Illius 1988, Janis & Ehrhardt 1988), ce qui leur permettrait de sélectionner plus finement les parties de plantes. Chez les paisseurs, il existe également toute une gamme de finesse de museau (Bell 1969). Illius & Gordon (1987, 1988) ont émis l'hypothèse que le partage des ressources chez les espèces paisseuses était en particulier permis par la variabilité de la largeur de la bouche et de la courbure de la dentition. Les paisseurs seraient ainsi en mesure de coexister en sélectionnant des parties de plantes différentes. Par exemple, le museau relativement fin des bubales et leur étroite rangée d'incisives leur permettrait une alimentation sélective sur des graminées moyennes et longues alors que les gnous présentent un museau large davantage adapté au prélèvement d'herbages courts (Murray & Brown 1993).

La taille des bouchées, et donc le taux d'ingestion, sont également limités par des contraintes physiques liées à la structure de la plante (épines, taille des feuilles) (Cooper & Owen-Smith 1986).

2.2. Liens entre les ressources et la structure des peuplements d'ongulés

Dans ce paragraphe je ne traiterai pas seulement des déterminants directs de la diversité des peuplements d'ongulés mais aussi ceux de l'abondance de différentes catégories du peuplement, qui participent finalement à en définir la composition et la structure.

2.2.1. Relations entre pluviométrie, qualité du sol et abondance des différentes guildes d'ongulés

Selon de nombreux auteurs (Hairston et al. 1960, Wynne & Edwards 1962, Sinclair 1974, Sinclair et al. 1985), l'**abondance** des ongulés africains dans les sites les plus préservés serait limitée par l'abondance des ressources fourragères disponibles. Pour Caughley (1979), les interactions entre les animaux et les plantes dont ils se nourrissent aboutiraient à long terme à

un niveau de population équilibré, correspondant à la **capacité de charge écologique** (voir Sharkey 1970 pour des exemples d'estimation de capacité de charge en Afrique de l'Est et dans le reste du monde à partir des caractéristique climatiques et pastorales). On peut toutefois noter que le concept de capacité de charge est souvent discuté, en particulier à propos des écosystèmes pastoraux, du fait que le niveau d'équilibre considéré dépend souvent des objectifs de gestion humaine (Fritz & Duncan 1994).

Etant donné que le niveau de production primaire est assez bien corrélé à la pluviométrie (Rosenzweig 1968, Rutherford 1980, Deshmukh 1984, Le Houerou 1984, Leloup & t' Mannetje 1995), il n'est pas étonnant que l'abondance des ongulés apparaisse positivement liée à la pluviométrie (Leuthold 1978, Sinclair 1974, Western 1975 ; pour les éléphants : Phillipson 1975 ; pour les buffles : Sinclair 1972). Néanmoins, la pluviométrie n'explique pas à elle seule la forte variabilité entre les biomasses des communautés d'ongulés africains. Fritz & Duncan (1994) ont mis en évidence que pour un niveau de pluie donné, la biomasse totale en ongulés est d'autant plus forte que la qualité du sol est importante (plus grande ordonnée à l'origine de la régression), à niveau de précipitation annuelle donné, avec une biomasse jusqu'à 20 fois plus importante sur sol riche que sur sol pauvre.

Cela est peut-être lié au fait qu'une meilleure qualité de sol conduit à une plus forte production primaire (Breman & De Witt 1983) mais aussi à une meilleure qualité du fourrage (Bell 1982, East 1984). La teneur en éléments nutritifs (pour les animaux) des plantes (azote, macro-éléments…) est, à disponibilité en eau donnée, plus forte sur les sols riches que sur les sols pauvres (Breman & De Witt 1983, Breman & Krul 1991, Milchunas et al. 1995). En revanche, l'abondance des plantes n'est pas un gage de leur qualité. Il a été observé que la biomasse épigée des graminées est négativement corrélée à leur taux de protéines (Mattson 1980) ainsi qu'à leur digestibilité (Crampton & Harris 1969). La concentration en azote et en phosphore (Breman & De Witt 1983, Breman & Krul 1991) des tissus foliaires décroît avec la quantité d'eau absorbable par la plante.

Owen-Smith & Cooper (1987) ont observé que les tanins et autres défenses chimiques des plantes étaient particulièrement communs chez les espèces végétales sempervirentes ainsi que chez les espèces associées à des sols pauvres en nutriments. Les espèces sempervirentes sont d'autant plus répandues dans les écosystèmes que le climat y est humide. La qualité moyenne du fourrage devrait donc être moindre dans les régions plus arrosées et sur sol plus pauvres en raison de plus fortes concentrations en tanins.

La qualité même des plantes semble ainsi être importante pour le maintien de certaines catégories d'espèces et donc l'abondance et la composition finale du peuplement (Bell 1982, East 1984, Olff et al. 2002). Nous avons vu que, théoriquement, les herbivores de plus grande masse corporelle, de par leur plus grande efficacité digestive et leur plus faibles demandes métaboliques par unité de masse, peuvent survivre sur des ressources de plus faible valeur nutritionnelle que les espèces plus petites. Par contre, elles ne peuvent pas survivre dans des zones où les plantes aliments sont en trop faible abondance. Les espèces plus petites, au contraire peuvent subsister sur des zones moins productives mais seulement si les plantes présentes présentent une grande qualité (Bell 1982, Belovsky 1997, Jarman 1974, Van Soest 1982, Belovsky 1986, Owen-Smith 1988, Illius & Gordon 1992).

L'abondance et la composition du peuplement semblent donc pouvoir être bien liée à la fois à l'abondance et à la qualité des ressources fourragères disponibles.

Les résultats de Fritz et al. (2002) sur des sites protégés d'Afrique australe et de l'Est concordent également avec la théorie pour expliquer les variations d'abondance de différentes catégories d'ongulés. Ils ont montré que la pluviométrie, supposée indiquer le niveau de production primaire, limitait les populations de mégaherbivores (au sens d'Owen-Smith 1988, herbivores de plus de 1 tonne) alors que la qualité du sol, a priori intégrée dans la qualité du fourrage, n'avait pas d'effet significatif. La biomasse des mésoherbivores (entre 4 kg et 450 kg selon Coe et al. 1976), par contre était moins influencée par la pluviométrie mais d'autant plus forte que la qualité du sol était importante.

Fritz et al. (2002) ont, en outre, montré une différence de la réponse des populations aux variations de conditions environnementales selon leur guilde alimentaire. Si la biomasse des méso-paisseurs est d'autant plus grande que la pluviométrie et la qualité du sol sont élevées, celles des méso-brouteurs et mésoherbivores de régime mixte n'apparaissent pas liées linéairement à la pluviométrie ou à la qualité sol. Ce résultat s'expliquerait par le fait que la production de ressource herbeuse des paisseurs est corrélée à la pluviométrie (Deshmukh 1984) et à la qualité à la qualité du sol (Scholes & Walker 1993). Par contre, la relation entre quantité de ressource ligneuse - pour les brouteurs et herbivores à régime mixte - et pluviométrie n'est pas aussi simple sachant que la disponibilité/accessibilité verticale en ressource ligneuse peut jouer également (Du Toit 1990). La biomasse métabolique des populations d'espèces brouteuses dans un écosystème n'atteint souvent pas un dixième de celle des paisseurs ruminants de même masse corporelle (Owen-Smith 1993). Owen-Smith

(1993) attribue cette limitation relativement plus importante des brouteurs à la fois à l'accessibilité et à la qualité alimentaire de la ressource des brouteurs.

Taille et régime alimentaire des espèces semblent donc des paramètres importants à prendre en compte pour prédire la composition des peuplements à partir des simples variables environnementales.

2.2.2. Variabilité intra- et inter-annuelle des conditions environnementales et dynamique des populations

Saisonnalité

Du fait de l'alternance de la saison sèche et de la saison des pluie en zone tropicale, les ongulés de savane africaine doivent faire face à des variations saisonnières et spatiales considérables de leurs ressources alimentaires (Illius & O'Connor 2000). Les rythmes intra-annuels d'abondance et de raréfaction des plantes en termes de pousse, de floraison et de fructification risquent d'imposer des périodes difficiles aux ongulés (Leigh 1975), en particulier en saison sèche. **Leur abondance dans l'écosystème serait donc particulièrement dépendante des conditions environnementales de saison sèche** (Cumming 1982). La saison sèche est d'autant plus critique que l'espace réellement disponible pour les animaux pour se nourrir est restreint par le besoin de rester à proximité de l'eau pour s'abreuver régulièrement (Illius & O'Connor 2000). La perte du feuillage des arbres caduques en saison sèche réduit beaucoup la quantité de fourrage disponible pour les espèces brouteuses (Owen-Smith 1993). Si les écosystèmes sont suffisamment vastes, les espèces les plus mobiles peuvent échapper à ces contraintes en opérant des mouvements à grande échelle pour trouver de meilleurs pâturages (ex : migration des gnous au Serengeti, ou mouvement du bétail transhumant en fin de saison sèche). La survie des ongulés dépend aussi à cette période des réserves de graisse accumulée durant la saison de pousse de la végétation (Sinclair 1975, Fryxell 1987) et donc également de la variabilité inter-annuelle des conditions environnementales.

Variabilité environnementale inter-annuelle

Selon certains auteurs, les populations d'ongulés seraient limitées par la mortalité liée au manque de ressources alimentaires. Le niveau de ressource est densité-dépendant mais dépend également de la variabilité imprévisible des conditions environnementales, autrement dit de la stochasticité environnementale (Caughley & Gunn 1993, Saether 1997, mais voir aussi Gasaway et al. 1996). Il a par exemple été observé que la quantité de pluie d'une année détermine la production de feuille en fin de saison sèche de l'année suivante ainsi que la durée du maintien du feuillage chez les espèces caduques (Rutherford 1984). Le niveau de pluie semble donc important pour le maintien des populations d'ongulés brouteurs en fin de saison sèche, lorsque le niveau de ressources fourragères disponible est au plus faible.

Les dicotylédones herbacées non lignifiées et les plantes grimpantes sont riches en protéines et pauvres en fibres et seraient particulièrement importantes dans l'équilibre du régime alimentaire des brouteurs en fin de saison des pluies (Owen-Smith & Cooper 1989). Owen-Smith (1990) a en effet montré que la survie des jeunes koudous, ainsi que la densité de la population qui en dépend, étaient positivement liée à la pluviométrie de l'année précédent leur naissance. Une meilleure nutrition de la mère durant la saison des pluies précédent la naissance permettrait une meilleure croissance du fœtus, puis celle du petit après la naissance notamment grâce à une meilleure production de lait (Sinclair 1977, Clutton-Brock et al. 1987).

Il semblerait cependant que le niveau de production primaire à l'échelle d'un écosystème ne soit pas forcément corrélé positivement à la quantité de pluie. Certaines années sèches, on observe sur de mêmes sites où la pluviométrie est en général assez forte, que la production primaire est plus importante que lors d'années plus pluvieuses. Ce phénomène serait dû au fait que les plantes, lors des années sèches, utilisent les réserves profondes du sol en eau où sont concentrés davantage d'éléments nutritifs favorisant ainsi la production primaire, alors que les années pluvieuses les plantes utiliseraient les nappes superficielles davantage lessivées.

Oindo (2002) a observé sur des sites de plus de 10000 km² en Afrique de l'Est que l'abondance et la richesse spécifique en herbivores de plus de 4 kg étaient maximales pour des niveaux intermédiaires de moyenne inter-annuelle des indices NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) et de variabilité inter-annuelle des NDVI. La moyenne des NDVI était utilisée dans ce cas comme un indicateur de la productivité primaire annuelle. Pour Oindo (2002), le niveau de fluctuations temporelles de NDVI refléterait celui des conditions

climatiques. Cette fluctuation favoriserait la diversité des plantes et donc des niches possibles pour les herbivores, mais dans une certaine mesure. Une trop grande variabilité inter-annuelle impliquerait en effet des épisodes extrêmes, par exemple de sécheresse, supposés limitants pour les populations des espèces d'herbivores les moins adaptées (Ellis & Swift 1988, Owen-Smith 1990).

2.2.3. Importance de l'hétérogénéité spatiale du milieu dans la diversité des ongulés africains (échelle intra-écosystème)

Selection de l'habitat et coexistence

Le choix d'habitat par les animaux peut être fortement influencé par la recherche des ressources alimentaires. Les stratégies de sélection des aliments incluent la maximisation d'énergie incorporée, la minimisation du temps d'alimentation et l'optimisation de l'équilibre nutritionnel (Ellis et al. 1976, Belovsky 1986). Ainsi, les choix de distribution spatiale des animaux risquent de dépendre fortement de leurs caractéristiques physiologiques et morphologiques définissant leurs besoins et leur mode alimentaires (Kotliar & Wiens 1990). Dans la mesure où ils ont une connaissance de la qualité des ressources sur l'espace qui leur est disponible, les animaux devraient donc davantage se distribuer sur les parcelles portant les habitats les plus favorables (Bailey et al. 1996). Senft et al. (1987) distinguent différents niveaux hiérarchiques de sélection correspondant à une échelle spatiale décroissante: la sélection du domaine vital, la sélection des sites d'alimentation, la sélection des espèces de plantes et celle des parties de plantes consommées.

Selon Du Toit & Cumming (1999), les ongulés de grande taille de par leur plus grande tolérance alimentaire sont capables de se nourrir dans une grande diversité d'habitats, définis dans le sens de type de végétation. Ainsi, ils peuvent se répartir de façon plus régulière dans l'espace de l'écosystème. Les espèces d'ongulés plus petites, en revanche, seraient davantage attachées à certains habitats et limitées dans leur distribution par les ruptures de qualité des ressources fourragères à la frontière entre les différents habitats. Ces auteurs ont ainsi testé chez les ongulés de savane que les espèces de plus grande taille corporelle ont de plus grandes aires de répartition que les espèces plus petites. Ils ont aussi montré que les espèces plus petites coexistent plus nombreuses que les espèces de grande taille. Ils interprètent la plus grande diversité des petites espèces dans les écosystèmes comme une conséquence directe de

l'exploitation différenciée des habitats. En effet, la séparation écologique permet un meilleur partage de l'espace et l'évitement de la compétition interspécifique. Turpie & Crowe (1994) ont observé une relation positive entre la diversité des types de végétation et la diversité des ongulés à travers l'Afrique qui semble confirmer cette hypothèse.

La séparation écologique des grands mammifères de savane africaine a fait l'objet de nombreuses études mais essentiellement en Afrique de l'Est ou en Afrique australe. Celles-ci se sont intéressées aux différences de préférences alimentaires (exemples : Gagnon & Chew 2000 sur des données d'Afrique de l'est et australe, Prins et al. 2006 sur les céphalophes au Mozambique) ou de sélection de l'habitat (exemples : Lamprey 1963 en Tanzanie, Mwangwi & Western 1998 au Kenya, Sheppe & Haas 1976 au Bostwana, Ben-Shahar & Skinner 1988 et Scogings et al. 1990 en Afrique du Sud, Traill 2004 et Ferrar & Walker 1974 au Zimbabwe). La plupart des études de sélection de l'habitat se sont basées sur des mesures d'utilisation de l'espace par les animaux avec une résolution de moins d'un hectare (par exemple sur des placettes de 60 x 60 m^2). Les variables mesurées dans ces études sont diverses, allant de la structure de la végétation à la qualité du sol. Néanmoins, ces études ont pour la plupart identifié de mêmes variables environnementales séparant au mieux les espèces. Il s'agit principalement, pour la saison sèche – période où les ressources sont le plus limitantes - de la densité de ligneux, de la hauteur et du recouvrement de la strate herbacée et de la distance au point d'eau le plus proche. Pour les savanes d'Afrique de l'ouest, on peut noter les travaux de De Bie (1991) sur la Boucle du Baoulé au Mali et de Levaux (1990) à la Pendjari au Bénin. Le peuplement d'ongulés est différent en composition de ceux d'Afrique australe. Cependant, les mêmes variables d'habitat (distance à l'eau, couverture et hauteur de ligneux, recouvrement et hauteur de la strate herbacée) semblent expliquer la séparation spatiale des différentes espèces. On peut attribuer l'importance de ces variables au fait qu'elles sont directement liée à la quantité, la qualité et l'accessibilité des ressources.

Facteurs abiotiques et distribution des ongulés

Il a été montré que l''agrégation des ongulés à l'échelle du paysage pouvait résulter de contraintes abiotiques, telles que le relief et la distance aux points d'eau de surface (Western 1975, Bailey et al. 1996, Fortin et al. 2003, Redfern et al. 2003, Chamaillé-Jammes et al 2007). Par exemple, Lamprey (1963) a observé en Tanzanie, sur la réserve du Tarangire, des mouvements saisonniers à grande ampleur (plusieurs dizaines de kilomètres) de plusieurs

espèces paisseuses aboutissant à une séparation spatiale de ces espèces potentiellement compétitives. En saison sèche, les espèces les moins dépendantes de l'eau de surface se déplacent dans des zones plus sèches de l'aire protégée, laissant les espèces les plus dépendantes de l'eau occuper les zones proches des points d'eau permanents. Puis en saison des pluies, les distributions tendent à s'inverser. Le niveau de dépendance des différentes espèces par rapport à l'eau de surface apparaît donc comme un facteur très structurant du peuplement à certaines périodes de l'année.

Importance de la dimension verticale

Les brouteurs peuvent sélectionner des arbustes et tout de même cohabiter avec des paisseurs qui sélectionnent la ressource herbacée dans la strate de végétation sous-jacente. Les brouteurs entre eux pourraient également coexister dans le plan horizontal à petite échelle en se partageant eux-aussi les ressources selon la dimension verticale (Lamprey 1963, Leuthold 1978). A une échelle plus fine encore, la séparation écologique peut se faire sur des parties d'une même plante. Ainsi des grandes espèce de paisseurs pourront coexister sur une même pâture herbeuse avec de petites espèces, en prélevant le chaume sec des graminées en hauteur alors que les petites espèces sélectionneront les repousses de plus grande qualité au niveau de la touffe basale.

Pour les herbivores paisseurs, une strate herbacée dense et haute autorise de meilleurs taux d'ingestion, grâce à des bouchées plus volumineuses acquises plus rapidement (Murray & Brown 1993). Toutefois, les animaux peuvent préférer pâturer une végétation plus courte si la végétation plus haute est moins digestible. Nous avons vu que les petits herbivores seraient davantage contraints par la qualité du fourrage que les grandes espèces dont le transit digestif plus lent permet une meilleure digestion du fourrage. Les petites espèces doivent en effet utiliser des fourrages peu fibreux, plus digestibles, afin de combler leurs besoins énergétiques. Les animaux les plus grands présentent en revanche de plus grands besoins absolus en quantité d'énergie et doivent utiliser un fourrage suffisamment abondant. D'autre part, il a été suggéré que les animaux avec un museau plus étroit et une largeur de bouche plus fine pouvaient mieux sélectionner les parties de plantes de meilleure qualité (plus riches en éléments nutritifs et plus digestibles) (Bell 1969, Jarman 1974), c'est-à-dire les limbes des feuilles sur les touffes de graminées. Par conséquent ils ne tireraient pas un régime de qualité similaire d'une même pâture que des espèces avec un museau plus large. Ainsi, des buffles,

par exemple, pourraient exploiter des sites de grandes herbes en consommant à la fois les feuilles et les chaumes alors que les bubales, sur un même site sélectionneraient uniquement les feuilles les plus vertes. Mais le plus souvent, ces différences morphologiques impliqueraient des choix de pâture différentes en fonction du stade de développement des herbes et pourraient être à l'origine de séparations spatiales à grande échelle spatiale comme cela a été observé au Serengeti (Murray & Brown 1993).

3. Présentation du Parc Régional du W

3.1. Localisation du PRW

L'étude a été menée sur le Parc Régional du W du Niger (PRW) (E 2°41, N 11°9), un vaste complexe écologique (10200 km²) réunissant les parcs nationaux du W du Bénin, du Burkina Faso et du Niger dans la zone Sahelo-Soudanienne (Figure 4).

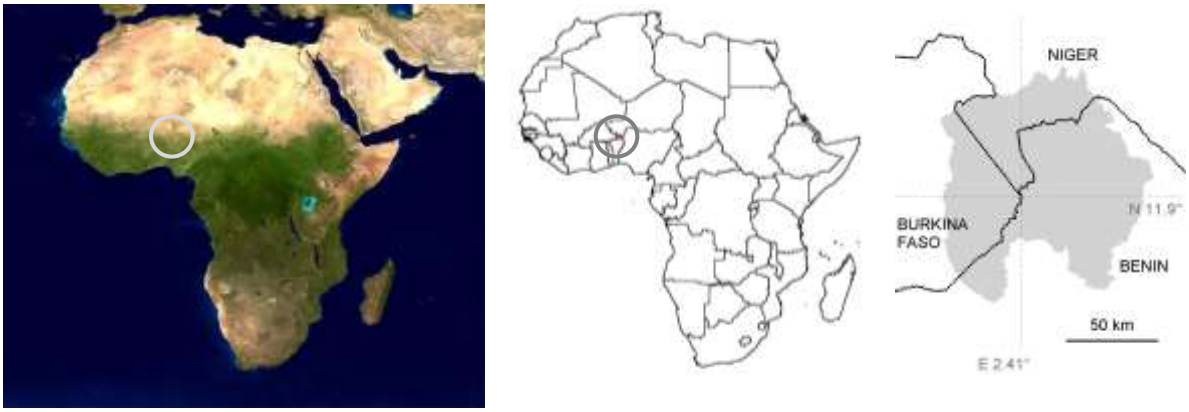


Figure 4 : Localisation du Parc Régional du W (PRW) en Afrique.

3.2. Le milieu naturel du PRW

3.2.1. Une vaste pénéplaine

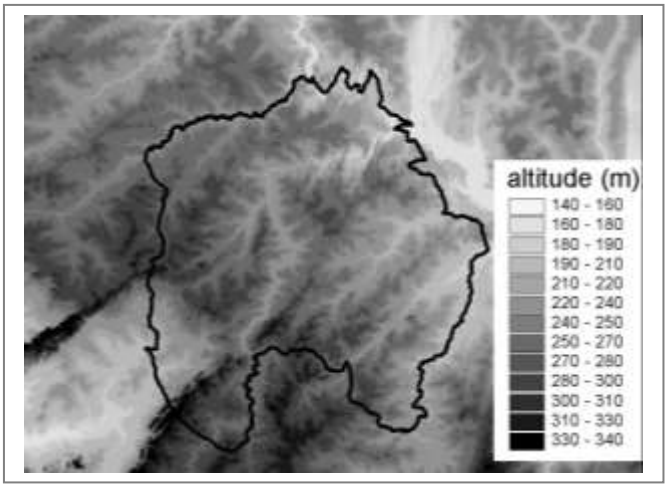


Figure 5 : Carte du relief du PRW (Modèle Numérique d'Elévation, USGS 2006).

La géologie du PRW est dominée par des roches précambriennes et cambriennes, d'origine plutonique et volcanique et fortement altérées et remaniées (Wilson & Dulieu 2004). Cette géologie se traduit par un paysage assez plat, l'altitude variant de 180 m au bord du fleuve

Niger à 338 m dans la mini-chaîne de l'Atakora au sud-ouest (Figure 5). Le relief se caractérise par un ensemble de plateaux à bords accidentés (20 m de dénivelé en moyenne) et quelques petites collines bordant les vallées de trois principaux cours d'eau temporaires: la Mékrou, la Tapoa et l'Alibori. Les plateaux sont en général recouverts d'une cuirasse latéritique et seuls les bas-fonds et la zone alluviale du fleuve présentent des sols limoneux plus profonds. La partie nord du parc présente également des zones plus sableuses.

3.2.2. Un gradient écologique lié aux conditions climatiques

Conditions climatiques

On distingue différents domaines latitudinaux de végétation en Afrique de l'Ouest en fonction des conditions climatiques qui y règnent : le domaine saharien, le domaine sahélien, le domaine soudanien, le domaine subguinéen, le domaine centrafricain et le secteur forestier (Arbonnier 2002). Ces domaines sont sous-divisés dans l'espace en secteurs. Bien que les limites de ces secteurs sur le terrain soient diffuses, les conditions changent rapidement, sur quelques centaines de kilomètres, dès que l'on se déplace sur un axe nord-sud.

Le PRW se situe à cheval sur le secteur Sahélo-Soudanien dans sa partie nord et le secteur soudanien dans sa partie sud. Il reçoit en moyenne chaque année entre 600 et 1000 mm de pluie, lors d'orages violents, pendant la saison des pluies bien marquée qui s'étend de mai-juin à septembre-octobre (Figure 7a). La saison des pluies est suivie d'une saison sèche dont la première partie est relativement fraîche (21.6° C en décembre) mais la seconde beaucoup plus chaude (36.1°C en mai) avec des pics fréquents à 48°C en avril-mai (Figure 6).

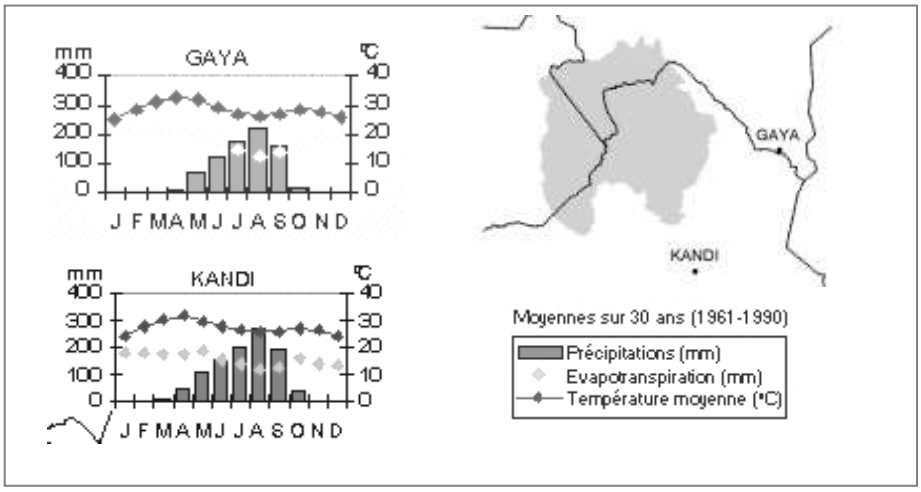


Figure 6 : Caractéristiques climatiques de la région du PRW (d'après FAO Clim).

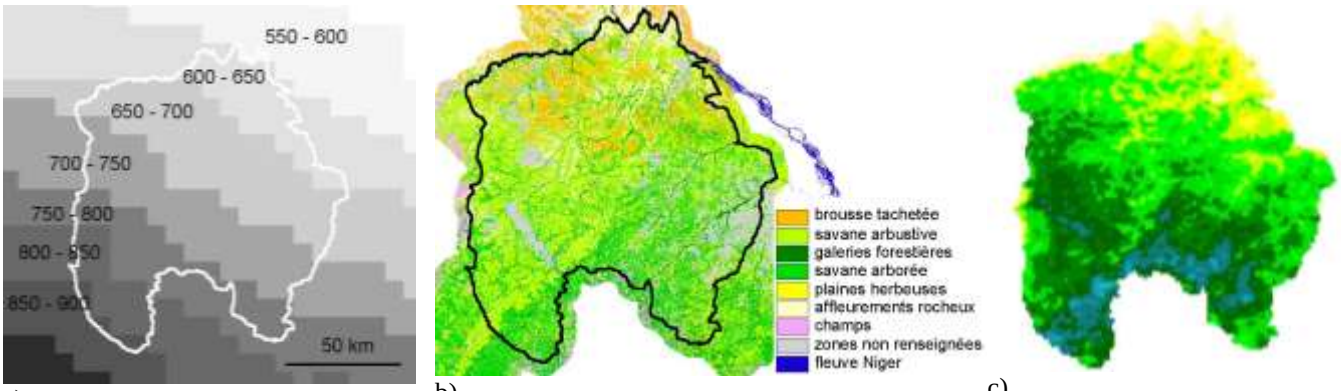
Variations spatiales de la structure de la végétation

La situation du PRW lui confère un gradient marqué sur l'axe nord-sud dans le faciès de la végétation (Figure 7b). Au Nord, le PRW est couvert en grande partie par la brousse tachetée, caractérisée par une alternance de zones dénudées ou uniquement couvertes par des herbacées et de zones boisées ou de fourrés, ainsi que des zones de steppe. Le tapis herbacé y est essentiellement composé d'espèces annuelles. Au sud, en secteur plus soudanien, les formations végétales sont plutôt de type savane arbustive (moins de 10 % de ligneux de plus de 5 m et plus de 10 % de ligneux de moins de 5 m) couvrant la plus grande partie du PRW, de type savane arborée (10-35 % de ligneux de plus de 5m) et de type savane boisée (30-70 % de ligneux de plus de 5 m). On y trouve davantage de graminées pérennes, parfois très hautes en fin de saison des pluies (1,5 m, jusque 4 m) dont la repousse en saison sèche est favorisée par les feux de brousse (Figure 8). Le réseau hydrographique est souligné par des formations arborées denses (cordons ripicoles et galeries forestières) (De Wispelare et al. 2002, De Wispelaere 2004). Les espèces soudaniennes sont contraintes d'occuper les positions les plus basses de la toposéquence à l'extrême Nord du parc tandis que les plateaux plus au Sud sont colonisés par des cortèges sahéliens (Mahamane 2005). Ces différentes formations végétales sont disposées en mosaïque dont l'hétérogénéité est très liée au relief et au type de sol (Arbonnier 2002, Mahamane 2005).

Variations spatiales de la productivité de la végétation

Afin d'avoir une idée du comportement global de la production primaire à l'échelle du parc, j'ai effectué une classification non supervisée (15 classes) à l'aide du logiciel ENVI 4.0 (The Environment for Visualizing Images, 2003, Research Systems Inc., Boulder, CO, USA) sur l'ensemble des données NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) de 1998 à 2004[1] (Figure 7c). On observe un gradient nord-sud bien marqué des classes de profils spectral des NDVI en chaque pixel au cours du temps. Ce gradient correspond au gradient dans la durée de la verdure qui va décroissant vers le nord puisque la saison des pluies et donc la période de production primaire est plus courte au nord. Le gradient est incliné selon un axe nord est-sud ouest comme le gradient de pluviométrie.

[1] Les valeurs des NDVI sont issues des données collectées par les satellites de *la National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA), et traitées par le *Global Inventory Monitoring and Modeling Studies Group* (GIMMS) de la *NASA (National Aeronautical and Space Administration*). Les NDVI ont été estimés à partir de deux bandes du capteur AVHRR, les longueurs d'onde quasi-infrarouge (NIR) et visibles (VIS), en utilisant l'algorithme suivant : NDVI = (NIR - VIS)/(NIR + VIS). J'ai utilisé ici des images décadaires des NDVI à une résolution de 1 km² téléchargées sur le site Internet http://free.vgt.vito.be/.



a) b) c)

Figure 7 : Variations spatiales de la pluviométrie et de la structure de la végétation sur le PRW.

a) Gradient de pluviométrie annuelle sur le PRW (mm/an),

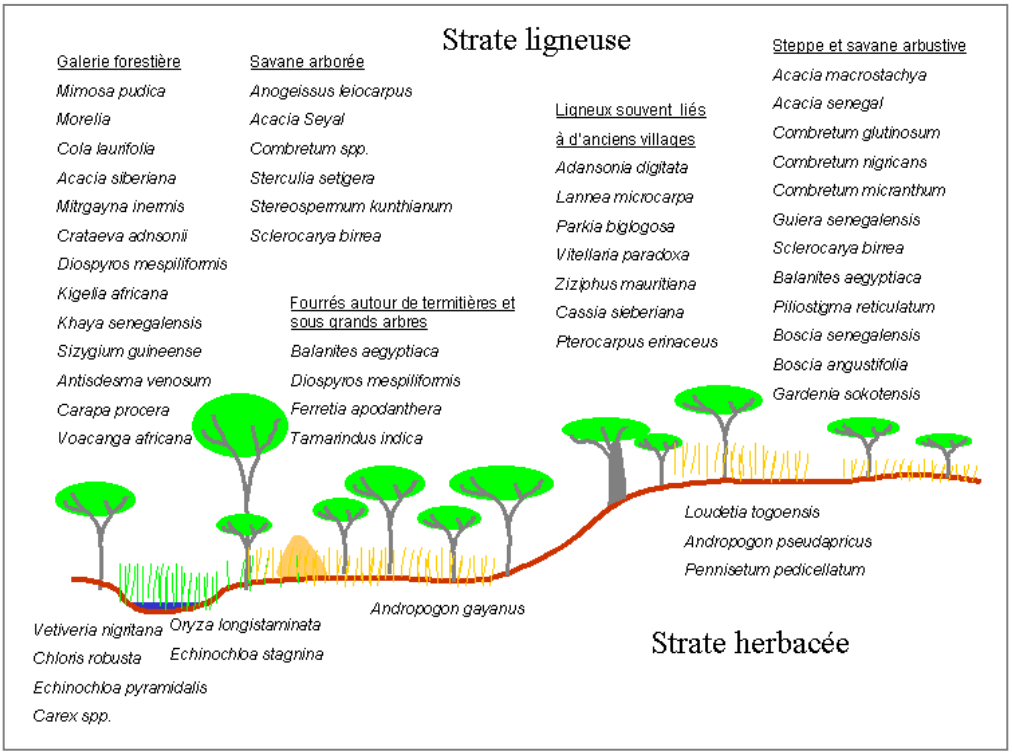
Carte produite à partir des données de pluviométrie de long terme (1920-2005) de l'USAID http://earlywarning.usgs.gov/adds/ *(Tucker et al. 2005). Résolution 8 km.*

b) Gradient de structure de végétation sur le PRW, *d'après De Wispelaere 2001*

c) Gradient de production primaire (durée de verdure de la végétation)

vert foncé : végétation verte longtemps, jaune : végétation verte moins longtemps dans l'année.

Nord du parc : secteur Sahelo-Soudanien



Sud du parc : secteur soudanien

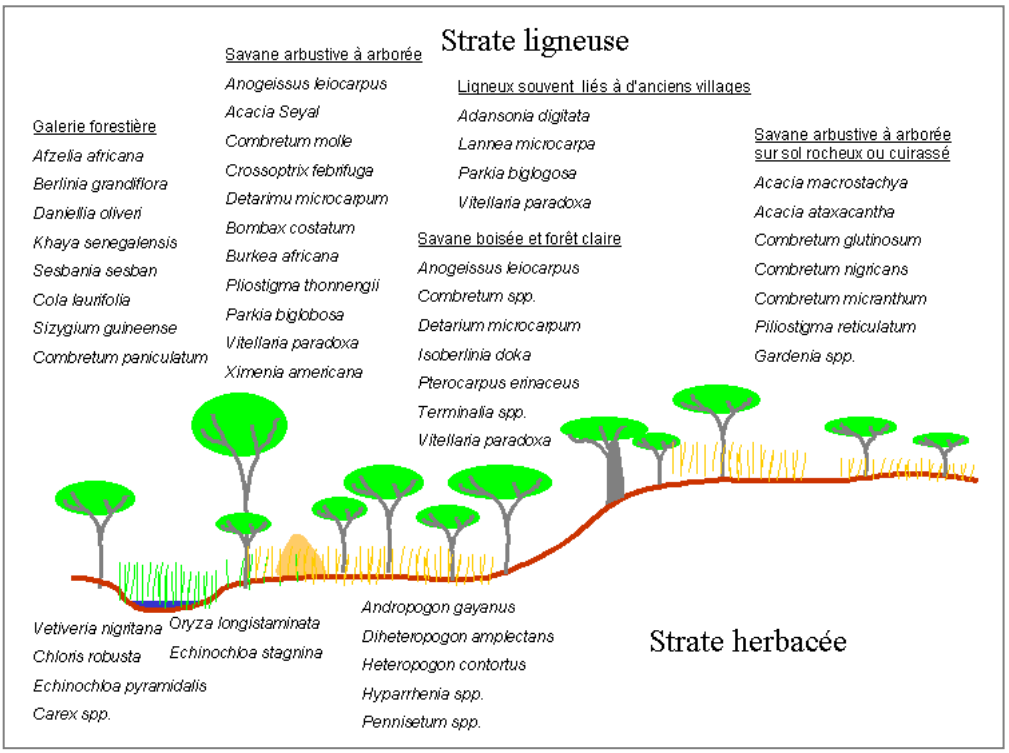


Figure 8 : Quelques exemples d'espèces végétales dominantes du PRW (d'après les informations d'Arbonnier 2002 et de Dulieu 2004).

3.2.3. Dynamique saisonnière (et spatiale) de l'abondance et de la qualité des ressources pour les ongulés

Distribution des points d'eau de surface

En début de saison sèche seules les trois rivières principales Tapoa, Mékrou, Alibori et le fleuve Niger au Nord continuent à alimenter le Parc en eau. Dès février, la Tapoa et l'Alibori s'assèchent complètement et il ne subsiste qu'un chapelet de mares dans le lit mineur de la Mékrou jusque la fin de la saison sèche. Les autres points d'eau de surface en saison sèche consistent en quelques mares situées dans les bas fonds. Celles-ci s'assèchent pratiquement toutes en fin de saison sèche, sauf celles qui sont alimentées par pompage (ex : mare Perelegou, mare 25) ou qui ont une capacité suffisante (ex : barrage de la Tapoa, mare Barabo) ou qui sont alimentées par des sources (ex : source Anana). En fin de saison sèche l'eau de surface n'est finalement disponible qu'au niveau d'une dizaine de points d'eau permanents ou semi-parmanents, i.e. assez longtemps en eau en saison sèche mais qui finissent par s'assécher certaines années plus sèches ou lorsque le régime des pluies de mousson tarde à s'installer (Figure 9).

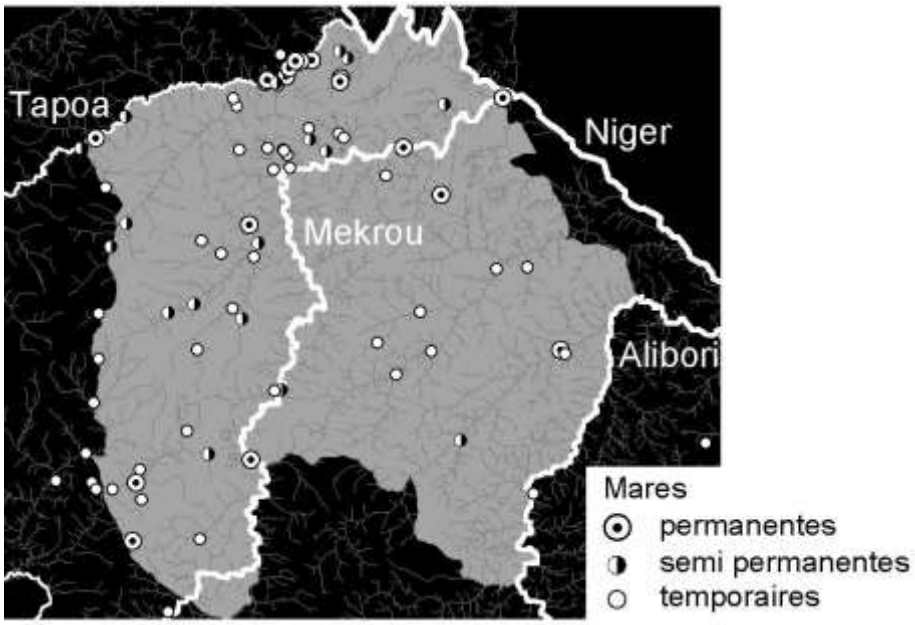


Figure 9 : Réseau hydrographique et points d'eau de surface du PRW. *Réseau hydrographique digitalisé à partir d'une image LANDSAT (L7ETM+ 1999/2000 ECOPAS/CIRAD scènes 192-51 des 09/11/99 et 19/05/00).*

En me basant sur des données de suivi du niveau des mares du Niger (données des volontaires du Corps de la Paix Américain[2] « Peace Corps » sur 18 ans), je n'ai pas trouvé de relation significative entre la durée de maintien de l'eau et les valeurs de pluviométrie de l'année précédente. Des facteurs tels que la porosité du sol, l'intensité d'évaporation liée au vent déterminent sans doute aussi la vitesse d'assèchement.

La zone du PRW est caractérisée par une forte variabilité inter-annuelle de la date des premières pluies ce qui rend difficile la prédiction du début des pluies à moins d'un mois. Dès les premières pluies, selon la distribution des averses, certaines mares et cuvettes se remplissent, elles peuvent néanmoins s'assécher à nouveau s'il ne pleut pas avant plusieurs semaines. Les mares les plus au sud du PRW se remplissent en général avant celles du nord étant donné que le front de mousson arrive par le sud et que les pluies peuvent commencer à y tomber 1 mois avant de gagner le nord du parc.

En saison sèche et chaude, les ruminants doivent donc s'adapter à un abreuvement intermittent et à un certain degré de restriction en économisant l'eau. Ils diminuent leur ingestion d'aliments et les différentes pertes, fécales, urinaires et par évaporation. La digestion de la ration est sensiblement accrue par suite d'une diminution de la quantité ingérée et aussi de l'accroissement du temps de séjour (Utley et al. 1970). De l'eau est puisée dans le tube digestif, plus particulièrement dans le gros intestin. L'animal peut supporter une restriction d'autant plus marquée qu'il a moins d'eau à dépenser pour lutter contre la chaleur.

A noter que les eaux qui ont des teneurs importantes en certaines substances peuvent être bues en moindre quantité du fait du danger qu'elles représentent pour la santé de l'animal. Les animaux peuvent tolérer jusqu'à 15 g/L de substances en solution (Jarrige 1980). Au-delà de 10 g/L pour le NaCl (chute de l'ingestion), de 1 g/L pour les sulfates (diarrhées) et de 50 à 100 p.p.m. pour les nitrates (méthémoglobinémie), les eaux deviennent dangereuses pour l'animal.

Dynamique des ressources fourragères

Les cycles phénotypiques des plantes s'accompagnent au cours des saisons de modifications de la composition chimique de leurs feuilles. Ceci fait évoluer non seulement la disponibilité mais aussi la qualité de la ressource fourragère pour les ongulés en zone de savane (Tableau 7). La saison sèche apparaît d'autant plus critique pour l'alimentation des ongulés qu'à cette

[2] Une agence du gouvernement fédéral américain qui envoie de jeunes volontaires en missionde développement.

saison les ressources fourragères sont disponibles en plus faible quantité et de moins bonne qualité, en particulier en début de saison sèche. A cette période, les herbacées sont très lignifiées, peu digestibles, moins riches en protéines et les feuilles des arbres sont également peu digestibles ou sont évitées à cause de leur teneur en tanins. Selon McNaughton & Geordiadis (1986), la teneur en protéine des feuilles des essences ligneuses de savane resterait néanmoins plus élevée plus longtemps dans la saison sèche que celle des graminées. Breman & de Ridder (1991) estiment que pour la zone soudanienne en fin de saison sèche, la teneur en azote des fourrages herbacés varie entre 3.5 et 4.3 g/kg de fourrage alors que celle des fourrages ligneux est d'environ 14.7 g/kg pour le feuillage et 10.3 g/kg en moyenne en incluant les fruits et les rameaux dans le calcul. Il faut attendre la fin de saison sèche et le début de la saison des pluies pour que les fourrages retrouvent une bonne qualité globale (Tableau 7).

Il faut également noter l'importance des **feux de brousse** dans la dynamique de la végétation (Grégoire et al. 2003). Chaque année en début de saison sèche, en novembre-décembre, des feux d'aménagements sont allumés par les agents du PRW au bord des pistes, brûlant ainsi jusque 70 % de la surface du PRW (calcul à partir des images satellites des brûlis, ISPRA). Sont épargnés certains plateaux protégés par des escarpements très pentus, les zones latéritiques et rocheuses sans végétation, et les forêts riveraines. L'objectif de cette pratique répandue en Afrique de l'Ouest, est d'augmenter la visibilité de la faune par les touristes, induire une repousse des plantes pour les herbivores, ouvrir le milieu et créer des coupe-feu (Lungren 1997). D'autres feux peuvent être allumés en cours et fin de saison sèche par les braconniers pour rabattre le gibier et permettre également une meilleure visibilité de la faune (Schull & Grettenberger 1984), ou encore en représailles contre les autorités du parc par les éleveurs transhumants. Les conséquences de ces feux tardifs sont encore mal connues ; selon Schull & Grettenberger (1984), ils conduiraient à une diminution des herbes pérennes, à davantage d'espèces ligneuses résistantes au feu (*Combretum spp*.), à une dégradation des sols (perte de fertilité par destruction des micro-organismes) et à une destruction de la forêt riveraine.

Néanmoins, les feux stimulent localement une repousse ligneuse et herbacée, essentiellement chez les graminées pérennes. Ces feux peuvent donc occasionner l'apparition d'îlots de verdure attractifs pour les herbivores. Ils rendent localement plus accessible les nouvelles feuilles des herbacées aux animaux paisseurs en détruisant les matériaux secs et morts, tels que les tiges et les gaines lignifiés. Les herbacées cependant ne repoussent que de quelques

centimètres au niveau des touffes sans fructifier. Si le passage du feu a lieu en début de saison sèche (feu d'aménagement) et que le sol contient encore un peu d'humidité, les touffes peuvent se maintenir quelques semaines avant de flétrir. En effet, on peut penser que le niveau de repousse dépend de la quantité d'eau réellement emmagasinée et disponible dans le sol. Les zones de bas fond, présentant des sols plus profonds et accumulant par ruissellement et drainage davantage d'eau que les plateaux sont donc susceptibles de présenter des herbages en repousse en saison sèche même dans les zones plus sèches du nord du PRW. Toutefois, si le feu a lieu en fin de saison sèche (feu des braconniers en général), il est plus rare d'observer une repousse herbacée, même dans les bas fonds. De Leuuw (1979) a montré expérimentalement que les herbages protégés du feu présentaient de plus faibles concentrations en azote à la saison de pousse suivante (3,6 % MS) que les herbages soumis au passage du feu (6-7 % de la MS). Le feu permettrait d'extraire l'azote du matériel végétal qui sinon resterait prisonnier de la litière.

3.2.4. Les prédateurs des ongulés sur le PRW

Sur le PRW, les prédateurs des ongulés sont divers mais leur abondance est plutôt faible comme l'indique les faibles taux de rencontres (Di Silvestre, comm. pers.). Les lycaons *Lycaon pictus*, les guépards *Acinonyx jubatus*, les léopards *Panthera pardus*, ainsi que les hyènes tachetées *Crocuta crocuta* autrefois présentes sur le PRW ont aujourd'hui pratiquement disparu et sont très rarement observées. Le python de séba (*Python sebae*) prédate certainement également les petites antilopes aux points d'eau. L'espèce prédatrice a priori la plus abondante reste le lion *Panthera leo*. Certaines familles de lion se seraient spécialisées dans l'attaque des vaches transhumantes (Di Silvestre, comm. pers.) ce qui leur a valu de subir des empoisonnements par les éleveurs. Quelques observations occasionnelles au Niger ont montré que les lions s'attaquaient en particulier aux jeunes cobes Defassa *Kobus ellipsiprymnus*, aux cobes de Buffon *Kobus kob kob* ainsi qu'aux phacochères *Phacochoerus africanus*. L'étude des prédateurs est encore à un stade exploratoire sur le PRW (voir également Bauer *et al.* 2006 et Halilou Malam Garba 2006) et consiste principalement en un recensement des familles de lions grâce à un système de « repasse » et à des enquêtes dans les villages en périphérie du parc.

Tableau 7: Synthèse de la variabilité saisonnière de la disponibilité et de la qualité des ressources en eau et fourragères pour les ongulés. *Chiffres d'après De Bie (1991) pour l'écosystème de savane soudanienne du parc national de la Boucle du Baoulé (600-900 mm de pluie/an).*

	septembre-octobre	novembre-décembre	janvier-février	mars-avril	mai - juin	juillet-août
	fin saison des pluies	début saison sèche	mi saison sèche	fin saison sèche	début saison des pluies	mi saison des pluies
EAU						
disponibilité en eau de surface	dépressions, mares, rivières surtout au sud	mares, rivières	quelques mares, rivières	trous dans rivières	mares, flaques, bas fonds, rivières surtout au sud, souvent temporaire (quelques jours à quelques semaines)	mares, flaques, ruisseaux de bas-fonds, rivières
dans végétaux herbeux	feuilles des graminées de savane	feuilles des graminées de savane (peu), des herbacées de bords de mares et rivières	graminées pérennes en repousse (bas fonds humides et zones brûlées précocement), herbacées des zones humides	rare, herbacées de bords de rivières	herbacées pérennes et annuelles en germination et pousse, surtout au sud et bas fonds drainant	dans toutes les parties des herbacées
dans végétaux ligneux	feuilles toutes espèce	feuilles toutes espèce, mais espèces décidues évitées car tanins	feuilles de sempervirentes et semi-sempervirentes, feuilles ligneux bords de points d'eau	nouvelles feuilles des décidues, surtout au sud, semi/sempervirentes et ligneux zones humides	nouvelles feuilles des décidues et semi/sempervirentes	feuilles toutes espèce
FOURRAGE HERBACE						
savane : quantité	pâturages très répandus, maximum de phytomasse (surtout gaines et tiges)	diminution drastique (feux), repousse de saison sèche pour les graminées pérennes ; dessèchement et disparition des annuelles	graminées pérennes: repousse localisée, en quantité limitée, sur zones brûlées et bas fonds humides	rare repousse des pérennes dans quelques bas fonds très humides (sources), entretenue par le pâturage	reprise d'une repousse forte des pérennes d'abord dans les bas fonds et plus au sud, apparition des annuelles sur les plateaux, floraison des plantes à bulbe	pâturages très répandus d'herbacées pérennes et annuelles, pic de production atteint et épisaison plus rapidement pour les annuelles
savane : qualité	faible qualité de la plante (tiges et gaines riches en cellulose), sauf dans les feuilles	gaines et feuilles se dessèchent : peu digestibles (cellulose), faible teneur en protéine (< 5 % dans les feuilles psèches) sauf pour les pérennes en début de repousse (> 12 %)	feuilles des pérennes en repousse riches en protéines (5-10 %) et autres nutriments ; ailleurs tiges sèches faiblement digestibles (lignine) si non brûlées	feuilles des pérennes en repousse : diminution de la teneur en protéine (5 %)	très forte qualité nutritionnelle (protéines : 10-15 %) en début de pousse	forte pousse des tiges moins digestibles
bords de points d'eau (cypéracées, graminées, dicotylédones) : quantité	inacessible car inondé	berges de rivières et de mares, début de pousse	lit des rivières, bords de mares (+ rare), en pousse	rare, aux bords des rivières, plantes aquatiques accessibles	pousse / inacessible car inondé	inacessible car inondé
bords de points d'eau (cypéracées, graminées, dicotylédones) : qualité		diminution de la teneur en protéine sauf pour *Panicum sp.* : augmentation régulière, 10 % environ pour les cypéracées, moins pour les autres	maintien de la teneur en protéine sauf pour le Panicum: augmentation régulière (7-8 %), 10 % environ pour les cypéracées, diminution pour le vétiver	teneur en protéine moindre pour le vétiver (autour de 5 %), augmentation pour les graminées qui subsistent, maintien pour les cypéracées (> 10 %)		
FOURRAGE LIGNEUX						
espèces décidues de savane : quantité	phytomasse maximale du feuillage	forte diminution (début de perte des feuilles)	chute régulière jusque quasi absence de feuilles, sauf repousse d'après feu sur sol plus profond (localisé)	absence de feuilles, floraison de nombreuses espèces + appartion de feuilles nouvelles d'abord au sud	nouvelles feuilles partout, phytomasse en forte augmentation	feuilles partout
espèces décidues : qualité	augmentation des teneurs en lignine et tanins : baisse de la digestibilité, début de baisse de teneur en protéines	fortes teneurs en tanins, cellulose et lignine et diminution du niveau de protéines bien que reste élevé (> 10 %)	sur zones brûlées propices : nouvelles feuilles riches en nutriments et pauvres en tanins	feuilles nouvelles riches en protéines, nutriments, pauvres en lignine	riches en nutriments, teneur forte en protéines (18 %), minimum de lignine	maximum de teneur en protéines (18-22 %)
espèces (semi-) sempervirentes de savane : quantité	phytomasse maximale du feuillage	diminution de la phytomasse disponible	absence de feuilles pour certaines espèces semi-sempervirentes	présence de nouvelles feuilles + feuilles anciennes	augmentation de la phytomasse	augmentation de la phytomasse
espèces (semi-) sempervirentes de savane : qualité	pic de teneur en protéines	diminution de la teneur en protéine mais reste élevée (> 10 %)	teneur moindre en protéine mais encore élevée (10 %)	augmentation de la teneur en protéines (10-15 %)	teneur en protéine 10 %	augmentation de la teneur en protéines
espèces riveraines: quantité	inacessible car inondé	pousse	augmentation de la biomasse totale	quantité maximum de feuillage disponible		inacessible car inondé
espèces riveraines : qualité		diminution de la teneur en protéines mais élevée (15-20 %)	15 % en moyenne de protéines	15 % en moyenne de protéines	teneur max en protéines (15-20 %)	

3.3. Le PRW : une aire protégée dans un contexte régional de dégradation de la biodiversité

3.3.1. La modification des habitats naturels de la grande faune en Afrique de l'Ouest

L'occupation de l'Afrique de l'ouest (i.e du Sénégal à l'ouest au Nigeria à l'est) par l'Homme est très ancienne comme en témoignent par exemple les nombreux vestiges préhistoriques (ex : au PRW). Les grands empires africains qui y ont prospéré, au nord de la bande forestière, entre le 4ème et le 19ème siècle (Songhai, Mali, Ghana, Bornu-Kanem, etc. (Fage 1966)) ont certainement transformé les savanes soudaniennes et guinéennes pour y développer l'agriculture (Sayer 1977, Barnes 1999). Cependant, il semblerait que l'impact humain sur les ressources naturelles s'y soit surtout intensifié après l'arrivée des européens (Barnes 1999) à la fois par la modification des habitats et par la pression de chasse.

La population humaine a crû de façon exponentielle depuis le début du XXème siècle (Barnes 1999) aboutissant à des densités relativement importantes par rapport à d'autres régions d'Afrique. La pression exercée sur la végétation naturelle et la faune a été particulièrement forte ces 30 dernières années (Ciofolo 1995, Brashares et al. 2001).

La bande de savane boisée qui s'étendait du Sénégal au Tchad et à la Centrafrique et qui abritait la plupart des espèces d'ongulés de savane de la région s'est beaucoup restreinte et morcelée du fait du défrichage pour la mise en culture, des feux de brousses et du pâturage du bétail (Jones 1973, Poché 1974, East 1999). East (1999) attribue également le déclin de nombreuses espèces à la compétition pour la ressource herbeuse avec le bétail. Le recul spectaculaire de la population de l'ouest africain du damalisque (ssp *korrigum*) au cours du 20ème siècle en serait l'un des exemples particulièrement remarquables selon Sayer (1982).

Depuis la fin des années 50, on observe d'autre part un glissement vers le sud de l'isohyète 600 mm, souvent utilisé pour caractériser la frontière Sahélo-Soudanienne (Sivakumar et al. 1993). Au Niger, l'isohyète 600 mm s'est déplacé de plus de 80 km par exemple. La végétation semble suivre naturellement ce déplacement de la pluviométrie moyenne (Breman & Cissé 1977) ce qui modifie amplement les habitats des animaux souvent limités à quelques kilomètres carrés. En outre, le Sahel a subi de 1968 à 1973, ainsi dans les années 80, d'importantes sécheresses. Celles-ci ont certainement affecté la faune sauvage et augmenté considérablement la pression par les hommes et leur bétail sur les derniers habitats de la

grande faune sauvage (Jones 1973, Roth & Douglas-Hamilton 1991), en particulier au nord de leur aire de répartition comme Ciofolo (1995) l'a noté pour la girafe.

Les fluctuations de précipitations annuelles sont imprévisibles et peuvent être considérables. Elles ont un impact fort sur la composition de la végétation : les années sèches, les graminées pérennes dépérissent dans les zones les plus au nord et les moins humides si bien que la disponibilité en nourriture pour les paisseurs les consommant en saison sèche est limitée aux zones les plus au sud ou dans les bas fonds encore suffisamment humides. Les années sèches, l'effet de la sécheresse se fait davantage ressentir au nord sur les espèces pérennes. Par ailleurs, les années sèches, les zones de moins de 900 mm/an (moyenne) présentent une très faible production herbacée de saison sèche (< 10 kg /ha) alors que les années de pluviométrie normale, les zones de 700 mm/an et plus présentent une production herbacée de saison sèche de plus de 60 kg/ha (De Bie 1991).

3.3.2. Une pression de chasse historique

Au-delà des modifications du milieu, il ne faut pas négliger la pression directe exercée par l'Homme sur la faune. La chasse intensive pour alimenter les filières de viande de brousse a certainement participé à l'élimination des grandes antilopes de leurs anciennes aires d'occupation (Brashares et al. 2004).

Au cours du XIX^{ème} siècle, la demande croissante en ivoire de l'Europe et de l'Amérique du Nord ainsi que l'apparition des armes à feu a entraîné la destruction des populations d'éléphants. Ce déclin a devancé celui qui n'aurait pas tardé de se produire, après la 1ère guerre mondiale, avec l'augmentation de la population humaine, la disparition de l'habitat et l'intensification des conflits homme-éléphant (Barnes 1999).

On peut noter que de nos jours, les zones de chasses, en préservant du défrichage les milieux abritant la faune gérée pour la chasse sportive, protègent finalement mieux les ongulés et leur écosystème à l'échelle du continent Africain. Ces zones de chasses, en étant parfois mieux protégées du braconnage que les parcs et réserves de faune, ont d'ailleurs permis un meilleur maintien de la faune que dans certaines aires dites protégées. En effet, la fréquentation régulière et la grande mobilité des chasseurs sportifs sur les zones de chasses a souvent dissuadé plus efficacement le petit braconnage de subsistance sur ces zones que le tourisme de vision sur les parcs (Sayer 1979, Sayer & Green 1984).

3.3.3. Les espèces de savane disparues en Afrique de l'Ouest

Certaines espèces ont disparu totalement de l'Afrique de l'ouest ou de certaines parties sous l'effet de la pression humaine. Sayer & Green (1984) suggèrent que le rhinocéros noir (*Diceros bicornis*) éteint en Afrique de l'Ouest, au Nigéria, dans les années 1930, fréquentait vraisemblablement les savanes d'Afrique de l'ouest et sans doute le PRW dans un passé récent bien qu'aucune observation n'y ait été répertoriée (Figure 10).

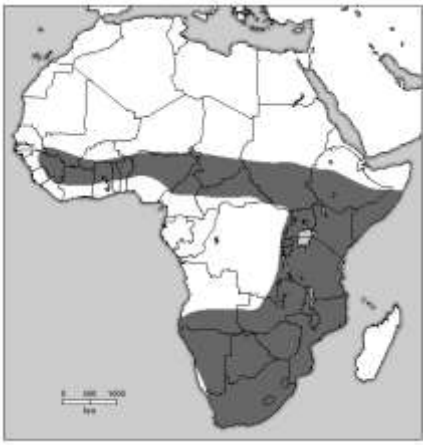


Figure 10 : Distribution probable du rhinocéros noir (Diceros bicornis) dans les années 1700. *Carte extraite de African rhino: status survey and action plan, 1999, by Emslie, R. & Brooks, M. & the IUCN/SSC African Rhino Specialist Group, publisher : IUCN*

Il semblerait que l'éland de Derby (*Tragelaphus derbianus*), actuellement absent de la zone entre le Mali et l'est du Nigeria comprenant le PRW, se distribuait également sur l'ensemble de la bande de savane boisée qui s'étend du Sénégal à l'ouest au Nil à l'est du continent (East 1999). Estes (1997) indique que l'éland du Cap *Taurotragus oryx*, son proche parent, serait particulièrement sensible à la peste bovine et intolérant par rapport à la présence humaine, ce qui explique son déclin sur l'ensemble de l'Afrique. Le Tableau 8 résume les principales causes de déclin général en Afrique de l'Ouest d'espèces actuellement conservées dans le PRW. La plupart des ongulés d'Afrique de l'Ouest sont désormais confinés dans les aires protégées et réserves de chasses alors qu'ils étaient présents sur une grande surface des pays d'Afrique de l'Ouest au début du XX^{ème} siècle (East & Estes 1990, Barnes 1999, Brashares et

al. 2001). La conservation de ces aires est donc vitale pour la survie des ongulés. Elles sont les ultimes vestiges représentatifs des écosystèmes naturels dans lesquelles elles vivent.

Tableau 8 : Principales causes de déclin général en Afrique de l'Ouest d'espèces actuellement conservées dans le PRW (traduit d'après East 1999).

nom commun	cause de déclin identifiée
Hippotrague rouan	*braconnage, occupation humaine de son habitat originel*
Bubale	*braconnage, dégradation de l'habitat*
Damalisque	*compétition pour le pâturage avec le bétail, chasse incontrôlée pour la viande brousse*
Cobe Defassa	*braconnage*
Cobe de Buffon	*chasse intensive, développement agricole, bracoonage (Bénin), mais capacité de résilience rapide*
Rédunca	*chasse intensive, compétition avec le bétail, aridité croissante (désertification)*
Guib harnaché	*dégradation de l'habitat, aridité croissante, mais résilience à la chasse*
Gazelle à front roux	*chasse incontrôlée, dégradation de l'habitat par surpâturage par le bétail, défrichage pour l'agriculture*
Ourébi	*braconnage pour la viande bien qu'assez reéisilient, destruction de l'habitat*
Céphalophe de Grimm	*destruction des habitats boisés, braconné de façon intense (W Bénin) mais résilient à la chasse*
Céphalophe à flancs roux	*destruction de l'habitat par les actrivités humaines*

3.3.4. L'origine des aires protégées en Afrique de l'Ouest

Les aires protégées sont en général issues de réserves de gibier mises en place dans les années 1920 par l'administration coloniale française. Ces zones étaient en général peu habitées lors de leur mise en protection à cause de leur insalubrité liée au risque de trypanosomiase et d'onchocercose (Sayer & Green 1984). D'après Hunter (1966), des cycles d'épidémie d'onchocercose auraient entraîné régulièrement et successivement la mortalité ou l'émigration suivies de nouvelles immigrations de populations humaines dans ces zones bordant les rivières de la zone Soudanienne (Sayer 1979).

Les aires protégées les plus importantes de l'Afrique de l'Ouest francophone en terme de populations de grande faune sont actuellement les parcs nationaux du Niokolo Koba (Sénégal), de la Comoé et de Tai (Côte d'Ivoire) et le complexe du WAPO (Burkina Faso, Niger et Bénin) dans lequel s'inclut le PRW. Ces zones ont été relativement préservées du

défrichage pour l'agriculture jusque les années 70 à partir desquelles les conflits avec les agriculteurs et éleveurs se sont intensifiés.

Les nouveaux états indépendants dans les années 60, à l'exception du Sénégal, ont mis peu de moyens en place pour gérer et assurer la protection des réserves et parcs nationaux selon (East & Estes 1990) qui ont sans doute une vision comparative avec les aires protégées des ex colonies anglaises et hollandaises d'Afrique australe et orientale. Selon ces experts, il a fallu attendre les années 70 pour la Côte d'Ivoire et le Burkina Faso puis les années 80 pour le Niger, le Bénin et le Togo, pour voir apparaître un intérêt pour la protection des milieux naturels et de la faune, mais sans pour autant mettre en place les infrastructures, les équipements et le personnel réellement suffisants sur le terrain pour assurer une protection efficace. On peut noter que les aires protégées des pays d'Afrique de l'Ouest anglophones n'ont toutefois pas été mieux loties (Anadu 1987, Osemeobo 1988, East & Estes 1990).

3.3.5. Importance du PRW pour la préservation des ongulés d'Afrique de l'Ouest

Importance régionale du Complexe WAP

Créés dans les années 50, les trois parcs du W du Niger, du Bénin et du Burkina Faso constituent avec les parcs de l'Arly à l'ouest et de la Pendjari au sud, et des aires protégées aux statuts variés qui leur sont contiguës (telles que la Réserve totale de faune de Tamou au nord, la Réserve partielle de Dosso à l'est ou encore, des zones cynégétiques et plusieurs forêts classées), le Complexe écologique régional « WAP » (*W-Arly-Pendjari*), qui jouxte au sud les aires protégées de Oti Mandari et Keran pour former le « WAPOK ». Le PRW a en particulier été classé au niveau international par la convention Ramsar (Zones humides) et est désormais inscrit au registre du Patrimoine mondial de l'UNESCO et des Réserves de la biosphère du MAB. En novembre 2002, le PRW est devenu la première « Réserve transfrontalière de la biosphère » en Afrique.

La situation actuelle du WAP se caractérise par un potentiel important en terme de biodiversité, notamment animale. On y trouve quelques-uns des derniers troupeaux de grands mammifères sauvages représentatifs de l'Afrique de l'Ouest, au premier rang desquels figurent l'éléphant *Loxodonta africana*, l'hippotrague *Hippotragus equinus*, le damalisque *Damaliscus lunatus*, le lion *Panthera leo* et le guépard *Panthera pardus*, mais aussi des

populations résiduelles d'animaux à forte valeur emblématique comme le lamantin *Trichechus senegalensis* et le lycaon *Lycaon pictus*. Le WAP compte systématiquement parmi les sites les plus importants d'Afrique de l'Ouest pour le maintien des plus grandes populations (>1000 individus) d'ongulés de savane (Tableau 9).

Tableau 9 : Principales zones d'importance internationale pour la conservation des ongulés de savane en Afrique de l'ouest dans les années 90 (éléphants et hippopotames exclus). *Les croix indiquent que la population de l'espèce est comprise entre 1000 et 10000 individus dans la zone (à partir des cartes de l'Antelope database 1998, East 1999).*

aire protégée / espèce	Niokolo Koba (Sénégal)	Boucle du Baoulé (Mali)	Comoé (Côte d'Ivoire)	Mole & Bui (Ghana)	Nazinga (Burkina Faso)	WAP		
						Arly-Singou (Burkina Faso)	Pendjari et ZC contiguës (Bénin)	W (Bénin, Burkina Faso, Niger)
buffle	x		x	x			x	x
cobe de Buffon	x		x			x		
cobe Defassa	x						x	
bubale (de l'Ouest)	x		x	x	x		x	
damalisque (Korrigum)							x uniquement sur le WAP	
hippotrague rouan	x		x		x		x	
ourébi	x		x		x	x	x	
céphalophe de Grimm	x	x	x	x		x	x	x

Statut des ongulés dans la région du W

Au Niger

Les grands mammifères du Niger survivent actuellement dans les zones isolées des massifs de l'Air et du Termit en zone saharienne et dans le parc du W pour les espèces de savane. Sur les 17 espèces d'antilopes que comptait encore le Niger au début du 20ème siècle, 15 étaient classée comme éteintes ou quasi (*Oryx dammah, Tragelaphus spekei*), en danger (*Addax nasomaculatus, Gazella leptoceros, Gazella dama, Cephalophus rufilatus*), rares (*Hippotragus equinus, Redunca redunca, Ourebia ourebi*) ou vulnérables (*Alcelaphus buselaphus, Damaliscus lunatus, Kobus ellipsiprymnus, Kobus kob, Tragelaphus scriptus, Gazella rufifrons*) dans les années 80. Dix de ces espèces ne sont trouvées pratiquement que

sur le parc du W et la réserve contiguë de Tamou qui présentent désormais la dernière grande zone de savane et les derniers vestiges de forêt rivulaire du Niger (East & Estes 1990). En dehors de ces zones, tel que le long de la rivière Sirba dans le Sud-Ouest, les rares espèces d'antilopes de savane qui subsisteraient (i.e. le cobe Defassa *Kobus ellipsiprymnus*, l'hippotrague rouan *Hippotragus equinus* observé en 1983 et le guib harnaché *Tragelaphus scriptus* (Bousquet 1984, East & Estes 1990)) sont fortement menacées par la destruction de leur habitat et la chasse illégale (Tableau 10).

Pour les éléphants, la destruction des habitats a également conduit à un repli des populations dans le parc du W et la réserve de Tamou. Jusqu'en 1974, les éléphants du Niger utilisaient en saison des pluies une large zone s'étendant jusqu'à la latitude Torodi, à l'ouest du fleuve Niger, au nord du parc (Poché 1974). Aujourd'hui, les éléphants ne sont plus rencontrés au nord de Tamou, la végétation ayant été défriché au-delà.

Au Burkina et au Bénin le statut des espèces paraît moins alarmant mais les tendances des populations sont toujours notées à la baisse à la fin des années 90 (Tableau 10).

Au Burkina Faso

Les savanes soudaniennes et sahéliennes du centre et de l'ouest du Burkina Faso ont été beaucoup modifiées sous l'effet de l'agriculture et de l'élevage au cours de la deuxième moitié du XX^{ème} siècle. La plupart des espèces qui y vivaient (le bubale *Alcelaphus buselaphus*, le cobe Defassa, le cobe de Buffon *Kobus kob*, le damalisque *Damaliscus lunatus*) y ont été éliminées ou y subsistent en petites populations relictuelles (hippotrague rouan). L'assèchement ou la mise en culture du riz sur les zones humides ont détruit l'habitat des cobes de Buffon, cobes Defassa et des réduncas (*Redunca redunca*). Les guibs harnachés seraient moins affectés en se maintenant dans les ripisylves lorsque celles ci ne sont pas détruites. Les régions du sud-est et du sud-ouest ont été moins peuplées et maintiennent encore quelques populations importantes d'ongulés sauvages principalement sur les aires protégées : le complexe d'Arly Singou, le parc national du W, le ranch de Nazinga, le parc national de Kabore Timbi et les forêts classées de Diefoula-Logoniegue.

Sur les 16 espèces d'ongulés du Burkina Faso, seulement 5, caractéristiques de milieu plus forestier (*Cephalophus silvicultor, Cephalophus maxwellii*) ou de milieu plus sahélien ou désertique (*Oryx dammah, Gazella dorcas, Gazella dama*), ne sont pas représentées au W.

Au Bénin

Au Bénin, des petites populations de rédunca se maintiendraient sur des zones perturbées où les terres de cultures abandonnées fourniraient un habitat favorable dans les zones de faible densité humaine. Mais la plupart des antilopes de savane ne se rencontrent désormais plus que dans les parcs du W et de la Pendjari et les zones de chasses contiguës et quelques forêts classées. Les autres espèces (*Cephalophus silvicultor, Cephalophus niger, Cephalophus dorsalis, Cephalophus maxwellii, Tragelaphus euryceros, Tragelaphus spekei*) sont des espèces davantage forestières vivant au sud du pays.

Tableau 10 : Statut de quelques ongulés du PRW dans la région (à l'échelle de chaque pays) dans les années 80 et 90, d'après les estimations de Newby (juin 1982), Grettenberger (mai 1983) et East & Estes (1990, et pour l'année 2004 pour l'ensemble du PRW (Hibert et al. 2004).

Sont indiquées en gras les situations critiques où l'espèce est particulièrement menacée d'après les critères de l'UICN.

espèce	années 80			années 90			2004
	Niger	Burkina Faso	Bénin	Niger	Burkina Faso	Bénin	PRW
Hippotragus equinus	**R (D)**	S	S	S (D)	S (E/D)	S (E/D)	S
Alcelaphus buselaphus	**V (D)**	S	S	**V (D)**	S (?)	S (E/D)	**R**
Damaliscus lunatus korrigum	**V (S)**	**V**	**En**	**En (D)**	**V (S/I)**	**En (E/D)**	**En**
Kobus ellipsiprymnus	**V (D)**	S	S	**V (D)**	S (D)	S (E/D)	**V**
Kobus kob	**V (D)**	S	S	**V (D)**	S (D)	S (D)	**R/S**
Redunca redunca	**R**	**R**	**R**	**V (D)**	**R (S/D)**	**R (D)**	**R**
Tragelaphus scriptus	**V (D)**	S	S	**V (D)**	S (E/D)	S (E/D)	**R/S**
Gazella rufifrons	**V (D)**	**V (D)**	K	**V (D)**	**V (E/D)**	**K (?)**	**R/S**
Ourebia ourebi	**R (D)**	S	S	**R (D)**	S (E/D)	S (E/D)	**R/S**
Sylvicapra grimmia	S	S	S	S (S/D)	S (D)	S (E/D)	**R/S**
Cephalophus rufilatus	**En (D)**	S	S	**En (D)**	S (E/D)	S (E/D)	**V**

Etat de conservation :
En : en danger d'extinction
R : rare
V : vulnérable
K : pas suffisamment connu
S : satisfaisant (pas menacé à court terme)

tendance des populations :
(E) : stable
(I) : en augmentation
(D) : en diminution
(?) : inconnu

Des photos des ongulés sauvages du PRW sont présentées en annexe 3.

Position des populations d'ongulés du PRW par rapport à celles des autres sites du WAPOK

Du fait de sa grande surface (Figure 11), le complexe formé par les 3 parcs du W abrite la majorité des éléphants, des hippotragues rouans et des buffles de la région (Annexe 4). Son rôle est donc essentiel pour le maintien de ces espèces.

On peut toutefois se demander s'il remplit pleinement sa fonction. En effet, on peut constater que dans les années 80, cette abondance n'était pas proportionnelle à la surface puisque certaines zones plus petites contiguës, protégées ou exploitées pour la chasse sportive, présentaient des densités bien plus importantes, en particulier pour des espèces plus petites (ex : bubale : 0.71 individu / km² sur la RTF de Singou, 0.09 sur l'ensemble des 3 parcs du W).

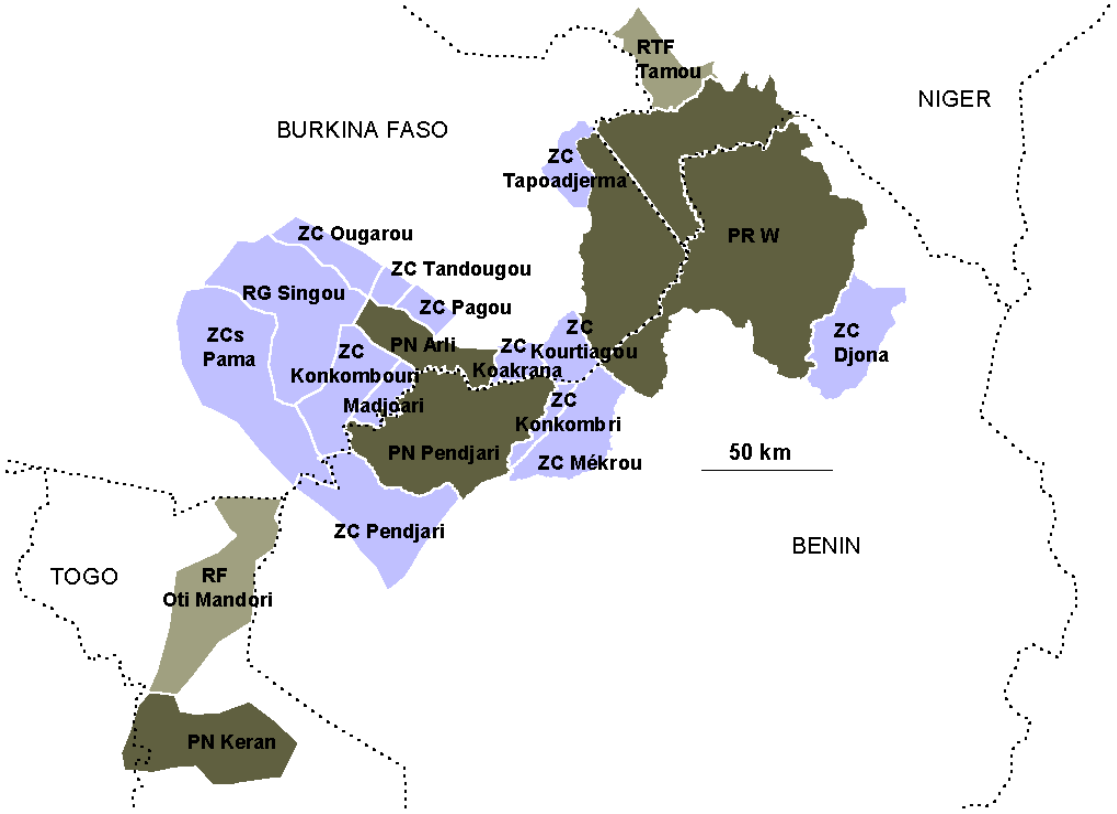


Figure 11 : Zones d'accueil des ongulés dans la région du W (complexe «WAPOK » : "W-Arly-Pendjari-Oti Mandari-Keran").

PR : parc régional ; PN : parc national ; RTF : réserve totale de faune ; RPF : réserve partielle de faune ; ZC : zone de chasse ; CC : concession de chasse ; RG : ranch de gibier. La plupart des zones en réserve dans les années 80 ont évolué en zones de chasse sportive et certains noms ont changé (RG de Singou = ex RTF de Singou, ZC Ougarou = ex ZC Ouamou, PN Arly = ex RTF Arly, ZCs Pama = ec RPF Pama, ZC Konkombouri = ex RPF Arly, enclave de Madjoari = ex RTF Madjoari, ZC Konkombri = ex SC Atakora)

3.4. Menaces sur la faune du PRW par les activités humaines

Dans les années 70 et au début des années 80, Poché (1973) et Grettenberger (1984) donnaient déjà l'alarme à propos des dangers pesant de plus en plus sur la conservation du parc du W et de la réserve de Tamou au Niger. Ils identifiaient alors comme principales menaces l'installation de populations dans ces aires protégées, le pâturage illégal, le braconnage, les feux de brousse non contrôlés et des projets d'extraction minière de phosphate. Ils déploraient le manque de moyen financier et logistique pour endiguer ces menaces. Les populations d'ongulés sur le PRW côté Niger ont beaucoup diminué au milieu des années 80 selon Grettenberger & Newby (1990) et la situation a continué de se détériorer dans les années 90 (Grettenberger 1991).

De nouvelles menaces ponctuelles ont surgi depuis au PRW, tel que le projet d'un barrage hydroéléctrique sur la Mékrou. La demande croissante en bois de chauffe pour alimenter les centres urbains, tels que Niamey au Niger, accélère la dégradation des dernières zones boisées de la réserve de Tamou au nord du PRW. La pression foncière agricole est également une menace sérieuse pour les aires protégées d'Afrique de l'Ouest. En effet, dans le contexte d'accroissement de la population humaine et la recherche de nouveaux espaces pour l'agriculture, les terres des aires protégées sont de plus en plus convoitées tel que le résume Barnes (1999): "*We can expect to see more and more encroachment into protected areas – in other words, creeping unofficial declassification – as hungry eyes turn towards the islands of uncultivated soil or standing timber in a sea of over-exploited farmland*." Par manque de moyen pour les entretenir et sous la pression politique, plusieurs aires protégées ont déjà été officiellement déclassées ou laissées aux populations qui s'y étaient installées pour cultiver. C'est le cas par exemple des réserves de faune de Borno State au Nigéria, de la réserve total de faune de Tamou qui borde le PRW au Niger, ou du parc national de Bia au Ghana dont 235 km² (77 % de la surface initiale) ont été déclassés (Barnes 1999). Au PRW, plusieurs villages du front cotonnier installés au sud du parc dans le parc dans sa composante béninoise ont dû être évacués en 2005.

Le braconnage et le pastoralisme dans le PRW sont deux autres menaces qui nous intéressent particulièrement dans le sens où elles ont pu modifier ou influencent peut-être encore aujourd'hui la structure du peuplement d'ongulés du PRW.

3.4.1. Le braconnage

Les moyens de la lutte

Le manque chronique d'argent pour couvrir le coût des mesures requises pour la conservation est souvent cité comme le principal facteur limitant l'efficacité de la conservation dans la plupart des pays africains (Leader-Williams 1993, Leader-Williams 1988, Barnes 1999, Hilborn et al. 2006, Mengue-Medou 2006). Toutefois, le besoin de mesures de protection contre le braconnage serait sans doute moins criant si les zones périphériques bénéficiaient en parallèle de programmes de développement réduisant la pauvreté (Kremen et al. 1994).

La diminution des budgets de fonctionnement des aires protégées souvent liée aux politiques d'ajustement structurelles dans les années 90 (Dublin et al. 1995), s'est traduite par un manque d'entretien des infrastructures (bâtiments et pistes), l'immobilisation de la plupart des véhicules de patrouille, l'abandon de certains postes de surveillance lié à la démotivation des agents, et souvent en parallèle une baisse importante de la fréquentation touristique (Lartiges & Poilecot 1997). La réduction des activités de surveillance conduisent très rapidement à une intensification du braconnage en l'absence de co-développement des zones périphériques.

A titre d'exemple, le parc de la Pendjari a bénéficié, de 1985 à 1992, de l'appui d'un projet financé par l'union européenne qui a permis sa réhabilitation et une augmentation des populations d'ongulés (Green & Chardonnet 1990). Mais après la fin de ce projet, le manque de co-développement des zones périphériques et de moyens pour la surveillance a vite conduit à la reprise du braconnage dans le parc jusqu'à l'appui d'un nouveau projet financé par la banque mondiale et la GTZ après 1995. De la même manière, après 1989, le parc national de la Comoé a vu son budget de fonctionnement se réduire, conduisant à une forte diminution des populations d'ongulés (Lartiges & Poilecot 1997, Fischer & Linsenmair 2001).

Le projet ECOPAS qui appuie la réhabilitation du PRW, dans son intégrité écologique transfrontalière, mise justement sur le développement des aires périphériques en tant que moteur de la conservation.

Motivation du braconnage dans les savanes d'Afrique de l'Ouest et les espèces touchées

La plupart des espèces d'antilopes sont braconnées pour la viande, qui est soit consommée localement (Brashares et al. 2004, Codjia & Assogbadjo 2004) soit commercialisée et écoulée vers les centres urbains.

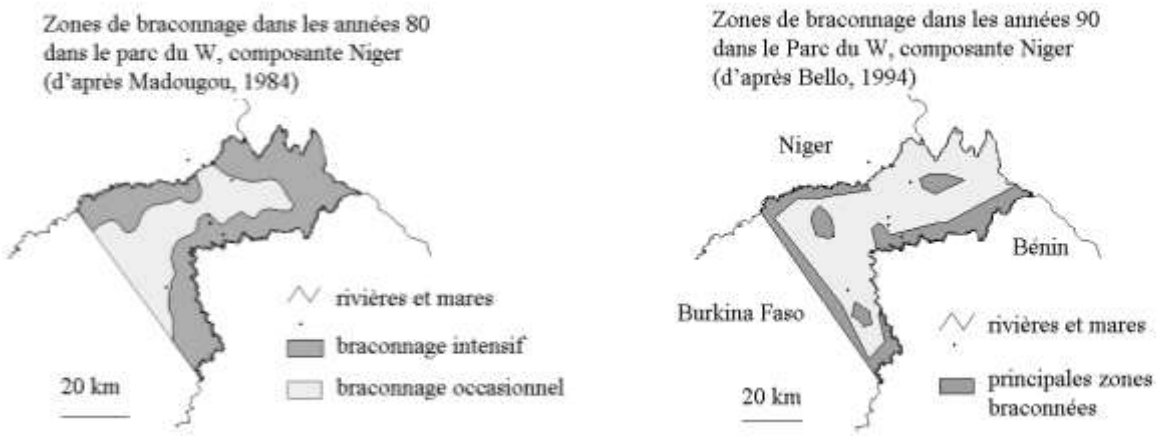
Sur la Comoé dans les années 80 par exemple, les braconniers ont prélevé en priorité sur les espèces les plus faciles à rencontrer, c'est à dire souvent les plus abondantes (Lartiges & Poilecot 1997). Celles-ci fournissaient en effet davantage de viande de brousse pour un même effort de chasse. Sur la Comoé, les espèces les plus petites ont montré le déclin le plus important tandis que les espèces les plus grandes (buffle, bubale, hippotrague) sont en proportion devenues majoritaires dans la communauté (Fischer & Linsenmair 2001).

Le braconnage commercial pour d'autres produits que la viande concerne principalement l'éléphant pour leurs défenses, mais aussi le léopard et les crocodiles pour leur peau et d'autres produits pour leurs vertus magiques (Hempe 1975). Ce type de braconnage se serait poursuivi de façon intensive jusque la fin des années 80 (Delvingt et al. 1989).

Le braconnage au PRW

A partir d'enquêtes auprès de forestiers en poste au PRW dans les années 70, Hempe (1975) a tenté de retracer l'histoire contemporaine du braconnage sur le parc **côté Niger**. Dans les années 40-50, les habitant des villages présents au sein du parc avant leur évacuation, pratiquaient la chasse traditionnelle pour se nourrir. Dans les années 50, 60 et 70, les braconniers installés dans la partie Béninoise moins protégée opéraient des raids dans la partie Nigérienne dans un objectif davantage commercial (peaux de crocodile, panthère, ivoire d'éléphant, viande d'antilopes) avec une revente principalement au Nigéria. Au début des années 80, un grand sac de viande de brousse y rapportait 50 000 FCFA soit l'équivalent de 105 US$ (Shull & Grettenberger 1984). Dans le même temps le braconnage d'ongulés pour leur viande était également pratiqué par des Nigériens sur la rive Est du Niger et par des Burkinabés à l'ouest le long de la Tapoa. Des discussions avec les gardes les plus anciens ont confirmé ces informations et il semblerait que la chasse commerciale (éléphant, fauves) avec armes automatiques se soit poursuivie dans les années 80. La Figure 12 montre les zones particulièrement braconnées sur le Parc national du W du Niger dans les années 80 et 90.

Sur le parc du W Niger, le nombre d'éléphants aurait chuté d'environ 1000 individus dans les années 50 à moins de 300 dans les années 70 (Poché 1974). L'absence d'individus avec de grandes défenses dans les générations présentes serait le résultat de la pression de sélection due à la chasse sélective des individus porteurs de grandes défenses sur le parc. Dans les années 90, il semblerait que l'intensité du braconnage commercial se soit atténué, mais que le petit braconnage de subsistance ait persisté (Michelot 2001).



a) b)

Figure 12 : Estimation des zones braconnées sur le Parc national du W du Niger dans les années 80 (à gauche) et 90 (à droite).

La faune du PRW côté **Bénin** a beaucoup souffert du manque de moyen et de personnel au cours des années 80 et 90. Dans les années 90, le braconnage était toujours très marqué dans le parc du W Bénin et dans la zone cynégétique contiguë de la Djona et, en particulier en saison sèche (UICN 1993), avec une demande toujours plus forte pour la viande de gibier (Adjakpa 1990). Le braconnage le plus courant serait exercé par des villageois riverains du parc chassant essentiellement le petit gibier (pintades, francolins, rats palmistes, porcs-épics, varans, etc.) pour compléter leur ration alimentaire en protéine, mais également pour élaborer des produits de la médecine traditionnelle ou nécessaires à certains rites religieux. Les produits de braconnage qui ne sont pas consommés dans les villages, sont commercialisés dans les principaux centres urbains (Malanville, Parakou, Cotonou la capitale du Bénin et Lagos, celle du Nigeria) (CENAGREF 1999). Le braconnage touchant les plus grosses espèces, en particulier les ongulés, serait exercé ou commanditée par des fonctionnaires originaires ou en poste dans la région, ou mené par des groupes étrangers à la région et très organisés, utilisant des armes perfectionnées, avec la complicité de chasseurs locaux (CENAGREF 1999). Une revue des types de braconnage exercé par les différents groupes ethniques du nord du Bénin dans les années 70 a été assez bien détaillée par (Aguenounon 1977). Il apparaît que la pratique de la chasse, en plus du revenu économique qu'elle génère, a un rôle social traditionnel important (CENAGREF 1999). Cet aspect culturel et social explique également la persistance du braconnage dans les zones où la chasse traditionnelle a

été interdite ainsi que dans les zones où des espèces prestigieuses subsistent (Siddikou 1998). D'après une enquête réalisée dans les villages bordant la zone de chasse de la Djona, à l'est du parc du W, les villageois pratiquant la chasse semblent se diviser en différentes catégories selon le choix des espèces d'ongulés recherchées préférentiellement (Siddikou 1998). Sur un échantillon de 101 chasseurs, 34 préfèrent chasser le phacochère, 31 le céphalophe, 10 l'hippotrague, 9 le bubale, 7 le guib harnaché, 5 le buffle et 5 le cobe de Buffon. D'après Siddikou (1998), les ongulés utilisés pour leurs vertus médicinales, seraient principalement l'hippopotame, le buffle, le céphalophe et le cobe Defassa.

J'ai récolté très peu d'informations concernant le braconnage dans la partie **Burkinabée** mais il semblerait que le braconnage commercial et de subsistance se soit poursuivi dans les années 90 (Michelot 2001). Chardonnet (2000) évoque un braconnage particulièrement fort en 1998 dans l'est du Burkina. Lors du parcours de mes transects sur mon terrain, je suis tombé sur plusieurs camps de braconniers et ai entendu des coups de feu ce qui confirme la poursuite de ces activité aujourd'hui encore.

3.4.2. Le pastoralisme sur le W, histoire et actualité

Le pastoralisme en Afrique de l'Ouest est loin d'être nouveau puisqu'on enregistre au moins quatre vagues d'introductions du bétail domestique (vaches) avant celle récente pendant la colonisation (Cumming 1982). Néanmoins, la transformation des milieux a conduit les pratiques pastorales à évoluer de façon importante au cours de la deuxième moitié du XX^{ème} siècle, notamment par des changements d'utilisation de l'espace, et à rentrer en interaction avec les aires protégées.

Origine du pastoralisme sur le PRW

Avant que le parc du W soit créé en 1954, quelques rares animaux domestiques, des vaches, chèvres et moutons, étaient élevés dans les villages occupant l'actuelle aire protégée. Le pâturage par de grands troupeaux de vaches n'est apparu qu'à partir des années 1967-1968 (Hempe 1975). Différentes raisons expliquent l'arrivée d'éleveurs et de leur bétail dans les régions au sud du Sahel autrefois peu utilisées. Les grandes sécheresses du début des années 70 et des années 80 ont forcé les éleveurs à rechercher de nouveaux pâturages plus au sud. Les aires protégées de la zone de savane sont naturellement apparues comme de nouveaux fronts pionniers supposés fertiles et riches en eau et en pâtures (Sinsin 1998, Sournia 1998, Toutain et al. 2004). Entre temps, la vaccination humaine et animale contre la trypanosomiase

et l'onchocercose véhiculées par des insectes vivant dans ces zones plus humides leur a permis de s'y établir sans plus de risque sanitaire (Shull & Grettenberger 1984, Bourn & Wint 1994, Boutrais 1997). De nos jours, les épisodes de sécheresse au Sahel continuent de provoquer le déplacement des populations vers le sud. L'explosion démographique conduit parallèlement à une rapide expansion des surfaces agricoles, réduisant d'autant plus les surfaces dévolues aux parcours pour les animaux domestiques (Toutain et al. 2001). La recherche de pâturage et d'eau pendant les périodes de pénurie conduit les éleveur-agriculteurs à déplacer leurs troupeaux pendant les périodes de pénurie puis à revenir dans leur villages pour cultiver en saison des pluies. Ce système de transhumance se distingue du nomadisme dans lequel l'éleveur n'a pas de résidence fixe (Sinsin 1998). Il existe également un déplacement des éleveurs venant des pays sahéliens vers les pays côtiers y vendre leurs troupeaux. La transhumance tend à durer plus longtemps chaque année et le bétail est de plus en plus nombreux (Toutain et al. 2001). Dans ce contexte, les ressources du PRW, qui avaient été jusque là maintenues et protégées sont de plus en plus convoitées et exploitées clandestinement.

Composition des troupeaux

Les troupeaux en transhumance sont composés à 90 % de vaches, à 10 % de moutons et chèvres et à moins d'1 % d'animaux de bât (âne, chameaux, chevaux). Certains éleveurs Peuls élèvent exclusivement des moutons et transhument occasionnellement sur le PRW mais avant que la saison des pluies ne débute et que l'herbe y soit trop haute pour se déplacer facilement. Selon certains éleveurs interviewés, les troupeaux de moutons seraient conduits en plus faible quantité sur le PRW du fait qu'ils sont plus aisément capturés que les vaches par les gardes-faune. On peut aussi penser que les besoins en fourrage du petit bétail, en particulier des chèvres, sont moindre du fait de leur régime alimentaire plus souple et nécessitent moins la recherche de nouveaux parcours en fin de saison sèche (Convers 2002).

Organisation de la transhumance sur le PRW

Les déplacements du bétail ont lieu toute l'année mais se font sur de plus grandes distances à la fin de la saison sèche, entre février et mai, avec plus de 60 % des départs entre mars et mai (Toutain et al 2001). Les éleveurs décident de partir lorsque la ressource fourragère s'épuise sur leur territoire et que les points d'eau s'assèchent. Ils peuvent alors gagner le PRW pour y rechercher des pâtures de meilleure qualité. Les éleveurs qui transhument ensemble installent

généralement leur camp à moins de 5 km d'un point d'eau. Chaque jour, ils rayonnent depuis cette base pour faire paître leurs troupeaux dans les bas-fonds et sur leurs bordures. Le temps de résidence autour d'un même camp peut varier de quelques jours à une semaine en fonction de la taille du troupeau, de la disponibilité des ressources et de la fréquence des patrouilles des garde-faunes (Convers comm.pers., interview d'éleveurs).

Evolution dans les pratiques

Dans les années 80, le Nord du PRW était particulièrement exploité par les transhumants. Les troupeaux de vaches recensés à cette époque dans le parc du W du Niger comptaient de 170 à 320 têtes (Belko 1981, Peace Corps 1982). Shull & Grettenberger (1984) ont noté que jusque 10000 vaches et moutons fréquentaient les rives du Niger et l'embouchure de la Tapoa côté parc en saison sèche. Cependant, suite au surpâturage ou à un meilleur contrôle par les gardes du parc du Niger ou encore aux vaccinations du bétail, la transhumance s'est orientée au sud de la rivière Mékrou (Convers 2002) (Figure 13). Jusque récemment, la plupart des transhumants ont favorisé la partie Sud-Est du PRW, dont l'accès par les gardes-faunes était difficile du fait du faible réseau de pistes.

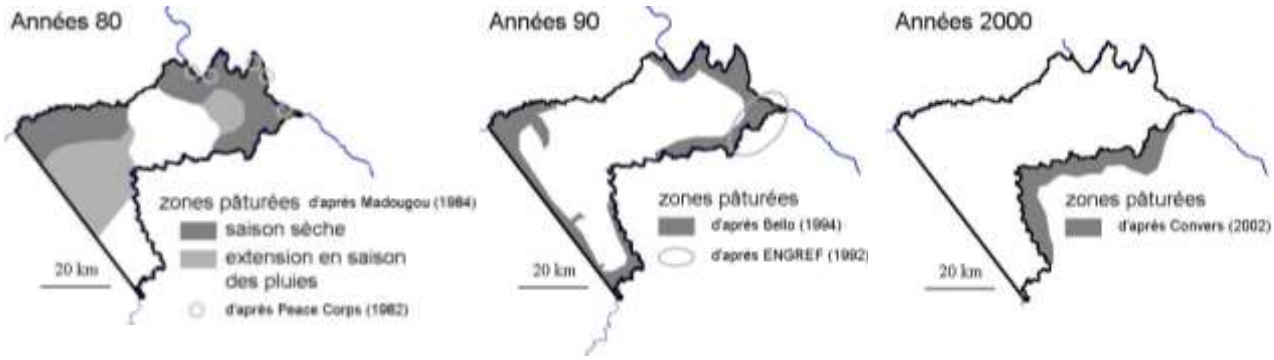


Figure 13 : Evolution des zones de pâturage illégal sur le Parc du W du Niger en période de tranhsumance.

4. Organisation de l'étude

Le Parc Régional du W présente à sa périphérie et en son sein des activités humaines liées au pastoralisme. Il offre ainsi un champ d'expérimentation de premier plan pour aborder la question de l'importance des facteurs anthropiques vs. des facteurs écologiques dans la composition et la structure des peuplements de faune sauvage en Afrique de l'Ouest. L'étude s'est donc en particulier concentrée sur l'importance des ressources et de leur partage entre ongulés sauvages et domestiques. Deux principales hypothèses ont été explorées au cours de ce travail :

1) la diversité du peuplement du PRW répond aux caractéristiques environnementales du PRW ; en particulier, les ressources recherchées par les ongulés sauvages en fin de saison sèche et en début de saison des pluies sont particulièrement limitées (Voeten & Prins 1999) et structurent fortement l'abondance et la distribution spatiale du peuplement.

2) la présence de bétail transhumant dans le PRW à cette période de l'année limite l'accès aux ressources par les herbivores sauvages et risque d'avoir une incidence sur la structure du peuplement d'ongulés sauvages.

L'étude s'organise en 2 grandes parties :

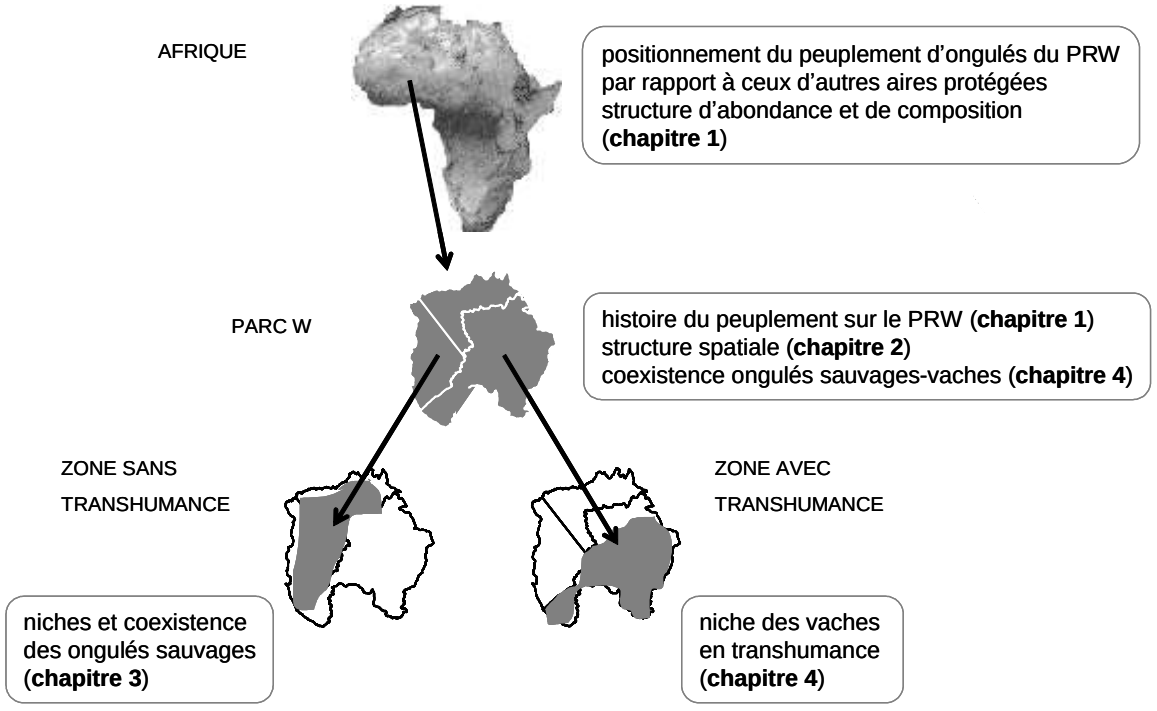
1) Partie de mise au point d'une méthodologie basée sur les indices indirects (Partie 2 de ce document)

Cette partie, qui s'articule en cinq chapitres, visait à mettre au point une méthodologie basée sur les indices indirects (fèces) pour étudier l'occupation spatiale et l'utilisation de l'habitat des différentes espèce d'ongulés sauvages du PRW. Après un premier chapitre introductif présentant la démarche méthodologique (Chapitre 1), j'ai recherché des critères d'identification des fèces de 10 espèces d'ongulés du PRW (Chapitre 2). Dans le Chapitre 3, j'ai tenté d'identifier des critères de datation des fèces des différentes espèces afin de préciser la période de fréquentation indiquée par les fèces. J'ai finalement cherché à vérifier si la distribution spatiale des tas de fèces était un bon un indicateur de l'occupation de l'espace géographique et de l'utilisation de l'habitat par les animaux, en particulier chez le cobe de Buffon (Chapitre 4). Le Chapitre 5 synthétise les résultats de cette partie méthodologique.

2) Partie résultats sur les déterminants écologiques et anthropiques de la structure du peuplement d'ongulés sauvages (Partie 3)

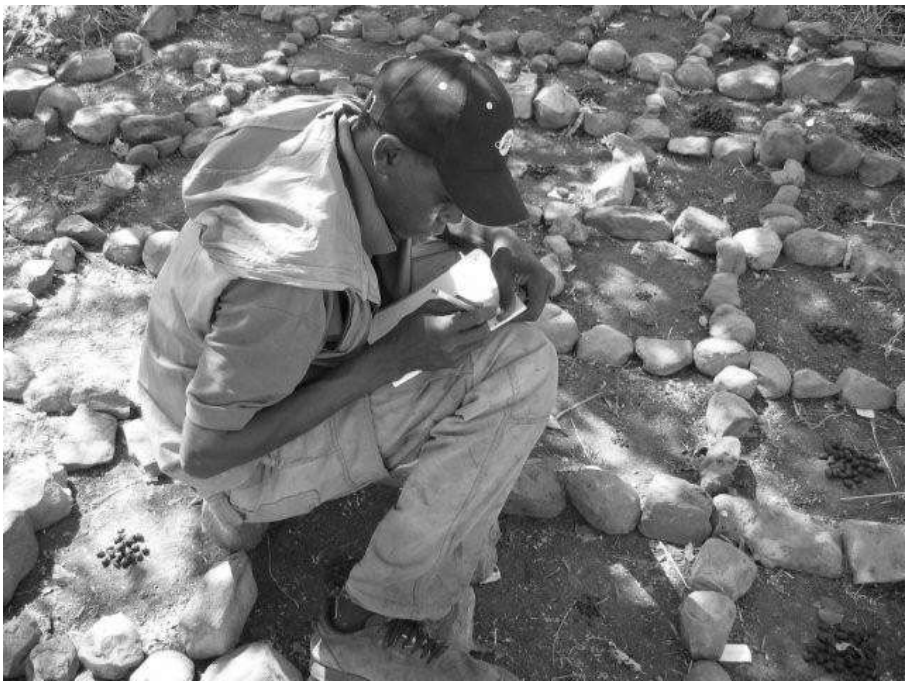
Cette partie réunit quatre chapitres de résultats sur les déterminants écologiques et anthropiques de la structure du peuplement d'ongulés sauvages. Afin de positionner le

système par rapport au reste de l'Afrique, la richesse spécifique et l'abondance des guildes d'ongulés du PRW a été comparée avec celle prédite par des modèles établis pour l'ensemble du continent africain (chapitre 1). Dans un deuxième temps, l'attention s'est portée sur l'étendue du PRW afin de caractériser la structuration spatiale du peuplement d'ongulés sauvages en termes de variations géographiques de richesse spécifique et d'abondance (chapitre 2). Une analyse multifactorielle de la distribution spatiale des animaux en pleine période de transhumance a permis d'explorer la structuration du peuplement en fonction de la distribution des facteurs environnementaux mais aussi des activités humaines et du bétail transhumant. L'histoire de la gestion du PRW semble expliquer que les éleveurs transhumants font pâturer leurs troupeaux essentiellement sur la partie du Sud-Est du PRW en période de transhumance. Cette situation contrastée a été l'occasion d'étudier la réponse spatiale des ongulés sauvages à leur environnement, en l'absence (chapitre 3) et en présence (chapitre 4) de bétail transhumant.



Partie 2

Mise au point d'une méthodologie basée sur les indices indirects



1. Démarche méthodologique

Dans l'objectif d'apréhender la structuration spatiale du peuplement d'ongulés sauvages sur le PRW et de caractériser l'importance de l'habitat dans la sélection de l'espace par les animaux, j'ai cherché à compléter les données de la bibliographie sur le contexte écologique du PRW et la distribution des animaux avec de nouvelles données de terrain.

1.1. Diversité des approches pour étudier la distribution spatiale et la sélection de l'habitat par les grands herbivores

Avant de pouvoir mettre en évidence la sélection de l'habitat par une espèce, il faut pouvoir déterminer les habitats qu'elle utilise (Calenge 2004). On distingue généralement deux types d'approche pour mesurer l'utilisation de l'espace par les animaux: l'approche populationnelle et l'approche individuelle. Dans les études individuelles, on suit plusieurs individus identifiés par une marque. Cet échantillon d'individus est censé représenter la population étudiée. Le nombre et les critères de choix de ces individus sont donc importants. Ce suivi implique en général une capture initiale des animaux afin de les équiper d'une marque visuelle ou d'une balise radio ou satellite pour pouvoir ensuite les localiser régulièrement individuellement. L'utilisation de l'espace est mesurée par le pourcentage de temps passé par l'animal dans les différentes zones de son domaine vital (Calenge 2004). Les études populationnelles, quant à elles, mesurent les variations d'utilisation de l'espace par les variations de la densité de la population sur la zone d'étude. Ces études se basent généralement sur un échantillonnage systématique de la zone en notant la présence ou l'abondance de l'espèce dans des quadrats ou bien la position des individus détectés le long de transects ou de circuits. Ce type de suivi peut se faire directement sur les animaux détectés de différentes façon, à pied, en voiture, en avion, à cheval, en vélo, etc (ex : Gaidet et al 2005) ou bien sur les indices de présence de l'espèce, telles que des traces ou des fèces (Putman 1984). Dans ce dernier cas, on fait l'hypothèse que la distribution de ces indices reflète celle de la population.

1.2. Etudes antérieures des ongulés sur le PRW

Jusqu'il y a peu, la connaissance de l'écosystème du PRW par les utilisateurs officiels du parc, c'est à dire la plupart des agents forestiers, fréquemment remplacés par les mutations administratives, et des guides touristiques (Niger) était en général limitée à leur pays et aux

zones accessibles par les pistes. Ces pistes étaient relativement peu nombreuses au Bénin et au Burkina. Les premières données quantitatives sur le peuplement d'ongulés du PRW ont été collectées par comptages aériens au début des années 80 (Bousquet & Szaniawski 1982) au Bénin et au Burkina Faso. De 1981 à 1997, les volontaires du Corps de la Paix Américain ont réalisé un suivi de la grande faune par comptages routiers le long des pistes du parc du W du Niger, à l'un desquels à participé l'Engref en 1992. Des aspects plus généraux de l'écologie et de l'aménagement du parc ont été étudiés par Poché (1973), Koster (1977) et Grettenberger 1984). La reprise en main de la gestion[3] des parcs du W au début des années 2000 a conduit à la mise en place de comptages pédestres au Bénin (ex : Cenagref 2002) et au Niger (Busson 2002), suivis depuis par le Burkina Faso. Les premières données géoréférencées apparaissent avec les travaux de Rabeil (2004) effectués lors de sa thèse. Les données sur la faune ont été récoltées principalement par comptages aux points d'eau, qui consistent à comptabiliser le nombre d'animaux venant aux points d'eau (mare, rivière, barrage) pour s'abreuver, se rafraîchir ou pâturer.

Néanmoins un état des lieux global des populations d'ongulés sur l'ensemble du territoire restait nécessaire. Les deux comptages aériens réalisés sur toute l'étendue du PRW en 2002 (Rouamba et al. 2002) et 2003 (Bouché et al. 2004) ont enfin permis pour la première fois d'avoir une photographie de la distribution spatiale des ongulés et d'obtenir un chiffrage de l'abondance des différents espèces, au moins celles de plus grande taille (ex : buffles, éléphants, hippotragues) (cf. tableaux de structure d'abondance). Ce jeu de données assez exceptionnel à l'échelle d'une si grande aire protégée africaine est une base précieuse pour explorer quantitativement certains aspects de la coexistence des espèces. En effet, relativement peu de travaux ont étudié les motifs spatiaux des assemblages d'ongulés à l'échelle d'un parc Africain (Redfern et al 2006).

1.3. Aspects logistiques et développement de protocoles d'échantillonnage de nouvelles données

Dans le cadre de cette étude, il n'était pas envisageable d'équiper des individus de chaque espèce de colliers émetteurs pour un suivi individuel par radiotélémetrie ou colliers GPS étant

[3] L'harmonisation récente de la gestion entre les trois pays du PRW, l'échange entre les personnels (formations techniques communes, voyages d'étude des agents et des guides touristiques des trois pays) et la meilleure

donné le nombre important d'espèces et le coût de l'opération. On peut toutefois noter que plusieurs éléphants (thèse d'Audrey Ipavec, Projet ECOPAS) et, depuis, plusieurs buffles (thèse de Daniel Cornelis, Projet Mobilité) ont pu être équipés GPS et de balises ARGOS pour un suivi de leur mobilité, par satellite. L'étude a donc été orientée dès sa mise en place vers une approche populationnelle, bénéficiant par ailleurs de la possibilité d'utiliser les données des comptages aériens à grande échelle.

1.3.1. Données de suivi aérien

Les deux comptages aériens sur l'étendue du PRW (Rouamba et al 2002, Bouché et al 2004) ont été réalisés en avril-mail de 2002 et 2003, juste après de premières pluies, c'est à dire à la transition entre la saison sèche chaude et le début de saison des pluies, en pleine période de transhumance. Les deux suivis ont été réalisés le long de transects parallèles rectilignes. Le comptage de 2002 s'est fait par échantillonnage (Norton-Griffiths 2002) avec un taux d'échantillonnage de 8.6 % de la surface du PRW. Une bande de 200 m était surveillée de chaque côté de l'appareil, le long des transects espacés de 5 km (Rouamba 2002). Le comptage de 2003 était en revanche total (Douglas-Hamilton 1996) dans la mesure où une bande de 500 m de chaque côté de l'appareil était surveillée et que les transects étaient espacés d'un kilomètre (Bouché et al 2004), permettant ainsi de couvrir toute la surface du PRW. Dans les deux cas, les comptages ont été réalisés depuis des appareils de type CESSNA (172 et 175), à quatre passagers volant à une altitude moyenne de 200-400 pieds au dessus du sol, à une vitesse moyenne de 130-150 km/h.

Un nombre intéressant de données géoréférencées de la position et de la taille des groupes d'animaux sauvages et domestiques a ainsi pu être collecté pour une dizaine d'espèces. Un intérêt majeur du suivi aérien est en effet qu'il permet de parcourir rapidement de grandes distances et de caractériser la distribution des différentes espèces sur de grandes surfaces du PRW. Néanmoins, certaines espèces sont plus ou moins détectables selon leur taille, leur comportement au passage de l'avion et les formations végétales où elles se trouvent, le rythme nycthéméral de leurs activités, etc. (Jachmann 2002). Ces observations par avion ont donc été complétées par celles obtenues par des suivis au sol. Il s'agissait en effet d'accéder à des informations sur des espèces difficilement observables par voie aérienne ainsi que sur les variables du milieu à une échelle plus fine.

---

circulation sur l'espace du parc (aménagement de nouvelles pistes, patrouilles transfrontalières) promeuvent

1.3.2. Orientation vers un protocole complémentaire de relevés d'indices

Il a été envisagé dans un premier temps d'effectuer ce suivi au sol le long de transects routiers sur les pistes du parc (Norton-Griffith 1978). Cependant, les faibles densités enregistrées par des études précédentes (Rabeil 2002, Bourgarel et al. 2002, comptages routiers Peace Corps) ont montré qu'il fallait parcourir de très nombreux transects pour obtenir un nombre suffisant de données pour la plupart des espèces (Tableau 11).

Tableau 11 : Taux de rencontres des ongulés du PRW d'après des comptages terrestres préalables.

	Comptage pédestre Niger mai 2002			**Comptage pédestre Bénin avril 2002**			**Comptage routier Niger mai 2002**	
source	Busson 2002			CENAGREF 2002			Rabeil 2002	
caractéristiques	36 transects, 247 km			50 transects, 514.2 km			156 km	
espèce	nombre de groupes	taux de rencontre (n/km)	effort pour espérer 60* observations (km)	nombre de groupes	taux de rencontre (n/km)	effort pour espérer 60* observations (km)	taux de rencontre (n/km)	effort pour espérer 60* observations (km)
bubale	0	**0,000**	**?**	3	**0,006**	**10280**	0.008	**7500**
damalisque	1	**0,004**	**14820**	0	**0**	**?**	0.002	**30000**
céphalophe à flancs roux	2	**0,008**	**7410**	0	**0**	**?**	0	?
cobe Defassa	2	**0,008**	**7410**	1	**0,002**	**30840**	0.003	20000
rédunca	2	**0,008**	**7410**	7	**0,014**	**4406**	0.024	**2500**
gazelle à front roux	5	**0,020**	**2964**	**0**	**0**	**?**	0.021	2860
guib harnaché	5	**0,020**	**2964**	14	**0,027**	**2203**	0.032	1875
éléphant	6	**0,024**	**2470**	0	0	?	0.005	12000
cobe de Buffon	9	**0,036**	**1647**	3	**0,006**	**10280**	0.05	1200
buffle	9	**0,036**	**1647**	2	**0,004**	**15420**	0.032	1875
céphalophe de Grimm	10	**0,040**	**1482**	29	**0,056**	**1063**	0.034	1765
ourébi	10	**0,040**	**1482**	7	**0,014**	**4406**	0.064	938
hippotrague roan	17	**0,069**	**872**	18	**0,035**	**1713**	0.064	938
phacochère	18	**0,073**	**823**	12	**0,023**	**2570**	0.035	**1713**

** à titre indicatif, sachant qu'il faut 60 observations au minimum pour pouvoir effectuer des estimations de densité à partir de données de transects en ligne (Buckland et al 1993).*

actuellement une meilleure connaissance de l'écosystème dans son ensemble régional.

La faible accessibilité et l'étendue du PRW (Figure 14) rendait difficile une telle opération et le Projet ECOPAS-PRW ne pouvait mettre à disposition pour une longue période les rares véhicules 4x4 disponibles.

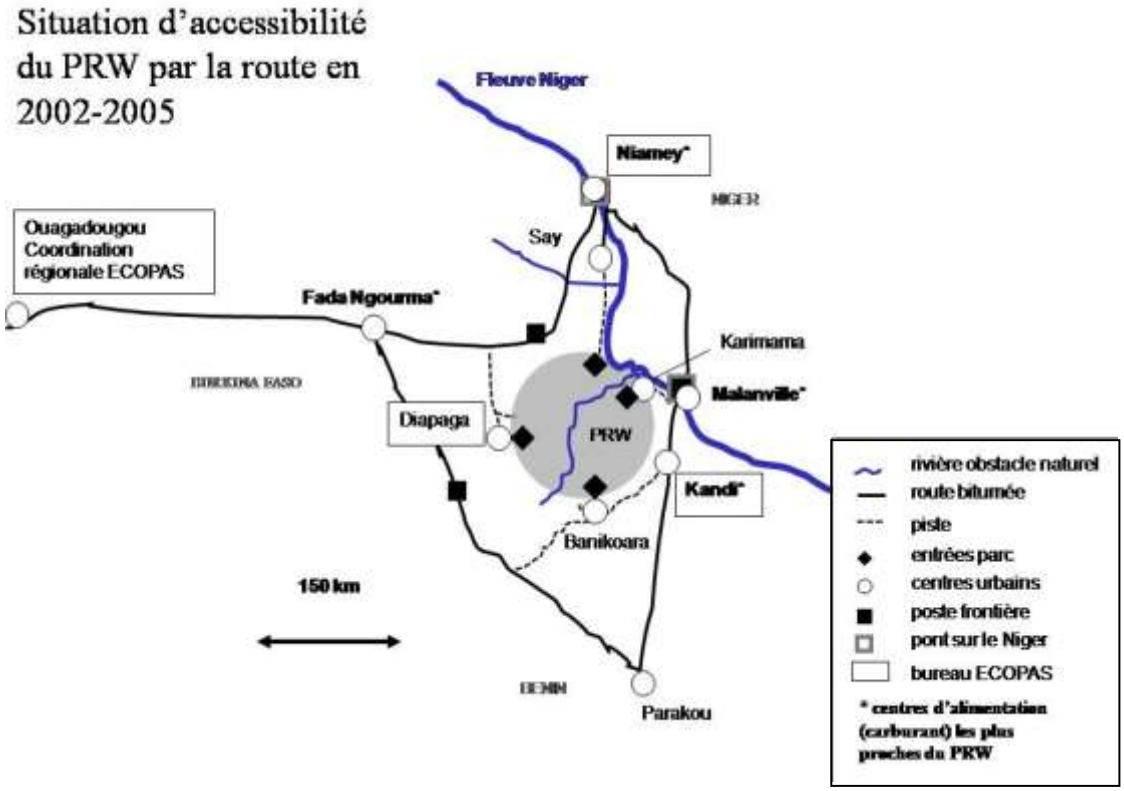


Figure 14 : Situation d'accessibilité du PRW par la route en 2002-2005.

De plus, les pistes suivent souvent le relief et ne correspondent pas forcément à des unités échantillons représentatives des zones qu'elles traversent (Norton-Griffiths 1978). Par conséquent, le suivi au sol s'est plutôt concentré sur une série de transects pédestres systématiques mise en place sur différentes zones échantillons et qui seront précisées au cours de ce document en fonction de chaque problématique étudiée. La longueur et la disposition des transects a été adaptée de façon à parcourir le plus rapidement possible le plus grand nombre de kilomètres possibles. En effet, une plus grande couverture permet d'espérer une meilleure représentativité des conditions générales des zones échantillonnées. De plus il fallait garantir des relevés dans des périodes le plus homogènes possible au niveau des conditions saisonnières. Les principales contraintes logistiques étaient 1) le temps d'accès aux sites étant donné la grandeur du parc, le réseau de pistes et les nombreux obstacles naturels ; 2) la

sécurité : le besoin de pouvoir acheminer avec soi suffisamment d'eau pour la journée et de rentrer avant la nuit au campement établi en brousse ou à un poste forestier. Le choix s'est orienté vers des circuits de forme rectangulaire, de 2 km de large et de 3 km de long la première année puis de 1 km par 2 km les années suivantes, laissant le temps de parcourir de 2 transects par jour (soit 12 km) au lieu d'un seul par jour (10 km) la première année. Ces circuits permettaient de rallier les point de départ sur ou à proximité des pistes (rejoints en moto DT125) tout en traversant un ensemble d'habitats représentatifs des conditions du PRW. Plus de 1200 km de transects pédestres ont ainsi été parcourus.

Sur les transects du dispositif pilote de la première année, peu d'animaux ont été observés (Tableau 12), tel que l'on pouvait s'y attendre à partir des résultats des comptages pédestres déjà réalisés par les parcs. En revanche, plusieurs indices du passage des animaux ont pu être observés, tels que des traces et des fèces (= « crottes »). Ces indices sont intéressants par leur grand nombre relativement aux observations directes pour un même effort de marche (Tableau 12) et par le fait qu'ils renseignent durablement sur une position qu'a occupée l'espèce aussi bien de jour que de nuit (Marques et al. 2001).

Tableau 12 : Résultats de comptages pédestres en fin de saison sèche entre mars et juin 2003 sur la partie Nigérienne du PRW pour un effort d'échantillonnage de 300 km.

espèce	nombre observé		taux de rencontre (n/km)	
	animaux	tas de fèces	animaux	tas de fèces
bubale	0	92	0	0,307
cobe Defassa	0	75	0	0,250
éléphant	1	171	0,003	0,570
cobe des roseaux	2	18	0,007	0,060
céphalophe de Grimm	3	50	0,010	0,167
vache	4	139	0,013	0,463
guib harnaché	4	10	0,013	0,033
gazelle à front roux	4	98	0,013	0,327
phacochère	4	104	0,013	0,347
ourébi	5	26	0,017	0,087
cobe de Buffon	6	174	0,020	0,580
hippotrague rouan	13	534	0,043	1,780
buffle	14	163	0,047	0,543

Je me suis donc intéressé à ces indices pour caractériser l'utilisation de l'espace et du milieu par les différentes espèces. La forme rectangulaire des transects auraient pu occasionner des

biais si l'objectif était un dénombrement des animaux par observations directes, étant donné le risque de double-comptage. En effet, des animaux effrayés en bout de transect peuvent être recomptés plus loin sur un des segments perpendiculaires. Il est généralement considéré qu'un espace de 2 km entre des transects rectilignes parallèles est suffisant pour évier ce biais chez les ongulés. Dans notre dispositif, il existait toujours un risque de prendre en compte un tas de crotte déposé sur le transect par un animal dérangé de sa position initiale toutefois celui-ci était minime. Les crottes fraîchement déposées ont en effet été très rarement observées sur les transects. Les traces m'ont semblé de moins bons indicateurs que les fèces étant donné qu'elles peuvent être plus facilement effacées par le passage d'autres animaux, le vent ou ne pas apparaître sur les terrains trop durs, tels que les cuirasses latéritiques ou les zones rocheuses qui recouvrent une grande partie du PRW. Je me suis plus particulièrement concentré sur les tas de fèces, visibles quel que soit le milieu où ils ont été déposés.

Néanmoins, afin de caractériser leur valeur indicatrice, il fallait :

1) estimer la possibilité de distinguer les fèces des différentes espèces,

2) voir si les crottes permettaient d'apprécier la période ou la saison de passage de l'animal, dans l'optique de mesurer les changements saisonniers de sélection d'habitat,

et 3) vérifier que les tas de fèces sont indicateurs de l'utilisation de l'espace et des habitats par les animaux.

2. Critères d'identification des fèces de 10 espèces d'ongulés du PRW

Article accepté pour publication dans *African Journal of Ecology*

Morphological criteria to identify faecal pellets of sympatric ungulates in West African savanna and estimates of associated error.

Fabrice HIBERT, Hervé FRITZ (*CNRS/LBBE Lyon 1*), Pierre POILECOT (*CIRAD*), Hama Noma ABDOU (*Association des Guides touristiques de la Tapoa*), Dominique DULIEU (*CIRAD*)

Abstract

Indirect surveys may prove to be useful tools in complementing classical direct counts when monitoring ungulate populations and may also promote better understanding of the precise structure and functioning of the rich ungulate communities of African savannas. However, the identification of faecal pellets, can be difficult where several sympatric species occur. This study develops simple field criteria for distinguishing between pellets of ten sympatric West African ungulates. A discriminant analysis was performed, using the mean of measurements of pellet groups from different species to pinpoint and characterise the most useful morphological criteria for separation between them. The mean diameter of pellets within each pellet group proved to be the most valuable variable for species segregation, whilst the second axis separated species by mean indent depth. The pellet groups of six of the ten designated species could be identified with little misclassification error. However, no simple morphological variables emerged to permit discrimination between hartebeest and topi, or between bushbuck and Bohor reedbuck pellets. Once pellet groups have been identified, their density and spatial distribution may provide useful information on the use of space and habitat of sympatric species, over given periods.

Introduction

Monitoring of large mammal populations in Africa is classically based on aerial surveys or on ground counts (Caughley, 1977; Bothma et al. 1990; Barnes, 2001; Bouché, 2001). However, many animals are difficult to observe because of their rarity, small size, elusive behaviour or nocturnal habits, or due to dense vegetation cover (Stuart & Stuart 2000). Hence, methods based on indirect observation such as pellet-group counts are being developed for the monitoring of African ungulate populations, not only in deep forest (Barnes, 1993; Barnes, 2001) but also in savanna ecosystems (Jachmann & Bell, 1979; Plumptre & Harris, 1995; Plumptre, 2000; Barnes, 2002; Mubalawa & Sikubwabo, 2002; Ellis & Bernard, 2005; Young, Palmer & Gadd, 2005). In addition to censuses, faecal studies are useful for estimating ungulate habitat use (Neff, 1968) or population trends (Putin & Albaret, 1999), or even capture-mark-recapture designs for small populations by genotyping (Kohn *et al*., 1999). Diet, nutrition and health status can also be investigated (Putman, 1984; Chapeau, King & Bamberg, 1993), as well as seed dispersal or digestive transit-induced germination (Feer, 1995; Dryden, 2003).

West African savanna ungulate communities have been little studied by comparison with southern and East African communities. Determinants of community structure and the role of this structure in the functioning of savanna ecosystems have recently aroused interest (Fritz & Duncan, 1994; Belovsky, 1997; McNaughton, 1992; Olff, Ritchie & Prins, 2002), although specifically West African communities have yet to be examined, despite recent advances (Fritz, 1997). Critically, West African ungulates are generally considered more threatened by growing human populations and resulting habitat loss than those of other sub-Saharan regions (Sayer, 1979; Brashares, Arcese & Sam, 2001). In the context of conservation, indirect monitoring techniques may prove useful in complementing classical direct counts.

In African savanna ecosystems, a huge number of ungulate species of the same guild generally occur together (Prins & Olff, 1998). In less diverse ungulate communities in America, Neff (1968) reported several situations where more than one pellet-forming ruminant was present, with attendant difficulties in distinguishing between species pellets. According to Seton (1925), form and content of faeces are excellent diagnostic guides for mammalian Orders, and sometimes species since they reflect their specific anatomy (Chame *et al*., 1991; Chame, 2003). One can assume that the risk of confusion in pellet determination in the field increases with an increasing number of similar and sympatric species. Variation in

pellet shape and size in tropical ungulates also depends on seasonal variation in diet (Stuart & Stuart, 2000; Chame, 2003). Precise descriptors of pellets are therefore essential in preventing confusion between sympatric species at given seasons and locations.

However, there are few published references dealing with criteria for pellet identification in local communities of ungulates in West Africa (Lamarque, 2004). Most field guides focus on southern African ungulates. The pellets of only a few species found in West Africa have been described, but then only in the southern African ecosystem context (Walker, 1996; Stuart & Stuart, 2000; Chame, 2003).

We sought simple field criteria for accurate pellet identification of some sympatric West African ungulates, without the need for laboratory techniques such as genotyping. More specifically, we analysed pellet morphology of 10 of the 15 ungulates of the Niger W Regional Park, whose community is representative of the large mammal communities of Sahelo-Sudanian savannas of Western Africa (Hibert, De Visscher & Alleaume, 2004). Prior to this study, we had presented different pellet groups of known species to a sample of local hunters and game scouts so they could try to identify them. Identification criteria varied according to persons and identification errors were substantial for most of species (> 30 % of pellet groups wrongly identified). Nevertheless, we tested some of their qualitative criteria as complements to metric measurements.

In this paper, we describe research to determine the optimal criteria for discriminating between species pellet groups, and we identify potential sources of error in our classification model.

Materials and methods

Study area

The Niger W Regional Park (WRP) (N 11°30', E 1°30'), so named because of the local configuration of the Niger River, comprises three contiguous National Parks, crossing the borders between Benin (550,000 ha), Burkina Faso (250,000 ha) and Niger (220,000 ha). The area exhibits the Sahelo-Sudanian climatic conditions typically found in a wide strip bordering the southern Sahara. The annual rainfall, although averaging between 600 mm in the North and 1000 mm in the South, is very erratic and restricted to the well marked rainy

season (May/June-September/October). The predominant vegetation type is Sudanese wooded savanna (Arbonnier, 2002; Dulieu, 2004).

Field data collection

Faeces are less regular and less recognizable during the rainy season (Chame, 2003). Thus, the dry season is best for conducting pellet counts and analyses, in order to minimize confusion. For this reason, most faeces collecting was performed in February and March.

In the WRP, we mainly collected pellets of animals actually observed defaecating; these included Defassa waterbuck (*Kobus ellipsiprymnus defassa* Ogilby, 1833), roan antelope (*Hippotragus equinus* Desmarest, 1804), kob (*Kobus kob* Erxleben, 1777), bushbuck (*Tragelaphus scriptus* Pallas, 1766), Bohor reedbuck (*Redunca redunca* Pallas, 1767), red-fronted gazelle (*Gazella rufifrons* Gray, 1846) and oribi (*Ourebia ourebi* Zimmermann, 1783). Some other pellet groups were reliably identified by the presence of unambiguous accompanying spoors, such as for gazelles or roan antelopes. Most Defassa waterbuck pellets, unlike those of other species, were clumped. We chose pellet groups for which pellets were not aggregated and that might have been confused with those of roan antelope at first glance. Bushbuck droppings were collected in dense galleries in a zone close to rivers where animals could be regularly observed and where Bohor reedbuck, whose pellets appear quite similar, are very infrequent. We collected Bohor reedbuck droppings in grasslands of drainage lines where the species occurs in greatest densities.

We were able to observe only a single grey duiker (*Sylvicapra grimmia* Linnaeus, 1758) actually defecating. For this species, we referred to hunting guides and scouts and to pellet samples collected in the Comoe Park in Ivory Coast by Poilecot (unpubl. data). Pellets attributed to grey duiker were collected far from water points, and were unlikely to have originated from red-flanked duiker, which are known to be restricted to the vicinity of permanent water points (Delvingt & Lobão Tello, 2005). However, we can not be categorical concerning the duiker species attributed to "grey duiker" pellets in the rest of this paper since some risk of confusion might persist, although fairly low. We could not find enough reliably identified pellets for red-flanked duiker (*Cephalophus rufilatus* Gray, 1846), topi (*Damaliscus lunatus korrigum* Burchell, 1824) and hartebeest (*Alcelaphus buselaphus major* Pallas, 1766), all of which species have become quite rare in the Park. In our analysis we used reliably identified pellets from observed individuals of topi (subspecies *tiang*) and hartebeest (subspecie*s lelwel)* from the Zakouma National Park in Chad (N 10°34' – 11°03', E 19°21' –

20°00'). Topi and hartebeest are still very common in this other Sahelo-Sudanian ecosystem, which has similar habitats to those in the WRP. We assumed that the two species produce similar faeces in both ecosystems although belonging to different subspecies in each case.

The other species such as elephant (*Loxodonta africana* Blumenbach, 1797), hippopotamus (*Hippopotamus amphibius* Linnaeus, 1758), buffalo (*Syncerus caffer* Sparrman, 1779), and warthog (*Phacochoerus africanus* Gmelin, 1788) produce easily identifiable faeces.

Newly-collected pellets were dried in the sun for a few days, until they became very hard. Then they were stored in dry, dark conditions. For each species, 10 pellet groups were collected.

Measurements

Using callipers, the length (maximal distance between each extremity) and the diameter at the half length of the pellet were measured and recorded for each pellet. We also recorded easily observable characteristics such as the presence and sizes of tips and indents, and the uniformity and symmetry of pellet shapes within the group, further named 'regularity' in this paper. This more qualitative parameter was suggested by local hunters and game scouts. An indent is formed on one side of the pellet by the imprint of another pellet in the digestive tract. To record the sizes of tips and indents, we distinguished four classes as described in Figure 15. For regularity we simply recorded whether or not the pellet was regularly shaped.

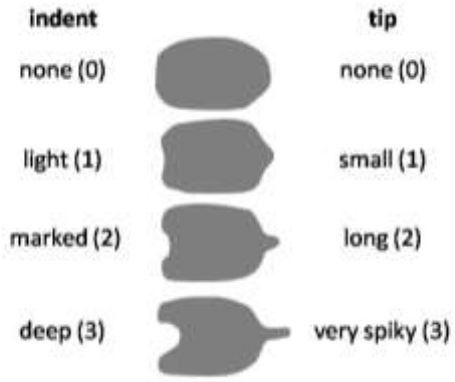


Figure 15 : Classes of tip and indent size.

Data analysis

All analyses were performed using the *R* statistical package in its 2.2.1 version (R Development Core Team, 2004). Significance levels for statistical tests were fixed at 5 %. We

ran a linear discriminant analysis with the *discrimin* function of the *ade4* package of *R* to identify the best morphological variables to segregate species. The analysis provided successive orthogonal axes such that the total variance carried by these axes was equal to 1 for each axis, and that the between species variance was maximal. We investigated whether those criteria were sufficient to reclassify all species using the *lda* function of the *MASS* package of *R*, which gives the same discrimant functions as *discrimin*.

In order to estimate the sampling effort in measuring pellets, we applied a bootstrap procedure (1000 repetitions for each pellet number) on a single pellet group from each species. These whole pellet groups contained 63 pellets in hartebeest, 99 in topi, 177 in red-fronted gazelle, 113 in roan antelope, 61 in Defassa waterbuck, 69 in Bohor reedbuck, 104 in Buffon's kob, 200 in oribi, 288 in grey duiker and 116 in bushbuck. We evaluated the minimum number of pellets to approach the overall within-group variance in pellet length and diameter. Hence, we measured 20 pellets taken at random in each pellet group for red-fronted gazelle, grey duiker and bushbuck, 25 for hartebeest, topi, oribi, Defassa waterbuck and Bohor reedbuck, and 30 pellets each for Buffon's kob and roan antelope. We then calculated means of each variable for each pellet group since we considered the pellet group as a whole as the sampling unit. For semi-quantitative variables, means were calculated on code values. Diameter and Indent were log transformed in new variables Diam1 and Indent1 by log(Diameter+1) and log(Indent+1) in order to equalise dispersions around species means. We did not find a significant correlation between means and variances for the transformed variable Diam1. The discriminating power of the variables was tested with a one-way ANOVA to check whether variation of each variable was well explained by the species seen as a factor, i.e. whether the inter-species variation contributed strongly towards overall variation. The variable Regularity was discarded since almost all pellets in each pellet group for each species were regular in shape. We also discarded Length since it was strongly correlated with Diameter (Spearman correlation test, rho = 0.87, $p < 0.005$) and it presented a lower discriminating power between species than Diameter (Table 13).

A non parametric version of the test of Pillai was used to test whether the sum of eigenvalues was high enough to conclude that overall variability obtained with the model was mainly due to the between-species variability. We identified which species differed significantly in their means calculated for each main original variable using Tukey's 'Honest Significant Difference' method.

Tableau 13 : Discriminating power of variables. Results of one-way ANOVA with values of different morphological variables as the dependent variable and the ungulate species as the independent variable. *The R-square measures the proportion of the observed variance in the dependent variable which is explained by the independent variable, here the factor species.*

variable	Multiple R-Squared	F-statistic	df	p-value
Length	0.833	50.5	9 and 91	< 2.E-16
Diam1	0.971	335.1	9 and 91	< 2.E-16
Tip	0.478	9.2	9 and 91	7.00E-10
Indent1	0.633	17.4	9 and 91	< 2.E-16

Results

Faeces general shape

From each of 10 pellet groups, we selected and photographed one pellet that seemed representative of the shape of most of the pellets in the group (Figure 16). Size of pellets allowed visual discrimination between small antelope pellets and larger antelope pellets but discrimination was less easy within small, medium-sized and large antelope pellets. Among smaller antelopes, we noted that the drop shape of most red-fronted gazelle pellets did not occur in oribi. The latter tended to be more bulging than grey duiker pellets, which had a more irregular surface. Among Bohor reedbuck droppings, we found some hartebeest-like pellets, which was not the case among bushbuck droppings. Nevertheless, most pellets of bushbuck and Bohor reedbuck were quite similar in shape. We were unable to find any reliable shape criterion for distinguishing between topi and hartebeest pellets, both of which exhibited wide variability in shape.

Morphological variables and species discrimination

The discriminant analysis produced three successive and orthogonal axes. The interspecies variation of projected data scores accounted for 97.2 % of the total variance on the first axis, 62.3 % on the second axis and 20.9 % on the third axis, respectively. We kept the two first discriminant axes to investigate the separation between species. The non parametric version of the Pillai's test of the sum of the discriminant analysis eigenvalues (1000 repetitions, test: 0.602, p = 0.001) showed that the model built on chosen variables split up the pellet group

values in such a way that mean overall variability was well explained by variability between species. The first function corresponded almost exactly with the variable Diam1 (Table 14) suggesting that the mean diameter of pellets within the pellet group was the most important variable for species segregation, whereas the second axis separated species along the indent depth.

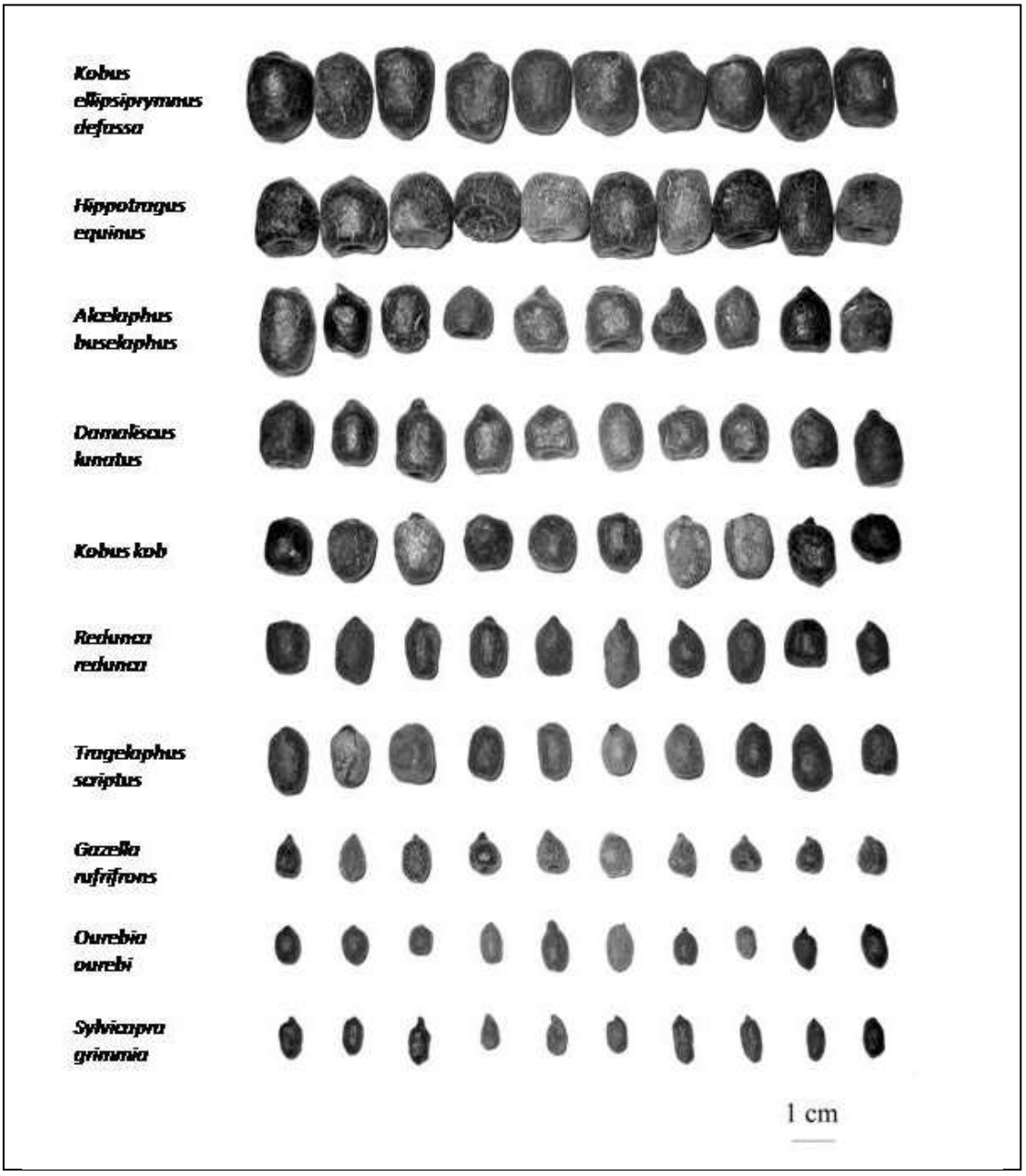


Figure 16 : Photographs of one representative pellet from each of 10 pellet groups.

Tableau 14 : Standardised canonical weight of former variables in the discriminant functions and correlations between former variables and canonical variables.

selected variable	standardised canonical weight		correlation	
	Function 1	Function 2	Function 1	Function 2
Diam1	-1.003	0.128	-0.997	-0.075
Tip	0.025	-0.124	0.519	-0.388
Indent1	0.067	-0.985	-0.195	-0.976

Kob, hartebeest and topi, Bohor reedbuck and bushbuck, and waterbuck and roan could not be well discriminated by the first axis but the second axis allowed clear separation between kob and hartebeest, between kob and topi, and between roan and waterbuck (Figure 17).

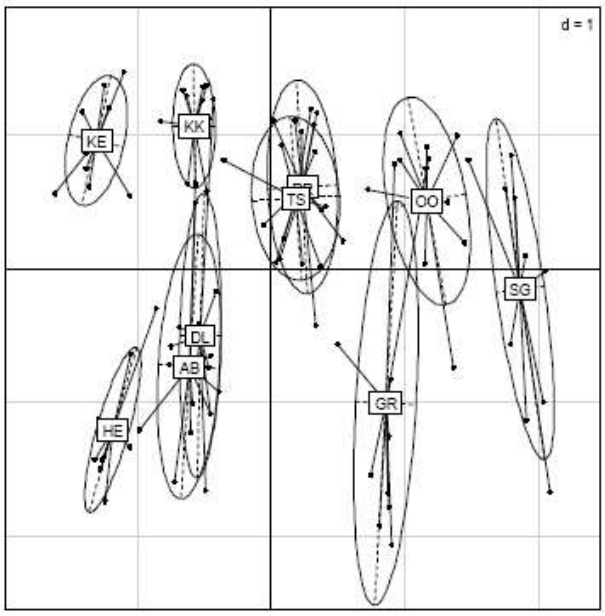


Figure 17 : Results of discriminant analysis showing pellet group means separation.

Graduations account for 1. Code for species names: KE (Defassa waterbuck), HE (roan antelope), AB (hartebeest), DL (topi), KK (Buffon's kob), RR (Bohor reedbuck), TS (bushbuck), GR (red-fronted gazelle), OO (oribi), SG (grey duiker).

Looking at the original variables, we found that the pellet mean diameter calculated for the pellet group allowed us to distinguish clearly between small species such as grey duiker and oribi (Tukey-HSD test, $p < 0.05$), but less well between medium size species such as Bohor reedbuck and bushbuck or bigger species such as kob, hartebeest and topi, or roan and waterbuck ($p > 0.05$). A synthesis of measurements of sampled pellets is given in Table 15.

Mean indent depth then became of interest because it allowed significant segregation of waterbuck pellets, whose indent is weakly defined, from the roan pellets, whose indent is generally present and deeply cut. The indent depth also allowed significant separation of kob and oribi pellets, neither of which had clear indents, from hartebeest, topi and red-fronted gazelle, all of which usually possessed clear indents. Red-fronted gazelle pellets were wider, with more marked indents, than oribi pellets. None of the morphological variables permitted discrimination between hartebeest and topi, or between bushbuck and Bohor reedbuck pellets.

Tableau 15 : Synthesis of measurements of sampled pellets in collected pellets.

species	length (mm)		diameter (mm)		tip (% of pellets)				indent (% of pellets)			
	mean	sd	mean	sd	none	small	long	very spiky	none	light	marked	deep
waterbuck	17.8	2.2	13.4	0.9	54%	40%	6%	0%	84%	16%	0%	0%
roan	15.9	2.2	13.3	0.9	64%	30%	6%	0%	9%	34%	54%	3%
hartebeest	14.1	2	10.8	0.8	29%	31%	31%	9%	27%	48%	26%	0%
topi	13.6	1.9	10.3	0.6	30%	43%	26%	1%	34%	50%	16%	0%
kob	12.8	1.7	10.1	0.7	69%	26%	5%	0%	87%	13%	0%	0%
bushbuck	11.9	1.5	7.9	0.9	50%	39%	10%	0%	85%	13%	1%	0%
reedbuck	12	1.5	7.7	0.7	31%	40%	29%	0%	79%	17%	3%	1%
red-fronted gazelle	9.1	1.3	6.4	0.5	3%	13%	80%	3%	25%	34%	39%	1%
oribi	8.8	1.3	5.4	0.5	32%	47%	21%	0%	82%	17%	0%	0%
grey duiker	9.2	1.2	4.1	0.3	11%	47%	37%	5%	87%	7%	5%	0%

Misclassification error of the model for identifying pellets

The reclassification procedure alerted us to misclassification error in the discriminant model. Waterbuck, Buffon's kob, oribi, red-fronted gazelle, grey duiker and roan antelope pellet groups were all satisfactorily reclassified in the right species classes (Table 16).

Tableau 16 : Results of reclassification of pellet groups with the discriminant model.

Code for species names: KE (Defassa waterbuck), HE (roan antelope), AB (hartebeest), DL (topi), KK (Buffon's kob), RR (Bohor reedbuck), TS (bushbuck), GR (red-fronted gazelle), OO (oribi), SG (grey duiker).

species	number of pellet groups in redeployment categories										% wrongly reclassified
	AB	DL	GR	HE	KE	KK	OO	RR	SG	TS	
AB	5	3	0	1	0	2	0	0	0	0	55%
DL	4	5	0	0	0	1	0	0	0	0	50%
GR	0	0	8	0	0	0	1	0	0	1	20%
HE	1	0	0	9	0	0	0	0	0	0	10%
KE	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0%
KK	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0%
OO	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0%
RR	0	0	0	0	0	0	0	7	0	3	30%
SG	0	0	0	0	0	0	1	0	9	0	10%
TS	0	0	0	0	0	1	0	2	0	7	30%

We were able, however, to isolate two categories of pellet groups, each from two species, between which the model did not distinguish clearly. Bohor reedbuck pellet groups were confused with bushbuck, and bushbuck pellet groups with Bohor reedbuck. Hartebeest and topi pellet groups comprised the second category, responsible for the highest tally of incorrect reclassifications. A few hartebeest pellet groups (< 18 %) did not possess well-marked indents and these were reclassified as kob. A few atypical pellet groups (< 20 % in all species) were also wrongly reclassified. They consisted of a few particularly short and large pellets which conferred a large mean diameter and a small mean length (one pellet group in red-fronted gazelle, one in grey-duiker) or, conversely, were composed of particularly narrow and long pellets (one pellet group in red-fronted gazelle, one in roan antelope). This suggested that pellets of these groups were exceptionally compressed or stretched inside the digestive tract.

Using other models based on only half the data, randomly selected, with the same variables, we tested the reclassification of the other half of the data (Figure 18). Hartebeest, topi, Bohor reedbuck and bushbuck pellet groups still appeared to be least well reclassified, with fewer than 50 % attributed to the correct species.

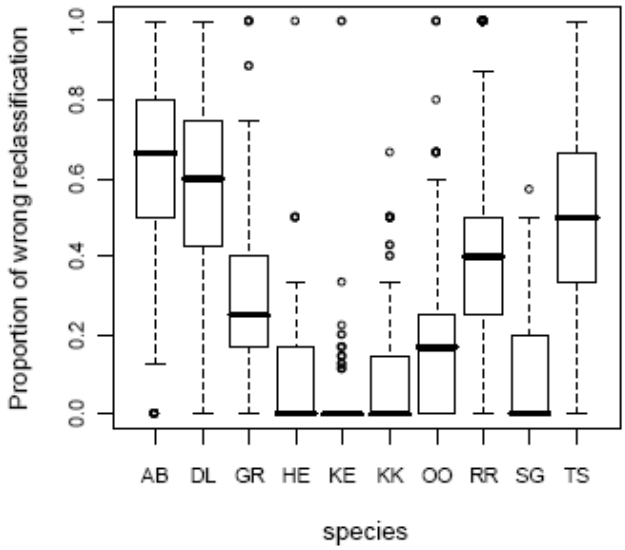


Figure 18 : Boxplot showing reclassification quality obtained from running 1000 discriminant models built on 50 % of the data taken at random and run for the remaining data.

Code for species names: KE (Defassa waterbuck), HE (roan antelope), AB (hartebeest), DL (topi), KK (Buffon's kob), RR (Bohor reedbuck), TS (bushbuck), GR (red-fronted gazelle), OO (oribi), SG (grey duiker).

Discussion

Identifying ungulate pellet groups is not always easy when many species occur together. As noted by Chame (2003), animal size and pellet size seem to be linked by an allometric relationship, resulting from differences in diameter of the digestive tract. However, diameter of pellets of adult individuals was inadequate for separating all species, and we discovered great diversity in pellet size and shape, both between and within species.

Our discriminant analysis of identified pellet groups pinpointed and characterised the most useful morphological criteria for separation between species. We conclude that a simple measure of the diameter of some pellets, if necessary, coupled to checking for the presence of an indent on the majority of the pellets within the pellet group would allow satisfactory identification of pellet groups of six of the ten studied species in WRP (Figure 19).

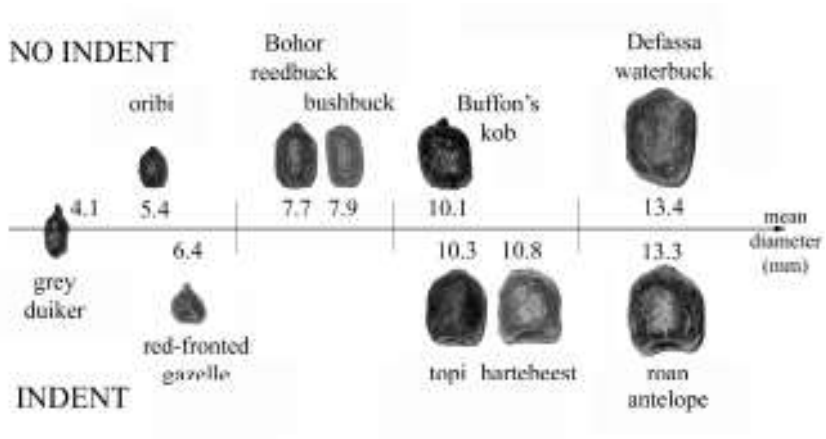


Figure 19 : Summary diagram of main criteria for the discrimination of pellets of six ungulates in the WRP.

Nevertheless, neither indent depths nor pellet diameters were sufficient, on their own, to distinguish hartebeest from topi, and bushbuck from Bohor reedbuck pellet groups. Shape criteria also did not permit separation between these species. To identify Bohor reedbuck, bushbuck, hartebeest and topi pellet groups in the field, without considering habitats, we recommend the use of other indices such as spoor associated with the droppings, when present (see Lamarque (2004) and Stuart & Stuart (2000)). It is of particular importance to identify indices related to rare and endangered species, such as topi, in West Africa (Sayer, 1982) in order to study the distribution and habits of surviving groups. We were unable to collect any pellets of the rare and elusive red-flanked duiker although some individuals were occasionally observed. Lamarque (2004) distinguished red-flanked duiker from grey duiker pellets due to the remarkable absence of tips and the roundedness of one extremity, compared with the flatness of the other extremity, in red-flanked duiker. For the study of less rare species, indirect indices remain a promising tool in situations where the animal's behaviour, especially in heavily poached areas, or where the vegetation structure restrict visibility. Ellis & Bernard (2005) stated that indirect surveys are particularly suitable for the study of thicket dwelling species such as bushbuck. Some other species, such as Bohor reedbuck, oribi or grey duiker are also difficult to count precisely, because they can sink to the ground and hide or remain supine when they sense danger (pers. obs.; Estes, 1997).

We must emphasize that our criteria are only relevant to the dry season and to pellets of adult individuals. Unfortunately, we were able to observe young or juvenile individuals defecating

only for a few species in the field. Further study should integrate juvenile pellet groups to assess the risk of confusion between pellets of young individuals of one species with pellets of adults of other species. Obviously, seasonal changes cause changes in vegetation. At the beginning of the rainy season, mixed-feeding species, such as roan in the WRP, alter their diet, consuming less browse and more fresh grass. In June, soon after the first heavy rains brought on the flush, roan faeces were very wet and were no longer produced as identifiable pellets, illustrating how diet determines pellet size and shape. We observed that pellets dried very quickly during the dry season and became very hard in less than two days. Then, their shape and dimensions did not change during the rest of the dry season unless they were attacked by insects or hydrated by rains. Thus, morphometric discrimination should remain feasible whatever the pellet age during dry season.

In our study, facing the problem of finding reliable criteria for identifying pellets of rare species, we considered collecting pellet samples from captive animals. Gazelle pellets were collected at the Niamey zoo in Niger but animals there, which were fed dry hay forage, produced very big, round pellets which did not correspond at all to those found in the wild. We drew the same conclusion for a grey duiker fed with hibiscus leaves and salad in a hunting camp near the WRP. Its pellets were quite large and did not correspond to any pellets found in the park. Thus, pellets of captive animals appear to be neither representative nor relevant for the purpose of studying wild populations, unless they are fed a natural diet.

A comparison with indications and dimensions of samples given by Walker (1996) (see synthesis on dimensions calculated from Walker's pictures by Chame (2003)) calls also into question the reliability of the southern African field guides for identifying pellets of ungulates in West Africa. For example, we found larger and less round pellets in oribi pellet groups (Chame: 7.5 x 5 mm, this study: 8.8 x 5.4 mm), much narrower and not round pellets in grey duiker (Chame: 6 x 6 mm, this study: 9.2 x 4.1 mm). Our topi pellets were much smaller (Chame: 22x18 mm, this study: 13.6 x 10.3 mm). Topi and hartebeest pellets used in this analysis were collected in the Zakouma National Park in Chad. This calls the need of checking in further study that topi and hartebeest produce similar pellets in WRP. In bushbuck, we did not observe any clumped pellets and pellets were wider (Chame: 14 x 6 mm, this study: 11.9 x 7.9 mm). These differences might be explained by different resource selection in West African savanna animal diets, rather than by morphological differences in southern and western Africa populations of the same species. We also distinguished the scattered roan-like pellets from the clumped pellets in Defassa waterbuck. Scattered pellets

seemed more commonly found in the Defassa subspecies in WRP than in waterbuck in southern Africa ecosystems.

It appears then that our West African study provides original criteria that complement the knowledge developed in southern Africa and the local expertise of scouts, for the identification of ungulate faecal pellets during the dry season. If it is possible to identify the pellet groups of certain species, it becomes feasible to use pellet groups as indices for monitoring the abundance of ungulate populations in savanna ecosystems. Further characteristics such as defecation rates, decay lengths or criteria for aging pellets should be studied in order to conduct appropriate pellet-group counts.

3. Essai de datation des tas de fèces

Manuscrit en préparation.

Dry season ageing of savanna ungulate pellets: how the shade of colour can refine pellet-group counts

Fabrice HIBERT, Daniel MAILLARD (*ONCFS*), Hervé FRITZ (*CNRS/LBBE Lyon 1*), Hama Noma ABDOU (*Association des Guides touristiques de la Tapoa*), Mathieu GAREL (*CNRS/LBBE Lyon 1*, *ONCFS*), Peter WINTERTON (*Université de Toulouse*)

Abstract

Pellet-group counts can be useful to monitor ungulate population trends, particularly in elusive species. In savanna areas, ambient conditions conserve the pellets during the dry season. Thus, ageing of accumulated pellet-groups should be helpful in approximating the numbers of ungulates present during any part of the dry season. The aims of this study were to confirm that the decay rate is low during the dry season, to identify the major causes of decay and to test the usefulness of criteria, easily measurable in the field, in dating pellets. Every month during the dry season pellet groups of five West African ungulates were collected fresh and deposited on bare ground at an experimental site. The levels of hardness, cracking, dispersion, attack by insects and shade of colour of the pellets were monitored until the rainy season started. A few pellet groups completely decayed during the dry season, mainly due to termite attack, and most pellet groups rapidly decayed as soon as hard rains fell. The pellets' shade of colour was the best criterion to date them. We discuss the pellet colour as a tool for monitoring the trends in ungulate use of target areas during the dry season.

Introduction

The sustainable management of wildlife populations in conservation areas, as well as in rangelands, strongly depends on the monitoring of population status and spatio-temporal trends (e.g. Kremen, Merenlender & Murphy, 1994). Many techniques have been developed and employed to monitor large terrestrial mammal populations (Norton-Griffiths, 1978; review from Van Hensbergen & White, 1995), with recent emphasis on the use of indirect indices, especially for elusive species or in dense habitat (e.g. Ellis & Bernard, 2005; Stephens *et al*., 2006).

Pellet-group counting can provide an objective measure of population fluctuations (Dzieciolowski, 1976; Albaret *et al.*, 1991; Putin & Albaret, 1999), and can also aid in describing distribution, habitat preference and seasonal changes in patterns of habitat use (Putman, 1984; Mayle & Peace, 1999). This approach has mainly been developed in ungulates in temperate or arid regions in America or Europe, mostly in deer species (Bennett, English & McCain, 1940; Dzieciolowski, 1976; Mayle and Peace, 1999). The notable exception is the elephant for which dung counts were developed more than a decade ago (Barnes, 1993), particularly in forest areas. Indirect indices have now begun to be used to monitor African ungulate populations (Plumptre & Harris, 1995; Plumptre, 2000; Barnes, 2001; Barnes, 2002; Mubalawa & Sikubwabo, 2002; Ellis & Bernard, 2005; Young *et al.*, 2005). Still, research is needed to adapt these techniques to tropical areas with their specific animal diet and climatic conditions.

Two types of pellet group count procedures have been classically used to estimate actual deer population densities (Mayle & Peace, 1999) and could be applied to monitor tropical species. First, 'standing-crop counts ' consist in counting faecal pellet groups accumulated over a period of time prior to sampling. Second, 'clearance-plot counts ' involve initial site clearance followed by a second visit to count faecal pellet groups accumulated during the intervening period. In the 'standing-crop design', the pellet groups found are those which have not disappeared and hence, which have accumulated for a time equal to the length of pellet decay. Their number equals to the number of animals that defecated multiplied by the daily defecation rate multiplied by the decay length.

In savanna ecosystems, very dry conditions during the aptly-called dry season may lead to good preservation of pellet groups and a low decay process (Jachmann and Bell, 1979; Jachmann and Bell, 1984). A standing crop procedure at the end of the dry season, would give

a simple estimation of mean animal number in the area for the whole dry season. It could be calculated as the ratio of the cumulated pellet groups divided by the defecation rate (once estimated) multiplied by the time between the beginning of the dry season and the count. However, this time might fluctuate much from year to year according to the end of the rains. Management fires at the beginning of the dry season might also affect the date at which pellets start to accumulate without destruction. Furthermore, decay length might largely exceed the period of interest i.e. the period considered to be representative of homogeneous use of the area by the studied population. A 'clearance plot' procedure would thus appear as an interesting solution to focus counting on a certain period of the dry season. However, this method might be excessively time consuming as it requires a prior sampling and clearing effort over sufficiently large sampling areas to detect pellet-groups. We propose an alternative approach based on the ability to estimate the age of pellet-groups. This would consist in conducting a single count using a 'standing crop' procedure, but also in identifying the age of pellets in order to consider only the pellet groups deposited over the target period.

In this paper, we characterized the decay and ageing process of pellets along the dry season until the beginning of the rainy season in a savanna ecosystem. We worked on faeces of five ungulates of various sizes and feeding styles living in the Niger W Regional Park in West Africa. After having verified the effect of dry and rainy conditions on pellet-group decay, we studied whether simple and reliable criteria could be identified to age faeces during the dry season. We finally discuss how pellet aging could be used to monitor ungulate populations in West African savannas.

Materials and methods

Study area

The W Regional Park (WRP) (N 11°30', E 1°30') comprises three contiguous National Parks, crossing the borders between Benin (550,000 ha), Burkina Faso (250,000 ha) and Niger (220,000 ha). The area exhibits the Sahelo-Sudanian climatic conditions typically found along a wide strip bordering the southern Sahara. The annual rainfall, although averaging between 600 mm in the North and 1000 mm in the South, is very erratic and restricted to the well marked rainy season (May/June-September/October). The predominant vegetation type is Sudanese wooded savanna.

Field data collection

The study of faeces decay was carried out during the dry season from December to June, until the first heavy rains, in the northern part of the WRP.

We studied pellet-group degradation in species producing pellets of various sizes and compositions owing to differences in diet. We focused on four mainly grazing species: Buffon's kob (*Kobus kob* Erxleben, 1777), the Defassa waterbuck (*Kobus ellipsiprymnus defassa* Ogilby, 1833), the Bohor reedbuck (*Redunca redunca* Pallas, 1767), the roan antelope (*Hippotragus equinus*) and on one mixed-feeding species: the red-fronted gazelle (*Gazella rufifrons* Gray, 1846) (Lamarque, 2004). Waterbuck and roan antelope have been described to also incorporate non-negligible amounts of browse in their diet at the end of the dry season (Schuette et al., 1998; Kassa, Libois and Sinsin 2007).

Whenever possible, ten fresh pellet groups were collected for each species every month and placed in 50 cm wide squares, with one pellet group per square, on bare ground marked out by stones in a bush savanna area. Five pellet groups were deposited in the shade of trees and five were exposed to the sun in a clearing. In order to allow comparison of the evolution of pellet groups placed in different plots in both exposure situations, we limited the faecal matter per plot to the same arbitrary fixed quantity of about 30 pellets in a group.

Measurements

Every two weeks, we checked whether each pellet group was still present or had completely decayed. The initial number of pellets per plot was not high so we considered the pellet group as decayed when less than four pellets remained instead of six for Mayle and Peace (1999) or ten for Ellis and Bernard (2005) who also initially used groups of 30 pellets. We measured different characteristics of the pellet groups in order to describe the ageing process and to investigate the causes of decay.

Various investigators have suggested the use of pellet shape and shade, as correlated with the seasonal changes in diet, as a means of determining the age of pellet groups (Neff, 1968). Young *et al.* (2005) also used the shade to age zebra dung classified in three classes but as an indicator of pellet transformation over time. In our study, it was straightforward to define four main classes to characterize the shade of each pellet group (Figure 20). These classes were

distinguished and systematically recognized by several experimenters. From the four main classes, we derived three intermediate classes leading to the current seven classes. When we hesitated between two of the four main shade classes, we affected the pellet group to the intermediate class (see Table 17). All persons tested (n = 3) classed all the pellets in the same 7 categories.

We recorded the level of pellet cracking, pellet hardness, pellet-group degradation by insects and dispersion in four main classes as well (Table 17). The pellet groups had been transported and were not in their initial dispersion state but we wanted to get an idea of how much the dispersion factor could participate in the decay process. In all plots, pellets were gathered together in the same standardised way at the centre of the plot and then remained untouched.

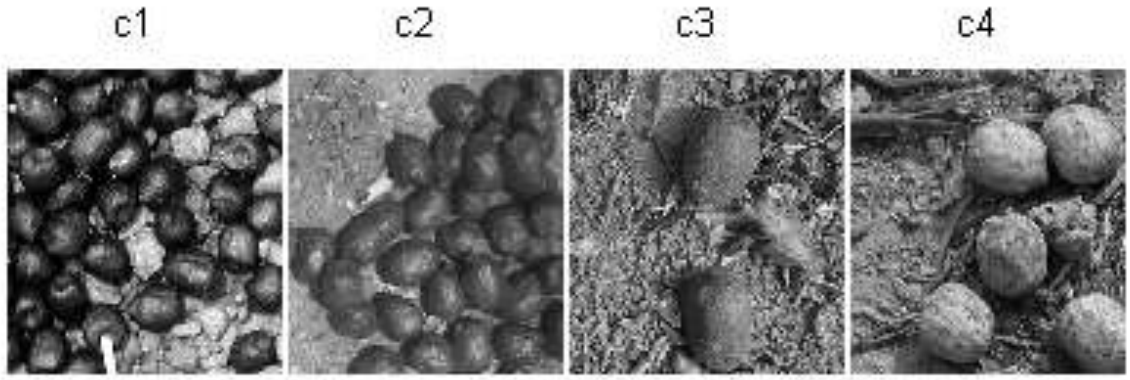


Figure 20 : Buffon's kob pellets ranging from dark and fresh (class c1) to lighter and older (class c4).

Tableau 17 : Definition of classes of variables used.

For each variable, pellet groups with intermediate characteristics were coded c1.5, c2.5 or c3.5. Attack by insects was assessed by consumption and degradation traces on the pellets.

class code	colour shade of pellets	cracking of pellets	hardness of pellets	dispersion of the pellet group	degradation of the pellet group by insects
c1	glossy, dark and wet	smooth	very soft	not dispersed	not attacked
c2	dark but dry on surface	lightly cracked	resistant but can be mushed between fingers	a few pellets dispersed	a few pellets attacked
c3	dull	well cracked	very hard, cannot be mushed between fingers	most pellets dispersed	most pellets attacked
c4	very dull and light greyish	deeply cracked	brittle	few or no pellets remaining	few or no pellets remaining

Analysis

The process of pellet-group ageing was analysed through the evolution of cracking, hardness, dispersion, and degradation by insects both in full direct sunlight and under trees. We also studied the evolution of the colour shade of pellet groups, as a potential indicator of pellet age, in full direct sunlight and shaded by trees. We tested whether the classes were reached earlier or later according to the exposure. For each variable, we used one-sided and two-sided Wilcoxon tests to compare age means in each class between groups located in the sun and groups located in the shade.

Finally, from the shape of the scatter of points in the graphs plotting the different variables i.e. colour shade, cracking, hardness and dispersion, versus time, we selected the morphological variables which best discriminated between pellet groups of different ages. For each variable, we measured the overlap of age intervals for each class of the variable and conversely, for each age, the number of possible classes for the variable. An interesting variable should be such that overlap between age intervals is minimal and the number of variable classes corresponding to each age is also the lowest. In other words, we searched for criteria that gave the best correspondence between the criterion classes and the age intervals. All analyses were performed using the R.27.1 software (R Development Core Team, 2008). The significance level for statistical tests was fixed at 5 %.

Results

Pellet-group decay and ageing during the dry season

As expected, in the five species studied, we recorded a very low decay rate (less than 14 %) during the dry season (Table 18). Most decayed pellet groups disappeared because of degradation by insects, principally termites and ants, except for Bohor reedbuck droppings which were never attacked by insects, but degradation by insects did not necessarily lead to total decay. A small proportion of pellet groups also decayed because of complete dispersion in red-fronted gazelle and in roan antelope (Table 18). Between 8 and 10 % of total pellet groups in each species reached a high dispersion level (c4), after more than 3 months. Two small sporadic rains (3-4 mm) occurring during the dry season in March and April, made pellets globally more cracked, less hard but more brittle, more obviously so in red-fronted gazelle. As as soon as the first heavy rains fell in June, almost all pellet groups finally decayed completely. They were dispersed and washed away by run-off or degraded and

recovered by seedling vegetation. This suggested that during the rainy season, the life time of a pellet group varies according to the occurrence of periods of heavy rain. Thus, it probably does not exceed a few days or weeks.

Tableau 18 : Decay rate and observed causes of pellet disappearance during the dry season.

The mean monthly decay rate for the dry season was calculated on the basis of decay rates of different cohorts weighted by the number of months. The definition of a cohort we used was a set of pellet groups collected and deposited on the experimental site in the same month.

species	pellet groups				reason of total decay				
	total number	attacked by insects	completely decayed	mean monthly decay rate (± sd)	insects only	insects + dispersion	dispersion only	dispersion + embrittlement	embrittlement only
red-fronted gazelle	50	14 %	10 %	2.3 % ± 3.5 %	40%	20%	20%	20%	-
roan antelope	50	22 %	14 %	3.9 % ± 5.9 %	63%	25%	-	12%	-
Defassa waterbuck	61	31 %	4 %	0.5 % ± 1.1 %	100%	-	-	-	-
Buffon's kob	53	28 %	8 %	1.5 % ± 2.1 %	100%	-	-	-	-
Bohor reedbuck	40	40 %	2 %	0.5 % ± 1.1 %	-	-	-	-	100%

Tableau 19 : Comparison of mean age of pellet-group in each variable class between shade and sun exposure.

The hypotheses H0: 'mean age of pellets in a given class in the sun = mean age in the shade' (associated probability p1) and H0: 'mean age in the shade < mean age in the sun' (associated probability p2) were tested respectively with one-sided and two-sided Wilcoxon tests. ' ': non-significant, '': p < 0.05, '** ': p < 0.01, '***': p < 0.001 ; '-' : no or very few observations in the class.*

Variable	Class	Roan antelope				Defassa waterbuck				Buffon's kob				Bohor reedbuck				Red-fronted gazelle			
		mean age		p1	p2	mean age		p1	p2	mean age		p1	p2	mean age		p1	p2	mean age		p1	p2
		sun	shade			sun	shade			sun	shade			sun	shade			sun	shade		
Colour shade	c1.5	6	13	*	*	10	17			10	5			10	12			3	36	**	***
	c2	21	23			29	35			27	31			30	28			42	37	*	
	c2.5	53	45			60	67			37	56	*	*	60	45			87	64	***	
	c3	52	56			59	70			54	69	***	***	47	63	**	**	67	72		
	c3.5	99	111			100	114			99	142	***	***	94	69			142	86	**	
	c4	113	126		*	-	-	-	-	102	108			115	124			162	113	*	
Cracking	c1.5	-	-	-	-	-	-	-	-	6	38			24	33			14	36		*
	c2	34	30			57	44			53	66	***	***	67	67			60	71	*	**
	c2.5	76	118	***	***	91	70	*		62	117	**	***	46	125	***	***	-	-	-	-
	c3	100	95			35	116	***	***	90	163	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-
Dspersion	c1.5	-	-	-	-	48	40			59	40	*		38	41			66	34	*	
	c2	66	71			69	64			65	65			72	75			73	58	**	
	c2.5	62	58			77	81			80	97			74	105			-	-	-	-
	c3	89	76			114	86	*		91	76			110	66	**		-	-	-	-
Hardness	c1.5-c2.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	c3	42	52			52	61	**	**	41	58	***	***	25	34	*	*	41	37		
	c3.5	95	137	**	**	107	101			80	83			80	107	***	***	72	69		
	c4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	110	130			94	96		

During the dry season, some pellets globally appeared to crack and to get hard more quickly if exposed to the sun but this trend was not significant in all species (Table 19). They also tended to get brittle (i.e. hardness changing from class c3 to class c3.5 and c4) more quickly in the sun in roan antelope and Boor reedbuck. However, for each species, we did not find a statistical difference between the proportions of decayed pellets located in the sun and those located in the shade (Fisher's unilateral test, $p > 0.17$ in each species). Sun exposure did not influence dispersion much (Table 19) nor did degradation by insects (tests of comparison of the proportions of pellet groups attacked by insects in the shade and in the sun: Fisher's unilateral exact test for gazelle and reedbuck; Chi-square test with Yates' continuity correction for roan antelope, Defassa waterbuck and Buffon's kob: $p > 0.2$ in each species).

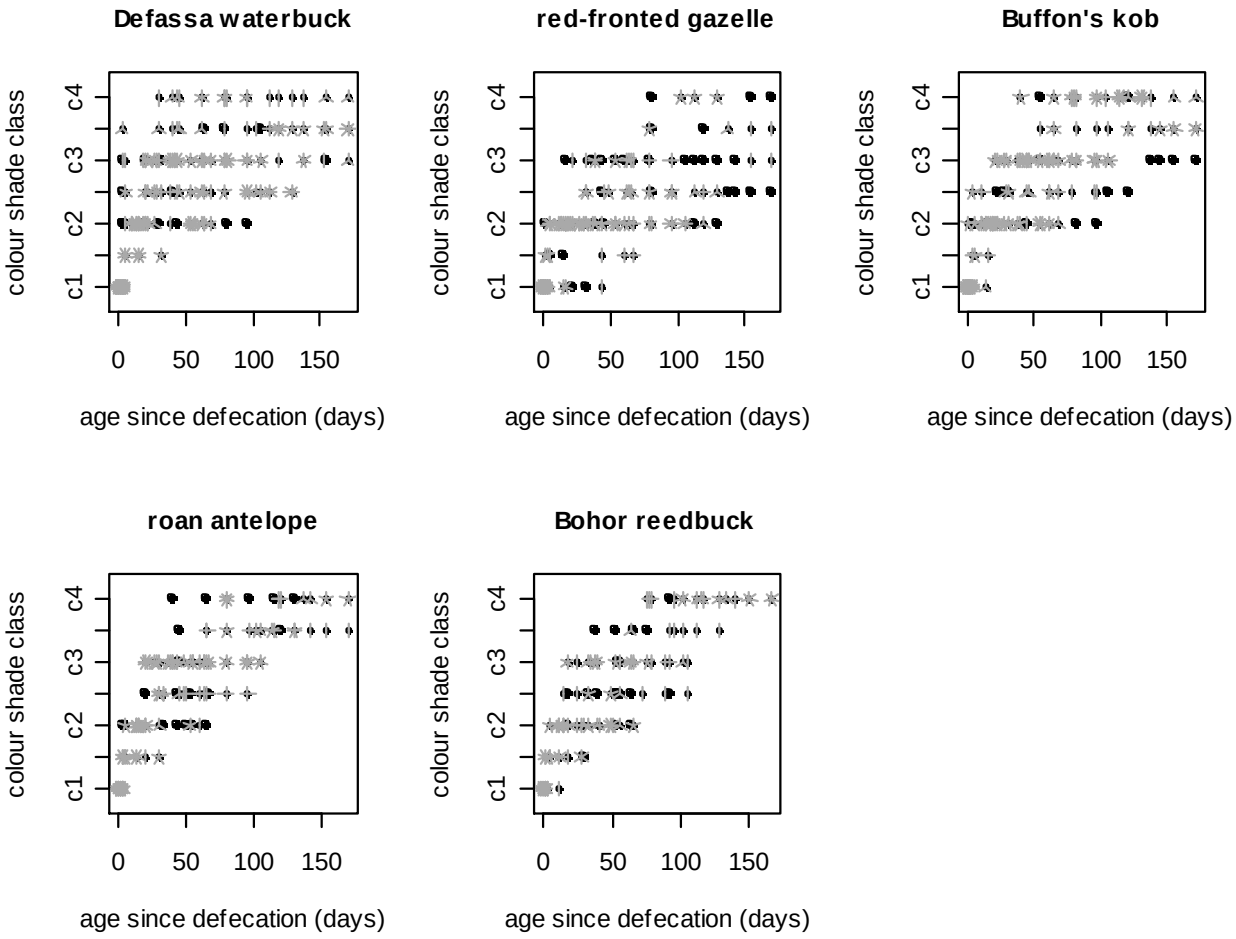


Figure 21 : Pellet-group shade versus the pellet-group age.

We used the function sunflowerplot of the stats library of R (R Development Core Team, 2008) to plot multiple points 'sunflowers' with multiple leaves ('petals') such that overplotting is visualized. Variation of colour shade along the classes appeared globally monotonous and increasing over time until it reached a plateau at which pellets were the dullest. All pellets passed successively from one shade class to the following on our colour shade scale.

Identification of morphological criteria to estimate pellet-group age

Pellet-age intervals corresponding to cracking, degradation by insects, dispersion or hardness levels appeared to largely overlap. We further do not advise using pellet dispersion to age pellet groups in the field since we never know their initial level of dispersion. Softness was only useful to identify pellets aged less than one day. Beyond one day, pellets were already of maximal recorded hardness. Colour shade finally appeared to be the most interesting criterion for aging pellets in the five species studied (Figure 21) but did present bias due to rain or sun exposure. Pellets globally appeared to become dull more quickly if exposed to the sun, except in red-fronted gazelle (Table 19). The exceptional light rains during the dry season washed off the dust deposited by the Harmattan winds. This resulted in a momentary decrease in the shade of colour by one class level, i.e. to shinier but darker shade than previously. Rapidly however, in less than 14 days, they tended to return to their original shade levels and beyond.

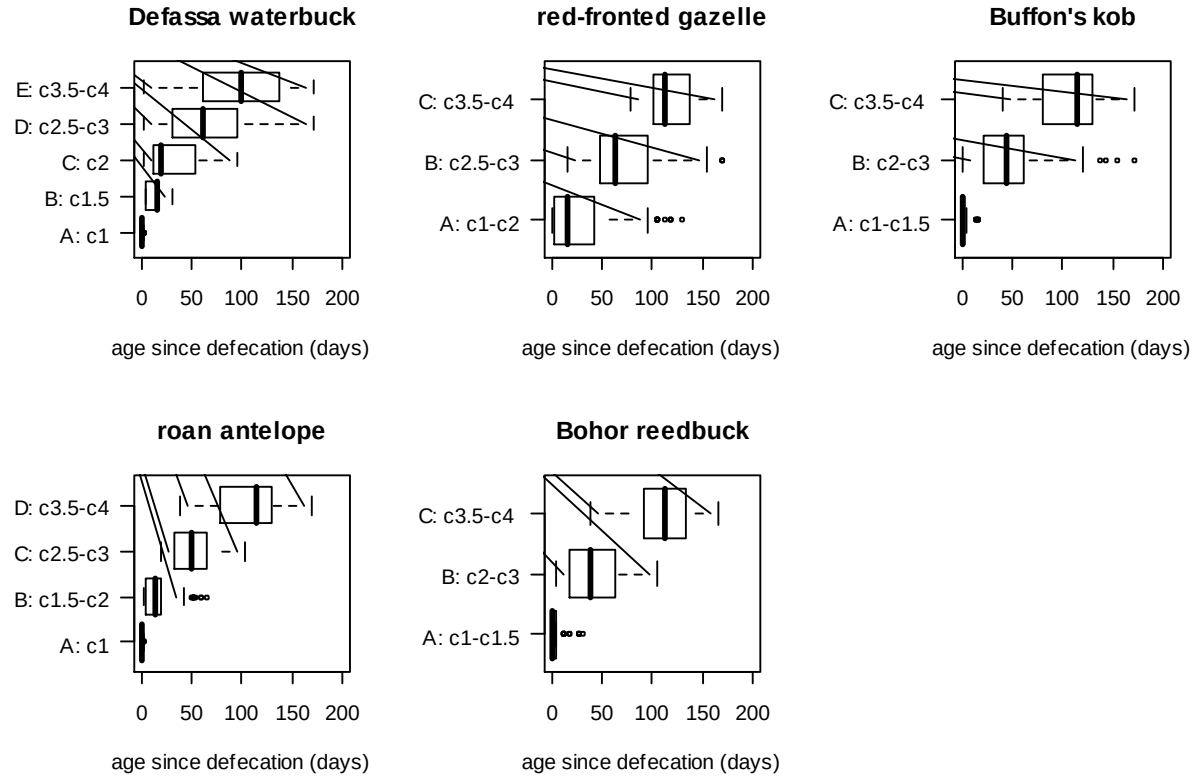


Figure 22 : Box-and-whisker plots showing lifetime of new shade classes of pellets.
The bold line within the boxes represents the median.

Aging pellets with colour shade

In order to refine the correspondence between shade classes and age groups, we grouped together shade classes that strongly overlapped in their age group. The reclassification in new and wider shade classes (Table 20) allowed better discrimination of the pellet-group ages in most of the species except waterbuck (Figure 22). Aging by shade of colour appeared to be most reliable and precise in roan antelope, Buffon's kob and Bohor reedbuck whose blackish pellets got steadily duller. In waterbuck we were able to age very fresh pellets correctly but it was not so easy with dull pellets since even relatively fresh pellets become rapidly very dull in that species. Our colour shade classification proved less straightforward to read with clearer and brownish pellets such as those of the red-fronted gazelle.

Tableau 20 : Age classes of new, larger shade classes.

We determined the limits of the age intervals from the distribution of frequencies of pellet groups of a given age in the different shade classes. We adjusted the age intervals such that most pellet groups were all in the same shade class and that age intervals did not overlap. Once the age classes had been identified, we calculated, for each of them, the proportion of pellet groups in each shade class (%a) in order to check whether each age class was actually well represented by pellet groups of one shade. We also checked whether each shade class was representative of one age class. For each shade, we calculated the proportion of pellet groups of each age class (%b).

species	colour shade class	shade class definition	shade class extreme ages (days)	mean age ± sd (days)	age class definition (days)	classification value	
						%(a)	%(b)
roan antelope	A	c1	0-3	1 ± 1	0-3	87%	100%
	B	c1.5-c2	2-65	18 ± 15	4-19	98%	57%
	C	c2.5-c3	19-104	53 ± 24	20-63	78%	69%
	D	c3.5-c4	39-169	112 ± 32	> 97	90%	72%
Defassa waterbuck	A	c1	0-3	1 ± 1	0-3	96%	100%
	B	c1.5	4-31	14 ± 10	4-4	91%	40%
	C	c2	2-96	32 ± 23	10-17	76%	39%
	D	c2.5-c3	2-171	64 ± 38	19-113	64%	87%
	E	c3.5-c4	2-171	99 ± 46	> 120	68%	42%
Buffon's kob	A	c1-c1.5	0-15	2 ± 3	0-4	91%	90%
	B	c2-c2.5-c3	1-171	46 ± 30	11-62	94%	73%
	C	c3.5-c4	40-171	110 ± 35	> 97	85%	68%
Bohor reedbuck	A	c1-c1.5	0-30	5 ± 8	0-3	100%	73%
	B	c2-c2.5-c3	4-105	43 ± 25	4-76	84%	90%
	C	c3.5-c4	39-166	112 ± 31	> 77	79%	88%
red-fronted gazelle	A	c1-c1.5-c2	0-129	27 ± 30	0-44	90%	78%
	B	c2.5-c3	16-170	75 ± 36	45-96	54%	59%
	C	c3.5-c4	79-170	118 ± 29	> 102	41%	78%

Discussion

Monitoring animals by pellet-group counts requires the knowledge of a few key elements and the decay rate is one of these. In this paper, we considered how low decay rate and transformation of the appearance of the pellet-group could help to refine pellet-group counts in the arid conditions of a Western Africa savanna. The trends in the decay and ageing of pellet groups in the five studied ungulates were overall quite similar although the species were of different sizes and had different feeding styles. On the one hand, lifetime of pellets was confirmed to be short and rain-dependent during the rainy season. Thus, we do not recommend pellet-group counts during periods of regular rain. On the other hand, pellet-group decay appeared very low during the dry season, as noted by Jachmann & Bell (1979; 1984) in Southern Africa savannas. The embrittlement of the pellet occurred too slowly to lead to the total decay of pellet groups before the heavy rains. Hence, pellet-group counts during the dry season using a 'standing crop' procedure, would include all the pellet groups that had accumulated since the beginning of the dry season unless we can differenciate between their ages.

The way that we designed our study may have led to some limits that we must acknowledge. We put all pellet groups in an experiment area, so that we could control the surrounding habitat and sun exposure but not act on other parameters. However, free animals would naturally deposit pellet groups in the different habitats that they use, characterised for example by different vegetation cover, slope or type of ground. This limit (see Marques *et al.* 2001) may explain why we did not observe any dung beetle attack on the pellets in the experiment site whereas attacks were noted in the Park from May onwards. Thus, we most likely underestimated degradation from dung beetles at the time these insects were active at the end of the dry season. On the other hand, concentrating the pellet groups in the same area might have attracted termites. This could well have led to an overestimation of termite influence on pellet decay rate for the whole dry season. In natural conditions, pellet groups might initially be more dispersed than in our experiment, and might decay more rapidly because of this dispersion. Dispersion, however, appeared to be a slow phenomenon on bare soil. Furthermore, the irregularity of the ground, natural obstacles like plant items or other older pellet groups in the case of species such as gazelles defecating in latrines, might reduce pellet dispersion.

Before the end of the dry season and the concomitant appearance of the dung beetle, we can reasonably think that overall pellet decay is low but the probability that a pellet group will

decay increases with the time since defecation. The daily defecation rate might also vary seasonally (MacCracken and Van Ballenberghe, 1987, Rogers, 1987). In order to limit the uncertainty on the initial number of pellet groups deposited due to decay and defecation rates and for the reasons explained in the introduction (e.g. natural fluctuations, fires, etc.), it may be interesting to focus monitoring of ungulate populations on a shorter periods of time than the whole dry season. We found the colour shade of the pellet group to be the most reliable age criterion easily measurable in the field. The colour of the pellets may change according to the diet of the animal but globally on our samples, the colour shade was a useful indicator of pellet-group age. It was above all reliable in kob, roan antelope and Bohor reedbuck whose dark pellets become steadily lighter with time since defecation.

The number of pellet groups actually deposited for a given period could be approximated as the number of pellet groups of one or several shade classes being indicative of the period (approach 1). However, the way that an age class is attributed to a shade class and the way a shade class is attributed to an age class, produces an uncertainty on the estimated number of pellet groups deposited over a considered period (Table 20). Nevertheless, we can assume that the rate of change of the pellets shade is similar from year to year. Under this assumption, the systematic uncertainty on the estimate of pellet-group number would be the same every year.

Another approach (approach 2) could consist in estimating the number of pellet groups deposited over a given time interval, using the probability that a pellet group of a given shade class is deposited during that period of time. Let *Nx* be the number of pellet groups actually deposited by the target population for *x* days preceding the day of counting and counted on the transects and *Nci* the number of counted pellet groups of shade *ci*. Among the *Nci* pellets, a certain proportion *Pci*(*x*) are from the *Nx* pellets, the others being older than *x* days. The proportion *Pci*(*x*) can be estimated by the probability that the age of the pellet group of shade *ci* is lower than or equal to *x* (Figure 23). If the proportion of pellet groups that decayed during period *x* is trivial, *Nx* can be approached by: $\hat{Nx} = \sum_i Nci \times Pci(x)$. Since it is difficult to approach the real profile of the probability for class c4 in the absence of measurements for the whole dry season, we can restrict the study to periods such that *x* is lower than the time for the first c4 to appear and then consider *Pc4*=0.

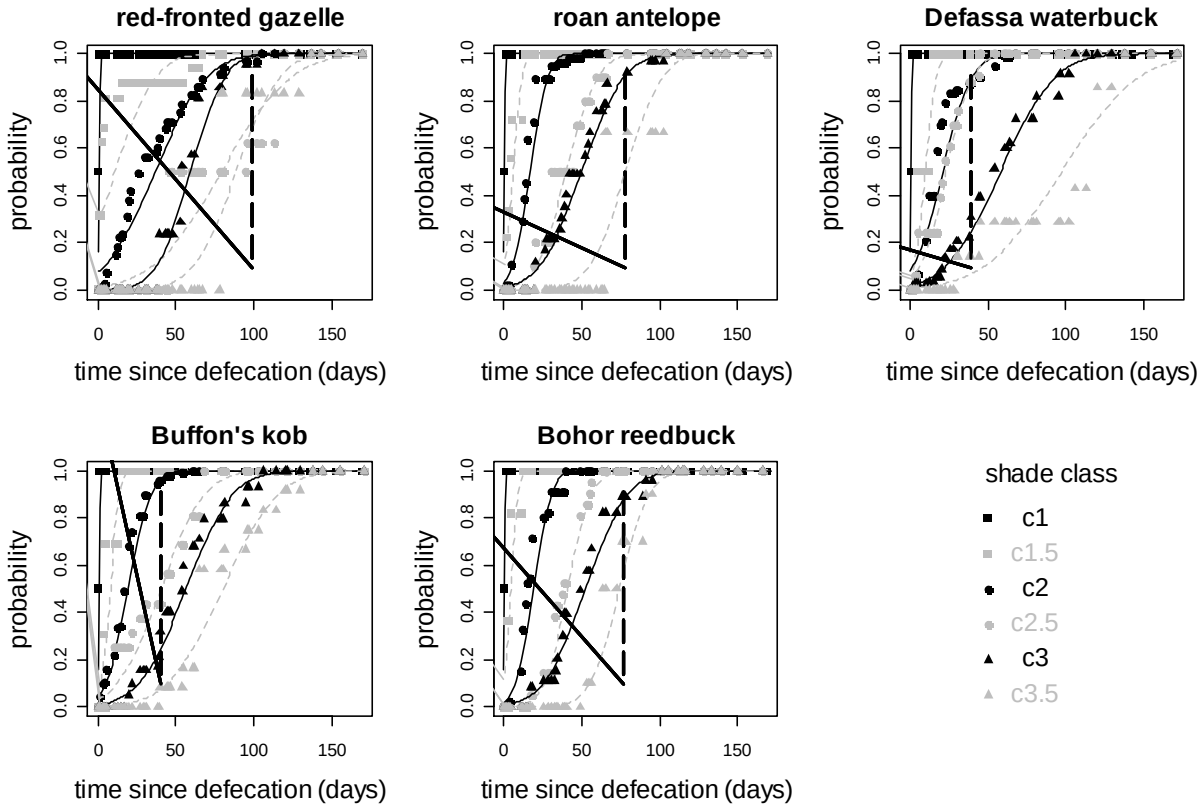


Figure 23 : Probability (%) that the age attributed to a pellet group of a given colour shade is lower than or equal to the actual age.

This probability was derived from the proportions of pellet-groups of a given colour shade younger than or the same age as to the considered ages. For each colour shade, we only considered the pellet groups that had had the time to pass to the following shade class in order to prevent a distribution skew due to the experiment design. When some pellet groups passed to a lower shade class (darker) after a light rain, we kept the previous level, to approximate the profile in the even of no rain. Less than 5% of pellet-groups of shade c4 had an age lower than the value indicated by the vertical dashed-line. Other lines represent normal models fitted on the observed values by the maximum likelihood method, using the function fitdistr of the MASS package to illustrate the trends (Venables & Ripley, 2002).

If the decay rate is also known according to pellet-group age and period of the year, the number of deposited pellet groups and hence the apparent density of animals could be theoretically estimated from sample counts. Line transect procedures as described by Marques *et al.* (2001) (used e.g. in kudu: Ellis & Bernard, 2005) might be interesting but very time consuming. Precise measurement of pellet group distances from the axis of the transect are

needed. Many transects should also be travelled to guarantee a sufficient minimum number of observations in the case of low densities. A design simpler than line transects would consist in strip transects crossing all types of habitats and on which it is assumed that no pellet groups are undetected. The strip transects l-2 meters wide (or less according to pellet-group detectability) could be covered in a single sweep from one end to the other as described by Buckland *et al.* (1993). Furthermore, most counting techniques, direct or indirect, have proved unreliable or very costly when a precise estimate of actual ungulate densities was sought (Caughley, 1977). Wildlife managers nowadays tend to base their management and conservation decisions on population history and fluctuation over time through trend indices rather than punctual densities. Among several recent bio-indicators developed to monitor ungulate populations, the kilometric index (Vincent, Gaillard & Bideau, 1991) has now been validated in roe deer in Europe and tested in African ungulates (Maillard *et al.*, 2000; Maillard *et al.*, 2001). This index is basically calculated as the number of animals encountered per kilometre of fixed circuits but could be adapted to indirect indices. If trends over the years rather than actual annual densities are wanted, the number of pellet groups found per kilometre of transect might be sufficient to reveal population trends on the sampled areas, without dividing by the width of the transect and multiplying by the total sampled area.

It could be possible to calculate specific kilometric indices based on the number of pellet groups of certain shades corresponding to specific age classes (approach 1). If the defecation rate is not too variable, these indices should indicate the population trends in the target area. Alternatively, a kilometric index of pellet groups deposited for a time interval x could also be derived from our second approach (2): $IKx = \hat{N}x / L$, with L the transect length. Each year, pellet group counts should be conducted at periods when environmental conditions are similar and along the same fixed circuits. Then, a kilometric index of pellet group accumulation for the same time interval x calculated every year could be plotted to reveal population trends.

In order to limit uncertainty on decay rates due to coprophagous beetles, or the uncertainty on pellet-group age due to alteration of shade by rain, pellet-group count could be performed before March in West Africa. Before March, generally no rain occurs and beetle activity is at its lowest. The annual pellet-group count could be performed in the areas were animals concentrate, that is within a few kilometres of water points for most savanna ungulate species during the dry season (Lamprey, 1963; Western, 1975).

4. Les fèces: des indicateurs de l'utilisation des habitats par les animaux ?

4.1. Introduction

De nombreux auteurs ont considéré que les fèces pouvaient être des indicateurs intéressants de l'utilisation des habitats par les ongulés (ex : Neff 1968, Dzieciolowski 1976, Putman 1984, Leopold et al. 1984, Loft & Kie 1988, Marques et al. 2001). Selon Young et al. (2005), le comptage des fèces conduirait même à une meilleure information sur l'utilisation des habitats et de ses changements saisonniers par les ongulés que les comptages aériens ou comptages directs d'animaux au sol (ex : Altendorf et al. 2001, Marques et al. 2001, Blake 2002, voir la revue dans Barnes 2001). A la différence des observations directes, les indices représentés par les tas de fèces permettent notamment d'avoir une idée sur l'utilisation moyenne des habitats par les animaux sur plusieurs semaines, voire plusieurs mois (Marques et al. 2001). Ils renseignent en effet durablement sur les positions qu'a occupées l'espèce aussi bien de jour que de nuit. Les fèces ont ainsi été utilisées chez de nombreuses espèces d'ongulés et dans de nombreux milieux dans cet objectif (quelques exemples : Dzieciolowski 1976 chez le chevreuil européen *Capreolus capreolus*, Hemami et al. 2004 dans une étude sur la compétition entre chevreuil et muntjack *Muntiacus muntjac* introduit, Dealy et al. 1986 chez le *mule deer* d'Amérique du Nord *Odocoileus hemionus*, Young et al. 2005 chez des ongulés de savane africaine, Nummelin 1990, Plumptre & Harris 1995 chez des ongulés de forêt ou encore Madhusudan 2004 chez des ongulés de l'Himalaya).

Néanmoins, les chercheurs ne sont pas tous d'accord sur le fait que la distribution des tas de fèces reflète précisément l'utilisation de l'espace et des habitats chez les ongulés (Collins & Urness 1981). Lorsque les tas de fèces sont déposés de façon aléatoire par les animaux, leur distribution permettrait de délimiter le domaine vital des individus ou des groupes (Marques et al. 2001). Toutefois, si certaines espèces d'ongulés déposent leurs fèces aléatoirement à travers leur domaine vital, d'autres défèquent dans des emplacements précis, systématiquement ou seulement à certaines périodes de l'année (Stuart & Stuart 2000). On observe ainsi de véritables latrines, i.e. des sites de quelques mètres carrés sur lesquels les tas de crottes s'empilent (Stuart & Stuart 2000). D'autre part, selon Collins & Urness (1981), on ne peut inférer le temps passé par les herbivores dans un habitat particulier à partir des comptages de tas de fèces uniquement si l'hypothèse que le taux de défécation est régulier au cours du temps est vérifiée. Dans ce cas, chaque position de tas de fèces est l'équivalent d'une localisation prise au hasard issue d'un suivi régulier dans le temps par télémétrie par exemple. Cependant, la quantité de tas de fèces déposés peut dépendre de l'activité de l'animal. Ces chercheurs ont observé chez le cerf *Cervus elaphus* que 30 % des tas de crottes étaient

déposés lors des déplacements alors que cette activité n'est effectuée que 4 % du temps. La distribution moyenne des tas de crottes dans ce cas risque de ne pas bien représenter l'utilisation moyenne de certains habitats par les animaux, même si, par contre, elle peut rendre compte de l'espace moyen utilisé. L'intérêt d'utiliser les crottes pour caractériser l'utilisation des habitats des animaux est donc mitigé et semble beaucoup dépendre des espèces. Afin d'établir les limites de l'utilisation des indices «crottes» sur les transects pédestres comme indicateurs de l'utilisation de l'espace et des habitats, j'ai mi en place une expérimentation principalement sur une espèce : le cobe de Buffon. J'ai cherché à tester :

1) si la distribution des tas de crottes reflète bien la distribution spatiale des animaux,

2) si les crottes sont davantage déposées dans les zones où les animaux exercent certaines activités particulières,

et 3) si la distribution des crottes dans les différents habitats reflète l'utilisation des habitats telle qu'on peut la caractériser par les observations directes.

4.2. Comparaison des distributions spatiales des fèces et des animaux

Introduction

Autour du campement de la Tapoa, au Nord du PRW, se concentrent de nombreuses espèces d'ongulés telles que le cobe de Buffon. On peut supposer que cette zone leur offre une sécurité contre le braconnage et les grands prédateurs, en plus d'un point d'eau permanent et des salines artificielles. J'ai donc présumé que l'abondance des animaux suivait ainsi un gradient spatial décroissant à l'échelle de quelques kilomètres en partant du campement de la Tapoa. J'ai cherché à vérifier si la variation spatiale de la quantité de tas de fèces récentes y était représentative de la variation spatiale de la distribution d'animaux observés.

Matériels et méthodes

Dispositif de terrain (dispositif 1)

La distribution spatiale préférentielle des animaux a été estimée à partir des observations directes effectuées à pied sur des transects rectilignes placés systématiquement sur la zone d'étude (Figure 24, Tableau 21). Cette zone d'étude a été définie de façon à prendre en compte

le gradient supposé de distribution des cobes de Buffon par rapport au campement et de le placer perpendiculairement au gradient de distance à l'eau de surface de la rivière Tapoa. Il s'agissait en effet d'optimiser les chances d'observer une variation dans l'occupation de l'espace par les animaux. La zone de suivi a d'autre part été délimitée de façon à avoir une étendue à l'échelle spatiale du domaine vital des individus. Selon une étude de Fischer & Linsenmair (2001), le domaine vital des cobes de Buffon du parc de la Comoé, en Afrique de l'Ouest, ne dépasserait pas 400 ha, soit une étendue moyenne sur 2 km. Mais les renseignements pour les autres espèces observées sur la zone ont également été notées à titre exploratoire. Quatre séries de suivi ont pu être mises en place entre 2003 et 2005 (Tableau 21) afin de prendre en compte les éventuelles variations saisonnières dans le comportement des animaux et la façon de déposer leur fèces dans l'espace. Au vu des résultats concernant la distribution des animaux à partir du dispositif de décembre 2003, les modalités du suivi ont été modifiées pour les séries suivantes, en diminuant l'étendue à l'ouest où très peu d'animaux avaient été observés (Tableau 21, Figure 24).

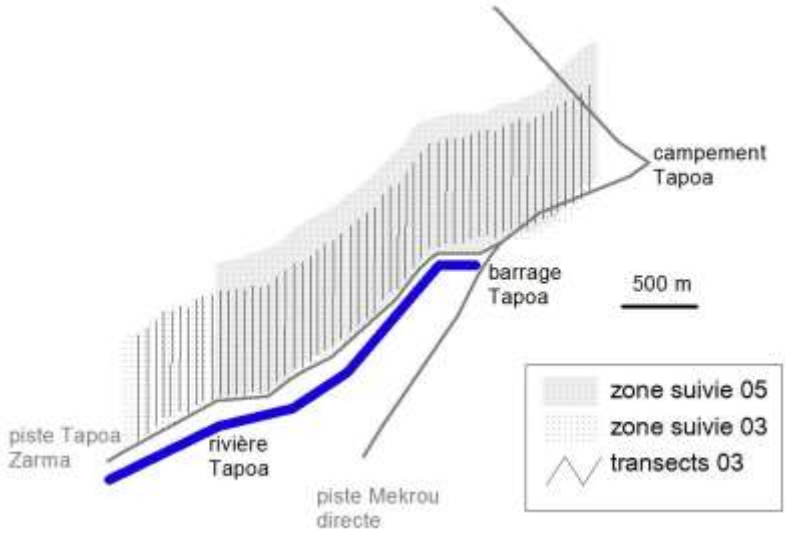


Figure 24 : Zone d'étude du dispositif 1.

Tableau 21 : Caractéristiques du dispositif de suivi des tas de fèces du cobe de Buffon sur transects pédestres dans la zone de la Tapoa.

caractéristiques	décembre 03	décembre 04	mars 05	mai 05
nombre de transects	57	29		
longueur des transects	800 m	1000 m		
distance entre les transects	62.5 m	100 m		
durée du suivi	12 jours	6 jours		

Trois transects ont été parcourus le matin et deux le soir pour éviter les heures les plus chaudes auxquelles les animaux sont généralement couchés pour ruminer et, de ce fait, plus difficilement observables. Les transects consécutifs étaient espacés de 2 km afin de limiter le dérangement des animaux et ne prendre en compte que les positions d'animaux non dérangés préalablement dans la journée. On a supposé que tous les tas de crottes présents sur une bande de 2 m de large centrée sur chaque transect étaient détectés et comptabilisés. Pour chaque observation, tas de fèces ou animal, le point GPS était enregistré. L'aspect des tas de crottes était noté et seuls les tas de crottes estimés frais à récents, c'est-à-dire de classe de couleur c1, c1.5 et c2 (cf. article précédent) ont été pris en compte dans les analyses.

Analyses

Etant donné le faible nombre d'observations directes, l'analyse a été limitée à une comparaison cartographique des distributions d'animaux et de tas de crottes. Les tas de crottes étaient plus nombreux, ce qui a permis de représenter les variations spatiale de leur densité. Pour ce faire, la densité de tas de fèces a été estimée sur les pixels d'une grille virtuelle de 15 m de résolution, en utilisant l'extension *Spatial Analyst* du logiciel Arcview 3.2 et la méthode du Kernel (Worton 1989), en prenant en compte les points voisins situés dans un rayon de 200 m. La densité calculée a été corrigée en multipliant par 31.25 et par 50 pour prendre en compte le fait que seuls 3.2 % de la surface de la zone était réellement échantillonnés lors de la première série et 2 % pour les suivantes.

Résultats

Un faible nombre d'observations directes a été effectué pour le cobe de Buffon ainsi que pour les autres espèces (Tableau 22). Chez le cobe de Buffon et le cobe Defassa, il apparaît que sur l'ensemble de la zone d'étude, les localisations des groupes observés étaient fortement agrégées. On peut supposer que les mêmes groupes ont été observés à différents moments mais que ces groupes étaient relativement attachés à un espace restreint aux heures d'observation (Figures 25 et 26). Conformément à l'hypothèse de départ, la zone de concentration semble à la fois près de la rivière Tapoa, surtout en mai, et près du campement, à moins d'un kilomètre et demi pour la plupart des groupes. Chez ces deux espèces, les plus grandes densités de fèces ont été trouvées à proximité de l'endroit où les animaux avaient été vus, en général à moins de quelques centaines de mètres.

Tableau 22 : Nombre d'observations directes pour l'ensemble des espèces.

espèce observée	code	contacts animaux				total animaux				tas de fèces			
		déc-03	déc-04	mars-05	mai-05	déc-03	déc-04	mars-05	mai-05	déc-03	déc-04	mars-05	mai-05
phacochère	PA	0	0	0	1	0	0	0	2	31	16	14	12
réduncа	RR	0	0	0	1	0	0	0	1	7	7	9	9
céphalophe de Grimm	SG	2	0	0	0	2	0	0	0	3	5	6	8
éléphant	LA	2	1	1	0	2	1	1	0	79	50	55	24
buffle	SC	1	1	2	0	1	2	100	0	62	120	94	67
hippotrague rouan	HE	4	0	3	2	16	0	5	3	62	65	72	24
gazelle à front roux	GR	4	3	4	1	10	6	4	3	27	11	18	15
ourébi	OO	2	2	4	2	5	3	7	3	14	10	9	18
cobe Defassa	KE	8	4	6	3	40	48	42	3	244	176	282	326
cobe de Buffon	KK	17	7	6	13	84	29	45	58	223	186	319	314
guib harnaché	TS	7	1	6	3	8	2	9	6	34	22	25	28
Total		**47**	**19**	**32**	**26**	**168**	**91**	**213**	**79**	**786**	**668**	**903**	**845**

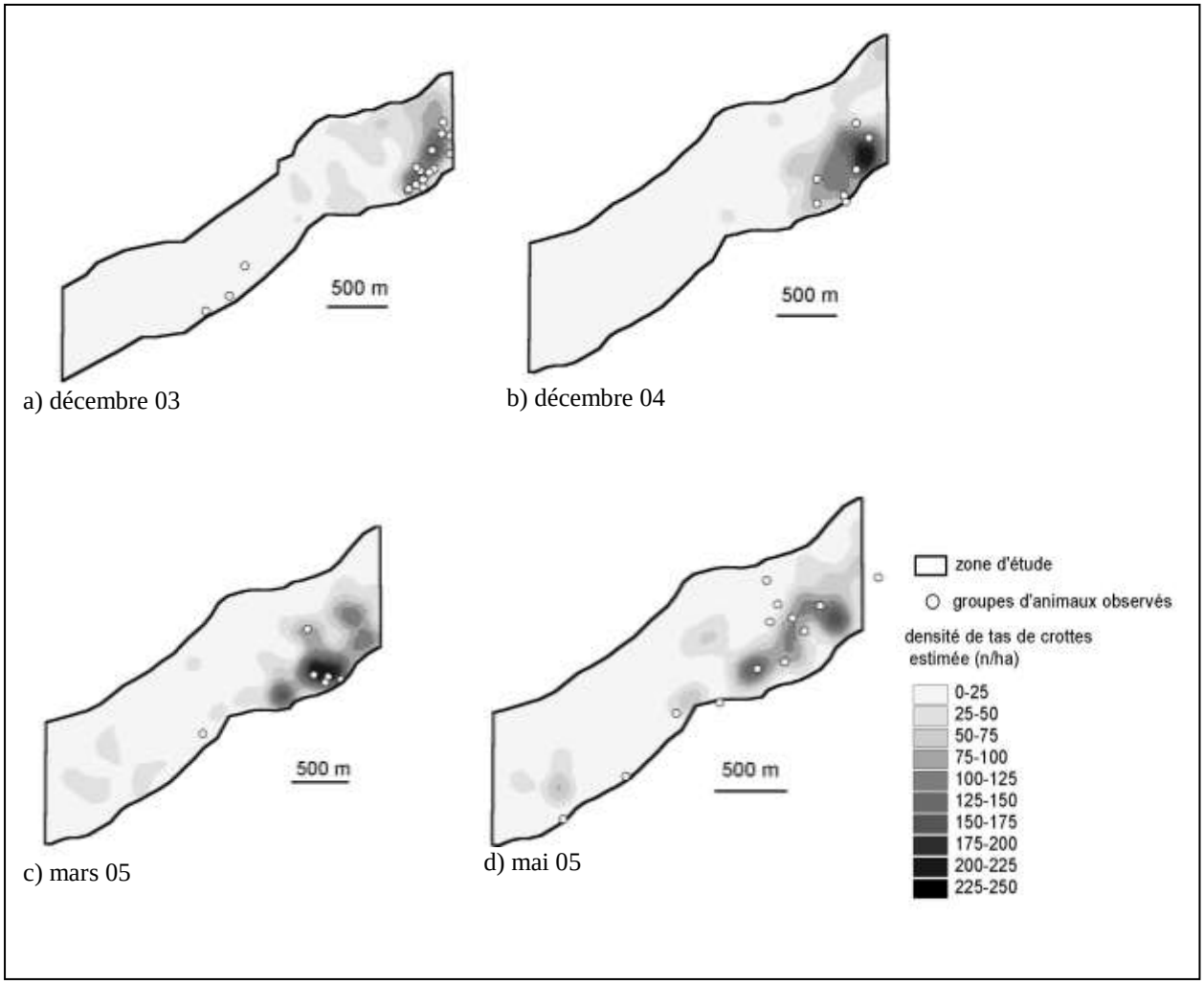


Figure 25 : Distribution des animaux et des tas de fèces chez le cobe de Buffon.

a) décembre 03, b) décembre 04, c) mars 05, d) mai 05.

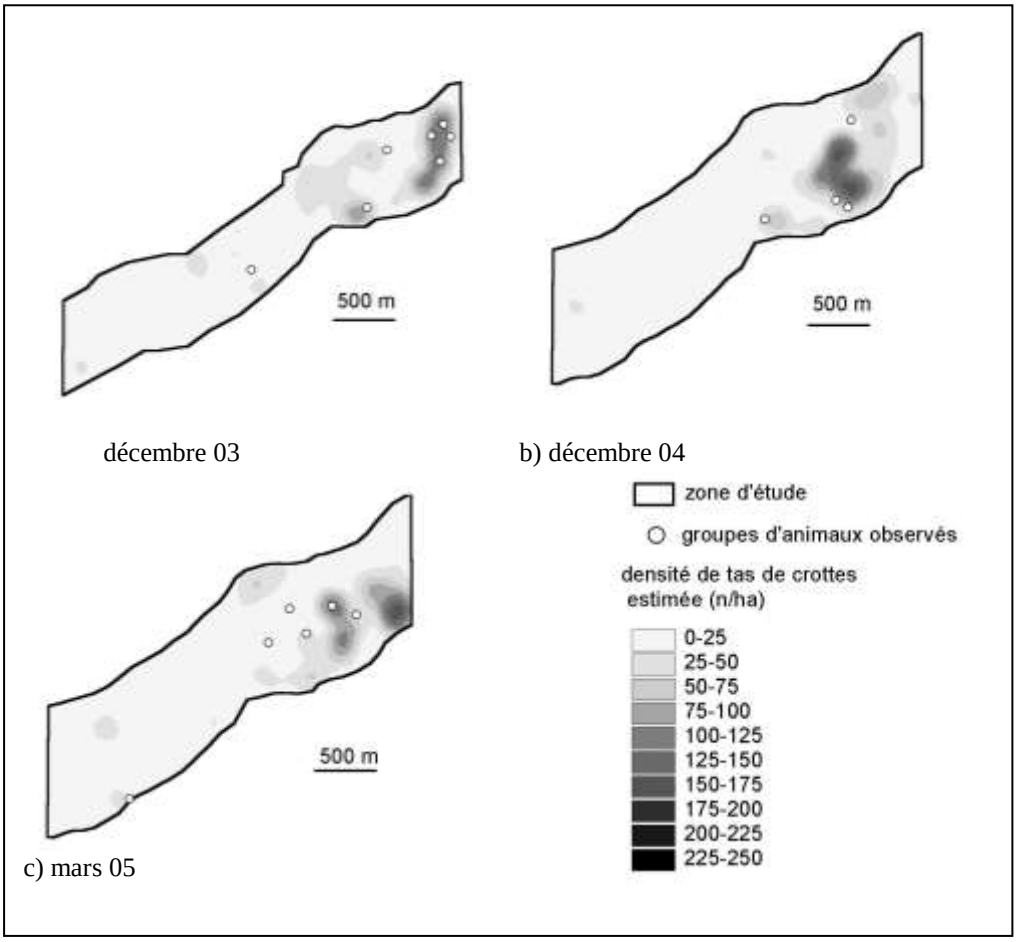


Figure 26 : Distribution des animaux et des tas de fèces chez le cobe Defassa.

a) décembre 03, b) décembre 04, c) mars 05.

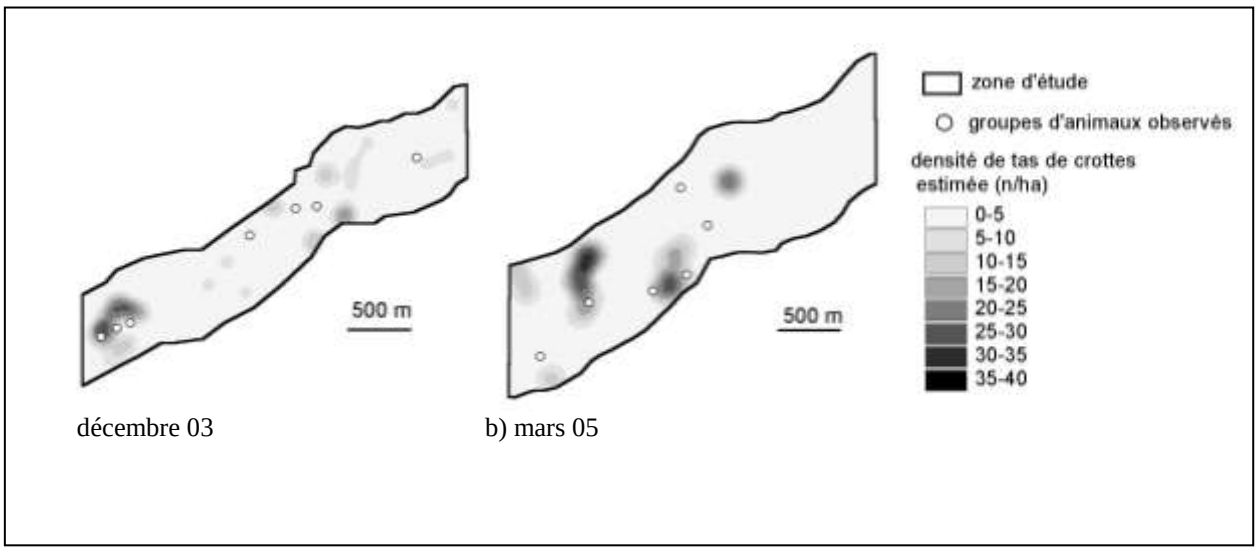


Figure 27 : Distribution des animaux et des tas de fèces chez le guib harnaché.

a) décembre 03, b) mars 05.

Chez le guib (Figure 27)., les individus ont également été observés assez près des zones où étaient déposées les crottes mais c'est moins évident que pour les cobes (Figures 25 et 26). C'est également le cas chez la gazelle et l'hippotrague rouan pour lesquels on n'a cependant que quatre points d'observation. Chez ces espèces, les observations directes paraissent moins agrégées dans l'espace et les tas de fèces étaient plus uniformément répartis dans la zone d'étude (Figure 28).

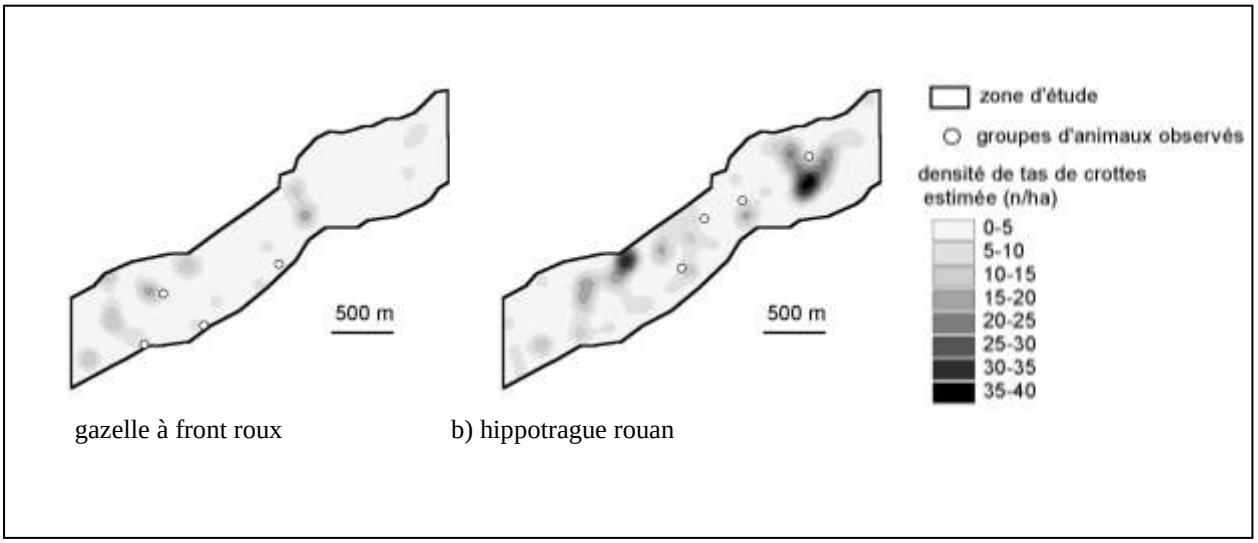


Figure 28 : Distribution des animaux et des tas de fèces a) chez la gazelle à front roux, décembre 03, b) chez l'hippotrague rouan, décembre 03

Discussion

Bien que l'échantillon d'observations directes soit minime, il apparaît que la distribution des tas de fèces reflète globalement les zones de concentration des animaux en particulier chez les cobes de Buffon et les cobes Defassa. Chez les autres espèces observées, les densités de tas de fèces et les densités apparentes en individus sont plus faibles. Néanmoins, les animaux ont également été observés à moins de quelques centaines de mètres des endroits de plus grande concentration de tas de fèces.

Il faut cependant noter que les tas de fèces de gazelle à front roux ont été majoritairement trouvés sur des latrines, c'est à dire des zones d'un à quelques mètres carrés où s'empilent les tas de crottes. Parmi les tas de fèces d'ourébi, l'un d'eux était également déposé sur une latrine. Selon (Delvingt & Lobão Tello 2005), le mâle ourébi partage un territoire de 30 à 100 ha avec une ou deux femelles. Il patrouille en bordure de son territoire et défèque et urine à intervalles

réguliers. Ces observations suggèrent que pour ces deux espèces, gazelle à front roux et ourébi, la distribution des fèces n'est sans doute pas représentative de l'ensemble des espaces et milieux visités par les individus. Une récente étude sur le céphalophe de Grimm au Zimbabwe (Lunt et al. 2006) a montré que plus de 50% des tas de fèces trouvés ont été déposés sur de mêmes sites de 12 m² en moyenne. Pour cette espèce également, on peut donc se demander si la localisation de ces sites est représentative de l'ensemble des milieux utilisés par les animaux. Les tas de fèces des guibs harnachés ont été principalement trouvés sous couvert dense, sur des sentes empruntées par les animaux. On peut penser que les guibs défèquent particulièrement au cours de leurs déplacements, effectués notamment pour se nourrir sur des ressources distribuées de façon discrète dans l'espace. Selon les études de Wronski et al. (2006) en Ouganda, les guibs déposent leurs fèces dans des sites de défécation localisés. Ils s'alimentent plus particulièrement dans ces sites. Dans ce cas, la distribution de leurs tas de fèces seraient donc des indicateurs intéressant des habitats utilisés pour se nourrir.

Pour l'hippotrague, il est plus difficile de conclure sur la représentativité de l'utilisation de l'espace des populations à partir des tas de fèces à l'échelle de cette étude. L'hippotrague est en effet connu pour être une espèce très mobile et dont le domaine vital s'étend sur plusieurs kilomètres, atteignant parfois plus de 100 km² (Estes 1997). On peut penser que les tas de fèces d'hippotrague observés sur la zone ont essentiellement été déposés par des troupeaux venant boire à la rivière Tapoa. C'est également sans doute le cas chez l'éléphant et le buffle qui sont aussi mobiles sur des étendues de plusieurs kilomètres (Estes 1997). Il est donc difficile de conclure ici sur la valeur indicatrice des tas de fèces sur l'utilisation générale de l'espace par ces espèces étant donné que la zone d'étude est certainement plus petite que la taille du domaine vital de ces espèces.

Les cobes Defassa et cobes de Buffon sont en revanche connus pour avoir des domaines vitaux plus restreints, de quelques ha à 400 ha (Estes 1997, Fischer & Linsenmair 2001, Delvingt & Lobão Tello 2005), et limiter leurs déplacements à des mouvements locaux, sauf dans quelques cas de migrations inter-saisonnières observés en Afrique de l'Est. Il semble qu'à l'échelle de quelques kilomètres autour du campement de la Tapoa, au nord du PRW, les cobes de Buffon se maintiennent essentiellement à moins de 1.5 km du campement tel que le montre la concentration des observations directes à l'est de la zone d'étude. La distribution des tas de crottes semble bien indiquer le domaine utilisé par cette espèce.

Afin de préciser comment se distribuaient les tas de fèces au sein de ce domaine, il est apparu intéressant de conduire une analyse sur cette étendue plus restreinte et avec une résolution

plus fine. La plus faible étendue spatiale a permis d'y concentrer l'effort d'échantillonnage et d'acquérir des informations sur l'activité journalière des animaux.

4.3. Relation entre densité de tas de fèces et activité des animaux, recherches chez le Cobe de Buffon

Introduction

D'après des observations occasionnelles, il est apparu que les troupeaux de cobe de Buffon résidaient dans de mêmes petites zones étendues sur quelques dizaines de mètres, à des moments précis de la journée, sur l'espace longeant la piste longue d'1 km, reliant le campement au barrage de la Tapoa. Il paraissait donc possible d'observer des variations spatiales d'intensité d'utilisation de cet espace mesuré en termes de nombre d'individus multiplié par le temps passé. J'ai cherché à tester :

1) si la distribution des tas de fèces était encore représentative de l'utilisation de l'espace par les animaux, quelles que soient leurs activités, à cette échelle spatiale plus fine,

et 2) si la densité locale des tas de fèces était liée à certaines activités des animaux.

Matériels et méthodes

Dispositif de terrain (dispositif 2)

Du fait d'un important trafic sur la piste menant du campement de la Tapoa au barrage (enfants allant chercher de l'eau en vélo à la pompe du barrage, véhicules des touristes rentrant et sortant du parc, déplacements des agents techniques, etc.) relativement au reste du PRW, les cobes de Buffon semblent habitués aux activités anthropiques dans cette zone. J'ai tenté de suivre un groupe ou un individu particulier dans ses déplacements pour voir si les défécations étaient liées à certaines de ses activités. Cependant, dès que je quittais l'axe de la piste, cela entraînait systématiquement une alerte et souvent une fuite des animaux, y compris ceux éloignés de plus de 100 m. Néanmoins, en demeurant sur la piste, je pouvais approcher des animaux à quelques mètres sans occasionner leur fuite. J'ai donc modifié l'approche en suivant non pas un individu ou un groupe donné, mais l'ensemble des animaux visitant une bande de 150 m de part et d'autre de la piste, sur laquelle ils étaient supposés tous détectés et peu dérangés dans leurs activités. Ce suivi plus "populationnel" a consisté à enregistrer la

position géographique, la taille et la composition des groupes et l'activité des cobes de Buffon à partir de transects routiers effectués sur la piste toutes les 30 minutes en moyenne, durant 12 heures par jour, de l'aube au crépuscule, pendant cinq jours consécutifs (Figure 29). L'angle et la distance des animaux à la position où ils ont été initialement observés, ont été mesurés à l'aide d'une boussole et d'un télémètre afin de calculer les coordonnées géographiques de cette position grâce aux coordonnées GPS du point de mesure sur la piste. Les activités ont été classées en quatre catégories: pâturage, repos/rumination, déplacement (y compris deux cas où les animaux cherchaient à s'accoupler), léchage de saline. Le suivi des cobes de Buffon a été effectué en vélo lors d'une première série en février 2005 et en moto, à défaut de vélo, lors d'une deuxième série en avril 2005. Une troisième série a été engagée en juin mais des travaux près du campement en début de transect ainsi que la présence active de lions dans la zone a fait fuir les animaux à cette période.

La veille et le lendemain de chaque période de suivi, i.e. avant et après les 5 jours de suivi, la position des tas de fèces de cobe de Buffon sur la zone a été mesurée par GPS sur des transects parcourus à pied de 300 m de long, perpendiculaires à l'axe de la piste et espacés de 60 m. Tous les tas de crottes considérés comme frais à récents (classes c1, c1.5, c2 ; cf. article précédent sur la datation des tas de fèces) présents sur une bande de 2 m de large centrée sur chaque transect ont été comptabilisés.

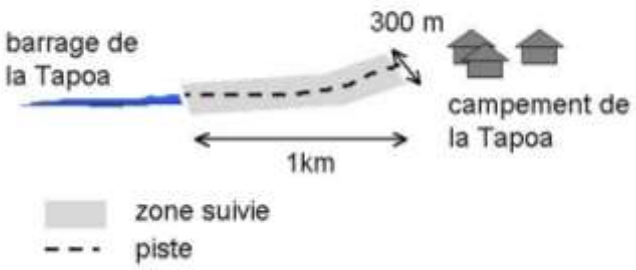


Figure 29 : Zone d'étude du dispositif 2.

Analyses

Distribution des tas de fèces et utilisation de l'espace par les animaux

Les relations spatiales entre les positions géographiques des tas de crottes comptabilisés à l'issue du suivi direct et celles des groupes d'animaux observés ont été étudiées à l'aide de la fonction bivariée L_{12} (Lotwick & Silverman 1982, Diggle 1983) dérivée de la fonction K de Ripley (Ripley 1976). Ces fonctions sont en effet adaptées pour mettre en évidence des

agrégations ou ségrégations spatiales entre deux types de points et donner les échelles spatiales de ces relations, sur une surface donnée. La fonction L_{12} est en fait une forme linéarisée de la fonction K_{12} qui mesure le nombre moyen de points de type 2 situés à une distance r d'un point de type 1 pris au hasard, divisé par la densité totale de points de type 2. Elles se définissent par :

$\hat{L}_{12}(r) = \sqrt{\hat{K}_{12}(r)/\pi} - r$, avec

et λ_2 : le nombre moyen de points du type 2 par unité de surface, N_1 : le nombre de points de type 1 et $k_{ij} = 1$ si la distance entre un point i de type 1 et un point j de type 2 est inférieure à r et 0 sinon. Les valeurs positives de la fonction L_{12} indiquent une agrégation alors que les valeurs négatives indiquent une séparation. Les calculs ont été effectués en utilisant la fonction *k12hat* du module *Adehabitat* du logiciel *R*.

Certains tas de fèces enregistrés à l'issue du suivi ont pu être déposés avant le suivi direct. En effet, en se dirigeant au GPS, il n'a pas été possible de garantir que les transects pour compter les crottes après le suivi étaient les mêmes qu'avant le suivi. Dans l'éventualité où les animaux n'utiliseraient pas les mêmes zones au sein de l'aire d'étude sur plusieurs semaines, il était donc nécessaire d'estimer la distribution des tas de fèces déposés durant la période du suivi direct pour la comparer à celle des animaux observés. Les densités de tas de fèces avant et après le suivi direct, ainsi que la densité apparente en individus ont été estimées sur les pixels d'une grille virtuelle de 5 m de résolution, en utilisant l'extension *Spatial Analyst* du logiciel *Arcview 3.2* et la méthode du Kernel (Worton 1989), en comptabilisant les points voisins situés dans un rayon de 100 m. La densité de tas de fèces calculée a été corrigée pour prendre en compte le fait que seuls 3.3 % de la surface de la zone étaient réellement échantillonnés. Afin d'estimer les variations spatiales du gain de tas de fèces, une carte de densité différentielle a été calculée en soustrayant pour chaque pixel la densité précédent le suivi de celle de fin de suivi. La carte de densité apparente des individus de cobe de Buffon a également été corrigée en divisant la densité par 5 pour se ramener à une densité moyenne journalière.

Relation entre densité locale de tas de fèces et activités des animaux

Pour l'ensemble de la population de cobes fréquentant la zone d'étude durant le suivi, la part moyenne de temps occupé par chaque type d'activité a été calculée à partir de la moyenne du pourcentage d'animaux observés dans chaque activité sur chaque transect.

Afin d'étudier si la quantité de fèces déposées était liée à certaines activités plutôt qu'à d'autres, j'ai calculé, pour chaque pixel d'une nouvelle grille virtuelle, un indice d'intensité de l'activité égal au nombre total d'animaux exerçant cette activité. L'analyse a été limitée au suivi de février offrant davantage de données. Une résolution de 100 m a été choisie de telle façon qu'il n'y ait pas trop de pixels vides en termes d'observations de fèces et d'animaux, mais aussi suffisamment de pixels pour pouvoir mesurer une variation des densités de tas de fèces et d'animaux sur la zone. La zone a été tronquée dans sa partie Est afin de se focaliser sur la zone où les animaux avaient été observés pendant la journée. La densité estimée de nouveaux tas de fèces a été ré-échantillonnée dans cette grille à l'aide de la fonction *lowres* du module *Adehabitat* (Calenge 2006) du logiciel *R.*.

Les variations de la densité de tas de fèces sur les pixels ont été étudiées dans l'espace multivarié des indices de chaque activité. L'activité "léchage de saline" n'a pas été considérée dans l'analyse étant donné les faibles nombres d'individus observés dans cette activité et de pixels utilisés. A l'aide d'une AFD (Analyse Factorielle Discriminante) réalisée avec la fonction *discrimin*, j'ai recherché les activités permettant de distinguer trois niveaux de densité de tas de fèces. Seuls les pixels contenant à la fois des observations directes et des tas de fèces ont été pris en compte.

Résultats

Utilisation de l'espace par les animaux et distribution des tas de fèces

La distribution des tas de fèces échantillonnés en février à l'issue du suivi en vélo et celle des animaux observés durant ce suivi paraissent significativement agrégées (Figure 30). En avril, l'agrégation paraît également marquée (L12 > 0) bien que non significative. En février les nouveaux tas de fèces déposés durant le suivi semblent, d'après l'échantillonnage, se concentrer principalement sur cinq zones d'une centaine de mètres d'étendue (Figure 31 a). Les zones 2, 3 et 4 forment un ensemble coïncidant avec la zone la plus utilisée par les animaux observés (Figure 31 b) mais les zones 1 et 5 ont été aussi occupées par les animaux pendant le suivi.

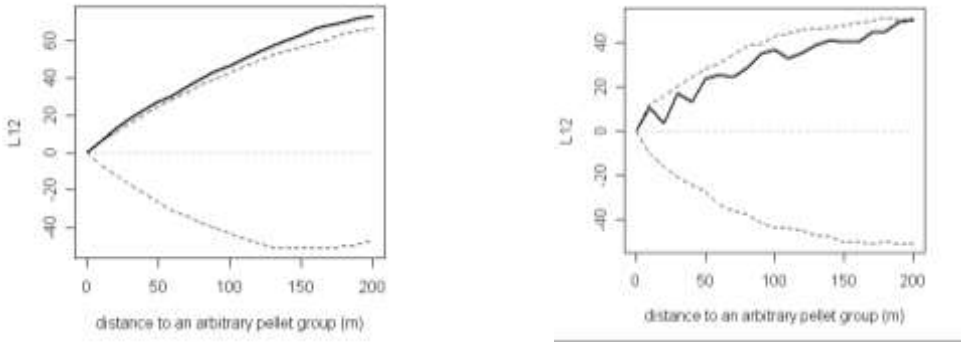


Figure 30 : Etude des relations spatiales entre les groupes de cobes de Buffon et les tas de fèces récents observés entre le barrage et le campement de la Tapoa à l'aide de la fonction bivariée L12.

a) suivi de février 05, b) suivi d'avril 05. Les lignes en pointillés noirs représentent les courbes enveloppantes au-delà desquelles l'hypothèse d'indépendance entre les distributions, représentée par la valeur 0 (pointillé gris), est rejetée. Les valeurs positives de la fonction L_{12} indiquent une agrégation alors que les valeurs négatives indiquent une séparation.

On peut toutefois noter que sur les zones 2-3-4, très peu de tas de fèces ont été déposés à proximité immédiate de l'axe de la piste bien que les animaux s'y soient trouvés. De plus, très peu d'animaux ont été observés durant le suivi journalier sur la zone 6 près de l'entrée du campement à l'est, bien que beaucoup de crottes fraîches y aient été relevées le jour suivant le suivi.

Moins d'animaux ont été observés en avril mais ils se distribuaient principalement sur les mêmes zones qu'en février, à l'extrémité ouest et au centre de l'aire d'étude (Figure 32 b). C'est sur ces zones qu'ont été trouvées les nouvelles crottes ainsi que près du campement à l'est (Figure 32 a) où, en revanche, comme en février, très peu d'animaux ont été observés. On retrouve que les tas de crottes sont déposés à l'écart de l'axe de la piste. Sur cette dernière période d'étude, les animaux eux-mêmes ont été moins observés près de la piste.

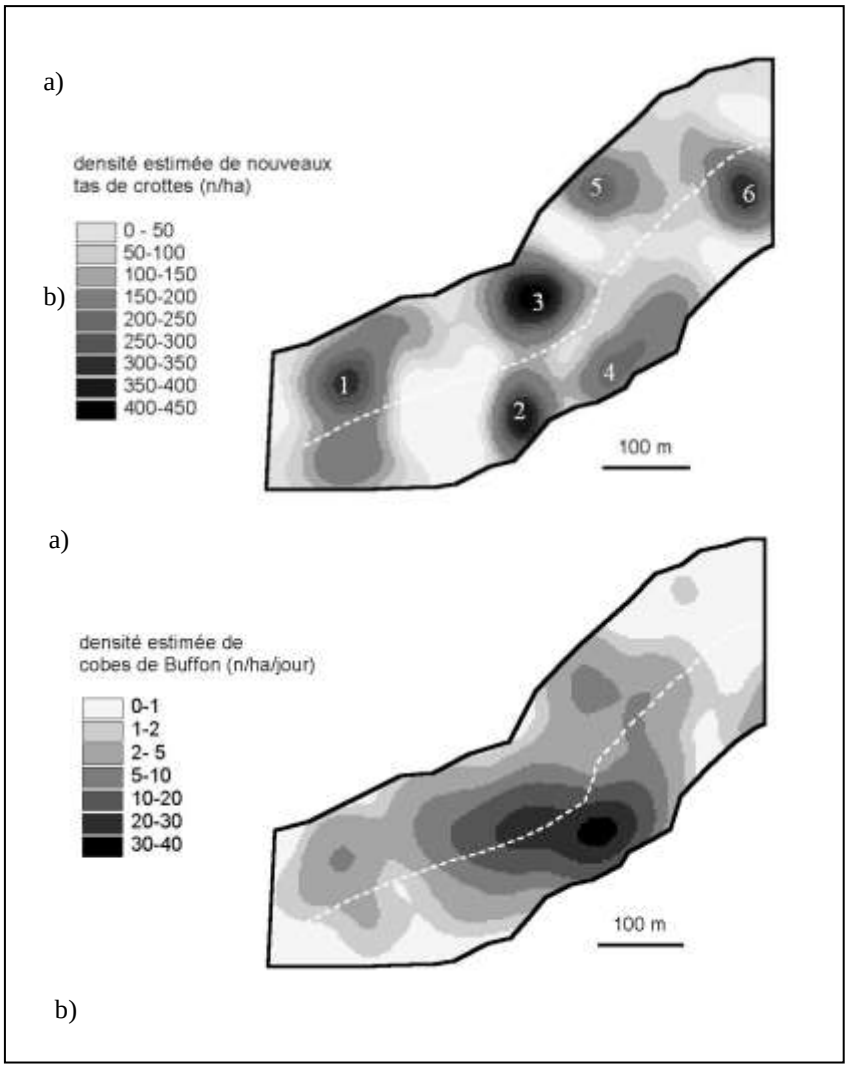


Figure 31 : Distribution spatiale des tas de fèces (a) et des animaux observés (b) durant le suivi de février 05 entre le barrage et le campement de la Tapoa.

Les pointillés blancs indiquent le tracé de la piste depuis laquelle les animaux étaient observés. Nombre de tas de fèces échantillonnés avant suivi direct =143, après suivi direct = 138, nombre de contacts directs (groupes ou individus seuls) =240.

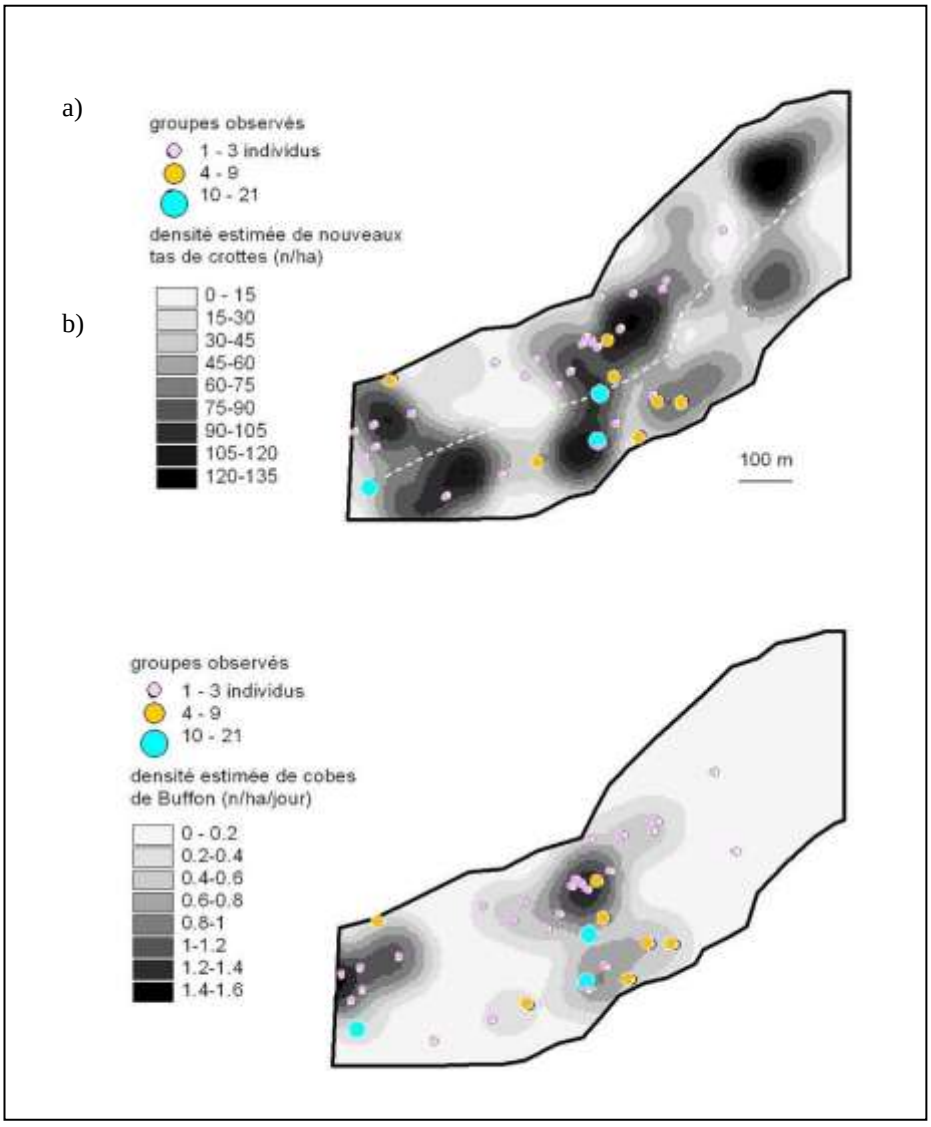


Figure 32 : Distribution spatiale des tas de fèces (a) et des animaux observés (b) durant le suivi d'avril 05 entre le barrage et le campement de la Tapoa.

Nombre de tas de fèces échantillonnés avant suivi direct =91, après suivi direct = 86, nombre de contacts directs (groupes ou individus seuls) =240.

Recherche de relation entre densité apparente de fèces et activité des animaux

Sur la période de suivi journalier de février, les animaux ont passé environ 60 % du temps sur la zone à s'alimenter et le reste principalement à se déplacer ou à ruminer à l'ombre (Tableau 23).

Tableau 23 : Temps moyen passé par les cobes de Buffon dans les principales activités observées au cours du suivi de février.

actvité	repos/ rumination	pâturage	léchage saline	déplacement	debout immobile
moyenne	16%	59%	1%	16%	9%
écart type	26%	33%	5%	24%	18%
total observé	43	145	3	34	24

L'analyse discriminante renvoie un axe principal (Figure 33 c) permettant essentiellement de distinguer les pixels avec de fortes densités de tas de fèces de ceux avec une densité faible ou moyenne (Figure 33 b). Cet axe est principalement lié à l'intensité d'utilisation pour le repos ou la rumination (Figure 33 a). Les tas de fèces semblent donc être plutôt trouvés dans les zones où les animaux se sont couchés pour ruminer et/ou se reposer (Figures 34 et 35). Toutefois, il faut noter que la séparation entre les groupes de densité de tas de fèces est peu marquée (Figure 33 b).

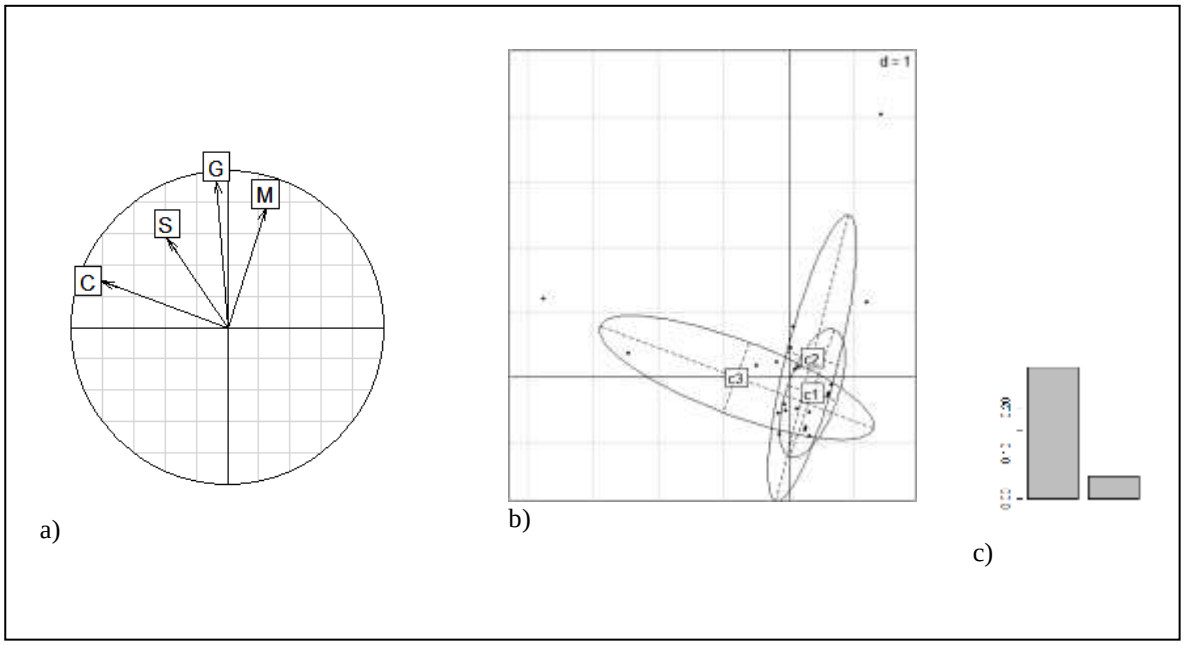


Figure 33 : Résultats de l'analyse discriminante des classes de densité de tas de fèces calculé sur des pixels de 100 m de résolution dans l'espace multivarié des indices de chaque activité.

a) Cercle des corrélations entre les axes de l'analyses et les variables d'origine. C : animaux couchés en repos/rumination, S : debout immobiles, G : pâturant, M : en déplacement. L'axe horizontal est le premier axe et l'axe vertical le second axe. b) Distribution des pixels dans le plan factoriel. c1 : < 200 tas de fèces/ha, c2 : 200-500 tas/ha, c3 : > 500 tas/ha. L'axe horizontal est le premier axe et l'axe vertical le second axe. c) Diagramme des valeurs propres.

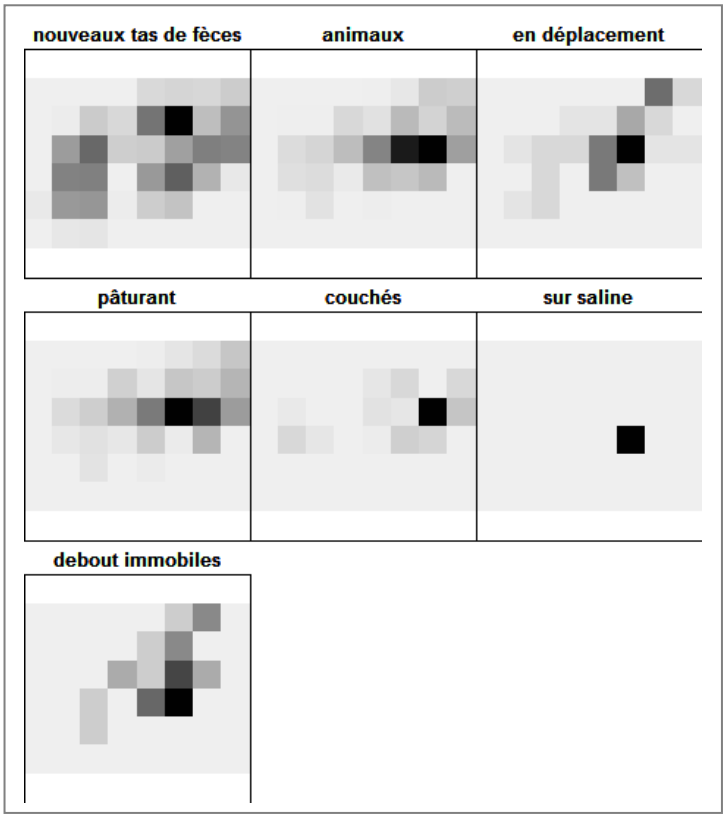


Figure 34 : Cartes de densité des tas de fèces et d'animaux observés dans leurs différentes activités en février, sur une grille virtuelle de 100 m de résolution recouvrant la zone d'étude. *Les pixels les plus sombres indiquent des densités plus élevées.*

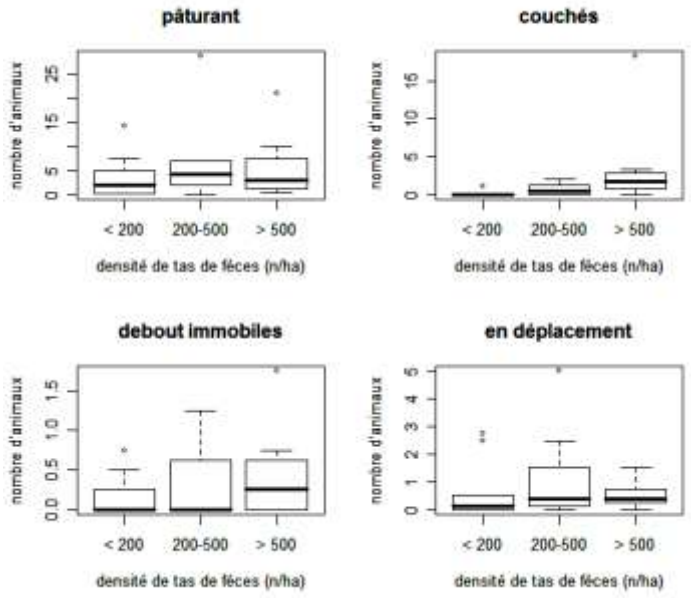


Figure 35 : Relation entre intensité d'activité et densité de tas de fèces en février (sur une grille de 100 m de résolution).*L'intensité d'activité est mesurée par le nombre total d'animaux observé dans l'activité pendant le suivi de 5 jours.*

Discussion

Les animaux n'ont été suivis que durant la phase diurne. Néanmoins, il apparaît que la distribution spatiale des tas de fèces reflète globalement celle des animaux observés durant le jour, dans la partie ouest et centrale de la zone étudiée.

Néanmoins, il est apparu difficile d'associer le niveau de densité de fèces à une activité précise des animaux. Ceci est peut-être dû au manque d'information sur les activités des cobes aux moments où ils n'ont pas été observés, en particulier la nuit, ou à l'imprécision sur l'estimation de la densité de tas de fèces. Il se pourrait également que les animaux ne défèquent pas significativement davantage lorsqu'ils exercent une activité plutôt qu'une autre ou que les différentes activités sont effectuées plus ou moins dans les mêmes zones. Ceci expliquerait que la niche spatiale indiquée par les fèces est assez représentative de celle indiquée par les observations directes.

En revanche, les tas de fèces frais observés près du campement de la Tapoa, à l'est de la zone d'étude, ont été déposés en dehors des heures de suivi, c'est-à-dire durant la nuit. Il a par ailleurs été observé occasionnellement la nuit que les cobes de Buffon se concentraient en un troupeau dense à l'entrée du campement. Ceci semble confirmer l'hypothèse que les cobes stationnent la nuit près du campement pour profiter de la sécurité vis-à-vis des prédateurs. Ils s'éloignent certainement au lever du jour, dérangés par la reprise des activités humaines dans le campement.

Il apparaît finalement que la niche spatiale utilisée telle qu'indiquée par la distribution des tas de crottes comprend celle des animaux observés le jour. Autrement dit, les crottes ne semblent pas être déposées particulièrement sur des zones plus restreintes que le domaine utilisé par les animaux, si ce n'est à proximité de la piste. Le fait que les crottes soient trouvées à plus de quelques mètres de l'axe de la piste suggère que les animaux défèquent dans les lieux où ils se sentent relativement en sécurité. Bien que l'analyse discriminante ne renvoie pas de résultat marqué, les variations spatiales de densité de tas de fèces semblent toutefois suivre les variations d'occupation de l'espace par les cobes pour ruminer et/ou se reposer. A partir de ces différents résultats, on peut penser que les cobes défèquent particulièrement dans les zones où ils se sentent en sécurité et où ils se concentrent pour se reposer ou ruminer. Ces zones semblent varier selon qu'il fait jour ou nuit.

4.4. Distribution des fèces dans l'espace écologique : un indicateur de la niche des animaux ?

Introduction

L'ensemble des dispositifs d'étude du cobe de Buffon autour du campement de la Tapoa a également permis de collecter des informations sur les milieux occupés par les tas de fèces et les individus de cette espèce dans leurs différentes activités. Il s'agissait de vérifier, de façon exploratoire sur quelques variables environnementales, si l'information apportée par les fèces était la même que celle apportée par les observations directes concernant l'utilisation et la sélection de l'habitat. Aux deux échelles spatiales utilisées, c'est plutôt une sélection de 3ème ordre selon Johnson (1980) qui a été caractérisée, c'est-à-dire la sélection de sites utilisés par les individus au sein de leur domaine vital.

Matériels et méthodes

Dispositif de terrain et données collectées

Les résultats présentés dans cette section sont issus de l'analyse des données collectées sur les deux dispositifs (1 et 2) présentés dans les deux sections précédentes. Les données géoréférencées collectées à propos des animaux et des tas de fèces observés sont les mêmes.

Lors des comptages pédestres effectués sur les transects du dispositif 1, le niveau de fermeture du milieu par la végétation ligneuse dans un rayon de 50 m a été apprécié visuellement en chaque point d'observation (tas de fèces ou animaux) et régulièrement tous les 100 m. L'échelle qualitative comportait 7 niveaux (1, 1.5, 2, 2.5, 3, 3.5, 4), depuis un milieu très ouvert (niveau 1), sans arbres ni arbustes à un milieu très dense (niveau 4), composé de fourrés et arbustes serrés. Ceci a permis de donner une caractérisation de la densité du milieu sur l'ensemble de la zone couverte. D'autres caractéristiques, variant au cours des saisons, telles que les niveaux de repousses ont également été notées mais n'ont pas pu être exploitées pour la problématique de cette section. En effet, le nombre d'observations directes à chaque saison était trop faible pour mener une analyse par saison.

La zone d'étude étant couverte par la carte de végétation du CIRAD, il a également été possible de caractériser les formations végétales utilisées par les cobes de Buffon, hors zones non renseignées (zones brûlées) (Figure 36).

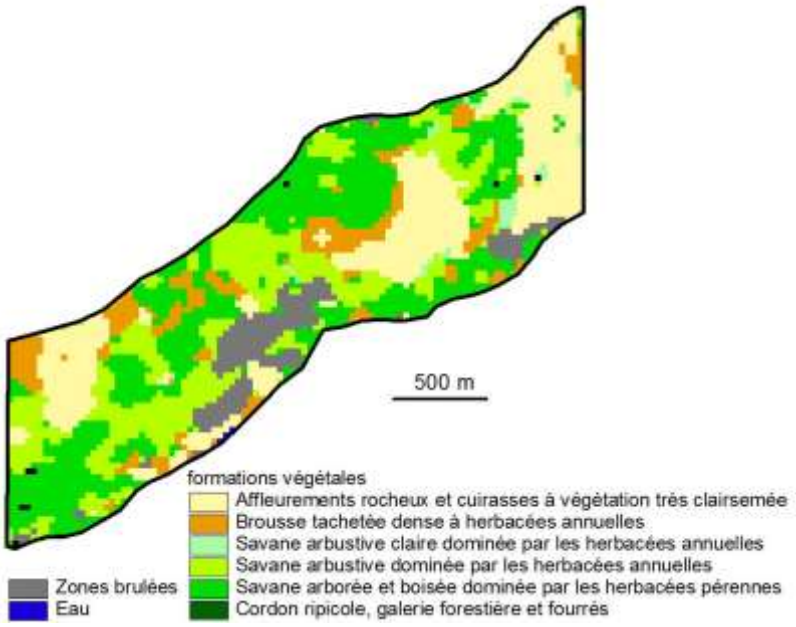


Figure 36 : Formations végétales sur la zone d'étude (dispositif 1) (d'après carte CIRAD, résolution 30 m).

Sur la petite bande de 30 ha entre le barrage et le campement de la Tapoa (dispositif 2) et tous les 50 m sur les transects, j'ai évalué visuellement dans un rayon de 25 m autour des tas de fèces, si le milieu était brûlé ou pas par les feux d'aménagement de début de saison sèche, et noté enfin le niveau de repousse herbeuse et le niveau de recouvrement des différentes strates de végétation, selon 6 modalités semi-quantitatives.

Analyses

L'objectif de ces analyses était de comparer la sélection indiquée par les fèces avec celle indiquée par les observations directes.

Dispositif 1

Etant donné que peu de cobes ont été observés lors de chaque suivi sur le dispositif 1, les données de suivi de décembre 2004, de mars et mai 2005 ont été regroupées de façon à donner une idée de la sélection moyenne sur l'ensemble de la saison sèche. Le niveau d'utilisation du milieu a été mesuré à la fois par le nombre total de groupes d'individus et par le nombre de tas de fèces dans chaque niveau ou catégorie des variables étudiées. Pour la variable *densité du milieu*, la disponibilité sur la zone a été mesurée par le nombre de sites de relevés systématiques de chaque niveau de cette variable (fermeture du milieu par la

végétation). Pour la variable *type de formation végétale*, la disponibilité a été calculée sous SIG, avec Arcview 3.2, comme le nombre total de pixels de la zone dans chaque catégorie de végétation. La sélection a finalement été mesurée avec l'indice de sélection de Manly adapté pour les variables qualitatives ou semi-quantitatives (Calenge 2006). Cet indice est calculé comme le rapport de la quantité de ressource utilisée sur la quantité de ressource disponible, à l'aide de la fonction *widesI* du module *Adehabitat* du logiciel *R*.

Dispositif 2

Les données récoltées sur le dispositif 2 en février ont permis d'établir une cartographie de la zone suivie pour les différentes variables semi-quantitatives de l'habitat mesurées, sur une grille virtuelle de 50 m de résolution (Figure 37).

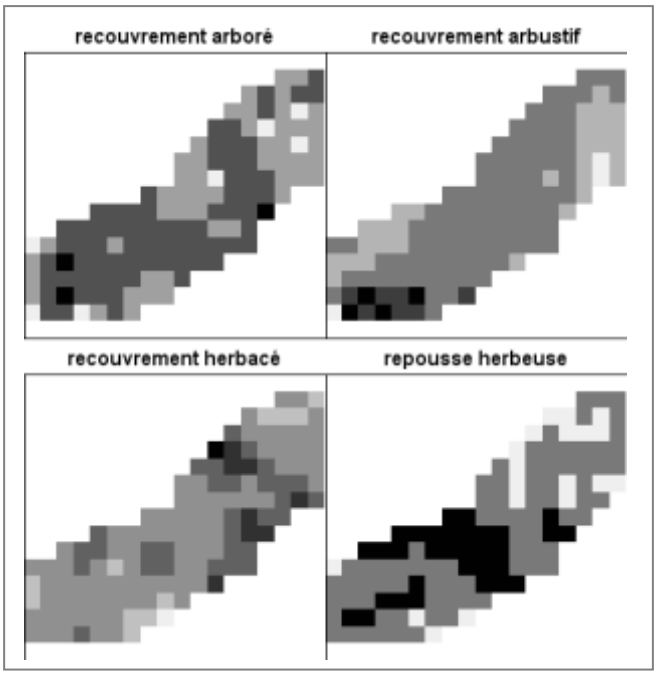


Figure 37 : Cartes des différentes variables environnementales mesurées sur la zone du dispositif 2, avec une résolution 50 m. *Les pixels plus foncés indiquent des valeurs plus élevées.*

A partir des données de densité de nouveaux tas de fèces (cf. section précédente) et de la position géographique des animaux, il a été possible de caractériser le niveau d'utilisation de chaque variable. La sélection du milieu indiquée par les tas de fèces et les observations directes des animaux a été caractérisée dans chaque cas à l'aide d'une analyse multifactorielle de type ENFA *Ecological-Niche Factor Analysis* (Hausser 1995, Hirzel 2002), avec la fonction *enfa* du module *Adehabitat* (Calenge 2006) du logiciel *R*. L'ENFA permet de rechercher dans l'espace écologique les axes pour lesquels la niche est la plus étroite possible

par rapport à l'espace disponible, c'est dire pour lesquels la restriction de niche est maximisée. La variable *brûlage* n'a pas été conservée étant donnée que l'ensemble de la zone avait été brûlé.

Afin d'étudier si certaines activités des cobes étaient davantage liées à certaines caractéristiques du milieu qu'à d'autres sur la zone du dispositif 2, les sélections par les différentes catégories d'animaux définies en fonction de leur activité ont été comparées simultanément à l'aide d'une analyse O.M.I. (*Outlying Mean Index*) (Doledec et al. 2000), avec la fonction *niche* du module *Ade4* du logiciel R. L'analyse O.M.I. renvoie des combinaisons linéaires des variables environnementales qui maximisent la marginalité moyenne expliquée sur les premiers axes de l'analyse, c'est-à-dire selon lesquels l'éloignement entre ce qui est en moyenne disponible et ce qui est en moyenne utilisé par les individus est maximisé (Calenge 2006).

Résultats et discussion

Sélection à l'échelle de quelques kilomètres (dispositif 1)

Les tas de fèces et les observations directes indiquent de la même façon une plus grande utilisation par les cobes des formations végétales de types 14 et 20, c'est à dire respectivement la savane arborée et boisée dominée par les herbacées pérennes et les cuirasses à végétation très clairesemée (Figure 38). Toutefois, ces types de végétation sont parmi les plus abondants dans la zone d'étude.

Si l'on pondère par leur disponibilité en terme de surface (Figure 39), seul le type 20 apparaît significativement sélectionné d'après les tas de fèces. Les types 8 (cordon ripicole et fourrés, correspondant essentiellement sur la zone à la végétation de bord de la rivière Tapoa) et 24 (savane arbustive claire dominée par les herbacées annuelles) sont évités d'après les observations directes, mais ce n'est pas confirmé par les tas de fèces. Ce résultat est peut-être dû au faible nombre d'animaux observés et au fait que ces deux types de végétation sont très minoritaires dans la zone étudiée. En effet, cela réduit les chances d'y observer les animaux et augmente fortement le ratio de sélection pour les fèces s'y trouvant, étant donné la petitesse du dénominateur.

En revanche, le type 17 (savane arbustive dominée par les herbacées annuelles) plus abondant semble particulièrement évité d'après les tas de fèces ($p < 0.05$), même si l'écart entre ce qui

est utilisé et ce qui est disponible n'est pas statistiquement significatif. Ce n'est pas significatif d'après les observations directes mais l'écart semble néanmoins important (Figures 39 et 40).

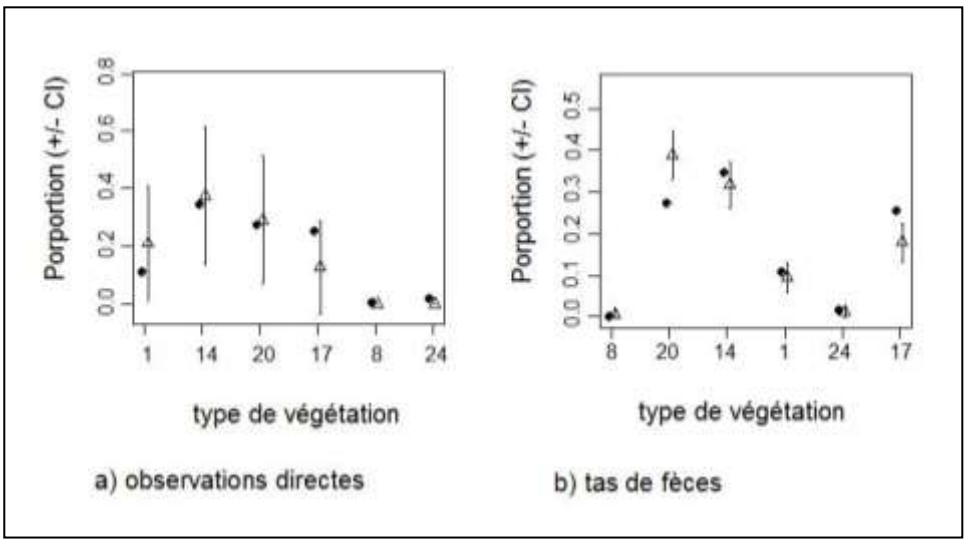


Figure 38 : Comparaison des proportions des formations végétales disponibles et utilisées par les cobes de Buffon en saison sèche, a) d'après les observations directes (groupes d'animaux) b) d'après la distribution spatiale des tas de fèces. *Les ronds noirs représentent la proportion des types de végétation disponibles (en surface) et les triangles blancs la proportion de points d'observation dans chaque type de végétation.*

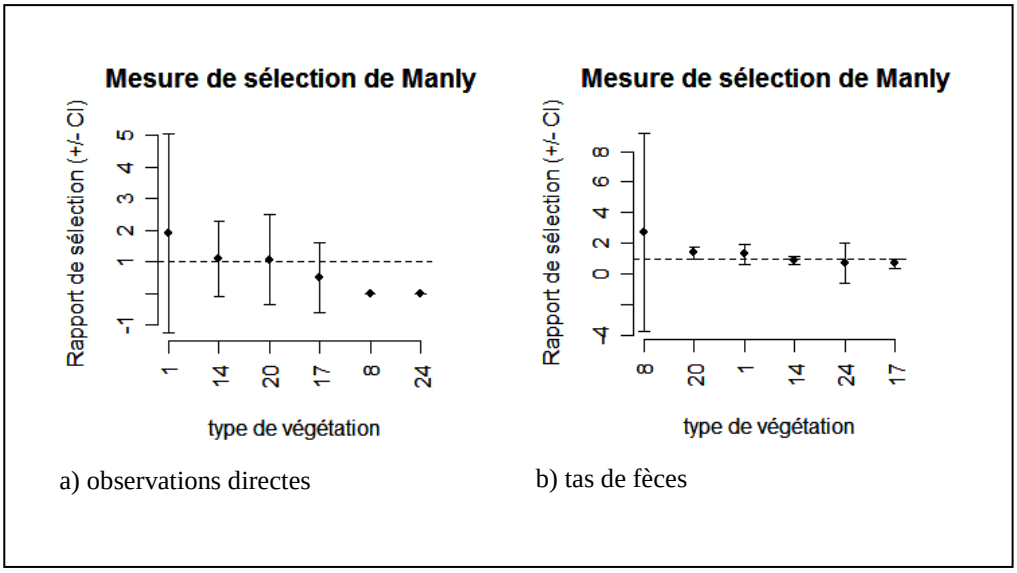
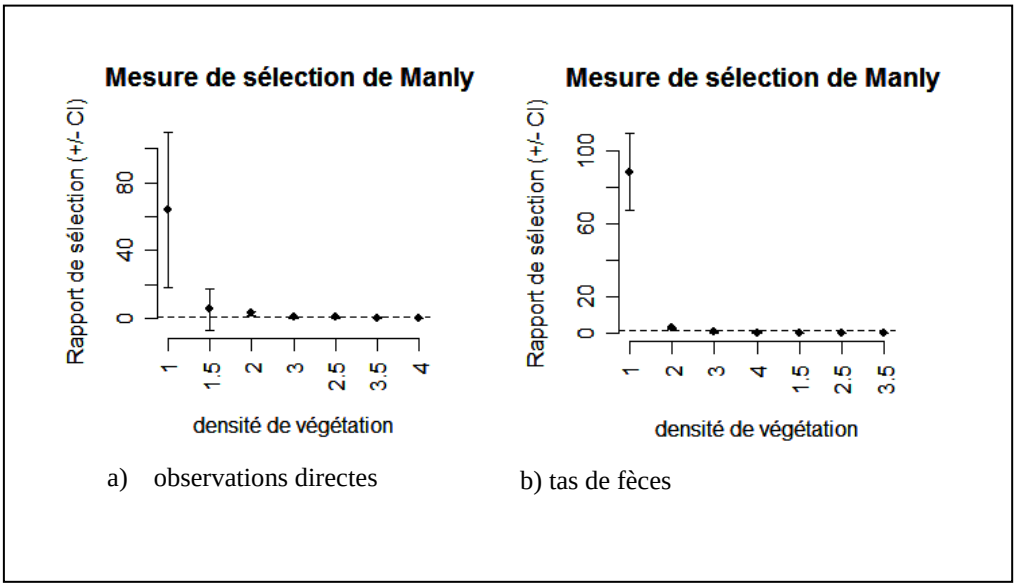


Figure 39 : Rapports de Manly mesurant la sélection des formations végétales par les cobes de Buffon en saison sèche (% utilisé / % disponible), *a) d'après les observations directes (groupes d'animaux) b) d'après la distribution spatiale des tas de fèces.*

Pour les autres formations végétales, dans aucun cas on n'observe de sélection significative. Il est finalement difficile de conclure ici à partir de cette typologie du milieu, sur les différences ou similitudes d'utilisation d'habitat indiquée par les fèces et par les observations directes. En

revanche, le niveau de fermeture du milieu semble une variable plus intéressante pour mettre en évidence la sélection du milieu. En effet, les animaux semblent évoluer et déféquer préférentiellement dans les zones très ouvertes en terme de végétation ce qui est concordant avec la préférence pour les zones à végétation clairsemée (type 20) et l'évitement des zones à végétation arbustive plus dense (Figure 40).



a) observations directes b) tas de fèces

Figure 40 : Rapports de Manly mesurant la sélection du niveau d'ouverture du milieu par les cobes de Buffon en saison sèche (% utilisé / % disponible). *a) d'après les observations directes (groupes d'animaux) b) d'après la distribution spatiale des tas de fèces. Dans les deux cas, on observe, pour le niveau de densité mesuré le plus bas, un rapport de sélection supérieur à 60.*

Sélection à l'échelle de quelques hectares (dispositif 2)

L'axe de marginalité de l'ENFA calculée à partir des localisations des tas de fèces est surtout corrélé à la repousse herbeuse et au recouvrement herbacé et arboré (Figure 41 c). Autrement dit, le nuage de points utilisés dans l'espace multifactoriel est surtout décalé par rapport à celui des points disponibles selon ces variables. Le premier axe de spécialisation retenu, qui indique la direction selon laquelle le nuage de points est le plus aplati, est surtout corrélé au recouvrement arboré. Le deuxième axe de spécialisation est davantage corrélé au recouvrement arbustif. L'ensemble des variables mesurées semblent donc jouer un rôle dans la sélection des sites où les cobes défèquent. Il apparaît que les tas de fèces sont particulièrement trouvés dans les zones de forte repousse herbeuse, relativement peu dans les zones avec peu

d'herbe, plutôt dans les zones avec un fort recouvrement arboré mais un faible recouvrement arbustif (Figure 43 a).

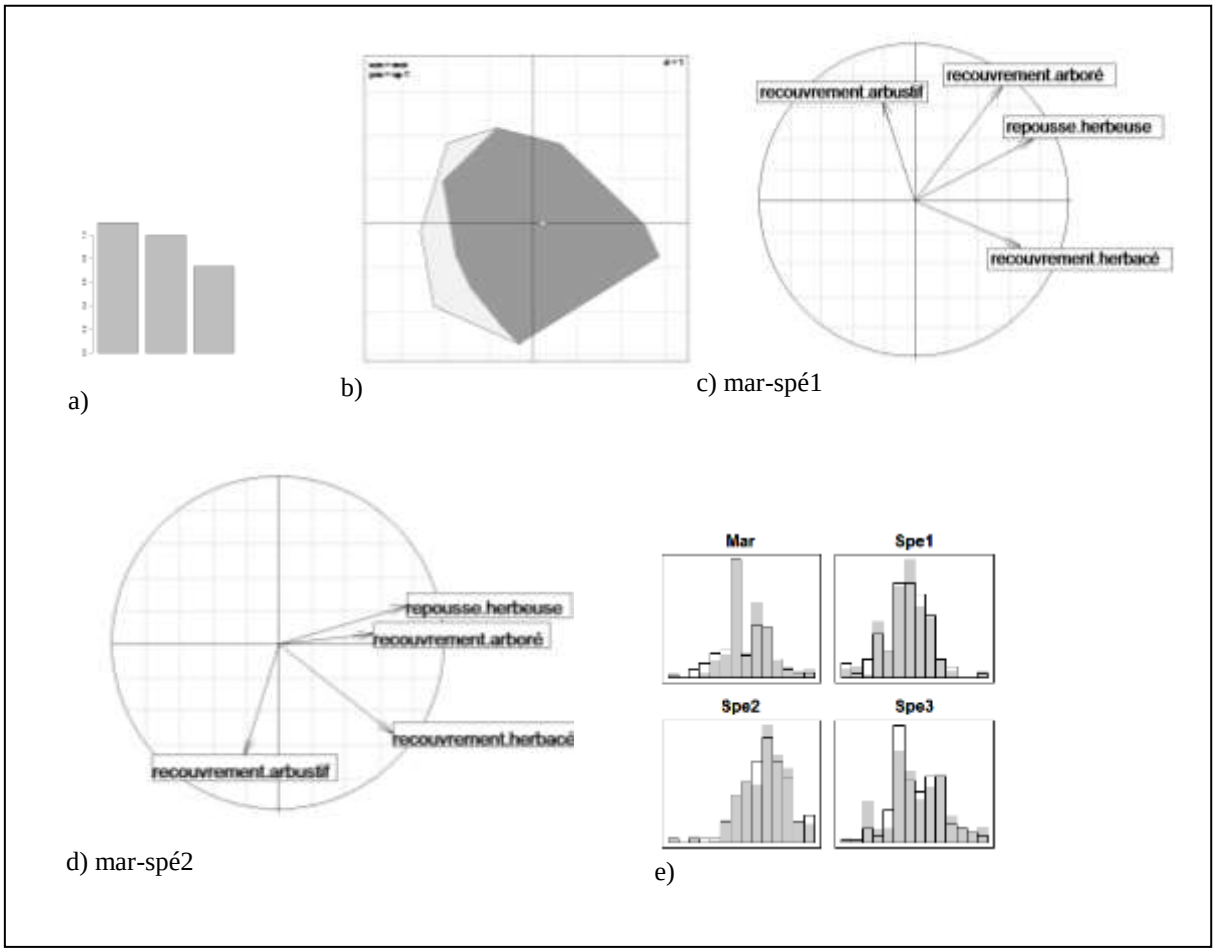


Figure 41 : Résultats de l'ENFA pour les tas de fèces. *a) Distribution des valeurs propres associées aux axes de spécialisation. Les deux premiers axes de spécialisation apparaissent suffisants pour expliquent la majeure partie de la spécialisation. b) représentation de la niche sur le premier plan de l'enfa (le polygone gris clair inclus 95 % des points disponibles et le polygone gris foncé 95 % des points utilisés); le point blanc indique la position du barycentre de l'espace utilisé. L'axe horizontal représente l'axe de marginalité et l'axe vertical le premier axe de spécialisation c, d) cercles des corrélations entre les axes de l'enfa et les variables d'origine. e) histogrammes des scores des points disponibles (transparent) et utilisés (gris) sur l'axe de marginalité et les axes de spécialisation.*

L'axe de marginalité de l'ENFA calculée à partir des localisations des **groupes de cobes** observés est également bien corrélé à la repousse herbeuse mais aussi au recouvrement arboré et dans une moindre mesure au recouvrement herbacé de la zone (Figure 42 d). L'axe de spécialisation retenu est surtout lié au recouvrement arbustif. Les groupes de cobes observés semblent sélectionner particulièrement les zones avec une forte repousse herbeuse, éviter les

zones sans arbres pour se concentrer sur les zones avec des recouvrements arborés et arbustifs moyens, également éviter les zones fortement couvertes par les arbustes (Figure 43 b). On peut noter que l'analyse effectuée en prenant comme unité d'échantillonnage non pas les groupes de cobes mais les individus renvoie les mêmes résultats.

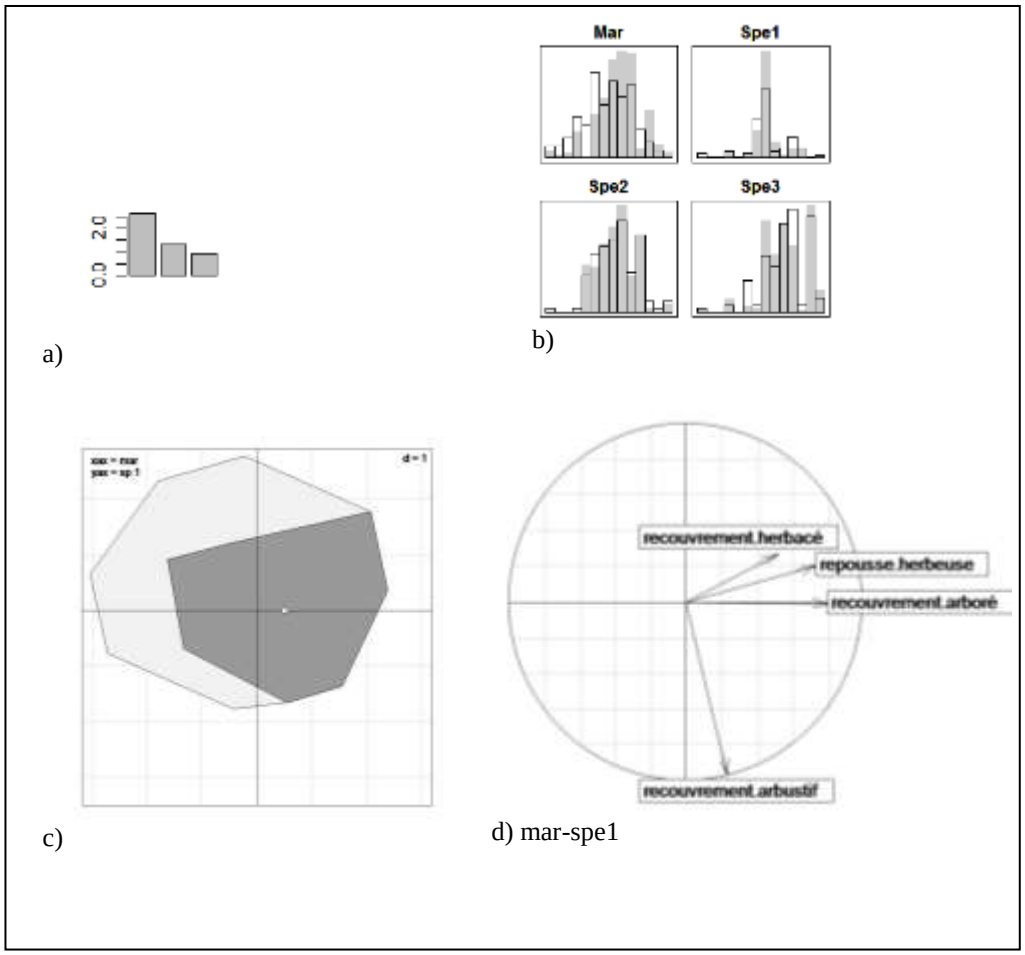


Figure 42 : Résultats de l'ENFA pour les groupes de cobes de Buffon directement observés. *a) Distribution des valeurs propres associées aux axes de spécialisation. Le premier axe de spécialisation est suffisant pour expliquer la spécialisation. b) histogrammes des scores des points disponibles (transparent) et utilisés (gris) sur l'axe de marginalité et les axes de spécialisation. c) représentation de la niche sur le premier plan de l'enfa (le polygone gris clair inclus 95 % des points disponibles et le polygone gris foncé 95 % des points utilisés); le point blanc indique la position du barycentre de l'espace utilisé. d) cercle des corrélations entre les axes du premier plan de l'enfa et les variables d'origine.*

L'analyse O.M.I. montre que les animaux sélectionnent le milieu quelque peu différemment selon leurs activités (Figures 44 et 45). Les animaux semblent se coucher préférentiellement dans les zones herbeuses sous les arbres, se nourrir dans les zones avec une forte repousse herbeuse également sous les arbres. Ils ont été davantage observés debout immobiles dans les

zones avec moins d'herbe mais présentant quelques arbustes. Pour leurs déplacements, il n'apparaît pas de préférence forte particulière. Ces sélections semblent confirmées par les histogrammes d'utilisation des différentes variables (Figure 46).

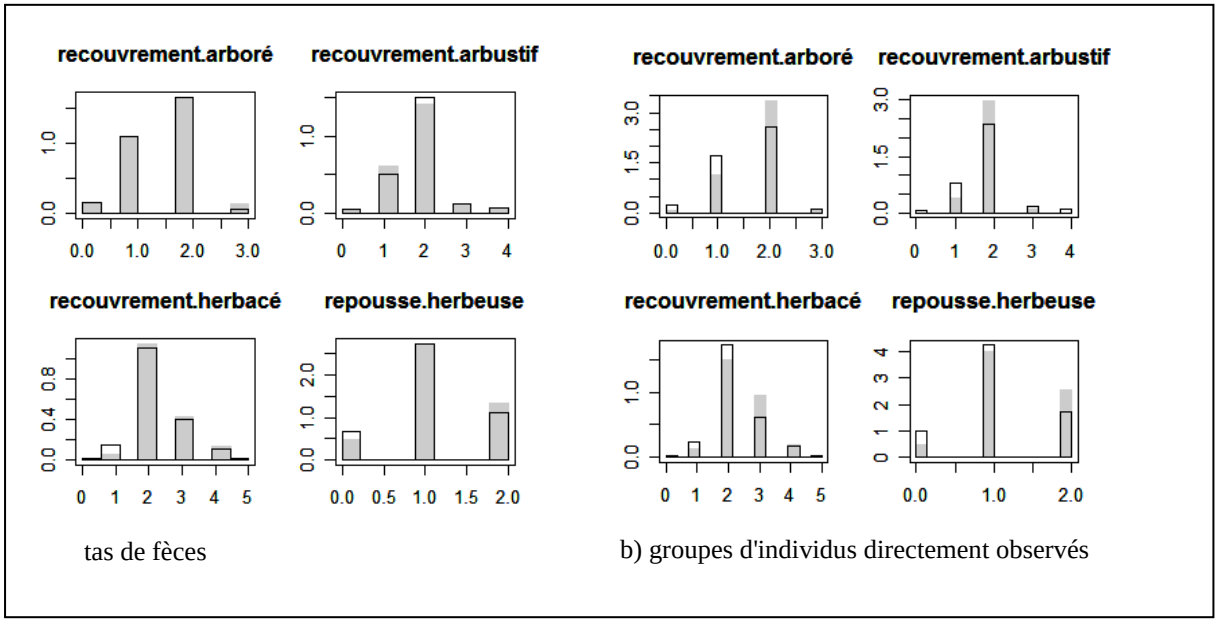


Figure 43 : Histogrammes univariés des valeurs des variables d'origine prises par les points disponibles (transparent) et utilisés (gris). *a) d'après la localisation des tas de fèces. b) d'après la localisation des groupes de cobes observés.*

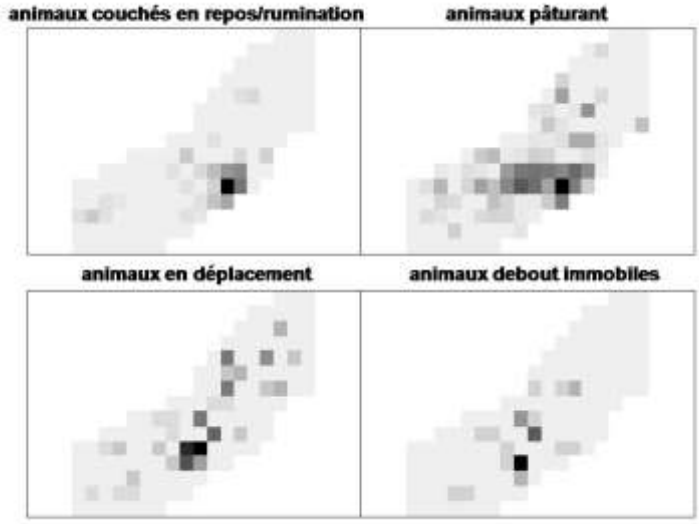


Figure 44 : Cartes de distribution des cobes de Buffon dans leurs différentes activités, résolution 50 m. *Les pixels les plus foncés indiquent que davantage de cobes ont utilisé la zone au cours du suivi (en terme d'animaux.jours).*

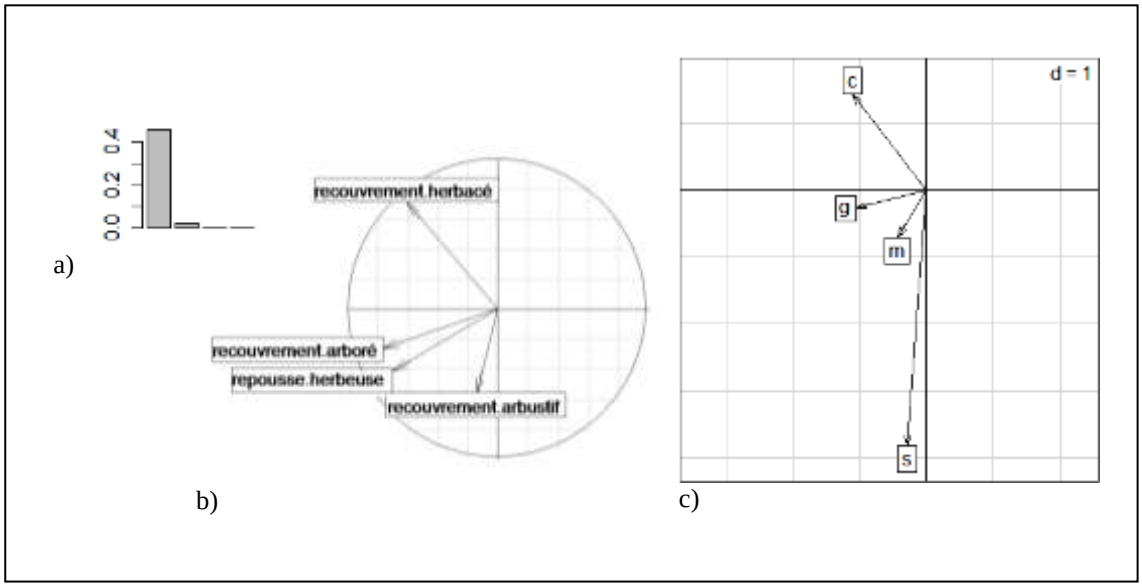


Figure 45 : Résultat de l'OMI montrant les différences de sélection des cobes de Buffon selon leur activité. *a) diagramme des valeurs propres. b) cercle des corrélations entre les axes factoriels et les variables d'origine. c) vecteurs de marginalité des différentes activités dans le premier plan factoriel de l'OMI. c : couché, g : mange, m : déplacement, s : immobile debout.*

Discussion

D'après le dispositif 2, les tas de fèces indiquent une même sélection que les observations directes pour les zones herbeuses à forte repousse, plutôt arborées et avec un faible couvert arbustif. On observe cependant une légère différence au niveau du couvert arbustif. Quelles que soient leurs activités, les animaux observés semblent utiliser des zones avec un peu plus d'arbustes que sur celles où les fèces ont été en moyenne déposées. On peut donc penser que les crottes sont déposées dans les zones plus ouvertes la nuit. On peut également remarquer que les animaux observés sélectionnent davantage les zones arborées que d'après ce qu'indiquent les tas de fèces. La chaleur étant importante à la période de suivi, les animaux ont vraisemblablement sélectionné davantage les zones ombragées durant la journée. La plupart des animaux observés étaient en effet couchés à l'ombre des arbres aux heures chaudes.

Sur le dispositif 1, on a vu que tas de fèces et observations directes indiquaient de la même façon une sélection pour les zones à végétation très peu dense au niveau arbustif. La sélection pour ces zones très ouvertes semblent davantage marquée d'après les fèces. Sous l'hypothèse d'une même sélection selon les tas de fèces et les observations directes, on pourrait penser que l'information apportée par les fèces est plus représentative de l'occupation réelle de l'espace

étant donnée le plus grand nombre de données. On peut aussi supposer que la différence est liée au fait que les animaux défèquent la nuit dans des zones plus ouvertes que le jour, comme ce qui est suggéré par le dispositif 2. Selon Estes (1997), l'activité nocturne des cobes de Buffon est assez mal connue. Cette espèce serait plutôt active le jour aux heures les moins chaudes et parfois les nuits claires avec lune (Delvingt & Tello 2005). Boy (1963) a observé que durant la journée, les cobes de Buffon de la Pendjari utilisaient les boisements qui bordaient immédiatement les plaines pour se coucher à l'abri du soleil mais aussi pour éviter l'homme. **Il semble donc finalement que les fèces indiquent une niche plus large que celle occupée par les animaux observés durant le jour**.

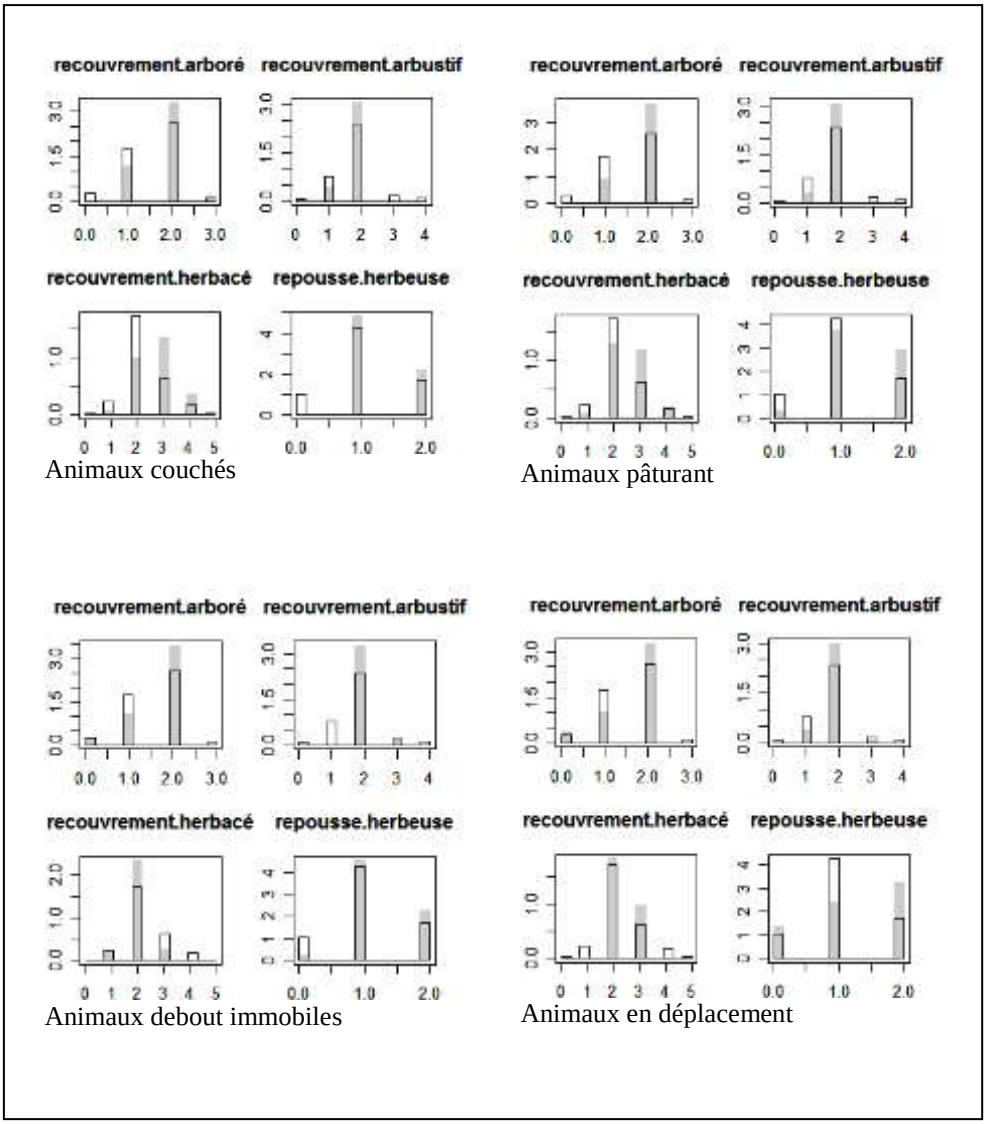


Figure 46 : Histogrammes univariés des valeurs des variables d'origine prises par les pixels disponibles (transparent) et utilisés (gris) par les cobes de Buffon dans leurs différentes activités.

4.5. Synthèse

Les deux dispositifs de suivi des cobes de Buffon autour du campement de la Tapoa ont permis de montrer que la distribution des tas de crottes les plus récents indiquait non pas une niche spatiale plus étroite mais une niche plus large que celle indiquée par les observations directes sur les zones d'étude. Ceci est certainement lié au fait que j'ai observé beaucoup plus de tas de fèces que d'animaux. Néanmoins, il faut remarquer que les zones d'occupation indiquées par les animaux étaient assez bien inscrites géographiquement dans celles indiquées par les fèces.

D'autre part, j'ai pu mesurer des différences dans les variations spatiales d'intensité des différentes activités observées. Les variations spatiales de la densité de fèces ne semblent pas suivre celle de l'occupation pour une activité particulière si ce n'est le repos et/ou la rumination.

Les fèces apportent, en outre, une information sur les habitats utilisés assez proche de celle apportée par les observations directes. D'autres études sur des ongulés, mais plutôt en milieu tempéré, ont cherché à tester si l'information apportée par les tas de fèces reflétait celle apportée par un suivi direct concernant l'utilisation et la sélection des habitats. Par exemple, Guillet et al. (1995) chez le chevreuil, Loft & Kie (1988) chez le *mule deer*, ou encore Edge & Marcum (1989) chez le cerf élaphe se sont basés sur un suivi direct par télémétrie (radiotracking d'individus équipés de colliers émetteurs) pour avoir une estimation précise de l'utilisation de l'habitat par les animaux. Les résultats du comptage de fèces ont montré une similitude avec ceux du suivi direct dans les rangs occupés par la plupart des habitats utilisés. Dans notre cas, afin de tester si les légères différences de niche indiquées par observations directes et tas de fèces sont liées uniquement à la restriction des observations directes aux heures du jours, il faudrait mettre en place un dispositif similaire au dispositif 2 mais pour un suivi sur toute la durée de la nuit. On pourrait ainsi vérifier si la niche indiquée par les positions de jour et de nuit prises dans leur ensemble se rapproche davantage de celle indiquée par les tas de fèces. Ce genre de suivi est plus délicat à mettre place. En effet, il faudrait être en mesure d'observer et d'identifier l'activité des animaux sans les déranger, ce qu'une observation avec un spot lumineux toutes les demi-heures ne garantit certainement pas. Un suivi par jumelles infrarouges depuis la piste serait peut-être une solution à envisager.

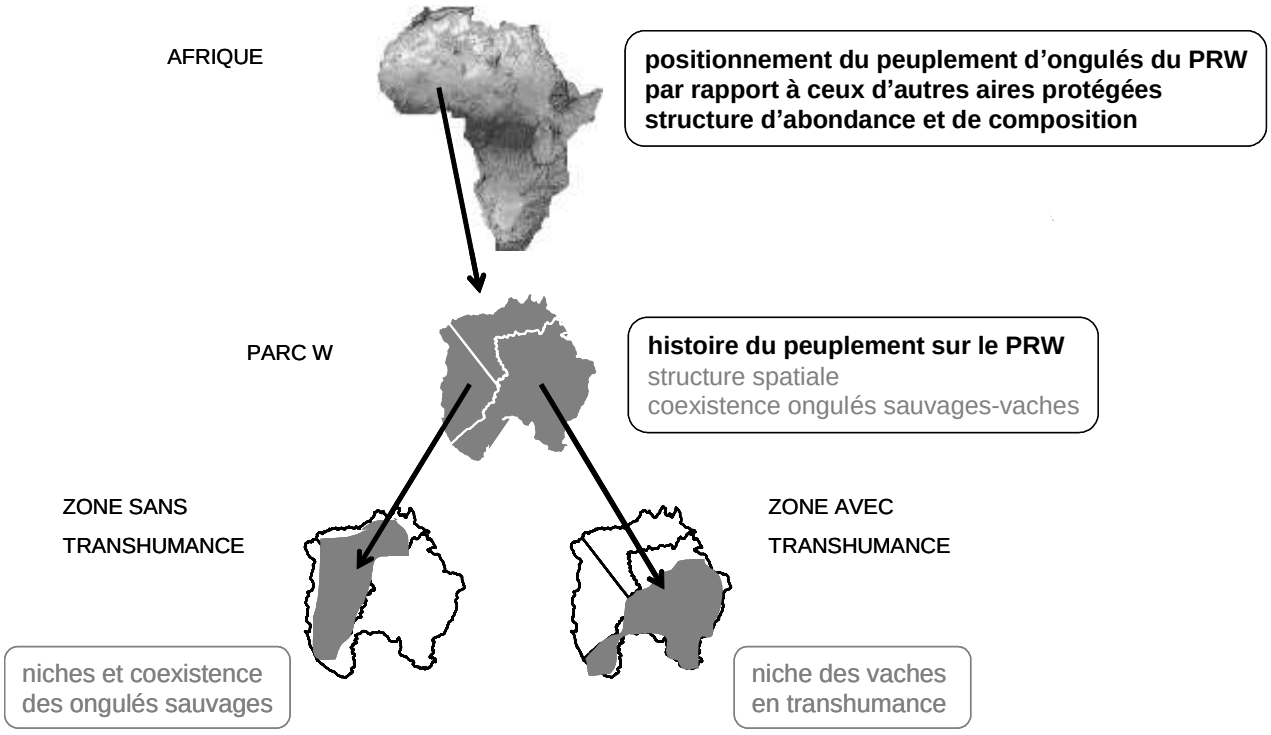
Pour les espèces à domaines vitaux beaucoup plus large, telles que les éléphants, les hippotragues rouans, les buffles, les bubales, un suivi individuel sur des animaux marqués est

plus à même de renseigner sur une période donnée, à partir de relevés de position réguliers, sur les habitats réellement utilisés. Afin d'étudier la valeur indicative des tas de fèces, il faudrait ainsi pouvoir comparer les résultats apportés par les relevés directs et par la localisation des tas de fèces. Un suivi individuel serait également intéressant, en particulier chez les espèces territoriales, pour tester si l'information apportée par les tas de fèces est biaisée dans le sens d'une sélection par l'un des sexes. Lunt et al. (2006) par exemple ont montré que les mâles de céphalophe de Grimm au Zimbabwe déféquaient plus fréquemment que les femelles. Si les deux sexes utilisent en moyenne des habitats différents, l'information sur la niche écologique risque d'être biaisée si l'on s'intéresse à la population dans son ensemble.

Partie 3

Résultats

1. Positionnement du peuplement d'ongulés du PRW à l'échelle de l'Afrique et histoire locale



Dans ce chapitre, je donne une description de la structure passée et actuelle du peuplement d'ongulés du PRW essentiellement basée sur une recherche bibliographique. En comparant les caractéristiques du peuplement du PRW à celles de peuplements de sites proches écologiquement mais connus pour avoir été a priori mieux préservés, je cherche à estimer dans quelle mesure l'aire protégée joue son rôle dans le maintien des populations d'ongulés sauvages.

1.1. Structure passée et actuelle du peuplement du W

1.1.1. Tendances des populations dans la région au cours des 30 dernières années

Bien que le WAP constitue un même ensemble écologique, l'ensemble des populations d'ongulés qu'il abrite n'y ont été dénombrées simultanément de façon systématique qu'en 2003 pour la première fois (Bouché et al. 2004). Les quelques comptages réalisés dans les années 80 et 90 ne concernent que certaines parties de l'écosystème (Tableau 24). Il est donc difficile d'interpréter les fluctuations sur chaque zone séparément comme un indicateur de l'état de la population totale pour chaque espèce, sachant que les individus peuvent se déplacer librement d'une zone à une autre, surtout les grandes espèces a priori plus mobiles.

Le plus grand ensemble géographique pour lequel on dispose de la plus grande fréquence de données de long terme est constitué par les zones de chasses et aires protégées de l'est du Burkina Faso, qui bordent le PRW. Les comptages y ont été réalisés selon des dispositifs différents, avec des taux d'échantillonnage différents selon les années. Toutefois ils semblent indiquer une diminution notable du nombre de cobes Defassa, de bubales et de damalisques (Tableau 25) ce qui semble cohérent avec la tendance régionale (Sayer 1982, East 1999). Pour l'hippotrague et le buffle, la tendance indiquée par ces chiffres n'est pas nette mais le nombre de buffles semble avoir diminué puis remonté depuis les années 90. Chez l'éléphant le nombre d'individus semble avoir augmenté sur cette zone, mais Chardonnet (2000) n'exclut pas la possibilité de mouvements en provenance des autres aires protégées de la région, en particulier depuis les aires protégées du Bénin.

Tableau 24 : : Recul historique sur les estimations des densités d'ongulés sur les différentes composantes du Parc régional du W. *Les densités sont exprimées en nombre d'individus par km². Les intervalles de confiance n'ont pas pu être obtenus pour tous les comptages. Je n'ai trouvé que les données brutes du comptage de 1992 par les Peace Corps, j'ai calculé les estimations de densité avec la méthode de Jolly (Encart 1).*

zone	année	source	méthode + taux d'échantillonnage	AB	CR	DL	GR	HE	KE	KK	LA	OO	PA	RR	SC	SG	TS
W Niger	1975	Poché 1975 cité par Milligan et al. 1982	CS	0.340	P	0.140		0.950	0.680	1.360		0.700	0.710		1.380	p	0.080
	1977	Koster 1977 cité par Newby & Grettenberger 1990	IA+CS	0.186				0.205	0.205	0.227		0.286		0.205		0.750	
	1983	Newby & Grettenberger 1990	CS (1 %)	0.148	0.068	0.023		0.170	0.170	0.193		0.250		0.170			0.341
	mars-92	Peace Corps 1992	IA (5.1 %)	0.005 (0.017)				0.09 (0.106)	0.036 (0.103)	0.007 (0.017)	0.06 (0.114)	0.005 (0.013)	0.036 (0.07)1		0.241 (0.41)	0.012 (0.028)	0.006 (0.015)
	avr-03	Bouché et al. 2004	IA (total)	0.024				0.100	0.008	0.014	0.040	0.012	0.019	0.001	0.503	0.016	0.005
W Burkina Faso	avr-81	Bousquet 1984	IA (10 %) + corrections d'après CS *	0.040		0.000		0.140	0.020*	0.140*	0.110	0.070 /0.59*	1.060*	0.090*	0.850	0.080 /0.500*	0.100*
	années 80	Newby & Grettenberger 1990	non précisé	0.320		0.200	0.02?	0.320	0.020	0.128	?	0.560		0.084	?	0.440	> 0.080
	mars-91	Frame 1991 cité par Lacroix 1993	IA					0.065			0.045				0.167		
	janv-92	Lacroix 1993	IA	0.030		0.030		0.320	0.030		0.010				0.160		
	avr-03	Bouché et al. 2004	IA (total)	0.029		0.002		0.280	0.003	0.014	0.310	0.024	0.040	0.003	0.581	0.024	0.005
W Bénin	années 80	Green & Chardonnet 1990		p	c	r	p?	p	p	p		c		r		c	p
	mars-81	Bousquet 1984	IA (10 %)	0.080		0.000		0.140	0.012	0.020	0.150				0.310		
	2003	Bouché et al. 2004	IA (total)	0.016				0.1	0.001	0.009	0.01	0.015	0.027	0.001	0.072	0.021	0.006
W parc régional	années 50	Boy 1963 & Boy 1958*	estimation personnelle	0.142	0.049	0.085	0.097	0.379	0.087	0.194		0.097		0.078	0.062*	0.097	0.068
	mai-02	Rouamba et al. 2002	IA (8.6 %)	0.034 (0.027)		0.000		0.131 (0.050)	0.000	0.020 (0.004)	0.070 (0.030)	0.040 (0.007)	0.060 (0.017)	0.020 (0.004)	0.295 (0.126)	0.050 (0.003)	0.020 (0.004)
	avr-03	Bouché et al. 2004	IA (total)	0.021		0.000		0.155	0.004	0.011	0.083	0.016	0.030	0.001	0.281	0.020	0.005

entre parenthèse l'intervalle de confiance sur la densité à 95%

IA	inventaire aérien
CS	comptage au sol
p	présent
c	commun
r	rare

AB	*bubale (Alcelaphus buselaphus)*
CR	*céphalophe à flancs roux (Cephalophus rufilatus)*
DL	*damalisque (Damaliscus lunatus korrigum)*
GR	*gazelle à front roux (Gazella rufifrons)*
HE	*hippotrague rouan (Hippotragus equinus)*
KE	*cobe Defassa (Kobus ellipsiprymnus)*
KK	*cobe de Buffon (Kobus kob)*

LA	*éléphant de savane (Loxodonta africana)*
OO	*ourébi (Ourebia ourebi)*
PA	*phacochère (Phacochoerus africanus)*
RR	*rédunca (Redunca redunca)*
SC	*buffle (Syncerus caffer brachyceros)*
SG	*céphalophe de Grimm (Sylvicapra grimmia)*
TS	*guib harnaché (Tragelaphus scriptus)*

Encart 1 : Estimations des densités par la méthode de Jolly pour les comptages par transects

Pour calculer la densité des populations d'ongulés sur le W Niger en 1992, j'ai repris les données des fiches de relevés de comptage aérien de 1992 des Peace Corps, en utilisant la méthode du quotient souvent citée sous le nom de "méthode n°2 de Jolly" (1969, Michel 2000) :

estimation de la population totale : $\hat{Y}=\hat{R}\cdot Z$ où $\hat{R}=\frac{\sum_i y_i}{\sum_i z_i}$

variance estimée de la population : $\mathrm{var}(\hat{Y})=\frac{N(N-n)}{n}\cdot(s_y^2-2\hat{R}s_{yz}+\hat{R}^2s_z^2)$

intervalle de confiance de l'estimation de la taille de la population totale au seuil de risque α : $IC(\hat{Y})=t_{1-\alpha/2}\cdot\sqrt{\mathrm{var}(\hat{Y})}$

où Z est la surface de la zone de dénombrement,
y_i le nombre d'animaux comptés dans une unité (i.e. sur un transect i)
z_i la surface d'une unité d'échantillonnage (longueur du transect x largeur de bande d'observation),
s_y^2 la variance d'échantillon (i.e. sur les différents transects) du nombre d'observations de l'espèce d'ongulé considérée ,
s_z^2 la variance de la surface des unités échantillonnées (i.e. des z_i),
s_{yz} la covariance du nombre d'observations et de la surface des unités échantillonnées :

$$\frac{1}{n}\cdot\sum(z_k-\frac{\sum_i z_i}{n})\cdot(y_k-\frac{\sum_i y_i}{n})$$

n le nombre d'unités échantillonnées (i.e. le nombre de transects),
N le nombre d'échantillons possibles sur la zone prospectée, approché en divisant la ligne de base (distance et calculée entre les deux transects extrêmes du dispositif perpendiculairement à l'axe des transects) par la largeur de bande d'un transect,
et $t_{1-\alpha/2}$ suit une loi de Student à n-1 degrés de liberté.

Etant donné que le dispositif a été parcouru 3 fois, j'ai utilisé une estimation amalgamée à partir des résultats de chacun des 3 comptages selon (Bouché 2001) :

$$\hat{\bar{Y}}=\frac{\sum_k \hat{Y}_k\cdot w_k}{\sum_k w_k} \quad \text{avec} \quad w_k=\frac{1}{\mathrm{var}(\hat{Y}_k)}$$

et $\mathrm{var}(\hat{Y})=\frac{1}{\sum_k w_k}$

Un estimateur de la densité totale a été calculé en divisant l'estimateur de l'effectif total par la surface du parc (2200 km²).

Tableau 25 : Compilation des estimations de taille de populations de grands ongulés issues de comptages aériens sur les aires protégées et zones de chasse de l'Est du Burkina Faso, pour les 30 dernières années.

Cet ensemble de zones contiguës réunit les Zones de chasse de Pama, le Ranch de gibier de Singou (ex Réserve totale de faune de Singou), les zones de chasse de Konkombouri et l'enclave de Madjoari (ex Réserve partielle de faune d'Arly), le Parc national d'Arly et celui du W pour sa composante Burkinabée. Les données de comptage ont été recueillies dans les travaux de Bousquet (1984), Lacroix (1993), Chardonnet et al. (1999), Chardonnet (2000) et Bouché et al. (2004).

zone	source	méthode et taux d'échantillonnage	période	LA	SC	HE	AB	DL	KE
toutes zones sans W	Bousquet 1984	IA (10 %)	avr-81	1390	5920	3560	3400		520
	Lacroix 1993	IA	janv-92	1041	1109	3217	1183	229	550
	Chardonnet 2000	IA (14.1 / 16.5 %)	févr/juil-99	2729*	2918*	5083*	1316*	245*	256*
	Bouché et al 2004	IA (total)	avr-03	2147	3327	3503	899	8	220
toutes zones, W Burkina compris	Bousquet 1984	IA (10 %)	avr-81	1650	6940	3890	3490		529
	Lacroix 1993	IA	janv-92	1074	1479	3977	1331	229	610
	Bouché et al 2004	IA (total)	avr-03	2887	4727	4180	969	12	227

(* moyenne entre février et juillet)

IA : inventaire aérien

LA : *Loxodonta africana*
SC : *Syncerus caffer brachyceros*
HE : *Hippotragus equinus*
AB : *Alcelaphus buselaphus*
DL : *Damaliscus lunatus korrigum*
KE : *Kobus ellipsiprymnus*

1.1.2. Tendances des populations sur le Niger dans les années 90

Les volontaires du Corps de la Paix Américain (Peace Corps) en poste à la Tapoa, au parc du W Niger, ont mis en place un suivi de long terme des mammifères du parc du W de 1981 à 1998 (Balluff & Roth 1989, Hagener 1990a, 1990b, Giglini & Allore 1998). De 1989 à 1998, un même circuit routier de 237 km a été parcouru en véhicule 4x4, selon 4 répétitions chaque année, en février-mars (sauf en 1989 semble-t-il, en mars-avril, et en 1998 : 5 circuits de décembre à avril, mais je n'ai considéré que les données de février mars pour 1998). Seul les animaux observés dans une bande de 100 m de large - c'est à dire à moins de 50 m de part et d'autre du véhicule - ont été comptabilisés. Les données de 1991 à 1994 ont été analysées par Saïdou (1995) mais j'ai relevé des incohérences (largeur de bande observée, totaux

d'observations) par rapport aux données brutes des rapports Peace Corps et je n'ai considéré que ces dernières.

En février-mars 2000 et 2001, le comptage a été perpétué mais avec une bande d'observation de 200 m au lieu de 100 m et sur un circuit modifié, de longueur de 156 km (Bello 2000, 2001). Ce même circuit a été parcouru en mars-avril 2002 par Rabeil (2002). Rabeil (2003) a tenté de donner une estimation de l'évolution des abondances absolues à partir d'une analyse statistique basée sur le principe du transect en ligne pour quelques espèces. J'étends ici l'analyse à l'ensemble des espèces d'ongulés observés, en m'intéressant à l'évolution des taux de rencontre entre 1989 et 1998 (Figure 47), sur la base des données brutes recueillies au centre de documentation du Peace Corp à Niamey.

Entre 1989 et 1998, le taux de rencontre de buffles semble avoir augmenté significativement en terme de nombre moyen de groupes rencontrés par kilomètre (IK contacts) (Test de corrélation de Spearman, S = 18.6, p = 0.004, rho = 0.85) et presque significativement en terme de nombre d'individus par kilomètre (IK individus) (S = 46, p = 0.09, rho = 0.62). Chez le cobe de Buffon, le nombre d'individus par kilomètre a également augmenté significativement (S = 50, p = 0.03, rho = 0.70). Chez le phacochère, c'est le nombre de contacts établis (groupes rencontrés) qui semble avoir augmenté (S = 50.7, p = 0.03, rho = 0.69). Pour les autres espèces, les IK n'ont indiqué ni de baisse ni d'augmentation significatives pour cette période.

La tendance observée chez le buffle semble se perpétuer avec les derniers comptages réalisés, au début des années 2000. Mais ce n'est pas le cas chez le cobe de Buffon ni chez le phacochère pour lesquels les taux de rencontres pour la série 2000-2001-2002 semblent plus faibles qu'à la fin des années 90. Chez le guib et le rédunca le taux de rencontre est plus important lors des derniers comptages, il ne semble pas changer beaucoup pour l'éléphant, l'ourébi, le céphalophe de Grimm et la gazelle à front roux et il est plutôt plus bas pour l'hippotrague, le cobe Defassa et le bubale. Bien qu'il soit peu prudent de comparer la série des années 90 avec la série des comptages 2000-2001-2002 étant donné que les circuits correspondants ne sont pas tout à fait les mêmes, la tendance générale pour le cobe Defassa et le bubale apparaît plutôt à la baisse si on groupe les deux séries pour une même largeur d'observation de 100 m.

(Figure 47)

éléphant

buffle

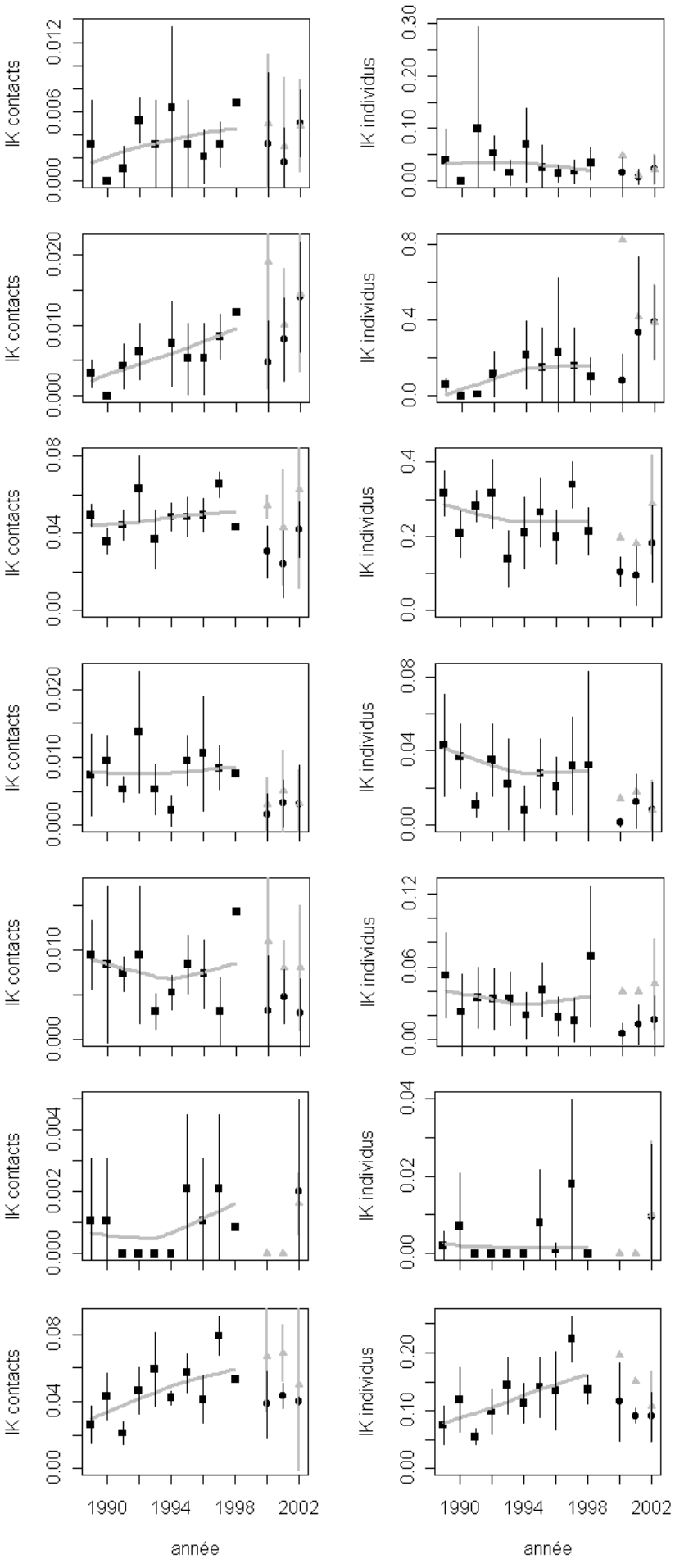
hippotrague rouan

cobe Defassa

bubale

damalisque

cobe de Buffon



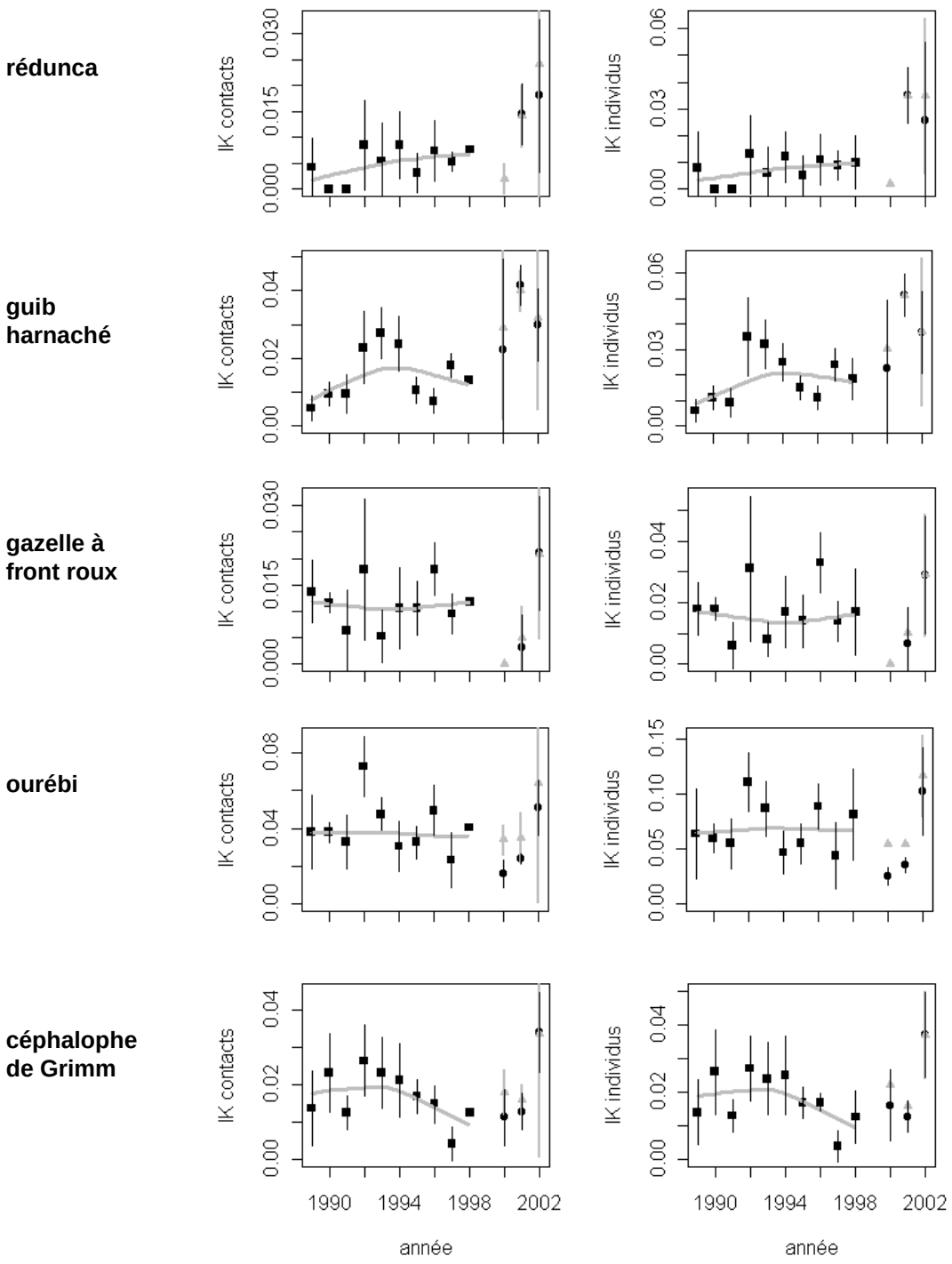


Figure 47 : Tendances des populations d'ongulés sur le Parc du W du Niger dans les années 90 indiquées par les indices kilométriques routiers. *Les indices kilométriques d'abondance moyens (IK contacts et IK individus) issus des comptages conduits par les volontaires américains de 1989 à 1998 sont représentés par des carrés noirs. Les barres verticales correspondent à l'intervalle de confiance sur la moyenne de l'IK calculée sur les différentes répétitions annuelles. Pour 1998 je n'ai pu récupérer que l'information sur la moyenne annuelle du nombre de groupes rencontré et n'ai donc pas pu fournir d'intervalle de confiance. Les ronds noirs représentent les IK moyens pour les années 2000, 2001 et 2002 calculés avec les données tronquées, i.e. les observations à l'intérieur d'une bande de 100 m. Les triangles gris représentent les Ik moyens calculés avec les données non tronquées, i.e. toutes les observations dans une bande de 200 m.*

Les tendances observées ne concernent que la partie Nigérienne du PRW et peuvent être un indice des évolutions des effectifs totaux des populations mais aussi des dynamiques spatiales sur l'ensemble du PRW. Ayant très peu d'information sur l'historique du PRW sur son ensemble à cette période, il est difficile d'attribuer ces tendances à une cause particulière. Le braconnage sur le PRW, en particulier des grandes espèces d'ongulés aurait connu un pic dans les années 80. Il y aurait également eu une épidémie importante de peste bovine dans les années 80. On peut penser que les populations de buffles se rétablissent peu à peu depuis. Il faut aussi noter que la partie Nigérienne a bénéficié de davantage de moyens de surveillance relativement aux autres composantes du PRW au cours de 30 dernières années. Dans le même temps, on soupçonne que la fréquentation du sud-est du PRW par le bétail transhumant et le braconnage se seraient accrus. Il est donc possible que certaines populations d'ongulés (ex : buffles) se soient davantage réparties au nord, dans la partie Nigérienne recensée. Ces données ont néanmoins le mérite de fournir une référence pour d'éventuels futurs suivis de long terme. Toutefois, la poursuite du protocole n'a depuis pas été jugée prioritaire par les gestionnaires.

1.2. Richesse spécifique : manque-t-il des espèces d'ongulés sur le PRW ?

La savane africaine est connue du grand public pour la richesse de sa grande faune, particulièrement via des documentaires animaliers tournés en Afrique de l'est. Certains écosystèmes, tels que Serengeti, en Tanzanie, rassemblent pas moins de 25 espèces d'ongulés (WWF, http://www.worldwildlife.org/wildfinder/searchByPlace.cfm?ecoregion=AT0714&

orderBy=3&sortType=ASC#results). Cette richesse des peuplements de grands herbivores est finalement un atout majeur utilisé pour promouvoir la conservation via les activités touristiques dans de nombreuses aires protégées d'Afrique. Le projet de réhabilitation du Parc Régional du W ne lésine pas sur cet aspect pour développer la région grâce (entres autres) au tourisme. Dans la plaquette de présentation touristique du Parc du W (Ecopas 2006 : W transborder Park, one park, three countries), on peut lire par exemple :

"*It is thanks to the careful development of infrastructure and tourism that the fascinating combination of gentleness and rigour, opulence and bleakness in a mosaic of level areas of*

short grass and brushwood has been maintained almost untouched. And with it, an incomparable diversity of wild animals. In addition to lions, leopards, servals, hyenas or jackals, (…), one meets elephants, buffalos, roan antelopes (the most beautiful in Africa), western hartebeest (the biggest in Africa) and topi."

On peut néanmoins se demander si cette richesse est optimale actuellement sur le PRW, en particulier chez les ongulés, au regard des conditions écologiques qui y règnent. La richesse de la communauté d'ongulés du PRW est-elle équivalente à celle plus connue des savanes de l'Afrique de l'Est ou de grands parcs comme le Kruger en Afrique du Sud ? Quels sont les facteurs qui déterminent ou ont déterminé la richesse spécifique actuelle des ongulés du PRW ? Manque-t-il des espèces ?

Selon Prins & Olff (1998), la taille des écosystèmes est un paramètre important du maintien des espèces d'herbivores. Ces auteurs estiment que sur des écosystèmes de plus de 12000 km² environ non fragmentés et non modifiés par l'homme, les processus stochastiques et la compétition interspécifique ne devraient pas causer de pertes d'espèces (sous-entendu à l'échelle historique). En effet, dans des zones suffisamment grandes, les effectifs des populations devraient être suffisamment élevés pour éviter les extinctions lors des années ou périodes difficiles et le nombre et la surface des différents habitats assez grands pour limiter les chevauchements de niches entre espèces.

Le PRW apparaît actuellement comme un vaste ensemble (10300 km²) de savane a priori peu fragmenté. Toutefois, l'écosystème du WAP dans lequel s'inclut le PRW a pu subir des modifications par l'homme, telles qu'en témoignent, par exemple, les peuplements de baobabs sur l'emplacement d'anciens villages. Les traces d'occupation humaine remontent en fait à la préhistoire. La modification du milieu, particulièrement la végétation, du PRW par l'homme fait actuellement l'objet d'une thèse à part entière (Julien Roussel). L'action de l'homme a également pu affecter les populations animales directement par la chasse et modifier la structure du peuplement d'ongulés, y compris depuis la création officielle des trois Parcs. Etant donné le milieu tel qu'il est aujourd'hui, on peut se demander si la structure du peuplement d'ongulés est similaire à celle sur des écosystèmes soumis à des conditions environnementales similaires mais a priori bien conservés.

1.2.1. Déterminants écologiques de la richesse spécifique à une échelle régionale

La zone continentale intertropicale, où se situent le PRW et de nombreuses autres aires protégées d'Afrique, est connue pour abriter un grand nombre d'espèces vivantes en comparaison avec le reste du monde (Godfray & Lawton 2001). Ceci est peut-être lié au fait qu'elle se distingue par une surface particulièrement importante. En effet, la richesse spécifique est connue pour augmenter en fonction de la surface de la zone échantillonnée (Schoener 1976, Brown & Nicoletto 1991, Olff & Ritchie 2000). Plus une zone est étendue, plus le nombre d'habitats qu'elle est susceptible d'abriter augmente, augmentant ainsi le nombre de niches possible et le nombre d'espèces susceptibles de s'y maintenir. Une étude d'Andrews & O'Brien (2000) a montré, par exemple, que sur l'étendue de l'Afrique australe, à une résolution fixée de 25000 km² - c'est à dire un peu plus de deux fois la superficie du PRW -, la diversité de la végétation, mesurée par la richesse spécifique des plantes, expliquait 75% des variations de la richesse spécifique des mammifères.

A très grande échelle, une plus grande surface augmente également la probabilité de spéciation (Rosenzweig 1992). En effet, une plus grande surface permet davantage de situations où des populations sont isolées géographiquement et risquent d'évoluer différemment du fait de divergences d'habitats et d'effets fondateurs (Prins & Olff 1998, Vrba 1987, 1992). La colonisation et l'immigration sont les deux autres grands processus identifiés pour déterminer la diversité des espèces à très grande échelle (Brown & Nicoletto 1991, Olff & Ritchie 2000).

Néanmoins d'autres facteurs écologiques sont supposés déterminer la biodiversité à l'échelle régionale et pourraient expliquer les variations de richesse spécifique sur la planète et sur le continent africain. Il a été observé que la richesse spécifique pouvait être influencée par les flux énergétiques et en particulier par la productivité du milieu (taux de conversion de ressources en biomasse par unité d'espace et par unité de temps) (Currie 1991, Godfray & Lawton 2001). En rendant suffisamment communes des ressources d'abord trop rares pour être exploitables, l'augmentation de productivité permettrait aux espèces d'être plus spécialisées et, donc, de cohabiter plus nombreuses (ex : Brown 1973, MacArthur & Pianka 1966). Cependant la relation entre productivité et richesse spécifique ne semble pas être universelle (revue de Waide et al. 1999). Certains auteurs trouvent des relations linéaires, d'autres des structures unimodales et d'autres encore aucune relation. Les approches

théoriques et empiriques suggèrent de plus en plus que la relation dépend de l'échelle d'analyse et du type d'organisme étudié.

1.2.2. Chez les herbivores

Oindo (2002) a observé, sur des espaces un peu plus grands que le PRW en Afrique de l'Est, que le nombre d'espèces d'herbivores de plus de 4 kg étaient maximales pour des niveaux intermédiaires de productivité primaire mesurée par la moyenne inter-annuelle des indices NDVI. L'allure de cette relation entre richesse spécifique et productivité primaire évoque la courbe en cloche prédite par Olff et al. (2002) à l'échelle mondiale pour les communautés de grands herbivores - essentiellement des ongulés dans leur modèle.

Olff et al. (2002) se sont basés sur deux facteurs qui déterminent à la fois la productivité primaire et la qualité des plantes pour les grands herbivores : la qualité du sol et l'humidité. Plus précisément, leur modèle prédit que la richesse spécifique des grands herbivores à l'échelle de la planète devrait être maximum dans les zones avec des niveaux intermédiaires de qualité de sol et d'humidité. Sur les sites trop secs et infertiles, la faible quantité de plantes limiterait l'abondance des populations d'herbivores ce qui augmenterait les chances d'extinction et limiterait la richesse spécifique (Rosenzweig & Abramsky 1993). D'autre part, la qualité des plantes diminuerait avec leur niveau de production (Mattson 1980, Crampton & Harris 1969). Ainsi, sur les savanes plus humides, plus productives, c'est davantage la qualité que la quantité des ressources qui limiterait le nombre d'espèces d'herbivores. Par conséquent, les zones de productivité intermédiaire seraient assez riches pour que s'y développent des plantes de haute qualité et ainsi des herbivores de plus petite taille, mais assez productives par ailleurs pour supporter également des grandes espèces (Prins & Olff 1998).

1.2.3. Une richesse de peuplement d'ongulés optimale sur le PRW ?

A partir des cartes mondiales de qualité de sol et d'humidité et des données de présence des espèces sur quelques aires protégées de référence, Olff et al. (2002) ont produit une carte mondiale de prédiction de la richesse spécifique en grands mammifères herbivores (en % du nombre total d'espèces du continent) de plus de deux kilogrammes (Figure 48). Pour l'Afrique, ils ont considéré un ensemble de 99 espèces paisseuses, brouteuses ou mixtes, mais non frugivores. On peut donc penser que les primates et les porcs-épics par exemple n'ont pas

été comptabilisés. D'après la carte, la région du W devrait supporter entre 16 et 20 espèces d'herbivores non frugivores environ. Le peuplement d'herbivores du PRW est donc en accord avec cette fourchette de prédiction. On compte effectivement 16 espèces d'ongulés (en intégrant le daman des rochers) ou 15 si l'on exclut le céphalophe à flancs roux qui peut-être considéré comme frugivore. A ces ongulés on peut ajouter les aulacodes (*Tryonomis swinderianus*) également présents sur le PRW.

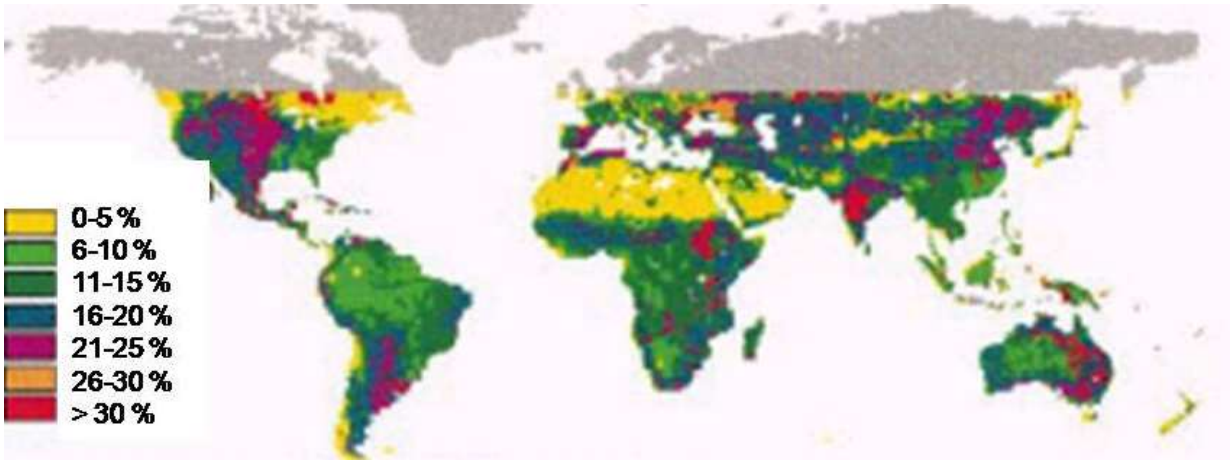


Figure 48 : Carte de prédiction de la biodiversité mondiale des grands herbivores (en % du pool d'espèces continental : N = 99) de Olff et al. (2002). *Zones en gris : pas de données. Résolution 1°.*

Sur cette base, à défaut d'autres données, on peut donc penser que le peuplement d'ongulés du PRW n'est pas trop tronqué en espèces et qu'il est normal d'y observer près de la moitié de la richesse spécifique de parcs de l'Afrique de l'Est. On peut toutefois constater qu'en ajoutant les espèces probablement disparues de la région : le rhinocéros noir et l'éland de Derby, et la girafe présente à l'extérieur du parc, on se rapprocherait davantage de la richesse optimale prédite à partir des variables écologiques.

1.3. Une composition de peuplement réglée par la compétition interspécifique ?

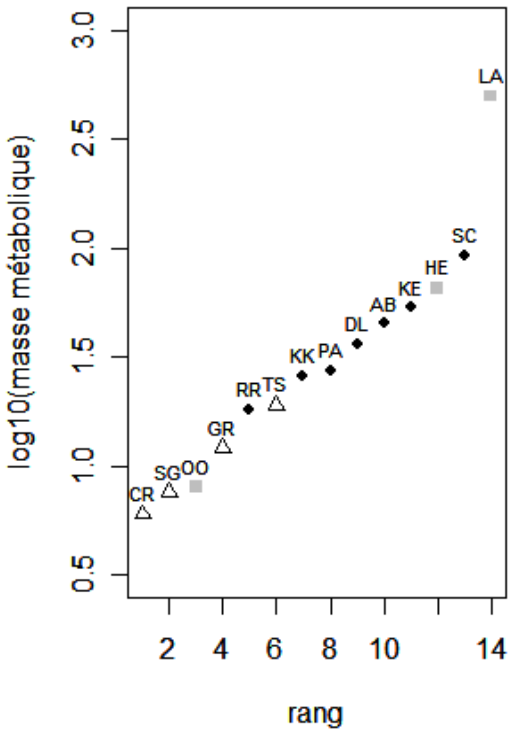
Sur le PRW, nous avons vu que 14 espèces d'ongulés coexistent, sans compter l'hippopotame et le daman. Ces espèces se nourrissent toutes de végétation, dont la disponibilité peut être

limitée à certaines périodes de l'année, en particulier en saison sèche. On peut donc se demander comment ces espèces proches écologiquement, qui pourraient potentiellement entrer en compétition pour les ressources, arrivent à coexister sur le PRW.

La végétation et les autres composantes du milieu peuvent être déclinées en différentes ressources ou en niveaux de qualités différents d'une même ressource selon leur abondance, leur structure spatiale, leur nature, la façon dont les animaux perçoivent ces caractéristiques (Ritchie 2002) et peuvent les exploiter (Du Toit 1990, Spencer 1995, Cromsigt & Olff 2006). Ainsi, la coexistence des différentes espèces serait possible dans la mesure où elles exploitent différents types de ressources (espèces de plantes, stades de développement des plantes, parties de plantes…) (Hutchinson 1959, MacArthur & Wilson 1967, Spencer 1995). Elles peuvent également coexister si leurs niches sont différentes dans l'espace et le temps, à des échelles inférieures à celles où l'on considère la communauté. Autrement dit, la coexistence est possible lorsque chaque espèce laisse suffisamment le champ libre sur un ou plusieurs axes de la niche pour que les autres espèces puissent s'y développer durablement (Kotler & Brown 1999).

Il a été observé en Afrique de l'Est que les espèces d'ongulés vivant ensemble se différencient principalement par la proportion d'herbage et de brout dans leur régime et par leur masse corporelle (McNaughton & Geordiadis 1986). Chez les espèces paisseuses, la différence de taille corporelle permettrait une utilisation différenciée des herbages disponibles selon leur qualité, en termes de teneur en protéine, de digestibilité et de teneur en énergie. Les espèces de plus grande taille sont en effet plus tolérantes vis-à-vis de la qualité du fourrage alors que les espèces plus petites sélectionnent des herbages plus riches et plus digestibles (Bell 1969, Geist 1974, Demment & Van Soest 1983). Les différences de taille chez les espèces brouteuses leur permettrait d'utiliser des strates de végétation différentes (Lamprey 1963, Leuthold 1978) mais seulement chez les plus grandes (Du Toit 1990).

Sur le PRW, on observe un tel espacement des espèces d'ongulés en termes de taille corporelle et de régime alimentaire (Figure 49). Le céphalophe de Grimm et l'ourébi, le rédunca et le guib harnaché, le phacochère et le cobe de Buffon sont assez proches en taille. Ils sont cependant a priori séparés au niveau de leur régime alimentaire, à l'exception du cobe de Buffon et du phacochère qui sont tous deux des paisseurs (Estes 1997). Cependant, à la période où la ressource est a priori la plus limitée pour les paisseurs et pourrait occasionner une compétition, en saison sèche, les phacochères sont connus pour consommer d'autres ressources que les tiges et feuilles des graminées (Estes 1997).



CR : céphalophe à flancs roux

SG : céphalophe de Grimm

OO : ourébi

GR : gazelle à front roux

RR : rédunca

TS : guib harnaché

KK : cobe de Buffon

PA : phacochère

DL : damalisque

AB : bubale

KE : cobe Defassa

HE : hippotrague rouan

SC : buffle

LA : éléphant

Figure 49 : Séparation des ongulés du PRW par la masse corporelle. La masse métabolique est exprimée en $kg^{0.75}$. Ronds noirs : espèces paisseuses, carrés gris : espèces à régime mixte, triangle blanc : espèces brouteuses.

1.4. Abondances des différentes guildes : manque-t-il des animaux ?

Dans cette partie, j'ai cherché à comparer l'abondance des différentes guildes d'ongulés du PRW avec celle sur d'autres écosystèmes a priori proches écologiquement mais connus pour avoir été mieux préservés. Pour ce faire, j'ai construit différents modèles de prédiction d'abondance des ongulés à partir de méta-données décrivant la productivité primaire et la qualité du sol à la résolution des aires protégées, sur toute l'étendue du continent africain. Les analyses présentées ici constituent une première trame qui sera reprise et complétée avec d'autres données en vue de la préparation d'un article, d'où la forme déjà donnée à cette partie.

1.4.1. Recherche de modèles prédictifs de l'abondance des ongulés à partir des données environnementales

Introduction

Les grands herbivores jouent un rôle central dans le fonctionnement des écosystèmes de savane (McNaughton & Geordiadis 1992) mais leur abondance et leur diversité sont menacées et modifiées par les activités humaines dans de nombreuses régions d'Afrique (Brashares et al. 2001). La déviation de la structure observée d'un peuplement, en termes d'abondance des différentes guildes qui le composent, par rapport à celle prédite à partir de modèles établis sur des peuplements préservés de référence peut être un indicateur intéressant de l'état de conservation des populations d'ongulés et des risques consécutifs pour l'ensemble de l'écosystème (Fritz & Duncan 1994).

De nombreux auteurs ont suggéré que l'abondance des ongulés africains dans les sites parmi les mieux préservés est en grande partie limitée par la quantité (revue dans Coe et al. 1976, Fritz & Duncan 1994) mais aussi par la qualité des ressources fourragères disponibles (Bell 1982, East 1984, Olff et al. 2002). Fritz et al. (2002) ont en particulier offert une grande avancée en testant des modèles de prédiction de l'abondance de différentes guildes d'ongulés africains. La plupart de ces études se sont basées sur des données de pluviométrie et des données qualitatives assez grossières sur la qualité du sol (Bell 1982). En effet, il a été montré que la production primaire (Rosenzweig 1968, Rutherford 1980, Deshmukh 1984, Le Houerou 1984) et la qualité des plantes pour les herbivores (Breman & De Witt 1983, Breman & Krul 1991, Milchunas et al. 1995) sont fortement liées à la pluviométrie et à la qualité du

sol, cette dernière dérivant de la nature du substrat géologique. De plus, peu de mesures directes et homogènes de la production primaire et de la qualité du fourrage étaient disponibles et fiables sur de grandes échelles d'espace et de temps pour permettre des méta-analyses à l'échelle des continents (Kerr & Ostrovsky 2003).

Dernièrement, la mise en ligne sur Internet de données de suivi de long terme par télédétection a offert aux écologues la possibilité de préciser l'importance des conditions environnementales sur l'abondance des ongulés, notamment en couplant les dynamiques de la végétation et des herbivores à très grande échelle (Pettorelli et al. 2006). Par exemple, le *Normalised Difference Vegetation Index* (NDVI), obtenu par imagerie satellite, serait en effet un bon reflet du niveau de production primaire des écosystèmes (voir revue dans Chamaillé-James et al. 2006) tout en intégrant la variabilité climatique et d'autres facteurs environnementaux que la pluviométrie n'intègre pas (voir revue dans Said 2003). Plusieurs études ont commencé à relier la performance des animaux (ex : Pettorelli et al. 2006, Rasmussen et al. 2006), la diversité des communautés (ex : Oindo 2002) aux variations spatiales et temporelles des NDVI, mais la relation entre NDVI et l'abondance des populations de différentes catégories d'ongulés a été peu étudiée (ex : Verlinden & Masogo 1997). De nouvelles données quantitatives spatialisées sur la qualité des sols sont également disponibles depuis peu avec la nouvelle carte mondiale des sols et ont commencé à être exploitées pour étudier la diversité des ongulés à l'échelle mondiale (Olff et al. 2002).

L'objectif de cet article est de voir si ces nouvelles variables macro-écologiques spatialisées (NDVI, variables quantitatives de la qualité du sol) permettent de mieux prédire l'abondance des différentes guildes d'herbivores de la savane africaine, que les simples paramètres de pluviométrie et de classe de sol utilisés dans les modèles de Fritz et al. (2002). J'ai comparé différents modèles basés sur les nouvelles variables, puis comparé les meilleurs modèles sélectionnés avec des modèles basés sur la pluie et les classes de qualité du sol.

Je prévois (1) que l'abondance des très grands herbivores, a priori plus sensibles à la quantité qu'à la qualité du fourrage (Van Soest 1982, Belovsky 1986, Owen-Smith 1988, Illius & Gordon 1992), soit mieux expliquée par la production primaire totale de l'année que par les paramètres de qualité du sol. La production primaire de l'année risque d'être par ailleurs particulièrement importante à la saison sèche suivante mais sous la forme de fourrage sec. L'intégration des NDVI dans le temps donnerait un estimateur intéressant de la productivité primaire et de la biomasse végétale sur pied dans les systèmes semi-arides (Du Plessis 1999, Milich & Weiss 2000, Schmidt & Karnieli 2000). Il peut donc être intéressant de définir une

variable résultant de l'intégration annuelle des NDVI comme estimateur de la production primaire totale.

(2) Les populations de méso-herbivores, plus petits (< 1 tonne), au contraire supposés plus sensibles à la qualité qu'à la quantité du fourrage disponible, seraient sans doute peu limitées par la quantité de fourrage annuelle mais davantage par la qualité du sol. Par contre, il peut être intéressant de tester si la quantité de fourrage vert, supposé de meilleure qualité que le fourrage sec, en saison sèche, a un effet sur leur abondance.

(3) On sait d'autre part que plus les graminées poussent rapidement, plus elles atteignent rapidement une forte proportion de composants moins digestibles pour les espèces paisseuses et deviennent rapidement moins riches en éléments azotés tels que les protéines par rapport aux stades les plus jeunes, échappant ainsi à la pression d'herbivorie. Par contre, au fur et à mesure que la plante croît, le niveau d'azote diminue moins rapidement sur les sols riches que sur les sols les plus pauvres (Scholes & Walker 1993, Prins & Olff 1998) et la qualité des plantes reste plus élevée sur les sols riches que sur les sols pauvres (Breman & De Witt 1983, Breman & Krul 1991). Les arbres débourrant lentement et progressivement seraient plutôt des espèces sempervirentes ou semi-sempervirentes. Le feuillage de ces essences produirait davantage de composés secondaires, en particulier sur les sols pauvres (Owen-Smith & Cooper 1987), le rendant moins appétent ou plus indigeste pour les espèces brouteuses que celui d'arbres poussant rapidement et caduques (Owen-Smith 1993). La rapidité de la repousse à la fois herbeuse et ligneuse pourrait être prise en compte par la vitesse de changement des niveaux de NDVI au cours de l'année.

On peut donc attendre que les "méso-paisseurs" et les "méso-brouteurs" (paisseurs et brouteurs pesant moins d'une tonne) soient respectivement négativement et positivement sensibles à la vitesse de changement des niveaux de NDVI, et qu'ils soient également sensibles à la qualité du sol, notamment pour sa teneur en azote.

(4) Les "méso-mixtes" - espèces à régime mixte de moins d'une tonne - et les méso-brouteurs étant sensibles à la compétition avec les gros herbivores, en particulier les éléphants (Fritz et al. 2002), on peut s'attendre à une réponse de ces catégories d'ongulés inverse de celle des éléphants par rapport aux indices développés à partir des NDVI et à un effet négatif de l'abondance des éléphants.

Matériels et méthodes

Données sur les communautés d'ongulés

Pour différents sites de savane africaine, j'ai utilisé des données de comptages antérieurs à l'intensification du braconnage des années 80, principalement compilées par Milligan et al. (1982), Delany & Happold (1979), Eltringham (1979), et Douglas-Hamilton (1987). J'ai également incorporé des données plus récentes d'abondance des antilopes pour les sites les mieux préservés selon l'Antelope Database 1998 (East 1999) et donnant des informations numériques pour l'ensemble de la communauté d'antilopes de plus de 20 kg en les complétant des données de comptages d'éléphants de l'African Elephant Database (1995 à 2007 : http://iucn.org/themes/ssc/sgs/afesg/aed/indexfr.htm) et de zèbres (Moehlman 2002).

Les hippopotames, les rhinocéros, les suidés, ni les antilopes de moins de 20 kg n'ont été inclus, par manque de données homogènes et suffisamment précises pour ces espèces. J'ai écarté de l'analyse les sites de milieu désertique, me concentrant sur les sites de savane (précipitations > 200 mm/an), et les sites très petits (< 500 km²) ou les bords de lacs pour lesquels il est difficile d'avoir une signature environnementale fiable du fait de la faible résolution des données de télédétection et de la présence d'eau à proximité.

Les données ont été exprimées en densité de biomasse métabolique ($\log_{10}(kg^{0.75}.km^{-2})$), en multipliant pour chaque espèce la densité d'individus par la masse métabolique d'un individu (Kleiber 1961). L'hippotrague rouan a été considéré comme un méso-paisseur pour les sites de l'Est et du Sud de l'Afrique et comme un méso-mixte pour les sites de l'Ouest et du Centre de l'Afrique (Schuette et al. 1998, Lamarque 2004).

Les polygones géoréférencés correspondant aux surfaces des 31 sites d'étude retenus ont été téléchargés sur le site de World Database on Protected Areas (WDPA) de l'UNEP-WCMC *http://www.unep-wcmc.org/wdpa* visité en mars 2007). Par croisement cartographique sous un système d'information géographique, avec le logiciel Arcview 3.2 © (ESRI, 380 New York Street, Redlands, CA, USA), j'ai attribué à chaque site les caractéristiques environnementales décrites en Figure 50.

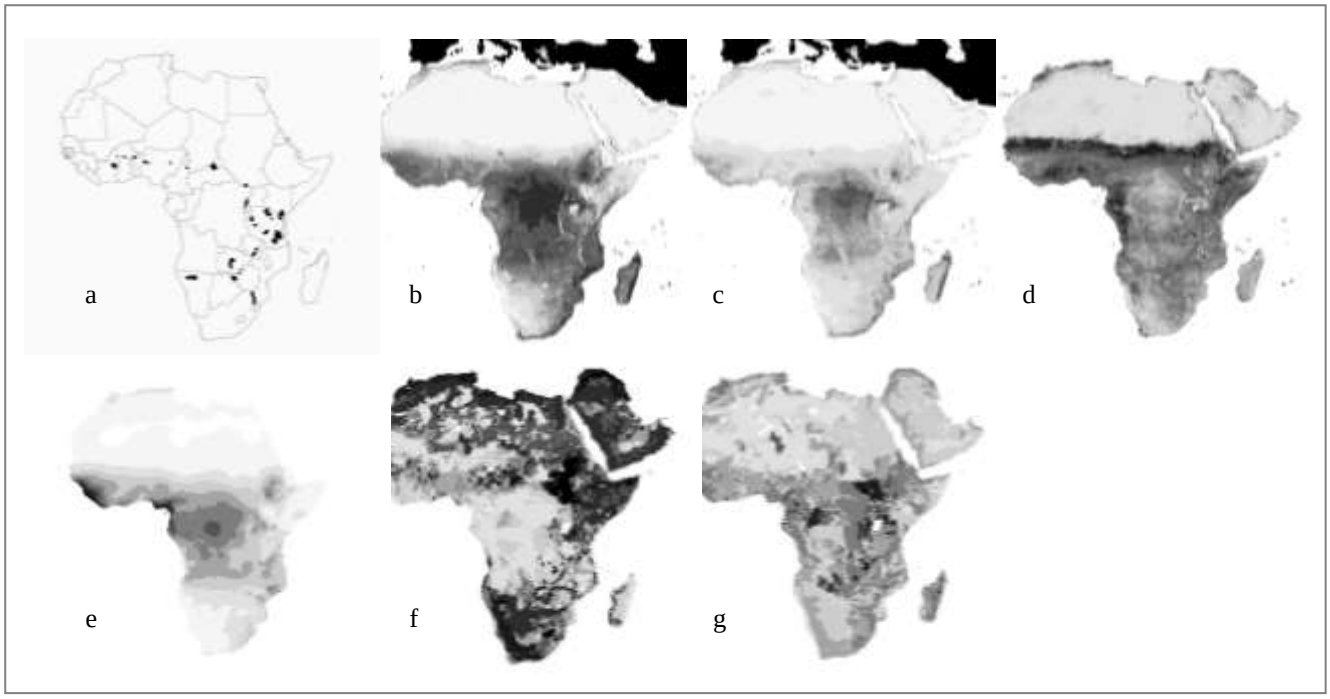


Figure 50 : Localisation des sites utilisés dans la méta-analyse et cartes d'intensité des différentes variables environnementales prises en compte dans les modèles*. a) Sites étudiés b) production annuelle (ANPROD), c) verdure minimale (MINPROD), d) vitesse de repousse (VITPROD), e) précipitation annuelle moyenne, f) teneur moyenne en bases échangeables (TEB) dans les horizons supérieurs du sol, g) teneur moyenne en azote du sol (N) dans les horizons supérieurs du sol. Les zones les plus sombres correspondent aux valeurs les plus fortes.*

*Données sur les NDVI (*Normalised Difference Vegetation Index*) et la pluviométrie*

Les valeurs des NDVI sont issues des données collectées par les satellites de la National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), et traitées par le Global Inventory Monitoring and Modeling Studies Group (GIMMS) de la NASA (National Aeronautical and Space Administration). Les NDVI ont été estimés à partir de deux bandes du capteur AVHRR, les longueurs d'onde quasi-infrarouge (NIR) et visibles (VIS), en utilisant l'algorithme suivant : NDVI = (NIR - VIS)/(NIR + VIS). Les moyennes de NDVI par décade ont été calculées à partir des données décadaires de 1982 à 2005. La moyenne de précipitation de long terme (RFE Long Term Mean) a été estimée à partir des données interpolées de mesures au pluviomètre pour la période de 1920 à 1980. La moyenne de court terme (Short Term Mean) est extraite des estimations satellites de pluviosité pour la période de 2001 à 2005. J'ai téléchargé les images correspondantes pour l'ensemble du continent africain, sur des pixels de 8 x 8 km (projection Albers equal area conic à partir du site de l'Africa data

dissemination financé par l'USAID : http://earlywarning.usgs.gov/adds/ (Tucker et al. 2005). Dans les calculs, j'ai conservé une échelle de valeurs brutes de 0 à 255 pour les NDVI (0-250 : NDVI, 255 : eau de surface). Pour retrouver les valeurs classiques de NDVI, il faudrait diviser par 250.

Les images téléchargées au format .bil, ont été regroupées en séries à partir desquelles j'ai pu calculer des images donnant, par pixel, les résultats de calculs de synthèse, avec le logiciel libre Windisp 4 (Pfirman et al. 1999). Ces images ont ensuite été exportées vers le logiciel Arcview 3.2 © (ESRI, 380 New York Street, Redlands, CA, USA) avec lequel elles ont été transformées en grilles sans projection, de résolution 0.07 degrés.

Les NDVI décadaires moyens ont été intégrés sur l'année pour donner un indicateur de la productivité primaire annuelle moyenne (variable ANPROD). J'ai également intégré les NDVI décadaires moyens sur des périodes de 2 mois (décalées d'un mois) pour produire un indicateur de la production primaire bimensuelle moyenne. J'ai ensuite identifié les deux mois pour lesquels cet indice était minimal comme indicateur du niveau de verdure le plus faible dans l'année (MINPROD).

J'ai émis l'hypothèse qu'une amplitude faible de NDVI sur une période longue pour atteindre le maximum de NDVI traduirait une repousse plus douce en début de saison des pluies et plus étalée dans le temps qu'une amplitude rapide obtenue sur un court pas de temps. Afin de pouvoir comparer les vitesses de repousses conduisant à la verdure maximale entre sites, j'ai normalisé au préalable les valeurs de NDVI en divisant toutes les valeurs par décade par la valeur maximale de NDVI dans l'année. J'ai calculé la pente maximale du changement de NDVI sur des périodes de 2 mois (séries de 6 décades décalées d'un mois, donc 12 par an) en prenant la différence entre le NDVI maximum et le NDVI minimum de chaque série. Un indice de vitesse maximale sur une durée minimale de repousse est ainsi donnée par la pente la plus forte observée dans l'année moyenne (variable VITPROD) (Figure 50). Pour chaque site, j'ai attribué la valeur moyenne de chaque variable calculée sur les valeurs prises par chaque pixel contenu à l'intérieur des limites du site.

Afin de pouvoir mieux discuter les résultats, j'ai également utilisé la carte de la structure des formations végétales de l'Afrique (*Global Land Cover 2000 database. European Commission, Joint Research Centre, 2003.* http://www-gem.jrc.it/glc2000), avec une résolution spatiale de 0.00892857 degrés décimaux afin d'affecter à chaque site une estimation grossière moyenne de la densité du couvert ligneux et du couvert herbacé.

Données sur la qualité du sol

J'ai utilisé les données sur la qualité du sol dérivées de la *FAO-UNESCO World soil map of the World* par l'ISRIC (*International Soil Reference and Information Center*) (Batjes 2005) répertoriées dans une grille avec une résolution de 0.5 degrés. Les différents paramètres sur les sols de la base de données (http://www.isric.org/UK) sont soit issus de mesures sur certains sites, soit estimés à partir des informations sur la nature des unités de sol (Batjes 2005).

Olff et al. (2002) ont émis l'hypothèse que la quantité d'éléments nutritifs disponibles pour les plantes est proportionnelle à l'ensemble des bases échangeables (TEB, *total exchangeable bases*). J'ai repris cet indice, la TEB moyenne (exprimée Cmol/kg) par unité cartographique, comme indicateur de la qualité du sol pour les plantes. On peut également faire l'hypothèse que les plantes sur sol riche en azote auront a priori une plus grande teneur en azote digestible (protéines solubles) et donc une meilleure qualité que sur les sols plus pauvres en azote. J'ai calculé les TEB et teneurs en azote moyennes (Cmol/kg) par unité cartographique à partir des données disponibles des moyennes par type de sol et de la surface relative de chaque type de sol dans chaque unité cartographique pour deux classes de profondeurs (30-100 cm et 0-30 cm). Les valeurs de concentration de bases échangeables et les teneurs en azote dans les horizons superficiels (0-30 cm) et plus profonds (30-100 cm) étant très corrélés (test de Pearson, rho = 0.96 pour TEB, et rho = 0.65 pour les teneurs en azote), j'ai pris la moyenne des valeurs dans les deux horizons (N pour l'azote et T pour la TEB) pour avoir une partie de l'information portée par les deux, les arbres et les arbustes étant supposés davantage répondre aux valeurs en profondeur alors que la strate herbacée devrait être plus sensible aux valeurs de surface.

J'ai également utilisé la carte des sols et les informations de Bell (1982) pour attribuer une classe de qualité du sol (facteur SOIL) à chaque site de la base de données afin de construire des modèles similaires à ceux de Fritz et al. (2002) avec notre importante base de données. La classification du sol de Bell (1982) distingue grossièrement les sols volcaniques considérés comme fertiles (classe H), des sols dérivés du bouclier primaire considérés comme infertiles (classe L), et des autres sols considérés comme intermédiaires (classe M).

Analyses

J'ai considéré les modèles linéaires simples de relation entre la densité de biomasse métabolique et chaque indice transformé en log10 : *anprod* (indice de production primaire annuelle), *minprod* (indice du niveau de verdure le plus faible dans l'année), et *vitprod* (indice de vitesse maximale de changement de verdure sur une durée minimale de repousse). Ces modèles les plus simples sont censés intégrer à la fois la pluviométrie et la qualité du sol. Toutefois pour évaluer la part relative de l'aspect production (quantitatif) et de la qualité, et au vu des corrélations entre variables (Tableau 26), j'ai également considéré le résidu *ran* de *anprod* par *n* (concentration azote en log10) et *t* (concentration en bases échangeables en log10) , comme indicateur de la production à qualité de sol constante, *rmin* et *rvit* les résidus de *minprod* et *vitprod* par *n*, comme indicateurs de la production durant la période moindre repousse de végétation et de la vitesse de repousse à qualité de sol constante.

J'ai comparé l'ensemble de ces modèles par leurs AIC (*Aikaike Information Criteria*) corrigés (AICc) pour de petits échantillons (Burnam & Anderson 2002). Les meilleurs modèles retenus, i.e. ceux présentant le plus petit AICc, avec un écart avec l'AIC minimum (delta) inférieur à 2, ont été ensuite comparés avec les modèles basés sur la pluviométrie (*rain*) et les classes de sol (SOIL) de Fritz et al. (2002) pour pouvoir discuter de l'intérêt des nouvelles variables par rapport à ces paramètres.

L'ensemble des analyses ont été réalisées avec le logiciel *R.2.4.1* (R Development Core Team 2006).

Tableau 26 : Corrélations entre variables du milieu transformées en log10.

En gras, les corrélations significatives à p=0.05, en utilisant le test de Spearman.

	azote	bases échan-geables	pluie	production primaire annuelle	niveau de verdure minimal	vitesse de repousse	% herbe	% arbustes	% arbres
	n	t	rain	anprod	minprod	vitprod	grass	shrub	tree
n		0.12	0.26	**0.45**	**0.41**	**-0.40**	0.16	-0.01	0.34
t	0.12		**-0.43**	-0.24	-0.08	-0.03	-0.21	-0.32	-0.07
rain	0.26	**-0.43**		**0.63**	**0.44**	-0.28	0.00	0.13	**0.55**
anprod	**0.45**	-0.24	**0.63**		**0.92**	**-0.72**	**0.35**	0.10	**0.68**
minprod	**0.41**	-0.08	**0.44**	**0.92**		**-0.78**	0.27	0.12	**0.62**
vitprod	**-0.40**	-0.03	-0.28	**-0.72**	**-0.78**		-0.02	0.02	**-0.45**
% herbe	0.16	-0.21	0.00	**0.35**	0.27	-0.02		**0.39**	-0.15
% arbustes	-0.01	-0.32	0.13	0.10	0.12	0.02	**0.39**		-0.31
% arbres	0.34	-0.07	**0.55**	**0.68**	**0.62**	**-0.45**	-0.15	-0.31	

Résultats

Abondance totale des grands herbivores

La qualité du sol apparaît dans les meilleurs modèles retenus. Ce paramètre semble donc jouer un rôle important dans l'explication de la variation de la densité totale de communautés d'herbivores (Tableaux 27 et 28). Le modèle prenant en compte la repousse minimale de saison sèche *rmin* et les teneurs en azote et TEB, avec un effet combiné positif des deux paramètres (Tableau 29), renvoie le meilleur AICc. Toutefois, le modèle plus simple prenant uniquement le sol en tant que facteur avec 3 classes et celui avec les classes de sol et la pluie sont également intéressants (delta < 2). Ils renvoient aux résultats de Fritz et al. (2002) indiquant que l'abondance des peuplements est beaucoup plus importante sur les sols riches que sur les sols pauvres (Tableau 29, Figure 51).

Abondance des mégaherbivores

L'importance de la qualité du sol dans la variabilité de l'abondance totale du peuplement semble davantage liée à la sensibilité des mésoherbivores qu'à celle des mégaherbivores. En effet, on retrouve également le résultat de Fritz et al. (2002) montrant l'indépendance des mégaherbivores, ici l'éléphant et la girafe, vis à vis de la qualité du sol. Par contre, la verdure minimale de saison sèche semble être un meilleur paramètre explicatif de leur biomasse que la pluie seule (modèle *rmin* : $R^2 = 0.44$, modèle *rain* : $R^2 = 0.01$, contre *rain* : $R^2 = 0.42$ pour le jeu de données de Fritz et al. 2002, Tableau 29). Si l'on ne considère que l'éléphant, on retrouve un effet positif de *rmin* sur son abondance ($R^2 = 0.48$, Tableau 29) étant donné que la biomasse des mégaherbivores est constituée à 91 % en moyenne (sd =13.6 %) par les éléphants.

Abondance des mésoherbivores : méso-paisseurs, méso-brouteurs et méso-mixtes

On retrouve chez l'ensemble des méso-herbivores et en particulier chez les méso-paisseurs l'importance de la qualité du sol qui intervient dans les meilleurs modèles retenus (Tableaux 27 et 28). Ceci est peut-être lié au fait que, dans notre jeu de données, une grande proportion de la biomasse totale (53%, sd: 18 %) est liée à celle des méso-herbivores et que les méso-paisseurs constituent en moyenne plus de 89.4 % (sd: 8.5 %) de la biomasse des méso-herbivores. Pour l'ensemble des méso-herbivores, les modèles avec les classes de sol, avec ou sans la pluie, semblent équivalents à ceux prenant en compte *rmin* et la qualité du sol avec les

variables continues *n* et *t* (delta < 2) (Tableaux 27 et 28). Dans tous les cas, on note l'effet positif de la qualité du sol sur l'abondance des méso-herbivores (Tableau 29, Figure 51).

Pour les méso-paisseurs, considérés seuls ou avec la moitié de la biomasse des mixte feeders, seul les modèles classes de sol avec ou sans pluie ont été retenus, avec un même effet positif de la qualité du sol sur l'abondance. Cependant, on a pu voir que les modèles intégrant *rmin* n'étaient pas très éloignés en termes d'AICc pour expliquer les variations de densité de cette catégorie (Tableau 28). Contrairement à nos prédictions, la vitesse de repousse indiquée par la vitesse de changement du NDVI ne semble pas jouer un rôle prépondérant pour les méso-paisseurs.

Tout comme dans l'étude de Fritz et al. (2002), aucun effet linéaire vraiment marqué de la pluie ni du sol sur la biomasse des méso-mixte feeders n'a été détecté. Les meilleurs modèles retenus ne paraissent en effet pas meilleurs que le modèle constant (delta < 2). Le modèle avec *n, t* et l'interaction de *n* et *t* explique tout de même 30% de la variabilité de l'abondance des méso-mixte (Tableaux 27, 28 et 29). C'est peut-être pourquoi la qualité du sol, indiquée par les variables continues *t* et *n*, semble avoir un effet sur la biomasse des méso-brouteurs ajoutée de la moitié de celle des mixtes, alors que Fritz et al. (2002), en utilisant les classes de sol, ne trouvaient pas d'effet de la qualité du sol sur l'abondance des méso-brouteurs. Si la teneur en azote du sol est assez élevée, la biomasse des méso-brouteurs augmente avec la teneur en bases échangeables du sol, et d'autant plus rapidement que la concentration en azote est importante, comme chez les ongulés méso-mixtes considérés séparément (Tableau 29).

De plus, si l'on considère les méso-brouteurs à part, sans les méso-mixtes, l'effet de la vitesse de repousse semble également être un facteur important puisque les méso-brouteurs (essentiellement grands koudous et élands) semblent se distribuer majoritairement dans les zones où le changement de verdure est le plus rapide comme le suggèrent les deux modèles sélectionnés, basés sur les paramètres *vitprod* et *rvit* (Tableaux 28 et 29, Figure 51).

Tableau 27 : Résultats de sélection de modèles basés sur les variables NDVI et les variables continues de la qualité du sol pour les différentes catégories d'ongulés étudiées sur 31 sites.

méso-paisseurs 1 : biomasse des méso-paisseurs (méso-paisseurs 2) + moitié de la biomasse des méso-mixtes ; méso-brouteurs 1 : biomasse des méso-brouteurs (méso-brouteurs 2) + moitié de la biomasse des meso-mixtes. Les AICc des modèles en gras présentent moins de 2 d'écart avec le modèle ayant le plus petit AICc et sont considérés comme les meilleurs modèles dans le jeu étudié.

modèle	total		mégaherbivores		éléphants		mésoherbivores		méso-paisseurs 1		méso-brouteurs 1		méso-paissuers 2		méso-brouteurs 2		méso-mixtes	
	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta
anprod	34.29	9.62	30.62	10.34	30.39	8.62	49.80	13.15	51.44	12.32	42.39	5.50	53.64	10.99	23.44	5.22	50.06	3.49
ran+t+n+ran:t+t:n+ran:n+ran:t:n	34.72	10.05	38.95	18.67	40.31	18.54	47.89	11.24	50.39	11.28	48.09	11.20	53.72	11.07	48.18	29.96	58.99	12.43
ran+t+n+ran:t+t:n+ran:n	34.37	9.70	38.91	18.63	40.01	18.25	44.35	7.70	46.65	7.53	47.01	10.12	49.82	7.17	44.62	26.40	56.18	9.62
ran+t+n+ran:t+t:n	30.77	6.10	35.43	15.15	36.92	15.15	41.58	4.93	43.78	4.66	42.92	6.03	46.84	4.19	38.42	20.20	52.26	5.69
ran+t+n+ran:t+ran:n	34.86	10.19	37.64	17.36	38.35	16.59	53.21	16.56	54.64	15.53	48.50	11.62	56.43	13.78	38.43	20.21	56.27	9.71
ran+t+n+t:n+ran:n	31.54	6.87	35.28	15.01	36.38	14.62	41.66	5.01	44.08	4.97	43.32	6.43	47.47	4.83	39.69	21.47	52.50	5.94
ran+t+n+ran:t	35.43	10.77	34.82	14.55	35.03	13.27	52.72	16.07	54.04	14.93	47.84	10.95	55.56	12.91	33.25	15.03	57.11	10.55
ran+t+n+t:n	28.37	3.71	32.16	11.88	33.68	11.92	38.88	2.23	41.21	2.09	39.69	2.80	**44.48**	**1.84**	34.54	16.32	48.90	2.34
ran+t+n+ran:n	31.64	6.97	34.65	14.37	35.31	13.54	49.84	13.19	51.28	12.17	45.84	8.95	53.13	10.48	34.51	16.29	53.55	6.99
ran+t+ran:t	35.17	10.50	31.90	11.62	31.93	10.17	51.13	14.48	53.08	13.96	48.65	11.76	55.26	12.61	28.88	10.66	56.50	9.94
t+n+t:n	31.34	6.67	41.78	21.50	46.09	24.32	**37.16**	**0.51**	39.71	0.59	**36.89**	**0.00**	**43.21**	**0.56**	30.32	12.10	**46.56**	**0.00**
ran+n+ran:n	31.91	7.25	32.13	11.85	34.05	12.29	50.61	13.96	51.77	12.66	44.51	7.62	53.62	10.97	30.32	12.10	50.89	4.32
ran+t+n	32.52	7.85	32.07	11.79	32.25	10.48	49.62	12.97	50.97	11.85	45.14	8.25	52.55	9.90	30.18	11.96	54.29	7.73
ran+t	32.37	7.70	29.42	9.14	29.40	7.63	48.27	11.62	50.22	11.10	45.79	8.90	52.42	9.77	26.45	8.23	53.65	7.08
ran+n	32.12	7.45	29.68	9.41	31.20	9.43	49.83	13.18	50.95	11.83	43.45	6.56	52.58	9.93	26.70	8.48	51.51	4.95
t+n	35.49	10.82	40.26	19.98	43.74	21.97	48.28	11.63	49.83	10.71	42.18	5.29	51.63	8.99	26.63	8.41	51.52	4.95
ran	32.46	7.80	27.32	7.04	28.60	6.83	48.96	12.31	50.68	11.57	43.69	6.80	52.93	10.29	23.56	5.34	50.94	4.38
t	35.11	10.44	37.76	17.48	41.10	19.33	47.07	10.42	49.18	10.06	43.05	6.16	51.55	8.91	23.40	5.18	51.06	4.50
n	34.90	10.23	37.94	17.67	42.24	20.48	48.56	11.91	49.87	10.76	40.75	3.86	51.70	9.06	23.71	5.49	49.00	2.44
minprod	31.23	6.56	26.89	6.61	28.23	6.47	48.66	12.01	50.16	11.04	42.35	5.46	52.23	9.59	22.75	4.53	49.37	2.81
constant	34.97	10.30	35.68	15.40	39.81	18.05	47.80	11.15	49.68	10.57	41.18	4.29	52.09	9.44	20.99	2.77	48.59	2.02
rmin+t+n+rmin:t+t:n+rmin:n+rmin:t:	29.29	4.63	32.82	12.54	35.70	13.93	44.32	7.67	47.42	8.30	49.34	12.45	51.54	8.89	45.24	27.02	58.63	12.07
rmin+t+n+rmin:t+t:n+rmin:n	31.11	6.45	33.49	13.21	35.90	14.14	41.14	4.49	43.99	4.87	46.93	10.04	47.86	5.21	42.17	23.95	55.95	9.39
rmin+t+n+rmin:t+t:n	27.61	2.94	29.95	9.67	32.23	10.47	39.85	3.20	42.24	3.13	43.35	6.46	45.63	2.99	36.28	18.06	51.92	5.36
rmin+t+n+rmin:t+rmin:n	35.04	10.37	30.26	9.98	32.42	10.66	53.65	17.00	55.00	15.89	48.95	12.06	56.70	14.06	36.19	17.97	56.54	9.98
rmin+t+n+t:n+rmin:n	27.96	3.30	30.12	9.84	33.17	11.40	**38.00**	**1.35**	40.92	1.81	43.06	6.18	44.93	2.28	38.28	20.06	52.57	6.00
rmin+t+n+rmin:t	34.93	10.27	28.09	7.81	29.31	7.54	52.68	16.03	54.07	14.96	48.32	11.43	55.68	13.04	31.10	12.88	56.96	10.40
rmin+t+n+t:n	**24.67**	**0.00**	26.99	6.72	29.88	8.11	**36.65**	**0.00**	39.11	0.00	39.98	3.09	**42.64**	**0.00**	33.85	15.63	49.00	2.44
rmin+t+n+rmin:n	31.71	7.04	27.08	6.81	29.88	8.11	50.29	13.64	51.63	12.52	45.49	8.60	53.36	10.71	33.51	15.29	53.52	6.96
rmin+t+rmin:t	34.33	9.67	25.34	5.06	26.23	4.47	51.00	14.35	52.96	13.85	48.77	11.88	55.13	12.49	26.71	8.49	56.27	9.70
rmin+n+rmin:n	33.15	8.48	24.15	3.88	26.83	5.07	51.11	14.46	52.23	13.12	43.19	6.30	54.04	11.40	29.13	10.91	50.25	3.68
rmin+t+n	31.99	7.32	25.31	5.03	27.14	5.38	49.59	12.94	51.02	11.90	45.03	8.14	52.69	10.04	29.49	11.27	53.87	7.30
rmin+t	31.71	7.04	22.84	2.56	24.33	2.57	48.18	11.53	50.18	11.07	45.81	8.92	52.45	9.81	25.73	7.51	53.50	6.94
rmin+n	33.53	8.86	22.57	2.30	24.35	2.59	50.62	13.97	51.83	12.71	43.07	6.18	53.59	10.94	25.76	7.54	50.93	4.37
rmin	33.74	9.08	**20.28**	**0.00**	**21.76**	**0.00**	49.70	13.05	51.50	12.38	43.61	6.72	53.85	11.21	22.50	4.28	50.74	4.18
vitprod	36.32	11.65	35.36	15.08	39.23	17.46	49.98	13.33	51.77	12.66	42.11	5.22	54.04	11.39	**18.22**	**0.00**	49.25	2.69
rvit+t+n+rvit:t+t:n+rvit:n +rvit:t:n	36.51	11.85	45.30	25.02	50.69	28.92	42.74	6.09	46.20	7.09	48.24	11.35	50.92	8.28	43.98	25.76	58.91	12.34
rvit+t+n+rvit:t+t:n+rvit:n	33.17	8.51	41.29	21.01	46.72	24.96	39.34	2.69	42.52	3.40	46.23	9.34	47.03	4.38	39.14	20.92	56.88	10.32
rvit+t+n+rvit:t+t:n	33.08	8.41	43.74	23.46	48.15	26.39	41.13	4.48	43.68	4.57	42.90	6.01	47.18	4.54	33.20	14.98	53.29	6.72
rvit+t+n+rvit:t+rvit:n	36.13	11.47	37.67	17.39	43.17	21.41	50.49	13.84	52.11	13.00	47.21	10.32	54.27	11.62	33.17	14.95	57.88	11.32
rvit+t+n+t:n+rvit:n	34.68	10.02	39.63	19.36	43.93	22.17	39.10	2.45	42.26	3.14	43.30	6.41	46.57	3.92	33.07	14.85	52.98	6.42
rvit+t+n+rvit:t	33.85	9.18	41.31	21.03	44.91	23.14	47.95	11.30	49.51	10.39	43.85	6.96	51.53	8.89	29.14	10.92	54.77	8.21
rvit+t+n+t:n	33.09	8.42	41.03	20.76	44.95	23.19	39.39	2.74	42.04	2.92	40.17	3.28	45.59	2.95	28.16	9.94	49.73	3.17
rvit+t+n+rvit:n	41.33	16.66	36.34	16.06	41.06	19.29	54.21	17.56	55.75	16.64	46.29	9.40	57.55	14.91	28.06	9.84	55.36	8.79
rvit+t+rvit:t	31.99	7.32	38.45	18.17	41.83	20.06	45.47	8.82	47.46	8.35	47.14	10.25	49.97	7.33	25.25	7.03	55.59	9.03
rvit+n+rvit:n	40.11	15.44	33.32	13.04	38.76	17.00	53.88	17.23	55.17	16.06	43.62	6.73	56.96	14.32	24.02	5.80	52.04	5.48
rvit+t+n	38.23	13.56	38.40	18.12	41.89	20.13	51.12	14.47	52.66	13.55	44.42	7.53	54.48	11.83	24.75	6.53	53.50	6.93
rvit+t	37.65	12.98	35.70	15.42	39.04	17.27	49.70	13.05	51.80	12.69	45.55	8.66	54.19	11.54	21.54	3.32	53.31	6.74
rvit+n	37.38	12.71	36.09	15.81	40.65	18.89	51.21	14.56	52.52	13.40	42.84	5.95	54.35	11.71	21.19	2.97	50.77	4.21
rvit	37.27	12.60	33.67	13.39	38.04	16.27	50.26	13.61	52.14	13.02	43.47	6.58	54.55	11.90	**18.35**	**0.13**	50.61	4.04

Absence d'effet des mégaherbivores/éléphants ?

J'ai étudié les relations des densités de biomasse de chaque catégorie d'ongulés avec le résidu de densité de biomasse des éléphants par *rain+n+t*, avec le résidu par *rain+SOIL*, et le résidu par *rmin* mais sans jamais obtenir de R^2>0.03 et ces modèles sont très loin, en termes d'AICc, derrière ceux retenus avec les variables environnementales.

Tableau 28 : Comparaison des nouveaux modèles sélectionnés avec les modèles utilisant les classes de sol et la pluviométrie. *Les modèles sélectionnés (delta < 2) sont en gras.*

modèle	total		méga-herbivores		éléphant		méso-herbivores		méso-paisseurs 1		méso-brouteurs 1		méso-paisseurs 2		méso-brouteurs 2		meso-mixtes	
	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta	AICc	delta
rmin			20.28	**0.00**	21.76	**0.00**												
rmin+t+n+t:n+rmin:n							38.00	4.41	40.92	7.25								
rmin+t+n+t:n	24.67	**1.38**					36.65	3.05	39.11	5.44			42.64	7.41				
t+n+t:n							37.16	3.56	39.71	6.04	36.89	**0.00**	43.21	7.97			46.56	**0.00**
ran+t+n+t:n													44.48	9.24				
vitprod															18.22	**0.00**		
rvit															18.35	**0.13**		
rain+SOIL+rain:SOIL	26.06	2.77	46.46	26.18	47.65	25.89	36.97	3.37	36.93	3.26	53.71	16.82	38.63	3.39	37.79	19.57	60.27	13.71
rain+SOIL	24.28	**0.99**	42.20	21.92	45.08	23.32	33.65	**0.05**	33.67	**0.00**	48.04	11.15	35.24	**0.00**	28.35	10.13	55.72	9.16
SOIL	23.29	**0.00**	39.62	19.34	43.89	22.12	33.60	**0.00**	34.37	**0.70**	45.05	8.16	35.76	**0.52**	24.64	6.42	53.11	6.54
rain	36.76	13.47	37.76	17.48	40.27	18.51	49.31	15.71	50.92	17.25	43.36	6.47	53.41	18.18	23.63	5.41	51.06	4.50
constant																	48.59	2.02

Tableau 29 : Coefficients des meilleurs modèles retenus disposés par ordre croissant d'AICc pour chaque catégorie d'herbivore.

*Les modèles sont séparés par les traits horizontaux. Pour les paramètres marqués d'une *(valeur moyenne de l'abondance pour chaque classe de facteur), la valeur donnée pour l'estimateur est à retrancher de celle du premier coefficient du modèle pour avoir la vraie valeur du coefficient.*

sp	coefficient	Estimate	SE	t	p	R²
total	SOIL H	3.3512	0.1421	23.578	0.000	0.42
	SOIL L*	-0.7051	0.1589	-4.437	0.000	
	SOIL M*	-0.4689	0.1925	-2.436	0.021	
	SOIL H	1.7958	1.2075	1.487	0.149	0.45
	rain	0.5382	0.415	1.297	0.206	
	SOIL L*	-0.7217	0.1575	-4.581	0.000	
	SOIL M*	-0.5123	0.1931	-2.654	0.013	
	intercept	11.74	3.2591	3.602	0.001	0.5
	rmin	1.682	0.5419	3.104	0.005	
	t	-9.064	3.044	-2.978	0.006	
	n	-10.788	3.6425	-2.962	0.006	
	t:n	10.9128	3.3861	3.223	0.003	
méga-herbivores	intercept	2.3265	0.05576	41.72	0.000	0.44
	rmin	2.53725	0.53371	4.754	0.000	
éléphant	intercept	2.2782	0.05712	39.887	0.000	0.48
	rmin	2.85083	0.54665	5.215	0.000	
méso-herbivores	SOIL H	3.2355	0.1678	19.276	0.000	0.46
	SOIL L*	-0.9137	0.1877	-4.869	0.000	
	SOIL M*	-0.6104	0.2273	-2.686	0.012	
	SOIL H	1.0029	1.4046	0.714	0.481	0.51
	rain	0.7725	0.4827	1.6	0.121	
	SOIL L*	-0.9374	0.1832	-5.116	0.000	
	SOIL M*	-0.6728	0.2246	-2.996	0.006	
méso-paisseurs 1	SOIL H	0.6931	1.4051	0.493	0.626	0.54
	rain	0.875	0.4828	1.812	0.081	
	SOIL L*	-0.9848	0.1833	-5.373	0.000	
	SOIL M*	-0.6936	0.2247	-3.087	0.005	
	SOIL H	3.222	0.1699	18.959	0.000	0.48
	SOIL L*	-0.9579	0.19	-5.042	0.000	
	SOIL M*	-0.6229	0.2301	-2.707	0.011	

sp	coefficient	Estimate	SE	t	p	R²
meso-brouteurs 1	intercept	15.28	4.593	3.326	0.003	0.37
	t	-11.584	4.231	-2.738	0.012	
	n	-16.465	5.213	-3.158	0.004	
	t:n	13.753	4.769	2.884	0.008	
méso-paisseurs 2	SOIL H	0.6918	1.4411	0.48	0.635	0.55
	rain	0.8736	0.4952	1.764	0.089	
	SOIL L*	-1.0354	0.188	-5.507	0.000	
	SOIL M*	-0.7028	0.2304	-3.05	0.005	
	SOIL H	3.2167	0.1738	18.508	0.000	0.5
	SOIL L*	-1.0085	0.1943	-5.19	0.000	
	SOIL M*	-0.6323	0.2353	-2.687	0.012	
méso-brouteurs 2	intercept	-6.714	3.232	-2.078	0.053	0.26
	vitprod	4.113	1.7	2.419	0.027	
	intercept	1.34445	0.06688	20.103	0.000	0.24
	rvit	3.06144	1.32634	2.308	0.034	
méso-mixtes	intercept	17.703	5.495	3.222	0.004	0.32
	t	-13.885	5.061	-2.743	0.012	
	n	-18.858	6.236	-3.024	0.006	
	t:n	16.058	5.705	2.815	0.010	

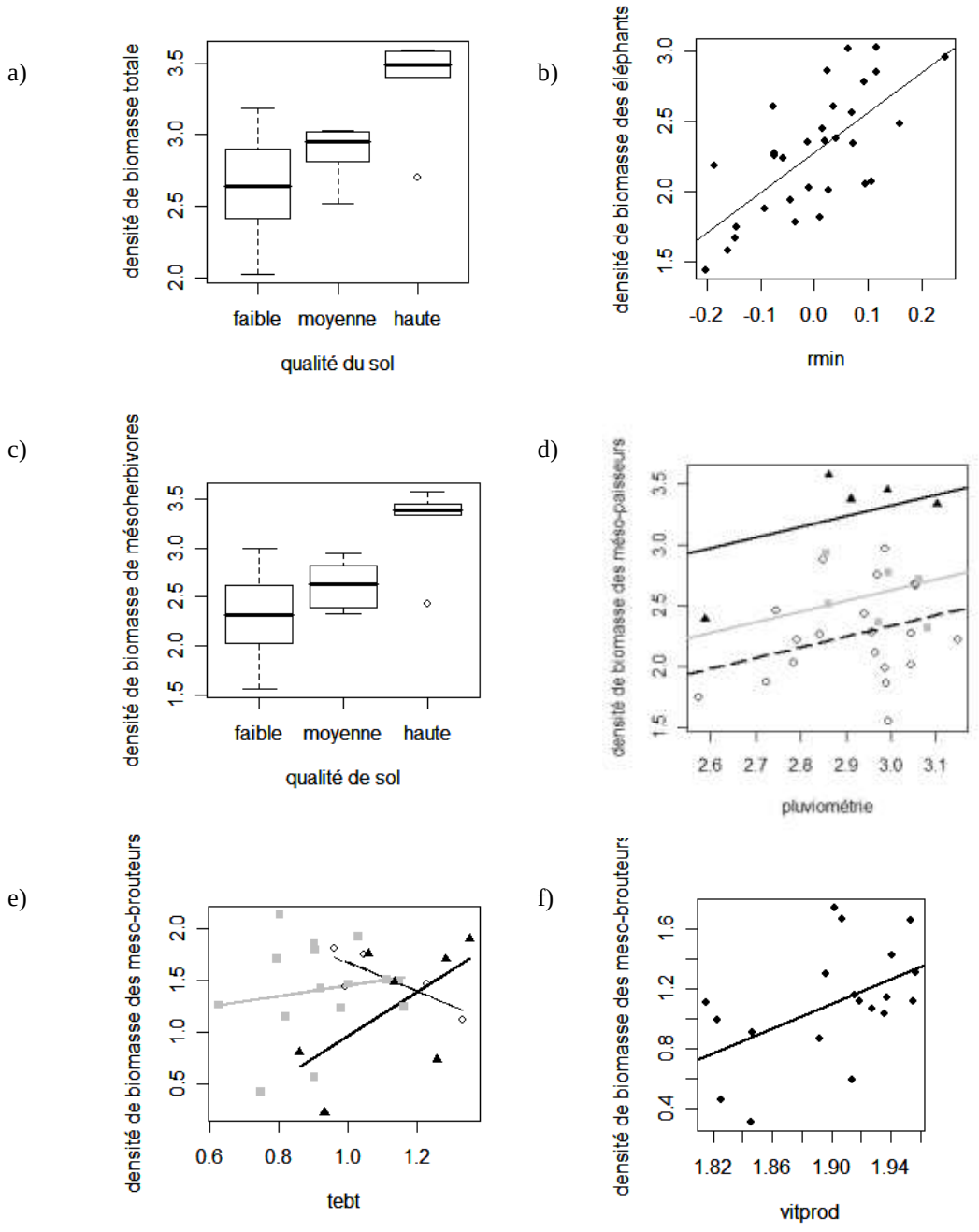


Figure 51 : Réponse des différentes catégories d'ongulés aux variations de variables environnementales en termes de variations spatiales de densité de biomasse. *Les données de densité sont exprimées en $log_{10}kg^{0.75}$, et celles de pluviométrie en $log_{10}mm$. a) total herbivores, b) éléphant, c) méso-herbivores d) méso-paisseurs+moitié méso-mixte, triangles noirs : classe de qualité de sol 'haute', carrés gris : 'moyenne', ronds blancs : 'faible', e) méso-brouteurs+moitié méso-mixtes, en noir valeurs de n > 0.9, en gris : 0.81<n<0.9, en blanc : n<0.81, f) méso-brouteurs.*

Discussion

Effet des variables environnementales sur l'abondance des différentes guildes

H1 : La théorie indique que les herbivores de plus grande masse corporelle, de par leur plus grande efficacité digestive et leurs plus faibles demandes métaboliques par unité de masse (Belovsky 1986, Illius & Gordon 1992), peuvent survivre sur des ressources de plus faible valeur nutritionnelle que les espèces plus petites mais ne peuvent survivre dans des zones où les plantes aliments sont en trop faible abondance. Les résultats semblent confirmer l'indépendance des mégahervivores vis à vis de la qualité du sol. Par contre, l'hypothèse de départ n'est pas vérifiée dans le sens où ce n'est pas la production primaire annuelle qui semble le plus limiter l'abondance des mégaherbivores, et plus particulièrement celle des éléphants, mais l'intensité de verdure dans la période de l'année où celle ci est la plus basse, c'est à dire très probablement en saison sèche. La forte corrélation significative entre le paramètre *minprod* et la densité estimée du couvert de ligneux (Tableau 27) suggère que cette verdure serait davantage liée à la présence du feuillage des ligneux qu'à celle de la strate herbacée. Bien que tolérants et consommant de grande quantité d'écorce en saison sèche (Estes 1997), les éléphants seraient donc limités par l'abondance de ressources ligneuses vertes à leur disposition à cette période. Mais cette interprétation pourrait être nuancée par l'hypothèse d'une préférence des éléphants pour les milieux avec davantage de couvert, pas forcément pour des raisons alimentaires liées à la quantité de fourrage vert sur pied. Toutefois, j'ai testé que le modèle avec simplement la densité de couvert en ligneux comme paramètre expliquait moins bien l'abondance des éléphants que *rmin* (delta > 7).

H2 : Comme supposé, l'abondance des espèces plus petites semble reliée positivement à la qualité du sol. Ceci conforte les travaux de nombreux auteurs qui ont établi que les ongulés plus petits peuvent subsister sur des zones moins productives mais seulement si les plantes présentent une grande qualité (Jarman 1974, Bell 1982, Soest 1982, Belovsky 1986, Owen-Smith 1988, Van Illius & Gordon 1992, Belovsky 1997). Il semble que ce soit surtout l'effet du sol qui soit important, étant donné que le modèle simple avec le sol comme facteur semble aussi intéressant que celui utilisant le niveau de verdure de saison sèche contrôlée pour la teneur en azote du sol (*rmin*), et *t* et *n* comme paramètres.

H3 : Pour les méso-paisseurs, la vitesse de changement de NDVI n'apparaît pas dans les meilleurs modèles. Mais ceci peut être lié au fait que cet indice intègre peut-être surtout la vitesse de repousse des ressources ligneuses et non pas celle de la strate herbacée ou alors que

la teneur en fibre de la ressource herbeuse qu'il est sensé indiquer est moins limitante que la qualité du sol. En effet, la classe de qualité de sol apparaît systématiquement dans les meilleurs modèles retenus.

Prins & Olff (1998) ont émis l'hypothèse que la quantité de fourrage disponible à chaque saison sèche déterminerait, à travers la condition des animaux, les taux de natalité et de mortalité dans la population des paisseurs et donc leur abondance. Le niveau de pluie associé à la qualité du sol semble mieux prédire l'abondance des méso-paisseurs que le niveau de verdure moyen sur l'ensemble du site en saison sèche (Tableau 29). Ceci est peut-être dû au fait que les variations de précipitation expliquent davantage les variations de la production primaire au niveau de la strate herbacée que *rmin*. En effet, comme on l'a vu, *rmin* serait plutôt un indicateur de la quantité de biomasse produite par le feuillage des ligneux que n'utilisent que très peu les paisseurs. Une autre hypothèse est que la densité de points d'eau de surface en saison sèche limite certainement le domaine réellement disponible et la quantité de ressource fourragère pour ces espèces. En effet, celles ci doivent limiter leurs déplacements à proximité des points d'eau pour s'abreuver régulièrement et limiter leurs dépenses énergétiques. On peut penser que les zones plus arrosées présentent une plus grande richesse en points d'eau permanents et donc de plus grandes surfaces périphériques disponibles pour les populations de méso-paisseurs.

Pour les méso-brouteurs, la qualité du sol semble moins déterminante. C'est la vitesse de changement de NDVI qui semble mieux prédire la variation de leur abondance ($R^2 = 0.26$). Les ligneux sur lesquels se nourrissent les méso-brouteurs sont connus pour débourrer progressivement en fin de saison sèche alors que les herbacées, en particulier les annuelles, poussent très rapidement et fortement dès les premières pluies (P. Poilecot, com.pers.). Plus les arbres sont distribués géographiquement vers l'équateur, plus ils sont grands et gardent leurs feuilles plus longtemps, certaines essences étant même sempervirentes. Il n'est donc pas surprenant que la vitesse de repousse paraisse plus forte dans des zones plus tropicales, telles que la bande sahélienne (Figure 50d), où les herbacées annuelles se développent abondamment en début de saison des pluies et où la densité de couvert ligneux est plus faible. La plus grande abondance des méso-brouteurs dans les zones où le changement de NDVI est le plus fort pourrait donc être expliqué par le fait que ces zones présentent des ressources ligneuses plus accessibles (plus basses) et de meilleure qualité (moins de composés secondaires) comme le suggère Owen-Smith (1993). Toutefois, en zone plus forestière on trouve plusieurs espèces de grands brouteurs telles que le sitatunga (*Tragelaphus spekei*), le

bongo (*Tragelaphus euryceos*) ou l'okapi (*Okapia johnstoni*) par exemple. Il existe peut-être également une corrélation avec la quantité et la qualité des plantes non graminéennes de la strate herbacée, qui jouent un rôle important dans l'équilibre alimentaire des brouteurs en toute fin de saison sèche selon Owen-Smith (1990).

H4 : L'ensemble de ces résultats est cohérent avec ceux de Fritz et al. (2002) à l'exception que je n'ai pas retrouvé la relation négative liant méso-brouteurs et méso-mixte feeders à l'abondance d'éléphants contrôlée pour les conditions environnementales. Je n'ai pas utilisé tout à fait les mêmes sites et certains à des dates différentes, la composition de certains peuplements ayant également pu changer depuis les années 60-70. Ceci remet en cause la robustesse des conclusions sur les relations interspécifiques abordées par des approches macro-écologiques et renvoie à l'intérêt des études longitudinales temporelles pour explorer cette problématique.

L'apport des nouvelles méta-données

Sur les sites étudiés, les indices développés à partir du NDVI semblent surtout liés à la densité du couvert ligneux qui masque la dynamique de la strate herbacée. Ceci limite finalement leur intérêt pour évaluer l'effet de la production primaire sur les espèces paisseuses par rapport à la pluviométrie. Ils apportent toutefois de meilleures informations que la pluie pour les espèces brouteuses, tels que l'éléphant en saison sèche et les méso-brouteurs. Pour ces derniers, Fritz et al. (2002) n'avaient pas trouvé de relation linéaire avec les variables environnementales.

Bien que données avec une résolution grossière qui masque l'hétérogénéité spatiale locale, les teneurs en azote et en bases échangeables du sol apparaissent plus intéressantes que les simples classes de qualité de Bell (1982) en fournissant des modèles mieux prédictifs (meilleurs R^2) pour la densité de biomasse totale (Tableau 29). Le niveau de qualité estimé par Bell (1982) se retrouve plus ou moins dans les niveaux de TEB et d'azote, les sites classés comme les plus riches étant effectivement parmi ceux ayant de plus importante teneurs en TEB et azote mais la correspondance n'est pas très précise sur l'ensemble des sites étudiés (Figure 52). Ceci est peut-être lié au fait que la qualité du sol ne dépend pas seulement du substrat géologique mais aussi de l'exposition au lessivage comme le suggère la corrélation négative entre TEB et pluie (Tableau 26).

Toutefois, pour les méso-paisseurs, les grandes classes de sol de Bell semblent de meilleurs paramètres puisque les meilleurs modèles sélectionnés n'utilisent que ces variables. Ceci est peut-être lié au fait que le principe de parcimonie de la procédure d'AIC exclut les modèles

avec davantage de paramètres (Tableau 28). On peut également supposer que les grandes classes de Bell (1982) sont finalement de bons intégrateurs d'un ensemble de variables, comprenant l'azote et la TEB mais aussi d'autres variables du sol importantes pour expliquer les variations de la qualité du fourrage et non prises en compte dans cette étude.

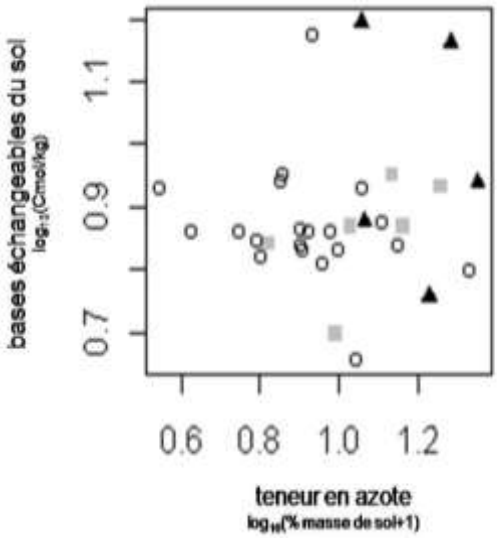


Figure 52 : Classes de qualité de sol définies par Bell (1982) dans l'espace défini par la teneur du sol en bases échangeables et en azote. *Les sites de haute, moyenne et faible qualité de sol selon la classification de Bell sont respectivement représentés par des triangles noirs, des carrés gris et des ronds blancs.*

Une grande part de la variabilité inter-sites des abondances des grands ongulés, en particulier celle des brouteurs, reste encore à expliquer. Ceci est peut-être lié à la faible résolution des méta-données mais aussi au fait qu'il est difficile d'assurer qu'aucun des peuplements pris en compte dans cette analyse n'ait été exempt de manipulations par l'homme dans son abondance et sa composition. De plus, d'autres facteurs non environnementaux tels que la compétition interspécifique et la prédation peuvent avoir un effet majeur sur la structure du peuplement sans être forcément corrélés linéairement aux autres variables environnementales. Il serait intéressant de poursuivre l'utilisation des méta-données environnementales qui sont de plus en plus développées et rapidement mises à disposition de la recherche, notamment en étudiant les aspects de structure spatiale (ex : niveau d'hétérogénéité de la couverture végétale) mais aussi au niveau de la variabilité temporelle des caractéristiques environnementales auxquelles les animaux peuvent être sensibles (cf. travaux de Oindo 2002).

Dans l'optique d'un futur article, l'accent sera mis davantage sur l'apport des nouvelles données que sur la comparaison avec les anciens modèles. D'autres paramètres, tels que la teneur en phosphore du sol seront explorés.

1.4.2. Comparaison de la structure du peuplement d'ongulés du PRW avec celle prédite en conditions de faibles perturbations

Les modèles identifiés précédemment indiquent des tendances sur les densités de populations d'ongulés à travers le continent Africain. Ils se basent sur des données environnementales mesurées ou ramenées par leur moyenne avec une résolution spatiale calée sur l'étendue des aires protégées. Ces modèles n'expliquent qu'une partie des variations d'abondances observées ($R^2 < 0.55$). Ils ne peuvent donc en aucun cas être une base pour calculer exactement les effectifs que devraient pouvoir supporter les écosystèmes. Il est néanmoins intéressant de positionner le peuplement d'ongulés du PRW par rapport aux tendances dégagées.

J'ai donc comparé les niveaux d'abondance prédits en conditions a priori "peu perturbées" avec ceux enregistrés sur le PRW (Tableau 30). Les conditions de collecte de données sont comparables à celles ayant abouti aux données dans les modèles.

Tableau 30 : Densité de biomasse des ongulés observés sur le PRW lors du comptage aérien d'avril 2003 (d'après Bouché et al. 2004).

espèce	guilde	densité de biomasse $kg^{0.75}.km^{-2}$
éléphant	méga-mixte	45.456
gazelle à front roux	méso-brouteur	0.007
céphalope de Grimm	méso-brouteur	0.159
guib harnaché	méso-brouteur	0.110
hippotrague rouan	méso-mixte	1.616
vache	méso-paisseur	147.568
buffle	méso-paisseur	27.890
bubale	méso-paisseur	1.103
cobe de Buffon	méso-paisseur	0.298
rédunca	méso-paisseur	0.023
cobe Defassa	méso-paisseur	0.151
damalisque	méso-paisseur	0.014

Il ressort de cette comparaison que le peuplement du PRW présente des abondances significativement (ou presque) inférieures à celles prédites par les modèles pour l'ensemble des catégories d'ongulés étudiées, à l'exception des éléphants (Figure 53). On peut remarquer que le niveau de la population d'éléphants semble toutefois plus faible que celui prédit. En effet, si l'on se ramène à un nombre d'individus, à titre uniquement d'explicitation du modèle, il est prédit pour le PRW une population de 2400 éléphants environ, soit 1500 individus de plus que l'effectif observé au dernier recensement total (Bouché et al. 2004), mais la fourchette de prédiction est large : de 500 à 10900 éléphants.

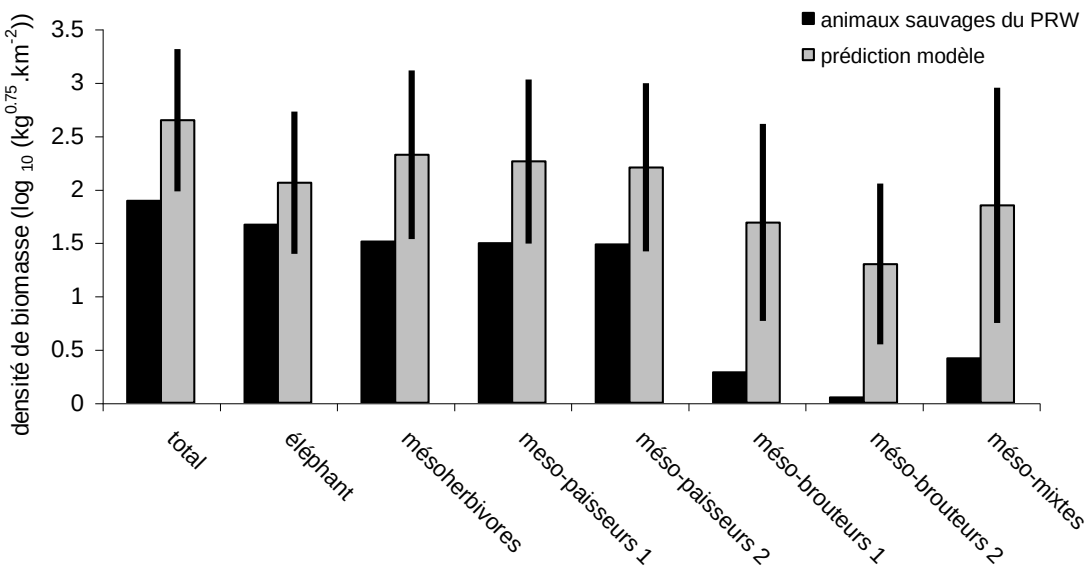


Figure 53 : Comparaison des abondances d'ongulés sauvages observées sur le PRW avec celles prédites à partir des modèles basés sur la qualité du sol, la pluviométrie et des indices de quantité et de qualité du fourrage issus des images NDVI.

Les estimations des abondances prédites ont été calculées avec la fonction predict.lm du logiciel R. La barre noire verticale indique l'intervalle de confiance à p = 0.95 sur les valeurs prédites, calculé avec la méthode "prédiction" en argument de la fonction predict.lm du logiciel R. Rq : Il est normal que la somme des indices d'abondances calculés pour chaque catégorie d'ongulés ne soit pas égale à l'indice pour "total" étant donné la transformation log_{10}. Concernant les méso-brouteurs, seuls les guibs harnachés et les gazelles à front roux ont été pis en compte, les autres espèces pesant moins de 20 kg.

Une niche laissée vacante par les méso-brouteurs éteints ?

En revanche, les modèles semblent pointer un déficit majeur en méso-mixtes et en méso-brouteurs qui ne sont représentés que par le guib harnaché et la gazelle à front roux dans

l'analyse, les autres espèces pesant moins de 20 kg. On peut penser que la déficience marquée en méso-brouteurs est peut-être liée à la disparition de l'éland sur la zone. On pourrait penser que cette espèce avait une contribution majeure à la densité de biomasse de la guilde des méso-brouteurs relativement à l'Afrique de l'Est où les niches sont exploitées aussi par d'autres espèces (ex : koudous, nyala (*Tragelaphus angasi*), etc). La niche des méso-mixtes de plus de 20 kg semble également vacante car l'hippotrague rouan, la seule espèce du PRW identifiée pour cette catégorie, ne l'occupe pas complètement. Elle le serait d'autant plus si on considère l'hippotrague rouan uniquement comme un paisseur. Il faut toutefois noter que pour cette catégorie d'espèces, le modèle constant était très proche, suggérant qu'il est difficile de prévoir leur abondance par les données écologiques considérées. On ne peut pas exclure non plus la possibilité d'interactions passées et peut-être présente avec les éléphants qui aurait limité l'abondance des guildes de méso-brouteurs et méso-mixtes (Fritz et al 2002, Valleix 2006).

Indice d'une substitution des paisseurs par le bétail transhumant

Chez les paisseurs, l'abondance tend également à être plus faible que celle prédite. Le braconnage qui a sévi durant les 30 dernières années sur le PRW et en particulier dans les années 80, ainsi que la peste bovine, ont pu avoir un impact négatif fort sur la structure du peuplement en termes d'effectifs. De nombreux auteurs (Sayer 1982, East 1999) soupçonnent également la compétition avec le bétail transhumant d'avoir réduit l'abondance des paisseurs sauvages au cours du dernier siècle en Afrique de l'Ouest et donc peut-être aussi sur le PRW.

Le comptage total aérien des grands herbivores de 2003, en pleine saison de transhumance, a révélé la présence de nombreux troupeaux de vaches sur l'écosystème du PRW. J'ai donc inclus dans la comparaison avec les prédictions des modèles, la densité de biomasse des vaches en transhumance. Il ressort de façon surprenante que l'abondance totale des méso-paisseurs sauvage complétée de celle des vaches atteint la valeur prédite par le modèle (Figure 54). Il semblerait donc que le peuplement de paisseurs sauvages se soit ajusté de façon à exploiter la portion de niche laissée libre par les vaches.

Dans les chapitres suivants, je cherche à préciser à travers les observations de terrain comment ongulés sauvages et bétail transhumant se partagent l'espace et les ressources du PRW.

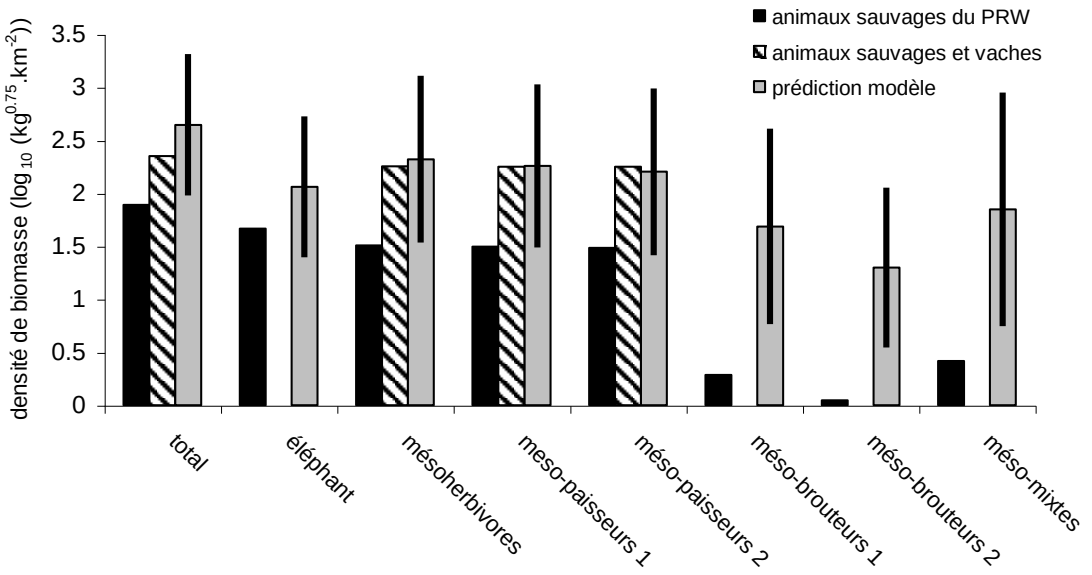
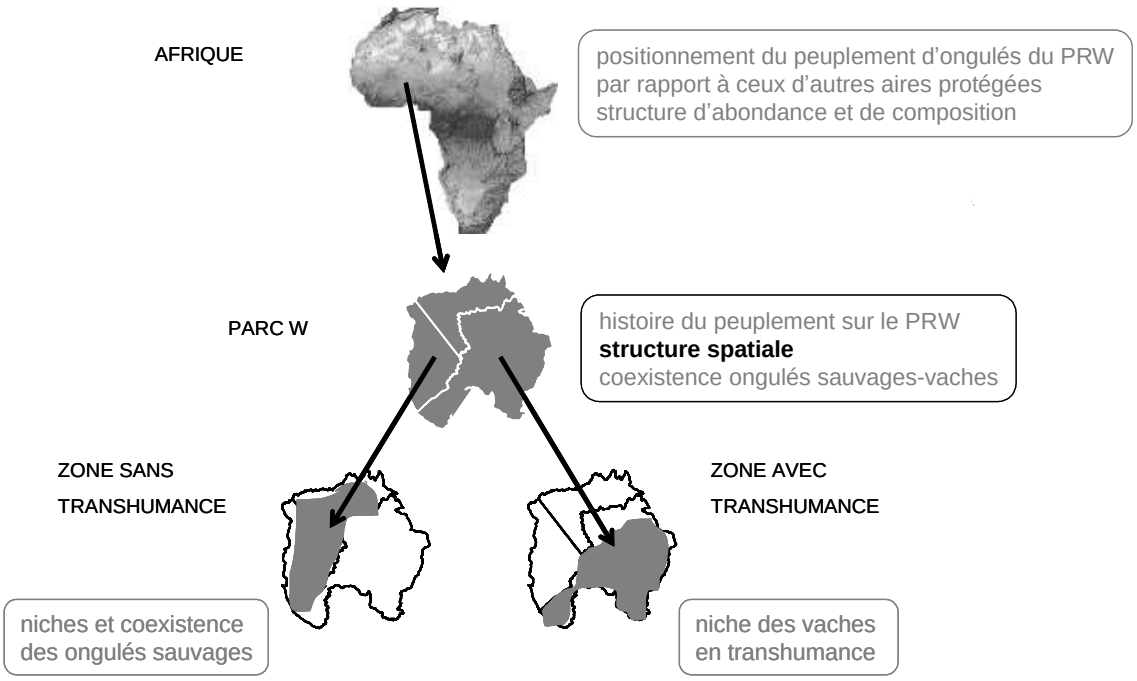


Figure 54 : Comparaison des abondances d'ongulés, bétail transhumant inclus, observées sur le PRW avec celles prédites à partir des modèles basés sur la qualité du sol, la pluviométrie et des indices de quantité et de qualité du fourrage issus des images NDVI. *La barre noire verticale indique l'intervalle de confiance à p = 0.95 sur les valeurs prédites, calculé avec la méthode "prédiction" en argument de la fonction predict.lm du logiciel R.*

2. *Structures spatiales du peuplement d'ongulés du PRW*



Je me suis basé sur les résultats plus complets du comptage aérien total de 2003 (Bouché et al 2004), entre la fin de la saison sèche et le tout début de saison des pluies pour tenter dans une approche exploratoire 1) de **caractériser le niveau de coexistence** des différentes populations d'ongulés composant le peuplement d'ongulés du PRW à une période où les ressources fourragères sont a priori assez limitées mais qui est également la période de transhumance, et 2) d'identifier certains **facteurs** importants des variations spatiales des caractéristiques du peuplement à cette période, en particulier de la **richesse spécifique** et de l'**abondance** des animaux. Les variations spatiales de la structure de peuplement dépendant des distributions spatiales des populations qui le constituent, je commencerai par présenter ces distributions dans l'espace géographique. Puis je décrirai les variations spatiales de richesse et d'abondance du peuplement en fonction des variables environnementales et anthropiques.

2.1. Distribution des ongulés sauvages dans l'espace géographique du PRW

Introduction

Sans considérer l'influence des contraintes environnementales, il apparaît intuitivement que plus le nombre d'individus dans la population est important, plus l'espace qu'ils peuvent occuper ensemble simultanément peut être large. De plus, la quantité locale de ressources risque de limiter le nombre d'individus ou de groupes d'individus pouvant coexister localement. Chez les espèces territoriales, les domaines vitaux de certaines catégories d'individus, souvent les mâles adultes, sont en général exclusifs et séparés dans l'espace (synthèse sur les ongulés, Owen-Smith 1977). On peut donc s'attendre à ce que les populations les plus nombreuses soient réparties plus largement sur le PRW que les petites populations, d'autant plus si elles sont territoriales.

On peut également s'attendre à ce que la ta taille de l'espèce joue un rôle dans l'étendue de la distribution des populations. Les grandes espèces d'ongulés, a priori plus tolérantes vis-à-vis de la qualité de leur nourriture et plus mobiles, sont capable de se nourrir dans un panel d'habitats plus large que les petites espèces. Elles devraient donc être réparties de façon plus uniforme dans l'espace puisque plus indépendantes de la distribution des habitats (Du Toit & Owen-Smith 1989, Du Toit & Cumming 1999, Redfern et al. 2006). Les petites espèces, en revanche, pourraient s'agréger localement si elles sont inféodées à certains habitats.

Analyse

Le niveau de **répartition** des différentes espèces dans l'espace a été caractérisé à partir de l'étude de l'occupation de pixels de 5 km de côté d'une grille virtuelle appliquée sur l'étendue du PRW où l'espèce était présente. De la même manière que l'on calcule l'amplitude de l'utilisation d'une gamme de ressources, on peut mesurer l'amplitude de la niche spatiale par l'indice de Simpson (Barbault 1981): $Is = 1/ \sum_i pi^2$, avec *pi* la proportion d'utilisation de la ressource de classe *i* par l'espèce considérée, c'est-à-dire ici l'occurrence dans le pixel *i* divisée par la somme des occurrences dans les *N* pixels disponibles, avec l'occurrence égale à 1 si l'espèce est présente dans le pixel et 0 sinon. Le calcul de l'équitabilité $Es = Is/N$ correspond à la proportion de l'indice de Simpson si tous les groupes d'animaux étaient présents dans les mêmes proportions sur tous les pixels couvrant l'étendue du PRW. Néanmoins, le nombre maximal de pixels occupé ne peut dépasser le nombre de groupes d'animaux. Afin d'étudier si les espèces se répartissent équitablement dans les pixels, il faut donc corriger le calcul de *Es* en remplaçant le nombre total de pixels par le nombre d'observations. Il s'agit en effet du nombre de pixels qui seraient occupés si les animaux étaient distribués uniformément et le plus largement séparés sur toute la surface disponible. En prenant en compte leur abondance, ceci permet de donner une base de comparaison entre les espèces sur leur niveau de concentration dans l'espace. L'indice prend des valeurs comprises entre 0 et 1 et d'autant plus élevées que l'espèce est répartie régulièrement.

A l'aide d'une régression linéaire, j'ai tenté de voir si le niveau de concentration spatiale des espèces, mesuré par l'équitabilité corrigée par le nombre d'observations, était lié au niveau de territorialité (variable *territ*, prenant la valeur "oui" si l'espèce est territoriale, "non" dans le cas contraire) et à la taille des espèces, prise en compte par la masse métabolique (*metmass*). Les modèles ont été comparés en fonction de leur AIC corrigé (AICc) pour les petits échantillons (Burnam & Anderson 2002) .

mod1 : *Es*~*metmass**as.factor(*territ*)

mod2 *: Es*~*metmass*+as.factor(*territ*)

mod3 : *Es*~*metmass*

mod4 : *Es*~as.factor(*territ*)

mod5 : *Es*~1

avec *Es* l'équitabilité corrigée : *Is*/nombre d'observations. Les informations sur la territorialité des espèces et la masse corporelle ont été prises dans Delvingt & Lobão Tello (2005) et Estes (1997) et Owen-Smith (1977) pour la territorialité (Tableau 31).

Tableau 31 : Masse corporelle et territorialité de 11 ongulés du PRW.

espèce	territorial	masse métabolique ($kg^{0.75}$)
céphalophe de Grimm	oui	7.6
ourébi	oui	8.0
rédunca	oui	18.2
guib harnaché	non*	19.1
cobe de Buffon	oui	25.7
phacochère	non	27.5
bubale	oui	45.0
cobe Defassa	oui	53.2
hippotrague rouan	oui	65.7
buffle	non	91.9
éléphant	non	495.9

* : différent selon les auteurs

Le niveau d'**agrégation** des groupes ou individus de chaque espèce a plus précisément été étudié grâce aux fonctions *K* de Ripley (Ripley 1976). La fonction *K* se définit par :

$K(t) = \lambda^{-1}.E$, avec E : le nombre moyen de points à une distance inférieure à t d'un point de l'espace choisi au hasard, et λ : la densité de points (nombre total de points par unité d'espace). Cette approche statistique présente l'intérêt de tester si les points sont distribués aléatoirement dans l'espace ou non à différentes échelles spatiales. Les analyses ont été effectuées avec les fonctions du module *splancs* du logiciel *R* : *Kenv*, pour calculer la fonction *K*, et *Kenv.csr*, pour calculer à partir de 1000 simulations à chaque pas de distance, avec autant de points, les valeurs des courbes délimitant le domaine de la CSR (*Complete Spatial Randomness*, Diggle 1983). La CSR décrit le fait que les points sont distribués aléatoirement dans l'espace selon un processus de Poisson homogène et correspond au cas où $K(t) = \pi t^2$. La forme linéarisée *L* de la fonction *K* a été utilisée ici pour faciliter l'interprétation :

$\hat{L}_{12}(s) = \sqrt{\hat{K}_{12}(s)/\pi} - s$. Une valeur positive de *L* indique en effet une agrégation, une valeur négative indique une répulsion et la valeur nulle l'indépendance.

Résultats

Répartition des différentes populations d'ongulés sur le parc

Conformément aux hypothèses de départ, ce sont les espèces les plus nombreuses qui occupent le plus d'espace (Figure 55a). Néanmoins, la plupart des espèces, et plus particulièrement le buffle et l'éléphant, occupent une partie limitée de l'espace qui leur est a priori disponible (Figure 55b).

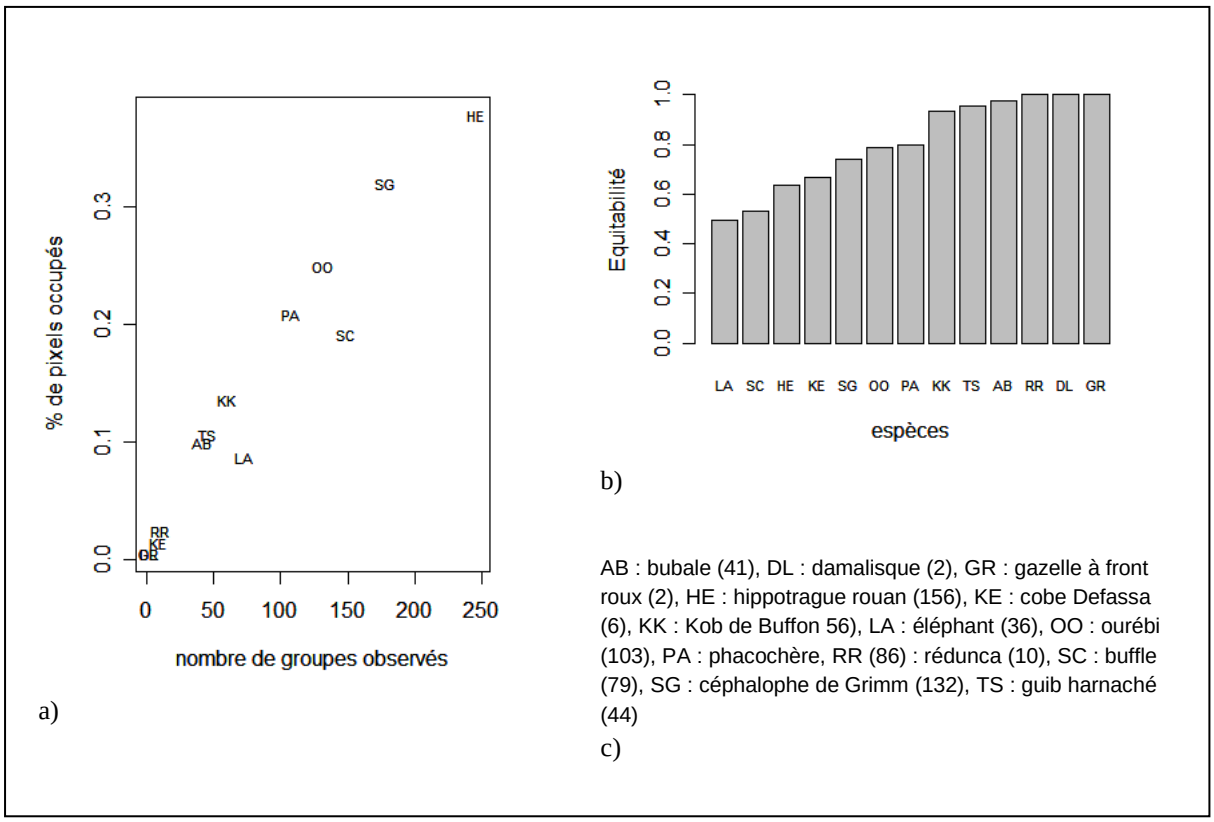


Figure 55 : Répartition des ongulés sur le PRW, comptage aérien d'avril 2003. *a) Relation entre nombre d'observations (groupes d'animaux ou individus solitaires) et étendue de l'occupation de l'espace sur la base de pixels de 5 km de côté. b) Equitabilité corrigée mesurant le rapport entre l'espace occupé et l'espace qui serait occupé sous l'hypothèse d'une distribution uniforme des groupes d'animaux. c) codes utilisés pour les espèces et nombre de pixels occupés.*

Les variations de l'équitabilité de la distribution des groupes des différentes espèces dans l'espace semblent surtout liées à celles de la masse métabolique des animaux, selon les modèles comparés (mod3 avec le plus petit AICc, proche également de mod2 et mod1 mais l'effet de la territorialité ne paraît pas significatif) (Encart 2). Contrairement à ce qui était supposé, ce sont des espèces parmi les plus grandes qui utilisent relativement le moins uniformément l'espace du PRW, en tout cas à une échelle supérieure à une étendue de 5 km.

On ne peut toutefois pas exclure la possibilité que les espèces plus petites se concentrent davantage que les grandes espèces sur une plus faible gamme d'habitats. La distribution de ces habitats sélectionnés par les petites espèces est peut-être assez uniforme sur l'espace du PRW et la résolution de la grille d'analyse trop grossière pour mettre en évidence cette concentration locale (Figure 56). D'un autre côté, une grille d'analyse trop fine risque de ne pas mettre en évidence le regroupement des animaux effectué à une plus grande échelle. En effet, les groupes d'animaux, bien que regroupés, seront éloignés d'une distance supérieure à l'étendue des pixels et l'équitabilité corrigée tendra vers 1. L'analyse des structures de points avec les fonction *L* permet de s'affranchir d'une fenêtre d'observation fixe pour étudier la question de la distribution des groupes d'animaux les uns par rapport aux autres.

Encart 2 : Résultats de l'analyse des variations de l'équitabilité de la distribution des groupes des différentes espèces dans l'espace du PRW.

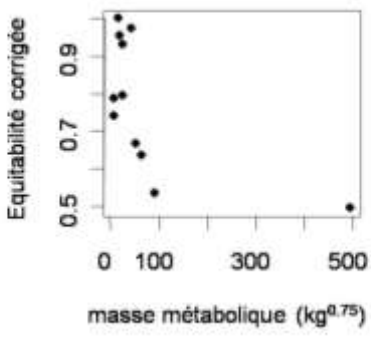
a) résultats de sélection de modèle. b) coefficients du modèle mod3 retenu. c) et d) relation entre masse métabolique et niveau de répartition spatiale des animaux observés sur le parc.

a)

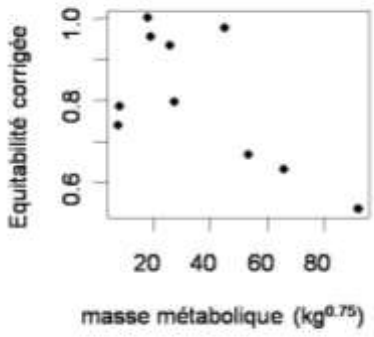
	modèle	df	AIC	aicc	delta	w
mod3	*Es~metmass*	3	-6,93	-18,93	**0,00**	0,34
mod1	*Es~metmass**as.factor(*territ*)	5	-3,65	-18,65	**0,29**	0,29
mod2	*Es~metmass*+as.factor(*territ*)	4	-5,05	-18,39	**0,55**	0,26
mod5	*Es*~1	2	-3,69	-15,69	3,24	0,07
mod4	*Es*~as.factor(*territ*)	3	-3,15	-15,15	3,78	0,05

b)

mod 3	paramètre	coefficient	erreur standard	t	Pr(>|t|)	$F_{1,9}$	R^2	p
	(Intercept)	0.8352580	0.0517974	16.125	6.01e-08	5.49	0.38	0.04
	metmass	-0.0007809	0.0003332	-2.343	0.0438			



c) *toutes espèces*



d) éléphant non compris
(les mêmes modèles sont sélectionnés)

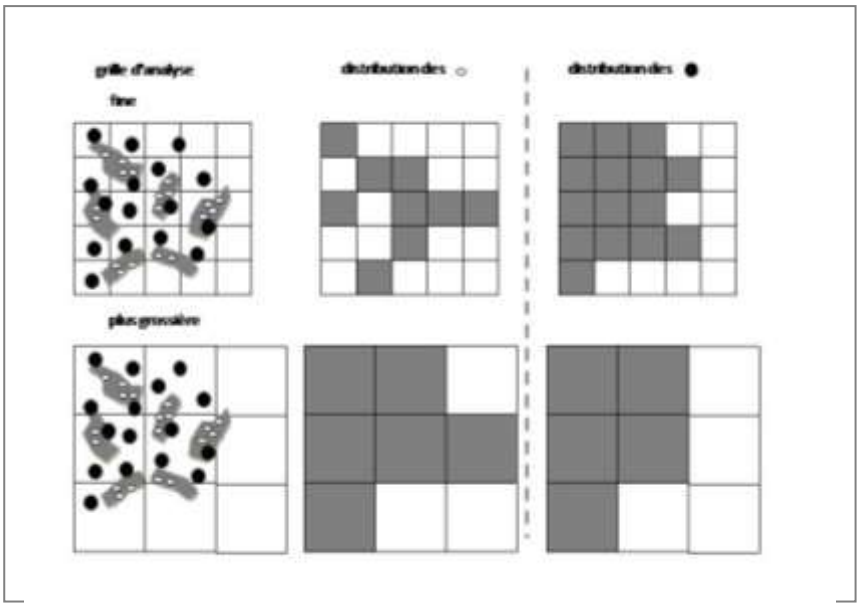


Figure 56 : Exemple théorique pour illustrer que selon l'échelle d'analyse, les structures d'agrégation spatiale ne sont pas mises en évidence de la même façon.

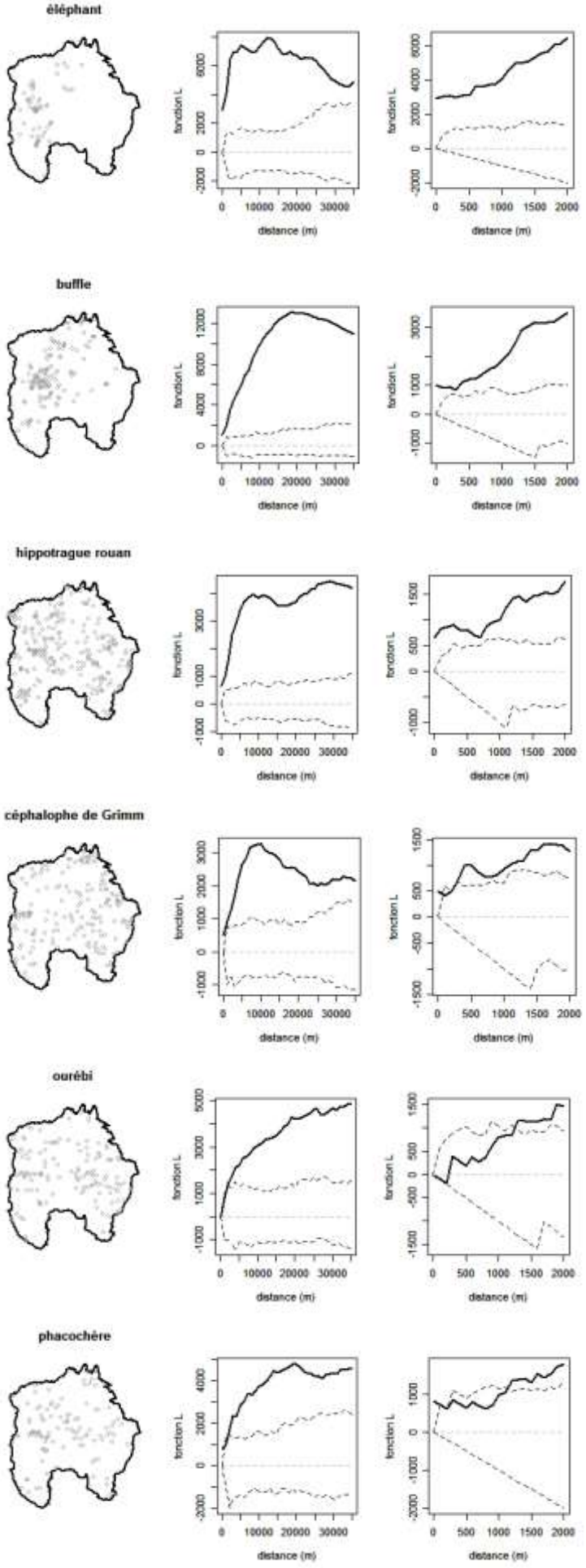
Niveau d'agrégation spatiale des différentes espèces

On observe que chez l'éléphant, le buffle, l'hippotrague et le céphalophe de Grimm, davantage de groupes ou individus seuls sont trouvés ensemble en moyenne, que ce que l'on pouvait attendre sous l'hypothèse de la CSR, i.e. que si ils étaient distribués aléatoirement, quelle que soit l'échelle d'observation (Figure 57). Cette agrégation n'est significative qu'au-delà d'une distance de 1200 m chez l'ourébi et le phacochère et n'est pas significative chez le cobe de Buffon, le cobe Defassa (sauf autour de 1500 m), le bubale, le guib harnaché et le rédunca (Figure 57). Chez le buffle et l'éléphant, l'agrégation des troupeaux sur la partie ouest du PRW est particulièrement visible sur la carte de distribution (Figure 57). Chez les grandes espèces (éléphant, buffle, hipppotrague) on observe donc une forte agrégation des groupes à toutes les échelles spatiales.

Discussion

L'agrégation dans l'espace des individus et de groupes d'individus de certaines espèces pourrait s'expliquer par la sélection de ressources particulières, à des comportements sociaux ou encore à des perturbations. Toutefois les structures observées pourraient aussi être liées à des artefact ou des biais d'observation.

(Figure 57)


éléphant
buffle
hippotrague rouan
céphalophe de Grimm
ourébi
phacochère
fonction L
distance (m)

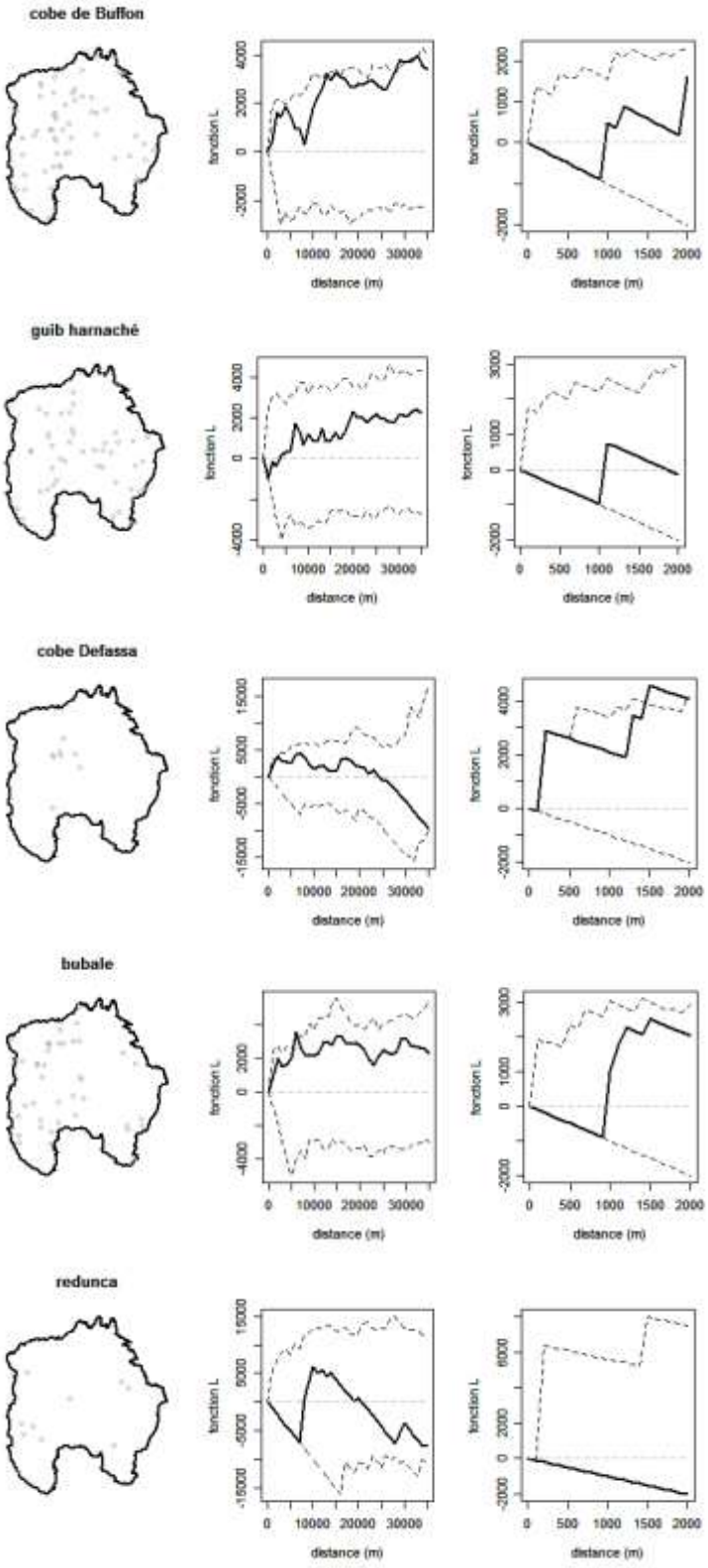


Figure 57 : Localisation sur le PRW et niveau d'agrégation spatiale des groupes d'animaux mesurée par la fonction L, chez les différentes espèces d'ongulés observées lors du comptage total aérien d'avril 2003.

Sur les graphes des fonctions L, les pointillés noirs indiquent les limites de confiance de la CSR (valeur 0, en pointillé gris). Graphe de droite : entre 0 et 2000 m, zoom du graphe de gauche : entre 0 et 35000 m.

L'absence d'agrégation chez les espèces de plus petite taille (cobes, rédunca, guib) peut être liée au fait qu'elles ont été observées en moins grande abondance. En effet, ces espèces peuvent être associées plus fortement à certains habitats, comparativement à des espèces plus tolérantes vis-à-vis de la qualité des ressources sans que leur distribution révèle finalement une quelconque agrégation (ex : Figure 58).

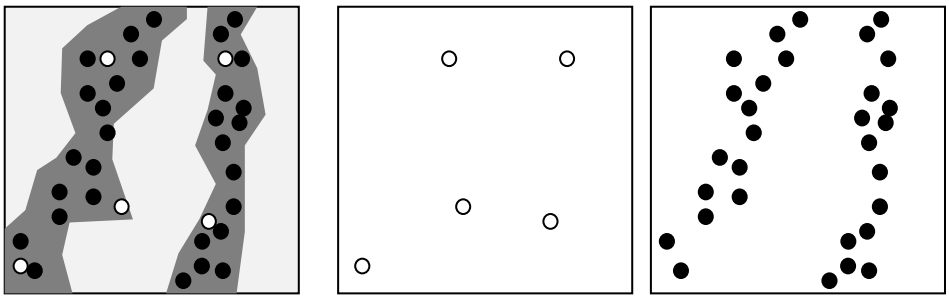


Figure 58 : Exemple théorique où deux espèces de même affinité écologiques associées fortement à un même type d'habitat ne révèlent pas un niveau semblable d'association spatiale du fait de leur abondance.
a) distribution aléatoire des groupes de chaque espèce (ronds blancs et noirs) au sein de l'habitat préféré (en gris foncé) b) distribution de l'espèce 1 ne montrant pas d'agrégation particulière . c) distribution de l'espèce 2 montrant une forte agrégation à grande échelle

Il ne faut pas non plus écarter le biais d'échantillonnage lié au fait que certaines espèces sont plus ou moins bien détectées par avion (Redfern et al. 2002). La non-détection aléatoire ou systématique de certains groupes d'individus risque en effet de modifier les structures observées (Figure 59).

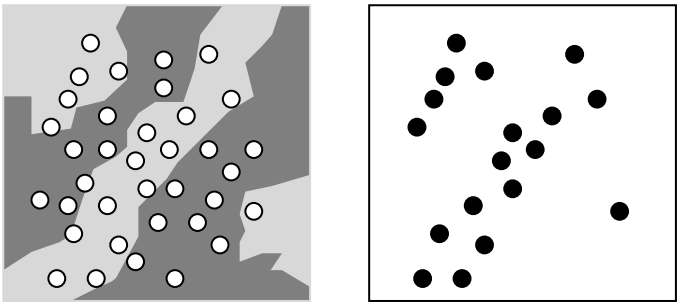


Figure 59 : Exemple théorique de structures spatiales liées à la détection par comptage aérien.
A gauche : distribution des groupes d'animaux (points blancs) sur la zone, en gris claire les zones dégagées sur lesquelles les animaux sont bien détectés, en gris foncé les zones recouvertes de végétation dense dissimulant les animaux à la vue des observateurs. A droite : distribution des groupes d'animaux observés.

Il a été établi que les comptages aériens sous-estimaient particulièrement l'abondance des petites espèces (Jachmann 2002). La gazelle à front roux, bien que bien visible au sol, au moins au Niger, a été très peu détectée (2 observations). D'autres espèces sont difficilement observables par avion étant donné qu'elles vivent dans des milieux forestiers denses et sont dissimulées par la canopée. C'est le cas du céphalophe à flancs roux qui n'a pas été observé. En revanche, d'autres petites espèces (ourébi, céphalophe de Grimm, phacochères) ou de milieu dense a priori (guib harnaché) ont été observées en nombres non négligeables lors du comptage aérien total d'avril 2003. Par ailleurs, la distribution des animaux ne semble pas suivre le gradient nord-sud de structure de végétation. On peut donc penser que le couvert d'arbre plus important au sud n'a pas masqué particulièrement les animaux, à moins que les animaux fussent plus abondants au sud. Le PRW est caractérisé principalement par de la savane arbustive et arborée peu dense à l'exception des ripisylves. La probabilité de détection des animaux ne varie probablement pas fortement à grande échelle sur le PRW. On peut d'autre part considérer que les informations sur la distribution des animaux sont sans doute le moins biaisées pour les éléphants, buffles et hippotragues dans la mesure où ces espèces sont grandes, souvent présentes en groupes et donc plus facilement observables (Jachmann 2002). En revanche, des espèces peu mobiles au passage de l'avion telles que le cobe Defassa (Bouché et al 2004) sont moins facilement détectables que les animaux qui fuient.

Les espèces plus petites dépendent a priori davantage de certains types d'habitats. On pourrait donc supposer que la gamme de milieux sur lesquels elles se distribuent soit plus limitée et plus homogène en termes de structure relativement au milieux sélectionnés par les grandes espèces. Ainsi, leur détectabilité risquerait moins de varier sur la surface du PRW à cause du facteur milieu. Autrement dit, ils risquent d'être observés avec une probabilité similaire partout où ils sont présents. Sous cette hypothèse, même si les animaux ne sont pas observés dans leurs véritables abondances relatives, les variations spatiales de cette composition et richesse spécifiques peuvent tout de même être des indicateurs intéressants de la coexistence des espèces.

En conclusion, si les comptages aériens présentent certains biais, ils restent cependant actuellement l'unique moyen d'avoir une image quasi instantanée de la distribution de l'ensemble du peuplement d'ongulés sur une très grande étendue. Nous venons de voir que certaines espèces occupent une plus grande étendue d'espace du parc que d'autres, notamment du fait de leur abondance et de leur agrégation. Ceci implique que certaines zones du parc

présenteront des richesses spécifiques et donc des compositions d'espèces différentes d'après les mêmes observations.

2.2. Variations spatiales de la richesse spécifique sur le PRW

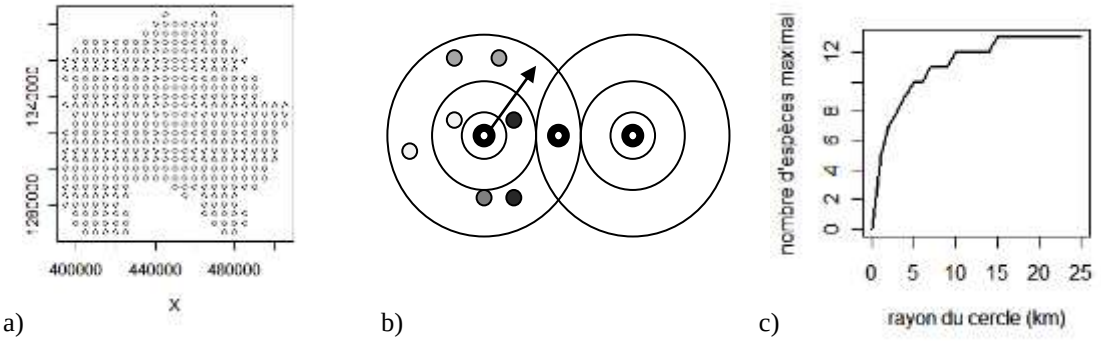
Je cherche dans cette partie à mettre en évidence une éventuelle structure spatiale de la richesse spécifique des ongulés sur le PRW. Mais cette structure, si elle existe, n'est peut-être apparente qu'à certaines échelles spatiales si par exemple elle dépend de la structure de certaines variables environnementales. Dans un premier temps, je montre que le niveau de richesse spécifique dépend fortement de l'échelle spatiale d'analyse. Dans un deuxième temps, j'étudie, à différentes échelles, comment la richesse spécifique varie sur la surface du PRW en fonction des variables environnementales et des facteurs anthropiques.

2.2.1. Richesse spécifique et échelle d'analyse

Aire minimale

Nous avons vu que toutes les espèces observées lors du comptage aérien d'avril 2003 n'étaient pas distribuées de la même façon sur le PRW, certaines (ex : ourébi, céphalophe de Grimm, Hippotrague rouan) ayant une répartition plus large que d'autres (ex : buffle, éléphant). J'ai cherché l'aire minimale sur laquelle l'ensemble des espèces détectées ont été observées.

Sur une carte du PRW, j'ai disposé régulièrement des points virtuels tous les 5 km. J'ai calculé le nombre d'espèces rencontrés dans des cercles de rayon croissant centrés sur ces points (Figure 60).



a) b) c)

Figure 60 : Détermination de l'aire minimale sur laquelle toutes les espèces observées ont été trouvées.

a) Distribution des points de référence. b) Recherche sur des disques de rayon croissant du nombre d'espèces d'ongulés rencontrées. c) Nombre maximal d'espèces rencontrés sur l'ensemble des cercles à chaque échelle prospectée.

Le maximum d'espèces - espèces plus rarement observées comprises (cobe Defassa, gazelle à front roux et damalisque) - a été observé à partir d'un rayon minimal de 15 km (Figure 60). Les individus des espèces observées les plus distantes entre elles sur le parc étaient donc au moins distantes de 30 km. Mais sur des zones de moins de 78.5 km² (correspondant à des disques de 5 km de rayon), on trouve localement déjà 10 des 13 espèces recensées.

Artefact lié à l'échelle d'échantillonnage

Le fait que le nombre d'espèces rencontrées augmente lorsque l'on diminue la résolution de la fenêtre d'échantillonnage (pixels plus gros) n'est pas surprenant. Des études sur des communautés insulaires ont montré par exemple que les îles les plus grandes avaient tendance à rassembler davantage d'espèce du fait de leur plus grande surface. Il existe en effet un artefact lié à l'échelle d'échantillonnage (Coleman et al. 1982). A densité constante (i.e. distribution uniforme des animaux), plus on augmente la surface prospectée, plus on a de chances de trouver des individus, et donc plus on a de chances de trouver d'espèces du simple fait d'échantillonner à plus grande échelle, sans que ce ne soit lié au fait qu'on trouve davantage de milieux. J'ai cherché à savoir si les variations de la richesse spécifique en fonction de la résolution de l'échelle d'analyse étaient simplement liée à cet artefact ou si d'autres structures pouvaient être mises en évidence.

Estimation de la richesse spécifique moyenne théorique sous l'hypothèse d'une distribution uniforme

Le nombre théorique de localisations (groupes d'animaux) (*Ntheo*) par unité de surface (pixel de surface *S*) a été estimé à partir de la densité moyenne de localisations sur l'ensemble du parc (*D*) par : $Ntheo = D.S$. La densité *D* est calculée comme le ratio du nombre total de localisations (*Ntot*=1079 pour les ongulés sauvages) sur la surface totale du parc (10300 km²). J'ai ensuite prélevé aléatoirement autant de localisations (*Ntheo*) parmi le pool des localisations (*Ntot*), 1000 fois, en regardant à chaque tirage à combien d'espèce ces localisations correspondaient. Pour chaque échelle j'ai estimé la richesse spécifique théorique par la moyenne du nombre d'espèce calculée sur les 1000 tirages.

Richesse spécifique observée

Le nombre de localisations de chaque espèce par pixel de grilles de résolution décroissante a été calculé à l'aide des fonctions *ascgen* et *count.points.id* de la bibliothèque de fonctions *Adehabitat* de *R*. J'en ai déduit les pixels occupés et vides pour chaque espèce et, de là, la richesse spécifique par pixel.

Il faut noter que l'effet du découpage en pixels plus ou moins gros fait que la surface totale considérée pour l'analyse à une échelle donnée ne recouvre pas parfaitement la surface du parc. Lorsque les pixels ont une grande proportion de leur surface hors du parc, ils risquent de contenir moins d'animaux et de faire diminuer la richesse spécifique moyenne observée (Figure 61).

Il faudrait pouvoir calculer la surface échantillonnée hors du parc et corriger la richesse spécifique observée par rapport à cette surface. Pour approcher cette surface à chaque échelle, j'ai disposé régulièrement des points virtuels espacés d'un km sur la surface de la zone. Pour chaque point j'ai regardé si le point était dans le parc ou non et si il était sur la grille échantillonnée ou non (avec la fonction *join.asc*). De cette manière j'ai pu calculer le rapport entre le nombre de points sur la grille d'analyse mais pas sur le parc et le nombre de points sur l'ensemble de la grille d'analyse. Ce rapport *p* sert d'estimateur de la proportion de surface de chaque grille n'étant pas sur le parc et qui risque de peser dans le calcul de la moyenne de la richesse spécifique dans le sens d'une sous estimation. J'ai finalement estimé la richesse moyenne réellement observée sur le parc par la richesse moyenne calculée sur toute la grille divisée par (1 – *p*).

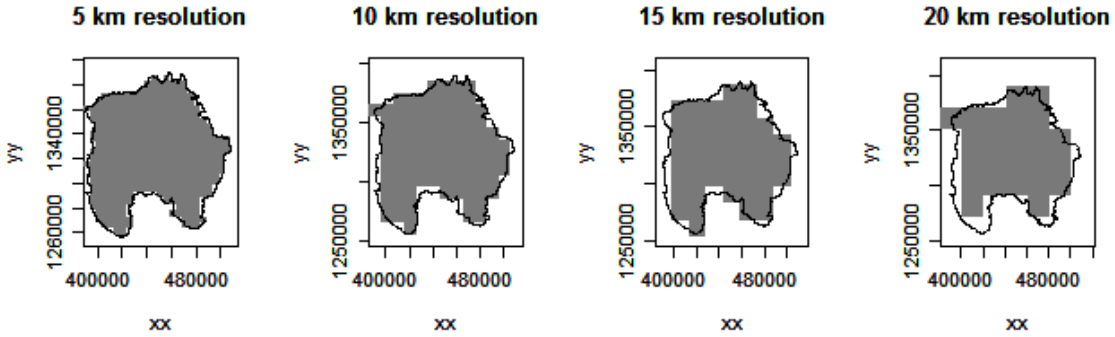
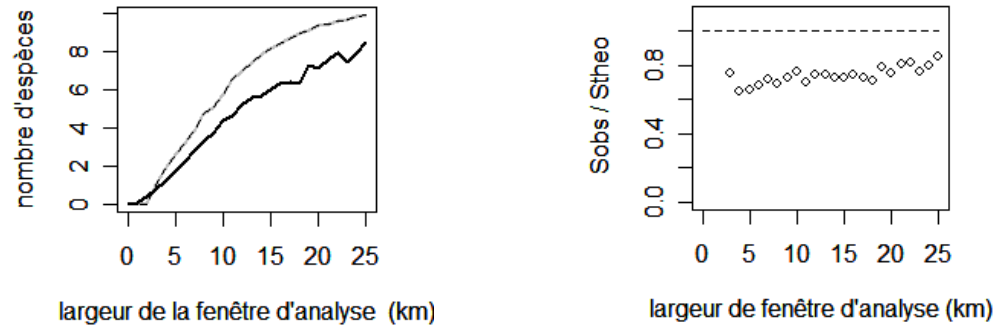


Figure 61 : Problème d'ajustement entre les limites du Parc et la grille d'analyse lié à sa résolution (effet de bord).

Ecart entre richesse théorique et richesse observée

On observe que plus la résolution de la grille d'analyse est fine, plus l'écart entre le nombre d'espèces observées ensemble et entre le nombre d'espèces attendu sous l'hypothèse d'une distribution uniforme est faible (Figure 62). Mais si l'on regarde en proportion de la richesse spécifique attendue à chaque échelle, l'écart diminue lorsque l'échelle devient plus large. Aux petites échelles, les espèces semblent donc plus séparées (moins ensemble) en moyenne que si elles étaient distribuées uniformément, par rapport aux grandes échelles.



a) b)

Figure 62 : Ecarts de la richesse spécifique moyenne observée à la richesse spécifique théorique sous l'hypothèse d'une distribution uniforme des groupes d'animaux, en fonction de la résolution de la grille d'analyse.

a) En noir : richesse observée, en gris : richesse théorique, en pointillés noirs : les courbes enveloppantes de la richesse théorique calculées à partir de l'intervalle de confiance sur la moyenne théorique issue des 1000 simulations à chaque résolution .b) Rapport de la richesse spécifique observée sur la richesse théorique.

Nous avons vu précédemment que les groupes de certaines espèces étaient agrégés dans l'espace. Ceci augmente donc la probabilité que certains pixels soient vides d'une espèce qui est agrégée sur d'autres pixels. Ainsi la richesse spécifique moyenne calculée sur l'ensemble du parc risque d'être plus faible.

On peut aussi penser que la richesse spécifique moyenne est relativement plus faible aux petites échelles parce que l'hétérogénéité du milieu et la richesse en habitats y sont peut-être plus faibles. En effet, une moins grande diversité d'habitats risque d'abriter un moins grand nombre d'espèces si celles-ci sont inféodées à certains habitats.

Hétérogénéité structurale de la végétation et échelle d'analyse

J'ai mesuré la richesse en formations végétales à partir de la carte de végétation du CIRAD (De Wispelaere 2001) ainsi que la diversité de la végétation sur les pixels de grilles de différentes résolution. La diversité de végétation a été estimée à partir de l'indice réciproque de Simpson $1/D$, avec : $D=\sum_{i=1}^{S} pi^2$, pi la proportion de surface du pixel couverte par la formation de type i et S le nombre total de formations végétales de la carte de végétation du PRW. Ces indices ont été calculés à l'aide de l'extension *Spatial.CalcDiversity* de Arcview 3.2. Ceci a permis de montrer que le nombre et la diversité des formations végétales définies selon la carte de végétation augmentent effectivement en moyenne lorsque l'on étend la fenêtre d'analyse (Figure 63).

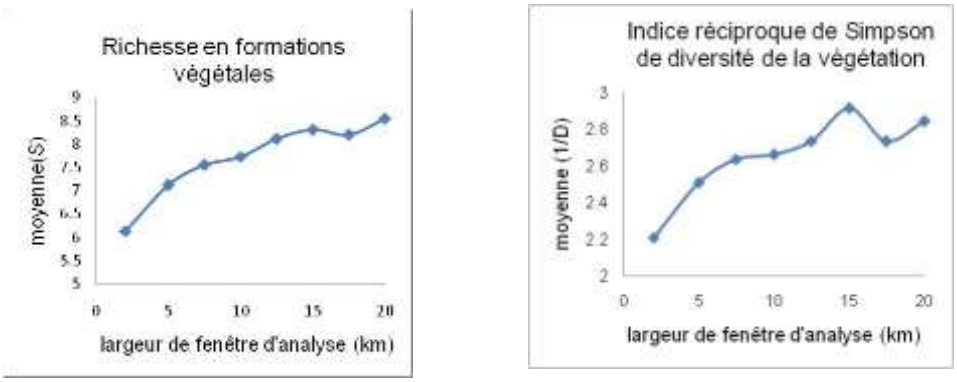


Figure 63 : Variations du nombre moyen de formations végétales et de l'hétérogénéité moyenne de la végétation en fonction de la résolution de l'échelle d'analyse.

2.2.2. Facteurs de variations de la richesse spécifique

Introduction

En mettant en relation des variations spatiales des variables du milieu avec celles des caractéristiques du peuplement, il est possible de mettre en évidence le rôle de certains facteurs dans la coexistence des espèces mais à condition que les mesures soient effectuées à des échelles adéquates (Wiens 1989, Levin 1992). A partir du cadre théorique développé dans la partie 1, on peut émettre trois hypothèses sur les variations de richesse spécifique.

1) A une large échelle, la richesse spécifique des ongulés risque de varier en fonction d'éléments du paysage et, en particulier, d'être plus importante à faible distance des points

d'eau de surface. Plusieurs études ont en effet montré sur des aires protégées que l'agrégation des ongulés dans certaines zones, à relativement grande échelle, peut résulter des contraintes abiotiques, telles que le relief et la distance aux points d'eau de surface (Western 1975, Bailey et al. 1996, Fortin et al. 2003, Redfern et al. 2003). A la période du comptage, entre la fin de la saison sèche, très chaude, et le tout début de la saison des pluies, les points d'eau du PRW se limitent à quelques mares permanentes ou semi-permanentes et trous d'eau dans la rivière autour desquelles les animaux devraient se concentrer afin de pouvoir s'abreuver régulièrement.

2) Sous ces contraintes majeures, la richesse spécifique devrait, à une échelle plus fine, être d'autant plus élevée que l'hétérogénéité structurelle du milieu est grande. En effet, des processus compétitifs peuvent expliquer la séparation spatiale de certaines espèces recherchant les mêmes ressources, présentes en quantité limitée, à l'échelle de leurs sites d'alimentation et de leurs domaines vitaux. D'autres espèces peuvent simplement être séparées parce qu'elles sont distribuées sur des ressources différentes elles-mêmes séparées dans l'espace. Ainsi, les zones les plus hétérogènes au niveau de la structure de la végétation devraient abriter davantage de types de ressources différentes et donc d'espèces susceptibles de cohabiter (Du Toit and Cumming 1999, Tews et al. 2004).

On peut d'autre part s'attendre à ce que la richesse spécifique soit maximale pour un niveau de productivité du milieu intermédiaire (Olff et al 2002, cf. chapitre 1).

Matériels et méthodes

Les données sur la localisation des groupes d'animaux sont issues du comptage total aérien d'avril 2003 (Bouché et al. 2004). La richesse spécifique a été mesurée dans trois grilles constituées de pixels de 5 km, 10 km et 15 km de large, définissant ainsi trois échelles d'analyse. A chaque pixel ont été associées différentes variables du milieu (Tableau 32). La distribution des animaux pouvant répondre à la configuration d'éléments du paysage, j'ai pris en compte en particulier la distance au réseau hydrographique (Figure 64).

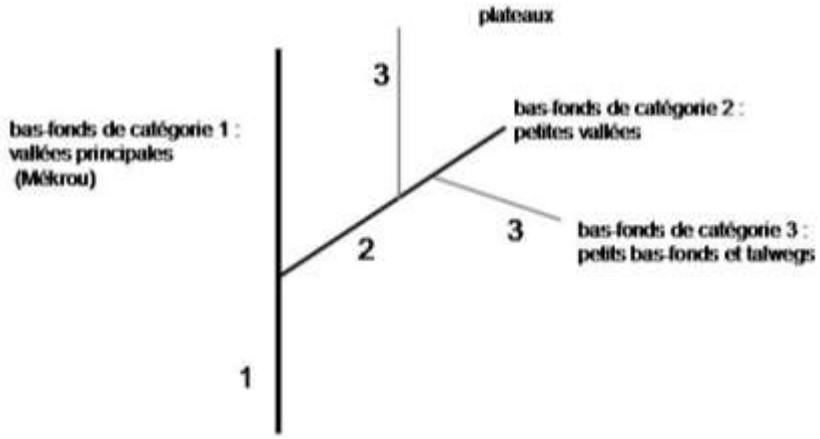


Figure 64 : Schéma représentatifs des éléments du paysages considérés dans l'analyse de sélection des ongulés.

Sur le PRW, en saison sèche, la végétation est très peu active à l'échelle du paysage du fait de la perte des feuilles des ligneux et du dessèchement de la strate herbacée. Il faut attendre la fin de saison sèche, lorsque les ligneux commencent à débourrer, puis les premières pluies qui induisent une repousse des herbacées, pour observer une forte production d'une nouvelle végétation de bonne qualité qui peut être recherchée par les herbivores (chapitre 1). Pour avoir un estimateur des variation de la production primaire en terme de nouveau matériel végétal frais sur le PRW, je me suis basé sur des images décadaires des NDVI (cf. chapitre 1) à une résolution de 1 km² téléchargées sur le site Internet http://free.vgt.vito.be/. L'extraction des images NDVI recentrées sur la zone du PRW a été effectuée par le logiciel *cropt_VGT* également téléchargeable gratuitement sur Internet. Les images au format .bil ont ensuite été convertie en raster sous le logiciel *Arcview 3.2* avec l'extension *Batch Toolbox* puis projetées en UTM avec l'extension *GridProjector*.

En général la productivité primaire est approchée par une intégration dans le temps des NDVI. Cependant, dans le cas de la fin de la saison sèche au PRW, ce calcul risquait d'attribuer une valeur plus forte à des zones déjà vertes et pas forcément de bonne qualité (canopée des ligneux sempervirents) qu'à des zones avec un nouveau fourrage frais de bonne qualité pour les herbivores. La différence entre la valeur de NDVI à la décade correspondant à la période du comptage de la faune et celle deux décades plus tôt (début de verdure sur le PRW) a donc été prise comme un estimateur du niveau de repousse de la végétation pendant cet intervalle de temps.

Les cartes de distance aux éléments géoéréférencés ont été calculées avec le logiciel *Arcview3.2* sous la forme de grilles avec l'extension *Spatial Analysit/calculate distance.* Les valeurs des différentes variables dans les pixels ont été calculées par ré-échantillonnage plus large des grilles d'origine dans les grilles d'analyse et correspondent à la moyenne (ou à la variance dans le cas de *hetndvi*) des valeurs sur les pixels plus fins initiaux. Les grilles ont été ensuite exportées vers le logiciel *R* au format raster (ascII) pour les analyses statistiques. La richesse spécifique a été calculée dans les pixels à partir des données de localisations des groupes d'animaux, en utilisant la bibliothèque de fonctions *Adehabitat*.

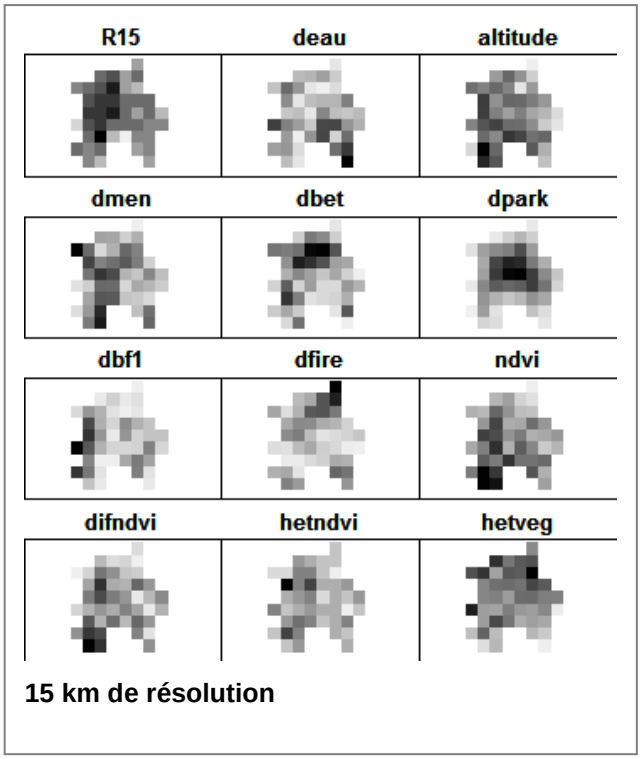
Différentes classes d'intensité de richesse spécifiques ont été définies. Aux trois échelles, j'ai recherché les variables qui expliquaient le mieux la séparation de ces différentes classes en utilisant une analyse discriminante (fonction *discrimin*). Les cartes de richesse spécifique et des différentes variables utilisées sont présentés dans la Figure 65.

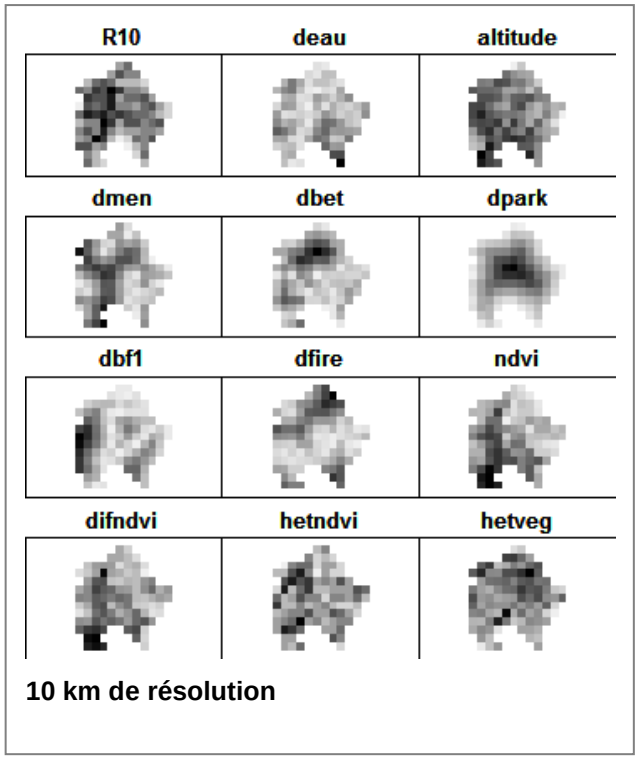
Aux trois échelles considérées, les niveaux de verdure (*ndvi*), de repousse (*difndvi*) et l'altitude sont particulièrement corrélés. Autrement dit, la densité de repousse de végétation a été plus forte sur les zones les plus élevées qui sont les plus reverdies (Figure 66). Pour la suite des analyses, je ne conserverai que la variable difndvi pour éviter la redondance avec les deux autres (*ndvi* et *altitude*).

Tableau 32 : Variables environnementales et anthropiques utilisées dans les analyses factorielles des variations spatiales de la richesse spécifique.

Les variables dbf2 et dbf3 n'ont été prises en compte qu'à l'échelle 5 km, ces variables variant peu aux plus grandes échelles.

variable	description	données de base	source
altitude	altitude moyenne	modèle numérique d'élévation (résolution 90 m)	Internet, USGS 2006
dbf1	distance moyenne aux fonds de vallées principales (chevelu catégorie 1)	par digitalisation de l'image landsat *L7ETM 19/05/00*	SIG ECOPAS
dbf2	distance moyenne aux bas fonds principaux (chevelu catégorie 2)		
dbf3	distance moyenne aux talwegs et bas fonds secondaires (chevelu catégorie 3)		
deau	distance moyenne aux points d'eau de surface	coordonnées géographiques des points d'eau	Comptage Mike avril 2003 Bouché et al. 2004 + observations de terrain
dpark	distance moyenne aux limites du parc (à l'intérieur du parc)	polyligne des limites du parc	SIG ECOPAS
dbet	distance moyenne aux troupeaux de bétail transhumant	coordonnées géographiques des troupeaux de vaches	Comptage Mike avril 2003, Bouché et al.2004
dmen	distance moyenne aux signes d'activités humaines à l'intérieur du PRW et autres que les transhumants (braconniers, campements illégaux, pêcheurs, individus non identifiés)	coordonnées géographiques des signes d'activité humaine	Comptage Mike avril 2003, Bouché et al.2004
dfire	distance aux zones fraîchement brûlées	image de distribution des zones brûlées (résolution 250 m)	SIG ECOPAS/CCR
ndvi	moyenne des ndvi	images NDVI (résolution 1 km)	Internet, Vito
difndvi	niveau de repousse : NDVI décade comptage – NDVI 2 décades précédentes		
hetndvi	Variance spatiale des NDVI		
hetveg	diversité structurale de la végétation (Indice réciproque de Simpson)	carte de végétation du PRW (résolution 30 m)	De Wispelaere (2001), SIG ECOPAS/CIRAD





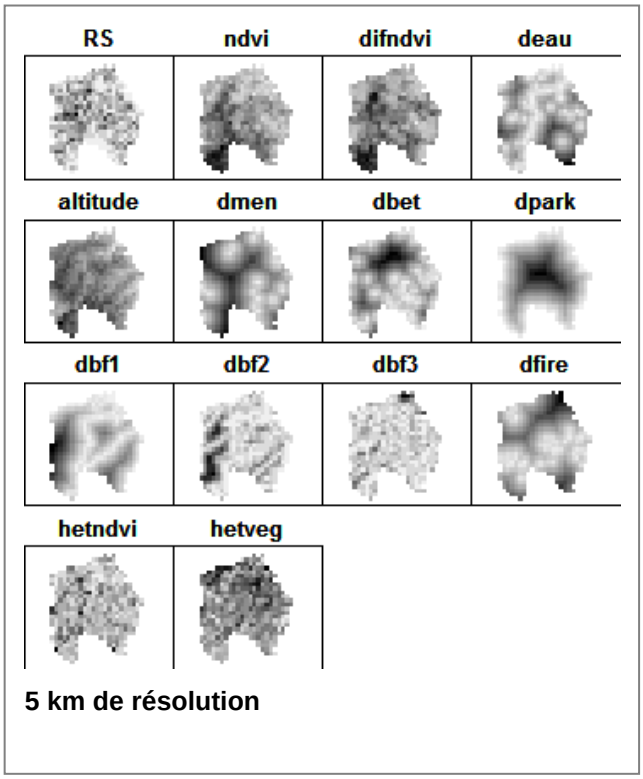


Figure 65 : Cartes de richesse spécifique des ongulés du PRW et des variables environnementales lors du comptage aérien d'avril 2003.

R15, R10 et R5 : les valeurs de la richesse spécifique observée dans les grille de résolution de 15, 10 et 5 km respectivement.

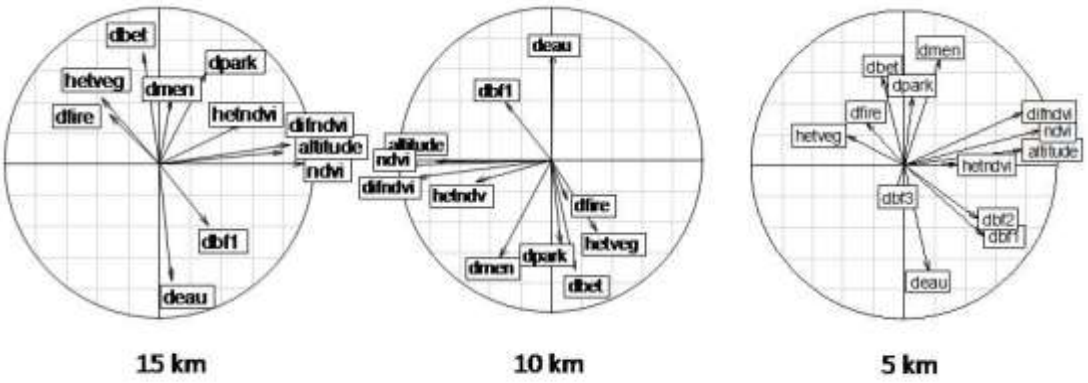


Figure 66 : Cercles des corrélations des variables étudiées avec les axes factoriels des ACP calculées sur les pixels aux différentes résolutions.

L'axe horizontal représente le premier axe de l'ACP et l'axe vertical le second.

Résultats

Fenêtre d'analyse de 15 km

Le niveau de richesse spécifique tend à augmenter en fonction du premier axe factoriel renvoyé par l'analyse discriminante (Figure 67). Cet axe est surtout corrélé à la distance moyenne à l'eau de surface *deau* (négativement) et à la distance aux troupeaux de bétail transhumant *dbet* (positivement), et, dans une moindre mesure, au niveau d'hétérogénéité de végétation mesuré par la variance des indices NDVI *hetndvi* (positivement) ainsi que la distance aux limites du parc (positivement) (Figure 67 b). Comme ces différents facteurs sont assez corrélés entre eux (figure 66), il est difficile de déterminer la part relative de chacun dans l'explication des variations de la richesse spécifique à cette échelle.

Le nombre d'espèces tend à augmenter avec la distance au bétail et aux limites du parc, ainsi qu'avec l'hétérogénéité de la végétation, et tend à diminuer avec la distance à l'eau au-delà de 15 km des points d'eau (Figure 68).

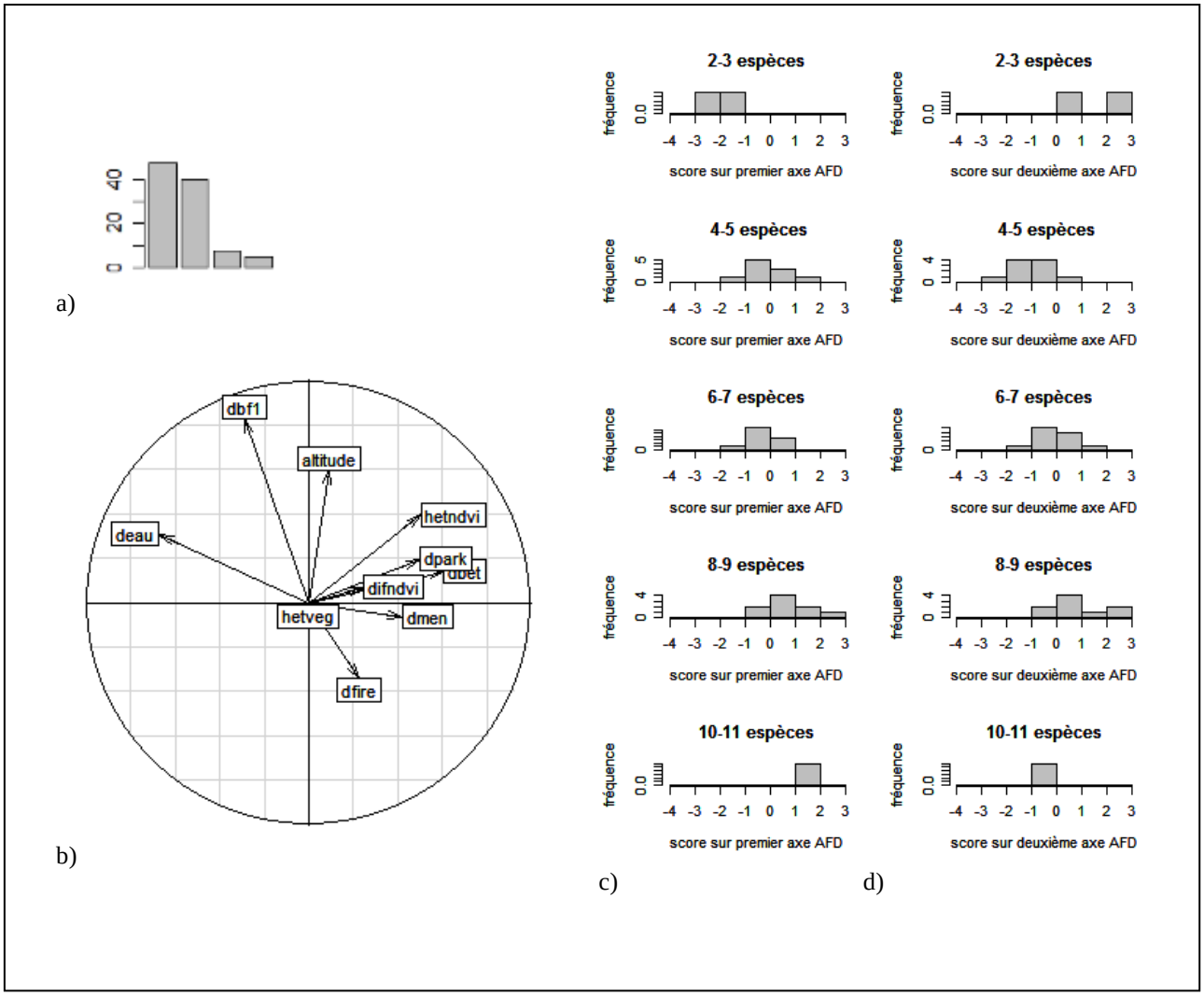


Figure 67 : Résultats de l'analyse discriminante des niveaux de richesse spécifique dans des pixels de 15 km de large par les variables environnementales.

a) Diagramme des valeurs propres exprimées en % de variance totale expliquée. Deux axes suffisent à expliquer les différences entre les niveaux de richesse spécifique définis. b) cercle des corrélations des variables d'origine avec les deux premiers axes factoriels, l'axe horizontal représentant le premier axe et l'axe vertical le second axe. c-d) histogrammes des scores des pixels de différentes classes de richesse spécifique sur le premier(c) et sur le deuxième axe factoriel (d).

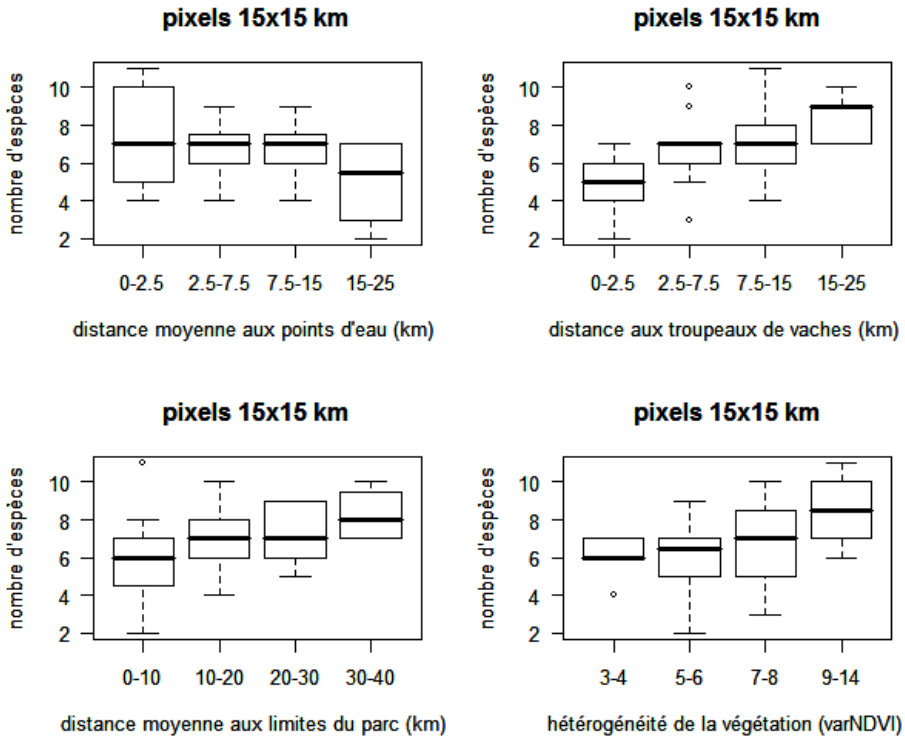


Figure 68 : Variations de richesse spécifique dans des pixels de 15 km de large en fonction des variables identifiées par l'AFD.

Fenêtre d'analyse de 10 km

L'analyse discriminante renvoie des résultats similaires à ceux de l'analyse à l'échelle de 15 km mais montre cette fois un rôle légèrement prédominant de la distance aux limites du parc par rapport à *hetndvi* et *dbet* et *deau* dans les variations spatiales de la richesse spécifique (Figure 69 b).

Fenêtre d'analyse de 5 km

L'analyse discriminante renvoie à nouveau le rôle prédominant de la distance aux limites du parc et, en deuxième lieu, celui de la distance à l'eau dans la variation de la richesse spécifique. Il semble que la variation de richesse soit surtout due à la quasi-absence d'animaux à moins de 5 km des limites du parc (Figure 70).

J'ai donc considéré uniquement l'espace où l'influence de la périphérie du parc risquait d'être moindre pour y étudier quels facteurs influençait la richesse spécifique. L'analyse discriminante a été refaite sur la base des pixels (n = 111) distants de plus de 20 km des limites du parc (Figure 71).

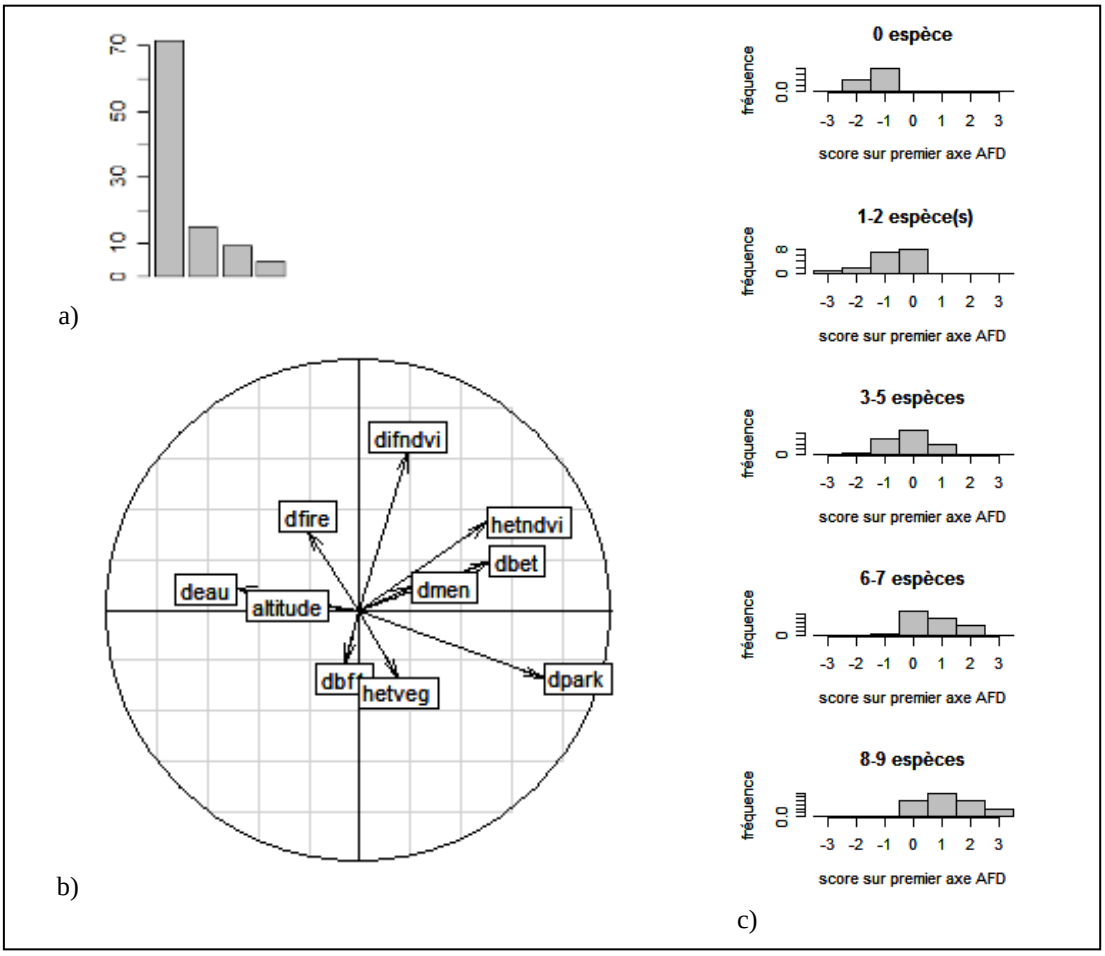


Figure 69 : Résultats de l'analyse discriminante des niveaux de richesse spécifique dans des pixels de 10 km de large par les variables environnementales.

a) Diagramme des valeurs propres exprimées en % de variance totale expliquée. 1 seul axe suffit à bien expliquer la différence entre les niveaux de richesse spécifique définis. b) cercle des corrélations des variables d'origine avec les deux premiers axes factoriels. c) histogrammes des scores des classes de richesse spécifique sur le premier axe factoriel.

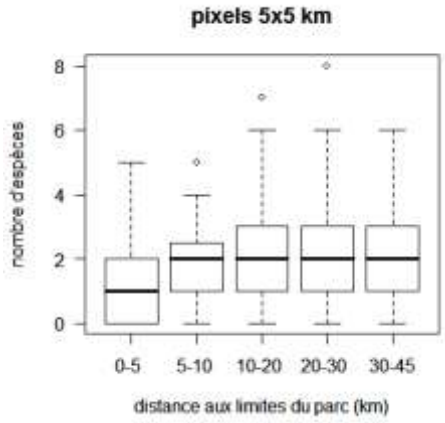


Figure 70 : Variations de richesse spécifique en ongulés sur des pixels de 5 km de large en fonction de la distance aux limites du parc du W, à l'intérieur du parc.

A cette échelle (5 km) et dans cette région centrale du PRW (où il y a très peu de bétail transhumant), la richesse spécifique semble être liée positivement au niveau de repousse de la végétation mesuré par *difndvi* (Figure 72).

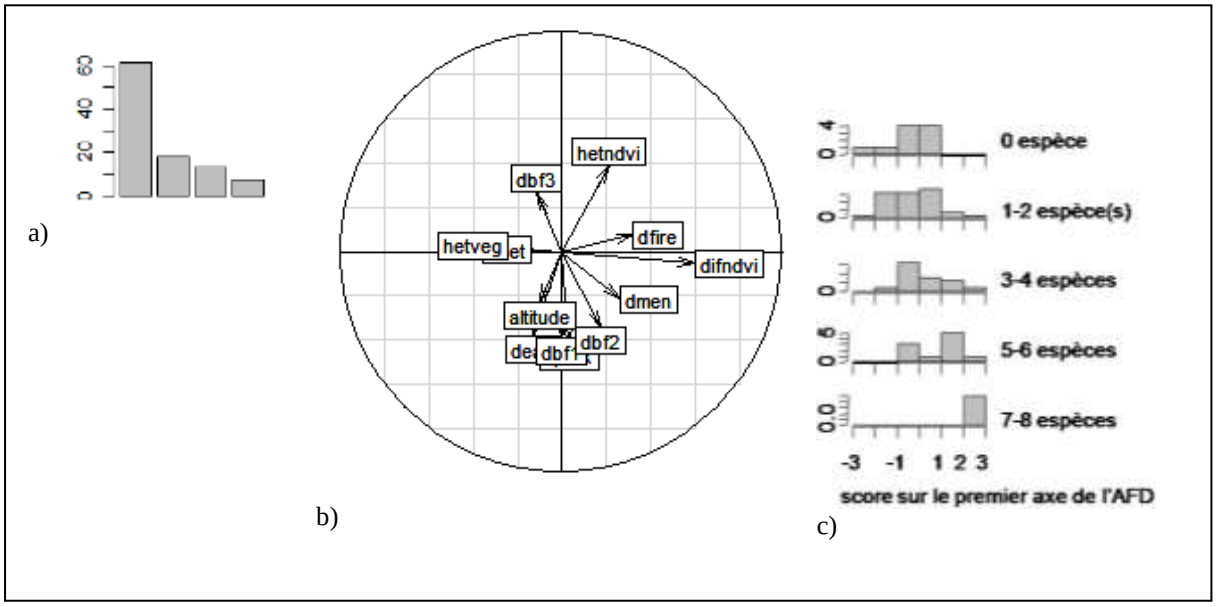


Figure 71 : Résultats de l'analyse discriminante des niveaux de richesse spécifique dans des pixels de 5 km de large par les variables environnementales, à plus de 20 km à l'intérieur du parc.

a) Diagramme des valeurs propres exprimées en % de variance totale expliquée. 1 seul axe suffit à bien expliquer la différence entre les niveaux de richesse spécifique définis. b) cercle des corrélations des variables d'origine avec les deux premiers axes factoriels. c) histogrammes des scores des classes de richesse spécifique sur le premier axe factoriel.

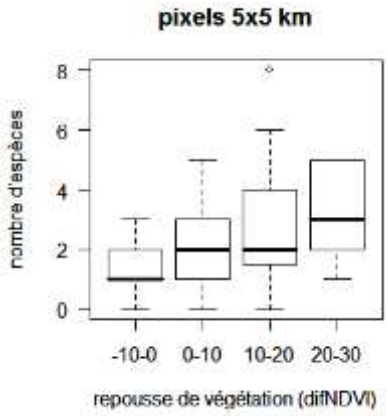


Figure 72 : Variations de la richesse spécifique en ongulés en fonction du niveau de repousse de la végétation dans la zone centrale du PRW en avril 2003.

Discussion

A grande échelle (15 et 10 km de résolution), les espèces sont trouvées plus nombreuses à proximité des points d'eau comme on s'y attendait pour cette période de fin de saison sèche (hypothèse 1). La présence du bétail transhumant et la distance à la périphérie semblent également influencer la richesse spécifique, mais négativement. Le parc joue donc un rôle de protection pour les animaux vis-à-vis de l'extérieur qui représente vraisemblablement une menace pour eux. Néanmoins, le parc joue-t-il pleinement ce rôle protecteur ? Les zones les plus excentrées sont-elles évitées à cause des signes de présence humaine à la périphérie du parc et d'autres stimuli perçus à distance ou bien à cause d'incursions de braconniers et autres utilisateurs non officiels ?

Les activités humaines observées lors du comptage aérien (pêcheurs, campements de braconniers…) étaient effectivement observées plutôt en bordure interne du parc, à l'exception de la partie Sud-Est où se trouvaient également les campements d'éleveurs (Figure 73). Elles ne semblent pas affecter la richesse spécifique d'une façon majeure sur cette photographie. Néanmoins, on peut penser que c'est le niveau de fréquence locale de cette présence qui peut influencer sur le plus long terme la distribution de l'ensemble des espèces. Le rôle du bétail reste également à préciser : agit-il via des processus compétitifs pour les ressources alimentaires ou bien simplement parce que la présence humaine associée est dérangeante ?

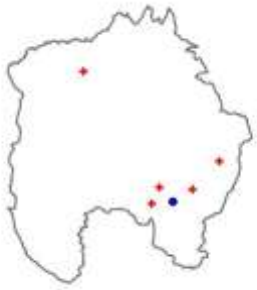


Figure 73 : Distribution des camps de braconniers sur le PRW détectés lors du survol aérien d'avril 2003. *Les camps sont représentés par des croix rouges.*

La richesse spécifique semble d'autre part plus importante dans les zones les plus hétérogènes en termes de variation de NDVI. Ce résultat semble donc confirmer l'hypothèse 2. En effet, on peut penser que des zones présentant des niveaux de verdure différents correspondent à des habitats différents. Cette diversité des habitats permettrait la coexistence d'espèces plus

nombreuses via le partage des ressources. En revanche, la diversité en termes de formations végétales ne semble pas un facteur déterminant à ces échelles.

A une échelle plus fine (5 km), on retrouve l'effet de bordure du parc : on trouve en moyenne une seule espèce à moins de 5 km des limites du parc. Au centre du parc, le nombre d'espèces observées ensemble est maximal dans les pixels où la productivité est la plus forte et non pas à des niveaux intermédiaires comme supposé (hypothèse 3). Or j'ai estimé cette productivité par le niveau de repousse caractérisé par la différence de l'indice NDVI entre la période de comptage et 20 jours précédents. A cette période, la qualité des ressources végétales est encore grande pour les herbivores. En effet, les feuilles des arbres sont en début de pousse et contiennent peu de tannins et les graminées qui ont commencé à se développer sont peu lignifiées. Sur les sites les plus reverdis, le fourrage peut donc être de qualité encore acceptable par les petites espèces et de quantité nécessaire pour les grandes espèces, alors que les sites moins reverdis ne devraient pas fournir suffisamment de fourrage attractif pour les grandes espèces.

En conclusion, il ressort de cette photographie ponctuelle des variations de richesse spécifique que la distribution de nombreuses espèces est fonction de facteurs écologiques liées aux ressources naturelles du parc mais aussi, à grande échelle, à des perturbations liées aux activités humaines.

2.2.3. Facteurs de variations spatiales de l'abondance du peuplement

Introduction

Tout comme nous l'avons vu pour la richesse spécifique, l'abondance du peuplement risque de présenter des variations spatiales sur le PRW du fait de l'hétérogénéité spatiale de l'environnement. On plus précisément s'attendre à ce que :

1) la charge en ongulés sauvages soit plus importante au bord des points d'eau. Des grandes espèces comme les buffles et les éléphants constituent une grande part de la biomasse des ongulés du PRW (chapitre 1). En période chaude, alors que le fourrage riche en eau est assez peu abondant, ces grandes espèces risquent de se concentrer à proximité des ponts d'eau pour s'abreuver très régulièrement afin de combler leurs besoins hydriques particulièrement importants ou de se rafraîchir pour dissiper leur chaleur interne (Owen-Smith 1988).

2) l'abondance totale des ongulés soit plus importante dans les zones fournissant de plus grandes quantités de fourrage. Les grandes espèces risquent en effet de sélectionner ces zones pour satisfaire leurs besoins en fourrage particulièrement importants grandes (Demment & Van Soest 1985, Illius & Gordon 1987, 1992) et de contribuer fortement aux variations spatiales de la charge totale du peuplement du fait de leur forte abondance relative en termes de biomasse. L'abondance des espèces plus petites devrait moins être liée positivement au niveau de production du milieu du fait de leur plus faibles besoins. Au vu de l'analyse des variations spatiales du nombre d'espèces sur le PRW, les activités humaines influencent probablement aussi celles de leur abondance.

Analyses

Les mêmes données et les mêmes types d'analyses aux 3 échelles (15 km, 10 km, 5 km) sont utilisée que pour étudier la richesse spécifique (tableau 32). L'abondance des ongulés dans les pixels a été caractérisée par la somme sur toutes les espèces de la masse métabolique de chaque espèce multipliée par le nombre total d'individus observés. Afin d'homogénéiser la distribution des valeurs, les abondances ont été transformées en $\log_{10}$. J'ai distingué arbitrairement les "grandes" espèces (éléphant, buffle, cobe Defassa, hippotrague rouan) dont la masse corporelle excède 200 kg, des "petites espèces" (Tableau 33). J'ai cherché par des analyses discriminantes les variables qui permettaient de mieux distinguer des niveaux croissants d'abondance pour l'ensemble des espèces et pour les petites espèces seulement.

Tableau 33 : Masse corporelle (en kg) et masse métabolique (en $kg^{0.75}$) des espèces d'ongulés du PRW.

espèce	masse corporelle (kg)	masse métabolique ($kg^{0.75}$)
céphalophe de Grimm	15	8
ourébi	16	8
gazelle à front roux	28	12
rédunca	48	18
guib harnaché	51	19
cobe de Buffon	76	26
phacochère	83	27
damalisque	120	36
bubale	160	45
cobe Defassa	200	53
hippotrague rouan	265	66
buffle	415	92
éléphant	3925	496

Résultats

Chez les ongulés, l'abondance totale est très corrélée à celles des plus grandes espèces (Figure 74).

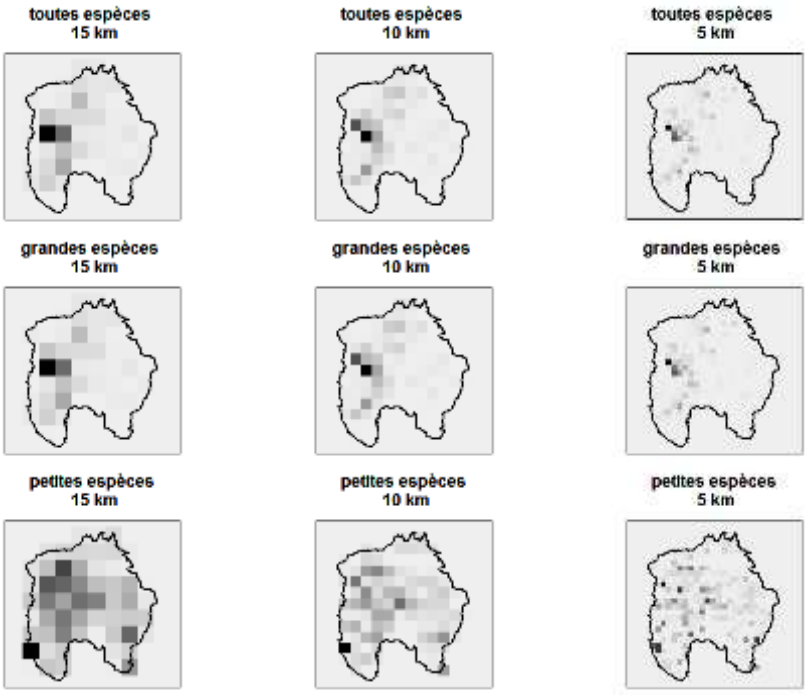


Figure 74 : Variations spatiales de l'abondance des ongulés (masse métabolique) sur le PRW à différentes échelles, en avril 2003.
Sur les pixels les plus foncés, l'abondance est plus grande. Les espèces sont de classe "grandes" lorsque leur masse corporelle excède 200 kg.

La biomasse représentée par les petites espèces est, comme pour celle des grandes espèces, plus importante dans la partie ouest du PRW, où nous avons vu que la richesse spécifique est également plus grande.

La distance aux bordures du parc est un facteur déterminant de l'abondance des ongulés, qu'ils soient grands ou petits, aux trois échelles d'étude (Tableau 34, Figure 75 à 81). Les grandes espèces semblent, en outre, être particulièrement sensibles à la proximité des activités humaines lorsqu'on s'intéresse aux variations d'abondance sur les pixels de 10 km de large (Tableau 34, Figure 77).

En comparaison avec les petites espèces, l'abondance locale des grandes espèces semble davantage limitée par la proximité du bétail (négativement) et celle des points d'eau (positivement) à grande échelle (10 et 15 km) (Tableau 34, Figures 75 à 78). On peut toutefois

noter que les variations d'abondance des petites espèces varient dans le même sens que l'abondance du peuplement dans son ensemble pour ces deux variables.

Les zones les plus hétérogènes au niveau de la végétation (variance des NDVI) abritent davantage d'ongulés en termes de biomasse (Tableau 34). Ceci est visible à grande échelle (15 km) pour toutes les espèces (Figure 75), mais aussi à petite échelle (5 km) pour les plus petites espèces (Figure 80).

Le niveau de production de la végétation, mesuré par la moyenne sur le pixel de la différence de NDVI entre la date du vol et 20 jours auparavant, n'apparaît déterminant (positivement) pour l'abondance des ongulés qu'à 10 km et en dessous pour les petites espèces (Figure 78 et 81) et qu'à 5 km pour les plus grandes (Figure 79) (voir aussi Tableau 34).

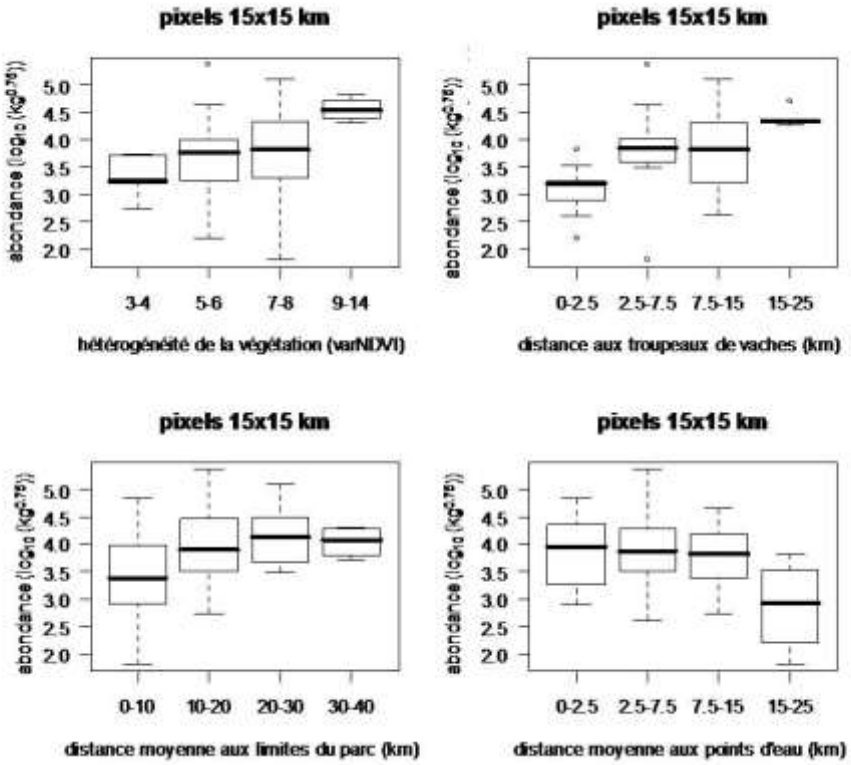
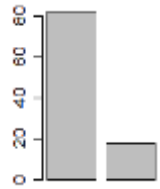
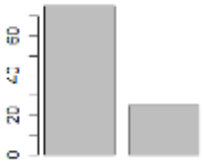
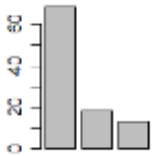
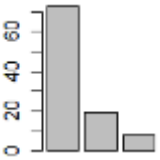
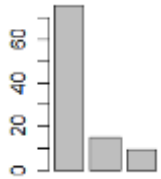
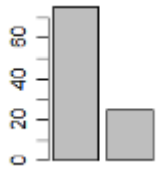


Figure 75 : Variations d'abondance totale des ongulés dans des pixels de 15 km de large en fonction des variables identifiées par l'AFD.

Tableau 34 : Synthèse des résultats des analyses discriminantes (AFD) aux différentes échelles.

échelle résolution de la grille d'analyse	**espèces**	**classes d'abondances** utilisées dans les AFD (en $kg^{0.75}$/pixel)	**diagramme des valeurs propres** variabilité interclasse expliquée par les axes de l'AFD	**principales variables renvoyées par l'AFD** les plus corrélées à l'axe factoriel sur lequel la variation des classes est la plus forte et croissante	**effet sur l'abondance**
15 km	toutes espèces (~grandes)	*classe 1 : 0-$10^{3.4}$* *classe 2 : $10^{3.4}$-$10^{4.2}$* *classe 3 : > $10^{4.2}$*		hetndvi (surtout) dbet dpark deau	+ + + -
15 km	petites espèces	*classe 1 : 0-$10^{2.2}$* *classe 2 : $10^{2.2}$-$10^{2.7}$* *classe 3 : > $10^{2.7}$*		hetndvi dpark	+ +
10 km	toutes espèces (~grandes)	*classe 1 : 0-10^{2}* *classe 2 : 10^{2}-10^{3}* *classe 3 : 10^{3}-10^{4}* *classe 4 : 10^{4}-10^{5}*		dpark dbet deau dmen (moindre)	+ + - +
10 km	petites espèces	*classe 1 : 0-$10^{1.5}$* *classe 2 : $10^{1.5}$-10^{2}* *classe 3 : 10^{2}-$10^{2.5}$* *classe 4 : $10^{2.5}$-$10^{3.3}$*		dpark difndvi	+ +
5 km	toutes espèces (~grandes)	*classe 1 : 0-10^{2}* *classe 2 : 10^{2}-10^{3}* *classe 3 : 10^{3}-10^{4}* *classe 4 : 10^{4}-10^{5}*		dpark dmen difndvi (moindre) deau (moindre)	+ + + -
5 km	petites espèces	*classe 1 : 0* *classe 2 : > 0-$10^{1.7}$* *classe 3 : $10^{1.7}$-$10^{2.5}$* *classe 4 : $10^{2.5}$-10^{3}*		dpark hetndvi deau (moindre) difndvi (moindre)	+ + - +

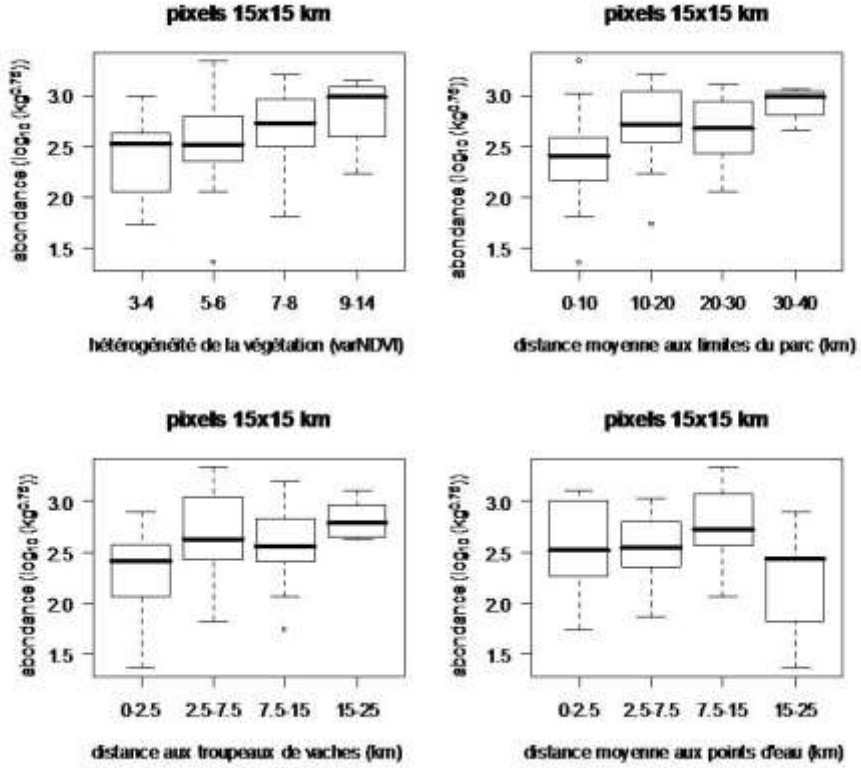


Figure 76 : Variations d'abondance des petits ongulés dans des pixels de 15 km de large.

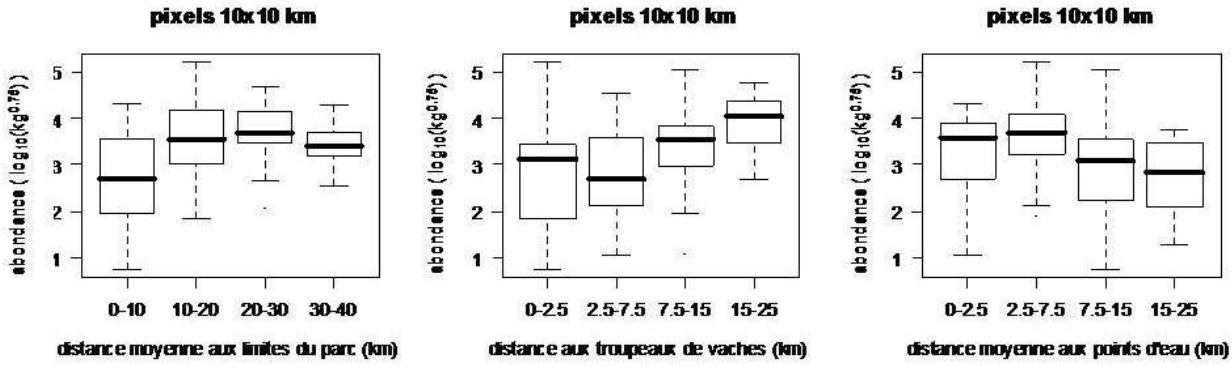


Figure 77 : Variations d'abondance totale des ongulés dans des pixels de 10 km de large en fonction des principales variables identifiées par l'AFD.

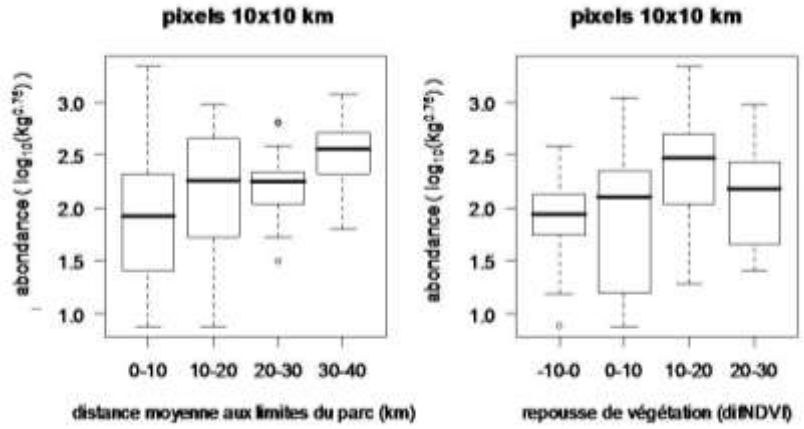


Figure 78 : Variations d'abondance des petits ongulés dans des pixels de 10 km de large en fonction des principales variables identifiées par l'AFD.

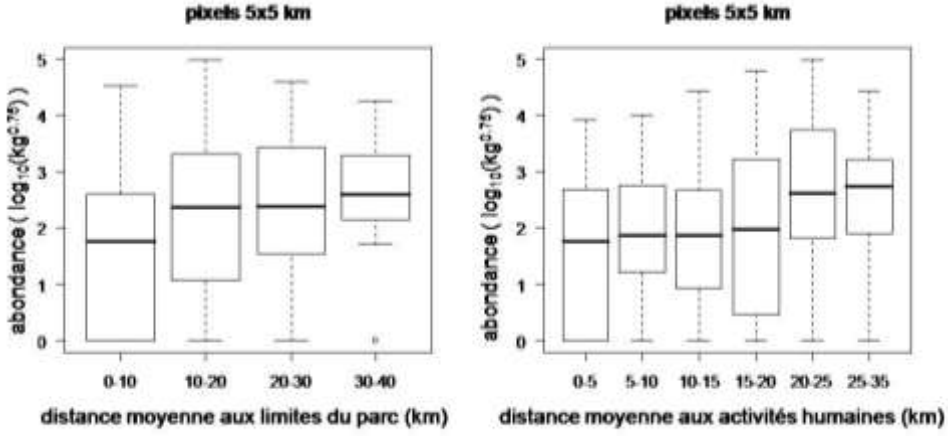


Figure 79 : Variations d'abondance totale des ongulés dans des pixels de 5 km de large en fonction des principales variables identifiées par l'AFD.

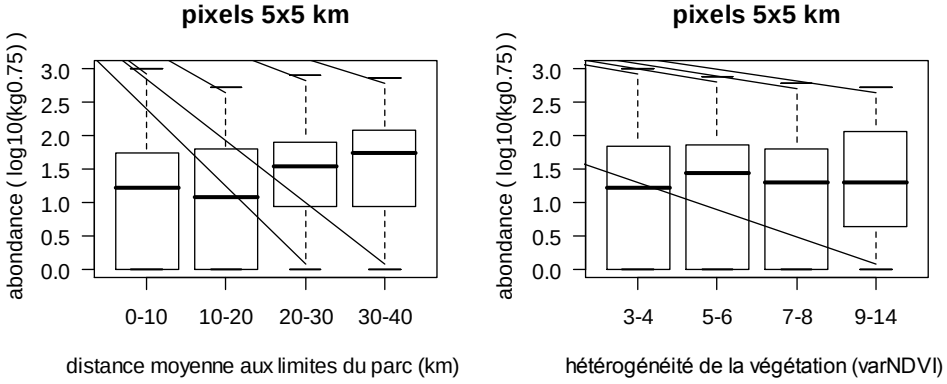


Figure 80 : Variations d'abondance des petits ongulés dans des pixels de 5 km de large en fonction des principales variables identifiées par l'AFD.

Discussion

Conformément à ce que l'on pouvait supposer (hypothèse 1), la disponibilité des points d'eau détermine les variations spatiales d'abondance totale des ongulés à grande échelle, les animaux étant plus abondants à proximité des points d'eau. Ceci est particulièrement visible chez les grandes espèces.

A une échelle plus fine, le niveau de production primaire semble avoir un effet positif sur l'abondance des ongulés, comme on pouvait le supposer également (hypothèse 4). Cependant, cet effet semble masqué par d'autres facteurs importants. La proximité des activités humaines à l'extérieur (mesurée à travers *dpark*) et à l'intérieur du parc (mesurée à travers *dmen*) n'affectent pas seulement la richesse spécifique mais aussi l'abondance des ongulés, et en particulier celle des plus grands. L'abondance des plus grands est également davantage affectée par la présence du bétail transhumant. Ceci a une incidence majeure sur la charge totale des ongulés localement, étant donné la part de biomasse prise par les grands herbivores.

Il faut également noter que l'abondance des ongulés est plus grande sur les zones les plus diversifiées en terme de végétation aux grandes échelles. Nous avons vu que cette même hétérogénéité favorisait la coexistence d'espèces plus nombreuses. Ce résultat semble concordant avec l'hypothèse qu'un plus grand nombre d'espèces permettrait une meilleure utilisation de la production primaire et donc une meilleure productivité secondaire (Fritz & Duncan 1994).

2.2.4. Sensibilité des différentes espèces aux facteurs environnementaux influençant l'abondance et la richesse du peuplement

Introduction

Nous venons de constater que les activités humaine et le bétail transhumant semblent avoir un effet important sur la structure spatiale du peuplement d'ongulés sauvages du PRW en plus des facteurs écologiques comme la distance à l'eau et la productivité primaire. Mais quelles espèces sont réellement affectées et dans quelle mesure ? Dans cette section, je cherche à préciser l'influence relative de ces différents facteurs sur les différentes espèces d'ongulés.

Analyse

Je restreins l'analyse aux variables identifiées précédemment pour affecter particulièrement l'abondance et la richesse locale du peuplement : *difndvi, deau, dpark, dmen, dbet*. J'étudie

comment les différentes espèces répondent individuellement à ces variables et comment les structures observées à l'échelle de l'assemblage intègrent ces comportements spécifiques.

Les variables ont été définies avec une résolution de 1 km afin d'affiner l'information sur la sélection spécifique mais nous perdons l'information sur l'hétérogénéité du milieu en augmentant la résolution. A l'aide d'une analyse de la marginalité des niches (O.M.I. *Outlying Mean Index*) (Doledec et al 2000), j'ai cherché à établir une typologie des espèces en fonction de leur sensibilité par rapport à ces facteurs. L'analyse O.M.I. a été effectuée à l'aide de la fonction *niche* du module *Ade4* du logiciel *R*.

Les variables de distances aux différentes entités en relation avec les activités humaines (*dbet*, *dpark* et *dmen*) semblent assez corrélées entre elles, il se pourrait donc qu'il soit difficile de faire la part entre leurs effets respectifs (Figure 81).

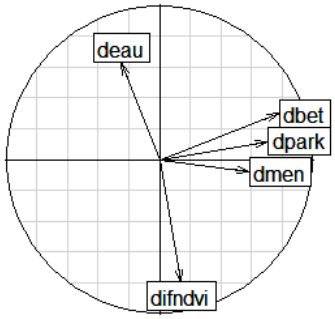


Figure 81 : Cercle des corrélations entre les différentes variables étudiées. *L'axe horizontal représente le premier axe de l'ACP et l'axe vertical le second.*

Résultats

On observe que l'ensemble des espèces sélectionnent plutôt, en moyenne, les zones plutôt éloignées des bordures du parc (grandes valeurs de *dpark*), et dans une moindre mesure les zones plus proches des points d'eau (faibles valeurs de *deau*) (axe 1 de l'O.M.I.) (Figure 82). Les deux axes renvoyés par l'O.M.I. permettent de distinguer un premier groupe constitué par le buffle (SC), l'éléphant (LA) et le cobe Defassa. En moyenne, ces espèces sélectionnent les pixels les plus éloignés des bordures du parc mais plus proches des points d'eau (axe 1), et qui sont d'autre part éloignés des zones présentant des activités humaines (grandes valeurs de *dmen*) et des troupeaux de bétail transhumant (grandes valeurs de *dbet*) (axe 2). Le céphalophe de Grimm (SG), l'ourébi (OO), le guib harnaché (TS) et le rédunca (RR) forment

un deuxième groupe au contraire moins éloigné, en moyenne, des activités humaines et du bétail. Le phacochère (PA), l'hippotrague rouan (HE), le bubale (AB) et le cobe de Buffon sélectionnent l'espace également relativement moins en fonction de la distance aux activités humaines dans le parc (*dmen*). En revanche, ils utilisent des régions plus éloignés, en moyenne, des limites du parc relativement au céphalophe de Grimm (axe 2).

Pour chaque espèce, et pour les différentes variables liées à la présence ou à un signe d'activité humaine (*dbet*, *dpark*, *dmen*), j'ai comparé l'histogramme des proportions des pixels utilisés aux différentes valeurs de distance avec celui des proportions de pixels disponibles pour ces valeurs (Annexe 5, résumé dans le Tableau 35). D'après la distribution des groupes observés, il semblerait que le bubale et le cobe de Buffon soient plus sensibles à la présence des troupeaux de bétail qu'à celle des activités humaines autres que celle des transhumants. Pour l'éléphant, le buffle et le cobe Defassa, il est plus difficile de distinguer l'importance relative des trois variables.

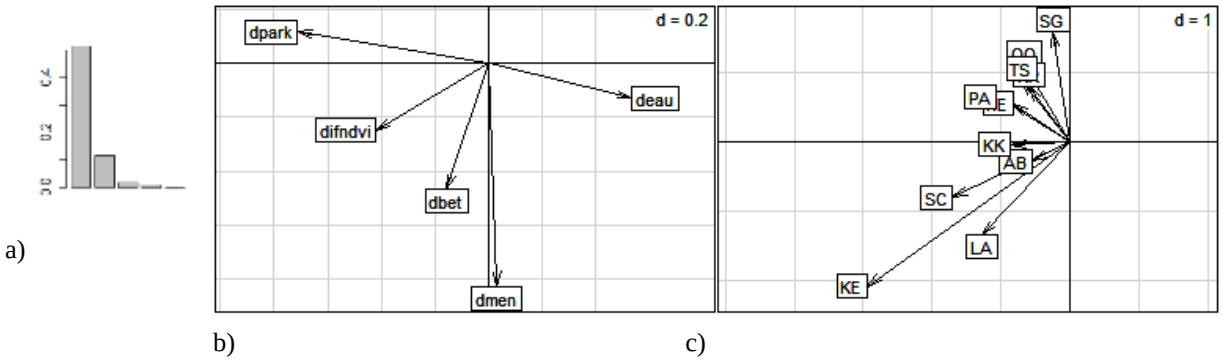


Figure 82 : Résultats de l'analyse de la marginalité des niches des ongulés du W dans l'espace des variables jouant particulièrement sur la structure du peuplement en fin de saison sèche - début de saison des pluies, à partir des données du comptage aérien d'avril 2003.

a) Diagramme des valeurs propres. b) Scores normés des variables sur les deux premiers axes factoriels. c) Projection des vecteurs de marginalité dans le premier plan factoriel. RR (rédunca) est masqué par TS (guib harnaché). Codes utilisés : AB : bubale, HE : hippotrague rouan, KE : cobe Defassa, KK : cobe de Buffon, LA : éléphant, OO : ourébi, PA : phacochère, RR : rédunca (étiquette sur le graphe cachée par TS), SC : buffle, SG : céphalophe de Grimm, TS : guib harnaché.

Tableau 35 : Relations des distributions des groupes d'animaux avec la distance aux signes de présence ou d'activités humaines.

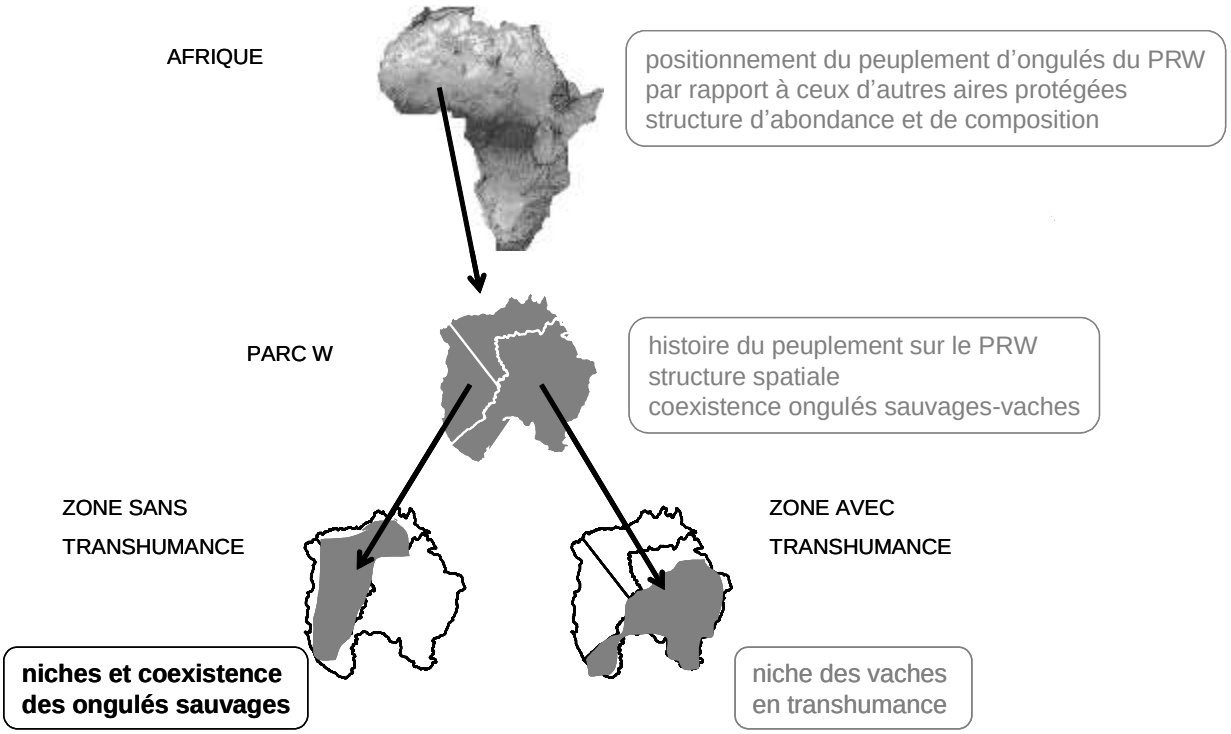
0 : les animaux ne sont pas particulièrement distants (proportion d'animaux proches ≥ proportion de pixels disponibles proches), + : les animaux se tiennent à distance (proportion d'animaux éloignés >> proportion de pixels disponibles éloignés)

espèce	nombre de groupes d'animaux observés	limites du PRW (*dpark*)	signes d'activités humaines dans le parc (*dmen*) (autres que la présence des éleveurs accompagnant les troupeaux)	troupeaux de vaches en transhumance sur le PRW (*dbet*)
guib harnaché	48	0	0	0
céphalophe de Grimm	184	+	0	0
ourébi	134	+	0	0/+
hippotrague rouan	251	+	0	0/+
phacochère	112	+	0	0
rédunca	10	+	0	0/+
cobe de Buffon	62	0	0	+
bubale	43	+	0	+
cobe Defassa	9	+	+	+
buffle	148	+	+	+
éléphant	74	+	+	+

Discussion

Ces comportements spécifiques expliquent bien que la richesse du peuplement augmente vers la partie centrale du parc puisque la plupart des espèces évitent les zones de bordure du parc. La diminution de la biomasse totale du peuplement en fonction de la proximité aux activités humaines (extérieures ou intérieures au PRW) et de celle des troupeaux de bétail transhumant s'explique à la fois par le comportement du buffle et de l'éléphant qui représentent une part essentielle de la biomasse totale. Le cobe Defassa est certainement davantage limité dans sa distribution puisqu'il est inféodé aux points d'eau (Estes 1997). Nous ne disposons que de 9 points d'observations pour cette espèce. Néanmoins, il apparaît que les troupeaux observés se tenaient tous plutôt à distance des troupeaux de bétail et des activités humaines dans le parc indépendamment de leur proximité à l'eau (faible corrélation entre *deau* et *dmen* ou *dbet*). En revanche, l'hippotrague rouan ne présente pas une telle distanciation vis-à-vis des activité humaines, ou des troupeaux transhumants. Cette analyse permet également de distinguer le céphalophe, le phacochère et le guib harnaché qui sélectionnent à priori moins l'espace en fonction des activités humaines et de la présence du bétail transhumant que les autres ongulés du PRW.

3. *Sélection d'habitat et coexistence des ongulés sauvages hors zone de transhumance*



"In the real world, environments are patchy. Factors influencing the proximate physiological or behavioral state of the ultimate fitness of individuals exhibit discontinuities on many scales in time and space. The patterns of these discontinuities produce an environmental, patchwork which exerts powerful influences on the distribution of organisms, their interactions, and their adaptations" (Wiens 1976).

Les variations d'assemblages d'espèces d'ongulés sur l'espace du PRW pourraient être le résultat de sélections spécifiques indépendantes et de l'agencement spatial des ressources perçues et recherchées par chaque espèce à différentes échelles (ex : Figure 83).

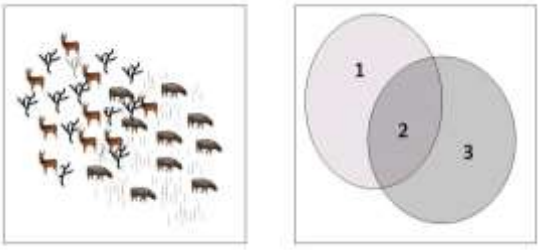


Figure 83 : Exemple théorique dans lequel les espèces d'ongulés s'assemblent dans l'espace géographique du fait de leur sélection spécifique.
A gauche, distribution des individus de deux espèces sélectionnant deux types de ressources différentes chevauchantes dans l'espace. A droite, types d'assemblages de compositions spécifiques différentes que l'on peut distinguer.

Dans ce chapitre, je cherche à caractériser la sélection de l'habitat des différentes espèces d'ongulés du PRW. J'étudie comment cette sélection, en fonction de l'hétérogénéité spatiale des ressources, peut se traduire en termes d'assemblages des espèces d'ongulés sur l'espace du PRW. La plupart des études sur les peuplements d'ongulés recherchent les variables environnementales séparant les espèces dans l'espace écologique ou alors caractérisent les structures spatiales des assemblages (ex: Redfern et al. 2006) mais les deux sont plus rarement reliées (ex : étude au Serengeti de la dynamique de distribution des ongulés le long de la *catena* écologique entre les bas-fonds et les plateaux par Vesey-Fitzgerald 1960). La distribution des animaux est parfois prédite à partir des informations sur la sélection et de l'hétérogénéité spatiale des ressources mais en général sur une seule espèce à la fois (ex : utilisation des fonctions de sélection de ressource par le renne (Johnson et al. 2004) et l'élan (Boyce et al. 2003)). Je m'appuie sur les aspects théoriques développés dans le cadre conceptuel pour identifier les dimensions de niches sur lesquelles le partage des ressources

risque de porter le plus probablement étant donné les caractéristiques morphophysiologiques des différentes espèces.

J'ai choisi de placer l'étude à deux échelles. La première échelle, que j'appellerai pour simplifier "échelle paysage" a été choisie pour mettre en évidence d'éventuels facteurs des variations de structure spatiale du peuplement sur l'étendue du PRW à l'aide des résultats de comptages aériens. La résolution considérée est d'environ 1 km². La deuxième échelle, que j'appellerai "échelle site", se base sur des unités spatiales échantillon d'un peu moins d'1 ha. Cette résolution a été choisie afin d'identifier les variables de l'habitat sélectionnées par les animaux à l'échelle du site alimentaire, tel que défini par Bailey (1996), dans leur domaine vital. La même résolution a été utilisée pour décrire de façon identique les sites utilisés par l'ensemble des espèces. Il faut cependant être conscient que les différentes espèces risquent de ne pas percevoir leur environnement à la même échelle (Ritchie 2002, Cromsigt & Olff 2006). Des grands animaux, tels que le buffle et l'éléphant, pour lesquels une unité de ressource est peut-être une zone herbeuse pour l'un ou un arbre pour l'autre, risquent d'opérer la sélection des sites d'alimentation à une échelle plus large (Ritchie & Olff 1999) que le petit céphalophe de Grimm identifiant comme ressource élémentaire un bourgeon ou une feuille d'arbuste.

3.1. Définition d'une zone d'étude "hors transhumance"

Nous avons vu (chapitre 2) que la présence humaine et les activités pastorales paraissaient avoir une incidence au moins aussi importante que les facteurs écologiques sur la distribution des animaux sur l'étendue du PRW. Le niveau de coexistence des différentes espèces à grande échelle en est directement dépendant. Afin d'étudier la structuration du peuplement dans des conditions moins perturbées, sous l'effet des facteurs écologiques, j'ai donc recherché une zone du PRW sur laquelle les animaux seraient a priori moins influencés par le pastoralisme et les activités humaines dans leur choix d'occupation de l'espace. Il reste cependant difficile de déterminer un espace d'étude où l'influence du pastoralisme serait moindre.

Je me suis basé sur les données d'observation des animaux du comptage aérien de 2003 et celles sur les tas de fèces observés sur les transects pédestres. D'après les survols aériens de 2002 et 2003 et les différentes enquêtes, le bétail transhumant occupe principalement le tiers sud-est du PRW en fin de saison sèche (Figure 84 a). En outre, nous avons vu que la distance

aux limites du parc influençait beaucoup la composition du peuplement. Pour l'analyse des données issues du comptage aérien de 2003, j'ai délimité la zone d'étude à plus de 10 km des bordures du parc et à la partie sans bétail pour atténuer cet effet par rapport à celui des variables environnementales (Figure 84 b). Les zones de suivi au sol sont assez centrales au PRW et l'influence de la distance au parc devrait y être moindre. Je présente ici successivement les analyses et résultats concernant la sélection et le partage des habitats 1) à large échelle, à partir des données de comptages aériens et 2) à une échelle plus fine, à partir des relevés sur transects pédestres en zone "hors transhumance".

Remarque : Ce que l'on appellera dans la suite "zone de transhumance" n'est liée qu'à la situation observée de fait ; il ne s'agit en aucun cas d'une zone officielle autorisant les activités pastorales dans le PRW.

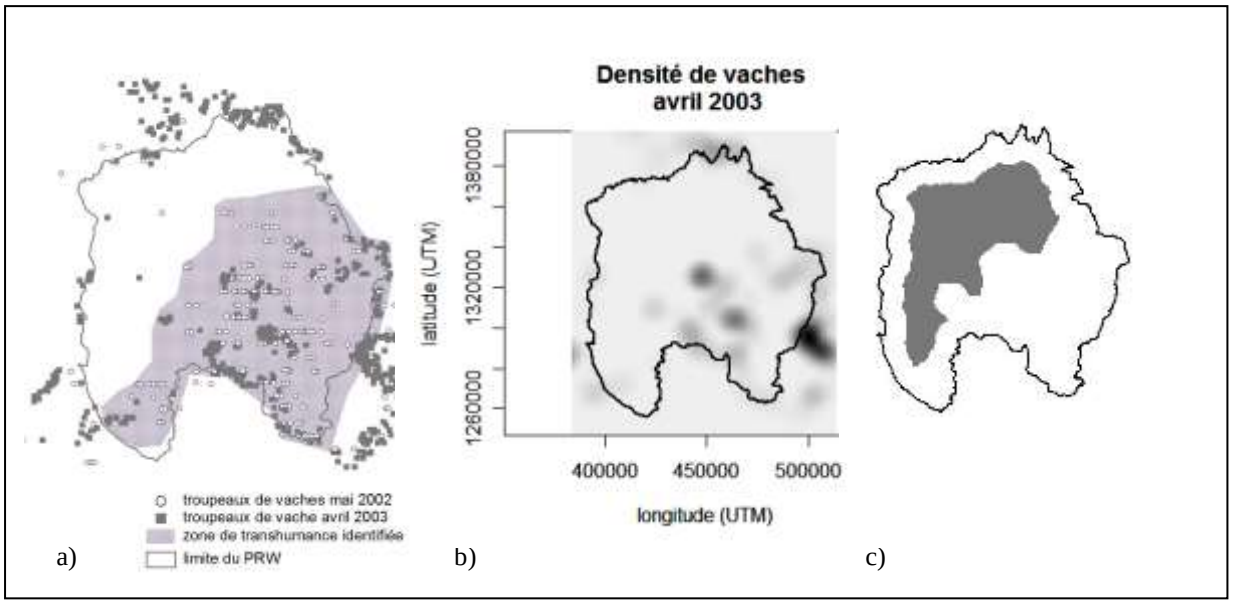


Figure 84 : Identification d'une zone d'étude sur laquelle l'influence du pastoralisme aurait été moindre en avril 2003.

a) Distribution des troupeaux de vaches. b) Variations spatiales de l'abondance des vaches sur le PRW en période de transhumance. En plus foncé les zones où les densités sont les plus fortes. La densité a été calculée par la méthode du Kernel avec l'extension Spatial Analyst de Arcview 3.2, en considérant les plus proches voisins dans un rayon de 10 km, dans une grille de 1 km de résolution. c) Zone retenue (en grisé) pour l'étude de la sélection de l'habitat à partir des données de comptage aérien de 2003.

3.2. Sélection de l'habitat et coexistence à l'échelle du paysage, apports du comptage total par avion

3.2.1. Etude des niches dans l'espace écologique

Introduction

Dans cette partie, je cherche à caractériser les différences et les similitude entre les espèces d'ongulés au niveau de la sélection de l'habitat à l'échelle du paysage en fin de saison sèche - tout début de saison des pluies. Je me base sur les données du comptage aérien d'avril 2003, restreintes à la zone non fréquentée par les troupeaux de vaches et à plus de 10 km à l'intérieur du PRW. Parmi les études de sélection de l'habitat et de partage des ressources par les ongulés africains, on peut distinguer

- celles qui définissent a priori des habitats, souvent par une typologie de la structure et de la nature de la végétation qui scinde l'espace en unités distinctes non chevauchantes (ex : Ben-Shahar & Skinner 1988, Mwangwi & Western 1998, Scogings et al 1990),
- de celles qui se basent plutôt sur les mesures de plusieurs variables environnementales quantitatives pour chercher les facteurs expliquant les différences ou similarités de niche (ex : Ferrar & Walker 1974, Traill 2004), sachant que certaines études mixent les deux approches.

J'utilise plutôt cette deuxième approche, dans la lignée de la théorie des niches. En effet, je développe des prédictions portant plutôt sur certaines variables et non pas sur des ensembles de conditions prédéfinis. J'inclus cependant dans l'analyse la typologie de la carte de végétation du CIRAD afin de voir si certaines des structures de végétation prédéfinies ont un sens pour les ongulés et font l'objet de sélection particulière.

Prédictions sur la sélection de l'espace en fonction de la distance aux points d'eau

Nous avons vu dans les chapitres introductifs, que la dépendance des ongulés à l'eau de surface, en termes de volume de boisson quotidienne et d'éloignement aux points d'eau, dépendait de leurs caractéristiques physiologiques et anatomiques. Les brouteurs ont moins besoin d'eau que les ongulés à régime mixte et que les paisseurs. Les petits ongulés ont également de plus faibles besoins que les grands, et les ruminants que les monogastriques. Cependant, les grands ongulés peuvent être trouvés relativement loin des points d'eau étant

donné leur plus grande mobilité. Ainsi, Lamprey (1963), note que les éléphants du Tarangire en Tanzanie boivent au maximum tous les deux jours et se concentrent dans les zones avec des points d'eau en saison sèches mais peuvent être trouvés jusqu'à 40 km des points d'eau. Nous avons également vu que certaines espèces étaient inféodées aux bors de points d'eau sans sans qu'il y ait de lien évident avec leurs caractéristiques physiologiques. Il s'agit du cobe Defassa, du cobe de Buffon et du guib harnaché (Estes 1997). Selon certains auteurs (Estes 1997), le phacochère resterait également à proximité des points d'eau en saison sèche. Mais selon d'autres, il serait indépendant de l'eau de surface grâce à l'eau trouvée dans les bulbes et rhizomes qu'il consomme (De Bie 1991, Vercammen & Mason 1993). C'est ce que j'ai supposé en première approche.

Ainsi, nous devrions observer, à l'échelle du paysage, une succession des espèces en fonction de la distance aux points d'eau déterminée par le niveau de dépendance des espèces à la ressource eau et à leur mobilité (Figure 85).

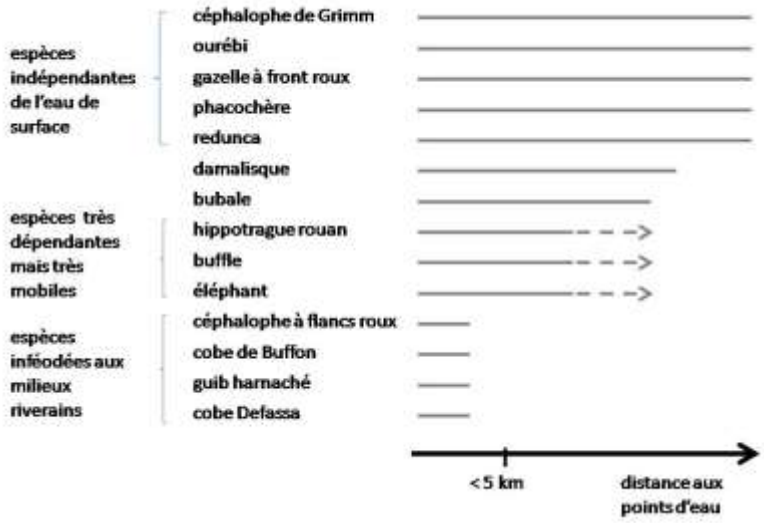


Figure 85 : Distribution supposée des ongulés du PRW par rapport aux points d'eau de surface.

Prédictions sur la sélection de l'habitat en fonction de la qualité et la quantité des ressources fourragères

De la même façon les dépendances des ongulés vis-à-vis de la qualité et de la quantité du fourrage dépendent de leur taille et de l'anatomie de leur appareil digestif. Les ruminants sont moins tolérants vis-à-vis de la qualité du fourrage que les monogastriques et les petites espèces sont également moins tolérantes que les grandes (Demment & Van Soest 1985, Illius & Gordon 1987, 1992). Bien qu'ils soient adaptés pour une plus grande mobilité, les ongulés

de grande taille peuvent chercher à limiter les pertes énergétiques liées à leur déplacement. On peut supposer qu'ils sélectionneront, dans la mesure de leur disponibilité, des zones offrant d'importantes quantités de fourrage sur de grandes surfaces. Les petites espèces devraient être plus indépendantes vis-à-vis de ces zones, ou les éviter si la qualité du fourrage y est moindre (Figure 86).

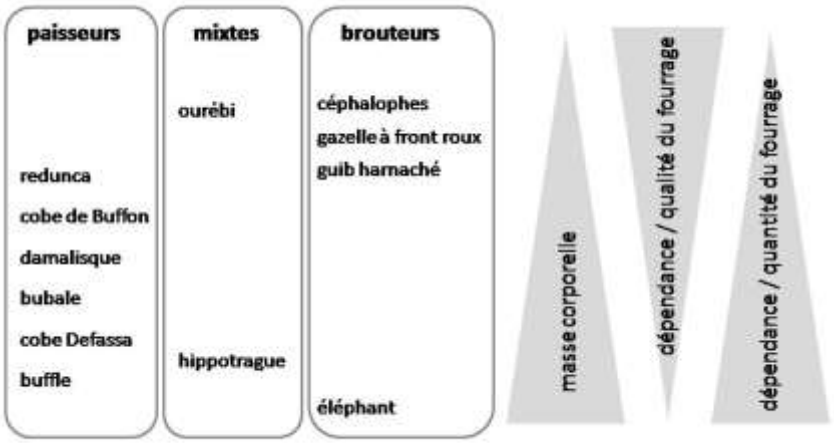


Figure 86 : Dépendance supposée des ongulés du W à la qualité et à la quantité du fourrage, en fonction de leur masse corporelle. *Le régime est donné pour la saison sèche.*

Ainsi, à l'échelle du paysage, la distribution spatiale de chaque espèce et les associations multi-spécifiques qui en résultent pourraient fortement dépendre de la distance à l'eau et du niveau local de productivité de la végétation (Figure 87).

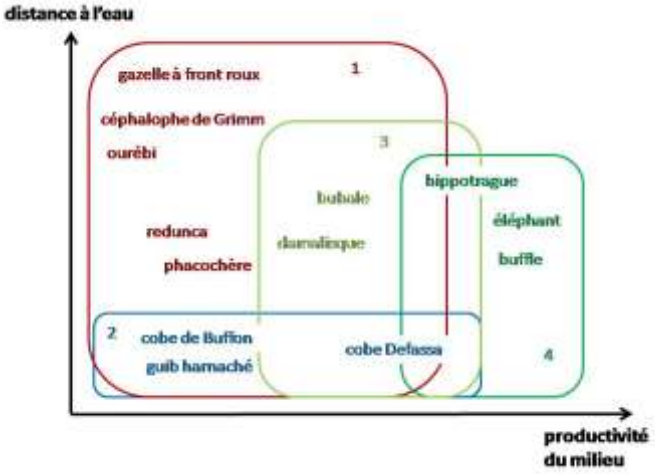


Figure 87 : Prédictions sur la position des ongulés du PRW dans l'espace écologique défini par le niveau de production du milieu (quantité de fourrage) et la distance aux points d'eau de surface (échelle du paysage). *1 : petites espèces peu dépendantes de l'eau de surface, 2 : espèces inféodées aux points d'eau, 3 : espèces de taille moyenne, 4 : espèces de grande taille sélectionnant les zones les plus productives.*

Si l'on se base sur la nature d'habitats prédéfinis, tels que les types de végétation de la carte de végétation du CIRAD (De Wispelaere 2001), on peut s'attendre à ce que les espèces les plus généralistes, c'est à dire a priori les plus grandes, utilisent une plus large gamme d'habitats que les petites espèces. Elles devraient donc davantage coexister avec les petites espèces que les petites espèces entre elles.

Matériels et méthodes

Le comptage aérien d'avril 2003 a permis d'enregistrer la localisation géographique des groupes d'animaux dans l'espace du PRW. La distance du groupe à l'avion au moment où il est détecté (< 500 m) mais aussi la distance du déplacement de l'avion entre le moment où l'animal est survolé et celui où le point est enregistré sur le GPS participent à l'imprécision sur la position retenue finalement (celle du GPS au moment de l'enregistrement).

Je me suis basé sur des données environnementales avec une résolution de 1 km². Cette résolution de mesure permet de détecter des variations spatiales des variables environnementales à l'échelle du paysage tout en étant adaptée à la précision sur la localisation des animaux. Par croisement SIG à l'aide du logiciel *R* (fonction *join.asc* de la bibliothèque *Adehabitat*), j'ai attribué à chaque groupe d'animaux observé les caractéristiques des variables environnementales à l'échelle du paysage, entrées en cartes rasters. Certaines de ces variables ont déjà été définies et utilisées dans le chapitre 2 : *altitude, dbf1, dbf2, dbf3, deau, difndvi, dpark.*

A titre exploratoire, les données qualitatives sur la nature des formations végétales (carte CIRAD, De Wispelaere 2001), avec une résolution de 30 m, ont également été intégrées à l'analyse. Il était en effet préférable de se baser sur des données de distances aux types de végétation plutôt qu'en donnée qualitative (type utilisé/type non utilisé) afin de ne pas perdre d'information sur l'utilisation de certains types de végétation de faible surface mais néanmoins potentiellement importants. En effet, une espèce peut utiliser préférentiellement un type de végétation assez restreint dans l'espace sans que la position GPS enregistrée permette de l'associer à ce type de végétation. Ceci a permis pour chaque point d'observation d'avoir une valeur pour chaque type de végétation en terme de distances. On mesure ainsi si les animaux sélectionnent des milieux proches de certains types de végétation ou sont plus indépendants vis-à-vis de ces types de végétation.

Les cartes de distance aux types de végétation au format raster ont été calculées préalablement grâce à l'extension *Spatial Analyst* sous le logiciel *Arcview 3.2*[4]. Pour ce faire, j'ai converti le raster de la carte de végétation (résolution 30 m) en fichier forme vectoriel de type polygone pour chaque type de végétation. Puis pour chaque type de végétation, la grille raster donnant la distance aux surfaces du type, a été calculée, à partir d'une grille de 1 km (974.486 m) de base utilisée pour toutes les couches environnementales, avec *Analysis/find distance*. Les cartes de distances aux éléments hydrographiques et topographiques (points d'eau, vallées principales, talwegs) ont été produite selon la même démarche. Les noms des variables correspondantes sont présentés dans le tableau 36.

Tableau 36 : Types de végétation considérés dans l'analyse de la sélection de l'habitat à l'échelle du paysage par les ongulés (d'après De Wispelaere 2001).

Distance au type de végétation	Descriptif du type de végétation
dv1	Brousse tachetée dense à herbacées annuelles
dv8	Cordon ripicole galerie forestière et fourrés
dv14	Savane arborée et boisée dominée par les herbacées pérennes
dv15	Savane arbustive de l'Atakora à herbacées annuelles
dv16	Savane arborée à boisée de l'Atakora à strate herbacée mixte
dv17	Savane arbustive dominée par les herbacées annuelles
dv18	Savane herbeuse prairie hydromorphe végétation aquatique
dv20	Affleurements rocheux et cuirasses à végétation très clairsemée
dv24	Savane arbustive claire dominée par les herbacées annuelles

J'ai fait l'hypothèse que sur la zone d'étude, les espèces avaient accès aux mêmes ressources, autrement dit que le "disponible" était le même pour toutes les espèces. J'ai utilisé une analyse O.M.I. (*Outlying Mean Index*) (Doledec et al. 2000), avec la fonction *niche* du module *Ade4*, afin de mettre en évidence les similarités entre les niches (réalisées) des différentes espèces (cf. chapitre 2). La Figure 88 renvoie le cercle des corrélations des variables et montre une opposition entre la distance aux points d'eau et la distance aux limites du parc, autrement dit, les points d'eau sur la zone d'étude sont plutôt centraux.

[4] Remarque : On peut aussi calculer des cartes raster de distance aux différents types de cartes factorielles avec la fonction *distfacmap* de *Adehabitat.* Cependant, dans notre cas, *R* ne pouvait pas prendre en charge le raster de la carte CIRAD, le fichier étant trop lourd.

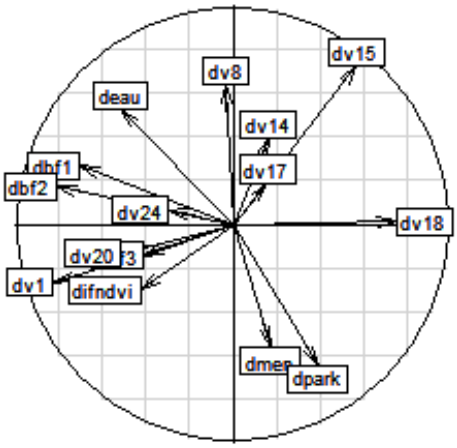


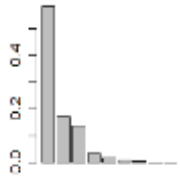
Figure 88 : Cercle des corrélation des variables avec les deux premiers axes factoriels de l'ACP calculée sur ces variables. L'axe horizontal représente le premier axe de l'ACP et l'axe vertical le second.

Résultats

Résultats de l'O.M.I.: étude de la position des niches dans l'environnement disponible

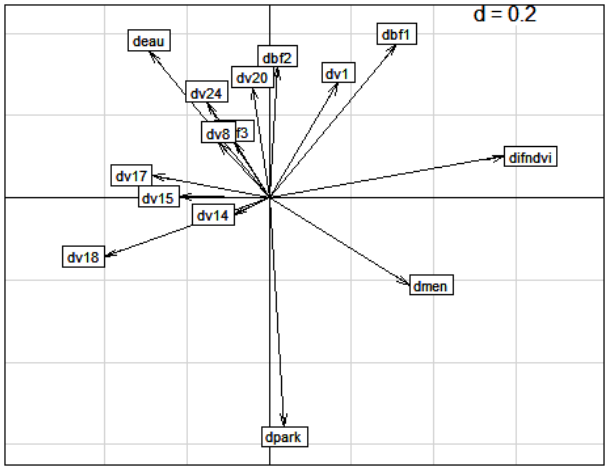
Le premier axe de l'O.M.I. explique une grande part de l'inertie totale ce qui suggère que les différentes espèces effectuent en moyenne une sélection sur cette même dimension de leur niche, à l'échelle considérée (Figure 89 a). Le premier axe est surtout corrélé à *difndvi* qui est censé mesurer le niveau de productivité de végétation (Figure 89 b). Il est également corrélé, dans une moindre mesure, à la distance aux activités humaines (*dmen*) et à la distance aux zones de savane herbeuse hydromorphe (*dv18).* L'importance de *difndvi* montre que les ongulés du W, dans l'ensemble, sélectionnent plutôt les zones où la végétation a repoussé pendant les 20 jours précédant le survol du PRW (Figure 89 c). Néanmoins, le premier axe permet de distinguer les espèces pour lesquelles la sélection pour cette variable est la plus forte, des autres espèces.

Comme supposé, ce sont plutôt les plus grandes espèces, à l'exception du phacochère, qui utilisent en moyenne des zones de plus forte productivité de végétation (Figure 90). D'après l'axe 1 (Figure 89), la sélection pour les zones de savane herbeuse hydromorphe (dv18) n'est bien marquée que chez le cobe de Buffon (KK), un peu moins chez le céphalophe de Grimm et l'hippotrague rouan (Annexe 6). Les autres espèces sélectionnent des zones assez proches de ces zones, d'où le décalage du barycentre des niches vers les valeurs faibles de dv18, mais s'en tiennent principalement à plus de 2 km et ne sélectionnent donc pas particulièrement ce type de végétation.

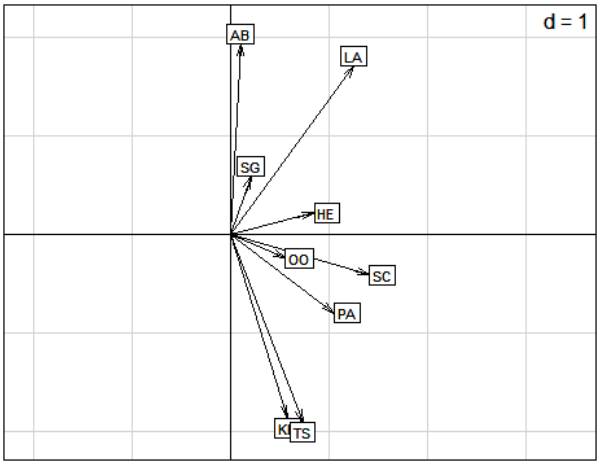


a)

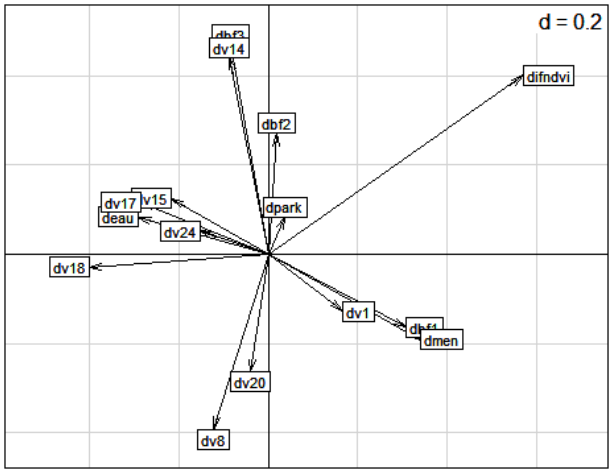
AB : bubale, HE : hippotrague rouan, KK : cobe de Buffon, LA : éléphant, OO : ourébi, PA : phacochère, SC : buffle, SG : céphalophe de Grimm, TS : guib harnaché



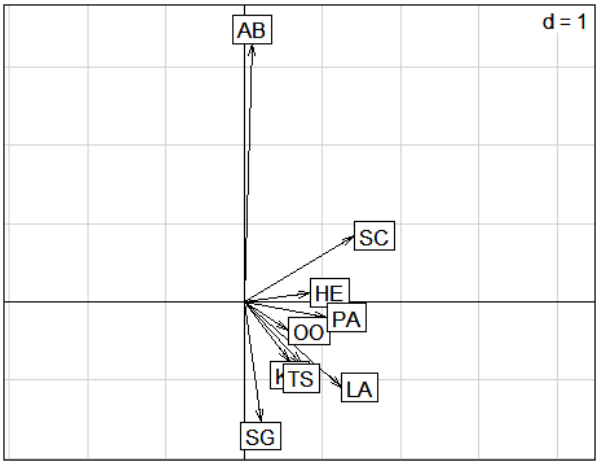
b)



c)



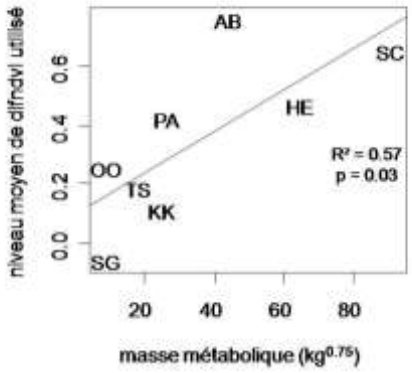
d)



e)

Figure 89 : Résultats de l'O.M.I. montrant la sélection de l'habitat chez 9 espèces d'ongulés du PRW au niveau de variables mesurées à l'échelle du paysage.

a) Diagramme des valeurs propres mesurant la marginalité expliquée par chaque axe factoriel (valeur non transformée en %). La quantité de marginalité expliquée décroît régulièrement après le troisième axe indiquant que les axes suivants sont dus au "bruit aléatoire". J'ai donc analysé la marginalité sur les 3 premiers axes. Le premier axe explique une plus grande part de marginalité que les deux suivants. b) Scores normés des variables sur les deux premiers axes factoriels. L'axe horizontal représente le premier axe et l'axe vertical le second. c) Projection des vecteurs de marginalité dans le premier plan factoriel. Les flèches relient le barycentre de l'espace disponible à ceux des niches réalisées. d) Scores normés des variables dans le plan formé par l'axe 1 (horizontal) et l'axe 3 (vertical). e) Projection des vecteurs de marginalité dans le plan formé par l'axe 1 (horizontal) et l'axe 3 (vertical). KK (cobe de Buffon) est masqué par TS (guib harnaché).



AB : bubale,
HE : hippotrague rouan,
KK : cobe de Buffon,
OO : ourébi,
PA : phacochère,
SC : buffle,
SG : céphalophe de Grimm,
TS : guib harnaché

Figure 90 : Figure 90 : Moyenne du niveau de productivité de la végétation sur les sites utilisés par les différentes espèces (sauf éléphant) en fonction de leur masse métabolique.

La moyenne pour chaque espèce a été calculée sur les valeurs centrées réduites de difndvi dans les pixels pondérées par le niveau d'utilisation (nombre de groupes observés dans le pixel). La relation n'est plus significative si l'on rajoute l'éléphant (point de coordonnées (92,0.42) mais ce sont tout de même dans l'ensemble plutôt les grandes espèce, à l'exception du phacochère, qui utilisent les zones avec des valeurs les plus élevées de difndvi.

Dans le premier plan factoriel, l'axe 2, plus corrélé à la distance aux bordures du parc (dpark), aux vallées principales (dbf1) et aux points d'eau (deau), permet de distinguer trois groupes d'espèces. Un premier groupe est constitué par le bubale (AB) et l'éléphant (LA) qui semblent sélectionner les zones plus éloignées des vallées principales et des points d'eau qui sont plus proches des limites du parc. Ce groupe s'oppose à celui formé par le cobe de Buffon (KK) et le guib harnaché (TS), qui sélectionnent au contraire les zones près de l'eau, plus éloignées des limites du parc. Le troisième groupe est composé des autres espèces dont la sélection par rapport à ces variables (dpark, dbf1, deau) semble moins marquée.

L'axe 3 distingue surtout le bubale (AB), par le fait qu'il sélectionne plutôt les zones éloignées des talwegs et éloignées des zones de savane arborée, avec plutôt de fortes repousses (plus fortes valeurs de dbf2, dbf3, dv14 et difndvi) mais plus proches des zones de galerie forestière et de fourrés et des zones ouvertes d'affleurement rocheux (plus faibles valeurs de dv8 et de dv20). Cependant, une analyse plus fine montre que le bubale n'utilise pas particulièrement le type v8. La plupart des groupes observés s'en tiennent en fait à 2 km environ (Annexe 6).

Une comparaison des histogrammes des gammes de valeurs utilisées avec celles disponibles pour chaque variable permet de préciser la position et l'amplitude de la niche de chaque espèce dans l'espace multifactoriel des variables étudiées (Annexe 6). Je reprends, dans le Tableau 37, les principaux résultats issus de la lecture de ces histogrammes.

Tableau 37 : Tableau de synthèse sur la sélection de l'habitat de 9 ongulés du PRW, détectée par avion sur la zone hors transhumance.

espèce	distance aux points d'eau	sélection des bas fonds	formations végétales particulièrement sélectionnées	sensibilité aux activités humaines	sélection des zones de plus grande repousse de végétation
bubale	de 0 à 15 km	non, au contraire semble les éviter, plutôt trouvé à plus de 250 m d'altitude	affleurements rocheux et végétation clairsemée (v20)	a priori peu sensible, trouvé très proche	oui mais aussi de zones moins reverdies
hippotrague rouan	essentiellement à moins de 5 km, mais jusque plus de 20 km	oui, les talwegs et bas fonds secondaires (bf3)	Savane arbustive dominée par les herbacées annuelles (v17), Savane herbeuse prairie hydromorphe (v18)	pas très marqué	oui
cobe de Buffon	à moins de 5 km	oui, les vallées, talwegs et bas fonds secondaires (bf1, bf2,bf3)	Savane herbeuse prairie hydromorphe (v18), Savane arbustive claire dominée par les herbacées annuelles (v24)	se tient surtout à plus de 10 km	pas particulièrement, mais n'utilise pas les zones sans repousse
éléphant	entre 5 et 10 km, évite les zone à moins de 5 km des points d'eau	pas dans les vallées mais dans les talwegs et petits bas-fonds (bf3) et sur les zones hautes (> 270 m surtout)	Savane arbustive dominée par les herbacées annuelles (v17), savane arborée et boisée de l'Atakora (v15), Savane arborée et boisée dominée par les herbacées pérennes (v14)	se tient à plus de 10 km	oui
ourébi	principalement à moins de 5 km mais trouvé aussi à plus de 15 km	pas particulièrement	Savane arborée et boisée dominée par les herbacées pérennes (v14), non observé dans les zones à végétation clairsemée (v20)	se tient à plus de 5 km	pas particulièrement, plutôt dans zones à repousse moyenne
phacochère	principalement entre 5 et 10 km mais trouvé aussi à plus de 15 km	oui, les vallées, talwegs et bas fonds secondaires (bf1, bf2,bf3)	Savane arborée et boisée dominée par les herbacées pérennes (v14)	se tient à plus de 5 km	plutôt dans les zones à repousse moyenne à forte
buffle	essentiellement à moins de 6 km, plus rarement trouvé à plus de 10 km	pas particulièrement, plutôt sur les zones à plus de 220 m d'altitude	Cordon ripicole galerie forestière et fourrés (v8), Savane arbustive claire dominée par les herbacées annuelles (v24), zones à végétation clairsemée (v20), Savane arbustive dominée par les herbacées annuelles (v17)	se tient surtout à plus de 20 km	oui
céphalophe de Grimm	jusque plus de 15 km	pas dans les vallées mais dans les talwegs et bas-fonds secondaires (bf3) et sur les zones hautes, plutôt sur les zones à plus de 250 m	Savane arborée et boisée dominée par les herbacées pérennes (v14), Savane arbustive dominée par les herbacées annuelles (v17), Savane arbustive claire dominée par les herbacées annuelles (v24), Savane herbeuse prairie hydromorphe (v18)	a priori peu sensible, trouvé très proche	non, plutôt même dans les zones avec peu de repousses
guib harnaché	à moins de 5 km, et surtout à moins d'1 km	oui, les vallées, talwegs et bas fonds secondaires (bf1, bf2,bf3), uniquement sur les zones basses (< 220 m)	Cordon ripicole galerie forestière et fourrés (v8), Savane arbustive dominée par les herbacées annuelles (v17)	à plus de 5 km	non, plutôt dans les zones avec peu de changement de verdure (dans les zones avec végétation sempervirente : v8)

Tolérance de niche

Les différences de sélection se traduisent également par des amplitudes de niche différentes selon les espèces. L'éléphant montre une plus grande tolérance générale que les autres espèces vis-à-vis des variables mesurées (Figure 91). Cependant, pour les autres espèces, l'amplitude de niche en fin de saison sèche ne semble pas particulièrement liée à la masse corporelle des ongulés. Ceci peut peut-être s'expliquer à cette échelle par le fait que la sensibilité à la distance à l'eau et à la présence humaine jouent sur la sélection de l'espace en plus de la sélection trophique.

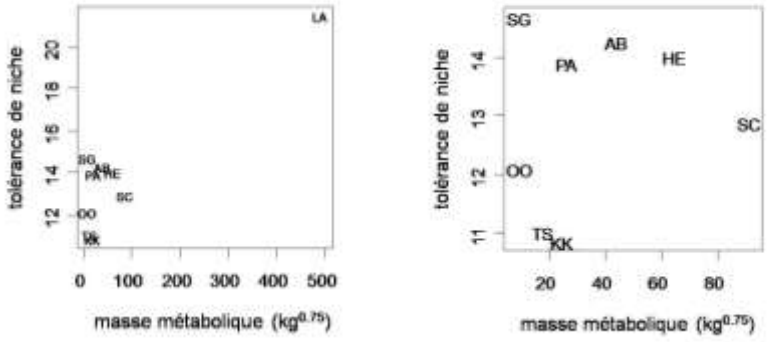


Figure 91 : Tolérance de niche réalisée, calculée sur les variables environnementales (centrées réduites) à l'échelle du paysage en fonction de la masse métabolique.

La tolérance a été calculée comme la somme des variances des valeurs de chaque variable dans les pixels utilisés, ces valeurs étant pondérées par le nombre de groupes observés dans les pixels. A droite, le même graphe qu'à gauche mais sans l'éléphant, pour une meilleure lisibilité. AB : bubale, HE : hippotrague rouan, KK : cobe de Buffon, LA : éléphant, OO : ourébi, PA : phacochère, SC : buffle, SG : céphalophe de Grimm, TS : guib harnaché.

Amplitude de niche calculée sur les types de végétation

J'ai attribué à chaque point d'observation (groupe d'animaux observé), le type de végétation sous-jacent donné par la carte de végétation (De Wispelaere 2001), avec l'extension *Spatial Analyst/Analysis/summarize* de *Arcview 3.2*. Les observations ne permettent pas de confirmer non plus que les espèces les plus grandes utiliseraient une gamme d'habitat plus large que les espèces plus petites (Figure 92).

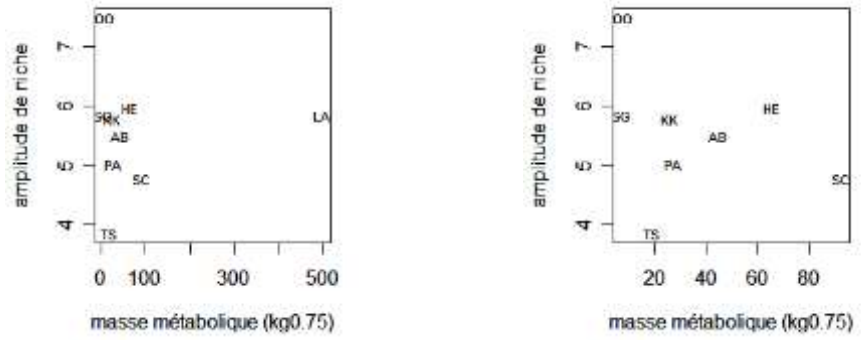


Figure 92 : Amplitude de niche réalisée, calculée sur les types de végétation à l'échelle du paysage en fonction de la masse métabolique.

L'amplitude de niche a été calculée par l'indice de Simpson : 1/somme [(nombre de localisations de groupes de l'espèce dans le type de végétation i / nombre total de groupes de l'espèce)²] selon Barbault 1981. AB : bubale, HE : hippotrague rouan, KK : cobe de Buffon, LA : éléphant, OO : ourébi, PA : phacochère, SC : buffle, SG : céphalophe de Grimm, TS : guib harnaché.

Discussion

Une zone d'étude non perturbée par les activités humaines ?

Les deux premiers axes de l'O.M.I. sont assez bien corrélés aux facteurs *dmen* et *dpark* suggérant que les ongulés sont toujours sensibles aux activités humaines bien qu'on ait restreint la zone d'étude. Toutefois, on peut constater que l'éléphant est parmi les espèces qui sélectionnent plutôt les zones les plus excentrées dans la zone d'étude (déjà située à plus de 10 km des bordures du PRW) alors que cette espèce apparaissait parmi les plus retranchées à l'intérieur du PRW dans l'analyse sur toute l'étendue de l'aire protégée (cf. chapitre 2). Sur la zone d'étude, la distance aux limites du parc est en fait assez corrélée négativement à la distance à l'eau (rho de Spearman = -0.29) et au lit de la Mékrou (*dbf1*, rho de Spearman = -0.27). L'analyse sur toute l'étendue du PRW (cf. chapitre 2) avait montré que le cobe de Buffon et le guib harnaché ne sélectionnaient pas particulièrement les plus grandes distances aux limites du parc. On peut donc penser qu'ici ce sont davantage les variables *dbf1* (corrélé à *altitude*) et *deau* sur lesquelles la sélection se produit, les éléphants et les bubales sélectionnant les zones plus élevées et éloignées de la Mékrou (à moins de 15 km toutefois) et les cobes de Buffon et les guibs se concentrant dans la vallée.

En revanche, la délimitation de la zone d'étude n'a pas été suffisante pour s'affranchir de l'effet des activités humaines à l'intérieur du parc. On retrouve le fait que le buffle et l'éléphant se tiennent particulièrement loin des activités humaines, même si le facteur *dmen* semble être

moins important que la variable *difndvi* sur la zone d'étude. On aurait pu découper plus finement la zone d'étude de façon à ne conserver que les espaces éloignés de plus de 10 km, par exemple, des zones où des activités humaines avaient été observées mais cela aurait été au dépens du nombre de données à analyser, déjà assez peu nombreuses.

Séparation écologique selon le niveau de productivité primaire et la distance aux points d'eau

Malgré l'effet des activités humaines, l'analyse des niches renvoie sur les deux axes principaux les deux variables supposées expliquer le mieux la séparation écologique des ongulés du PRW à l'échelle du paysage : le niveau de productivité de la végétation (approché par *difndvi*) et la distance à l'eau (*deau*). Nous pouvons voir que certaines espèces semblent également présenter des sélections particulières des types de végétation définis par la carte de végétation. Néanmoins, les variables définies par la distance aux types de végétation semblent moins importantes pour définir la sélection des différentes espèces d'ongulés à l'échelle du paysage sur la zone hors transhumance que la distance aux points d'eau (deau) et la productivité primaire mesurée par difndvi. Cela est concordant avec l'analyse des variations spatiales de l'abondance et de la richesse du peuplement qui ont mis en évidence l'importance de ces variables.

Si l'on projette les niches réalisées observées dans le plan formé par *difndvi* et *deau* (Figure 93), on observe une structure assez cohérente avec celle prédite, pour les espèces qu'on a pu observer en suffisamment grand nombre (Figure 87).

Ce sont plutôt les grandes espèces qui sélectionnent les zones de plus forte productivité primaire (éléphant, buffle, hippotrague, bubale) alors que les plus petites (ourébi, céphalophe de Grimm) les évitent plutôt (sauf l'ourébi) et utilisent les zones où la repousse a été moins importante ou de niveau intermédiaire (Figures 94 et 95). Chez le phacochère, une espèce plutôt petite, la moyenne des valeurs de difndvi dans les pixels utilisés est au niveau de celle pour l'éléphant. Il semble que cette moyenne soit en fait tirée par quelques individus observés dans des zones où la repousse particulièrement forte a été enregistrée (Figure 95 c). On peut néanmoins noter que le phacochère a été particulièrement observé dans les zones de savane arborée. Il se pourrait que le fort score de NDVI enregistré soit en fait lié au débourrage des arbres de la savane. Ceci doit donc nous amener à être prudent sur l'interprétation de la valeur de *difndvi* comme indicateur de la productivité primaire du fourrage réellement disponible pour les animaux.

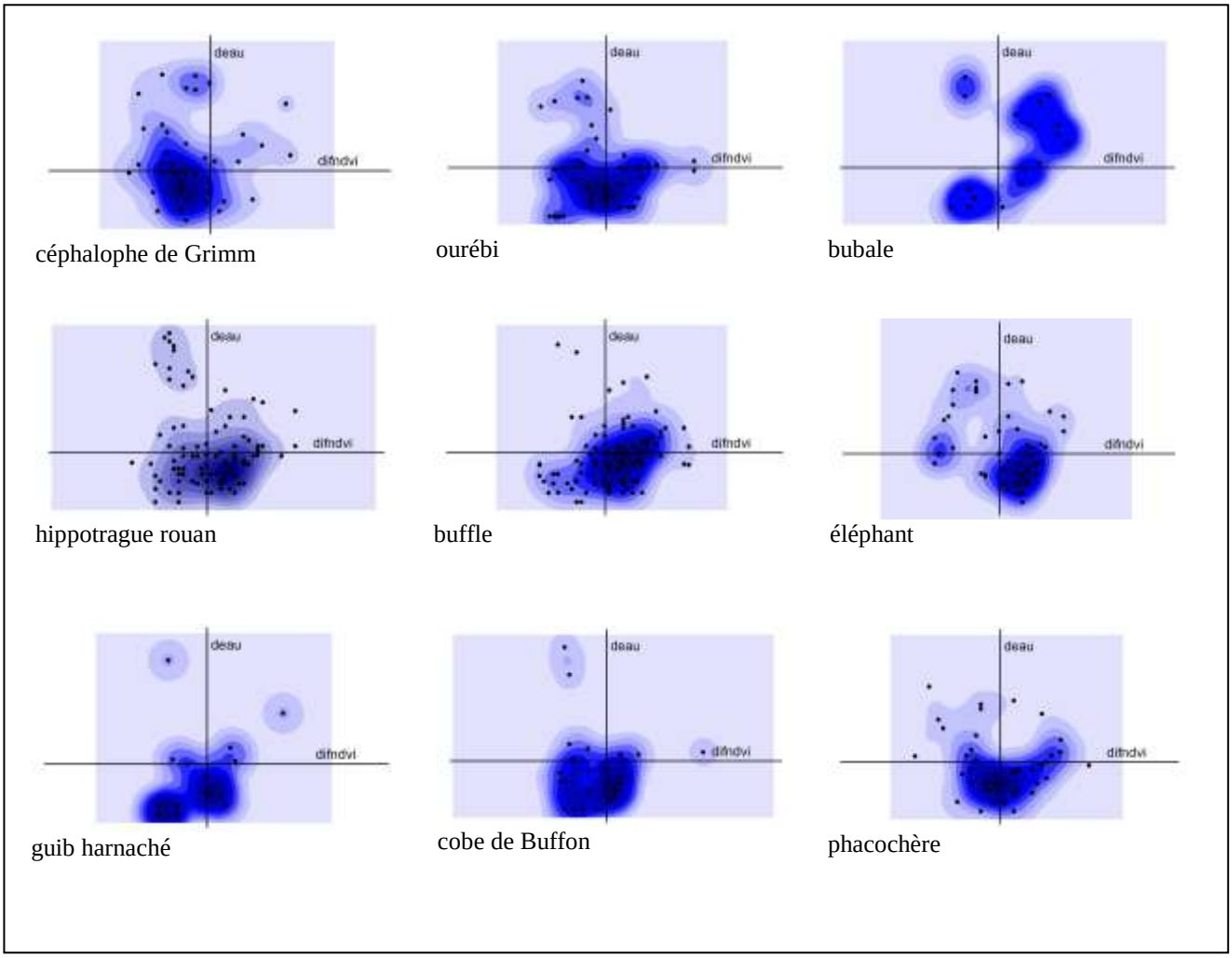
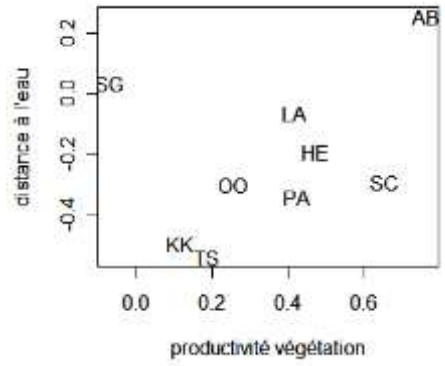


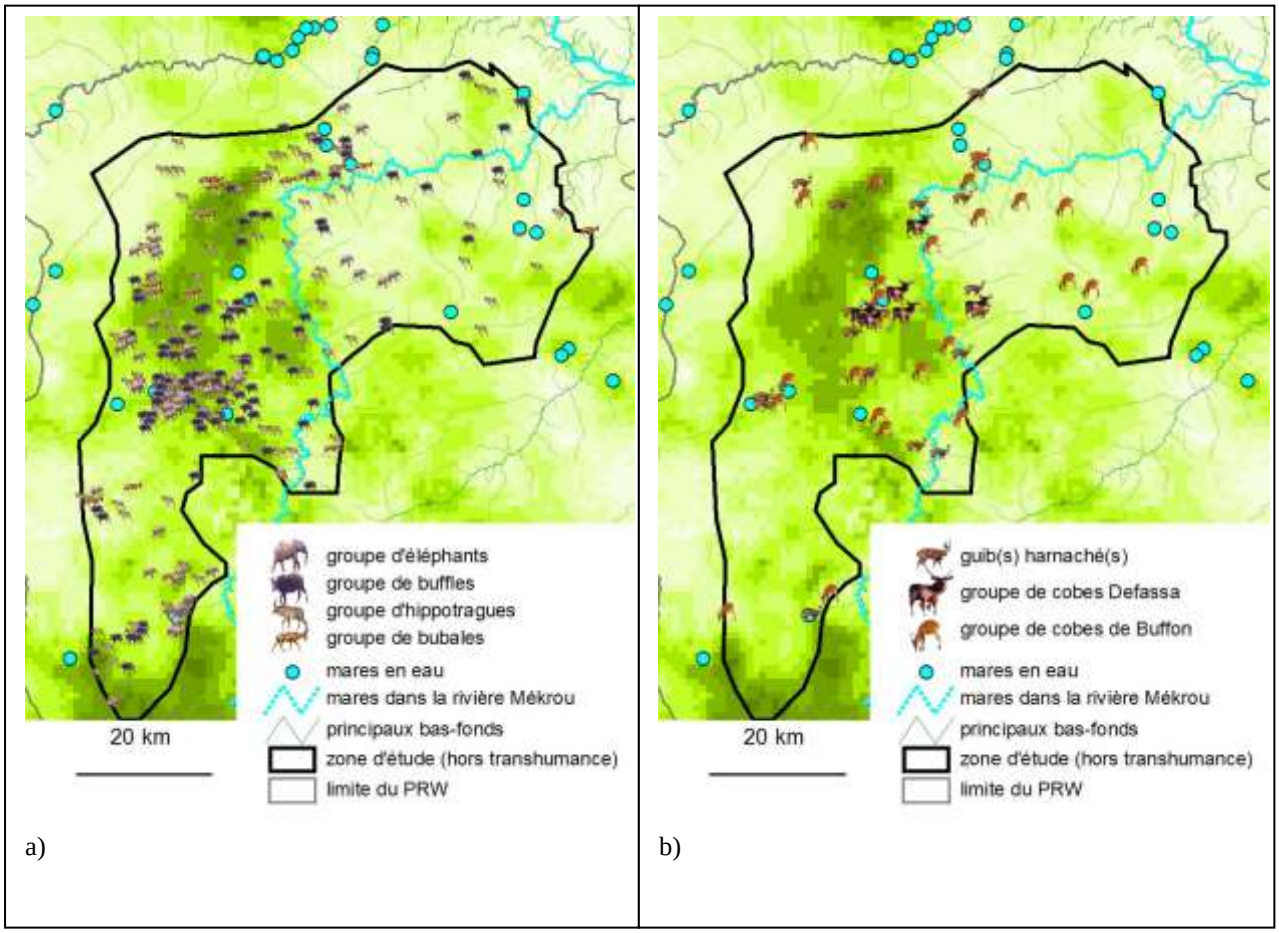
Figure 93: Projection des niches réalisées de 9 ongulés du PRW en fin de saison sèche - début de saison des pluies, dans le plan formé par les variables centrées réduites difndvi (comme indicateur de la productivité primaire) et deau (distance au point d'eau le plus proche).

Chaque point correspond à un groupe observé de l'espèce concernée, lors du comptage aérien d'avril 2003.



AB : bubale,
HE : hippotrague rouan,
KK : cobe de Buffon,
LA : éléphant,
OO : ourébi,
PA : phacochère,
SC : buffle,
SG : céphalophe de Grimm,
TS : guib harnaché

Figure 94 : Projection des barycentres des niches réalisées de 9 ongulés du PRW en fin de saison sèche - début de saison des pluies, dans le plan formé par les variables centrées réduites difndvi.



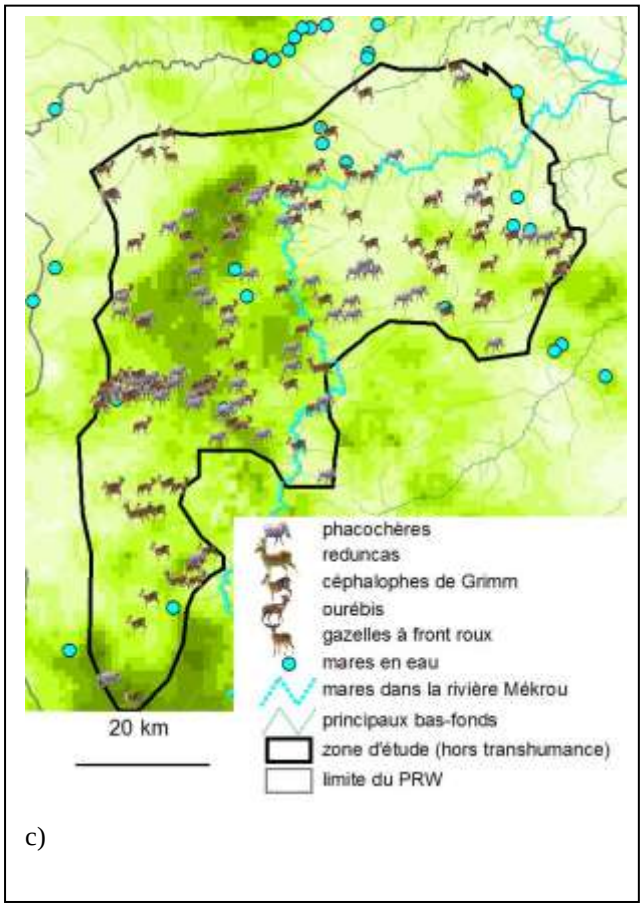


Figure 95 : Distribution des différents types d'espèces ayant des sélections similaires à l'échelle du paysage, observés sur la zone hors transhumance du PRW lors du comptage aérien d'avril 2003.

a) Grandes espèces sélectionnant les zones de plus forte productivité primaire. Les zones plus foncées ont présenté une plus forte repousse de végétation pendant les 20 jours précédant le survol.

b) Espèces particulièrement inféodées aux vallées et points d'eau.

c) Petites espèces, indépendantes par rapport à l'eau de surface. Le céphalophe de Grimm semble sélectionner les zones les moins reverdies alors que l'ourébi utilise plutôt les zones avec un niveau de repousse intermédiaire. Le phacochère est observé dans les zones moyennement productives mais aussi fortement productives.

Par ailleurs, comme attendu, les cobes de Buffon et Defassa et le guib harnaché sélectionnent tout particulièrement les zones très proches de l'eau et les fonds de vallée principales (la Mékrou sur la zone d'étude), alors que le buffle, l'éléphant et l'hippotrague, plus indépendant utilisent un domaine plus large moins concentré autour des points d'eau. Le phacochère et le céphalophe de Grimm semblent également indépendants comme prédit. En revanche, bien que l'ourébi puisse être trouvé très loin des points d'eau (> 15 km), les individus observés s'en tenaient en moyenne à moins de 5 km à la date du comptage. On peut penser que certains individus trouveront de quoi satisfaire leurs besoins hydriques dans la végétation alors que d'autres, s'ils sont assez proches des points d'eau viendront s'y abreuver. J'ai pu observer plusieurs individus ou couples s'abreuver au barrage de la Tapoa au Niger et Rabeil (2004) a également observé l'espèce sur ses comptages aux points d'eau.

Pour les espèces observées lors du comptage aérien de mai 2002 sur la même zone hors transhumance, on retrouve des sélections similaires. Les cartes de distributions des espèces et des variables environnementale pour ce comptage sont présentées dans le chapitre 4.

3.2.2. Assemblages d'espèces dans l'espace géographique

Je cherche à vérifier si les espèces présentant des sélections de ressources similaires sont rassemblées sur les deux dimensions de l'espace géographique ou non et à illustrer comment la distribution des ressources agit sur l'assemblage d'espèces.

Analyses

Il existe de nombreuses manières d'aborder la structuration spatiale d'un peuplement en terme de composition. J'ai repris ici une approche originale développée par Méot et al. (1993) et utilisée par Calenge et al. (2005) dans une étude de la structuration latitudinale des communautés végétales du Brésil : l'analyse discriminante sur vecteurs propres du graphe de voisinage (D.A.E.N.O. pour *discriminant analysis of neighbourhood operator* en anglais). L'intérêt de cette méthode est de considérer la position des groupes d'individus de chaque espèce par rapport à l'ensemble des groupes des individus des autres espèces indépendamment d'une grille – et donc d'une échelle – d'analyse des assemblages d'espèces. Elle permet d'identifier des gradients spatiaux de composition spécifique des assemblages et de représenter dans l'espace étudié ces variations.

Pour chaque point on identifie les points qui lui sont voisins dans l'espace. Dans notre cas, les points correspondent aux localisations géographiques des groupes d'animaux. Les points voisins sont identifiés à partir d'un graphe de voisinage qui représente les relations entre les points en fonction de leur proximité définie selon un algorithme choisi. J'ai utilisé ici une triangulation de Delaunay (Upton & Fingleton 1985). Ceci permet d'attribuer à chaque point des coordonnées qui positionnent le point relativement aux autres points. Ainsi, deux points avec des coordonnées proches auront tendance à être voisins des mêmes autres points (des points proches) et éloignés de la même façon de mêmes autres points (des points distants). La diagonalisation de la matrice des coordonnées des points du patron à analyser permet d'extraire des vecteurs propres de voisinage (voir Méot et al. 1993 pour le détail de l'analyse). Une analyse discriminante des espèces dans l'espace des vecteurs de voisinage permet d'identifier les espèces qui ont des distributions spatiales similaires et de distinguer celles qui ont au contraire des distributions différentes. J'ai retenu 30 vecteurs de voisinage pour discriminer les positions des espèces d'ongulés, mais il n'existe pas de règle pour le choix du nombre de variables à conserver pour discriminer les catégories de points (Calenge et al. 2005). Les analyses ont été effectuées notamment à l'aide des fonctions *tri.mesh*, *neighbours*, *neig*, et *discrimin* des modules *Adehabitat*, *Splancs*, *Tripack* et *Spdep* du logiciel *R*.

Résultats

L'analyse discriminante sur vecteurs propres du graphe de voisinage renvoie principalement deux axes (Figure 96 a). Sur le premier axe, la différence moyenne d'occupation de l'espace entre les espèces est plus grande que sur le deuxième axe (Figure 96 b). Le premier axe distingue l'éléphant par rapport autres espèces. Ainsi, la distribution de l'éléphant est plutôt différente de celle des autres espèces prises dans leur ensemble. Sur les zones où se distribuent les éléphants, les voisins des groupes d'éléphants sont souvent d'autres groupes d'éléphants plutôt que des groupes d'autres espèces. En effet, les groupes d'éléphants, tels qu'ils ont été identifiés lors du comptage, sont agrégés dans l'espace (Figures 97 b et 98). Ainsi l'analyse identifie la structure propre de concentration des groupes d'éléphants qui est différente des distributions des autres espèces, réparties de façon plus homogène sur la zone étudiée.

Le deuxième axe est également intéressant car il montre un deuxième type de structuration. Il met en évidence un gradient depuis les zones avec essentiellement des petites espèces telles que l'ourébi et le céphalophe aux zones avec plutôt des grandes espèces telles que le buffle,

l'éléphant, l'hippotrague rouan et le bubale (dans les scores élevés du second axe) (Figures 96 c et 97). Remarque : en retenant 60 vecteurs propres, on retrouve les deux mêmes structurations, mais la séparation entre les petites espèces et les grandes est plus visible sur le deuxième axe.

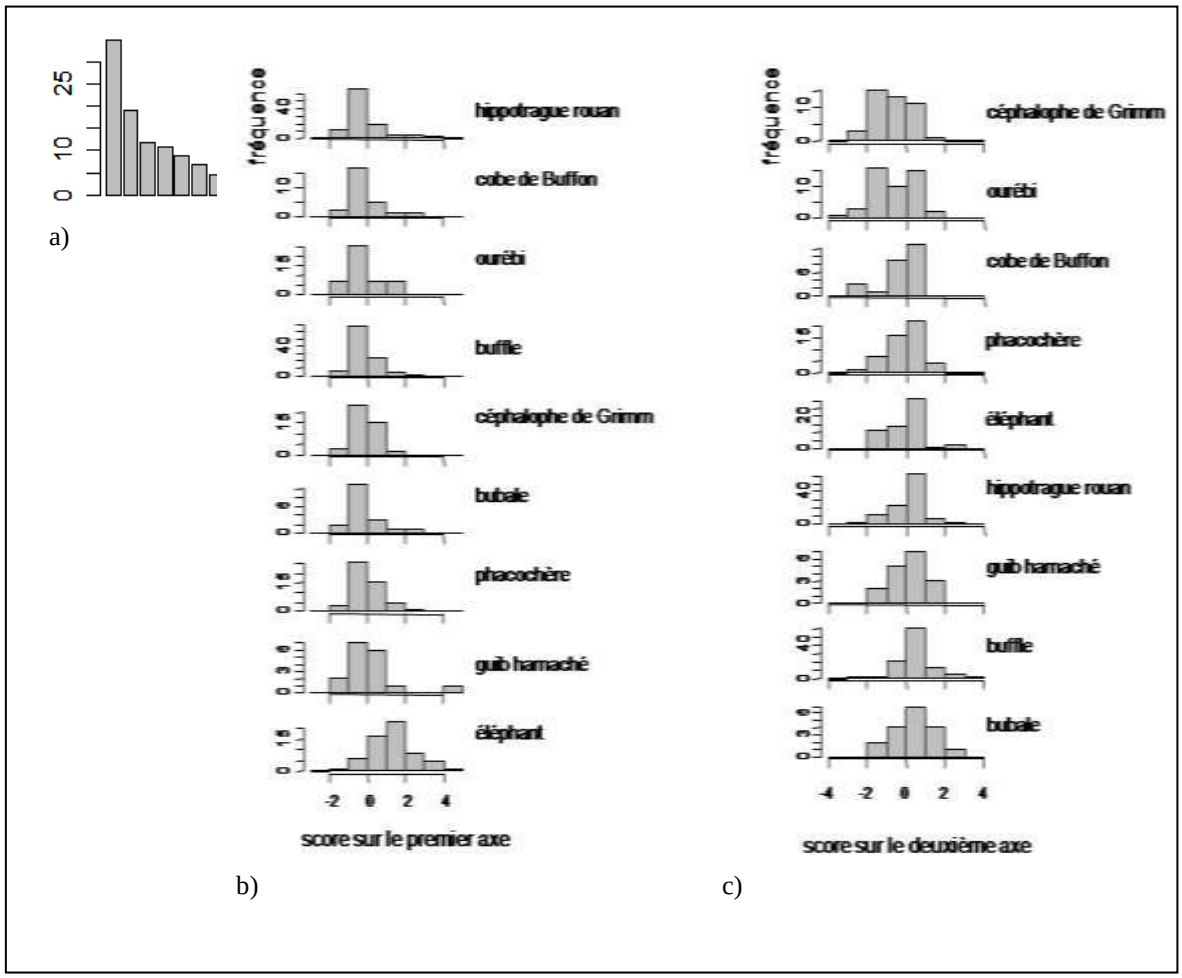


Figure 96 : Résultats de l'analyse discriminante sur vecteurs propres du graphe de voisinage.
a) Diagramme des valeurs propres. b) et c) Scores des espèces sur le premier et le deuxième axe.

Discussion

Une structuration spatiale du peuplement liée à des différences spécifiques de sélectivité

Sur la zone du PRW sans bétail transhumant, on observe des variations spatiales du type d'assemblage, variant de certaines sous-zones plutôt caractérisées par la présence de grandes espèces à d'autres caractérisées par celle de petites espèces. Ce résultat est cohérent avec les résultats précédents sur la sélection des ressources. En effet, nous avons vu que les grandes espèces et les petites espèces ne sélectionnent pas les mêmes pixels, notamment en fonction

du niveau de repousse de la végétation. On illustre ici que la séparation spatiale des espèces se fait à une échelle plus large.

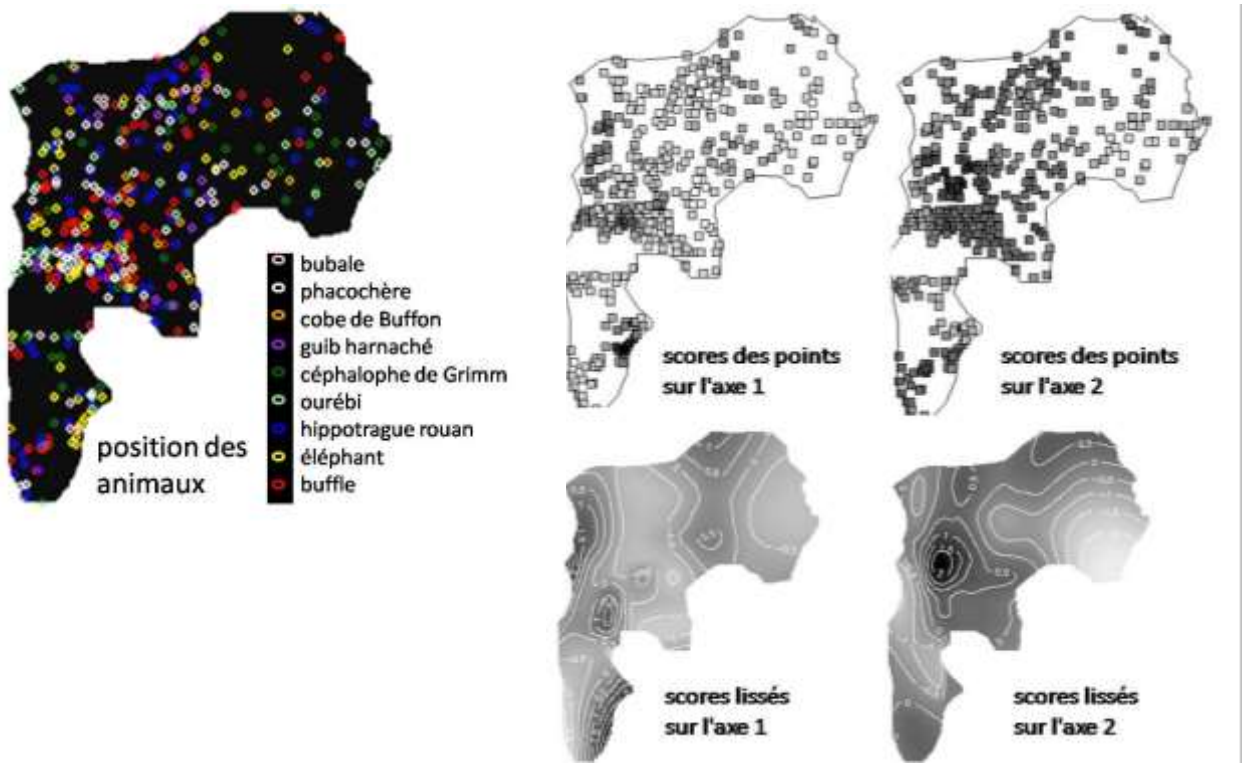


Figure 97 : Variations spatiales de la composition des assemblages d'espèces d'ongulés sauvages sur la zone hors transhumance en avril 2003.

Les zones plus foncées sur la carte des scores sur l'axe 1 de l'analyse discriminante sur vecteurs propres du graphe de voisinage, correspondent aux scores les plus élevés. Elles sont occupées principalement par des groupes d'éléphants alors que les zones plus claires présentent peu d'éléphants. Sur la carte des scores sur l'axe 2, les zones plus foncées portent des assemblages essentiellement composés de buffles, bubales, éléphants et hippotragues, alors que les zones avec des scores très faibles sont plutôt caractéristiques d'assemblages avec des ourébis et des céphalophes de Grimm, les zones avec des scores intermédiaires (niveau de gris intermédiaire) rassemblant la plupart des espèces (plus abondantes). Sur ces zones on trouve des espèces assez généralistes par rapport à l'axe 2 ainsi que des espèces davantage spécialisées dans les valeurs moyennes de cette dimension.

Un regroupement spatial des espèces de proche affinité écologique à l'échelle du paysage

Cependant, il reste à vérifier au sein de ces grands types de structures de peuplement, si certaines espèces de proche affinité écologique à l'échelle du paysage, sont distribuées de façons indépendantes, sont particulièrement associées ou si au contraire elles sont

systématiquement séparées. Pour ce faire j'ai calculé les fonctions L_{12} (Lotwick & Silverman 1982, Diggle 1983) dérivée de la fonction K de Ripley (Ripley 1976) (cf. partie 2).

Si l'on étudie par exemple plus particulièrement les relations spatiales des groupes d'éléphants avec ceux des autres espèces, l'éléphant apparaît plutôt agrégé avec les grandes espèces (buffle, hippotrague, bubale), mais aussi avec le phacochère, avec lesquels il tend à partager les zones de fort niveau de repousse (Figure 98). Il est moins associé aux autres petites espèces telles que le céphalophe de Grimm et l'ourébi qui utilisent plutôt des zones moins productives.

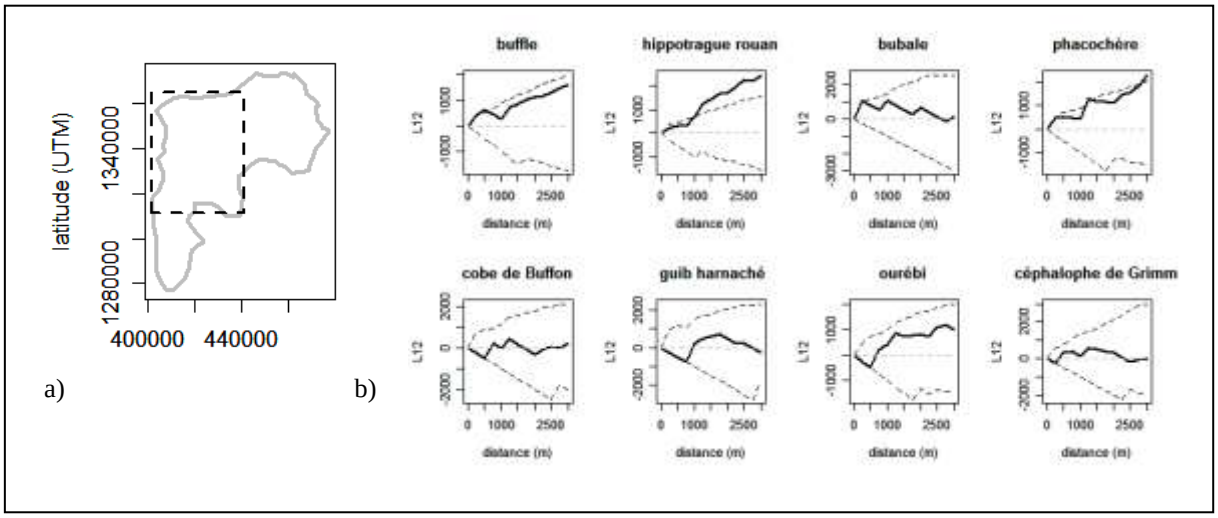


Figure 98 : Relations spatiales entre les groupes d'éléphants et les groupes des autres espèces en zone hors transhumance en avril 2003.

a) en gris : limites de la zone hors transhumance, en noir pointillé : zone d'analyse des relations spatiales. b) fonctions L_{12} centrées sur les groupes d'éléphants, indiquant la relation spatiale avec les groupes des autres espèces dans des rayons croissant. Les valeurs extérieures (davantage négative ou positives) aux courbes enveloppantes (en pointillé) délimitant le domaine de l'indépendance (indiquée par la valeur 0), indiquent une agrégation significative (valeurs positives) ou une séparation significative (valeurs négatives) à l'échelle considérée. Pour des contraintes techniques, j'ai délimité la zone d'étude à un rectangle pour pouvoir calculer ces intervalles de confiance (avec la fonction rtor.shift du module Splancs du logiciel R).

Avec la même démarche (synthèse des résultats dans le Tableau 38), il apparaît que les groupes des grandes espèces : buffles, hippotragues et éléphants ne sont pas significativement séparés, ils sont même significativement associés dans l'espace, y compris à faible distance. Chez les petites espèces, les observations de l'ourébi, du céphalophe et du phacochère sont également bien associées dans l'espace. On peut toutefois noter que les groupes de bubales ne

sont pas trouvés à moins d'un kilomètre des hippotragues rouans, ou de 200 m des groupes de buffles bien qu'ils sélectionnent particulièrement les zones de plus grande repousse.

Tableau 38 : Synthèse des résultats de l'étude des relations spatiales entre les groupes des différentes espèces d'ongulés du PRW hors zone de transhumance lors du comptage aérien d'avril 2003.

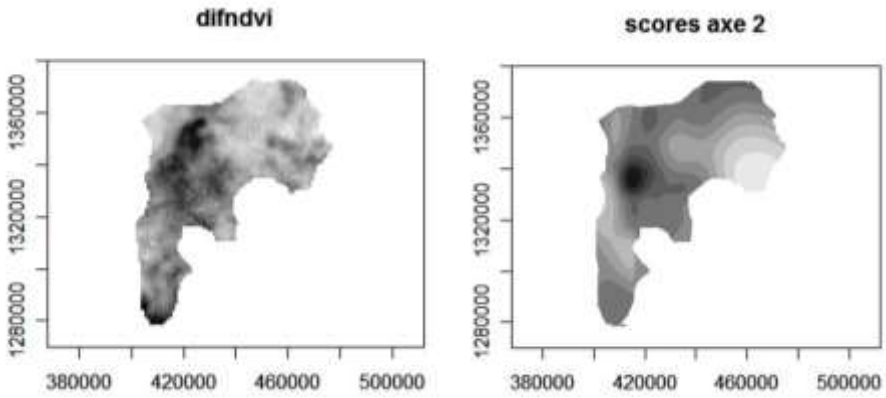
Les relations ont été étudiées à l'aide des fonctions L_{12} de Ripley sur la zone échantillon rectangulaire, dans un intervalle de distance de 0 à 3 km. -- : séparation significative, ++ : agrégation significative, + : agrégation presque significative, O : pas de relation significative.

étude sur 0-3 km	buffle (89)	hippotrague rouan (80)	bubale (14)	cobe de Buffon (20)	phacochère (37)	guib harnaché (13)	ourébi (37)	céphalophe de Grimm (28)
éléphant (38)	< 500 m : ++ > 500 m : +	< 1 km : + > 1 km : ++	< 500 m : ++ > 500 m : O	< 500 m : -- > 500 m : O	< 200 m : ++ > 200 m : +	< 500 m : -- > 500 m : O	< 500 m : -- > 500 m : O	< 300 m : -- > 500 m : O
buffle		++	< 200 m : -- > 200 m : O	< 100 m : ++ > 100 m : O	< 1 km : O > 1 km : +	< 1.2 km : -- > 1.2 km : O	++	< 200 m : ++ > 200 m : 0
hippotrague rouan			< 1 km : -- > 1 km : O	< 200 m : -- > 200 m : O	++	< 1 km : ++ > 1 km : O	< 1.5 km :++ > 1.5 km : +	< 1 km : + > 1 km : O
bubale				< 1.5 km :-- > 1.5 km : O	< 1.5 km : -- > 1.5 km : O	< 2 km : -- > 2 km : O	< 1.2 km :-- > 1.2 km : O	--
cobe de Buffon					< 300 m : ++ > 500 m : O	< 500 m : -- > 500 m : O/+	< 500 m : -- > 500 m : O	< 1 km :-- > 1 km : O
phacochère						< 1 km : -- > 1 km : O	< 500 m : ++ > 500 m : +	< 200 m : -- > 200 m : +/++
guib harnaché							< 1 km : -- > 1 km : O	< 500 m : O > 500 m : +
ourébi								++

Il semble donc que le type de sélectivité et la distribution de la ressource déterminent davantage la structure spatiale du peuplement que la compétition interspécifique à l'échelle du paysage. Toutefois, il se pourrait que la séparation écologique observée soit déjà le résultat d'une compétition et que la niche réalisée observée soit particulièrement décalée ou réduite par rapport à la niche optimale en l'absence de compétiteur. Mais ce seul jeu de données ne suffit pas pour le montrer.

L'ensemble des groupes d'animaux se répartissent sur une grande partie de l'espace considéré (Figure 99). La sélection par rapport au niveau de repousse mesuré étant assez forte pour les grandes espèces, les assemblages d'espèces observés rendent finalement assez bien compte

des structures spatiales du niveau de repousse de la végétation sous-jacentes (Figure 99). En effet, ces structures constituent des ensembles assez homogènes s'étendant sur plusieurs kilomètres carrés.



a) b)

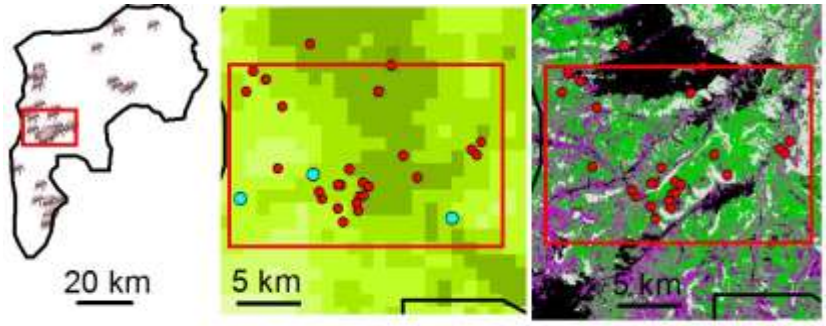
Figure 99 : Comparaison des variations spatiales du niveau de repousse fourragère (a) avec le gradient spatial d'assemblages d'espèces d'ongulés (b) défini par l'axe 2 de l'analyse discriminante sur vecteurs propres du graphe de voisinage, lors du comptage aérien

Bien que le processus de structuration reste le même, on pourrait donc supposer qu'une modification de l'agencement spatial des zones de plus forte repousse (en termes d'étendue, de fragmentation et de formes) modifierait beaucoup celui des assemblages observés.

L'agrégation des éléphants : une structuration indépendante du milieu ?

On peut penser que l'agrégation spatiale des éléphants est liée à leur concentration sur les zones offrant les niveaux de ressources recherchés, c'est-à-dire, d'après ce que nous avons identifié, les zones offrant un fort de niveau de repousse de la végétation et la proximité de points d'eau. Toutefois, le niveau d'agrégation (Figure 100 a) semble se faire à une échelle plus fine au sein même de ces zones. Ceci est peut-être dû à l'échelle de distribution plus fine des zones de végétation particulièrement sélectionnées telles que les savanes arbustive (v17) et arborée (v14). Cependant, l'agrégation des groupes ne semble pas correspondre à une distribution sur un même type de *patch* (Figure 100 b et c), du moins par rapport aux variables mesurées.

L'agrégation spatiale des éléphants est peut-être plutôt due, comme nous l'avons soulevé dans le chapitre 2, à une structuration socio-spatiale se caractérisant par le regroupement des groupes matriarcaux issus d'une même grande famille (Douglas-Hamilton 1972, Estes 1997, Ipavec, comm. pers.) en début de saison des pluies.



a) b) c)

Figure 100 : Exemple d'agrégation de groupes d'éléphants lors du comptage aérien d'avril 2003.
a) distribution des groupes d'éléphants sur l'étendue de la zone d'étude hors transhumance. b) distribution de groupes d'éléphants dans une sous-zone de plus grande concentration, avec le niveau de repousse sous-jacent. Les zones les plus foncées correspondent à une plus forte repousse. c) même distribution mais avec la structure de végétation sous-jacente d'après la carte de végétation du CIRAD.

Conclusion

Cet exemple illustre que les structures spatiales du peuplement sur l'étendue, peuvent être assez bien expliquées par des sélections différenciées des différentes espèces à l'échelle du paysage. Selon Ritchie (2002), les animaux mobiles ont de fortes chances de coexister du fait qu'ils peuvent se déplacer et effectuer des choix. Ces choix résultent en effet en un partage des ressources ou des habitats qui permet un usage plus ou moins exclusif des ressources. Ainsi, la structure spatiale des peuplements pourrait être prédite par la distribution des ressources en l'absence de connaissance détaillée sur les dynamiques de compétition. On voit également dans notre exemple que les comportements sociaux intra-spécifiques risquent d'avoir un effet important sur les structures spatiales du peuplement.

Il faut cependant bien noter que les ressources considérées ici, en particulier le niveau de productivité primaire, sont celles enregistrées à une résolution donnée (1 km²). J'ai fait l'hypothèse qu'un fort niveau de productivité primaire enregistré rendait compte de la concentration spatiale d'unités de végétation qui ont particulièrement poussé à cette période charnière entre la fin de saison sèche et le début de la saison des pluies. On peut supposer que la surface de concentration doit être assez grande pour être détectée par le satellite. Cependant, les animaux perçoivent certainement une hétérogénéité plus fine, ne serait-ce qu'au niveau de leur site alimentaire (Bailey 1996). Ainsi, certaines espèces pourraient sélectionner des sites de forte productivité primaire mais à une échelle trop fine (par exemple sur des arbres assez isolés) pour être détectée par satellite. D'autre part, les niches peuvent être très différentes sur d'autres axes et les espèces être finalement plus proches ou plus éloignées écologiquement que ce que l'on a mesuré à l'échelle du paysage. Il paraissait donc intéressant de compléter cette étude de la sélection de l'habitat à l'échelle du paysage par une étude à l'échelle du site.

3.3. Sélection d'habitat indiquée par les tas de fèces

Je cherche ici à préciser, à une échelle d'espace plus fine mais en étendant l'analyse à la mi-saison sèche, dans quelle mesure les différentes espèces présentent des sélections d'habitat proches ou différentes et comment cette sélection peut finalement avoir une incidence sur les structures observées à l'échelle du paysage.

Au regard d'études préliminaires sur les taux de rencontre des animaux, il est apparu difficile de mettre en place une logistique permettant d'obtenir sur des pas de temps courts un grand nombre d'observations directes. Je me suis donc basé sur des indices indirects, plus nombreux, de l'utilisation de l'habitat par les ongulés (cf. méthodologie développée dans la partie 2).

Les herbivores sont connus pour passer beaucoup de temps à s'alimenter ou rechercher leur nourriture. Sur quelques exemples décrits par Owen-Smith (1991), ce temps varierait en moyenne sur l'année entre 25 et 75 % des heures du jour chez différents ongulés africains. De là, on peut faire l'hypothèse que si les ongulés passent beaucoup de temps sur les sites où ils s'alimentent, ils risquent d'y déposer une grande proportion de leurs fèces. Ainsi, la sélection des sites indiquée par les fèces devrait dépendre en grande partie de leurs caractéristiques et des contraintes alimentaires (cf. cadre théorique).

Dimensions écologiques considérées pour caractériser les niches et sélections attendues

De nombreuses études des niches des ongulés africains ont conclu que la qualité et la quantité des ressources alimentaires étaient les deux principaux axes de niche sur lesquels s'effectue le partage des ressources entre espèces qui permettraient leur coexistence (Cromsigt & Olff 2006). La qualité des ressources se définit en effet différemment selon les espèces et les besoins en termes de qualité et de quantité de ressource varient également selon les espèces.

Les herbivores paisseurs utilisent la strate herbacée pour consommer les feuilles, les tiges et les inflorescences de graminées (Lamprey 1963, McNaughton & Georgiadis 1986, Hofmann 1989, Owen-Smith 1991). Les brouteurs peuvent également consommer des plantes dicotylédones et quelques graminées de la strate herbacée mais ils utilisent souvent en plus la strate ligneuse pour y prélever des feuilles, des bourgeons, rameaux, fleurs, fruits et même de l'écorce et ou des branches entières pour l'éléphant en saison sèche. Les abondances de fourrage ligneux et de fourrage herbacé dans le milieu détermineraient ainsi la distribution spatiale des animaux et pourraient être des facteurs de séparation des espèces des deux guildes à l'échelle du site. Toutefois, pour les espèces brouteuses, les ressources alimentaires sont souvent plus discrétisées et dispersées dans l'espace que pour les paisseurs (touffes d'herbes formant un tapis plus ou moins continu). De plus, sur des sols assez pauvres comme on en trouve en Afrique de l'Ouest (Bell 1982), les plantes adopteraient une stratégie défensive leur permettant de ne pas perdre trop de nutriments sous la pression d'herbivorie (Bryant et al. 1989). Ces défenses, physiques (ex : épines) ou chimiques (ex : composés secondaires, toxiques en grande quantité), pousseraient les herbivores brouteurs à diversifier leur régime et à utiliser différentes espèces de plantes (Skarpe et al. 2000). Ainsi Owen-Smith (1991) estime que les espèces brouteuses doivent passer plus de temps que les paisseurs à rechercher leur nourriture, en se déplaçant d'une ressource (ex : arbre, arbuste) à une autre, en particulier en fin de saison sèche où les ressources sont moins abondantes.

A l'échelle d'un site de moins d'un hectare, la simple quantité de brout (quantité de feuilles, bourgeons, etc.) risque donc de ne pas être un indicateur fiable de la quantité de fourrage réellement disponible et recherchée par les brouteurs. En revanche, on peut supposer que le niveau de recouvrement herbacé soit une dimension déterminante dans la sélection des sites par les paisseurs (**hypothèse 1**) (Figure 101 a).

D'autre part, en saison sèche, les fourrages verts issus d'une repousse saisonnière récente ou stimulée par les feux, sont parmi les fourrages de plus grande qualité pour l'ensemble des

herbivores, qu'ils soient ligneux (espèces décidues) ou herbacés (graminées pérennes). Ils sont peu abondants relativement à la saison des pluies. Leur qualité est liée au fait qu'ils sont peu fibreux, contiennent des composés élaborés riches en énergie facilement assimilable, ont une grande teneur en protéines et contiennent moins de composés secondaires toxiques du type tannin pour les feuillages des arbres (Cooper et al. 1988 pour les ligneux, cf. présentation PRW). Selon Bergström (1992), les herbivores, et en particulier les brouteurs, cherchent généralement à maximiser le taux d'ingestion de nutriments et d'énergie digestible et de ce fait doivent se nourrir préférentiellement sur les plantes et parties de plantes les plus nutritives. Ils devraient donc sélectionner en saison sèche plutôt les sites avec des repousses comme cela a été observé en Afrique de l'Est par Hirst (1975) ou Jarman & Sinclair (1979) sur des ongulés paisseurs en Afrique australe.

La nature des éléments végétaux en repousse en saison sèche pourrait donc être un facteur de discrimination des distributions des différentes espèces dans l'espace du parc. En effet, les espèces brouteuses devraient sélectionner les sites avec des repousses ligneuses sur les arbustes, plutôt basses pour être accessibles pour les petites espèces, et les arbres alors que les espèces paisseuses devraient utiliser préférentiellement les sites présentant des repousses herbacées (**hypothèse 2**). (Figure 101 b).

Nous avons vu (cadre théorique) que le niveau de tolérance vis-à-vis du fourrage de moindre qualité devait varier en fonction de la taille corporelle, du type d'appareil digestif et d'adaptations particulières. On peut en particulier s'attendre à ce que les petites espèces, davantage contraintes par la qualité du fourrage, utilisent de façon plus exclusive les sites avec des repousses relativement aux grandes espèces (hypothèse 3).

Chez les ongulés paisseurs, les grandes espèces nécessitent une grande quantité de fourrage relativement aux espèces plus petites (Demment & Van Soest 1985, Illius & Gordon 1987, 1992, Gwynne & Bell 1968). Elles devraient donc sélectionner des sites offrant un plus grand volume de fourrage herbacé, donc plutôt caractérisés par une strate herbacée à la fois plus haute (Murray & Illius 2000) et plus dense relativement à celle des sites sélectionnés par les petites espèces (Figure 101 c). Les herbages de plus grande hauteur sont souvent plus fibreux et de moindre qualité pour les petites espèces. Ces dernières devraient donc être plus indépendantes vis-à-vis de la densité de recouvrement herbacé et sélectionner davantage les sites présentant des herbages courts (hypothèse 4).

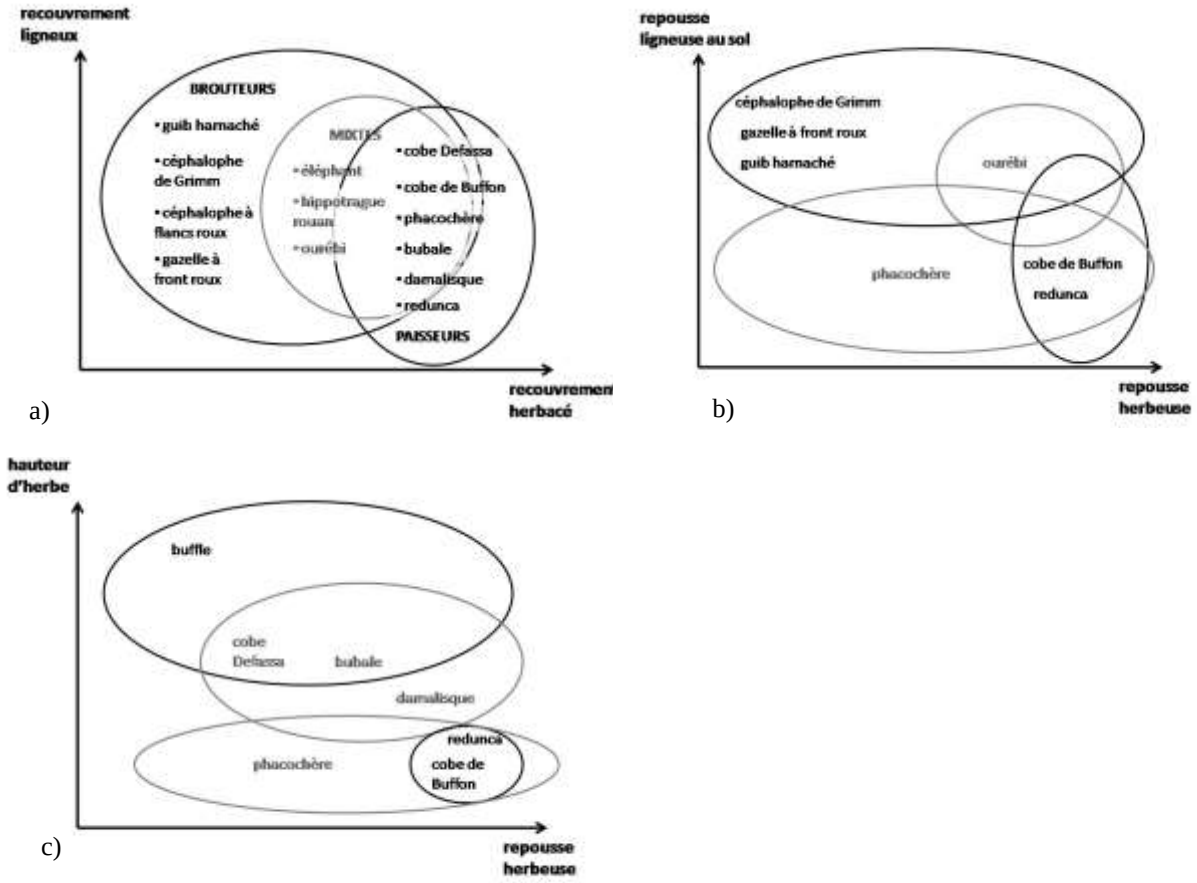


Figure 101 : Prédictions sur la séparation écologique des ongulés du PRW. Les cercles délimitent les domaines de conditions environnementales utilisées.

a) Importance supposée de la structure de la végétation dans la séparation des guildes d'ongulés, exemple de la disponibilité de fourrage dans la strate herbacée. b) Séparation attendue des petits ongulés par le type de repousse de végétation sélectionnée. c) Prédictions sur la séparation écologique des paisseurs du PRW en fonction de la qualité et de l'abondance du fourrage herbacé en saison sèche.

Matériels et méthodes

Dispositif de terrain et effort d'échantillonnage (dispositif commun avec l'étude des éléphants d'Audrey Ipavec)

L'utilisation de l'habitat par les différentes espèces d'ongulés a été mesurée indirectement à partir du relevé des caractéristiques environnementales dans un rayon de 50 m autour des tas de fèces observés sur un réseau de transects pédestres (Figure 102).

Les transects ont été disposés dans le PRW à plus de 10 km de ses limites, sur trois zones situées dans la région du PRW a priori peu fréquentée par les troupeaux transhumants (Figure 102). Les trois zones échantillonnées, qu'on nommera respectivement Anana, Perelegou et Kabougou du fait de la proximité de mares portant ces noms, ont été choisies de façon à prendre en compte le gradient écologique orienté selon un axe nord-est / sud-ouest (cf. présentation du PRW). Une ou plusieurs mares semi-permanentes y étaient présentes restreignant ainsi l'étude de la sélection de l'habitat à un espace situé à moins de 10 km des points d'eau. Les transects cumulent une longueur totale de 144 km. Ils ont été parcourus une fois à la mi-saison sèche, en fin de saison sèche et en début de saison des pluies en 2004.

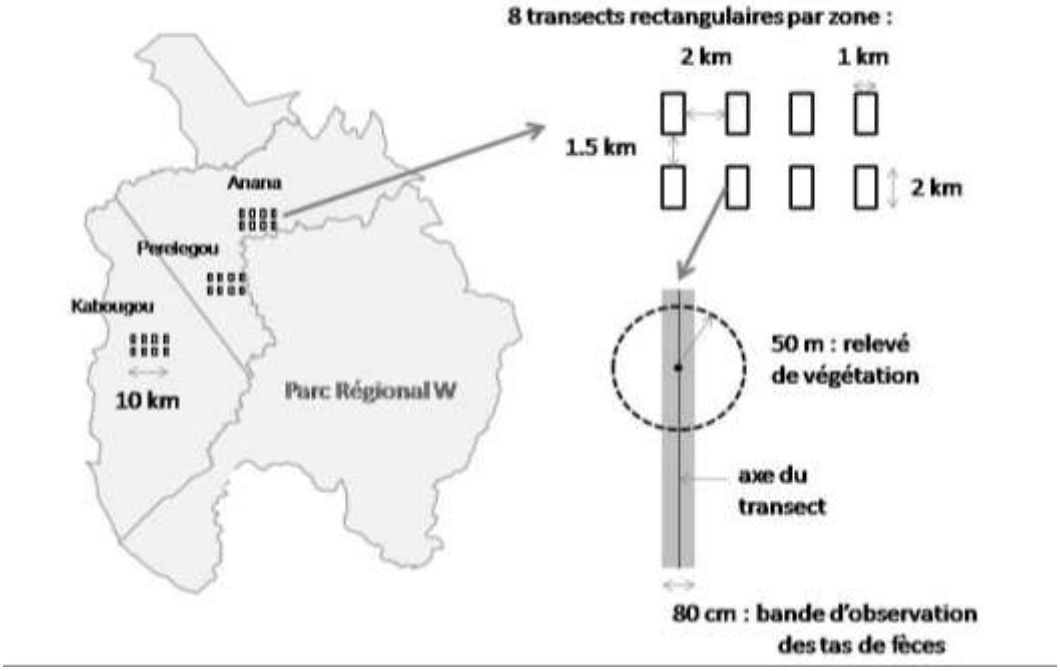


Figure 102 : Dispositif des transects de suivi des indices indirects (tas de fèces) sur le PRW en 2004.
La largeur de la bande de prospection le long des transects a été limitée à 80 cm afin que même les fèces très petites comme celles de l'ourébi et du céphalophe puissent être systématiquement détectées sur toute la longueur du transect, y compris dans une végétation très dense. Chaque zone était couverte sur 2 ou 4 jours, à raison de 2 transects de 6 km par personne. Le parcours d'un transect de 6 km durait environ 3h30.

Représentativité des transects

Disposant d'une cartographie de certaines variables paysagères, il a été possible de tester que les transects étaient représentatifs des zones sur lesquels ils étaient situés pour chacune de ces variables (Tableau 39). A l'aide du logiciel *Arcview 3.2*, j'ai attribué à chaque polyligne

représentant un transect, la moyenne des valeurs prises par la variable (quantitative) considérée dans les pixels de la carte raster de cette variable traversés par le transect. Sous le logiciel *R*, pour chaque zone, la série des valeurs des moyennes par transect a été comparée avec la série des valeurs dans les pixels de la carte raster de la zone à l'aide d'un test de Wilcoxon. Pour les types de végétation donnés par la carte de végétation, les proportions de chaque type sur les transects et sur l'ensemble de la zone considérée ont été comparées à l'aide d'un test du *Chi²*.

Tableau 39 : Résultat des tests de comparaison des moyennes des variables mesurées sur les zones échantillons et sur les transects au sein de ces zones.

Les moyennes des variables quantitatives ont été comparées à l'aide d'un test de Wilcoxon. Pour les types de végétation, les proportions de chaque type sur les transects et sur l'ensemble de la zone ont été comparées à l'aide d'un test du Chi². Pour chaque zone et chaque variable, les valeurs p>0.05 indiquent qu'en moyenne les transects ne présentent pas des caractéristiques significativement différentes de celles de la zone considérée sur toute sa surface.

variable	zone Anana	zone Perelegou	zone Kabougou
altitude	W = 45294, p = 0.9308	W = 44496, p = 0.8637	W = 44348, p = 0.8514
distance aux bas-fonds principaux (dbf1)	W = 369, p = 0.8593	W = 345, p = 0.6383	W = 41655, p = 0.7117
distance aux bas-fonds de catégorie 2 (dbf2)	W = 343, p = 0.6076	W = 360, p = 0.7705	W = 39991, p = 0.5795
distance aux bas-fonds de troisième catégorie (dbf3)	W = 397, p = 0.8704	W = 380, p = 0.965	W = 44430, p = 0.9412
distance au point d'eau le plus proche, mi-saison sèche	W = 39139, p = 0.925	W = 35759, p = 0.7363	W = 36648, p = 0.8233
distance au point d'eau le plus proche, fin de saison sèche	W = 38179, p = 0.9776	W = 35700, p = 0.7307	W = 36885, p = 0.8469
distance au point d'eau le plus proche, début saison des pluies	W = 38179, p = 0.9776	W = 40315, p = 0.807	W = 36079, p = 0.7672
proportions des types de végétation (carte CIRAD)	Chi² = 2.8719, p = 0.8966	Chi² = 2.8751, p = 0.8963	Chi² = 1.2128, p = 0.9762

Pour les autres caractéristiques mesurées (structure de végétation sur les sites, niveau de repousse), il n'a cependant pas été possible de tester la représentativité de l'échantillon de transects par rapport à l'ensemble de la surface de la zone considérée.

Données collectées

Afin de permettre une mesure de sélection par comparaison entre ce qui est utilisé et ce qui est disponible, il fallait également avoir une mesure de ce disponible. Pour ce faire, les mêmes

variables ont été relevées de la même façon qu'au niveau des points de localisation des tas de fèces, mais systématiquement tous les 200 m sur les transects. Les variables mesurées sont résumées dans le Tableau 40[5].

Tableau 40 : Variables mesurées par estimation visuelle dans un rayon de 50 m autour de chaque points d'observation sur les transects pédestres.

Repousse "moyenne" : quelques feuilles vertes assez peu développées sur l'ensemble du site, repousse "forte" : la plupart des ligneux ou touffes herbacées du site en (re)pousse, avec des feuilles très développées.

variable	modalités	valeur attribuée	descriptif
hauteur des arbres	> 20 m	4	estimation visuelle de la hauteur moyenne des arbres du site
	15-20 m	3	
	10-15 m	2	
	5-10 m	1	
hauteur des arbustes	5 m	4	estimation visuelle de la hauteur moyenne des arbustes du site
	3-5 m	3	
	1-3 m	2	
	< 1 m	1	
hauteur du tapis herbacé	> 150 cm	5	estimation visuelle de la hauteur moyenne des herbes (graminées) sur le site
	100-150 cm	4	
	50-100 cm	3	
	10-50 cm	2	
	< 10 cm	1	
recouvrement arboré	80-100 %	6	estimation visuelle du % de la surface du site (disque de 50 m de rayon) couverte par la projection au sol des couronnes des arbres et arbustes
recouvrement arbustif	60-80 %	5	
	40-60 %	4	
recouvrement herbacé	20-40 %	3	estimation visuelle de la densité de recouvrement (%) du sol du site par le tapis herbacé
	5-20 %	2	
	< 5 %	1	
	0%	0	
repousse ligneuse en hauteur	absente	3	présence de feuillage vert sur les arbres et arbustes
repousse ligneuse au sol	moyenne	1	présence de feuillage vert sur des rejets au pied des arbustes et sur des jeunes arbustes de moins d'1 m
	forte	0	

[5] NB : Il faut préciser que les informations présentées ici ne sont qu'une partie de celles collectées sur le terrain au cours des trois années de terrain sur le PRW. La zone Anana, au Niger, a en effet été suivie selon le même protocole trois années de suite, deux fois à la mi-saison sèche et trois fois en fin de saison sèche et en début de saison des pluies. Des données complémentaires telles que la nature des trois espèces dominantes de chaque strate (arborée, arbutive, herbacée) ont été également notées pour chaque point d'observation sur tous les transects parcourus les trois années. L'ensemble de ces données reste donc à traiter après la thèse afin de préciser les niches de certaines espèces et les variations saisonnières de ces niches.

repousse herbeuse			présence de feuillage vert sur les touffes d'herbe (notamment les pérennes en saison sèche)
brûlage	brûlé	1	présence/absence de signes de passage du feu de l'année sur le site (sol et végétation noircis, cendres…)
	non brûlé	0	

Pour chaque point d'observation (point de relevé systématique de la végétation ou point de tas de fèces), les coordonnées géographiques mesurées par GPS ont permis d'associer une mesure des distances aux éléments hydrographiques et topographiques (points d'eau, vallées principales, talwegs) par croisement SIG avec les cartes correspondant à ces variables (cf. première section de ce chapitre).

Seul les tas de fèces de classe de couleur c1 à c2.5 (cf. partie 2 méthodologique) pour les espèces autres que l'éléphant, ont été retenus afin de ne pas considérer des tas de fèces trop anciens pouvant dater de la période précédente. Pour les éléphants, seuls les tas de fèces de classes A, B, et C selon la classification de Bouché (2001) ont été comptabilisés ("A" : excréments frais, humides, avec odeurs, boli intacts; "B" : boli intacts, sans odeur, frais mais secs; "C" : plus de 50 % des bolis sont intacts; "D" = moins de 50 % des boli sont intacts; "E" : boli totalement décomposés, tas de paille, bouses transformées en litière).

Ne disposant pas de critères fiables pour distinguer les fèces des rédunca de celles du guib harnaché et celles du bubale de celles du damalisque (cf. partie 2, article 1), ce qui est par la suite nommé "bubale" peut en fait correspondre au damalisque et "rédunca" au guib harnaché.

Analyses

Dans le but d'étudier la sélection des différentes espèces grâce aux données de tas de fèces, j'ai envisagé de conduire une analyse O.M.I. (Doledec et al. 2002) de la même manière que pour l'analyse de la sélection à l'échelle du paysage avec les données de comptage aérien. Il a donc fallu adapter les fonctions de la bibliothèque de fonctions *Adehabitat* de *R* étant donné que les arguments ne sont plus dans ce cas un ensemble de cartes raster et des coordonnées géographiques mais des tableaux disjoints décrivant les conditions environnementales des sites "disponibles" et des sites "utilisés". Afin que les sites utilisés ne déforment pas trop la niche disponible, j'ai attribué un poids 100 fois plus élevé aux sites du tableau des points disponibles. Une analyse O.M.I. a été effectuée sur les variables décrivant les variations des conditions environnementales à l'échelle du paysage, à chaque période (mi-saison sèche, fin de saison sèche, début de saison des pluies).

A l'échelle du site, les données sur la hauteur et le recouvrement du tapis herbacé n'ont cependant pas pu être notées pour tous les transects. Afin de conduire l'analyse O.M.I. intégrant ces variables, il aurait fallu se restreindre aux seuls sites où ces variables ont été notées en plus des autres, tronquant ainsi beaucoup de données déjà peu nombreuses. Afin de donner une image la moins biaisée possible des niches, j'ai préféré utiliser toutes les données disponibles y compris sur les sites où les deux variables sont manquantes. Je présenterai donc une simple analyse des histogrammes donnant les proportions de sites "utilisés" et "disponibles". Pour les variables "recouvrement herbacé" et "hauteur d'herbe", seuls les sites "disponibles" et "utilisés" où ces variables ont été notées ont servi à construire les histogrammes. La "sélection" décrite dans la partie résultat est celle indiquée par le rapport entre la proportion de sites disponible et celle de sites utilisés d'après les tas de fèces pour différentes classes de variables décrites dans le Tableau 42. Ce tableau est une synthèse des histogrammes indiquant le niveau de sélection de chaque espèce pour chaque variable (Annexe 7).

Résultats

Comme attendu, l'effort d'échantillonnage a été plus fructueux en termes de nombres de données indirectes que de données directes collectées (Tableau 41), confirmant l'intérêt de considérer ces dernières pour analyser la sélection de l'habitat.

Tableau 41 : Nombre d'observations directes et indirectes sur les transects pédestres (432 km) dans les zones Anana, Perelegou et Kabougou en 2004.

espèce	tas de fèces	observations directes
céphalophe à flancs roux	0	0
gazelle à front roux	60	1
bubale/damalisque	70	4/0
cobe Defassa	89	6
céphalophe de Grimm	124	19
ourébi	148	33
cobe de Buffon	219	8
rédunca/guib harnaché	234	16/7
phacochère	391	17
éléphant	447	1
buffle	454	17
hippotrague rouan	744	19
Total	2980	148

Partage de l'espace à l'échelle du paysage

Etude des marginalités des niches

A l'échelle du paysage, les analyses O.M.I. effectuées aux trois périodes renvoient toutes principalement un axe (Figure 103). Ces premiers axes sont particulièrement corrélés

- à la distance aux vallées principales (*dbf1*) aux trois périodes, et secondaires (*dbf2*) à la mi-saison sèche,
- à la distance à l'eau (*deau*) à la mi-saison sèche et en fin de saison sèche,
- ainsi qu'au changement de NDVI en fin de saison sèche et en début de saison des pluies (*difNDVI*).

Ces axes permettent de distinguer pour les deux périodes de saison sèche le cobe de Buffon et le cobe Defassa qui semblent sélectionner les sites proches des points d'eau, dans les vallées principales. Le buffle, à la mi-saison sèche, semble également sélectionner ces zones alors que l'ourébi et le céphalophe de Grimm semblent s'en tenir écartés. A la fin de saison sèche, il apparaît que le phacochère et l'hippotrague se rapprochent également des vallées et points d'eau. En début de saison des pluies, l'éléphant et le bubale se démarquent par le fait qu'ils semblent utiliser plutôt les zones élevées du parc qui sont davantage reverdies d'après les images NDVI. Les autres espèces semblent surtout se tenir plus éloignées des points d'eau

Importance des points d'eau dans le partage de l'espace

La structure de distribution des différents ongulés en fonction de la distance à l'eau est assez cohérente avec celle prédite pour la saison sèche (Figure 104, Tableau 42, Annexe 7). Comme attendu, en saison sèche, le cobe de Buffon et le cobe Defassa semblent inféodés aux points d'eau alors que des petites espèces brouteuses et mixtes se distribuent de façon indépendante sur l'étendue des zones prospectées (< 10 km des points d'eau). Voire elles s'en tiennent plutôt éloignées (ourébi, céphalophe de Grimm), ce qui n'était pas attendu. Parmi les espèces qui fréquentent davantage les points d'eau en saison sèche on peut distinguer celles qui se distribuent également à plus grande distance (ex : éléphant), d'après leurs fèces.

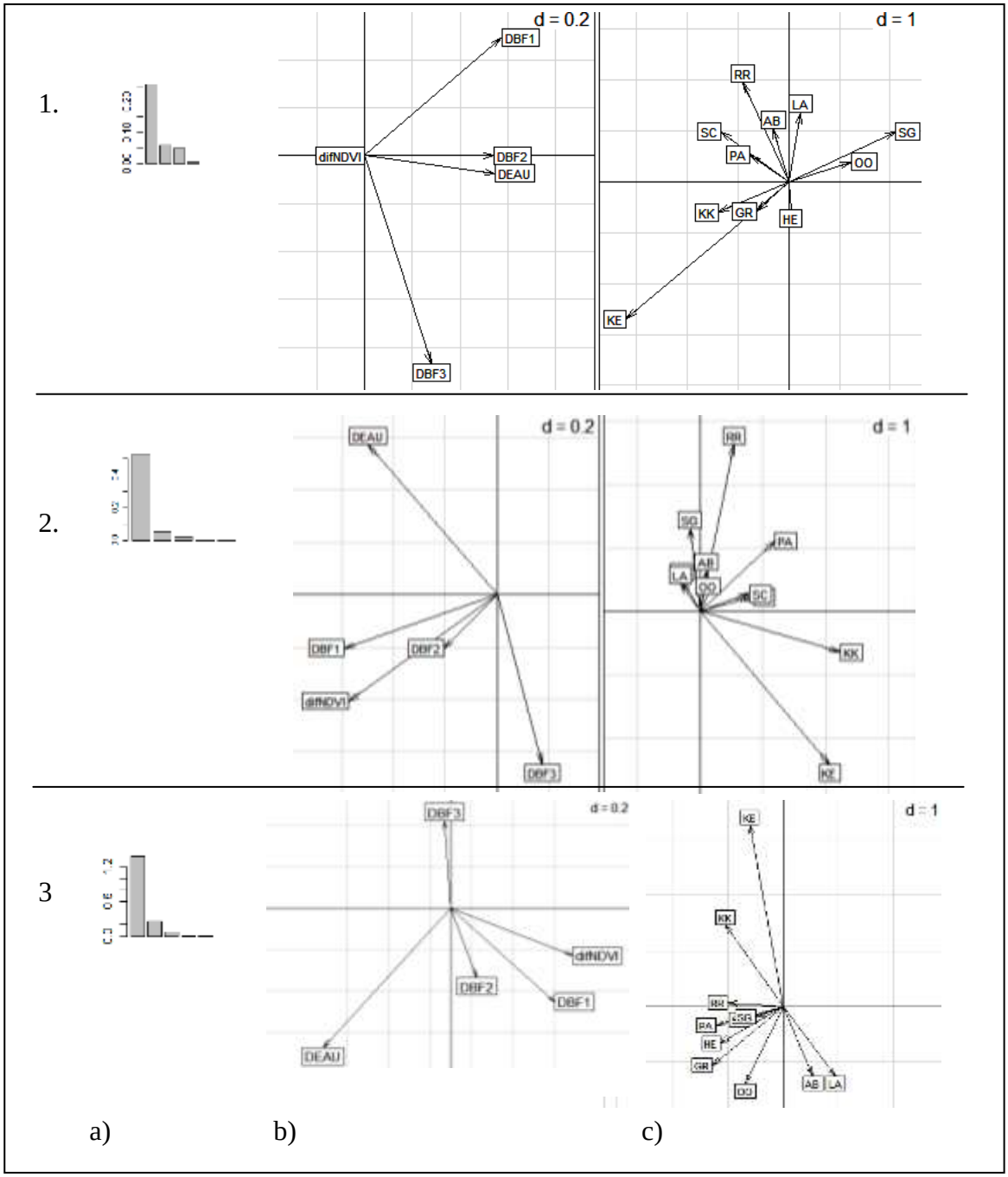


Figure 103 : Résultats des analyses O.M.I à l'échelle du paysage, à partir des données de relevés de tas de fèces sur transects pédestres sur les zones Anana, Perelegou et Kabougou en 2004.

Les ressources utilisées ont été déterminées à partir des localisations des tas de fèces et les ressources disponibles à partir de celles des points de relevé de végétation systématiques tous les 200 m sur les transects. a) Diagramme des valeurs propres (non retransformées en %). b) Scores normés des variables sur les deux premiers axes factoriels. d) Projection des vecteurs de marginalité dans le premier plan factoriel. L'axe horizontal est le premier axe et l'axe vertical le second axe de l'O.M.I. 1)résultats pour la mi-saison sèche. 2) pour la fin de saison sèche. 3) pour le début de saison des pluies. Sur le graphe 2c), la gazelle à front roux (GR) est masquée par l'éléphant (LA) et l'hippotrague rouan (HE) par le buffle (SC). Autres codes utilisés : AB :

bubale, KE : cobe Defassa, KK : cobe de Buffon, OO : ourébi, PA : phacochère,RR : rédunca, SG : céphalophe de Grimm.

La quantité totale de tas de fèces comptabilisée sur l'ensemble des transects a fortement augmenté chez certaine espèces (> 50% chez le buffle et l'éléphant notamment) entre la mi-saison sèche et la fin de saison sèche (Figure 104).

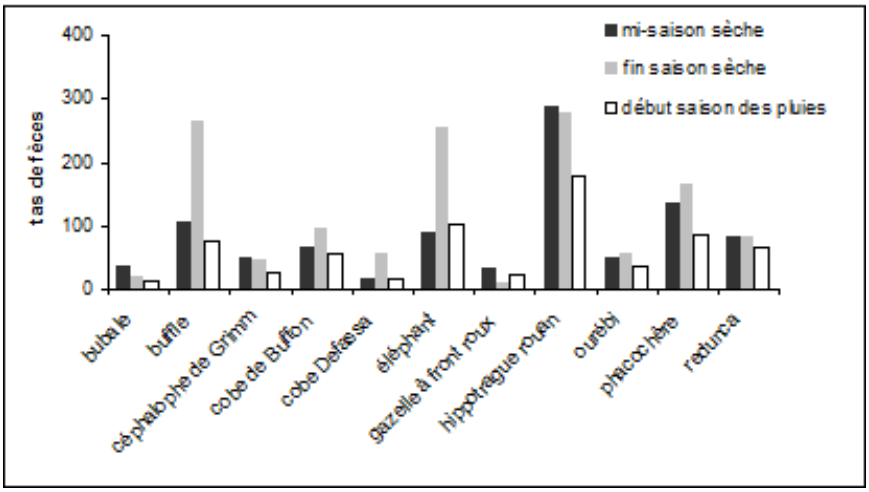


Figure 104 : Evolution saisonnière de la fréquentation des zones Anana, Perelegou et Kabougou par les ongulés en 2004.

Cette évolution est indiquée par l'abondance de tas de fèces observés sur les transects disposés sur ces zones.

Les zones de transects étant placées autour des rares points d'eau du PRW identifiés pour retenir le plus longtemps l'eau en saison sèche, cette augmentation peut être attribuée à une concentration des animaux autour des points d'eau. La diminution observée en début de saison des pluies est au contraire peut-être liée au déplacement d'une partie des animaux vers d'autres zones du PRW.

A une échelle plus fine, au sein des zones échantillonnées, après les premières pluies, le buffle, le rédunca, le phacochère et l'hippotrague tendent à moins se concentrer au bord des points d'eau relativement à la saison sèche (Figure 105). Ils s'en tiennent à plus de 2 km. Le cobe de Buffon semble également utiliser un domaine plus étendu par rapport aux points d'eau (Figure 105).

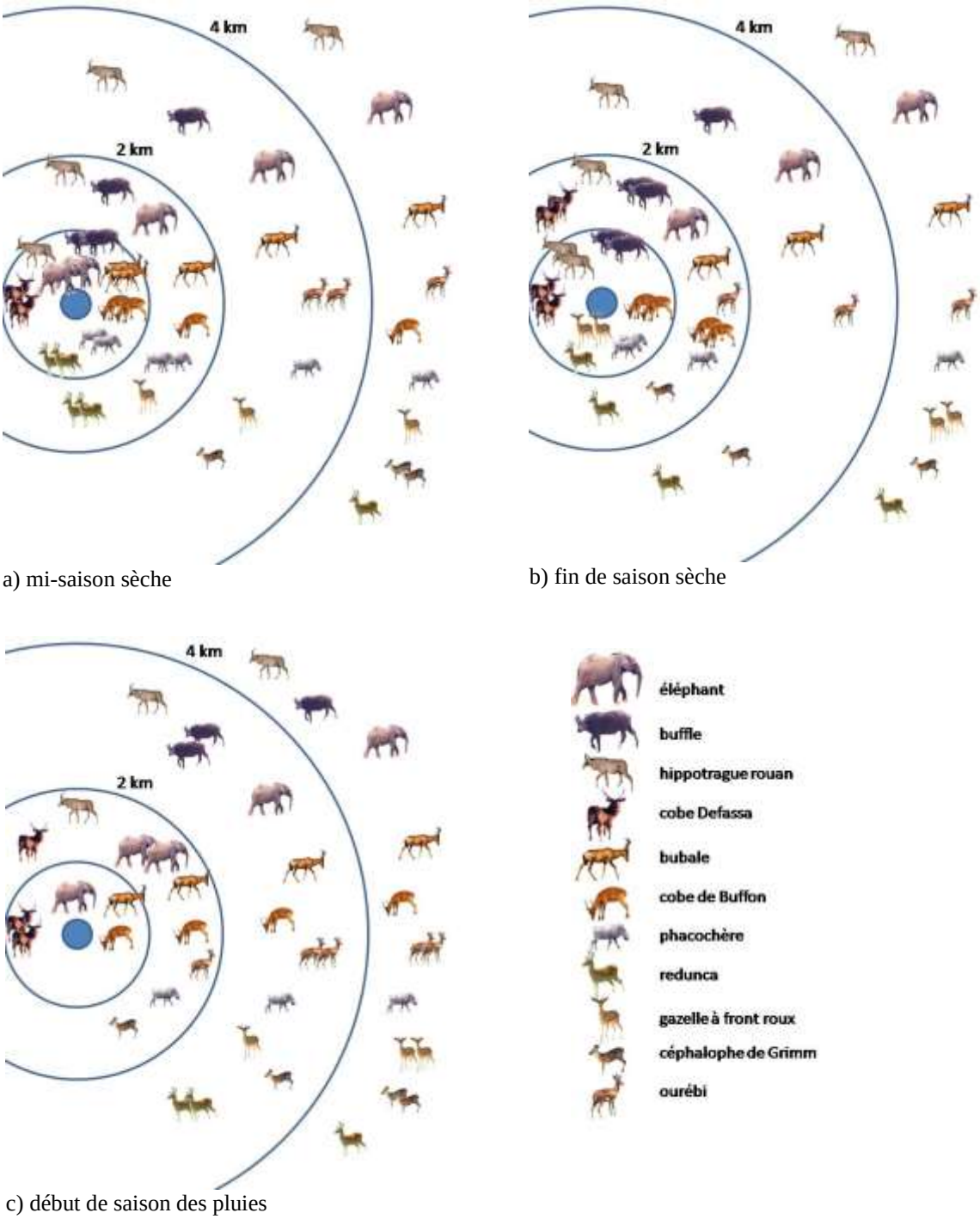


Figure 105 : Sélection de l'espace par les différentes espèces d'ongulés du PRW et assemblages de ces espèces en fonction de la distance aux points d'eau d'après l'information apportée par les indices indirects (tas de fèces) sur les transects dans les zones Anana, Perelegou et Kabougou en saison sèche et début de saison des pluies 2004.

Le disque bleu symbolise la position d'un point d'eau. Deux symboles côte à côte d'une même espèce indiquent que les tas de fèces de l'espèce ont été trouvés en proportion plus importante à la distance considérée par rapport aux points décrivant la zone "disponible" échantillonnée. Les résultats pour la gazelle à front roux en fin de saison sèche et pour le bubale en début de saison des pluies sont à prendre avec davantage de précaution étant donné le très faible nombre de tas de fèces observé.

Dynamique de sélection des bas-fonds

Il semblerait qu'entre la mi-saison sèche et le début de saison des pluies, les différentes espèces d'ongulés ne sélectionnent pas de la même façon les bas-fonds (Tableau 42, Figure 106). Par exemple, en fin de saison sèche, le bubale semble utiliser davantage les petits bas-fonds alors que les ourébis et les cobes de Buffon semblent se mettre à les éviter, se concentrant dans les vallées principales pour le cobe de Buffon ou sur les plateaux pour l'ourébi. En début de saison des pluies, le céphalophe semble sélectionner les bas-fonds alors qu'il semblait les éviter en mi-saison sèche. Ces dynamiques sont assez complexes et il semble difficile à première vue de les catégoriser en fonction de la guilde ou de la taille corporelle des animaux.

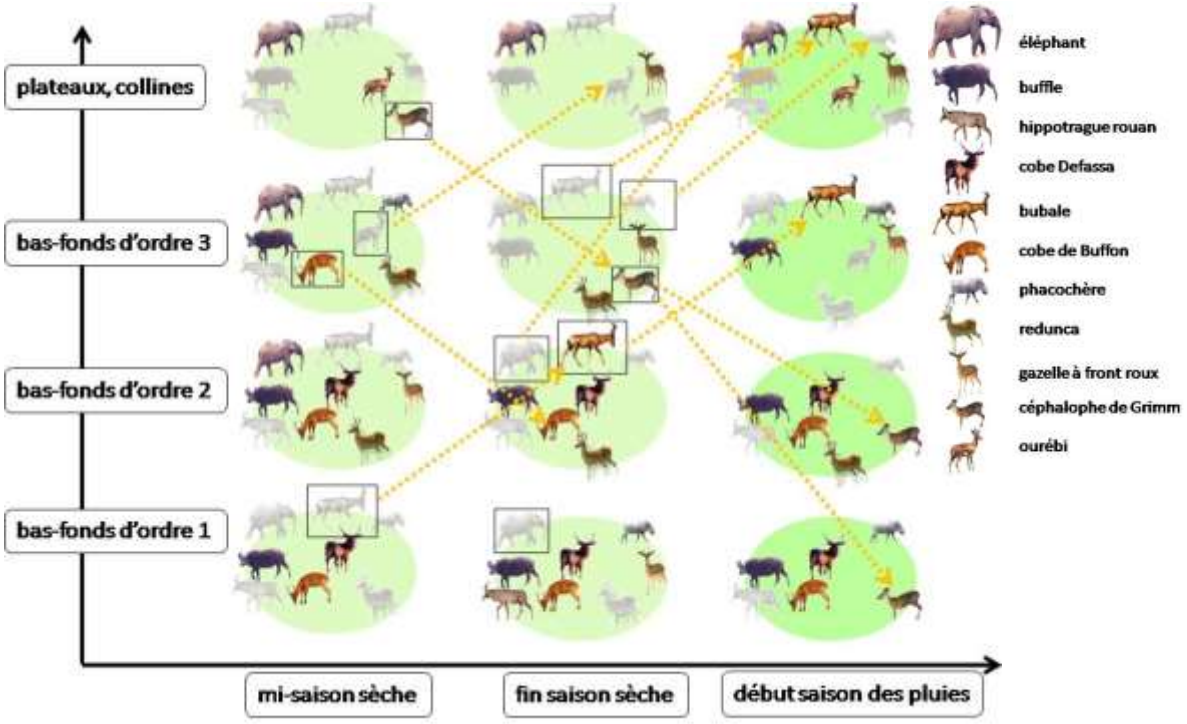


Figure 106 : Dynamique de sélection des bas-fonds par les différentes espèces d'ongulés du PRW hors zone de transhumance, d'après l'information apportée par les indices indirects (tas de fèces) sur les transects dans les zones Anana, Perelegou et Kabougou en 2004.

Les espèces encadrées montrent une sélection différente à la période suivante. Les symboles en grisé plus clair indiquent que l'espèce utilise l'unité paysagère en proportion de sa disponibilité alors que les symboles en couleur indiquent une sélection. On peut ainsi avoir une idée des assemblages présents par type de bas-fond et suivre le niveau de sélection par espèce. Les résultats pour la gazelle à front roux en fin de saison sèche et pour le bubale en début de saison des pluies sont à prendre avec davantage de précaution étant donné le très faible nombre de tas de fèces observés.

Sélection d'habitat et partage des ressources à l'échelle du site (< 1 ha)

La "sélection" décrite dans ce paragraphe est celle indiquée par le rapport entre la proportion de sites disponible et celle de sites utilisés d'après les tas de fèces pour différentes classes des variables décrites dans le Tableau 42 (synthèse de l'Annexe 7).

Séparation brouteurs/paisseurs par les niveaux de recouvrement des strates ligneuses et herbacées

Les espèces **paisseuses** semblent particulièrement sélectionner **les sites herbeux** relativement aux espèces brouteuses, à l'exception de l'éléphant (a priori mixte/brouteur) qui semble aussi les sélectionner, alors que la densité du recouvrement ligneux discrimine peu les sites sélectionnés par les espèces des deux guildes. Ceci corrobore donc l'hypothèse 1. Les **éléphants** sélectionnent d'autre part les sites fortement **couvert en arbres et en arbustes** alors que la gazelle à front roux semble plutôt les éviter et fréquenter des zones très ouvertes.

Séparation brouteurs/paisseurs par le type de repousse sélectionnée

Les **brouteurs** sélectionnent plutôt les **sites peu herbeux** peut-être parce que ces sites sont davantage brûlés et offrent davantage de repousses ligneuses. Les espèces brouteuses semblent en effet surtout sélectives par rapport à la repousse ligneuse alors que les espèces paisseuses sélectionnent plutôt les sites avec des repousses herbeuses, ce qui est cohérent avec l'hypothèse 2. Les repousses ligneuses en hauteur et celles à moins d'un mètre de haut étant souvent présentes sur les mêmes sites, il n'apparaît pas de sélection différentielle sur ces deux types de ressources entre grands et petits ongulés brouteurs ou à régime mixte.

Les espèces a priori de **régime mixte** en saison sèche, l'ourébi et l'hippotrague rouan, présentent des *sélections intermédiaires* entre celles paisseurs et des brouteurs au niveau de la repousse de végétation. L'hippotrague rouan semble être indépendant des repousses herbeuses en saison sèche et légèrement sélectionner les zones avec une repousse ligneuse moyenne. L'ourébi, à la mi-saison sèche, sélectionne les sites avec une forte repousse ligneuse et une repousse herbacée moyenne évitant les zone sans repousses. En fin de saison sèche, il apparaît plus particulièrement sélectif vis-à-vis des repousses ligneuses mais continue de sélectionner les sites avec une repousse herbeuse moyenne.

Tableau 42 : Caractéristiques d'habitat sélectionnées les ongulés du PRW en saison sèche et en début de saison des pluies, d'après les indices fèces.

Ce tableau est une synthèse des graphes de comparaison des histogrammes de densité de points "utilisés" (présence d'un tas de fèces) et "disponibles" (points de relevé systématique tous les 200 m sur les transects) sur les gammes de valeurs de variables de l'habitat le long des transects pédestres dans les zones Anana, Perelegou et Kabougou. La deuxième colonne « nombre de tas de fèces » correspond aux sites sur lesquels la hauteur et la densité de recouvrement herbacé ont été relevés.*

période	espèce	régime	nombre de tas de fèces	nombre de tas de fèces*	distance à l'eau				type de bas-fonds/relief				recouvrement arboré			recouvrement arbustif			recouvrement herbacé*			hauteur d'herbe*			repousse herbeuse			rep		ise
					0-1 km	1-2 km	2-4 km	> 4 km	bf1	bf2	bf3	plateau/ collines	faible	moyen	fort	faible	moyen	fort	faible	moyen	fort	faible	moyen	fort	aucune	moyen	forte	aucune	moyen	forte
mi-saison sèche	cobe Defassa	paisseur	16	11	xx	o	o	o	xx	xx	o	o	x	xx	o	xx	o	o	x	xx	xx	o	o	xx	o	xx	o	xx	o	o
	cobe de Buffon	paisseur	67	54	xx	x(o)	o	x(o)	xx	xx	xx	o	x(o)	xx	o	xx	x	o	x(o)	xx	xx	xx	x	x(x)	o	xx	xx	xx	x	x
	buffle	paisseur	108	75	xx	x	x(o)	o	xx	xx	xx	x	o	xx	x	xx	o	o	o	x	xx	x	x	xx	o	x(x)	xx	xx	x	x(o)
	reduncа	paisseur	83	68	xx	xx	o	x(x)	x(o)	xx	xx	o	o	xx	x	xx	x(o)	x(x)	o	x	xx	x	o	xx	o	x(o)	xx	xx	x(o)	x(x)
	bubale	paisseur	36	29	xx	x(o)	x(o)	x	x	x	x(o)	x	xx	x	o	xx	x	x	xx	x(x)	x(o)	xx	x	xx	o	xx	x(x)	x	x(o)	x(x)
	phacochère	paisseur/radicivore	137	116	xx	xx	x(o)	x	x	x(x)	xx	o	xx	x	x	x	x	x	x	xx	xx	xx	o	x	o	xx	xx	o	x(x)	xx
	éléphant	mixte/brouteur	90	58	xx	x(o)	x(x)	x	x(x)	xx	xx	xx	o	xx	xx	o	xx	x(x)	o	xx	xx	x(o)	x	xx	o	x(x)	x(x)	xx	o	xx
	hippotrague rouan	mixte	288	187	x(x)	x	x	x	x	x	x	x	x(x)	x(x)	x	x(x)	x(x)	x(o)	x(x)	x(x)	x(o)	x	x	x	x	x	x	x	x(x)	x
	ourébi	mixte	52	41	o	o	xx	x	o	o	x	xx	x(o)	x	xx	xx	x	o	xx	x	o	xx	x	o	o	xx	x	o	x(x)	xx
	gazelle à front roux	brouteur	33	26	o	x	x	x	o	xx	o	x	xx	o	o	xx	x	o	xx	x(x)	o	xx	x	o	xx	o	x	o	xx	xx
	céphalophe de Grimm	brouteur	50	23	o	o	x	xx	o	o	o	xx	x(o)	xx	x	x(x)	x(x)	o	x	x(o)	xx	o	xx	x	x	x	x	o	x(x)	xx
fin saison sèche	cobe Defassa	paisseur	56	21	xx	xx	o	o	xx	xx	o	o	xx	o	x(o)	x(o)	xx	o	xx	x	o	xx	o	x	xx	xx	o	xx	x	o
	cobe de Buffon	paisseur	96	34	xx	xx	o	o	xx	xx	o	o	xx	o	x(o)	x(o)	xx	x	o	xx	x	x(o)	x	xx	o	xx	o	xx	x	o
	buffle	paisseur	268	153	xx	xx	x(x)	o	xx	xx	x	x(o)	x(x)	x(o)	x	x(o)	x(o)	x	o	x	xx	x(o)	x	x(x)	x(x)	x(o)	x(x)	xx	x(o)	o
	reduncа	paisseur	83	66	x	x(o)	x(x)	x	x	xx	xx	o	xx	x(o)	x(o)	xx	o	x	o	x	xx	o	x(x)	xx	x	xx	x(o)	xx	xx	o
	bubale	paisseur	21	16	o	x(x)	x	x	o	xx	x(x)	x	xx	o	x(o)	xx	x(o)	x	o	xx	x(x)	o	xx	x	o	x(x)	xx	xx	x(o)	o
	phacochère	paisseur/radicivore	167	70	xx	x	x(o)	x	xx	x	x	o	xx	x	x(o)	x(o)	xx	o	x(o)	x(x)	xx	o	x	x(o)	xx	xx	o	x(x)	xx	o
	éléphant	mixte/brouteur	256	133	o	x(x)	x	x	x	x(o)	x(x)	xx	o	xx	xx	o	x	xx	o	x	xx	x	xx	o	x	x	x(x)	x	x	x
	hippotrague rouan	mixte	277	118	xx	x	x(x)	o	xx	x(o)	o	o	xx	o	o	x(o)	xx	x	xx	o	x(x)	x	x	x(o)	xx	x	o	x(x)	x(x)	o
	ourébi	mixte	58	25	o	x	xx	x	o	o	o	x(x)	xx	o	o	o	xx	o	x(o)	o	xx	xx	o	o	o	xx	o	x	x(x)	x
	gazelle à front roux	brouteur	7	4	xx	o	o	xx	xx	o	xx	xx	xx	o	o	xx	o	o	xx	o	o	xx	o	o	xx	o	x	xx	o	o
	céphalophe de Grimm	brouteur	49	29	o	x	x	xx	o	o	xx	x	xx	o	o	x	x	x	o	xx	o	xx	o	o	x	x	x	o	x	xx
début saison des pluies	cobe Defassa	paisseur	17	17	xx	x	o	o	xx	xx	o	o	x	x	x	o	xx	o	xx	x	o	xx	x(o)	o	x	o	xx	x	x	x
	cobe de Buffon	paisseur	56	53	x	x	x	x	xx	xx	o	o	x	xx	o	x(o)	x(x)	x	x(x)	xx	o	xx	x(o)	x	x(x)	xx	o	xx	xx	o
	buffle	paisseur	78	73	o	o	xx	x	xx	xx	x(x)	x	x(o)	xx	x	o	xx	x	x(x)	o	xx	x(o)	xx	xx	xx	x(o)	o	xx	x	o
	reduncа	paisseur	68	64	o	o	xx	x	xx	xx	xx	o	x	xx	x	x	x	xx	x	o	xx	o	x	xx	xx	x(x)	o	xx	xx	o
	bubale	paisseur	13	12	x	x	x	x	o	o	xx	xx	o	xx	xx	xx	x	o	o	x	xx	x	xx	o	x	x	x	x	xx	o
	phacochère	paisseur/radicivore	87	85	o	x	x	x(x)	xx	x	xx	x(o)	x	xx	o	o(x)	xx	x	xx	xx	o	xx	o	x	xx	x(x)	o	x(x)	x	x
	éléphant	mixte/brouteur	101	97	x(x)	xx	x	x	o	o	x	xx	o	xx	x(o)	o	xx	o	o	x	xx	o	xx	o	x	o	x(x)	x	x	x
	hippotrague rouan	mixte	179	166	o	x	x(x)	x(x)	x	x	o	x(o)	xx	o	o	o	xx	x	x(x)	xx	o	x	x	x	xx	x(x)	o	xx	x(x)	o
	ourébi	mixte	38	36	o	x	xx	xx	o	o	x	xx	x	x(x)	x	o	xx	o	x	xx	o	x(o)	x	x	xx	xx	o	x(x)	x	x
	gazelle à front roux	brouteur	20	15	o	o	x	xx	o	o	xx	xx	xx	o	o	xx	x	o	xx	x	o	o	xx	o	xx	x	o	xx	x	o
	céphalophe de Grimm	brouteur	25	24	o	x	x	xx	x	x	o	x(x)	xx	x	o	o	xx	x	xx	xx	o	xx	xx	o	o	xx	o	x	x(x)	x

xx	% utilisé > % disponible
x	% utilisé # % disponible
o	% utilisé < % disponible

J'ai fait l'hypothèse que la gazelle à front roux était plutôt brouteuse en saison sèche d'après les informations d'Estes (1997) (citant Dorst & Dandelot 1970). Toutefois, Delvingt & Lobão Tello (2005) ainsi que Lamarque (2004) la décrivent plus largement comme mixte. Les nombres d'observations de tas de fèces pour cette espèce sont peu nombreuses. En mi-saison sèche, il semble que ce soient des habitats avec de fortes repousses ligneuses et sans repousses herbeuses qui soient davantage sélectionnés, laissant supposer un comportement alimentaire plutôt brouteur.

En revanche, en début de saison des pluies, on n'observe pas de différence notable entre la sélection par les différentes guildes au niveau des repousses. Relativement aux sites de relevés caractérisant ce qui est disponible, la plupart des espèces semblent avoir peu déposé leur fèces sur les sites présentant une repousse de végétation forte.

Taille corporelle et sélection des repousses

A la mi-saison sèche, comme attendu (hypothèse 3), ce sont les **petites espèces** qui paraissent plus exigeantes vis-à-vis de la qualité du fourrage en saison sèche puisqu'elles semblent sélectionner des sites avec de plus **forts niveaux de repousse de végétation** que les grandes.

Parmi les paisseurs, ce sont le cobe de Buffon, le rédunca et le phacochère, qui semblent utiliser préférentiellement les sites présentant une forte repousse herbeuse. Les espèces plus grandes (cobe Defassa, bubale) semblent davantage sélectionner les sites avec un niveau de repousse herbeuse moyen. Mais il faut noter l'exception du buffle, dont les bouses ont également été trouvées de façon prépondérante dans les zones de forte repousse.

Chez les espèces **brouteuses et à régime mixte**, à la mi-saison sèche, les petites espèces (ourébi, céphalophe de Grimm, et gazelle à front roux) semblent plutôt éviter les zones sans repousses et sélectionner les **sites avec une forte repousse ligneuse** alors que les grandes espèces (hippotrague rouan et éléphant) utilisent également des sites sans repousses. En fin de saison sèche, seul le céphalophe de Grimm continue à sélectionner les sites avec des repousses ligneuses fortes.

En fin de saison sèche et en début de saison des pluies, il n'apparaît pas de relation claire entre la taille corporelle et le niveau de repousse des sites sélectionnés, l'hypothèse 3 ne semble donc plus vérifiée.

Taille corporelle et quantité de fourrage, séparation chez les paisseurs

Chez les **paisseurs**, on observe qu'une très grande espèce comme le buffle semble sélectionner les sites avec une strate herbacée dense et haute alors qu'une espèce plus petite comme le cobe de Buffon utilise des sites avec un herbage plus court et plus clairsemé, notamment en début de saison des pluies. Ceci semble aller dans le sens prédit (hypothèse 4). Cependant une petite espèce telle que le rédunca semble également sélectionner les zones de très hautes herbes. Inversement, une espèce paisseuse plutôt grande, le cobe Defassa, semble sélectionner en fin de saison sèche des sites avec très peu de fourrage herbacé, avec un tapis herbacé clairsemé et plutôt court.

Discussion

Le parcours à pied de transects disposés de façon aléatoire sur chacune des trois zones échantillons a permis d'optimiser la représentativité de l'échantillonnage à une échelle fine des différentes conditions écologiques disponibles pour les ongulés sauvages du PRW en zone hors transhumance. Si ce choix de protocole a été en défaveur du nombre d'observations directes, il a toutefois permis de collecter un nombre intéressant d'indices d'utilisation des habitats.

Biais d'échantillonnage

Lors du passage sur les transects à chaque saison, les tas de fèces détectés sur le transect ont été systématiquement écrasés afin de limiter le double comptage au passage suivant. Cependant, il a été impossible de garantir le parcours de la même bande de 80 cm sur l'ensemble des 144 km de transects à chaque passage, puisque les transects étaient parcourus par guidage au GPS avec une précision de plus de 10 m. Je me suis donc basé sur des critères de couleur de fèces afin de ne considérer que les tas de fèces déposés a priori depuis le dernier passage sur les transects (article 2, partie 2). J'ai évalué que la proportion de fèces comptabilisée risquant de dater d'avant le passage précédent devait être négligeable chez l'hippotrague, le cobe de Buffon et le rédunca et ne devait pas excéder 30 % chez le cobe Defassa et 35 % chez la gazelle au passage de fin de saison sèche (Encart 3).

Encart 3 : Estimation de la proportion de fèces risquant de dater de la période précédente sur les transects pédestres.

Pour chaque zone, j'ai calculé le temps écoulé *T* entre chaque passage. Le seuil de couleur ayant été fixé à *c3* (toutes les crottes de couleur *c3* ou plus ternes n'étaient pas prises en compte), j'ai recherché, pour chaque espèce et pour chaque période l'âge maximal *Agemax* des tas de fèces de couleur *c2.5*, les fèces de couleur *c1*, *c1.5* et *c2* étant plus récentes que celles de couleur *c2.5* d'après le protocole de suivi de la couleur des fèces. La proportion de tas fèces pris en compte sur les transects et risquant de dater de plus d'un temps *T* a été estimée par : (*Agemax*-*T*)/*Agemax*.

Pour le buffle et l'éléphant, cette proportion n'a pas pu être évaluée faute de protocole spécifique. On peut toutefois supposer que la proportion de tas de fèces comptabilisés en fin de saison sèche datant d'avant le passage de fin de mi-saison sèche est inférieure au gain enregistré, c'est dire moins de 40 % des fèces de fin de saison sèche pour ces deux espèces. Mais ce qui nous intéresse ici davantage que les variations saisonnières d'abondance sur l'ensemble des zones échantillonnées, ce sont les variations saisonnières d'utilisation de l'espace au sein de ces zones, à une résolution plus fine. On peut raisonnablement estimer que les variations enregistrées entre la mi-saison sèche et la fin de saison sèche sont bien dues à une modification d'intensité d'utilisation de l'espace et du milieu par les animaux durant la période séparant les deux passages.

Pour la période séparant la fin de saison sèche et le début de saison des pluies, cela est moins sûr. En effet, le protocole de suivi de dégradation des tas de fèces (cf. article 2, partie 2) a également mis en évidence qu'une forte pluie pouvait balayer les tas de fèces ou les dégrader et qu'en début de saison des pluies, les insectes coprophages tendaient à faire disparaître les tas de fèces les plus frais. Ceci peut donc participer au fait que moins de tas de fèces ont été détectés en début de saison des pluies relativement à la saison sèche.

Une structuration spatiale du peuplement par la distribution des points d'eau

Sur la base des indices fèces, il apparaît qu'un premier niveau fort de structuration du peuplement d'ongulés sauvages en saison sèche a lieu à l'échelle du paysage. Le gradient de distance aux points d'eau de surface (mares, trous d'eau dans les lits de rivière) semble en effet impliquer un changement dans l'abondance et la composition du peuplement d'ongulés, les

espèces paisseuses et l'éléphant utilisant davantage les zones proches des points d'eau. Cette plus grande fréquentation des zones proches des points d'eau est certainement à relier aux besoins en eau de ces espèces. Les paisseurs, comme nous l'avons vu, auraient des besoins plus importants que les brouteur du fait de la quantité et de la qualité de fourrage à ruminer et digérer (Estes 1997, Jarrige 1980). Quant aux éléphants, leur grande taille corporelle nécessiterait en plus le besoin de dissiper la chaleur aux heures les plus chaudes grâce à des bains (Owen Smith 1988). Mais c'est sans doute également le cas des grands paisseurs. A cette période de l'année, les domaines vitaux des différents individus de ces espèces risquent donc de fortement se chevaucher à proximité des points d'eau. Il n'est donc pas étonnant d'y trouver davantage d'indices de leur passage, comme les tas de fèces.

Les espèces se nourrissant d'éléments végétaux plus riches en eau, tels que les brouteurs, seraient plus indépendants vis-à-vis de l'eau de surface. Ceci n'exclut pas le fait que certains individus viennent s'abreuver. Rabeil (2003) note la présence de céphalophes de Grimm lors de comptages aux points d'eau sur les bords de la Mékrou ou à la mare Perelegou. On peut constater que le phacochère semble indépendant vis-à-vis de l'eau de surface puisque ses fèces sont trouvées également à grande distance (> 6 km). Cependant, bien qu'il puisse certainement s'hydrater à travers les racines et tubercules dont il s'alimente (Estes 1997), le phacochère utilise particulièrement les points d'eau en fin de saison sèche, mais peut-être pas uniquement pour boire. *[observations occasionnelles sur le PRW : J'ai en effet observé des individus se vautrant sur les bords de mare pour s'enduire de boue ou glaner des rhizomes de plantes aquatiques sur les berges asséchée*s.]

En début de saison des pluies, les fèces indiquent que la plupart des ongulés tendent au contraire à moins utiliser les zones proches des points d'eau. La présence d'eau dans le nouveau fourrage vert, plus abondant, allège peut-être le besoin d'abreuvement et diminue l'intensité de fréquentation des points d'eau, d'autant plus si une partie de la population a quitté les zones échantillonnées. Il se pourrait également que des flaques d'eau temporaires formées suite aux premières averses, mais non répertoriées aux périodes de relevé de terrain, aient favorisé la dispersion des animaux par rapport aux points d'eau principaux. On peut aussi penser que les animaux, moins contraints par le besoin de boire se dispersent à la recherche de pâtures de meilleure qualité. Ceci d'autant plus si des processus compétitifs sont à l'œuvre. La concentration d'animaux autour des points d'eau en saison sèche risque en effet de conduire plus facilement à l'épuisement des ressources alimentaires que dans des zones plus éloignées (Valeix 2006).

Ceci nous amène à considérer les caractéristiques de végétation sélectionnées par les ongulés. Comme supposé, les paramètres de qualité et de quantité de ressources alimentaires apparaissent comme des dimensions importantes sur lesquelles se différencient les niches.

Brouteurs et paisseurs : des habitats sélectionnés pour des ressources différentes

Les espèces paisseuses semblent en effet sélectionner les sites plus herbeux, avec plutôt des repousses herbeuses, alors que les brouteurs sélectionnent plutôt des sites avec des repousses ligneuses. En saison sèche, les herbacées autres que les graminées à un stade végétatif bien développé sont assez rares. Pour trouver des éléments nutritifs de qualité en quantité suffisante, les brouteurs sont donc certainement contraints d'utiliser la strate ligneuse. *[observations occasionnelles sur le PRW : On a également observé que les éléphants déterraient et consommaient des racines d'espèces ligneuses telles que* Combretum collinum.]

Il est plus difficile de catégoriser l'ourébi et l'hippotrague en fonction du type de repousse sélectionnée sans doute parce que comme supposé ces espèces ont un régime mixte en saison sèche. Une étude du régime alimentaire des ongulés du PRW en saison sèche a été entreprise par De Stefano (2004), à partir de l'analyse histologique de fèces. Cependant, nous n'avions pas encore validé les critères d'identification des fèces pour toutes les espèces à cette époque. C'est peut-être ce qui explique que le % de dicotylédones dans le régime de l'ourébi est apparu fortement élevé (> 58 %), certaines fèces étant peut-être confondues avec celles de céphalophes. *[observations occasionnelles sur le PRW : J'ai pu observer des ourébis consommer des feuilles de plantes à bulbe en début de pousse ainsi que des feuilles d'un arbuste, le* Maytenus senegalensis*. En fin de saison sèche, j'ai trouvé dans un régurgitat très frais d'hippotrague rouan (identifié par ses traces) des gousses de* Cassia siberiana *(10 % du volume total environ), des herbes sèches (70 % environ), ainsi que des feuilles de ligneux (20 %). A d'autres occasions en saison sèche, j'ai pu observer des hippotragues rouan consommer des feuilles de* Burkea africana*, de* Combretum collinum *et de* Boscia angustifolia *qui sont des espèces ligneuses.]* Une étude de Schuette et al. (1998) sur le site de Nazinga, à environ 500 km à l'Ouest du PRW, a montré qu'en fin de saison sèche, l'hippotrague avait effectivement tendance à incorporer davantage de brout (rameaux, feuilles de ligneux) dans son alimentation (< 20 % en début de saison sèche, > 40 % en fin de saison sèche). Ces observations sont cohérentes avec les résultats de De Stefano (2004) (16 % de dicotylédones en début de saison sèche) et de Bie (1991) chez des animaux de la Baoulé au Mali (40 % du contenu du rumen

environ). Selon Clark Lungren (comm. pers.), des hippotragues nourris en saison sèche, sur le ranch de Nazinga, avec des feuilles vertes (ex : de *Gardenia sp*.) mais sans complément de fourrage herbacé sec avaient tendance à présenter des diarrhées.

Les éléphants semblent utiliser particulièrement les sites avec de très hautes herbes en tapis dense à la mi-saison sèche. A cette période, ils pourraient utiliser le fourrage herbacé sur ces zones qui leur en offre en grande quantité alors que la plupart des espèces ligneuses ont perdu leurs feuilles. Toutefois, leurs fèces ont été trouvées également sur des sites plutôt densément couverts par les arbres et d'arbustes et où la verdure détectée par satellite était particulièrement importante en fin de saison sèche (Annexe 7).

Les prédictions sur les relations allométriques entre taille corporelle et qualité et quantité de fourrage semblent en revanche moins bien vérifiées en première analyse.

La hauteur d'herbe pour les paisseurs : fourrage et abri

Une grande espèce comme le buffle semble bien sélectionner les sites offrant une grande quantité de fourrage mais ce n'est pas le cas chez le cobe de Defassa. Puisque cette espèce est inféodée aux points d'eau, son espace disponible est certainement restreint. J'ai donc reconsidéré la sélection au regard des points décrivant la végétation dans un rayon inférieur à 2 km des points d'eau (Annexe 7). Le cobe Defassa semble néanmoins toujours déposer ses fèces principalement sur des sites avec un tapis herbacé peu dense et de faible hauteur, avec une repousse herbeuse moyenne, en fin de saison sèche. Des observations occasionnelles permettent de supposer que le cobe Defassa exploite une dimension de niche alimentaire non utilisée par les autres espèces d'ongulés dans le domaine restreint au bord des points d'eau : les plantes aquatiques, comme cela a également été noté en Ouganda par Spinage (1982).

Le rédunca, une petite espèce, semble sélectionner les sites avec plutôt de grandes herbes, y compris en début de saison des pluies et si l'on corrige l'espace disponible (> 2 km des points d'eau). Il faut bien rappeler à ce niveau que nous n'avons pas de critères fiables permettant de distinguer les fèces des réduncas de celles des guibs harnachés. Toutefois, les habitats indiqués par les fèces attribuées à "rédunca" semblent bien davantage correspondre à ceux d'un paisseur (fort recouvrement herbacé, repousse herbeuse) qu'à ceux du guib harnaché connu pour utiliser principalement les zones particulièrement boisées, principalement les forêts bordant les cours d'eau (Estes 1997, Lamarque 2004). Le fait que l'espèce sélectionne les habitats avec de hautes herbes est sans doute à relier davantage à un comportement

antiprédateur qu'à un comportement alimentaire. Ils pourraient toutefois bénéficier d'un regain de pousse des herbacées pérennes suite au pâturage des grandes herbes par des grandes espèces comme les buffles. *[observations occasionnelles sur le PRW : J'ai pu observer sur les transects plusieurs rédunca dans des zones de très hautes herbes mais j'ai également observé un couple en pleine brousse tachetée sur la zone Anana, au milieu de formations denses à* Combretum nigricans *et* Combretum micranthum. *Plusieurs petits groupes de rédunca sont assez facilement visibles dans les zones très herbeuses dans les alentours des mares Nyafarou, au Niger.* Sur cette zone, les *réduncas dérangés se tapissent dans les grandes herbes, dans lesquelles ils se confondent du fait de leur couleur paille, ou, s'ils sont à découvert, bondissent vers les zones avec de très hautes herbes à proximité. Estes (1997) attribue ce comportement au fait que les rédunca ont une faible endurance. Au Niger, les bords de la source Anana présentent une courte pelouse verte sans doute entretenue par les petits paisseurs (rédunca, cobes de Buffon). Sur cette zone découverte, j'ai une fois compté simultanément 5 carcasses de rédunca abattus par des lions (d'après les traces) en fin de saison sèche.]*

Le bubale (et/ou damalisque), semble sélectionner les sites avec un herbage dense mais de hauteur moyenne en fin de saison sèche et en saison des pluies alors qu'il sélectionne plutôt des sites avec peu d'herbe et une herbe plus courte en mi-saison sèche. Ce résultat semble cohérent avec les observations de Schuette et al. (1998) sur le ranch de Nazinga au Burkina Faso. Ils ont observé davantage de grandes herbes dans le régime alimentaire du bubale en fin de saison sèche relativement au début de saison sèche.

Importance de la repousse de végétation en saison sèche pour petits et grands ongulés

A la mi-saison sèche, toute les espèces paisseuses ont sélectionné des sites avec une repousse herbeuse. En corrigeant le domaine disponible pour le cobe de Buffon de la même façon que pour le cobe Defassa pour la fin de saison sèche (< 2 km), on note comme différence que les sites fortement couverts d'herbe paraissent sélectionnés et ceux avec une forte repousse ne semblent plus évités (Annexe 7). Finalement, en fin de saison sèche, seules des grandes espèces paisseuses : le buffle et le cobe Defassa semblent sélectionner aussi des sites sans repousses herbeuses alors que des espèces, à l'exception du phacochère, plus petites les évitent. On peut donc retenir l'hypothèse que les repousses herbeuses seraient particulièrement importantes pour les petites espèces paisseuses, le phacochère étant une espèce à part du fait

de sa capacité à utiliser des organes végétaux souterrains. *[observations occasionnelles sur le PRW : j'ai pu observer sur les transects de nombreuses traces de fouissages indiquant que les phacochères se nourrissent particulièrement sur des tubercules (ex :* Cochlospermum tinctorium*) et les rhizomes de graminées pérennes.* Il n'est toutefois pas impossible que les petits paisseurs utilisent parfois des éléments de la strate ligneuse, si leurs besoins en protéines et vitamines sont importants et que les repousses herbeuses font défaut (Estes 1997). *[observations occasionnelles sur le PRW : J'ai observé des femelles cobe de Buffon consommer des feuilles de* Securinega virosa*, connue en pharmacopée pour ses vertus stimulantes, et d'*Acacia sieberiana*, une Mimosacée riche en azote, sur une branche arrachée par un éléphant en fin de saison sèche.]*

Chez les brouteurs, en saison sèche, une petite espèce, le céphalophe de Grimm, semble bien sélective vis-à-vis du niveau de repousse ligneuse comme attendu alors. Ce ne semble pas le cas chez la gazelle à front roux, une autre petite espèce. Elle ne semble pas non plus sélectionner les sites avec une repousse herbeuse. Mais il faut être très prudent étant donné le très faible nombre d'observations considérés dans l'analyse (12 points). De plus, une ressource de qualité pour les brouteurs ne se résume pas forcément à des feuilles de ligneux en pousse. Les bourgeons, fruits ou fleurs, par exemple, sont autant de ressources qui n'ont pas été prises en compte dans les relevés. Nous avons vu d'autre part (partie 2 méthodologique) que les gazelles à front roux du PRW avaient tendance à déposer leurs fèces sur des latrines. Etant donné que les ressources alimentaires des brouteurs sont assez dispersées (Illius & Gordon 1993), la concentration spatiale des tas de fèces risque donc de ne pas bien rendre compte de leur niche alimentaire dans ce cas. Cela semble moins problématique chez les autres espèces. Je n'ai en effet observé l'accumulation de nouveaux tas de fèces sur d'anciens dans un emplacement restreint (< 1-2 m²) que chez l'hippotrague rouan et chez l'ourébi, assez rarement également. *[observations occasionnelles sur le PRW : J'ai relevé pour près de 1000 tas de fèces d'hippotragues rouans observés sur des transects (sur l'ensemble des 3 années) s'ils étaient placés sur le même emplacement que d'anciens tas de crottes. 6 % des tas de fèces environ étaient placés sur le sol nu marquant l'emplacement d'une ancienne termitière. Concernant l'ourébi, j'ai observé une fois un mâle déposer ses crottes sur une "mini-latrine" constituée de 3 tas plus anciens au même endroit, i.e. sur un espace de 20 cm x 20 cm environ, puis se nourrir à quelques mètres.]*

Pour résumer : **A partir de l'étude de quelques caractéristiques de la structure de végétation, nous avons vu que les différentes espèces présentaient des sélections d'habitat différentes, notamment en fonction de leur guilde et de leur taille corporelle mais aussi de comportements spécifiques (ex : rédunca). Les caractéristiques mesurées semblent donc avoir un sens en termes de ressources pour les animaux.**

L'importance du relief/éléments du paysages dans la quantité et la qualité des ressources fourragères

J'ai considéré, par ailleurs, différents éléments du paysage définis à partir de la structure du réseau hydrographique et du relief. Il apparaît que les différentes espèces d'ongulés utilisent plus ou moins différemment ces éléments. On peut se demander dans quelle mesure ils abritent des conditions écologiques particulières et risquent de structurer le peuplement d'ongulés dans l'espace du PRW. Etant assez facilement identifiables sur le terrain, notamment avec les nouveaux outils géographiques (GPS, images satellite à haute résolution..), ils pourraient servir à la définition d'unités de gestion de la grande faune.

A partir des points de relevés de végétation sur les transects pédestres, j'ai comparé les caractéristiques des différents types de bas-fonds (catégorie 1, catégorie 2, catégorie 3) et des zones élevées du parc (plateaux et collines à plus de 260 m d'altitude, qu'on appellera "plateaux" pour simplifier) avec celles relevées sur l'ensemble des échantillons (Tableau 43, Annexe 8).

Selon Breman & de Ridder (1991), en zone de savane soudanienne, la quantité de fourrage herbacé est plus importante dans les bas-fonds que sur les plateaux. Ceci semble confirmé pour le PRW par les relevés sur les transects. En effet, si l'on compare les quatre unités paysagères à la mi-saison sèche, seuls les bas-fonds de catégorie 2 cumulent à la fois un recouvrement herbacé moyen et une grande hauteur d'herbe. Les fortes repousses herbeuses sont trouvées dans les bas-fonds de catégories 2 (bf2) et 3 (bf3) alors que les fortes repousses ligneuses basses ne sont trouvées que sur les plateaux. Ceci explique peut-être que les paisseurs sélectionnent plutôt les bas-fonds pour la quantité et la qualité de la ressource herbeuse et les brouteurs les plateaux pour la qualité de la ressource ligneuse. Les points d'eau en saison sèche sont plutôt situés dans les bas-fonds, cela explique donc mieux pourquoi moins de fèces de petits brouteurs ont été trouvées à proximité de l'eau.

Tableau 43 : Caractéristiques de la végétation dans différents unités paysagères, d'après les relevés de végétation sur les sites tous les 200 m sur les transects pédestres sur les zones Anana, Perelegou et Kabougou. *Des doubles croix, une croix simple et un rond indiquent respectivement que la proportion de sites présentant la gamme de valeur considérée est plus élevée, égale ou plus faible dans l'unité paysagère relativement à la proportion pour l'ensemble des sites échantillonnés. Pour caractériser les bas-fonds, j'ai retenu les sites situés à moins de 100 m des bas-fonds. Pour caractériser les zones de "plateau", j'ai retenu les sites situés à une altitude supérieure à 260 m et à plus de 1000 m des bas-fonds de catégorie 2 et plus de 500 m des bas-fonds de catégorie 3.*

		recouvrement herbacé			hauteur d'herbe			repousse herbeuse			repousse ligneuse au sol			repousse ligneuse en hauteur		
		faible	moyen	fort	faible	moyen	forte	aucune	moyen	forte	aucune	moyen	forte	aucune	moyen	forte
mi-saison sèche	bf1	xx	x	o	o	x(o)	xx	xx	o	o	xx	x	o	xx	o	o
	bf2	o	xx	x	x	o	xx	x(x)	o	xx	xx	o	x	xx	o	o
	bf3	x	xx	x(o)	o	xx	o	o	x	xx	o	xx	o	x	o	xx
	plateau / collines	x(o)	x(o)	xx	x	xx	x(o)	o	xx	x	o	xx	xx	o	xx	xx
fin saison sèche	bf1	o	xx	o	xx	x(o)	o	o	xx	o	x	xx	o	x(x)	x(x)	o
	bf2	o	xx	o	o	xx	o	xx	xx	o	xx	x	o	xx	x(o)	x(o)
	bf3	o	xx	x	xx	x(o)	xx	o	x	xx	o	x(x)	x	o	x	xx
	plateau / collines	o	xx	x(x)	xx	x(o)	o	o	o	xx	o	o	xx	o	o	xx
début saison des pluies	bf1	xx	xx	o	x	xx		xx	o	x	xx	xx	o	xx	xx	o
	bf2	o	xx	xx	xx	xx		xx	xx	o	x	xx	o	x	x	x
	bf3	o	xx	x	o	xx		x	x	x	x	x(o)	x(x)	x(x)	x	x
	plateau / collines	o	x	xx	xx	o	o	o	o	x	o	o	xx	o	x	x

On peut essayer de détailler un scénario de sélection pour chaque espèce pour la mi-saison sèche par exemple. Les petits paisseurs (rédunca et cobe de Buffon), sélectionneraient les bf2 et bf3 pour leur plus forte repousse herbeuse. Les grands paisseurs (buffle et le cobe Defassa) sélectionneraient les bf1 et bf2 pour leurs herbages plus abondants. Les buffles et les cobes utiliseraient également beaucoup les bf1 pour s'abreuver régulièrement aux points d'eau qui s'y trouvent majoritairement (rivière Mékrou). Ce serait plus la qualité que la quantité de fourrage herbacé disponible qui expliquerait que les buffles sélectionnent les bf3 mais pas les plateaux. Il se pourrait également que les buffles sélectionnent davantage les bf3 du fait qu'ils offrent un accès plus rapide aux points d'eau. Les éléphants utilisent peut-être moins les bf1 du fait d'une moindre abondance de repousses ligneuses. Ils utilisent peut-être les bf2 pour leur plus grande quantité de grandes herbes, laissant supposer un régime encore mixte en tout début de saison sèche. Vesey-Fitzgerald (1960) a en effet observé au Serengeti que les éléphants et les buffles descendaient des plateaux en fin de saison des pluies pour gagner les bas-fonds à végétation haute. Les plateaux seraient davantage sélectionnés par les céphalophes de Grimm pour leurs repousses ligneuses plus fortes.

En fin de saison sèche, le fourrage herbacé semble plus abondant dans les bf2 bien que plus limité qu'en mi-saison sèche (hauteur moyenne et recouvrement moyen). Beaucoup de paisseurs semblent s'y concentrer alors que les bf3 sont moins utilisés par les buffles peut-être parce que la quantité de fourrage n'y est plus suffisante. La quantité d'herbe dans les bas-fonds n'est peut-être plus suffisante pour les éléphants qui utiliseraient davantage les repousses ligneuses plus abondantes sur les parties hautes du parc.

Selon Breman & de Ridder (1991), les fourrages herbacés de meilleure qualité en début de saison des pluies, en terme de teneur en protéine, seraient plutôt disponibles sur les glacis et les plateaux. Cela expliquerait peut-être que les bubales et les phacochères remontent dans les bas-fonds de catégorie supérieure et sur les plateaux pour le bubale. La descente du céphalophe dans les bas-fond s'expliquerait peut-être également par rapport à la qualité des ressources. En fin de saison sèche et en début de saison des pluies, il semble que les ligneux des bas-fonds principaux, plus bas, émettent des nouvelles feuilles plus tardivement relativement aux zones plus élevées du parc (repousse ligneuse au sol moyenne dans bf1 et bf2) (Tableau 43). Il se pourrait que les céphalophes recherchent ces feuilles nouvelles plus digestibles et plus riches en éléments nutritifs que les feuilles plus développées des ligneux de plateaux. Les ourébis en revanche semblent demeurer sur les plateaux. On peut penser qu'ils passent d'un régime particulièrement brouteur à un régime essentiellement paisseur dès que les premières pousses de graminées apparaissent comme l'ont souligné plus généralement Illius & Gordon (1993) à propos des petites espèces à régime mixte. Ces pousses bien digestibles et riches en éléments nutritifs seraient en effet suffisantes pour subvenir aux besoins de cette petite espèce. Chez le buffle, ce sont surtout les sites offrant suffisamment de fourrage, c'est-à-dire avec une hauteur d'herbe minimale qui semblent sélectionnés. Il semble qu'en moyenne, sur l'ensemble des trois zones, ces herbages soient plutôt secs puisque le buffle ne paraît pas sélectionner les sites avec des repousses.

Importance de la disponibilité des ressources dans le temps et l'espace

Cependant, si l'on découpe l'analyse de la sélection par zone échantillon, on peut constater que la totalité des sites enregistrés pour la zone de Kabougou, celle la plus au sud, présentent une repousse forte. L'apparente sélection des sites sans repousse vient donc des observations sur les zone d'Anana et de Perelegou. Sur ces zones, situées plus au nord sur la gradient spatial climatique, les épisodes pluvieux ont été plus rares en début de saison des pluies. D'après les

estimations de pluviométrie par imagerie satellite (source : geosucces.net), le cumul de pluie depuis les premières pluies (calcul en sommant les valeurs des pixels des images de pluviométrie) atteindrait 95 mm sur la zone de Kabougou contre 55 mm sur Perelegou et 81 mm sur Anana lors du comptage dit de début de saison des pluies. Il faut toutefois être très prudent avec ces estimations. J'ai en effet constaté que la zone Kabougou avait reçu une pluie importante en avril sans que celle-ci ne soit enregistrée sur les images radar. Quoiqu'il en soit, sur Anana, la végétation, notamment herbacée, était à un stade moins avancé que sur Kabougou. 66% des sites caractérisant le "disponible" présentaient des repousses fortes contre 100% sur Kabougou.

Les buffles semblent sélectionner les sites les plus reverdis, d'après les images NDVI, sur Kabougou au sud alors qu'ils se montrent plus indépendants du niveau de verdure sur Anana plus au nord (Figure 107). On observe les mêmes motifs chez l'hippotrague rouan et chez le bubale (non représenté). On peut penser que l'hippotrague broute moins et se remet à sélectionner les sites offrant des repousses herbeuses lorsque celles-ci sont suffisamment abondantes. L'éléphant en revanche sélectionne dans chaque situation les zones les plus reverdies, mais c'est la strate ligneuse qui est certainement sélectionnée. On peut toutefois remarquer que l'étude de la végétation sur les sites (< 1 ha) n'a pas rendu compte d'une sélection particulière pour les sites avec des repousses ligneuses mais par contre celle de sites bien densément couverts par les arbres et arbustes. Les éléphants étant très mobiles et leurs ressources étant particulièrement dispersées, on peut penser que les crottes sont déposées entre les sites d'alimentation et qu'un rayon de 50 m autour des tas de fèces n'est pas toujours suffisant pour rendre compte des ressources sélectionnées. En revanche, la distribution des tas de fèces semble bien montrer que les éléphants, à l'échelle du paysage (> 1 km²), d'après les images NDVI, se concentrent dans les zones réunissant une plus forte densité de végétaux en repousse. Il faut sans doute attendre un plus fort développement de la strate herbacée, un peu plus tard dans la saison des pluies, pour que les éléphants puissent s'y intéresser. Chez les petites espèces paisseuses les motifs ne sont pas aussi clairs. Le phacochère semble sélectionner sur Kabougou les sites où la repousse est plutôt moyenne. Chez l'ourébi et le céphalophe, ce sont plutôt les sites qui ont le moins reverdi qui sont sélectionnés peut-être parce que la végétation en repousse y est de meilleure qualité du fait qu'elle se trouve à un stade de développement moins avancé). Sur Anana, en début de saison des pluies, les plus forts changements de difNDVI semblent liés à la fois à une forte repousse de la strate ligneuse et à une forte repousse de la strate herbacée (Figure 108)

Toutefois, sur le terrain de la zone Anana, j'ai pu constater que sur les sites reverdis, les herbacées étaient en réalité en tout début de repousse. L'apparition du gazon fin lié à la germination des graminées annuelles semble suffisant pour occasionner localement des taches de verdure détectables par satellite. Il n'est en revanche sans doute pas suffisant pour satisfaire les besoins alimentaires des buffles qui ont vraisemblablement sélectionné sur cette zone les herbages encore secs présentant une hauteur suffisante. Sur Perelegou, certaines zones devaient présenter de plus forts niveau de repousse puisque plus de la moitié des fèces de buffle ont été trouvées dans des zones avec des repousses. Sur Kabougou, la repousse des herbacées pérennes et la pousse des annuelles était suffisamment avancée pour offrir un fourrage vert suffisamment abondant. Certains petits bas-fonds présentaient des repousses d'*Andropogon gayanus* de plus de 50 cm de haut.

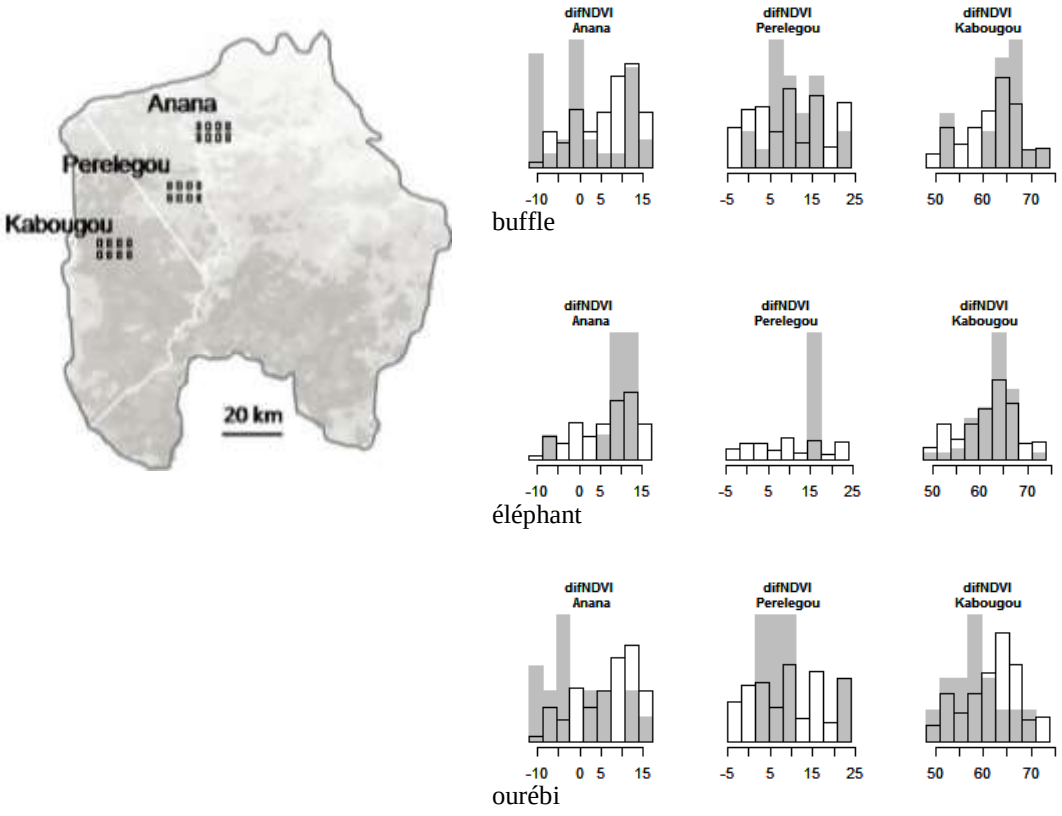


Figure 107 : Exemples de régularité et de variation de comportement de sélection de la repousse de végétation sur le gradient écologique du PRW, en début de saison des pluies hors zone de transhumance.

Les rectangles noirs sur la carte du PRW indiquent l'emplacement des transects pédestres sur lesquels ont été effectuées les mesures d'utilisation du milieu. Les histogrammes en gris indiquent les proportions de sites utilisés par les animaux et les histogrammes transparents les proportions de sites caractérisant le milieu disponible.

En reprenant la comparaison des histogrammes des proportions de sites utilisés et disponibles sur la zone de Kabougou en début de saison des pluies, il est apparu que les buffles, les hippotragues, les bubales et les ourébis ont sélectionné surtout les zones les plus élevées. On peut penser qu'ils y recherchent les herbages à la fois les plus riches en éléments nutritifs et les plus digestibles mais suffisamment abondants pour combler leurs besoins énergétiques. Il semblerait que le buffle et le rédunca ont particulièrement sélectionné les sites avec un très fort couvert herbacé et une hauteur d'herbe comprise entre 50 cm et 1 m. L'hippotrague rouan et le bubale ont montré une sélection pour les site également très herbeux mais avec une hauteur d'herbe en pousse comprise entre 10 et 50 cm. L'ourébi semble avoir sélectionné des sites moins densément couvert d'herbe et avec un tapis de moins de moins de 50 cm voire de moins de 10 cm de haut.

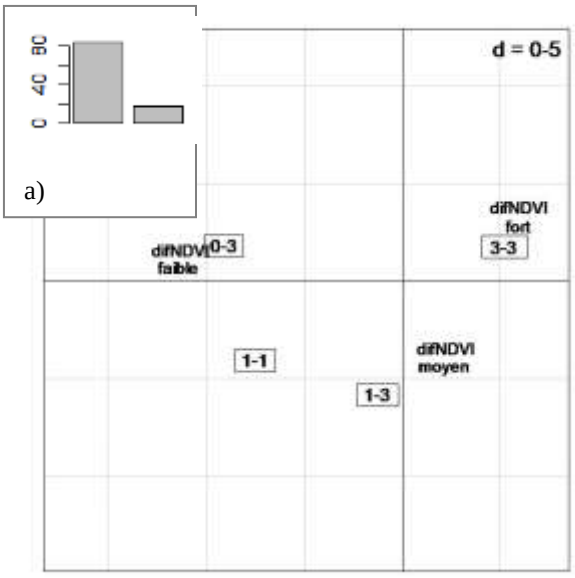


Figure 108 : Résultats de l'analyse factorielle des correspondance sur le tableau du nombre sites échantillonné (< 1 ha) pour 3 classes de difndvi (en lignes) et chaque combinaison de niveaux de repoussess ligneuses et herbacées (en colonne) pour la zone Anana en début de saison des pluies.

a) Diagramme des valeurs propres (en %). b) Projection des classes des variables repousse au sol et difndvi dans le plan de l'AFC (axe horizontal : 1er axe, axe vertical : 2ème axe). Pour les repousses observées sur les transects pédestres, le premier chiffre indique le niveau de repousse de la strate herbacée et le second celui de la strate ligneuse, avec 0 : pas de repousse, 1 : repousse moyenne, 3 : repousse forte. Les pixels traversés par les transects avec un plus fort changement de NDVI présentaient une plus grande proportion de sites avec des repousses ligneuses et herbacées fortes.

Il semble donc qu'en fonction de l'avancement de la végétation, les buffles ne sélectionnent pas la végétation, et donc l'espace à travers leurs sites alimentaires, de la même façon au nord qu'au sud du Parc, et ce à moins de 50 km de distance.

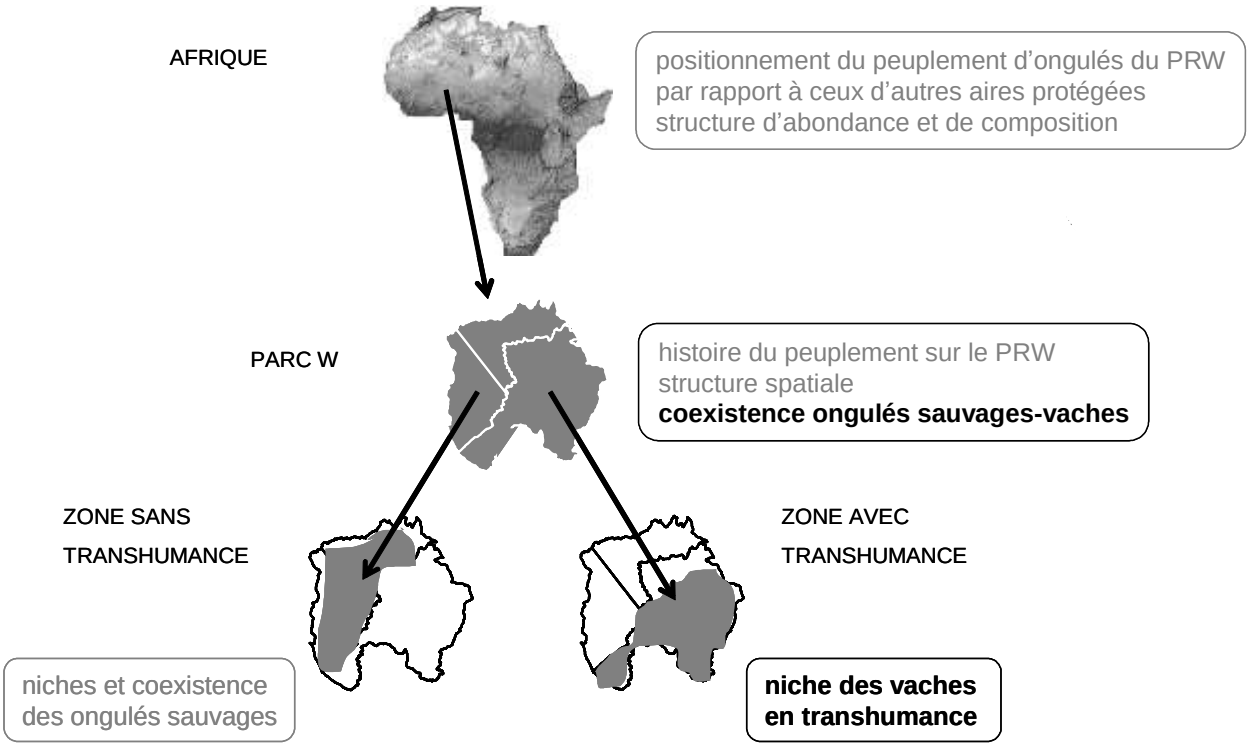
3.4. Conclusion

Le comptage aérien d'avril 2003 correspond à la période de transition entre la saison sèche et le début de la saison des pluies. Si l'on compare la sélection d'habitat pour les variables à l'échelle du paysage (altitude distance aux bas-fonds, aux points d''eau, niveau de repousse de la végétation indiqué par *difndvi*), avec celle indiquée par les fèces pour la fin de saison sèche, les résultats sont assez concordants. La distribution des ongulés à l'échelle du paysage et les structures spatiales du peuplement qui en résultent semblent donc pouvoir s'expliquer largement par la recherche des ressources alimentaires et la distribution de ces ressources.

On peut néanmoins noter quelques différences. Les fèces indiquent une sélection des petit bas-fonds (bf2 et bf3) par le bubale non observée par avion. Elles indiquent également l'absence de sélection de ces petits bas-fonds par les hippotragues rouans et les cobes de Buffon alors que ces espèces semblent particulièrement s'y distribuer d'après les observations aériennes (bf3) (Annexes 6 et 7). Ces différences sont peut-être dues au fait que les sélections observées par les crottes sont établies relativement aux conditions régnant dans les zones échantillonnées, à moins de 10 km des points d'eau permanents et ne rendent pas compte de la sélection sur une étendue plus large. Il se pourrait également que certains réduncas aient été confondus avec des cobes de Buffon lors du comptage aérien, les deux espèces présentant une morphologie, et une couleur de robe proches.

Des différences apparaissent également concernant le niveau de *difndvi* sélectionné, pour l'hippotrague rouan, le phacochère et le buffle (Annexes 6 et 7) pour lesquels les fèces n'indiquent pas une sélection pour les zones reverdies à large échelle. Toutefois, ces différences sont dues, comme nous l'avons vu, à la sélection moindre de ces zones à Anana plus au Nord (sauf pour le phacochère où c'est à Perelegou qu'il est plutôt trouvé sur les zones peu reverdies), alors que sur la zone Sud, ces zones sont particulièrement sélectionnées.

4. Signes d'exclusion compétitive des paisseurs sauvages par le bétail transhumant



4.1. Relations spatiales entre troupeaux de vaches et groupes d'animaux sauvages en période de transhumance

Synthèse

Dans le chapitre 2, nous avons vu que les variations spatiales sur le PRW de la richesse et de l'abondance des ongulés sauvages, en particulier les plus grandes espèce, se montraient en partie structurées par la distance aux troupeaux de bétail transhumant.

Afin de préciser cette structuration, je me suis donc particulièrement intéressé à l'étude des relations spatiales entre ongulés sauvages et troupeaux de vaches. Cette analyse a abouti à la rédaction d'un article, présenté dans ce chapitre. L'article part de l'hypothèse que le bétail, essentiellement composé de vaches, introduit depuis peu sur le PRW, risque d'entrer en compétition avec les espèces d'ongulés indigènes les plus proches écologiquement. Une réponse de ces espèces à l'exclusion compétitive pourrait se traduire par une séparation de niche dans la dimension spatiale par rapport aux vaches.

Les relations entre les distributions des points représentant les groupes d'animaux sauvages et domestiques observés lors des comptages aériens de 2002 et 2003 ont été étudiées de façon statistique à l'aide des fonctions L_{12} de Ripley (Ripley 1976).

Il est mis en évidence que ce sont principalement les éléphants et les grandes espèces paisseuses, a priori le plus proche écologiquement des vaches du fait de leur taille corporelle et de leur régime alimentaire, qui se tiennent le plus éloignées des troupeaux de vaches. Les autres espèces semblent plus indépendantes. Les paisseurs sauvages et les éléphants apparaissent d'autant plus séparés des troupeaux de vaches que ces derniers sont surtout regroupés sur une moitié sud-est du PRW (Figures 109 et 110). On peut noter que ces observations corroborent les résultats d'enquêtes de terrain menées auprès des éleveurs et des autorités du parc sur le choix de distribution des transhumants au sein du complexe (Convers 2002, Toutain et al 2001).

L'éléphant est a priori essentiellement brouteur en fin de saison sèche - tout début de saison des pluies (Barnes 1982, Estes 1997, De Boer et al. 2000). Nous avons vu à la fin du chapitre 2, à partir des observations du comptage aérien de 2003, que l'éléphant était parmi les espèces qui se tenaient le plus éloignées de la présence humaine. On peut penser que l'éléphant associe

la présence de l'homme à celle du bétail, et les identifient comme un danger, sans doute du fait de l'histoire du braconnage sur le PRW. Les grandes espèces paisseuses pourraient également se tenir à l'écart du bétail par crainte de l'homme, comme le suggèrent les grandes distances séparant le buffle et le cobe Defassa des bordures du parc et des signes d'activités humaines sur le parc autres que la transhumance. Toutefois, il est surprenant que ce soient justement ces espèces pour lesquelles on prédit une plus grande sensibilité par rapport à une compétition avec les vaches qui s'en tiennent le plus éloignées. L'hypothèse d'une exclusion compétitive des paisseurs sauvages par le bétail monopolisant localement la ressource herbacée ne peut pas être complètement écartée.

L'éléphant contribuant fortement à la biomasse du peuplement avec le buffle, cela explique que l'abondance du peuplement d'ongulés sauvages augmente avec la distance aux troupeaux de vaches.

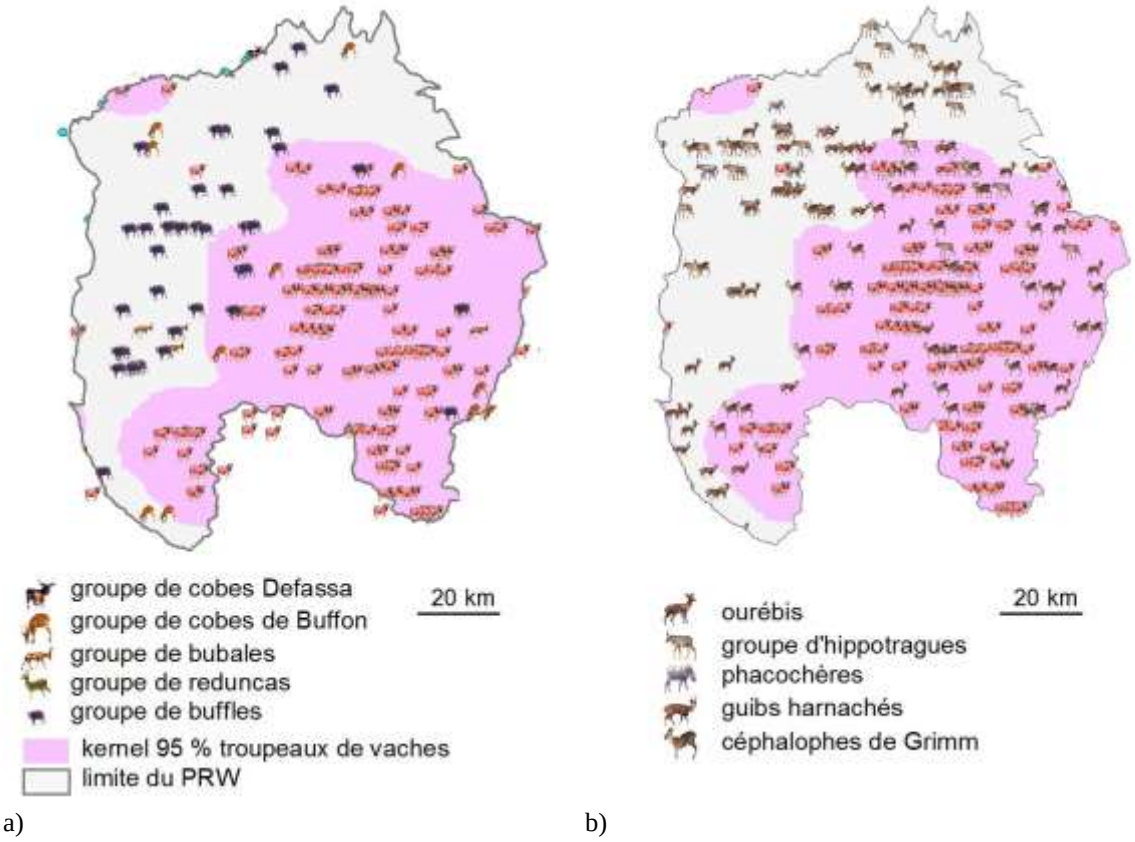
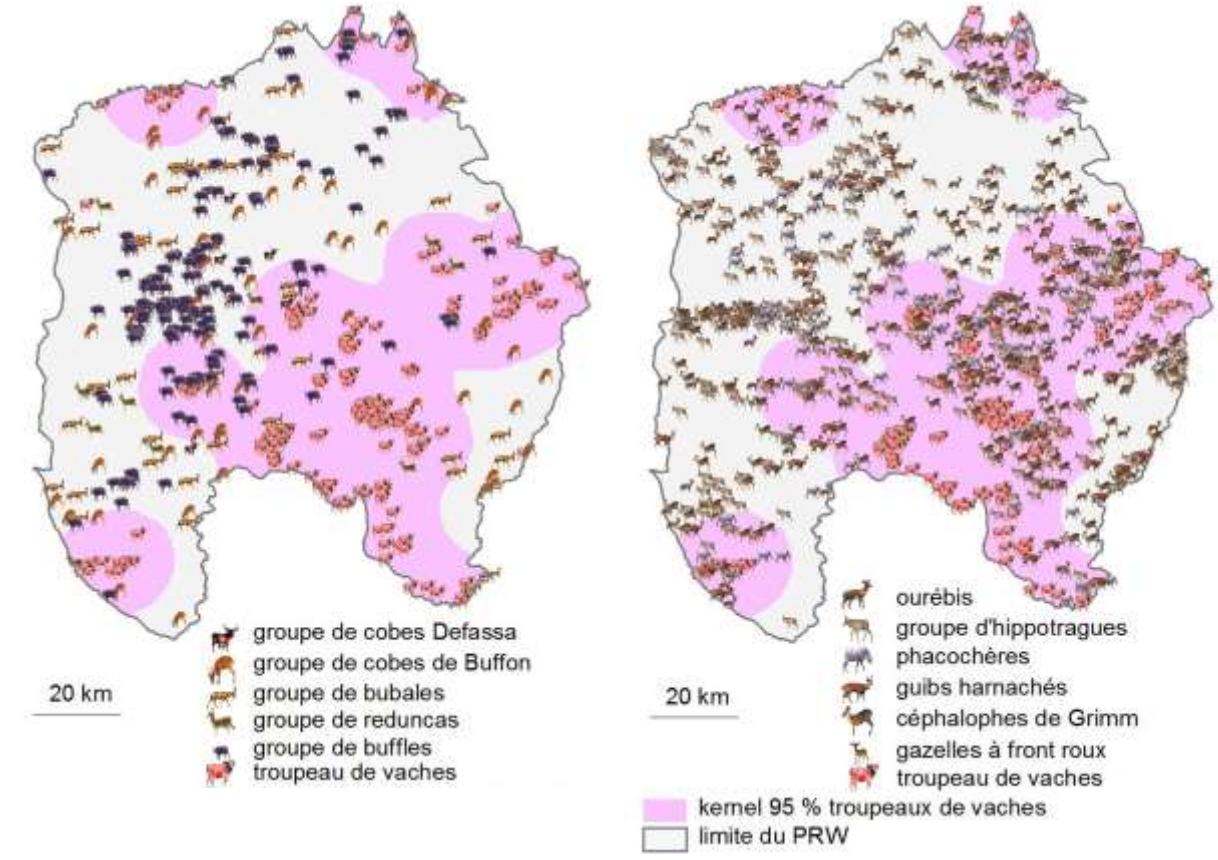


Figure 109 : Distribution spatiale des ongulés sauvages et des troupeaux de vaches en transhumance, lors du comptage aérien de mai 2002 sur le parc du W (d'après Rouamba et al. 2002).

a) Espèces paisseuses. b) Espèces brouteuses, à régime mixte ou consommant des racines et tubercules (phacochère). Les espèces paisseuses paraissent plus séparées des troupeaux de vaches que les autres espèces.

NB: il s'agit d'un comptage partiel, les transects étant séparés de 5 km, seuls les animaux présents sur les transects ont été comptabilisés.



a) b)

Figure 110 : Distribution spatiale des ongulés sauvages et des troupeaux de vaches en transhumance, lors du comptage aérien d'avril 2003 sur le parc du W (d'après Bouché et al. 2004).

a) Espèces paisseuses. b) Espèces brouteuses, à régime mixte ou consommant des racines et tubercules (phacochère). Les espèces paisseuses paraissent plus séparées des troupeaux de vaches que les autres espèces.

Spatial coexistence between wild ungulates and pastoral cattle: insights from using point process statistics

Fabrice HIBERT, Clément Calenge (*ONCFS/LBBE Lyon 1*), Hervé FRITZ (*CNRS/LBBE Lyon 1*), Daniel MAILLARD (*ONCFS*), Philippe BOUCHE (*Konkombouri Ecological Monitoring Programme*), Audrey IPAVEC (*CIRAD*), Arnaud Convers (*CIRAD*), Dominique OMBREDANE (*Agrocampus Rennes*), Marie-Noël DE VISSCHER (*CIRAD*)

(article en préparation)

Abstract

The traditional rangelands in West Africa tend to be monopolised by agriculture, provoking certain herders to clandestinely use protected areas to graze their cattle. Because cattle are an exotic species in this ecosystem, they might have an impact on the local and often endangered wild herbivore communities, notably through competition. We used point pattern statistics to characterise the spatial relationships and the spatial variation of coexistence between wild ungulate species and cattle herds within a protected area undergoing seasonal transhumance. We predicted that the wild ungulate species closer to cattle, in terms of body mass and diet, would be more sensitive to grass depletion by cattle and would be more spatially separated from cattle. The spatial distribution of browsing and mixed-feeding antelopes did not seem to be affected by cattle presence, whereas most grazing species showed spatial separation from cattle. Larger grazing species were found further from cattle herds than smaller grazers. Interestingly, the browsing elephant also showed significant separation from cattle herds. We conclude that in addition to behavioural retreat in poached species, competition with cattle for forage is likely to explain the greater spatial segregation between large cattle herds and similar species. The spatial displacement of certain wild species, comprising megaherbivores, affects the whole community structure and, hence, certainly other components of the ecosystem.

Introduction

In areas where livestock species have a relatively recent history of co-occurrence with wild species, they show inherently less resource partitioning based on evolutionary separation with wild herbivores than wild herbivores do among themselves (Bell, 1970; Voeten and Prins, 1999, Madhusudan, 2004). Because of allometric relationships between digestive systems (Gordon and Illius, 1994), forage selection and mouth morphology (Gordon and Illius, 1988), herbivore species of similar body weight and similar feeding style are expected to show similar feeding site selection (Illius and Gordon, 1987; Robbins et al., 1995; Basset, 1995; Ritchie and Olff, 1999; Pérez-Barbería and Gordon, 1999). Thus, they might compete for food resources when they co-occur (Belovsky, 1986; Prins and Olff, 1998; Voeten and Prins, 1999; Ritchie and Olff, 1999; Prins et al., 2006). However, evidence for competition between wild herbivores and livestock is generally difficult to demonstrate (Mishra et al., 2004; Prins et al., 2006).

Still, the question of impact of cattle on ecosystems and particularly on wild species remains of major importance in a context of increasing human and associated livestock populations, particularly in Sub-Saharian Africa (De Bie, 1991, Sayer, 1979). In the early 1970s and 1980s, periods of severe drought in the Sahelo-Sudanian region in West Africa forced herders to take their livestock to greener regions. Control of tsetse and increased vaccination of livestock against trypanosomiasis and of people against onchocercosis in the more humid areas have also favoured the southward dispersal of cattle (Bourn and Wint, 1994; Boutrais, 1997). Consecutively, protected areas and their surroundings areas in the southern savanna zone were considered as new settlement fronts by the massive flow of migrants. These areas were supposed to be rich in soils, water and pastures (Sournia, 1998; Sinsin, 1998). Nowadays, the traditional ranges tend to be monopolised by agriculture, notably with the increase in cotton cultivation. Certain protected areas, such as the trans-frontier W Regional Park (WRP) in Burkina Faso, Benin and Niger, have been used with increasing intensity more or less clandestinely since the 1970s, leading to serious conflicts between herders and the authorities (Toutain et al., 2004; Newby 2005; Binot et al., 2006).

The debates about the ecological impact of the transhumant 'exotic' cattle on the 'natural' ecosystems would certainly benefit from new insights concerning the actual relationships between cattle and indigenous ungulates. Several research studies have highlighted potential or actual effects of livestock on wild ungulates (Kie et al., 1991; Loft et al., 1991; Prins, 1992;

Fritz et al., 1996; Khan et al., 1996; Voeten and Prins, 1999; Voeten, 1999; Stephens et al., 2001; Coe et al., 2001; Mishra et al., 2004; Coe et al., 2005). Most of these papers focused on the coexistence between wild ungulates and cattle by studying niche overlap and resource partitioning of the habitat or food. They showed that, in certain restricted areas, wild species adapt their foraging behaviour by using a 'refuge' habitat or by modifying their diet in the presence of cattle. But only a few studies concentrated on the partitioning of space between wild and domestic species and on the scales defining different levels of coexistence when animals are free to move over large ranges (Sinclair, 1982; Bergström and Skarpe, 1999; Madhusudan, 2004).

In this paper, we propose to study the impact of transhumant cattle on a diverse and almost complete ungulate community, by focusing on the responses of wild species in their spatial behaviour. We principally worked on data from a total aerial census conducted in 2003 on the 10,200 km² WRP, where wild ungulate species coexist with transhumant cattle. This 'snapshot' of the spatial distribution of large herbivores during a period of low forage resource availability examines the existence of a significant ecological separation between cattle and the different wild ungulate guilds in spatial terms.

Large and medium sized grazing species are expected to have food requirements close to those of heavy cattle which have been classified as non-selective grazers (Van Soest, 1982; Hofmann, 1989). Since herds of cattle are herded by farmers and maintained on the best available pastures, in some places, cattle might have a competitive advantage relative to wild ungulates, especially when both the amount of grass resources is low and the domestic and wild ungulates need forage particularly rich in proteins. Therefore, local depletion of resources by cattle might force wild grazers to forage in areas free of cattle and where cattle have not already grazed, in order to satisfy their needs. Thanks to their greater mobility and larger home ranges compared to smaller species (Sinclair, 1977; Owen-Smith, 1988; Basset, 1995), larger grazing species should be able to afford to move farther, i.e. to stands not depleted by cattle. Although less mobile, smaller grazers should be less negatively influenced by cattle in their distribution than larger grazers because they use smaller patches of grass that might carry insufficient forage for larger cattle which have greater requirements (Illius and Gordon, 1987). Further, small grazers may benefit from sward regrowth after cattle grazing (Arsenault and Owen-Smith, 2002). Wild species that do not exclusively feed on grass, such as intermediate feeders, browsers or species eating rhizomes and roots, should not be spatially excluded by herds of cattle under the hypothesis of competition by resource depletion.

Hence, we expect that (1) grazers should be affected in their spatial distribution by cattle presence whereas browsers and intermediate-feeders should not ; (2) larger grazing species should be more separated from cattle herds than smaller grazing species.

We used spatial statistics to identify the effect of cattle on the spatial distribution of wild ungulates, and to model how the wild ungulate community responded to cattle herd distribution in space. In the light of our results, we discuss the different species and guilds responses in relation to the assumptions of resource partitioning.

Materials and methods

Study site

The W Regional Park (WRP) (N 12°, E 2°30') comprises three contiguous National Parks crossing the borders of Benin (550,000 ha), Burkina Faso (250,000 ha) and Niger (220,000 ha). The WRP has a typically Sahelo-Sudanian climate. The annual rainfall averages 600 mm in the North and 1000 mm in the South. Rainfall only occurs during the well defined rainy season (May/June-September/October). The predominant vegetation type is a Sudanese wooded savanna. The first sporadic rains, or the increasing moisture in April or May might result in a quick restart of the growth of perennial grass and bulbous forbs, locally providing nutrient-rich forage. A few first rain storms (cumul < 40 mm) which fell for the three weeks before each aerial count (c.f. data of animal distribution) were sufficient to ensure the regrowth of perennial grasses in some parts of the Park, especially in the south eastern part and in the western part of the WRP. At that period, trees and shrubs also started to sprout.

Movements of livestock in the region surrounding the WRP occur all around the year but are more marked at the end of the dry season, between February and May (Convers, 2002). When forage and water become scarce during this period and the condition of the livestock reaches a critical level, most herders from Niger and Burkina Faso leave their village either for short movements in the country, or to cross the borders to Benin or Togo (Toutain et al., 2001). Certain herders illegally lead their herds to the WRP looking for pastures with greater amounts of forage which are richer in nutrients. Herders transhuming together settle their camp generally within a distance of 5 km from rivers or pools, and herd their livestock in the main drainage line and secondary valleys. Their residence in an area can last from a few days up to one week according to the size of their herds, the availability of resources and the local

level of inspection by the Park rangers. Until recently, herders focused mainly on the south eastern part of the WRP where the Park lacked roads and quick access for ground patrols (Convers, 2002). Transhumant herds are composed of 90 % cattle, 10 % sheep and goats and less than 1 % packsaddle animals such as donkeys, horses and camels (Convers, 2002; Bouché et al., 2004). Herders return to their village range when rain starts to fall in great amounts, mostly in July.

Data of animal distribution

Aerial censuses of wild and domestic ungulates were carried out in the WRP region, from the end of April to the beginning of May in 2002 and in end of April 2003. Each detected group was located on a map. Both censuses were conducted along straight and parallel transects. In 2002, the census was carried out according to a sampling method (Norton-Griffith 1978). The transects were systematically placed every 5 km, surveying a 200 m wide strip on each side of the aircraft and resulting in a 8.6 % sampling rate (Rouamba et al., 2002). In 2003, the census consisted in a total count (Douglas-Hamilton 1996). Flight lines were spaced every one kilometre, allowing survey of a 500 m wide strip on each side of the aircraft and resulting in a total count of large ungulates on the range of the WRP (Bouché et al., 2004). In both surveys, four seated CESSNA 172 and 175 aircrafts were used, flying at an average altitude of 200-400 feet above the ground level and at a mean speed of 130-150 km/h.

The analysis was restricted to the WRP exempt of official hunting and benefiting from an homogeneous protection status. It must be taken into account that aerial surveys are appropriate to survey large size gregarious species such as elephant and buffalo, but tend to underestimate other ungulates (Jachmann, 2002, Redfern et al., 2002). Nevertheless, the 2003 aerial census provided substantial numbers of animal locations for 11 species of the 14 terrestrial ungulate species living in the WRP (Hibert et al., 2004) (Table 44). Warthog and roan antelope 2002 distribution data were not available for the whole range of the WRP. We did not conduct the analysis of the 2002 data for these species.

Analysis of spatial relationship between cattle and wild ungulates

We used the bivariate K_{12} function (Lotwick and Silverman, 1982) to study the spatial relationship between each wild species and the herds of cattle, i.e. to see whether cattle and wild species were segregated, independent or aggregated. For a given wild species, this function measures the average number of groups located within a distance s of a randomly chosen herd of cattle, divided by the overall density of the focus wild species groups. This

function was estimated with the approximately unbiased estimator given by Lotwick and Silverman (1982). In order to facilitate the graphical interpretation of the relationship between cattle herds and wild species groups, we calculated the linearised corresponding L_{12} function (Lotwick and Silverman, 1982; Diggle 1983).

Tableau 44 : Results of the aerial census conducted in 2002 and 2003.

Information about feeding style are taken from Estes (1997), Lamarque (2004) and pers. Obs. Body mass data are taken from Lamarque (2004) for wild ungulates and a basis of 300 kg for cows was taken from local enquiries about local breeds of cattle (Convers 2002).

common name	scientific name	abbreviated name	body mass (kg)	main feeding style during the dry season	2003 total survey		2002 sample survey	
					groups	individuals	groups	indviduals
cattle	*Bos indicus, Bos taurus x Bos indicus*	CAT	300	grazer/mixed-feeder	**200**	20881	153	19492
roan antelope	*Hippotragus equinus*	HE	265	mixed-feeder	**251**	1641	-	-
grey duiker	*Sylvicapra grimmia*	SG	15	browser	**184**	213	53	55
buffalo	*Syncerus caffer brachyceros*	SC	415	grazer/mixed-feeder	**148**	3094	40	550
oribi	*Ourebia ourebi*	OO	16	mixed-feeder	**134**	176	35	48
warthog	*Phacochoerus africanus*	PA	83	grazer/rhizome eater	**112**	298	-	-
elephant	*Loxodonta africana*	LA	3925	browser	**74**	935	9	64
Buffon's kob	*Kobus kob*	KK	76	grazer	**62**	118	10	18
bushbuck	*Tragelaphus scriptus*	TS	51	browser	**48**	59	23	28
western hartebeest	*Alcelaphus buselaphus major*	AB	160	grazer	**43**	250	4	28
Bohor reedbuck	*Redunca redunca*	RR	48	grazer	**10**	13	12	18
Defassa waterbuck	*Kobus ellipsiprymnus defassa*	KE	200	grazer	**9**	29	-	-
topi	*Damaliscus lunatus korrigum*	DL	120	grazer	2	4	-	-
red-fronted gazelle	*Gazella rufifrons*	GR	28	mixed-feeder/browser	2	6	-	-
red-flanked duiker	*Cephalophus rufilatus*	CR	11	browser	-	-	-	-

This estimator, which has a more stable variance (Goreaud and Pélissier, 2003), is defined by $\hat{L}_{12}(s) = \sqrt{\hat{K}_{12}(s)/\pi} - s$. Under the assumption of independence between two types of points, the locations of type 2 points (groups of the wild species) should be random with respect to those of type 1 events (herds of cattle) (Bailey and Gatrell 1995). The expected number of type 2 events within a distance s of a randomly chosen type 1 event is $\lambda_2 \pi s^2$, with λ_2 the density of type 2 points. Thus, theoretically under independence $\hat{K}_{12}(s) = \pi s^2$ and hence: $\hat{L}_{12}(s) = 0$. If there are more neighbours of type 2 within a distance s of an arbitrary point than expected under the assumption of independence, then $\hat{K}_{12}(s) > \pi s^2$ and $\hat{L}_{12}(s) > 0$. This

indicates a positive dependence between the two types of points (Diggle, 1983) and can be interpreted as an attraction effect between the two populations. On the other hand, $\hat{K}_{12}(s) < \pi s^2$ and then $\hat{L}_{12}(s) < 0$ indicate negative dependence that can be interpreted as a repulsion effect between the types of points (Goreaud and Pélissier, 2003).

Stochastic variations can lead to small deviations in the estimators $\hat{K}_{12}$ and $\hat{L}_{12}$ from their theoretical values. In order to build the confidence intervals for the hypothesis of independence between cattle and wild ungulates, we simulated a large number of random distributions of wild species locations with respect to the cattle location distribution. We performed these Monte Carlo simulations by keeping the location of cattle points unchanged and shifting the locations of the wild ungulates points 1000 times using a random vector which considered the study area as a torus, as advised by several authors (Lotwick and Silverman, 1982; Diggle, 1983; Goreaud and Pélissier, 2003). Confidence intervals for the hypothesis of independence were derived from the 2.5 and 97.5 percentiles of the simulations for each value of the distance s, so that 95 % of the simulated values of $\hat{K}_{12}$ or $\hat{L}_{12}$ were contained between these limits following (Goreaud and Pélissier, 2003; Cornulier and Bretagnolle, 2006). For each wild species, we studied in which way and at what scales group distribution deviated or tended to deviate from a null hypothesis of independence.

In order to detect which species showed more sensitivity to cattle presence, we compared the mean distances between their locations to the closest cattle herd location.

Cattle presence and abundance might not only affect wild species distribution but also the local density of individuals. We then studied the relationship between the mean size of wild groups and the distance the cattle herds, to check whether wild animals tend to live in larger groups when far from cattle. Similarly, we also studied the relationship between the mean size of cattle herds and the distance between wild groups and cattle herds to check whether the wild species tended to remain further apart from large cattle herds than from smaller.

We then illustrated the consequence of spatial segregation between wild species and domestic ungulates in terms of community structure. We superposed a virtual grid with pixels of 10 km x 10 km on the study area, and we compared, for each wild species, the densities of individuals in pixels with and without cattle, using Student t-tests.

It was also interesting to design a general view of the resulting species coexistence at different scales with respect to cattle locations in terms of community structure. The use of the bivariate K-functions allowed us to generate estimators of average animal densities within

different radius from cattle herds chosen at random. The individual density was multiplied by the average body mass to estimate the community response to cattle presence in terms of relative biomass per unit area.

All analyses were performed using the R.2.4.1 statistical package (R Development Core Team, 2006).

Results

Spatial relationships and interaction scale between wild ungulate groups and cattle herds

The 2003 aerial census clearly showed that buffalo, Defassa waterbuck, hartebeest, Buffon's kob and elephant were mainly distributed in the western part of the WRP, whereas cattle were concentrated in South-eastern part in close and aggregated herds (Figure 111).

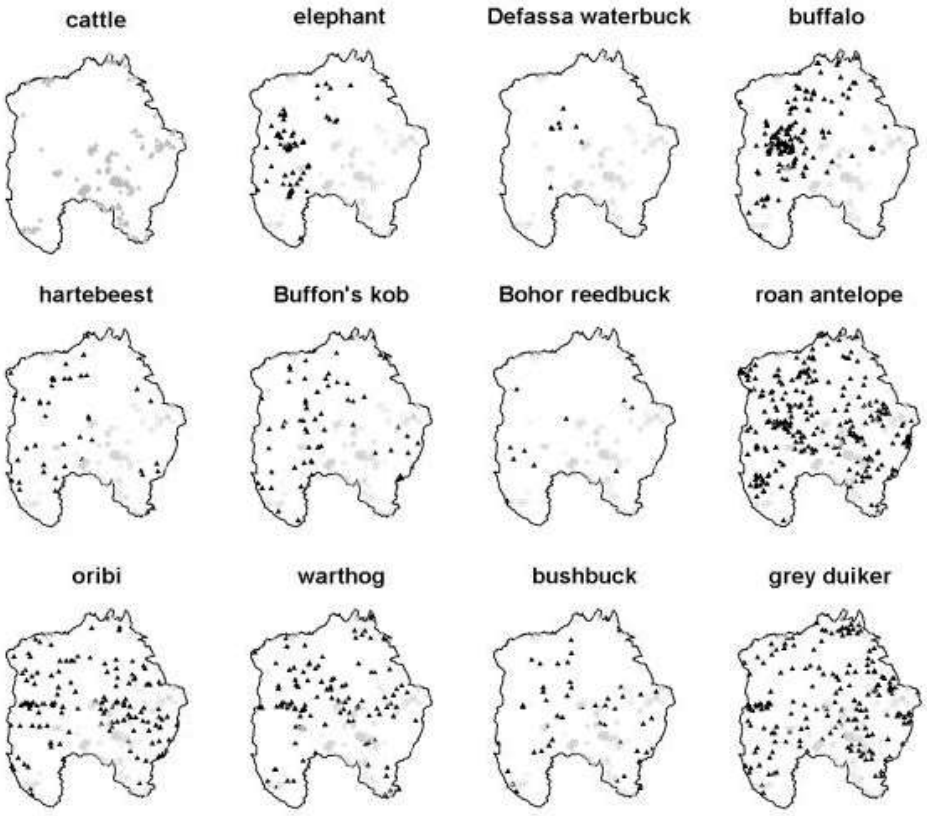


Figure 111 : Ungulate spatial distribution within the W regional Park during the 2003 aerial census.
Black triangles represent locations of the considered wild species groups (or individuals when lonely animals observed) and grey symbols locations of the cattle herds.

The analysis of the bivariate L functions showed that, elephant apart, browsers, intermediate feeders and suids (Table 44) actually did not appear to be significantly separated from cattle, unlike most larger grazers both in 2002 and 2003 (Figure 112). The segregation was significant or almost significant at a large spatial scale, for distances up to 10 km, in elephant, hartebeest and Buffon's kob. Defassa waterbuck and buffalo tended to be very separated from cattle herds as well.

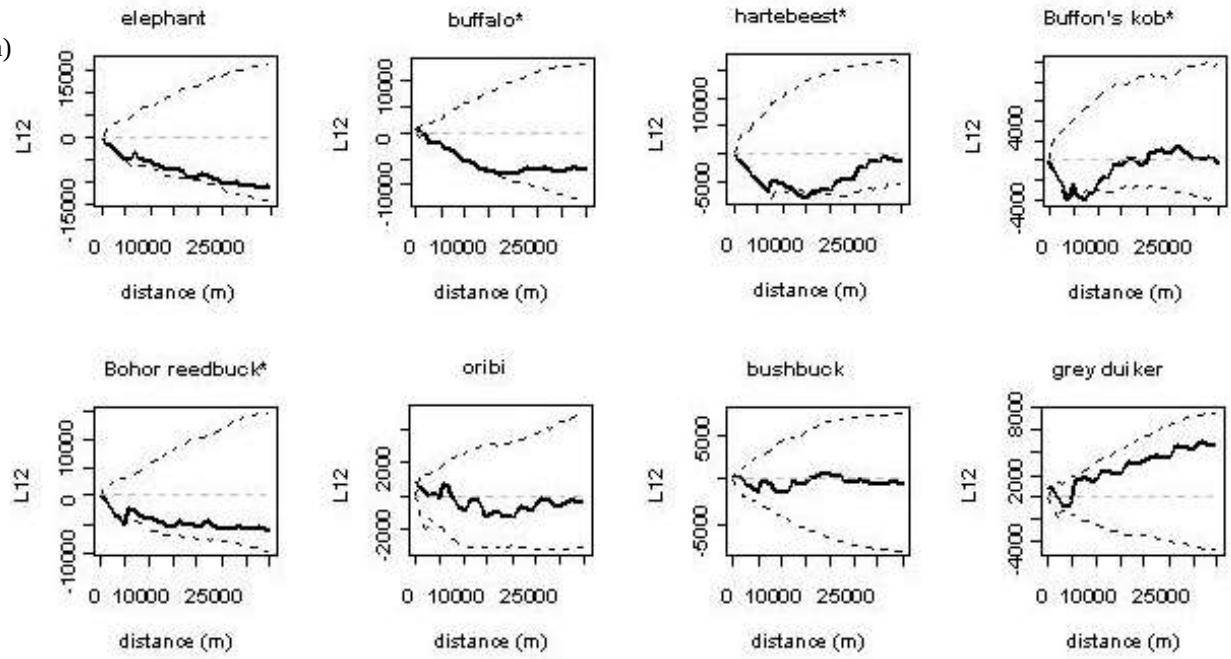
A second scale of segregation was also observable in these species within a few kilometres from cattle (Figure 112 b). This suggests that wild groups did not only avoid large zones with cattle, but also maintained a minimal distance from cattle if present within these zones.

Furthermore, the closer their body mass was to cattle body mass, the more grazers globally remained separated from cattle herds (Figure 113). The mean distance from the closest cattle herd and the difference in body mass with cattle showed significant negative and monotone correlation when considering all mainly grazing species (Spearman's rank test, rho = - 1, S= 40, p = 0.016).

Group size and distance

Spatial interaction between cattle and wild ungulates could also be expressed in terms of the distribution of individual density or of group size. On one hand, in two wild grazers, buffalo and Buffon's kob, larger groups remained significantly further from cattle herds (Figure 114, Table 45). On the other hand, in buffalo, in elephant and, to a lesser extent, in roan, the larger the cattle herds were, the further the individuals remained from these cattle herds (Figure 115, Table 45).

a)



b)

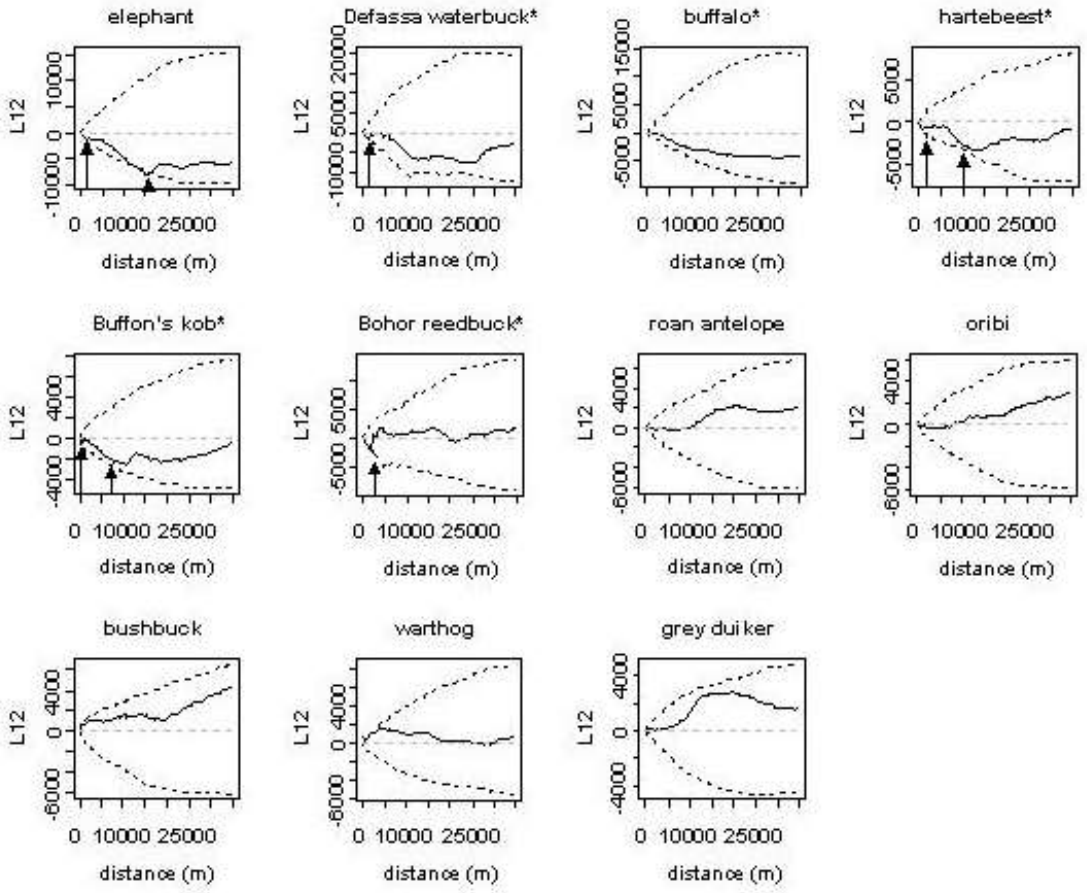


Figure 112 : Bivariate L fonction calculated for wild ungulate species groups related to cattle herds with the 2002 (a) and 2003 (b) dataset. *Dashed black lines represent the confidence interval for the independence hypothesis represented by the grey dashed line for the 0 value. The arrows indicate the scale at which significant*

or almost significant repulsion occurs. Names of species principally grazing during the dry season are asterisked.

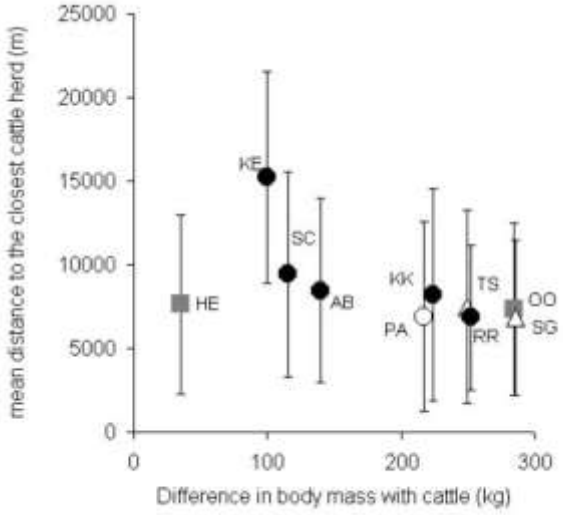


Figure 113 : Pattern of spatial segregation of wild ungulate groups from cattle herds in relation to body mass and feeding style (from the 2003 dataset, without the elephant).

Refer toTable 44 for species name abbreviation. The differences in body mass between cattle and wild species are given in absolute terms. Mean distances were calculated from distances between each wild ungulate location and the closest cattle herds. Error bars correspond to the standard deviation. White triangles represent browsing species, grey squares intermediate feeders, white dots rhizome eaters and black dots grazing species.

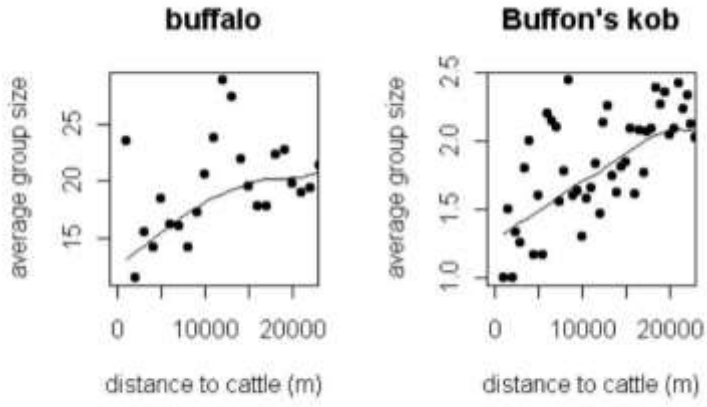


Figure 114 : Average size of wild species groups at given distances from an arbitrary herd of cattle (from the 2003 dataset).

Note: The mean group size was calculated from group size values of groups observed in 1000 m wide distance intervals in buffalo and in 500 m wide distance intervals in Buffon's kob considered at a given radius from cattle herds. The given distances correspond to the lower limits of the distance intervals. Black lines represent the smoothing scatterplots of robust locally weighted regression using the lowess R function, with a smoother span of 2/3, to illustrate the trend.

Tableau 45 : Synthesis of results.

*Significant results are indicated in bold. Spatial segregation, aggregation and no significant pattern were respectively coded by -, + and 0 (from Figure 112). * : The mean group size of wild species was calculated from group size values of groups observed in 1000 m wide distance intervals until 15 km from cattle, in species with groups of more than 3 individuals. ** : The mean size of cattle herds was calculated from size values of cattle herds observed in 1000 m wide distance intervals considered at given radius from the wild species groups, until 30 km.*

species	spatial interaction with cattle herds	group size - distance to cattle herds * correlation (Spearman's rank test)			cattle herd size - distance from cattle ** correlation (Spearman's rank test)			comparison of mean densities in pixels with and without cattle (Student test)		
		rho	s	p	rho	s	p	t	df	p-value
elephant	-	0.07	520	0.79	0.66	1532	**0.0001**	-0.32	123	0.80
Defassa waterbuck	-	0.62	45	0.07	-0.27	2918	0.20	-2.01	77	**0.05**
buffalo	-	0.58	236	**0.02**	0.65	1738	**0.0001**	-2.75	104	**0.01**
hartebeest	-	-0.32	739	0.24	-0.20	5382	0.29	-2.4	123	**0.02**
Buffon's kob	-	0.59	226	**0.02**	0.21	3932	0.26	-3.53	123	**0.0006**
Bohor reedbuck	- / 0				-0.12	4534	0.54	0.41	123	0.70
roan antelope	0	-0.02	574	0.93	0.43	2838	**0.02**	-0.51	123	0.60
oribi	0				-0.16	5748	0.39	-0.85	123	0.40
bushbuck	+ / 0				-0.05	5224	0.78	-0.25	123	0.80
warthog	+ / 0	-0.17	656	0.54	-0.13	5604	0.48	0.68	123	0.50
grey duiker	+ / 0				0.20	3976	0.28	-0.34	123	0.70

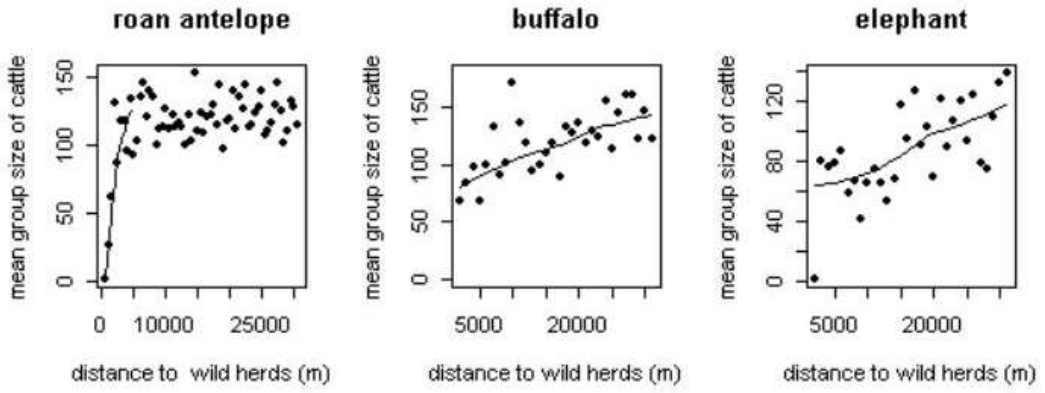


Figure 115 : Average group size of herd of cattle at given distances from an arbitrary group of the given wild species (from the 2003 dataset).

The mean group size was calculated from group size values of cattle herds observed in 1000 m wide distance intervals in buffalo and in 500 m wide distance intervals in Buffon's kob considered at a given radius from these species groups. The given distances correspond to the lower limits of the distance intervals. Black lines represent the smoothing scatterplots of robust locally weighted regression using the lowess R function, with a smoother span of 2/3, to illustrate the trend.

Spatial response of the wild community structure in term of biomass

In all grazers except Bohor reebuck in 2003, we found smaller densities of individuals in areas with cattle than in areas free of cattle (Table 45). The closer the species body mass was to that of cattle, the less a grazing species was found in areas where cattle occurred (in term of % of difference between mean abundances in the two situations). Cattle were present on 27 % of the WRP area, represented by 39 % of pixels with at least one species.

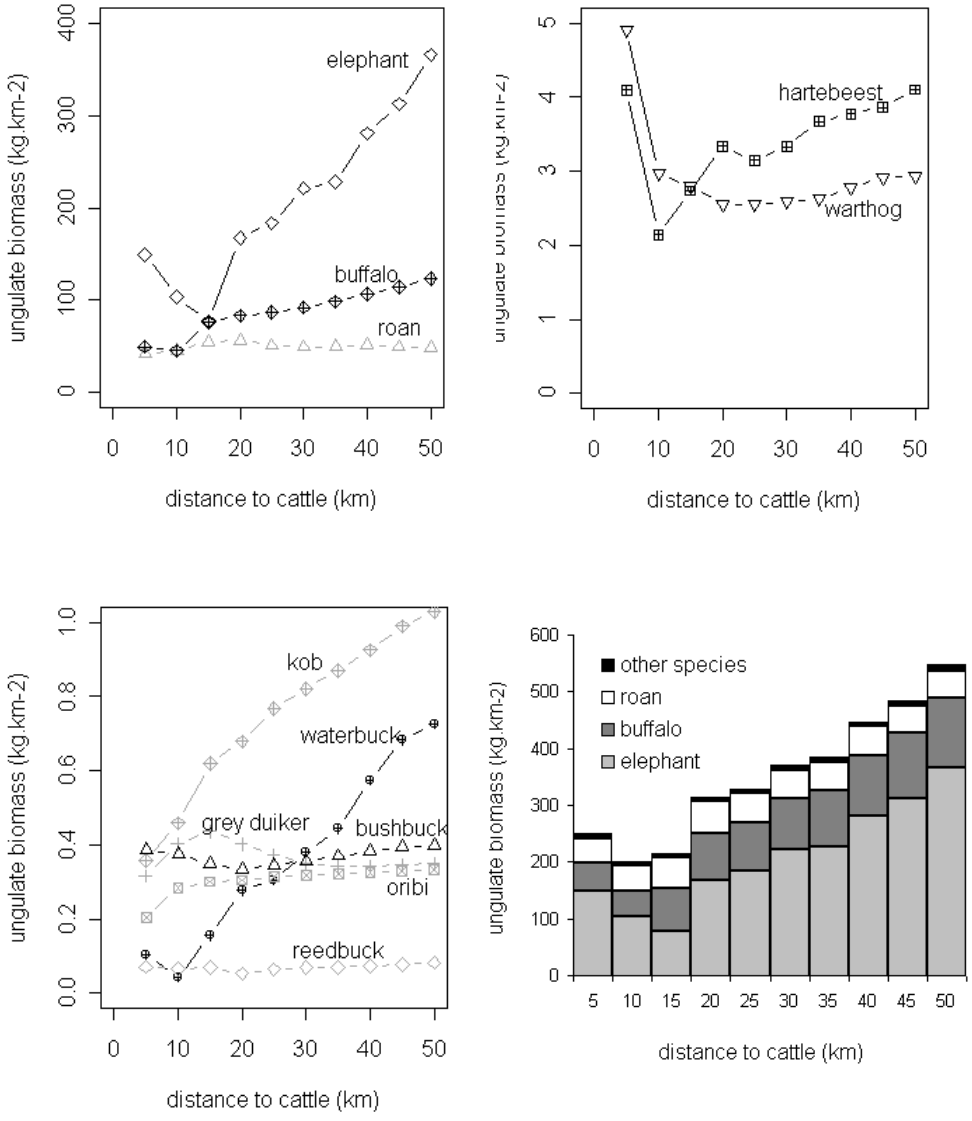


Figure 116 : Spatial response of wild ungulate to cattle proximity in terms of biomass (2003 dataset).

The densities of the different species were of very different ranges so we plotted them in different graphs. The wild species biomass within a given radius from random cattle herds was derived from animal density calculated using the bivariate K-functions.

Since elephant and buffalo exhibited negative spatial relationships with cattle and were among the largest and the more abundant species (Table 44), the cumulated biomass density represented by the wild ungulate community was highly positively related to distance to cattle herds (Spearman's rank test of the correlation between the distance to cattle every 5 km and the total wild ungulate biomass, rho = 0.96, $p < 0.0001$) (Figure 116). The outlying high densities within small distances (< 10 km) from cattle were actually due to relatively small area terms.

Discussion

In this paper, we used point pattern statistics to characterize the spatial relationships between wild ungulate species and cattle herds, and to identify the spatial variation of coexistence between them within the WRP. The intertype K_{12}-function is interestingly designed to reveal the second-order effects referring to interactions between points, but only if the assumptions of stationarity and isotropy are verified (Pélissier and Goreaud, 2001; Goreaud and Pélissier, 2003; Cornulier and Bretagnolle, 2006). We checked prior to this study that 'environmental' conditions likely to affect ungulate distribution (water availability, structure of vegetation communities) varied very much less along the East-West direction than along the North-South oriented gradient due to the monsoons. Thus, the clear spatial segregation of certain wild species from cattle along the East-West direction (Figure 111), was certainly caused by a real avoidance of areas where cattle concentrated. We must be more cautious with Defassa waterbuck and Buffon's kob whose distributions are known to be strongly linked to water points (Estes, 1997). However, though pools are also present in the South-East part of the WRP frequented by cattle, waterbuck and kob densities are much lower there.

We observed that wild species similar to the cattle in terms of feeding style and body mass were generally located far from the cattle. This result supports our predictions derived from the hypothesis of species spatial segregation induced by interspecific competition. Nevertheless, the spatial distribution of a browsing species, the elephant, also seemed to be significantly affected by the cattle presence. This suggests other process than competition for food to explain the cattle effect on the WRP herbivore community. In both cases, cattle presence seemed to cause wild ungulates to remain in restricted areas, probably thus limiting their access to a large amount of resources as well.

Possible effects of human interference

Before the 1970s, commercial poaching occurred within the WRP (Poché, 1974; Hempe, 1975). Nowadays, poaching has decreased but long lived animals such as elephants, whose past experience largely influences the behaviour (Estes 1997), might still avoid human beings. Herders of the WRP region are not known to hunt unlike some cattlemen of other countries (Prins, 1992). Animals might however associate cattle smell and noise with human presence and avoid areas where cattle roam during the day as long as they can detect them. The behavioural interaction process could also explain why mixed-feeding roan antelope, as well as the browsing elephant, remained further from bigger cattle herds than from smaller ones. The same pattern was observed in buffalo, which is presently still poached. Behavioural interactions could be supposed for other species which remained apart from cattle. However, competition with cattle, should not be completely excluded for the larger grazers.

Clues to competition between cattle and wild grazers

The recent introduction of exotic cattle to the WRP, since the 1970s (Hempe 1975), whithin the ecological space of the wild ungulate community, could suggest potential overlap in resource use with native species which are morphologically closer and thus a priori closer ecologically (Ritchie and Olff, 1999). Wild species may be less competitive than livestock simply because cattle are artificially maintained on the resource. Interspecific competition process may result in spatial segregation of species (e.g. in vertebrates, Diamond 1973 or Hairston 1980) and this was well illustrated by Madhusudan (2004) in the case of resource-mediated competition between bulk feeding ungulates and livestock in India. Sinclair (1985) specified that, in African ungulates, interspecific competition might induce "an avoidance of the overcompeting species through greater spacing ; group distances between species should be greater than expected from random". In this study, we provide additional measures of scales at which repulsion seem to occur in a case where wild ungulates are able to freely move to a much wider extent than in Madhusudan study site. Large grazers seemed to withdraw up to more than 10 km from cattle herds on average. Since cattle herds were concentrated in space, this resulted in a distribution restricted to places where no cattle herds occurred.

Our two aerial 'photographs' of the ungulate distribution pattern were admittedly not alone sufficient to infer competition between cattle and wild ungulates in the WRP (see Sinclair, 1982; Putman and Wratten, 1985; Rosenzweig et al., 1985; Putman, 1996; Prins and Olff,

1998; Mishra et al., 2004). Interestingly, it was however puzzling to observe both in 2002 and in 2003, that, except for the elephant, species for which the competition hypothesis predicted a greater shift appeared indeed to be more separated from cattle on the spatial axis.

Is grass resource depleted by cattle?

Strong indices support the assumption that cattle herds deplete forage resources locally. Cattle herds aggregate because of a joint driving of herds by pastors to facilitate some logistical tasks such as survey against predator, livestock raiders or ranger patrols. They concentrate in the South-East of the WRP (19.5 % of the WRP area in 2003). There, local density calculated in 2 by 2 km pixels averaged 39.8 animals per km² (sd 58.4), that is to say about 12 tons/km². This clearly exceeds the 2.5 to 6.9 tons/km² theoretical carrying capacity given by the model of Fritz and Duncan (1994) for savanna ecosystems (see also East, 1984).

According to some interviewed herders, cattle herds are actively lead on to pastures chosen for perennial grass regrowth after the first rains. There, cattle forage selectively on greener and more palatable grass items. When cattle decide to change pasture, they certainly do not find grass forage in sufficient abundance and quality for their requirements. On such exploited pastures, the sward height is supposedly reduced to such a level that intake rate is not sufficient any more for large wild grazers as well (Murray and Illius, 2000). If these species, i.e. buffalo, Defassa waterbuck in the vicinity of water points, and more selective grazers feeding on higher swards such as hartebeest (Estes, 1997), cannot cope with a lower quality diet, and a lower energy intake, they have to move elsewhere (Illius and Gordon, 1987). This might explain why larger buffalo groups tended to remain further from cattle herds than smaller ones, and buffalo groups were found further from larger cattle herds than from smaller ones.

Their lower food requirements compared to larger species living in larger groups (Jarman, 1974) may allow smaller grazer like Buffon's kob and Bohor reedbuck to remain nearer to cattle on patches that cattle did not visit or where cattle did not stay long. They might even benefit from residual vegetation or a little regrowth soon after the passage of cattle if rain falls (Vesey-Fitzgerald, 1960; Gwynne and Bell, 1968). This could explain why smaller groups of Buffon's kob were found closer to cattle than larger groups which could not find enough forage. Bohor reedbucks might be less affected than kobs because their smaller family units (Lamarque, 2004) could subsist on habitats with less quantity of rich forage and with taller

grass locally (Estes, 1997). The interviewed herders confirmed that their cattle usually avoid such dense habitats presenting less palatable tall dry grass which is difficult to negotiate.

We conclude that in addition to behavioural factors in poached species, competition for forage is likely to explain above all the greater spatial segregation between large cattle herds and similar species (e.g. buffalo). The niches of other species overlap less with cattle in terms of the size of foraging areas, habitat structure and diet.

This study provides new insights about observed interactions between transhumant cattle and wild large herbivores and the spatial scale at which they occur, and highlights the risk of major transformation of the ungulate community structure. The displacement of megaherbivores to a restricted part of the park might have repercussions not only for these species, but also for other species by modifying the ecosystem (Fritz, 1997). Such field information should fuel the debate for the integration between development stakes and conservation necessity. Further radio-telemetry studies would certainly help to refine the knowledge of the dynamic aspects of wild animal movements in relation to cattle transhumance.

4.2. Indices indirects de la dynamique saisonnière d'occupation de la zone de transhumance par les ongulés sauvages et domestiques

Nous venons de montrer qu'en début de saison des pluies en 2002 et 2003, de nombreux troupeaux de vaches en transhumance ont occupé une grande part de la superficie du PRW d'où semblaient s'être retirés la plupart des ongulés sauvages paisseurs et les éléphants. Toutefois, les observations aériennes révélant cette situation sont ponctuelles et ne donnent pas d'informations sur l'occupation de la zone accueillant les éleveurs transhumants plus tôt dans la saison sèche. Les éleveurs transhumants sont connus pour ne quitter leur territoire d'attache et ne faire pénétrer leurs troupeaux sur le PRW qu'en fin de saison de saison sèche principalement, lorsque les ressources alimentaires deviennent rares sur les parcours villageois (Toutain et al. 2001, Convers 2002). On pourrait penser qu'en l'absence de bétail transhumant en fin de saison des pluies et en début de saison sèche, l'ensemble des ongulés sauvages se redistribuent au sud-est du PRW. En revanche, dès l'arrivée du bétail

transhumant, la fréquentation de la zone de transhumance par les espèces paisseuses et les éléphants devrait diminuer, aboutissant aux distributions contrastées observées en début de saison des pluies.

Afin de mettre en évidence cette éventuelle dynamique, et faute de pouvoir mener des comptages aériens de grande ampleur, des indices d'abondance des ongulés sauvages et domestiques ont été recherchés sur une zone échantillon de la zone de transhumance au cours de la saison sèche, jusqu'au début de la saison des pluies. Cependant, nous avons vu (cf. chapitre 3) que les populations d'ongulés semblaient effectuer des déplacements saisonniers le long de la *catena* en fonction de la disponibilité des ressources, en particulier celle de l'eau et des herbages pour les paisseurs. Afin de dégager l'effet de la présence des vaches par rapport aux autres facteurs écologiques, il a paru intéressant de tirer profit de la distribution contrastée du bétail sur le PRW. J'ai donc cherché à mener une comparaison, de type "expérimentation naturelle" au sens de Diamond (1986), avec une situation témoin sans bétail transhumant.

Matériels et méthodes

Dispositif de terrain

Selon un protocole similaire à celui exposé dans la deuxième section du chapitre 3 et aux mêmes périodes, les tas de fèces des ongulés ont été comptabilisés le long de transects d'une zone échantillon en zone de transhumance afin de servir d'indices de fréquentation par les ongulés. La zone échantillonnée a été identifiée grâce aux informations des gardes-faune et des gestionnaires de la composante Béninoise du PRW et aux résultats des comptages aériens de 2002 et 2003. Cette zone a été choisie du fait qu'elle présentait une mare permanente, la mare Barabo (Barabom), située en pleine zone de transhumance (cf. chapitre 3) et connue pour être fréquentée par les troupeaux de bétail. Elle se situe au même niveau du gradient climato-écologique du PRW que la zone de Kabougou qui n'accueille a priori pas de bétail transhumant (Figure 117). Les transects de Kabougou et de Barabo ont été parcourus une fois chacun à la mi-saison sèche, à la fin de saison sèche et au début de la saison des pluies.

Figure 117 : Positionnement des transects pédestres de suivi des fèces sur la zone Barabo.
En fond grisé la carte des signatures des profils saisonniers des NDVI indiquant le type de variation saisonnière de la verdure de végétation le long du gradient climato-écologique. La zone de Barabo se trouve en zone de transhumance alors que la zone de Kabougou n'accueille pas de bétail transhumant.

De la même façon que pour les zones Anana, Perelegou et Kabougou, j'ai testé pour la zone Barabo que l'échantillonnage était représentatif de la zone au niveau des éléments du paysage traversés par les transects (altitude, distance aux bas-fonds, distance aux points d'eau aux trois périodes, proportion de formations végétales). En revanche, il a été impossible d'adapter un dispositif permettant un accès par les pistes et garantissant dans le même temps des conditions écologiques tout à fait similaires à celles mesurées sur la zone témoin de Kabougou. Les différences significatives concernent en particulier la distance à l'eau en début de saison des pluies (moyenne sur les transects de Kabougou : 641 m, de Barabo : 1393 m, test de comparaison des moyennes de Wilcoxon : $W = 56$, p-value = 0.01) et l'altitude (moyenne sur les transects de Kabougou : 282 m, de Barabo : 241 m, test de comparaison des moyennes de Wilcoxon : $W = 0$, p-value < 0.001). La structure de végétation, d'après la carte des formations végétales (De Wispelaere 2001) était également un peu différente (test du Chi^2 de comparaison des proportions des types de végétation sur les transects de Kabougou et de Barabo : $Chi^2 = 114.2537$, $p < 0.001$). La zone de Barabo présentant davantage de savane

arborée à herbacées pérennes (31%) mais moins de savane arbustive claire à herbacées annuelles (4 %) par rapport à Kabougou (respectivement 25 % et 10 %).

Remarque : Un des objectifs parallèle de ce protocole était de caractériser les habitats fréquentés par les différentes espèces dans la zone de transhumance afin de mettre en évidence d'éventuels décalages ou resserrement de niches relativement à la zone sans bétail. Cependant, les nombres d'observations ont été trop faibles à chaque passage sur Barabo pour mener une analyse statistique aux 3 saisons chez les espèces a priori les plus sensibles à la présence des vaches, i.e. les paisseurs et les éléphants (Tableau 46).

Tableau 46 : Nombre total de tas de fèces comptés sur les transects dans les zones Barabo(avec bétail transhumant) et Kabougou (sans bétail transhumant).

** : les crottes de rédunca et de guib pouvant être largement confondues, les données correspondantes n'ont pas été prises en compte dans l'analyse.*

espèce	Barabo			Kabougou		
	mi-saison sèche	fin saison sèche	début de saison des pluies	mi-saison sèche	fin saison sèche	début de saison des pluies
guib harnaché*	3	2	0	3	1	1
bubale ou damalisque	4	1	2	12	9	10
gazelle à front roux	0	3	1	0	5	2
ourébi	10	21	7	28	17	14
céphalophe de Grimm	21	20	6	32	18	8
rédunca*	4	4	13	21	24	10
cobe de Buffon	6	9	0	10	1	1
éléphant	2	0	0	45	122	87
phacochère	43	38	11	25	23	7
buffle	7	30	9	30	71	20
hippotrague rouan	87	72	27	94	55	27
vaches	0	9	39	0	0	0

Analyses

Afin d'indiquer le niveau de fréquentation de chaque zone, le nombre de tas de fèces sur les transects a été ramené à un taux de rencontre kilométrique et la moyenne sur les transects a été calculée à chaque passage ($IK_{tas\ de\ fèces}$). Afin d'étudier si la fréquentation des zones Kabougou (sans pastoralisme) et Barabo (avec pastoralisme) par les animaux sauvages évoluaient de la même manière au cours des saisons, j'ai calculé pour chaque zone la différence entre l'IK moyen à une période et celui à la période précédente en pourcentage de l'IK de la période précédente (*P*) :

$P_{12} = (IK_{fin\ saison\ sèche} - IK_{mi\text{-}saison\ sèche})/\ IK_{mi\text{-}saison\ sèche}$

$P_{23} = (IK_{début\ saison\ des\ pluies} - IK_{fin\ saison\ sèche})/\ IK_{fin\ saison\ sèche}$

Résultats

De rares tas de fèces d'éléphant (2) ont été trouvés sur les transects de Barabo à la mi-saison sèche et aucun aux passages suivants de fin de saison sèche et de début de saison des pluies. Seules quelques rares traces d'éléphant datant de la saison des pluies - reconnaissables par le fait que les animaux se sont enfoncés dans le sol limoneux détrempé - témoignent d'une faible utilisation de la zone en saison des pluies. L'augmentation du taux d'indices a donc fortement augmenté sur Kabougou relativement à Barabo (Figure 118).

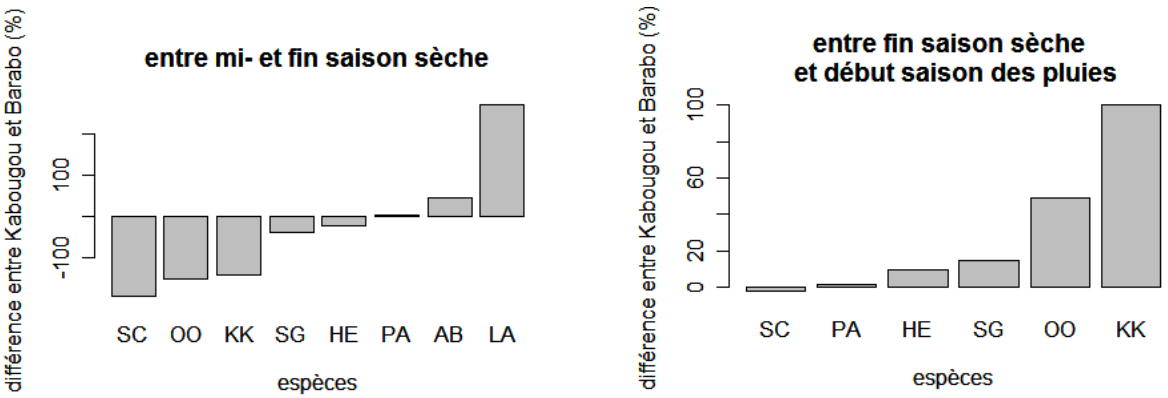


Figure 118 : Différences des évolutions des $IK_{tas\ de\ fèces}$ entre les zones Kabougou et Barabo.
A gauche : P12 Kabougou – P12 Barabo, à droite : P23 Kabougou – P23 Barabo.

En revanche, en ce qui concerne les paisseurs en fin de saison sèche, les taux kilométrique de tas de fèces de buffle et de cobe de Buffon ont moins augmenté à Kabougou relativement à Barabo (Figure 119). Les nombres d'observation de tas de fèces chez le Cobe de Buffon sont cependant très faibles ; les fluctuations saisonnières d'abondance n'ont pas donc pas forcément beaucoup de sens en termes de proportions. Toujours concernant le buffle, le taux de rencontre a diminué dans les mêmes proportions en début de saison des pluies alors que davantage d'indices de fréquentation des vaches ont été observés (Tableau 46).

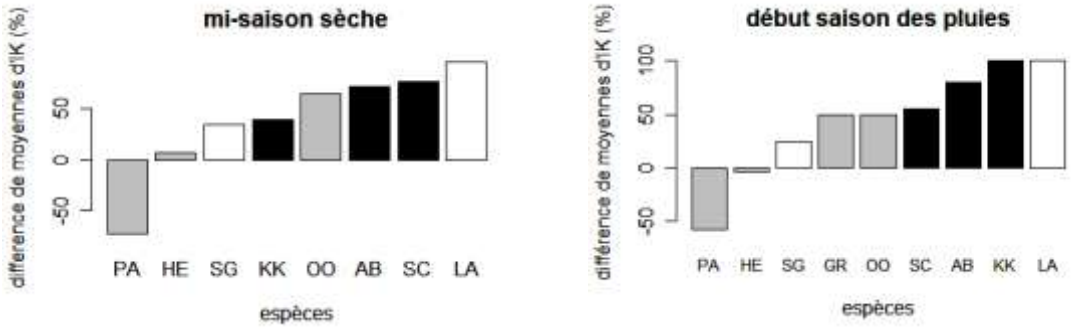


Figure 119 : Différences des $IK_{tas\ de\ fèces}$ entre les zones Kabougou et Barabo.

A gauche : (IK_{12}Kabougou – P_{12} Barabo)/IK_{12}Kabougou. A droite : (IK_{23}Kabougou – P_{23} Barabo)/IK_{23}Kabougou. En noir : espèces paisseuses, en gris : espèces mixtes et phacochère, en blanc : espèces plutôt brouteuses en saison sèche. L'écart entre les IK à Kabougou et Barabo est significatif aux 3 périodes pour le bubale, l'éléphant et le buffle et pour l'ourébi à la mi-saison sèche (test de Student avec l'option de non égalité des variances, $p<0.05$).

Néanmoins, il apparaît que la zone Barabo semble avoir été nettement moins fréquentée par les paisseurs – autres que le phacochère - que la zone Kabougou et ce avant même une arrivée du bétail transhumant à la mi-saison sèche (Figure 119). Le phacochère semble au contraire avoir fréquenté davantage la zone Barabo tandis que l'hippotrague, a priori à régime mixte en fin de saison sèche, ne semble pas avoir utilisé les deux zones dans des proportions différentes.

Discussion

Les informations apportées par les indices trouvés au sol semblent cohérentes avec celles issues des observations directes en avion. Les deux approches suggèrent en effet que les ongulés paisseurs ainsi que les éléphants fréquentent moins la partie sud-est du PRW en période de transhumance. Cependant, quelques troupeaux de buffles semblent s'être rapprochés des mares de la zone de transhumance en fin de saison sèche, augmentant ainsi fortement la proportion de tas de fèces observés sur Barabo. Il apparaît également que même avant l'arrivée du bétail transhumant, les paisseurs fréquentent relativement peu cette zone à

l'exception du phacochère et de l'hippotrague qui sont soupçonnés d'utiliser d'autres ressources en plus des herbages en saison sèche.

Il faut toutefois être prudent par rapport à ces conclusions. Les indices kilométriques d'abondance sont généralement utilisés pour suivre l'évolution des tendances des populations au cours du temps à partir de données d'observations directes (Vincent et al 1991). Etant donné que la visibilité et donc l'observabilité des animaux risquent de changer d'une zone à une autre, il n'est pas recommandé de comparer des IK issus de circuits différents afin de mettre en évidence des différences d'abondances dans l'espace. Dans le cas présent, on a fait l'hypothèse que l'ensemble des fèces présents sur la bande définie par le transect était assez étroite (80 cm) pour que l'ensemble des tas de fèces présents sur cette bande soient tous détectés et enregistrés. La conclusion que les différences observées entre Kabougou et Barabo ne seraient dues qu'à la présence du bétail risquent toutefois d'être biaisée. En effet, les deux zones ne présentent pas exactement le même faciès malgré nos efforts pour identifier deux zones le plus similaires possible au niveau de leurs caractéristiques environnementales. Les animaux risquent donc de ne pas fréquenter de la même façon les deux zone si elles présentent des ressources en disponibilité différentes. La composition des formations végétales est par exemple différente sans doute du fait qu'il y a moins de zones de plateaux échantillonnées sur la zone Barabo que sur la zone Kabougou. On pourrait expliquer une abondance moindre d'éléphants, ourébis et céphalophes de Grimm du fait de la plus faible disponibilité en zone élevées abritant davantage de repousses ligneuses. Mais on devrait en revanche trouver davantage d'indices de fréquentation par les buffles dans la plaine en saison sèche, ce qui n'est pas le cas.

On pourrait envisager qu'au cours des 30 dernières années pendant lesquelles le pastoralisme s'est accru sur le PRW, les espèces exclues par compétition en fin de chaque saison sèche par le bétail transhumant aient "appris" à délaisser cette zone. Il se pourrait également que ce soit la pression de braconnage qui ait conduit à cet "apprentissage" et que les animaux associent l'odeur et le bruit du bétail à celle de l'homme prédateur. Sam et al. (2002) ont observé au Ghana une corrélation négative entre l'abondance des éléphant et celle des vaches indiquée par leur nombre de bouses. Ce serait l'odeur des vaches qui retiendrait les éléphants d'utiliser la nuit les zones utilisées par les vaches dans la journée. Une récente étude de Bates et al. (2007) au parc d'Amboseli au Kenya vient également de montrer que les éléphants sont capables de différencier différents groupes ethniques en fonction de leur odeur et d'identifier ceux représentant un danger pour eux. Sur le PRW, les éleveurs ne sont pas connus pour

chasser les éléphants mais il se pourrait que les éléphants du W fassent moins la distinction que leurs comparses Kenyans. Selon un éleveur Peul interviewé au Niger, avec l'appui d'Arnaud Convers (thèse sur la transhumance), toutes les espèces d'animaux sauvages ne craindraient pas la présence des vaches sur le PRW mais plutôt celle de l'Homme. Il ne serait pas rare qu'au cours de la transhumance sur le PRW, des hippotragues rouans rejoignent les troupeaux de vache la nuit par crainte des prédateurs. Ils ne le feraient en revanche pas le jour par crainte des humains. Des buffles mâles viendraient parfois également défier les taureaux dominants pour s'emparer du troupeau. La moindre fréquentation de certaines espèces dans la zone de Barabo hors la période de transhumance pourrait tout simplement être due à une persistance de la présence humaine et notamment des braconniers. Il a été difficile d'obtenir des informations géoréférencées sur les activités de braconnage sur le PRW en période et hors période de transhumance. Néanmoins, la plupart des camps de braconniers détectés au cours du survol aérien de 2003 se situaient au Sud-Est du PRW (Figure 120). Le survol de 2002 a mis en évidence quelques campement mais peut-être construits par les éleveurs transhumants (Roamba et al. 2002). On peut également noter qu'à moins de 15 km au sud de la mare Barabo, un front pionnier d'agriculture s'est formé et a progressé sur le territoire du PRW. Les agriculteurs avaient commencé à installer des villages et à défricher la savane arborée pour implanter du coton jusqu'à ce qu'ils soient expulsés en 2005. Il se pourrait donc que les incursions humaines aient pu gagner aisément la zone de Barabo et avoir une influence directe (prélèvement par braconnage) ou indirecte sur l'abondance des animaux sauvages.

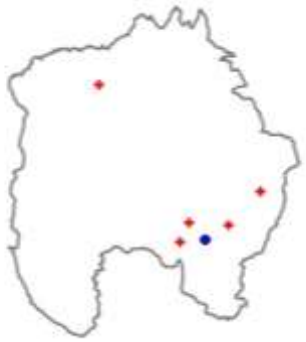


Figure 120 : Distribution des camps de braconniers sur le PRW détectés lors du survol aérien d'avril 2003. Les camps sont représentés par des croix rouges.

Le point bleu indique la position de la mare Barabo.

4.3. Habitat et ressources sélectionnés par les vaches en période de transhumance

Une explication de la distribution spatiale des ongulés sur le PRW en période de transhumance serait l'exclusion compétitive des espèces sauvages paisseuses par le bétail transhumant. Mais la présence systématique des éleveurs associée aux troupeaux de vaches et peut-être celle des braconniers dans la même zone est un facteur confondant puisque les animaux sauvages peuvent fuir les zones occupées par le bétail par crainte de l'Homme. Pour qu'il y ait compétition, il faut que les espèces compétitrices utilisent de mêmes ressources présentes en quantité limitées (Wiens 1989, Boer & Prins 1990). Dans cette partie, je cherche à caractériser les ressources utilisées par les vaches dans la zone de transhumance afin de mettre en évidence un éventuel recouvrement de la niche occupée par les vaches avec celle des paisseurs sauvages.

4.3.1. A l'échelle du paysage : apports du comptage aérien de 2003

Avant la réhabilitation sur son ensemble du complexe d'aires protégées, les composantes Nigériennes et Burkinabées bénéficiaient certainement d'une meilleure surveillance indirecte grâce au tourisme au Niger et directe du fait des moins grandes superficies à couvrir et d'une meilleure accessibilité relativement au parc Béninois. Tous les éléments d'information à notre disposition (ex : Convers 2002, Roamba et al. 2002, Bouché et al. 2004) indiquent qu'au moins jusqu'en 2003, les éleveurs transhumants conduisaient principalement leurs troupeaux au sud-est du PRW, dans la composante Béninoise, plus difficile d'accès par les patrouilles des gardes et plus riches en pâturages déjà reverdis grâce aux pluies du début de mousson. Bien que les éleveurs adoptent certainement une stratégie visant à limiter les risques de rencontre des patrouilles de gardes (Convers, comm. pers.), on peut penser qu'ils conduisent tout de même leurs troupeaux sur les meilleures pâtures sur cette partie du PRW, de façon à rentabiliser leur prise de risque. Il s'agit en effet de pallier aux carences en protéines et à la perte de poids de leurs animaux, développées au cours de la saison sèche.

Afin de caractériser la sélection de l'habitat dans la zone de transhumance, j'ai utilisé une analyse de niche ENFA (Hirzel et al 2002) sur le jeu de données le plus complet à disposition, i.e. du comptage aérien de 2003 (Bouché et al. 2004). J'ai considéré comme disponible la zone

de transhumance identifiée au chapitre 3. L'analyse a été effectuée à l'aide de la fonction *enfa* du module *Adehabitat* du logiciel *R*.

L'axe de marginalité de l'ENFA est apparu surtout corrélé au niveau de repousse de végétation mesuré par *difNDVI* et à la distance aux formations de savane herbeuse ou de prairie hydromorphe (*dv18*) (Figure 121). C'est donc apparemment par rapport à ces variables que la niche utilisée est décalée le plus en moyenne relativement aux conditions environnementales disponibles. L'ENFA renvoie également principalement un axe de spécialisation, sur lequel le rapport de la variance projetée des pixels utilisés par les vaches sur la variance de l'ensemble des pixels définissant les conditions disponibles est le plus fort. Cet axe semble être expliqué par les distances aux formations de savane herbeuse (*dv18*), aux formations de brousse tachetée dense (*dv1*), aux vallées principales (*dbf1*), et aux activités humaines (*dmen*).

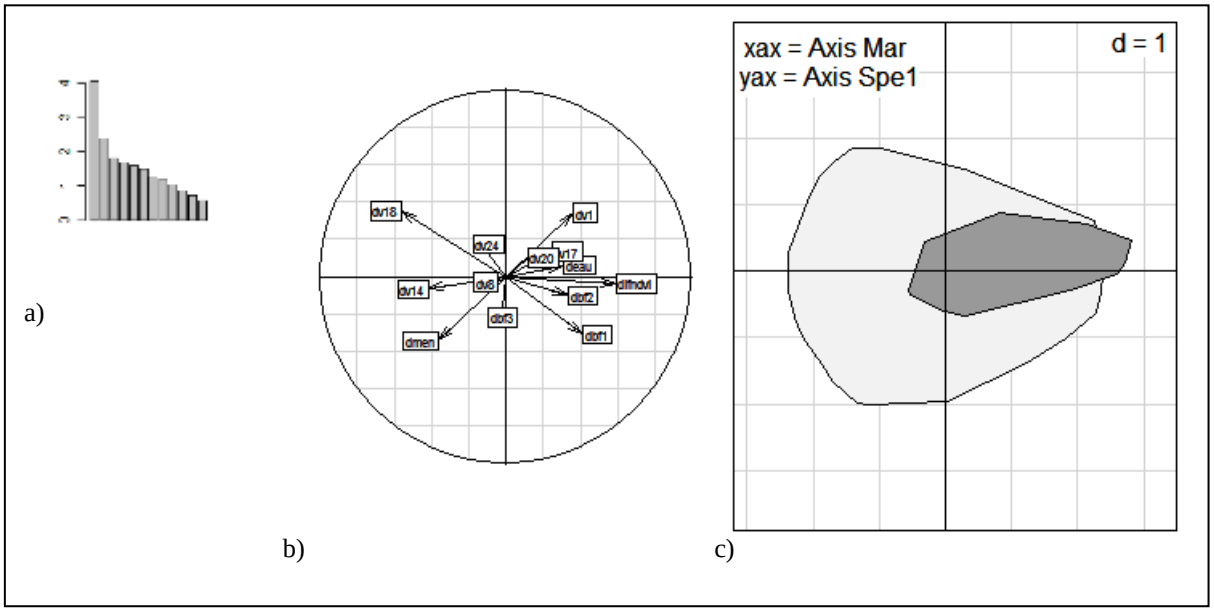


Figure 121: Résultats de l'ENFA indiquant la sélection de l'habitat par les troupeaux de vaches sur l'est du PRW.

a) diagramme des valeurs propres des axes de spécialisation. b) cercle des corrélations entre les variables d'origine et les axes de l'ENFA, avec en axe horizontal l'axe de marginalité et en axe vertical le premier axe de spécialisation. c) Position de la niche réalisée par rapport au domaine disponible dans l'espace défini par l'axe de marginalité et l'axe de spécialisation, avec en gris foncé le polygone convexe intégrant 95% des pixels utilisés et en gris clair celui intégrant 95% des pixels.

Sur la Figure 122, on peut constater que les troupeaux de vaches sélectionnent fortement les zones où la repousse de végétation a été la plus forte (fortes valeurs de *difNDVI*), les zones savane herbeuse et leur proximité, et se tiennent plutôt à proximité de signes d'activités

humaines détectés par avion. La spécialisation par rapport à la variable *dv1* est surtout liée au fait que les formations de brousses tachetée sont cantonnées au nord du PRW et que la plupart des vaches sont observées au sud. La spécialisation par rapport à *dbf1* s'expliquerait par la une concentration des troupeaux de vaches entre 10 et 15 km des vallées principales. Les vaches paraissent également sélectionner les zones de savane arbustive claire dominée par les herbacées annuelles et les zones de savane arborée et boisée dominée par les herbacées pérennes (valeurs très faibles de *dv24* et de *dv14*).

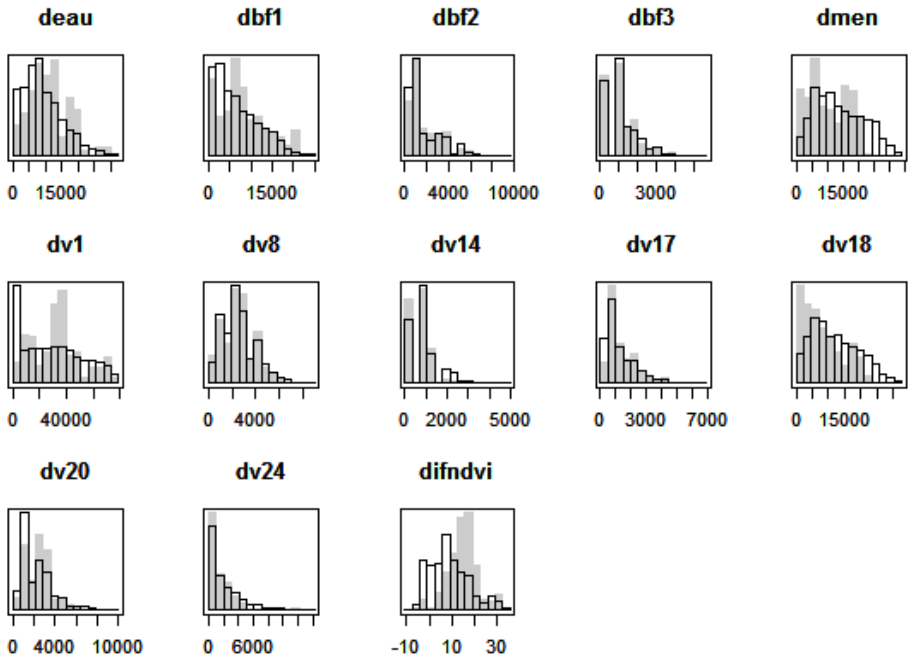


Figure 122 : Histogrammes des valeurs des variables sur les pixels utilisés par les troupeaux de vaches (en gris foncé) et sur l'ensemble des pixels de la zone de transhumance (en transparent).

La préférence pour les zones les plus reverdies rejoint donc celle mise en évidence hors zone de transhumance pour les grandes espèces sauvages : éléphant, buffle, hippotrague et bubale. On retrouve également une préférence commune avec le buffle, le cobe de Buffon et le céphalophe de Grimm pour les zones de savane arbustive claire dominée par les herbacées annuelles (*v24*), avec l'hippotrague et le cobe de Buffon pour les zones de savane herbeuse (*v18*), et avec l'éléphant, le phacochère et le céphalophe de Grimm pour les zones de savane arborée et boisée dominée par les herbacées pérennes (*v14*).

4.3.2. A l'échelle du site, apport des indices indirects sur les transects pédestres

Le parcours des transects pédestres a permis de confirmer une fréquentation de la zone par les troupeaux de vaches, qui semble s'être accentuée en début de saison des pluies (Tableau 46). On peut se demander si à chaque période, les bouses observées ne proviennent pas d'un même troupeau étant donné la forte concentration spatiale des bouses (Figure 123).

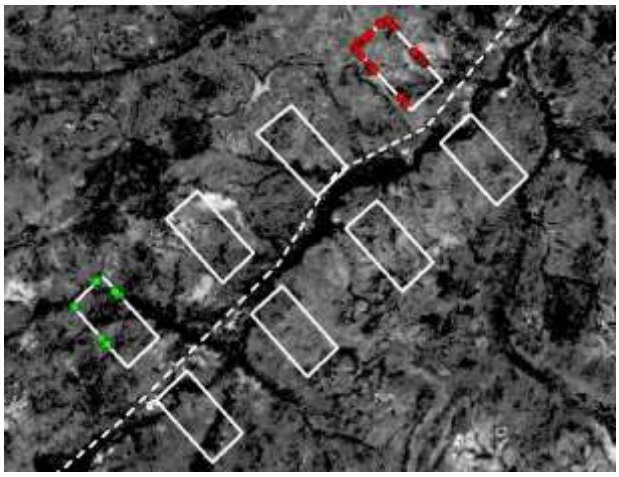


Figure 123 : Position des bouses de vaches observées sur les transects pédestres de la zone Barabom.
En fond de carte, l'image Landsat (L7ETM 19/05/00, source SIG ECOPAS/CIRAD), avec en plus foncé les zones de végétation dense des bas-fonds. carrés verts : observations de fin de saison sèche, ronds rouges : observations de début de saison des pluies. Les rectangles blancs et le pointillé blanc figurent respectivement le tracé des transects et la piste permettant d'accéder à la zone.

En fin de saison sèche, les bouses ont été trouvées principalement sur des sites présentant un tapis herbacé moyennement dense et de hauteur moyenne (entre 10 et 50 cm), ainsi que des repousses herbacées et ligneuses (Figure 124 a), plutôt dans les petits bas-fonds de catégorie 3. Mais ce résultat ne se base que sur 9 observations. En début de saison des pluies, ce sont les sites avec une repousse herbeuse moyenne et une herbe plus courte (< 10 cm) et plutôt hors des bas-fonds qui semblent avoir été sélectionnés, d'après les 39 bouses observées.

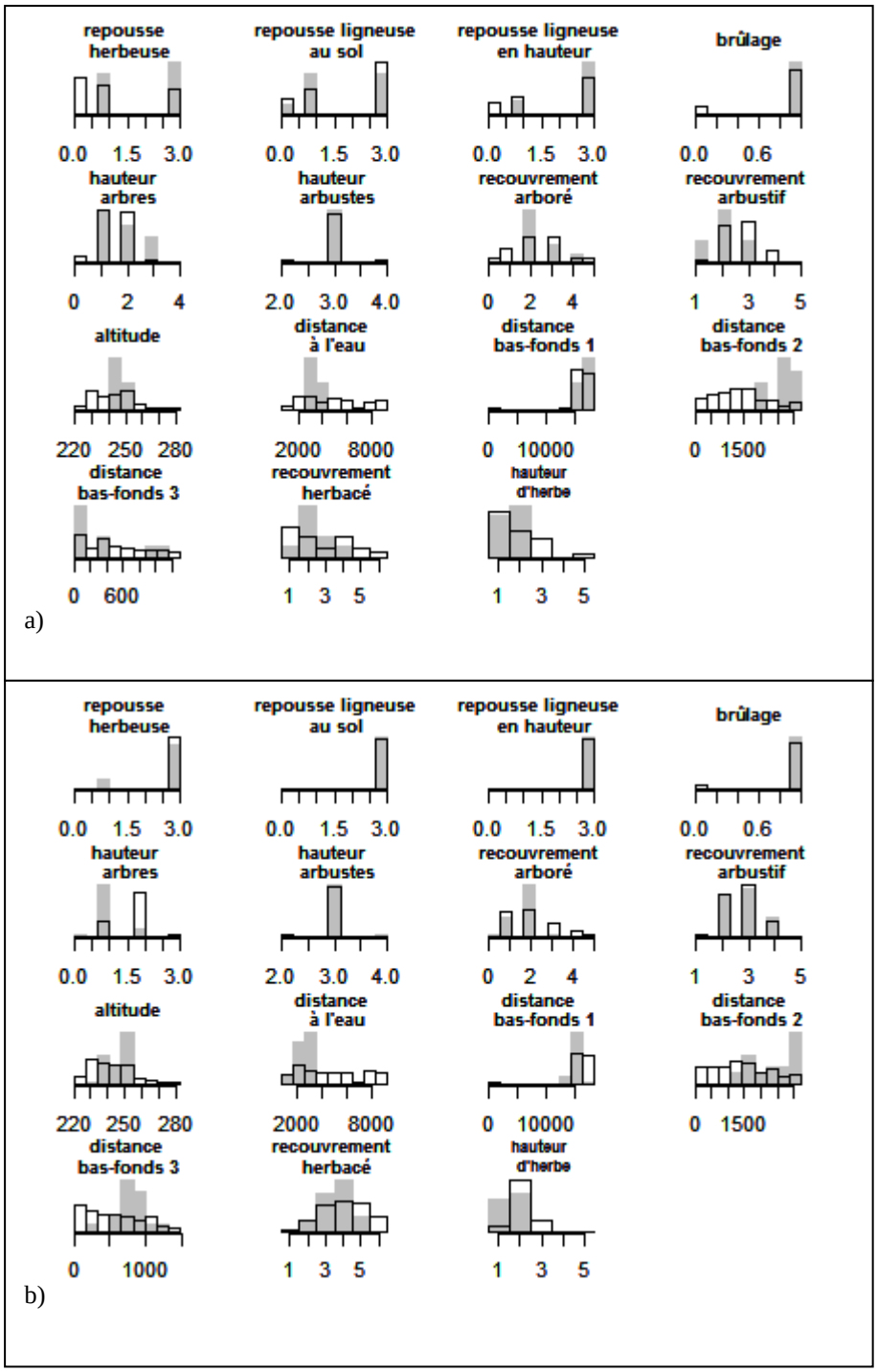


Figure 124 : Sélection de l'habitat par les troupeaux de vaches en transhumance sur la zone Barabo, en fin de saison sèche (a) et en début de saison des pluies (b).

Les histogrammes représentent les proportions de sites utilisés (en grisé) et disponibles (transparents) pour les différentes valeurs des variables du milieu.

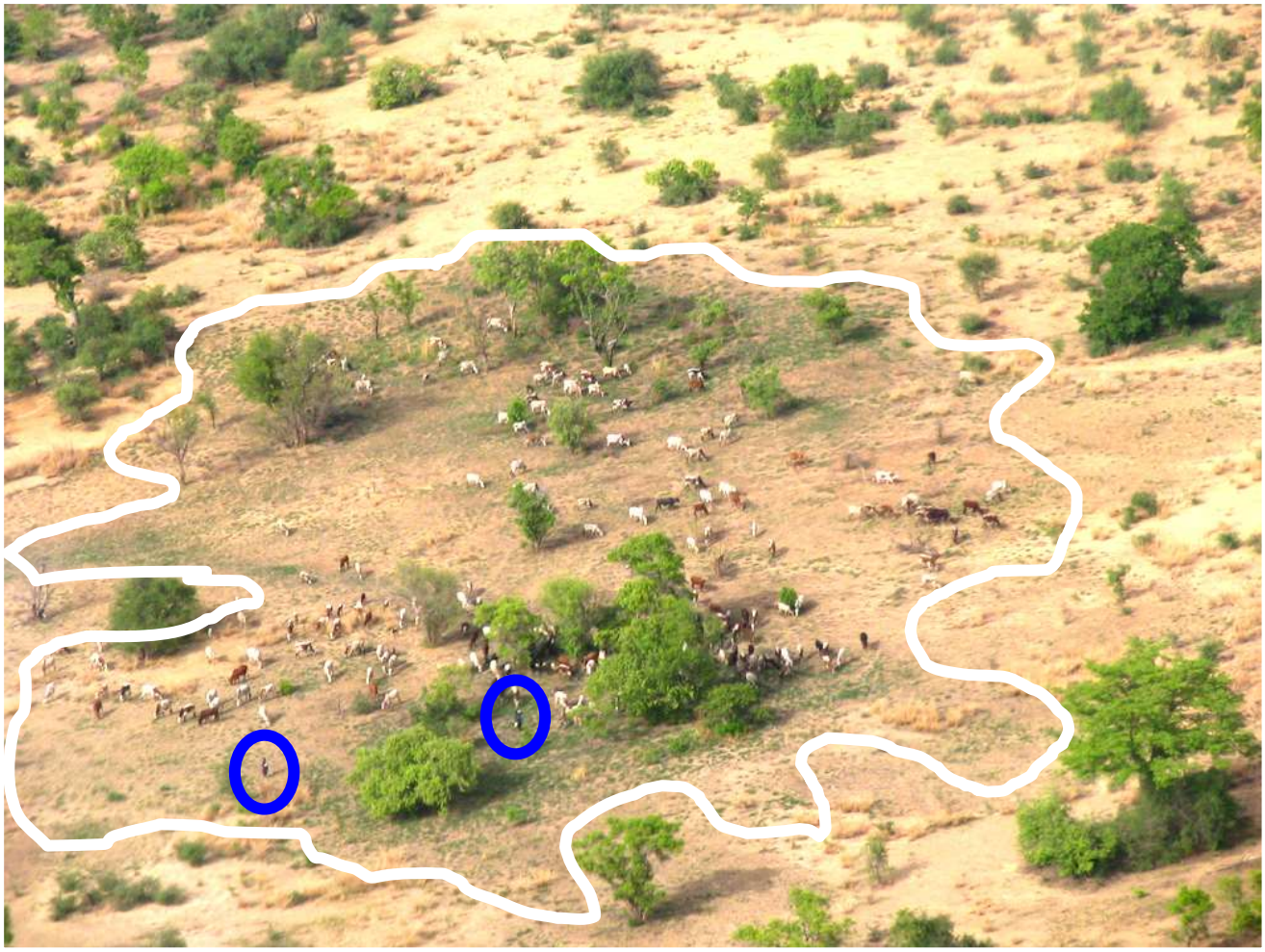
A l'angle supérieur du transect le plus au nord notamment, en début de saison des pluies, j'ai pu constater que le troupeau avait prélevé fortement de l'herbe. Les hauteurs enregistrées ainsi que les niveaux de repousse peuvent donc être biaisés si les vaches ont coupé l'herbe et prélevé les feuilles les plus vertes. Cependant, on peut penser aussi qu'en début de saison des pluies, les vaches utilisent moins les zones de bas-fonds pour se concentrer sur les nouveaux herbages en repousse, plus courts mais de meilleure qualité (Breman & de Ridder 1991). Sur les 9 sites où des bouses de vaches ont été trouvés à la fin de saison sèche, 7 présentaient des touffes d'*Andropogon gayanus*, 5 des touffes de *Diheteropogon hagerupii* et 3 aussi des dicotylédones de la strate herbacée. En début de saison des pluies, sur les 39 sites utilisés par les vaches, 27 présentaient de l'*Andropogon gayanus* en repousse, et 22 des dicotylédones herbacées en pousse, et 22 des herbacées annuelles en repousse formant une pelouse de moins de 10 cm de hauteur. Ces observations suggèrent que les nouvelles pousses et les dicotylédones peu fibreuses sont recherchées par les vaches en début de saison des pluies.

D'après l'éleveur Peul interviewé au Niger, il semblerait que les éleveurs choisissent de mener en toute fin de saison sèche et en début de saison des pluies leurs troupeaux directement sur les zone où les herbacées pérennes ont entretenu une repousse de saison sèche, accentuée avec les éventuelles premières pluies. En général, lorsque les animaux arrivent sur le parc, ils ont beaucoup maigri les semaines précédentes. Pendant quelques jours, ils s'alimentent surtout pour retrouver du poids. Ils peuvent pendant cette courte période utiliser à la fois le chaume non brûlé d'herbacées sèches telle que *Andropogon gayanus* et *Loudetia togoensis* mais aussi des feuilles d'arbres et des rameaux en l'absence d'herbe verte. Pour satisfaire leurs besoins en protéines, les vaches préféreraient brouter des rameaux de *Pterocarpus erinaceus* et d'*Afzelia africana* des nouvelles feuilles de *Combretum nigricans*. Afin de leur rendre accessible le fourrage ligneux, les éleveurs prélèvent souvent des rameaux sur les arbres et les donnent à leur bétail sur place ou les ramènent à la périphérie du PRW (voir aussi Houinato & Sinsin 2000). J'ai pu observer plusieurs arbres ainsi émondés en fin de saison sèche sur le PRW. *Khaya senegalensis, Stereospermum kunthianum*, *Proposis africana*, *Boscia senegalensis*, *Boscia angustifolia* seraient également des essences ligneuses intéressantes pour leur teneur en azote (Convers 2002). Selon De Leeuw & Tothill (1990), sur les zones pastorales d'Afrique de l'Ouest, les vaches consacreraient environ 12 % et 5 % de leur temps d'alimentation à prélever des feuilles de ligneux dans les zones de moins de 700 mm et de moins de 1000 mm de pluie par an respectivement. De Bie (1991) a noté au Mali qu'en avril, en fin de saison sèche, les vaches pouvaient incorporer jusque 25 % de brout dans leur régime alimentaire et il

évoque un cas extrême au Burkina où ce taux a atteint 90%. Cependant, selon l'éleveur Peul interviewé ainsi que d'autres, sur le PRW les vaches délaisseraient très rapidement le brout pour sélectionner les herbes pérennes offrant de nouvelles pousses, essentiellement de l'*Andropogon gayanus*. Les troupeaux sélectionneraient donc plutôt les bas-fonds où la repousse est la plus forte en début de saison des pluies. Toutefois, alors que la saison des pluies s'installe, les vaches auraient tendance à éviter les bas-fonds plus humides et plus insalubres (tsé-tsé, moustiques). Plus précisément, d'après l'éleveur, les troupeaux navigueraient entre les bas-fonds et les zones selon les pluies, redescendant lorsque les bas fonds se ressuient entre les épisodes pluvieux. Lorsque l'*Andropogon gayanus* atteint 40 à 50 cm de hauteur, les vaches le délaissent au profit des nouvelles pousses d'autres herbacées, plutôt des annuelles. Ce scénario semble très cohérent avec les informations apportées par les rares indices observés sur la zone Barabo en fin de saison sèche et en début de saison des pluies.

Il n'y a rien de surprenant à constater que les vaches, comme les autres paisseurs, recherchent plutôt les herbages offrant une bonne qualité de fourrage, c'est-à-dire ceux avec des repousses en toute fin de saison sèche et en début de saison des pluies. Sur les sites sélectionnés par les vaches le tapis herbacé est apparu un peu plus court que sur ceux sélectionnés par les buffle. Mais il se pourrait aussi que les vaches aient réduit la hauteur de la strate herbacée sur ces sites. En consommant systématiquement les feuilles de graminées en repousse, les vaches peuvent limiter la hauteur du tapis herbacé à un niveau inaccessible pour les buffles à une période de l'année où ils en ont particulièrement besoin. Illius & Gordon (1987) considèrent en effet que de grandes espèces de paisseurs peuvent être exclues par des espèces plus petites lorsque celles-ci entretiennent une hauteur d'herbe trop faible pour rendre le fourrage disponible. La pression de pâturage peut également être suffisante pour exclure d'autres espèces de paisseurs de taille moyenne telles que le bubale. Il semblerait que les vaches sélectionnent des habitats où l'herbe n'est pas trop haute mais avec de bonnes repousses, et remontent sur les bords de plateaux en début de saison des pluies comme le bubale (chapitre 3). Ego et al. (2003), d'après une étude au Kenya, notent que le bubale présente une sélection similaire à celle des vaches et qu'une compétition entre les deux espèces est de ce fait envisageable lorsque la quantité de ressources s'amenuise.

4.4. Une monopolisation des zones de forte repousse de végétation par les troupeaux de vaches

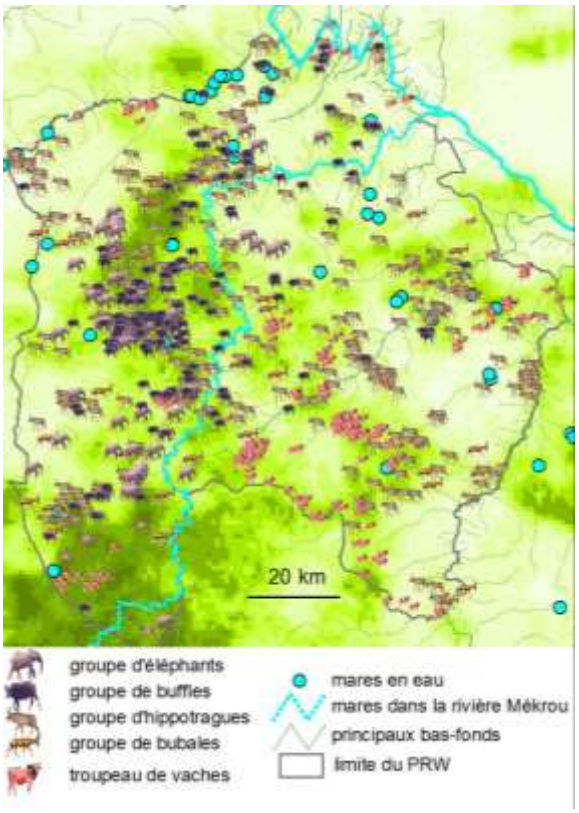


Troupeau de vache dans le sud est du PRW en période de transhumance.
Photographie :A. Ipavec). Le trait blanc délimite la zone avec de l'herbe en repousse sur lesquelles se concentrent ici au moins 157 vaches menés par 2 hommes (zones bleues).

L'étude des distributions spatiales des ongulés domestiques et sauvages en période de transhumance a montré que les paisseurs sauvages occupent très peu la zone sud-est du PRW sur laquelle se concentrent la majorité des troupeaux de vaches. D'autre part, l'étude de la sélection d'habitat a mis en évidence que les grands ongulés sauvages et les vaches sélectionnaient les zones du PRW où la repousse de végétation était la plus forte. La superposition des cartes de production primaire et de distribution de ces espèces illustre bien que la plupart des zones de forte repousse sont occupées alors que les zones sans repousse le

sont beaucoup moins (Figure 125). Ce qui est très visible également, c'est que les grands paisseurs et les éléphants semblent systématiquement éviter les zones reverdies utilisées par les troupeaux domestiques.

a) comptage aérien partiel de mai 2002 (transects espacés de 5 km)



b) comptage aérien total d'avril 2003 (transects espacés d'1km)

Figure 125 : Distribution des grandes espèces d'ongulés observées en fin de saison sèche : mise en évidence d'une séparation spatiale entre espèces domestiques et sauvages.

a) Comptage de mai 2002. Les points d'eau sont représentés à titre d'indicatif sur la base des observations en avril 2003, mais il se pourrait que certaines mares aient été aussi remplies en mai 2002 et non répertoriées ici. Il est surprenant qu'aucun hippotrague rouan n'ait été observé dans la moitié sud pour le comptage de 2002 ; les données de certains transects ont peut-être été perdues pour cette espèce ainsi que pour le phacochère qui présente une troncature similaire dans sa distribution). b) Comptage d'avril 2003. On peut observer que la plupart des groupes des grandes espèces, vaches comprises, utilisent préférentiellement les zones où la repousse a été la plus forte (vert plus foncé) en fin de saison sèche - tout début de saison des pluies. Dans la moitié sud-est du PRW, la plupart des zones de plus forte repousse sont monopolisées par le bétail transhumant, les grands ongulés sauvages se cantonnant dans la partie nord-ouest à l'exception de l'hippotrague rouan.

Si l'on se réfère à la période du comptage aérien d'avril-mai 2002, il apparaît que 47 % de la surface du PRW présentaient un niveau de repousse acceptable par les grands ongulés (% de pixels de 1 km² sur lesquels difNDVI> 15). Cependant, 54% de cette surface étaient situés dans la zone de transhumance mesurée avec la méthode du Kernel (Worton 1989) en englobant 95 % des points de localisation des troupeaux de vache observés en 2002. Sachant que la plupart des grands ongulés étaient exclus de cette zone, il ne leur restait finalement que 21% de la surface du PRW avec un habitat convenable. En 2003, selon le même calcul, 24 % du PRW présentaient un niveau de repousse acceptable par les grands ongulés. 46% de cette surface favorable étant situés dans la zone transhumance (Kernel 95 % sur les points de localisation des troupeaux de vaches observés en 2003), la surface disponible pour les grands paisseurs et les éléphants s'abaissait à 12 % de la surface du PRW. Dans les deux cas, il semble donc que ce soit la moitié des ressources favorables qui soient rendues indisponibles aux paisseurs sauvages par la présence des troupeaux transhumants et/ou des hommes qui les accompagnent.

Nous avons vu par ailleurs, au chapitre 1, que l'abondance des vaches augmentée de celle des paisseurs sauvages observés en période de transhumance en 2003, atteignait curieusement le niveau prédit par les conditions environnementales du PRW. Il semblerait donc que les paisseurs domestiques et sauvages se partagent les ressources disponibles du PRW en fonction de la densité de masse métabolique de leur population. La quantité de bétail introduite par les éleveurs n'étant pas forcément limitée par la quantité de ressource disponible étant donné les stratégies individuelles des éleveurs, il semblerait que ce soit plutôt la guilde des paisseurs qui s'ajuste de façon à survivre sur les ressources laissées disponibles.

La substitution des paisseurs sauvages par les paisseurs domestiques au PRW ne semble pas être un cas isolé. Une étude comparative initiée par Fritz (comm. pers.) entre des écosystèmes naturels et pastoraux renforce l'hypothèse d'une compétition interspécifique entre les deux types d'animaux. Ces résultats ont été repris pour faire l'objet d'une note en préparation (Annexe 9).

Partie 4

Synthèse générale

Cette thèse a été effectuée dans le cadre de la phase d'état des lieux préalable à la constitution d'un plan de gestion harmonisé des trois parcs nationaux béninois, nigérien et burkinabé constituant le Parc Régional du W du Niger (PRW). Dans ce cadre, l'objectif de cette thèse était double. Premièrement, il s'agissait d'établir un diagnostic de l'état du peuplement d'ongulés sauvages du PRW et – deuxièmement – de mettre à jour les facteurs structurant et éventuellement menaçant cette diversité dans un contexte fortement anthropisé. De façon à ajuster la fenêtre d'observation à l'échelle des phénomènes étudiés, une approche à plusieurs échelles spatiales imbriquées a été développée (Figure 126).

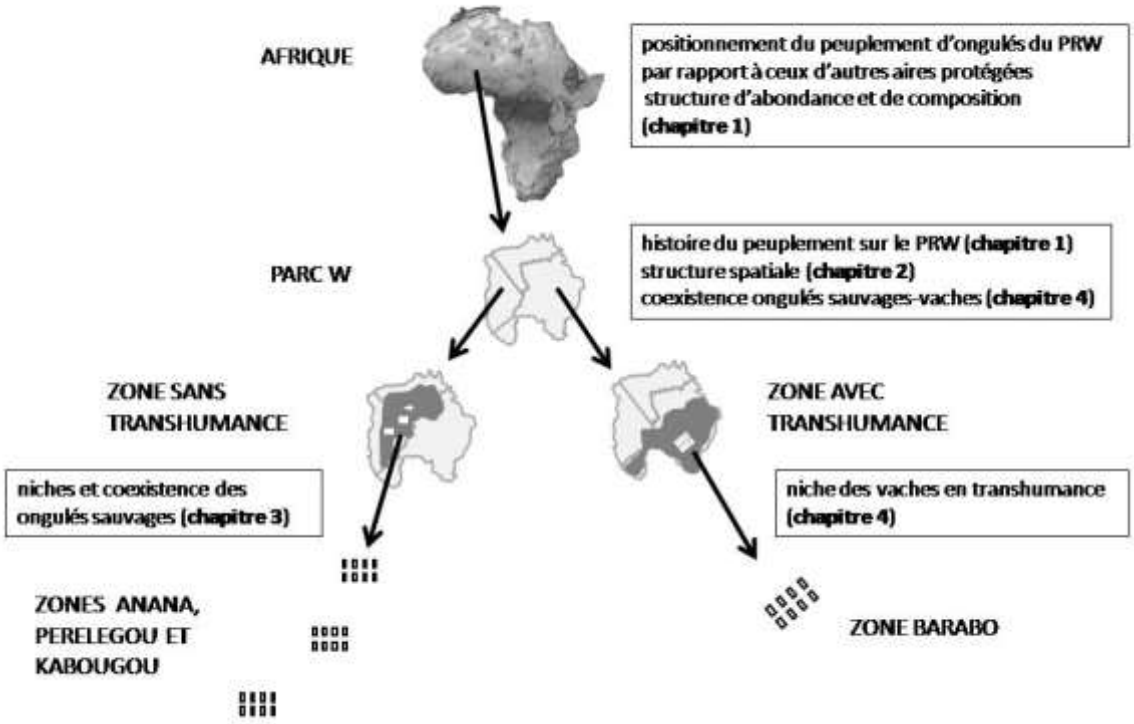


Figure 126 : Echelles spatiales de l'étude et organisation de la thèse.

A travers l'étude des variations spatiales des caractéristiques structurelles des peuplements d'ongulés en Afrique, cette thèse a mis en évidence un déficit dans l'abondance des ongulés sauvages sur le PRW et en particulier dans celle des ongulés paisseurs au regard des conditions environnementales qui y règnent (chapitre 1). Les facteurs pouvant intervenir dans l'organisation des peuplements sont très divers (Menge & Sutherland 1987, Gurevitch et al. 2000). Toutefois, l'analyse de la structuration spatiale du peuplement d'ongulés sauvages sur le territoire du PRW (chapitres 2, 3, 4) a permis d'identifier des mécanismes qui ont pu conduire à ce déficit.

Dans cette synthèse générale, je rappelle les principaux résultats obtenus puis je discute en particulier de l'importance des caractéristiques environnementales et des facteurs liés aux activités humaines dans la structuration du peuplement d'ongulés du PRW.

1. Synthèse des principaux résultats

Chapitre 1 :

Positionnement du système par rapport au Continent

La richesse spécifique des ongulés du PRW s'est révélée légèrement inférieure à celle attendue au vu des conditions environnementales qui y règnent. Par ailleurs, les modèles ont indiqué un déficit significatif dans l'abondance des méso-herbivores sauvages. Le déficit des méso-paisseurs pourrait particulièrement s'expliquer par une substitution par les paisseurs domestiques en transhumance sur le PRW.

Composition du peuplement d'ongulés sauvages

La répartition en différentes guildes trophiques et un étagement en termes de tailles corporelles suggère que la coexistence des espèces est permise par le partage des niches et que l'assemblage d'espèces sur le PRW peut avoir résulté de processus compétitifs au cours de l'histoire du peuplement.

Chapitre 2 : *Structuration spatiale du peuplement d'ongulés sauvage sur l'étendue du PRW en période de transhumance*

Le peuplement d'ongulés sauvages est apparu plus pauvre en espèces et moins abondant en terme de biomasse dans les zones accueillant les transhumants et leurs troupeaux de vaches et dans les zones proches des autres signes d'activités humaines, en particulier dans la partie la plus périphérique du PRW. L'éléphant et les grandes espèces paisseuses étaient particulièrement moins abondants à proximité des troupeaux domestiques et des activités humaines. La richesse spécifique et l'abondance étaient d'autre part plus importantes dans la partie centrale du PRW, dans les zones les plus productives mais aussi les plus hétérogènes au niveau de la repousse de végétation et situées à moins de 10 km des points d'eau. Ces résultats suggèrent 1) l'importance des différences de sélection de ressources entre les espèces, 2) celle de la crainte de l'homme par les animaux et 3) l'intervention de processus compétitifs entre

paisseurs domestiques et sauvages dans la structuration spatiale du peuplement d'ongulés sauvages.

Chapitre 3 : *Sélection des ressources et coexistence dans un contexte peu perturbé en période de ressources limitées*

à l'échelle du paysage (> 1 km²), en début de saison des pluies

Comme supposé, les ongulés de grande taille qui ont besoin de quantité de fourrage importante semblent occuper davantage les zones de plus forte productivité primaire que les espèces plus petites. Des espèces connues pour être inféodées aux points d'eau, i.e. le cobe Defassa, le cobe de Buffon et le guib harnaché, ont été observées sans surprise à proximité des mares et des rivières. Ainsi, les variations spatiales de composition des assemblages d'espèces à l'échelle du paysage paraissent liées à la distribution des ressources définies par les besoins alimentaires et énergétiques des différentes espèces. Les troupeaux d'éléphant montrent toutefois un niveau d'agrégation qui ne s'explique pas complètement par l'hétérogénéité environnementale mesurée mais plutôt par des interactions sociales. D'autre part, il n'a pas été mis en évidence de séparation spatiale chez des espèces relativement proches écologiquement qui aurait pu être le signe d'une compétition interspécifique, excepté peut-être entre le bubale et l'hippotrague rouan ou entre le bubale et le cobe de Buffon.

à l'échelle du site (< 1 ha)

L'étude de la sélection de l'habitat à une échelle plus fine semble confirmer que la taille corporelle et la guilde alimentaire participent amplement à la définition des ressources recherchées par les ongulés et par conséquent à leur distribution spatiale.

intégration d'échelles

La quantité et la qualité des ressources varient sur l'étendue du PRW notamment en fonction d'unités paysagères définies par le relief et le réseau hydrographique. En saison sèche, les zones de bas-fonds abritent les principaux points d'eau et une plus grande quantité de fourrage herbacé, avec souvent des repousses chez les graminées pérennes qui attirent la plupart des ongulés paisseurs. Les zones de plateaux présentent en revanche davantage les repousses ligneuses recherchées par les petites espèces brouteuses, et par les éléphants en fin de saison sèche et en début de saison des pluies.

En saison sèche, la distribution des points d'eau semble également structurer fortement la distribution spatiale des ongulés. Des espèces très mobiles comme l'éléphant ou assez

indépendantes de l'eau de surface comme les petites espèces peuvent se distribuer à plus de 8 km des points alors que les buffles, les hippotragues et les cobes, à la fin de la saison sèche, se cantonnent en revanche plutôt à moins de 4 km des dernières mares en eau.

La disponibilité en eau de surface et la végétation se modifiant avec l'arrivée des pluies, la sélection de l'habitat par les animaux change également. Les grands paisseurs semblent remonter depuis les bas-fonds vers les zones plus élevées et les plus reverdies à l'échelle du paysage alors qu'une petite espèce brouteuse telle que le céphalophe semble être redescendue sur des zones plus basses et relativement moins reverdies. Ces mouvements pourraient s'expliquer par les variations de qualité du fourrage en fonction des unités paysagères et une dispersion de la distribution des points d'eau sur l'espace du PRW.

Chapitre 4 : *Indices de l'exclusion des grands ongulés sauvages par le bétail*

D'une part les paisseurs domestiques et sauvages semblent sélectionner des habitats similaires (chapitres 3 et 4). D'autre part, l'étude des distributions des animaux sur l'étendue du PRW en période de transhumance a révélé que les grandes espèces paisseuses ainsi que les éléphants semblaient se tenir particulièrement écartées des troupeaux de bétail transhumants et se concentrer dans la partie Nord-Ouest du PRW (chapitres 2 et 4). Ces comportements suggèrent des processus de compétition interspécifique entre animaux sauvages et domestiques mais aussi un dérangement par le bétail et/ou les hommes qui l'accompagnent.

2. Limites de l'étude

2.1. Des photographies ponctuelles de la structure spatiale

L'étude de la distribution spatiale des ongulés à l'échelle du paysage sur toute l'étendue du PRW s'est basée exclusivement sur les résultats de deux comptages aériens. Les structures spatiales observées semblent se répéter mais davantage de répétitions auraient sans doute permis de confirmer les scénarios avancés dans cette thèse, notamment concernant l'impact de la transhumance. Toutefois le coût d'une telle opération est très élevé et ces deux comptages aériens à une telle échelle sont déjà exceptionnels pour la région. Un suivi en ULM a pu être mis en place sur certaines parties du PRW mais uniquement en dehors de la zone de transhumance. Il n'a donc pas été possible d'étudier à grande échelle la dynamique de la distribution spatiale des ongulés sauvages avant et au cours de la transhumance sur le Sud-Est

du PRW. En revanche, l'analyse des données obtenues par ULM sur le Nord-Ouest du PRW pourront permettre de compléter les informations sur la sélection de l'espace par trois grandes espèces (le buffle, l'éléphant, l'hippotrague rouan) en l'absence de bétail.

2.2. Biais liés aux comptages aériens

Il a été mis en évidence sur plusieurs écosystèmes de savane en Afrique que la probabilité de détection des animaux par avion dépendait de la taille des groupes, de leur couleur, de leur taille, de leur niveau de dispersion, du milieu (densité de canopée), de leur comportement (ex : couchés et dissimulés dans la végétation) mais aussi de l'expérience des observateurs, de leur nombre et de la durée du vol (Jachmann 2002, Redfern et al. 2002). Ces biais concernent l'ensemble des comptages dont les résultats ont été utilisés pour construire les modèles d'abondance des ongulés en Afrique (chapitre 1). Cependant ils devraient davantage masquer les tendances plutôt que d'en créer (Fritz & Duncan 1994). Sur le PRW, il semblerait que les comptages aériens sous-estiment l'abondance de la plupart des petites espèces relativement aux comptages au sol (Figure 127).

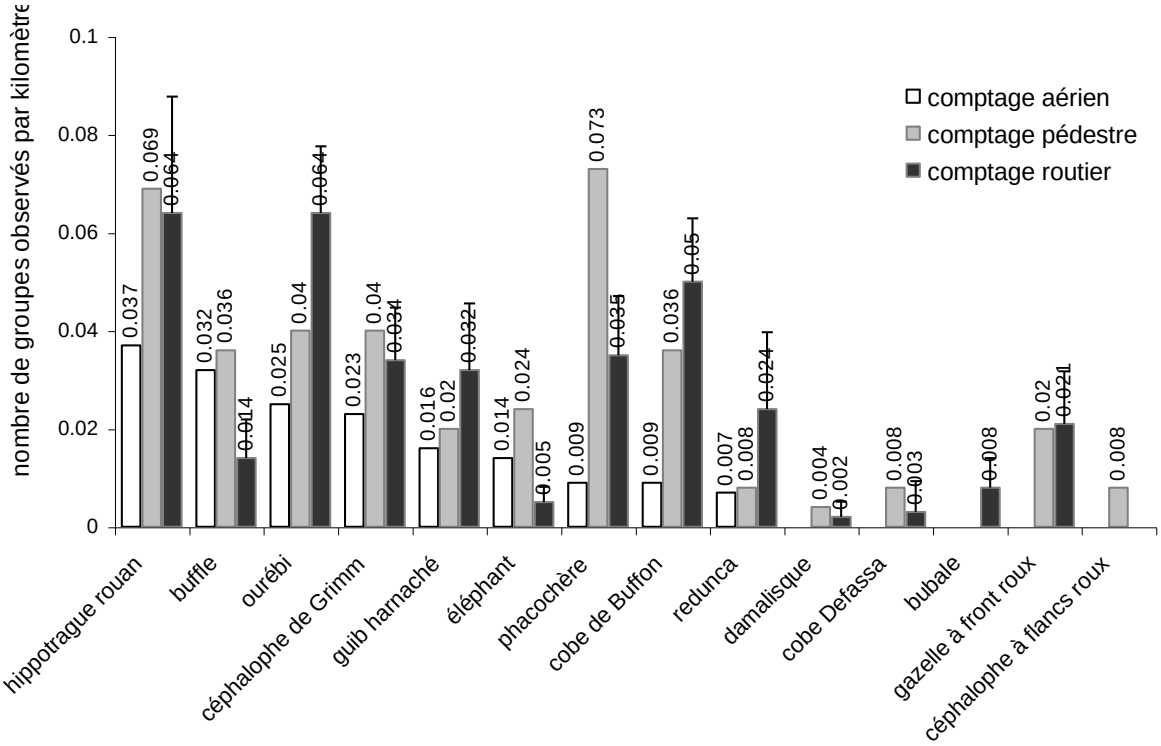


Figure 127 : Taux de rencontres des ongulés sauvages par différentes méthodes dans la partie Nigérienne en fin de saison sèche – tout début de saison des pluies.

La valeur pour le comptage routier correspond à la moyenne sur 4 répétitions d'un même circuit, les barres verticales correspondent à l'intervalle de confiance à 95%.

Toutefois, il faut être prudent avec cette comparaison étant donné que la plupart des transects pédestres et routiers étaient disposés à moins de 10 km des rivières où se concentrent la plupart des animaux en fin de saison sèche.

Les structures spatiales du peuplement d'ongulés observées par avion peuvent également être biaisées par la structure spatiale de la végétation, et ne pas rendre compte de la réelle distribution des animaux. Les petites espèces ont pu être dissimulées par la canopée, en particulier là où les feuilles se sont déjà développées. Cela pourrait expliquer que les petites espèces semblent ne pas sélectionner les zones et où les NDVI sont les plus forts. Cependant, l'étude de la distribution des fèces a confirmé ce résultat, indépendamment de la détectabilité des animaux (chapitre 3).

2.3. Biais liés aux indices crottes

Face à la difficulté pour obtenir un grand nombre d'observations directes permettant une analyse de la sélection à l'échelle du site (< 1 ha), je me suis basé sur les tas de fèces comme indicateurs des habitats utilisés par les animaux. Si les tas de fèces semblent indiquer la niche utilisée par les cobes de Buffon en saison sèche (chapitre méthodologique), cela reste à tester chez les autres espèces. A une échelle plus large que le site (< 1 ha), on pourrait envisager de comparer l'information apportée par les fèces avec celle apportée par les localisations d'individus équipés de colliers GPS relativement aux caractéristiques de leur domaine vital. Les données récoltées par les études en cours sur la mobilité des éléphants et des buffles permettraient éventuellement la comparaison pour ces espèces. A une échelle plus fine, des études éco-éthologiques du comportement alimentaire et des activités des animaux pourraient également être menées pour préciser les niches de quelques espèces sédentaires. Par exemple au Niger, il est envisageable de suivre par affût les réduncas dans les zones herbeuses près de la mare Nyafarou, les cobes de Buffon autour du campement de la Tapoa et les cobes Defassa près de l'aérodrome de la Tapoa.

D'autre part, le protocole de suivi de dégradation des fèces a mis en évidence une disparition rapide de nombreux tas de fèces dès les premières fortes pluies. Il est probable que l'intensité et la fréquence des averses n'aient pas été homogènes sur l'ensemble des transects parcourus en début de saison des pluies. Ainsi la quantité de tas de fèces répertoriée dans certains milieux n'est pas forcément représentative de celle réellement déposée depuis le passage de fin de saison sèche si certains tas ont disparu. J'ai pu en particulier observer que les insectes coprophages avaient tendance à s'attaquer aux crottes fraîches dès les premières pluies. Leur

activité dépend peut-être de l'habitat (hygrométrie, température, exposition au soleil, etc.). Les résultats sur la sélection du milieu en début de saison des pluies risquent donc d'être davantage biaisées qu'en saison sèche où la dégradation des tas de fèces est relativement faible.

3. Influence de l'environnement sur la structure du peuplement d'ongulés du PRW

3.1. Qualité du sol, richesse spécifique et abondance des ongulés

Le PRW abrite aujourd'hui 16 espèces d'ongulés en incluant les hippopotames et les damans de rochers. Mises à part les disparitions supposées du rhinocéros noir et de l'éland de Derby, il n'est pas répertorié d'autres extinctions d'ongulés de savane dans la région du W à l'ère historique. En intégrant ces deux espèces, le peuplement du PRW atteindrait un niveau de richesse spécifique cohérent avec les prédictions de Olff et al. (2002). Ces prédictions se basent sur l'hypothèse que le nombre d'espèces dépend non seulement de la quantité mais aussi de la qualité des ressources fourragères (chapitre 1). Les modèles développés dans cette thèse (chapitre 1) ont confirmé les résultats d'autres études (Fritz et al. 2002) sur le fait que l'abondance des petites espèces paisseuses est moindre sur les zones où le sol – et donc le fourrage – est de faible qualité. Elles y seraient donc sujettes à un plus grand risque d'extinction (Rosenzweig & Abramsky 1993). La faible teneur en éléments nutritifs du sol (cations, azote) en Afrique de l'Ouest expliquerait ainsi que l'on y observe presque deux fois moins d'espèces d'ongulés relativement aux zones volcaniques d'Afrique de l'Est.

3.2. Une composition limitée par l'environnement régional

3.2.1. Une composition actuelle modelée par une compétition passée ?

Sur le PRW, les ongulés se distinguent par des tailles corporelles différentes ou se répartissent dans des guildes alimentaires différentes si leurs tailles sont proches (chapitre 1). Etant donné la corrélation entre la morphologie - et *a fortiori* le régime alimentaire - et l'écologie des animaux (Schoener 1965, Hespenheide 1973), ces différences laissent supposer des niches écologiques relativement séparées. Cette organisation du peuplement semble ainsi cohérente avec l'hypothèse de Diamond (1975) selon laquelle la composition du peuplement s'ajusterait sous le jeu de processus compétitifs. La différence de masse corporelle entre espèces paisseuses de mêmes assemblages a également été mise en évidence sur de nombreux autres

écosystèmes en Afrique (Prins & Olff 1998). Le peuplement serait en fait le fruit de combinaisons d'espèces suffisamment différentes pour coexister sans ou avec peu de compétition interspécifique dans un niveau de ressources donné. Selon MacArthur & Levins (1967), il existe en effet une limite à la similarité des espèces qui peuvent coexister. Même si les ressources ne sont pas limitées, la compétition passée risque de se traduire par un assemblage d'espèces présentant des niches encore peu chevauchantes (Brown 1989, Kotler & Brown 1993, Prins et al. 2006). Sous cette hypothèse, une portion des niches occupées par le rhinocéros noir et l'éland de Derby avant leur extinction dans la région du PRW serait restée vacante en l'absence de colonisation par de nouveaux brouteurs. La disparition de l'éland de Derby est donc peut-être à l'origine du déficit mesuré dans l'abondance des méso-brouteurs sur le PRW (chapitre 1).

3.2.2. Importance du pool régional

La composition du peuplement d'ongulés du PRW s'est certainement définie à une époque où le *pool* régional d'espèces s'étendait jusqu'en Afrique de l'Est et même au-delà. La plupart des espèces du PRW sont en effet retrouvées sur des écosystème d'Afrique de l'Est et australe, mais souvent avec des variations de sous-espèces. Seuls le cobe de Buffon, le céphalophe à flancs roux, la gazelle à front roux et le rédunca ne sont pas distribués dans l'hémisphère sud mais on y trouve des espèces parentes (ex : *Gazella thomsonii* et *Redunca arundinum,* respectivement très proches au niveau écologique de *Gazella rufifrons* et *Redunca redunca* (Estes 1997)). Selon Brown et al. (2001), si la richesse spécifique est une propriété des écosystèmes principalement régulée par la disponibilité des ressources, la composition n'est pas une variable stable. On peut cependant remarquer que les autres grands parcs de savane d'Afrique de l'Ouest ne présentent finalement pas d'espèces différentes de celles trouvées sur le PRW. On peut donc supposer que l'ensemble des savanes d'Afrique de l'Ouest s'étendant au moins du Niger au Sénégal formaient un même écosystème sur lequel s'est ajustée une seule et même combinaison d'espèces. Cette bande de savane se serait essentiellement morcelée sous l'action de l'Homme au cours des deux derniers siècles (Jones 1973, East 1999).

3.2.3. Un écosystème relativement isolé aujourd'hui

De nouvelles colonisations naturelles du PRW par d'autres espèces de savane ne sont guère envisageables à court terme étant donné l'isolement géographique du WAPO par rapport aux

autres aires protégées du Continent et l'absence de véritables corridors biologiques (Figure 128).

Si la dernière population de girafes blanches du Niger a trouvé refuge à moins de 50 kilomètres du PRW, dans la région du Dallol, le fleuve Niger semble représenter une barrière jamais franchie naturellement par l'espèce. En revanche, de nouvelles extinctions sont à craindre à très court terme pour les damalisques comme le montrent les tendances négatives des populations déjà peu nombreuses. Sayer (1982) avait déjà donné l'alerte relancée par East (1999) mais la situation semble avoir empiré depuis. Les tendances du bubale, du cobe Defassa, du daman et de l'hippopotame (non présentées dans cette thèse pour les deux derniers) sont également inquiétantes pour la région et appellent une gestion harmonisée à l'échelle du WAPO.

Figure 128 : Distribution des aires protégées en Afrique (d'après la World Database on Protected Areas (WDPA) de l'UNEP-WCMC).
Le cercle indique l'emplacement du WAPO.

3.3. Importance de la dimension spatiale des ressources dans la structuration spatiale du peuplement d'ongulés sauvages sur le PRW

En s'intéressant à la distribution spatiale des animaux sur l'étendue du PRW, ce travail complète les rares autres études qui ont décrit la structuration spatiale des peuplements d'ongulés africain à l'échelle des aires protégées, au regard de la distribution de facteurs environnementaux (Redfern et al 2003, Redfern et al 2006, Oindo 2002a, Skidmore et al 2003, Saïd 2003).

3.3.1. Hétérogénéité spatiale de la végétation à l'échelle du paysage

Au sein du PRW, nous avons vu que les 14 espèces d'ongulés (en ne comptant ni l'hippopotame ni le daman) n'étaient observées ensemble que sur des surfaces excédant 100 km² environ (chapitre 2). Cette aire est probablement surestimée étant donné que, par avion, tous les individus n'ont sans doute pas été observés. Toutefois il n'est pas surprenant que la richesse spécifique varie en fonction de la surface considérée et soit plus faible sur une partie de l'écosystème que sur son ensemble. Selon Prins & Olff (1998), cela serait dû à des exclusions compétitives conduisant à une séparation spatiale des espèces. Pour Du Toit & Owen-Smith (1989), de plus grandes surfaces abriteraient une plus grande diversité de conditions environnementales et permettraient l'occupation d'un plus grand nombre de niches et ainsi la coexistence d'espèces en plus grand nombre.

Cette étude a en particulier montré que l'hétérogénéité structurale des surfaces des différentes formations végétales (carte de végétation, De Wispelaere 2001) sur le PRW augmentait en fonction de la surface d'observation. Aucune relation n'a été mise en évidence entre cette diversité et la richesse spécifique, en revanche le nombre d'espèces a paru maximal dans les zones de plus forte hétérogénéité au niveau de la repousse de végétation enregistrée par les images NDVI en tout début de saison des pluies (chapitre 2). Il semble donc que ce soit davantage le niveau de productivité primaire que la structure de la végétation qui détermine les variations spatiales des caractéristiques du peuplement d'ongulés à grande échelle.

3.3.2. Taille corporelle et partage de l'espace

L'analyse des distributions des différentes espèces en tout début de saison des pluies suggère que les espèces se partagent graduellement l'espace particulièrement en fonction de leur taille corporelle et du niveau de la quantité et de la qualité de la repousse de la végétation (chapitre 3). Cette séparation semble pouvoir s'expliquer par la configuration spatiale des ressources sur le PRW et les différences de contraintes physiologiques intrinsèques des animaux.

En effet, le choix d'habitat et de ressources par les animaux est soumis à la fois à des contraintes externes, notamment à la disponibilité des ressources alimentaires et à des contraintes intrinsèques (Illius & Gordon 1993). Ces contraintes intrinsèques sont souvent liées aux besoins physiologiques dépendant de leur taille corporelle mais aussi à leur perception et à la discrimination des structures de leur environnement. Selon Illius & Gordon (1993), les herbivores présentent une sélection des ressources et un comportement alimentaire

visant à maximiser à la fois la quantité d'énergie ingérée (sucres) et celle d'éléments nutritifs (protéines, vitamines, oligo-éléments, minéraux, etc.). Pour ce faire, ils utiliseraient des types de végétation leur permettant de maximiser leur taux d'ingestion.

Les grandes espèces sont davantage contraintes que les petites de consommer de grands volumes de fourrage pour satisfaire leurs plus grands besoins absolus en énergie (voir contexte théorique). En l'absence de perturbations majeures, il semblerait que sur le PRW, en tout début de saison des pluies, les groupes d'individus des grandes espèces sélectionnent leur habitat à grande échelle spatiale en choisissant de se concentrer plutôt dans les zones où la densité de végétation en repousse est la plus forte sur de grandes étendues (chapitre 3). Il semble donc, que malgré leur aptitude à survivre sur des fourrages de faible qualité (Illius & Gordon 1987, 1992), en particulier les chaumes des grandes herbes sèches pour les paisseurs, les grands espèces préfèrent tout de même utiliser les fourrages verts lorsque ceux-ci sont suffisamment abondants. Ces fourrages sont plus riches en éléments nutritifs et plus digestibles. En choisissant les zones présentant une forte densité de fourrage vert, les groupes d'animaux trouvent suffisamment de nourriture de qualité pour l'ensemble des individus les composant (Kennedy & Gray 1993) tout en limitant par ailleurs les trajets entre les sites d'alimentation ainsi que la dépense d'énergie et la perte de temps liées aux autres activités que l'alimentation (Spalinger & Hobbs 1992).

3.3.3. Partage de l'espace entre les guildes

L'étude de la sélection à l'échelle du micro-habitat a permis de confirmer que les différences de guilde alimentaire impliquaient des divergences de sélection d'habitat au niveau du couvert herbacé et des types de repousses de végétation (chapitre 3). Un résultat original concernant le PRW, est que la répartition de ces ressources alimentaires implique une divergence de distribution spatiale des guildes en saison sèche. Les brouteurs utilisent plutôt les zones élevées du PRW pour les repousses ligneuses et les paisseurs les zones basses plus herbeuses.

3.3.4. Importance de la distribution des points d'eau

Cette étude a d'autre part confirmé l'importance de la distribution de l'eau de surface dans la structuration spatiale du peuplement à l'échelle du paysage en saison sèche et tout début de saison des pluies. L'effet des points d'eau sur la distribution spatiale des ongulés de savane

africaine a déjà été mise en évidence sur de nombreux écosystèmes (ex : Western 1975, Redfern et al 2003). D'après les observations faites au PRW, les espèces paisseuses ainsi que les éléphants semblent particulièrement se concentrer autour des points d'eau en saison sèche alors que les petites espèces brouteuses ou mixtes se répartissent de façon plus homogène sur le PRW. Ces différences pourraient être attribuées aux différences de leur régime alimentaire (Estes 1997) mais aussi de taille corporelle (Owen-Smith 1988) comme nous l'avons vu dans le cadre théorique.

3.4. Modalités de coexistence des espèces sympatriques à l'échelle locale

Les observations faites lors de cette étude ont révélé un premier niveau de séparation des espèces par un partage de l'espace à l'échelle du paysage sur le PRW. Se pose néanmoins la question du partage des ressources à une échelle spatiale plus fine.

3.4.1. Séparation des grandes espèces en fonction du type de végétation recherchée

Nous avons observé qu'en fin de saison sèche - début de saison des pluies, les distributions spatiales des grandes espèces se chevauchaient largement au niveau des zones les plus reverdies d'après les images NDVI (chapitre 3). Cependant, la valeur du NDVI est due à la fois à l'intensité de l'activité photosynthétique de la strate herbacée et de la strate ligneuse (chapitre 3). Selon leur guilde alimentaire, la distribution des animaux est donc certainement liée à la sélection de végétaux en repousse dans des strates différentes.

En fin de saison sèche, avant les premières pluies, les éléphants paraissent utiliser particulièrement les grandes étendues avec de la végétation active. Celles-ci correspondent en fait à des zones où les ligneux débourrent (premières feuilles), en particulier les Combrétacées qui dominent la savane arbustive (chapitre 3). L'analyse des variations d'abondance des populations d'éléphant à l'échelle de l'Afrique suggère d'autre part que le niveau de repousse de la végétation en saison sèche est finalement un facteur limitant les densités de cette espèce (chapitre 1). Le brout frais apparaît donc comme une ressource clef des éléphants en fin de saison sèche et certainement en tout début de saison des pluies.

La concentration des grands paisseurs dans les zones les plus reverdies en tout début de saison des pluies est certainement davantage à attribuer à la repousse de la strate herbacée. Il serait intéressant de vérifier une fois que la saison des pluies est bien avancée et que la strate

herbacée est bien développée si les grands paisseurs continuent à sélectionner les zones les plus productives. On pourrait en effet penser, qu'au-delà d'un seuil de productivité minimale d'herbe, les animaux préfèrent les pâtures où la végétation présente un stade de développement moins avancé et représente donc un fourrage plus digestible et plus riche en éléments nutritifs.

3.4.2. Partage des niches chez les brouteurs et les mixtes en saison sèche

Un explication classique de la coexistence des espèces brouteuses est que les espèces se partageraient les ressources selon la dimension verticale de la végétation en fonction de leur taille, les plus grandes atteignant les strates les plus hautes (Lamprey 1963, Leuthold 1978). Toutefois Du Toit (1990) a remis en question cette séparation chez les espèces plus petites que le koudou (Tragelaphus strepsiceros), haut de 1.40 m au garrot. Sur le PRW, il est clair que l'éléphant utilise des rameaux et des feuilles de la canopée inaccessibles pour les autres espèces. Chez les espèces plus petites susceptibles de brouter en saison sèche (gazelle à front roux, céphalophe de Grimm, céphalophe à flancs roux, guib harnaché, ourébi et hippotrague rouan) la séparation par la hauteur d'alimentation est moins évidente. Le guib harnaché semble se séparer du céphalophe de Grimm et de l'ourébi du fait qu'il fréquente les zones proches des points d'eau et les bas-fonds principaux. C'est également a priori le domaine du céphalophe à flancs roux (Delvingt & Lobão Tello 2005), comme j'ai pu l'observer seulement deux fois sur le PRW. Une étude du régime alimentaire devrait aider à préciser la question du partage des ressources. Certaines espèces étant a priori particulièrement frugivores (ex : céphalophes), il serait intéressant d'élargir l'étude à d'autres groupes tels que les primates représentés par le galago (Galago senegalensis), le vervet (Cercopithecus aethiops), le patas (Erythrocebus patas) et le babouin (Papio anubis) sur le PRW.

3.4.3. Partage de niche chez les paisseurs

Cette étude s'est focalisée sur la saison sèche et le début de saison des pluies, c'est-à-dire une période où les ressources sont a priori le plus limitées (Voeten & Prins 1999) et à laquelle les différentes espèces risquent de rentrer en compétition. Au sein de la guilde des paisseurs, en saison sèche, les différentes espèces utilisent des domaines plus ou moins concentrés autour des points d'eau et dans les bas-fonds (chapitre 3). L'utilisation d'habitat présentant des hauteurs d'herbe différentes induit d'autre part des chevauchements limités pour certaines espèces (Figure 129).

Le type d'aliment, le type d'habitat (au sens spatial) et la hauteur de la strate de végétation consommée (Spencer 1995) ont été identifiés comme des dimensions écologiques différenciant les niches des ongulés paisseurs de savane africaine (ex : Bell 1969, Hirst 1975, Jarman & Sinclair 1979, McNaughton & Georgiadis 1986). La répartition des paisseurs sur des sites de différentes hauteurs d'herbe a notamment été mise en évidence sur les écosystèmes d'Afrique de l'Est et est bien expliquée par les modèles théoriques sur les contraintes alimentaires des herbivores (Bell 1969, Jarman 1974, Illius & Gordon 1987, Murray & Brown 1993).

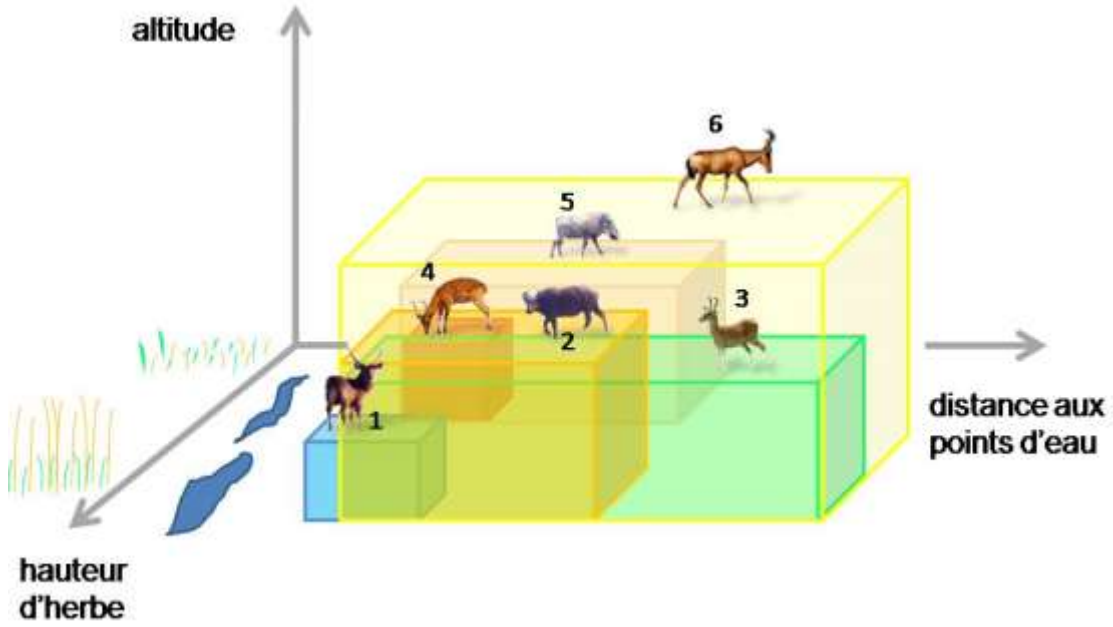


Figure 129 : Séparation et chevauchement des niches des espèces paisseuses en mi-saison sèche dans l'espace réduit défini par l'altitude, la distance aux points d'eu et la hauteur d'herbe.
1 : cobe Defassa, 2 : buffle, 3 : rédunca, 4 : cobe de Buffon, 5: phacochère, 6 : bubale

Si les niches de certaines espèces sont encore fortement recouvrantes dans cet espace simplifié (Figure 129), il est possible qu'elles utilisent d'autres dimensions de manière exclusive. Les observations sur le PRW ont montré par exemple que le cobe Defassa pouvait utiliser les plantes aquatiques et que les phacochères exploitaient des ressources souterraines en saison sèche. Le buffle utilise les grandes herbes pour se nourrir tandis que le rédunca les utilisent probablement davantage pour se dissimuler vis-à-vis des prédateurs. On peut également envisager dans ce cas la mise en œuvre de processus de facilitation (Vesey-

Fitzgerald 1960). En effet, il est possible que la pâture par le buffle éclaircisse la strate herbacée et favorise un regain de pousse favorable au rédunca.

Les herbivores plus petits sont d'autre part connus pour pouvoir atteindre des végétations plus rases (Illius & Gordon 1987). Ainsi, le cobe de Buffon et le rédunca consomment certainement préférentiellement des herbes plus courtes que celles sélectionnées par le bubale ou le damalisque par exemple dont le museau présente une morphologie adaptée à la sélection de feuilles vertes bien développées (Duncan 1975, Murray & Illius 2000).

3.4.4. Possibilités de compétition entre ongulés sauvages ?

La possibilité d'une compétition interspécifique n'est pas à écarter complètement chez les espèces dont les niches demeurent fortement chevauchantes dans les dimensions spatiales et alimentaires , en particulier chez les paisseurs qui se concentrent dans les bas-fonds. Une étude de Prins & Douglas-Hamilton (1990) en Tanzanie suggère que les populations des différentes espèces d'ongulés du peuplement du parc national du lac Manyara s'ajustent les unes aux autres en termes d'abondance dans chaque guilde de telle manière que la pression totale sur la ressource du milieu reste stable. Cet ajustement continu, malgré les fortes fluctuations de l'abondance de certaines populations, implique des processus compétitifs. Selon Fritz et al. (2002), il existerait notamment un impact négatif de l'augmentation des densités d'éléphants sur les populations de mésoherbivores. Les modèles construits dans cette thèse, sur un jeu de données différent, n'ont cependant pas permis de retrouver cette relation (chapitre 1).

A la Tapoa, au Nord du PRW, j'ai pu observer que les cobes de Buffon entretenaient en saison sèche un herbage court (< 5 cm) en repousse (cf. partie méthodologique), certainement inaccessible pour les plus grandes espèces. On peut donc se demander si la séparation spatiale observée entre les groupes de bubale et de cobe de Buffon (> 1.5 km) (chapitre 3) n'est pas liée à une exclusion compétitive. Ramené à leur unité de masse, le taux de consommation des herbivores plus petits serait en effet plus important que celui des grands herbivores (Clutton-Brock & Harvey 1983, Illius & Gordon 1987, Prins & Olff 1998). Ainsi, à des densités de masse égales, en conditions de ressources limitantes, les espèces les plus petites seront attendues plus compétitives que les grandes espèces d'herbivores. La compétition est également à envisager entre espèces proches en taille corporelle comme cela a pu être mis en évidence sur d'autres écosystèmes d'Afrique australe (Prins & Olff 1998). Concernant des espèces présentes sur le PRW, Delving & Lobão Tello (2005) ont observé sur le parc de Saint

Floris en Centrafrique que le cobe de Buffon et le rédunca sont nettement séparés dans l'espace. Sur le PRW, le fait que le rédunca ne fréquente pas particulièrement les vallées principales est peut-être lié à une compétition avec les cobes. Chez des espèces plus grandes, la séparation spatiale observée entre groupes de bubales et groupes d'hippotragues rouans (> 1 km) (chapitre 3) est peut-être lié à une compétition pour les herbes en repousse de hauteur moyenne, ces deux espèces pouvant sélectionner ce type de végétation (Knoop & Owen-Smith 2006, Estes 1997).

La question de la compétition interspécifique entre espèces sauvages et de son importance sur la structure de chaque guilde alimentaire reste donc à explorer sur le PRW. Cette étude a permis de mettre en évidence que la plupart des espèces paisseuses se concentraient principalement autour des points d'eau et dans les bas-fonds en saison sèche, donc sur une surface limitée du PRW. Afin de préciser les relations interspécifiques au sein de la guilde des paisseurs, une seconde étape pourrait consister à 1) étudier l'impact des herbivores sur ces zones particulières, 2) étudier le partage de l'espace au sein des bas-fonds entre les ongulés paisseurs, 3) comparer les régimes alimentaires des différentes espèces par une analyse histologique et/ou génétique des fèces des espèces sympatriques dans ces bas-fonds. La question de l'impact des herbivores sur la végétation pourrait être étudiée à partir d'exclos placés à différentes distances des points d'eau. Afin de mettre en évidence d'éventuelles séparations ou des gradients spatiaux de fréquentation dus à une exclusion compétitive en fin de saison sèche, on pourrait concentrer la recherche des indices de présence (tas de fèces) le long des bas-fonds comme cela est fait pour étudier les communautés d'invertébrés (ex : Vannote et al. 1981) ou des poissons le long des cours d'eau (ex : Matthews 1998) à l'aide d'une distance linéaire aux segments du réseau hydrographique de catégorie inférieure ou de l'altitude.

3.4.5. D'autres facteurs encore à étudier

Cette étude a mis en avant l'importance des différences morphophysiologiques entre ongulés dans la différence de sélection d'habitat et leur coexistence. La coexistence d'espèces sympatriques est souvent expliquée par la ségrégation de leurs niches écologiques (Tokeshi 1999, Bryce et al. 2002). Toutefois, cette coexistence n'exclut pas la possibilité d'une compétition interspécifique si celle-ci est suffisamment atténuée par d'autres facteurs pour permettre à toutes les populations de se maintenir. Il est même possible que certaines espèces

s'associent en troupeau mixte pour trouver plus facilement des ressources ou pour profiter d'une vigilance commune, améliorée par l'effet de groupe, vis-à-vis des prédateurs (Sinclair 1985, Stensland et al. 2003 pour une revue). Sur le PRW, on peut en particulier noter des observations exceptionnelles, faites au sol, de damalisques mêlés à des groupes de bubales (Audrey Ipavec, Comm. Pers.). La prédation (Paine 1966, 1971, Janzen 1970, Connell 1975), les maladies, le parasitisme (Dobson & Hudson 1986 , Holmes & Price 1986) ou encore la densité dépendance (Strong et al. 1984), sont autant de facteurs atténuant la compétition interspécifique en empêchant la monopolisation des ressources principales de l'environnement par une seule espèce (Sinclair & Pech 1996). En agissant directement sur l'abondance de certaines espèces, ces facteurs contribuent également certainement à la structuration du peuplement mais restent amplement à étudier sur le PRW.

4. Importance des activités humaines dans la structure du peuplement d'ongulés sauvages du PRW

Si cette thèse a mis en évidence l'importance de ressources et de milieux clefs pour les ongulés sauvages en saison sèche et en début de saison des pluies, elle a également révélé l'effet majeur des facteurs humains dans leur distribution et la structuration spatiale de leur peuplement.

4.1. Importance de l'histoire du braconnage dans le comportement des animaux

L'analyse des distributions spatiales des ongulés observés lors du comptage aérien de 2003 a montré que peu d'ongulés étaient présents dans les zones du PRW proches de sa périphérie (chapitre 2). On peut se demander si ce déficit local est lié à une pression de braconnage particulièrement importante dans les zones excentrées du parc comme cela a été notifié par Bello (1984, 1994) au Niger dans les années 80 et 90. Dans ce cas, davantage de patrouilles anti-braconnage en périphérie pourraient réhabiliter ces zones pour les animaux. On pourrait également penser que la simple perception des activités humaines à l'extérieur du PRW puisse tenir les animaux à distance sans que le animaux y soient nécessairement braconnés.

Les deux cas paraissent envisageables. Il semble que les animaux puissent s'habituer rapidement à la présence humaine et cessent de la fuir si elle ne représente pas un danger. J'ai par exemple observé au Niger que suite à l'installation pendant quelques semaines d'un campement touristique (campement *Sirba*) au bord de la rivière Mékrou, la distance de fuite des cobes de Buffon dans cette zone a nettement diminué. En saison sèche, de nombreuses espèces d'animaux se rassemblent également autour du campement des gardes-faune de la Tapoa au Nord du PRW, pour s'abreuver au proche point d'eau permanent. Certains animaux vont jusque s'aventurer la nuit dans le campement (ex : cobes de Buffon, cobes Defassa, éléphants, lions). Il semble dans ce cas qu'il y ait un effet « poste », i.e. les animaux perçoivent la relative sécurité offerte par le lieu par rapport au braconnage et s'y concentrent. Toutefois, tous les animaux ne s'approchent pas. Chez les éléphants, seuls les mâles fréquentent le site alors que les femelles suitées (i.e. avec leur petit) plus farouches y sont très rarement observées.

Le braconnage a toujours lieu sur le PRW (cf. chapitre sur la Présentation du parc du W) et bien qu'il soit difficile de chiffrer son intensité, son impact paraît important en terme de comportement des grands animaux. L'éléphant et le buffle sont particulièrement farouches vis-à-vis de l'Homme sur le PRW. En 1974, Poché notait déjà que les éléphants du W étaient particulièrement craintifs vis à vis des hommes et des véhicules. Plusieurs véhicules ont été touchés plus ou moins gravement par des charges d'attaques. Encore aujourd'hui on observe un tel comportement, notamment de la part des troupeaux de femelles. Il serait intéressant pour l'évaluation de l'effort de la gestion à venir de développer des indicateurs de la pression de braconnage en terme de quantité d'indices trouvés sur le PRW (ex : traces, campements, arrestations de braconniers, etc.) pondérés par les efforts d'échantillonnage (ex : fréquence et longueurs des patrouilles des gardes) en profitant de nouveaux outils d'enregistrement des données de terrain tels que les *cybertrackers*[6].

On peut espérer que la réhabilitation du PRW et le développement conjoint des villages de la zone périphérique diminuent rapidement la pression de braconnage sur le PRW. Dans ce cas, on peut s'attendre à ce que la présence humaine ne soit plus associée à un danger sur le PRW par les animaux et qu'ils réintègrent les zones excentrées actuellement délaissées. En attendant, il apparaît que l'équivalent d'une zone tampon se soit définie par soi même, réduisant d'autant la surface et donc la quantité de ressources dévolues à la faune Le PRW est

en effet caractérisé par l'absence d'une réelle zone tampon à sa périphérie. Le milieu change radicalement d'une savane boisée à des champs de mils ou de coton excepté dans les zones de chasse et les réserves de faune périphériques, comme la réserve de Tamou où la transition est plus progressive.

4.2. Exclusion des grands ongulés sauvages par les activités pastorales

L'absence des éléphants en zone de transhumance s'expliquerait par leur crainte de l'homme en tant que prédateur plutôt que par une compétition trophique avec les troupeaux de vaches en transhumance étant donné leurs différences de régime alimentaire. On ne peut pas écarter non plus la possibilité que ce soit également la crainte de l'homme qui tienne les paisseurs sauvages à distance des troupeaux de vaches du fait qu'ils sont accompagnés par les éleveurs (chapitres 2 et 4). L'impact des troupeaux de vaches sur la distribution de la faune sauvage, en particulier des éléphants, buffles et paisseurs de plus petite taille, en fin de saison sèche a été mise en évidence sur d'autres écosystèmes en Afrique. Une étude *au Kilombero Game Controlled Area* en Tanzanie s'est basée sur l'étude de la distribution des traces d'animaux et suggère un dérangement de la faune sauvage par le bétail et les hommes (éleveurs) mais aussi une compétition trophique entre bétail et faune sauvage (Bonnington et al. 2007).

Dans cette thèse, il a été mis en évidence que les espèces paisseuses étaient séparées spatialement des troupeaux de vaches et se tenaient d'autant plus distantes en moyenne des troupeaux de vaches qu'elles en étaient proches en terme de masse corporelle (chapitre 4). Les distributions des autres espèces, excepté l'éléphant, sont en revanche apparues plus indépendantes. La proximité morpho-physiologique est souvent symptomatique de l'utilisation de niches similaires. L'étude de la sélection d'habitat a confirmé qu'en début de saison des pluies les vaches recherchaient, comme les grandes espèces paisseuses, les zones herbeuses en repousse (chapitres 3 et 4). On peut penser que les troupeaux de vaches se déploient dans l'espace de façon à optimiser l'utilisation des ressources fourragères, telles que le feraient les herbivores sauvages. Toutefois, les troupeaux se concentrent en grande densité (chapitre 4) sur les zones reverdies de la partie Sud-Est du PRW. La forte charge locale des troupeaux domestiques risque donc de monopoliser une grande partie de la ressource herbacée recherchée par les paisseurs sauvages à une période où ces ressources ne sont disponibles que

[6] Carnet de note électronique relié à un module GPS ; l'intérêt de cet équipement est l'intégration directe des données dans un système d'information géographique (SIG) et donc une visualisation cartographique rapide des

sur une faible portion de la surface du PRW. On peut donc envisager que les grandes espèces paisseuses soient exclues par compétition des zones du PRW utilisée par les vaches comme cela a été démontré sur d'autres écosystèmes (chapitre 4, Annexe 9).

En conséquence de la crainte de l'homme ou de la déplétion de la ressource fourragère par le bétail, le domaine et les ressources réellement disponibles aux espèces paisseuses se limitent à la zone Nord-Ouest du PRW en période de transhumance. On peut raisonnablement penser que ce scénario se déroule depuis de nombreuses années sur le PRW puisque les troupeaux de vaches sont signalés sur le PRW depuis les années 70 et que peu de moyens étaient disponibles, en particulier au Bénin, pour limiter leur afflux. La limitation à la zone Nord-Ouest du PRW des ressources réellement accessibles aux grands paisseurs en fin de saison sèche et en début de saison des pluies a vraisemblablement limité leur abondance (chapitre 1 et chapitre 4). Si l'on ramène la densité des grands paisseurs sauvages à la surface du PRW non occupée par les troupeaux de vaches, la densité de biomasse obtenue se rapproche finalement de celle prédite par le modèle environnemental (chapitre 1) et n'en est plus significativement différente (Figure 130). Ceci renforce l'hypothèse que l'abondance des herbivores est limitée par celle de leurs ressources (effet « top-down »).

données.

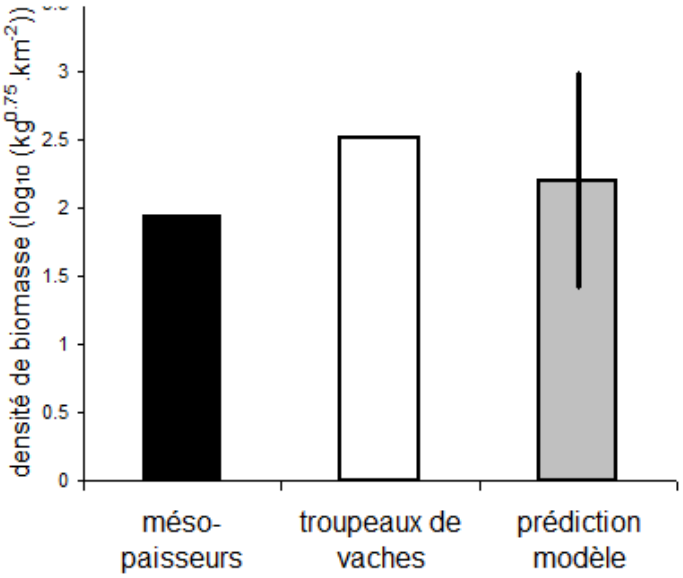


Figure 130 : Comparaison des densités de biomasse ; d'une part des paisseurs sauvages en zone sans bétail et d'autre part des vaches en zone de transhumance avec celle prédite par le modèle environnemental.
La zone hors transhumance (3480 km²) correspond à celle définie dans le chapitre 3, tandis que la zone de transhumance (4710 km²) est celle considérée dans le chapitre 4. La barre noire verticale indique les intervalles de confiance à p = 0.95 sur les valeurs prédites, calculée avec la méthode "prédiction" en argument de la fonction predict.lm du logiciel R.

On peut remarquer que la densité des troupeaux de vaches en zone de transhumance reste supérieure à celle des méso-paisseurs sauvages en zone sans bétail bien que les conditions environnementales soient a priori similaires dans les deux zones. On peut se demander si la densité locale de troupeaux de vaches n'est pas amplifiée par le fait que les éleveurs limitent leur distribution par rapport au risque d'être appréhendés par les garde-faunes et de ce fait surexploitent le milieu dans la partie Sud-Est (Convers, comm. pers.). D'un autre côté, la part éventuellement manquante dans la biomasse des paisseurs sauvages pour atteindre le niveau moyen prédit pourrait être due à d'autres facteurs tels que le braconnage ou des maladies telles que la peste bovine qui aurait frappé les grands herbivores sauvages dans les années 80.

5. Conclusion et perspectives

Cette étude a révélé l'importance pour les ongulés sauvages de ressources particulièrement limitées dans leur distribution sur le PRW en fin de saison sèche et tout début de saison des pluies. Elle a d'autre part montré que les activités humaines ont un impact fort sur le peuplement d'ongulés en limitant l'accès des ongulés sauvages à ces ressources.

5.1. Apports méthodologiques et pistes pour la gestion

La quantité (hauteur d'herbe) et la qualité (niveau de repousse) de la végétation en saison sèche sont apparues comme des variables de l'environnement importantes pour expliquer la distribution des ongulés sauvages à petite et à grande échelle. A partir des observations sur les transects pédestres, il semblerait que la date du feu et le relief aient un effet sur ces caractéristiques. Le feu ne favorise pas les repousses dans tous les milieux mais en revanche diminue considérablement le volume de fourrage herbacé sec sur pied qui pourrait être utilisé par les buffles ou les éléphants pour se nourrir. Afin de gérer la quantité et la qualité du fourrage des ongulés, il serait intéressant de poursuivre les études sur l'impact des feux d'aménagement pour affiner leur utilisation en rapport avec la production de fourrage en saison sèche.

Il serait de la même façon intéressant de préciser les facteurs (ex : pluviométrie, relief, qualité du sol, structure et nature de végétation, feux) qui déterminent la distribution et l'intensité des taches de verdure à l'échelle du paysage identifiées à l'aide des images NDVI. Ces taches semblent en effet se distribuer différemment d'une année à l'autre (chapitre 3). A partir des données de comptage aérien sur la distribution des animaux en dehors de la zone de transhumance, il serait possible de préciser davantage la sélection des grandes espèces sauvages (ex : éléphant, buffle) à l'aide d'analyses multivariées des niches (ex : ENFA, Hirzel et al. 2002) ou de modèles inférentiels (ex : fonctions de sélection de ressource de Manly et al. (2002)). A partir de ces modèles, on pourrait créer des cartes prédictives dynamiques de la répartition potentielle des grands herbivores en fin de saison sèche et en début de saison des pluies à partir des images décadaires NDVI (en accès libre sur Internet). Ces modèles pourraient être testés pour l'éléphant et le buffle en particulier. Des comptages aérien en ULM ont en effet permis de localiser quelques groupes de ces espèces sur l'Ouest du PRW. Ces modèles pourraient également être comparés avec ceux calculés sur les données de position

d'individus équipés de radio-colliers (étude d'Audrey Ipavec sur la distribution spatiale des éléphants, étude de Daniel Cornelis sur la mobilité des buffles).

De tels modèles seraient intéressants notamment pour identifier plus précisément les zones de concentration probable des troupeaux de vaches en transhumance sur le PRW. Ceci permettrait de limiter ainsi la dispersion des efforts des patrouilles des gardes-faune pour appréhender les éleveurs sans nécessiter un repérage préalable des troupeaux par une surveillance aérienne coûteuse. La diminution de la fréquentation du bétail dans le PRW peut en effet paraître souhaitable à court terme pour permettre une augmentation du cheptel d'animaux sauvages et limiter les risques sanitaires à la fois pour la faune sauvage et domestique. Toutefois, étant donné le contexte du PRW, une gestion concertée de l'espace à une échelle dépassant largement le PRW reste à développer, en intégrant les contraintes et les motivations des éleveurs mais aussi des agriculteurs et de nombreux autres acteurs pour garantir le maintien à long terme de l'aire protégée. Les processus engagés dans le cadre du programme ECOPAS sont porteurs d'espoir à ce niveau.

Pour un suivi à long terme des populations d'ongulés sauvages, les tas de fèces sont d'autre part apparus des indicateurs intéressants qui pourraient compléter les suivis directs déjà mis en place par les gestionnaires. Cette thèse a en effet permis d'identifier des critères quantitatifs de détermination des tas de fèces de 6 espèces parmi les moins facilement identifiables (partie 2). Elle a également permis de confirmer que la dégradation des tas de fèces est faible en saison sèche. Des indices kilométriques d'abondance de tas de fèces pourraient être calculés sur des circuits pédestres fixes avant le début de la saison des pluies, dans des zones sur lesquelles on cherche à mesurer l'impact de la gestion. Il serait judicieux de mettre en place ces suivis au niveau de l'ensemble du PRW notamment si on règle le problème des transhumants sur la composante béninoise car il peut y avoir redistribution des animaux sur l'ensemble des 3 composantes. Ainsi les IK peuvent baisser sur le Niger momentanément sans qu'il y ait baisse au niveau du Parc. On peut noter que la recherche d'outils alternatifs de suivi de la faune a été développée face aux contraintes logistiques sur le PRW, notamment lié au manque de véhicules pour mener régulièrement des comptages routiers. En revanche, le nombre de véhicules de touristes parcourant les pistes du PRW en saison sèche est très important. Il serait intéressant de mener une recherche et un accompagnement auprès des guides touristiques du parc pour utiliser les données d'observations de la faune sur les circuits touristiques comme cela est pratiqué dans des parcs naturels canadiens ou pour le suivi des cétacés en mer à partir des observations des ferries ou

des voiliers de plaisance. L'utilisation de *cybertrackers* pourrait faciliter la procédure de collecte de données très rapidement nombreuses. Une exploitation sous forme d'IK par circuit fixe (ex : portions de pistes) servirait certainement la gestion en complétant le faisceau d'indicateurs de l'évolution des tendances des populations d'animaux. La production régulière de cartes de la distribution des animaux serait très valorisante pour l'image du Parc au niveau touristique et certainement motivante pour la plupart de ses agents qui ne perçoivent pas forcément l'impact de leur travail sur la faune.

5.2. Autres perspectives de recherche

Cette étude a été entreprise dans le cadre d'un état des lieux. De nombreux domaines de recherche sont encore à développer autour de la faune pour mieux comprendre le fonctionnement écologique du PRW et identifier les menaces qui pèsent sur lui. Une attention toute particulière pourrait être apportée à des espèces rares, et vulnérables telles que le damalisque, ou finalement peu étudiées en Afrique telles que la gazelle à front roux ou le céphalophe à flancs roux pour mieux connaître leur écologie.

A court terme, ce travail pourrait s'étendre à l'étude d'autres déterminants environnementaux de la structure des peuplements d'ongulés sauvages à l'échelle du continent africain. Il pourrait être particulièrement intéressant de tester des modèles de prédiction de l'abondance des différentes guildes d'herbivores basés par exemple sur la structure de la végétation, la teneur en phosphore du sol, le rapport carbone/azote du sol ou encore les variations inter-annuelles et intra-annuelles des NDVI comme Oindo et al. (2002a,b) ont commencé à l'étudier pour la richesse spécifique.

A l'échelle du PRW, le travail de terrain a permis de collecter de nombreuses données qui n'ont pas été valorisées dans cette thèse. Il s'agit notamment de données de comptage aérien en ULM en zone hors transhumance. Ces données ont permis d'observer un nombre intéressant de groupes de grandes espèces (buffle, éléphant, hippotrague rouan) et devraient permettre d'étendre l'étude de la sélection de l'habitat par ces espèces au cours de la saison sèche à l'échelle du paysage. J'ai également répété le parcours des transects pédestres trois années de suite selon le même protocole sur la zone Anana. Ces données devraient permettre de préciser la sélection de l'habitat, par exemple avec des ENFA, à partir des données des tas de fèces et de donner une première mesure de la variabilité inter-annuelle des caractéristiques des micro-habitats.

Une analyse du régime alimentaire au cours des saisons à partir d'une analyse du contenu des fèces, telle que celle réalisée par De Stefano (2004) mais pour l'ensemble de la saison sèche, devrait également permettre de mettre en évidence d'autres chevauchements ou séparation de la niche des ongulés afin d'éclairer les mécanismes de coexistence au sein des guildes. La recherche pourrait en effet être affinée en collectant des crottes fraîches avant et après les premières pluies pour étudier le changement de régime des espèces a priori de régime mixte en saison sèche (ourébi, hippotrague rouan).

Dans un objectif à plus long terme, il serait certainement profitable de mettre en place dès aujourd'hui le suivi des tendances des populations pour évaluer l'impact de la reprise en main de la gestion dans une approche transfrontalière du PRW. Cette thèse a permis de donner une référence sur la structure du peuplement. La nouvelle gestion harmonisée entre les trois pays devrait impliquer une diminution de la pression pastorale à l'intérieur du parc ainsi que du braconnage. Il serait donc très intéressant de tirer partie de cette situation comme d'une expérience afin d'étudier comment les populations d'ongulés sauvages se développent lorsque ces contraintes sont levées, mettant ainsi en évidence d'éventuelles compétitions interspécifiques comme cela a été fait au Ngorongoro par exemple (Runyoro et al 1995). On peut espérer que l'abondance des populations atteignent le niveau prédit par les modèles développés dans cette thèse.

Références bibliographiques

ABRAMSKY, Z., ROSENZWEIG, M. L., PINSHOW, B., BROWN, J.S., KOTLER, B. & MITCHELL, W. A. (1990). Habitat selection: an experimental field test with two Gerbil species. *Ecology*, **71(6)**, 2358-2369.

ADAMS, J. (1985). The definition and interpretation of guild structure in ecological communities. *Journal of Animal Ecology*, **54**, 43-59.

ADJAKPA, J. B. (1990). *Les problèmes de conservation de la zonecynégétique de la Djona et de la partie nord du Parc national du W en République du Bénin, rapport de mission pour la SEAPA/PAPN*. Report for Faculté des Sciences agronomiques, Université nationale du Bénin.

ADLER, P. B., RAFF, D. A. & LAUENROTH, W. K. (2001). The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, **128**, 465-479.

AGUENOUNON, T. M. (1977). *Les problèmes de braconnage dans les parcs nationaux et zones cynégétiques de la République Populaire du Bénin*. Mémoire de fin d'études, Lycée Agricole Medu de Sekou.

ALBARET, M., PÉROUX, R., GAILLARD, J. M. & LARTIGES, A. (1991). Les relevés d'indice de présence comme indicateur de variation d'effectif chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Gibier Faune Sauvage*, **8**, 231-250.

ALTENDORF, K. B., LAUNDRE, J. W., LOPEZ GONZALEZ, C. A. & BROWN, J. S. (2001). Assessing effects of predation risk on foraging behavior of Mule deer. *Journal of Mammalogy*, **82(2)**, 430–439.

ANADU, P. A. (1987). Progress in the conservation of Nigeria's wildlife. *Biological Conservation*, **41**, 237-251.

ANDRE N, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, **71(3)**, 355-366.

ANDREWS, P. & O'BRIEN, E. M. (2000). Climate, vegetation, and predictable gradients in mammal species richness in southern Africa. *Journal of Zoology*, **251(2)**, 205-231.

ARBONNIER, M. (2002) *Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest*. CIRAD-MNHN, Montpellier.

ARMAN, P. & FIELD, C. R. (1973). Digestion in the hippopotamus. *East African Wildlife Journal*, **11**, 9-17.

ARSENAULT, R. & OWEN-SMITH, N. (2002). Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages. *Oikos*, **97(3)**, 313-318.

ASNER, G. P., ELMORE, A. J., OLANDER, L. P., MARTIN, R. E. & HARRIS, A. T. (2004). Grazing systems, ecosystems responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources*, **29**, 11.1-11.39.

BAGCHI, S., MISHRA, C. & BHATNAGAR, Y. V. (2004). Conflicts between traditional pastoralism and conservation of Himalayan ibex (*Capra sibirica*) in the Trans-Himalayan mountains. *Animal Conservation*, **7**, 121-128.

BAILEY, R. G. (1996). *Ecosystem geography*. Springer, New York.

BAILEY, D. W., GROSS, J. E., LACA, E. A., RITTENHOUSE, L. R., COUGHENOUR, M. B., SWIFT, D. M. & SIMS, P. L. (1996). Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*, **49**, 386-400.

BAILEY, T. C. & GATRELL, A. C. (1995). *Interactive spatial data analysis.* Logman Group Limited, Harlow, UK.

BALLUFF, D. & ROTH, D. (1989). *Annual large mammal road-strip census, W National Park, Niger (1987, 88, 89)*. Report for Peace Corps, Niger. Niamey.

BARBAULT, R. (1981). *Ecologie des populations et des peuplements, des théories aux faits.* Masson, Paris.

BARBAULT, R. (1992). *Ecologie des peuplements, structure, dynamique et évolution.* Masson, Paris.

BARBAULT, R. (2000). *Ecologie générale, structure et fonctionnement de la biosphère.* Dunod, Paris.

BARNES, R. F. W. (1982). Elephant feeding behaviour in Ruaha National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology*, **20(2)**, 123-136.

BARNES, R. F. W. (1993). Indirect methods for counting elephants in forest. *Pachyderm*, **16**, 24-30.

BARNES, R. F. W. (1999). Is there a future for elephants in West Africa? *Mammal Review*, **29(3)**, 175-199.

BARNES, R. F. W. (2001). How reliable are dung counts for estimating elephant numbers? *African Journal of Ecology*, **39**, 1-9.

BARNES, R. F. W. (2002). The problem of precision and trend detection posed by small elephant populations in West Africa. *African Journal of Ecology*, **40**, 179-185.

BASSET, A. (1995). Body size - related coexistence: an approach through allometric constraints on home-range use. *Ecology*, **76(4)**, 1027-1035.

BATES, L. A., SAYIALEL, N. S., NJIRAINI, N. W., MOSS, C. J., POOL, J. H. & BYRNE, R. W. (2007). Elephants classify human ethnic groups by odor and garment color. *Current Biology*, **17**(2), 1938-1942.

BATJES, N. H. (2005). *SRIC-WISE global data set of derived soil properties on a 0.5 by 0.5 degree grid (Cersion 3.0)*. Report for ISRIC – World Soil Information. Wageningen. Report 2005/08 (with data set).

BAUER, H., Vanherle, N., Di Silvestre, I. & De Iongba, H. H. (2006). Lion – prey relations in West and Central Africa. Mammalian Biology. **73**, 70-73.

BAZZAZ, F. A. (1975). Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology*, **56(2)**, 485-488.

BEEKMAN, J. H. & PRINS, H. T. T. (1989). Feeding strategies of sedentary large herbivores in East Africa, with emphasis on the African buffalo, *Syncerus caffer*. *African Journal of Ecology*, **27**, 129-147.

BEGON, M., SAIT, S. M. & THOMPSON, D. J. (1996). Predator–prey cycles with period shifts between two- and three-species systems. *Nature*, **381**, 311-315.

BELKO, H. (1981). *Transhumance du cheptel bovin nigérien dans l'aire de répartition des glossines*. Report for Service de l'élevage, République du Niger.

BELL, R. H. V. (1969). The use of the herb layer by grazing ungulates in the Serengeti. PhD Thesis, University of Manchester, UK.

BELL, R. H. V. (1970). The use of the herb layer by grazing ungulates in the Serengeti. In : (WATSON, A., editor), *Animal populations in relation to their food resources*, pp. 111-123. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

BELL, R. H. V. (1971). A grazing ecosystem in the Serengeti. *Scientific American*, **225**, 86-93.

BELL, R. H. V. (1982). The effect of soil nutrient availability on community structure in African ecosystems. In : (HUNTLEY, B. J. & WALKER, B. H., editors), *Ecology of tropical savannas*, pp. 193-216. Springer-Verlag, Berlin.

BELLO, I. N. (2000). *Résultats du dénombrement de la faune au Parc du W du Niger, saison 1999-2000*. Report for SEA/D/PNW Niger. Tapoa.

BELLO, I. N. (2001). *Résultats du dénombrement de la faune au Parc du W du Niger, saison 2000-2001*. Report for SEA/D/PNW Niger. Tapoa.

BELOVSKY, G. E. (1986). Optimal foraging and community structure: implications for a guild of generalist grassland herbivores. *Oecologia*, **70**, 35-52.

BELOVSKY, G. E. (1997). Optimal foraging and community structure: The allometry of herbivore food selection and competition. *Evolutionary Ecology*, **11**, 641-672.

BELSKY, A. J. (1984). Role of small browsing mammals in preventing woodland regenration in the Serengeti National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology*, **22**, 271-279.

BENNETT, P. F., ENGLISH, P. F. & McCAIN, R. (1940). A study of deer population by use of pellet-group counts. *Journal of Wildlife Management*, **4**, 398-403.

BEN-SHAHAR, R. & SKINNER, J. D. (1988). Habitat preferences of African ungulates derived by uni- and multivariate analyses. *Ecology*, **69(5)**, 1479-1485.

BERGSTRÖM, R. & SKARPE, C. (1999). The abundance of large wild herbivores in a semi-arid savanna in relation to seasons, pans and livestock. *African Journal of Ecology*, **37**, 12-26.

BERGSTRÖM, R. (1992). Browse characteristics and impact of browsing on trees and shrubs in African savannas. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 315-324.

BERNUS, E. (1984). L'homme et l'animal concurrents. Problèmes d'écologie pastorale sahélienne. In : (BLANC-PAMARD, C., BONNE MAISON, J., BOUTRAIS, J., LASSAILLY-JACOB, V., & LERICOLLAIS, A., editors), *Le développement rural en questions*, pp. 111-122. Éditions de l'ORSTOM, Paris.

BINOT, A., CASTEL, V. & CARON, A. (2006). L'interface faune-bétail en Afrique subsaharienne. *Sécheresse*, **17(1-2)**, 349-361.

BIRCH, L. C. (1957). The meanings of competition. *The American Naturalist*, **91**, 5-18.

BLAKE, S. (2002). *The ecology of forest elephant distribution and its implications for conservation*. Ph.D. Thesis, University of Edinburgh, Edinburgh, Scotland.

BOHNING-GAESE, K. (1997). Determinants of avian species richness at different spatial scales. *Journal of Biogeography*, **24**, 49–60.

BONNINGTON, C., WEAVER, D. & FANNING, E. (2007). Livestock and large wild mammals in the Kilombero Valley, in southern Tanzania. *African Journal of Ecology*, **45(4)**, 658-663.

BOOTH, D. J. & BROSNAN, D. M.(1995). The role of recruitment dynamics in rocky shore and coral reef fish communities. *Advances in ecological research*, **26**, 309-385.

BOTHMA, J. d. P., PEEL, M. J. S. & GROSSMAN, D. (1990). Evaluating the accuracy of some commonly used game-counting methods. *South African Journal of Wildlife Research*, **20**, 26-32.

BOUCHÉ, P. (2001). *Méthodologie et techniques de recensement des grands mammifères en Afrique.* Institut Vétérinaire Tropical, Université de Liège, Liège.

BOUCHÉ, P., LUNGREN, C. G., HIEN, B. & OMONDI, P. (2004). *Recensement aérien total de l'Ecosystème "W" - Arly- Pendjari - Oti Mandori - Keran (WAPOK).* Projets Ecopas, Mike, Paucof.

BOURGAREL, M., RICHARD, D., OUDE, P. & SINSIN, B. (2002). *Séminaire sur les méthodes de comptages des grands mammifères sauvages et domestiques, Ouagadougou, du 23 au 26 janvier 2002.* Rapport final pour le Programme régional Parc W (Ecopas) EDF (EU). Bénin, Burkina Faso et Niger.

BOURN, D. & WINT, W. (1994). *Livestock, land use and agricultural intensification in sub-saharan Africa*. Report for Pastoral Development Network Paper. 37a Overseas Development Institute, London.

BOUSQUET, B. (1984). *Méthodes et résultats des inventaires de grands mammifères en vue de leur gestion rationnelle en Haute Volta*. PhD Thesis, Université des sciences et techniques du Languedoc.

BOUSQUET, B. & SZANLIAVSKI, L. (1982). *Résultats des inventaires aériens des grands mammifères dans la région « Pendjari-Mékrou ». Bénin. Haute-Volta. Document de terrain n° 4*. Report for FAO/PNUD. Ouagadougou, Burkina Faso.

BOUTRAIS, J. (1997). Gens du pouvoir, gens du bétail. In : (BOUTRAIS, J., BOTTE & SCHMITZ, editors), *Figures peules*, pp. 43-64. Karthala, Paris.

BOY, A. (1958). Les buffles du pays Gourma. *Bois et Forêts des Tropiques*, **58**, 3-15.

BOY, A. (1963). Antilopes des environs du Parc National du "W" Niger - Haute Volta. *Bois et Forêts des Tropiques*, **92**, 36-50.

BOYCE, M. S., MAO, J. S., MERRYL, E. H., FORTIN, D., TURNER, M. G., FRYXELL, J. M. & TURCHIN, P. (2003). Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone National Park. *Ecoscience*, **10(4)**, 421-431.

BRASHARES, J. S., ARCESE, P. & SAM, M. K. (2001). Human demography and reserve size predict wildlife extinction in West Africa. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, **268**, 2473-2478.

BRASHARES, J. S., ARCESE, P., SAM, M. K., COPPOLILLO, P. B., SINCLAIR, A. R. E., BALMFORD, A. (2004). Bushmeat hunting, wildlife declines, and fish supply in West Africa. *Science*, **306**, 1180-1183.

BREMAN, H. & DE WITT, C. T. (1983). Rangeland productivity and exploitation in the Sahel. *Science*, **221**,1341–1347.

BREMAN, H. & KRUL, J. M. (1991). La pluviosité et la production de fourrage sur les pâturages naturels. In: (PENNINGS DE VRIES, F.W.T. & DJITEYE, M.A., editors), *La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*, pp. 304-321. Agric. Res. Rep. 918. Pudoc, Wageningen.

BREMAN, H. & CISSÉ, A. M. (1977). Dynamics of Sahelian pastures in relation to drought and grazing. *Oecologia*, **28**, 301-315.

BREMAN, H. & DE RIDDER, N. (1991). *Manuel sur les pâturage sahéliens.* ACCT-CTA-Karthala, Paris,Wageningen.

BROWN, J. H. (1973). Species diversity of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, **54**, 775-787.

BROWN, J. H. (1995). *Macroecology.* University of Chicago, Chicago.

BROWN, J. H. & LOMOLINO, M. V. (2000). Concluding remarks: historical perspective and the future of island biogeography theory. *Global Ecology and Biogeography*, **9(1)**, 87-92.

BROWN, J. H., MYERS, A. A. & GILLER, P. S. (1988). *Analytical biogeography.* Chapman & Hall, London

BROWN, J. H. & NICOLETTO, P. F. (1991). Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *The American Naturalist*, **138(6)**, 1478-1512

BROWN, J. H., ERNEST, S. K., PARODY, J. M. & HASKELL, J. P. (2001). Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments. *Oecologia*, **126**, 321-332.

BROWN, J. S. (1989). Coexistence on a seasonal resource. The *American Naturalist*, **133(2)**, 168-182.

BRYANT, J. P., KUROPAT, P. J., COOPER, S. M., FRISBY, K. & OWEN-SMITH, N. (1989). Resource availability hypothesis of plant antiherbivore defence tested in South African savanna ecosystem. *Nature*, **340**, 227-229.

BRYCE, J., JOHNSON, P. J., & MAC DONALD, D. W. (2002). Can niche use in red and grey squirrels offer clues for their apparent coexistence? *Journal of Applied Ecology*, **39**, 875-887.

BUCKLAND, S. T., ANDERSON, D. A., BURNHAM, K. P. & LAAKE, J. L. (1993) *Distance sampling: estimating Abundance of Biological Populations.* Chapmann and Hall, London, UK.

BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. (2002). *Model selection and multi-model interference : apractical information theoertic approach.* Springer, New York.

CALENGE, C. (2004). L'analyse des semis de points en Ecologie : une dualité entre les espaces écologiques et géographiques. Ph.D. Thesis, Université Claude Bernard –lyon 1, France.

CALENGE, C. (2006). The package "adehabitat" for the R software : a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, **197**, 516-519.

CALENGE, C., SPICHIGER, R. ; CHESSEL, D. & CHATELAIN, C. (2005). Discriminant analysis of the spatial distribution of plant species occurrences: I. Theoretical aspects. *Candollea*, **60(2)**, 563-575.

CALEY, M. J. & SCHLUTER, D. (1997). The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, **78(1)**, 70-80.

CAUGHLEY, G. (1977). Sampling in aerial surveys. *Journal of Wildlife Management*, **41**, 605-615.

CAUGHLEY, G. (1979). Sampling techniques for aerial censuses. *Australian National Parks and Wildlife Service, Special Publication*, **1**, 9-14.

CAUGHLEY, G. & GUNN, A. (1993). Dynamics of large herbivores in deserts: kangaroos and caribou. *Oikos*, **67(1)**, 47-55.

CENAGREF (1999). *Schéma directeur du Complexe du Parc national du W*. Report for Centre national de gestion de réserves de faune, Ministère du Développement Rural, République du Bénin.

CEZILLY, F. & BENHAMOU, S. (1996). Les stratégies optimales d'approvisionnement = Optimal foraging strategies a review. *Revue d'écologie*, **51(1)**, 43-86.

CHAMAILLÉ-JAMES, S., FRITZ, H. & MURINDAGOMO, F. (2006). Spatial patterns of the NDVI-rainfall relationship at the seasonal and interannual time scales in an African savanna. *International Journal of Remote Sensing*, **27(23)**, 5185-5200.

CHAMAILLÉ-JAMES, S., VALEIX, M. & FRITZ, H. (2007). Managing heterogeneity in elephant distribution: interaction between elephant population density and surface water availability. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 625-633.

CHAME, M. (2003). Terrestrial mammal feces, a morphometric summary and description. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **98 (Supl. I)**, 71-94.

CHAME, M., FERREIRA, L. F., ARAUJO, A. J. G. & CONFALONIERI, U. (1991). Experimental paeloparasitology, an approach to the diagnosis of animal coprolites. *Paleopathology Newsletter*, **71**, 7-9.

CHAPEAU, C., KING, G. & BAMBERG, E. (1993). Fecal estrogens in one primate and several ungulate species during various reproductive stages. *Animal Reproduction Science*, **34**, 167-175.

CHARDONNET P., (1995). *Faune Sauvage Africaine, la Ressource oubliée, Tomes 1 et 2.* Commission Européenne, Bruxelles, Luxembourg / Fondation International pour la Sauvegarde de la Faune (IGF).

CHARDONNET, B. (2000). Etude des effectifs et de la répartition saisonnière des éléphants des aires classées de l'Est du Burkina Faso. *Pachyderm*, **28**, 16-30.

CHARDONNET, B., ROUAMBA, P., BARRY, I., OUEDRAOGO, A. & NACOULMA, P. (1999). *Rapport sur le suivi écologique aérien des aires classées des bassins de l'Arly et du Singou*. Report for Projet Arly. AFD/FFEM/FAC. Ouagadougou. Burkina Faso.

CHIARELLO, A. G. (1999). Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation*, **89**, 71-82.

CHUST, G., PRETUS, J. L., DUCROT, D., BEDOS, A. & DEHARVENG, L. (2003). Response of Soil Fauna to Landscape Heterogeneity: Determining Optimal Scales for Biodiversity Modeling. *Conservation Biology*, **17(6)**, 1712-1723.

CIOFOLO, I. (1995). West Africa's last giraffes: the conflict between development and conservation. *Journal of Tropical Ecology*, **11**, 577-588.

CLAUSS, M., FREY, R.., KIEFER, B., LECHNER-DOLL, M., LOEHLEIN, W., POLSTER C., RÖSSNER, G. E. & STREICH, W. J. (2003). The maximum attainable body size of herbivorous mammals: morphophysiological constraints on foregut, and adaptations of hindgut fermenters. *Ecophysiology*, **136 (1)**, 14-27.

CLUTTON-BROCK, T. H. & HARVEY, P. H. (1983). The functional significance of variation in body size in mammals. In : (EISENBERG, J. F. & KLEIMAN, D. G., editors), *Advances in the Study of Mammalian Behavior*, pp. 632-663. American Society of Mammalogists, Lawrence, KA.

CLUTTON-BROCK, T. H., MAJOR, M., ALBON, S. D., & GUINNESS, F. E. (1997). Early development and population dynamics in red Deer. I. Density-dependent effects on juvenile **s**urvival**.** *The Journal of Animal Ecology*,**56(1)**, 53-67.

CODJIA, J. T. C. & ASSOGBADJO, A. E. (2004). Faune sauvage mammalienne et alimentation des populations holli et fon de la forêt classée de Lama (Sud Bénin). *Cahiers d'étude et de recherches francophones / Agricultures*, **13(4)**, 341-347.

CODRON, D., CODRON, J., LEE-THORP, J. A., SPONHEIMER, M., DE RUITER, D., SEALY, J., GRANT, R. & FOURIE, N. (2007). Diets of savanna ungulates from stable carbon isotope composition of faeces. *Journal of Zoology*, **273(1)**, 21-29.

COE, M. J., CUMMING, D. H. & PHILLIPSON, J. (1976). Biomass and production of large african herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologia*, **22**, 341-351.

COE, P. K., JOHNSON, B. K., KERN, J. W., FINDHOLT, S. L., KIE, J. G. & WISDOM, M. J. (2001). Responses of elk and mule deer to cattle in summer. *Journal of Range Management*, **54**, A51-A76.

COE, P. K., JOHNSON, B. K., STEWART, K. M. & KIE, J. G. (2005). Spatial and temporal interactions of elk, mule deer, and cattle. In : (WISDOM, M. J., editor), *The Starkey Project: a synthesis of long-term studies of elk and mule deer*, pp. 150-158. Reprinted from the 2004 transactions of the North American wildlife and natural resources conference, Alliance Communications Group, Lawrence, Kansas, USA.

COLEMAN, B. D., MARES, M. A., WILLIG, M. R. & HSIEH, Y.H. (1982). Randomness, area, and species richness. *Ecology*, **63**, 1121-1133.

COLLINS, W. B. & URNESS, P. J. (1981). Habitat Preferences of Mule Deer as rated by pellet-group distributions. *Journal of Wildlife Management*, **45(4)**, 969-972.

CONNELL, J. H. (1975). Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In : (CODY, M. L. & DIAMO ND, J. M., editors.), *Ecology and evolution of communities*, pp. 460-90. Belknap Press, Cambridge, MA.

CONNELL, J. H. (1978). Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302-1310.

CONNELL, J. H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, **122**, 661-696.

CONNELL, J. H. (1990). Apparent versus "real" competition in plants. In : (GRACE, J. B. & TILMAN, D., editors.), *Perspectives on plant competition*, pp. 9-26. Academic Press, New York.

CONNOR, E. F. & SIMBERLOFF, D. (1979). The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*, **60(6)**, 1132-1140.

CONNOR, E. F. & SIMBERLOFF, D. (1984). Neutral models of species' co-occurrence patterns. In: (STRONG, D. R., SIMBERLOFF, D., ABELE, L. G. et al., editors), *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*, pp. 316-331. Princeton University Press.

CONVERS, A. (2002). *Etat des lieux spatialisé et quantitatif de la transhumance dans la zone périphérique d'influence du parc national du W (Niger)*. Rapport de DESS, Université Montpellier II / CIRAD-EMVT.

COOPER, S. M. & OWEN-SMITH, N. (1986). Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia*, **68(3)**, 446-455.

COOPER, S. M., OWEN-SMITH, N. & BRYANT, J. P. (1988). Foliage acceptability to browsing ruminants in relation to seasonal changes in the leaf chemistry of woody plants in a South African savanna. *Oecologia*, **75(3)**, 336-342.

CORNELL, H. V. & LAWTON, J. H. 1992 Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *The Journal of Animal Ecology*, **61(1)**, 1-12.

CORNULIER, T. & BRETAGNOLLE, V. (2006). Assessing the influence of environmental heterogeneity on bird spacing patterns: a case study with two raptors. *Ecography*, **29(2)**, 240-250.

CRAMPTON, E. W. & HARRIS, L. E. (1969). *Applied animal nutrition : the use of feedstuffs in the formulation of livestock rations* (2nd Ed). FREEMAN, W.H. & COMPANY, San Francisco.

CROMBIE, A. C. (1947). Interspecific competition. *Journal of Animal Ecology*, **16**, 44-73.

CROMSIGT, J. P. G. M. & OLFF, H. (2006). Resource partitioning among savanna grazers mediated by local heterogeneity: an experimental approach. *Ecology*, **87(6)**, 1532-1541.

CUMMING, D. H. (1982). The influence of large herbivores on savanna structure in Africa. In : (HUNTLEY, B. J. & WALKER, B. H., editors), *The ecology of tropical savannas*, pp. 217-245. Springer Verlag, Berlin.

CUMMING, D. H. M. (1993). Multispecies systems progress, prospects and challenges in sustaining range animal production and biodiversity in east and southern Africa. *VII World Conference on Animal production*, Edmonton, Alberta, Canada, 145-159.

CURRIE, D. J. (1991). Energy and large scale patterns of animal and plant species richness. *The American Natralist*, **137**, 27-49.

DARWIN, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection.* Murray, London.

DAYTON, P. K. & TEGNER, M. J. (1984). The importance of scale in community ecology: A kelp forest example with terrestrial analogs. In : *A New Ecology : The International Rockfish Symposium.* October, 1986. John Wiley & Sons, Ltd, New York.

DE BIE, S. (1991). *Wildlife resources of the West African Savanna*. PhD Thesis, Wageningen University.

DE BOER, W. F., NTUMI, C. P., CORREIA, A. U. &d MAFUCA, J. M. (2000). Diet and distribution of elephant in the Maputo Elephant Reserve, Mozambique. *African Journal of Ecology*, **38(3)**, 188-201.

DE BOER, W. F. & PRINS, H. T. T. (1990). Large herbivores that strive mightily but eat and drink as friends. *Oecologia*, **82**, 264-274.

DE LEEUW, P. N. (1979). Species preferences of domestic ruminants grazing Nigerian savanna. In: (AJAYI, S. S., GEERLING, C, VAN LAVEREN, L. P. & HALL, J. B., editors), *Wildlife management in savannah woodland*, pp. 207-224. Proceedings of the Ibadan/Garoua International Symposium on Wildlife Management, Sept 22-26 1975, Ibadan.

DE LEEUW, P. N. & TOTHILL, J. C. (1990). *The concept of rangeland capacity in sub-Saharan Africa: myth or reality?* Overseas Development Institute.

DE STEFANO, M. (2004). *Nicchia trofica di una comunità di ungulati selvatici del Parco W – Benin*. Msc Report. Université de Pavie.

DE WISPELAERE, G. 2001, *Carte du couvert végétal, Programme Régional des parcs du W*, carte provisoire au 1 : 250 000.

DE WISPELAERE, G., ARBONNIER, M., BARBIER, N., DULIEU, D., LEJOLY, J., MAHAMANE, A., OUABDA, J.M. & SAADOU, M. (2002). *Cartographie du couvert végétal du Complexe du "W"*. 1ère phase 01 décembre 2001 – 15 janvier 2002. Mission de Recherche, Rapport Provisoire. Programme Régional Parc – W (ECOPAS) 7 ACP RPR 742.

DE WISPELAERE, G. (2004). *Etude et cartographie de la végétation du Parc du « W » et de ses zones périphériques, Rapport de fin de travaux et notice cartographique*. Report for CIRAD, ECOPAS.

DEALY, J. E., EDGERTON, P. J. & WILLIAMS, W. G. (1986). *Use of curlleaf mountain-mahogany by Mule deer on a transition range.* Res. Note. PNW-RN-439. Portland, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.

DELANY, M. J. & HAPPOLD, D. C. D. (1979). *Ecology of African mammals.* Longman, London.

DELVINGT, W. & LOBÃO TELLO, J. L. P. (2005). *Découverte du Nord de la Centrafrique.* ECOFAC.

DELVINGT, W., HEYMANS, J. C. & SINSIN, B. (1989). *Guide du Parc national de la Pendjari.* CCE/AGRER.

DEMMENT, M. W. (1982). The scaling of ruminoreticulum size with body weight in East African ungulates. *African Journal of Ecology*, **20**, 43-48.

DEMMENT, M. W. & VAN SOEST, P. J. (1983). *Body size, digestive capacity and feeding strategies of herbivores.* Winrock International Research and Training Center, Petit Jean Mountain, Morrilton, Arkansas.

DEMMENT, M. W. & VAN SOEST, P. J. (1985). A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *The American Naturalist*, **125**, 641-672.

DESHMUKH, I. K. (1984) Common relationship between precipitation and grassland peak biomass for East and Southern Africa. *African Journal of Ecology*, **22(3)**, 181-186.

DIAMOND, J. M. (1973). Distributional ecology of New Guinea birds. *Science*, **179**, 759-769.

DIAMOND, J. M. (1975). Assembly of species communities. In : (CODY, M. L. & DIAMOND, J. M., editors), *Ecology and evolution of. communities*, pp. 342-444. Harvard University Press, Cambridge.

DIAMOND, J. M. (1986). Overview : laboratory experiments, field experiments and natural experiments. In : (DIAMOND, J. M., CASE, T. J. , HARPER & ROWE, editors), *Community ecology*, pp. 3-23. New York.

DICKMAN, C. R ., GREEN, K., CARRON, P. L., HAPPOLD, D. C. D. & OSBORNE, W. S. (1983). Coexistence, convergence and competition among Antechinus (Marsupialia) in the Australian high country. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, **12**, 79-99.

DIGGLE, P. J. (1983). *Statistical analysis of spatial point patterns.* Academic Press, London, UK.

DITCHKOFF, S. S. (2000). A decade since "diversification of ruminants": has our knowledge improved? *Oecologia*, **125(1)**, 82-84.

DOBSON, A. P. & HUDSON, P. J. (1986). Parasites, disease and the structure of ecological communities. *Tree*, **1**, 11-14.

DOLEDEC, S., CHESSEL, D. & GIMARET-CARPENTIER, C. (2000). Niche separation in community analysis : a new method. *Ecology*, **81(10)**, 2914-2927.

DORST, J. & DANDELOT, P. (1970). *A field guide to the larger mammals of Africa.* Collins, London.

DOUGLAS-HAMILTON, I. (1972). *On the ecology and behaviour of the African Elephant*. PhD Thesis,University of Oxford, Oxford.

DOUGLAS-HAMILTON, I. (1987). African elephant population study. *Pachyderm*, **8**, 1-10.

DOUGLAS-HAMILTON, I. (1996). Counting elephants from the air - total counts. In: (KANGWANA, K., editor), *Studying Elephants.* AWF Technical Handbook series, African Wildlife Foundation, Nairobi, Kenya.

DRAKE, J. A. (1990). The mechanics of community assembly and succession. *Journal of Theoretical Biology*, **147(22)**, 213-233.

DRAKE, J. A. (1991). Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *The American Naturalist*, **137(1)**, 1-26.

DRYDEN, G. M. (2003) *Near infrared reflectance spectroscopy, Applications in deer nutrition*. Report for RIRDC.

DU PLESSIS, W. P. (1999). Linear regression relationships between NDVI, vegetation and rainfall in Etosha National Park, Namibia. *Journal of Arid Environments*, **42(4)**, 235-260.

DU TOIT, J. T. & CUMMING, D. H. M. (1999). Functional significance of ungulate diversity in African savannas and the ecological implications of the spread of pastoralism. *Biodiversity and Conservation*, **8(12)**, 1643-1661.

DU TOIT, J. T. & OWEN-SMITH, R. N. (1989). Body size, population metabolism and habitat specialization among large African herbivores. The *American Naturalist*, **133**, 736-740.

DU TOIT, J. T. (1990a). Feeding height stratification among African browsing ruminants. *African Journal of Ecology*, **28**, 55-61.

DU TOIT, J. T. (1990b). The feeding ecology of a very small ruminant, the steenbuck (*Raphicerus campestris*). *African Journal of Ecology*, **31**, 35-48.

DUBLIN, H. T., MILLIKEN, T. & BARNES, R. F. W. (1995). *Four years after the CITES ban: illegal killing of elephants, ivory trade and stockpiles.* IUCN/SSC/Traffic and Chicago Zooloigical Society, Chicago.

DULIEU, D. (2004). La végétation. In : (LAMARQUE, F., editor), *Les grands mammifères du complexe WAP*, pp. 16-25. CIRAD, ECOPAS.

DUNCAN, P. (1975). *Topi and their food supply*. PhD, University of Nairobi, Kenya.

DUNCAN, P., FOOSE, T. J., GAKAHU, C. G. & LLOYD, M. (1990). Comparative nutrient extraction from forages by grazing bovids and equids: a test of the nutritional model of equid/bovid competition and coexistence. *Oecologia*, **84**, 411-418.

DUNSON, W. A. & TRAVIS, J. (1991). The role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist*, **138**, 1067-1091.

DZIECIOLOWSKI, R. (1976). Roe deer census by pellet-group counts. *Acta Theriologica*, **21**, 351-358.

EAST, R. (1984). Rainfall, soil nutrient status and biomass of large African savanna mammals. *African Journal of Ecology*, **22**, 245-270.

EAST, R. (1999). *African Antelope Database 1998.* IUCN/SSC Antelope Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN.

EAST, R. & ESTES, R. D. (1990). Objectives, scope and limitations for antelope survey. In : (EAST, R., editor), *Antelopes global survey and regional action plans, Part 3, West and Central Africa*, pp. 1-4. IUCN/SSC Antelope Specialist Group, Gland.

EDGE, W. D. & MARCUM, C. L. (1989). Determining elk distribution with pellet-group and telemetry techniques. *The Journal of Wildlife Management*, **53(3)**, 621-624.

EGO, W. K., MBUVI, D. M. & KIBET, P. F. K. (2003). Dietary composition of wildebeest (*Connochaetes taurinus*), kongoni (*Alcelaphus buselaphus*) and cattle (*Bos indicus*), grazing on a common ranch in south-central Kenya. *African Journal of Ecology*, **41**, 83-92.

ELLIS, A. M. & BERNARD, R. T. F. (2005). Estimating the density of kudu (*Tragelaphus strepsiceros*) in subtropical thicket using line transect surveys of dung and DISTANCE software. *African Journal of Ecol*ogy, **43**, 362-368.

ELLIS, J. E. & SWIFT, D. M. Stability of African pastoral ecosystems: alternate paradigms and implications for development. *Journal of Range Management*, **40**, 450-459.

ELLIS, J. E., WIENS, J. A., RODELL, C. F. & ANWAY, J. C. (1976). Conceptual model of diet selection as an ecosystem process. *Journal of theoretical biology*, **60(1)**, 93-108.

ELTON, C. S. (1927). *Animal ecology.* Sidgwick and Jackson, London.

ELTRINGHAM, S. K. (1979). *The ecology and conservation of large African mammals.* The MacMillan Press Ltd.

ESTES, R. D. (1997). *The behavior guide to african mammals.* Russel Friedman Books, South Africa.

FAGE, J. D. (1966). *An introduction to the history of West Africa.* Cambridge University Press, Cambridge.

FEER, F. (1995). Seed dispersal in African forest ruminants. *Journal of Tropical Ecology*, **11**, 683-689.

FERRAR, A. A. & WALKER, B. H. (1974). An analysis of of herbivore/habitat relationships in Kyle National Park, Rhodesia. *Journal of the South African Management Association*, **4** , 137-147.

FISCHER, F. & LINSENMAIR, K. E. (2001). Decreases in ungulate population densities. Examples from the Comoé National Park, Ivory Coast. *Biological Conservation*, **101**, 131-135.

FJELDSA, J. & LOVETT, J. C. (1997). Biodiversity and environmental stability. *Biodiversity and Conservation*, **6(3)**, 315-323.

FLEISCHNER, T. L. (1994). Ecological costs of livestock grazing in western north America. *Conservation Biology*, **8(3)**, 629-644.

FOOSE, T. J. (1982). *Trophic strategies of ruminant versus non-ruminant ungulates*. PhD Thesis, University of Chicago.

FORNARA, D. A. (2005). *Ungulate browsing as an ecosystem process: browser-plant-soil interactions in a southern African savanna*. PhD Thesis, University of Pretoria.

FORTIN, D., FRYXELL, J. M., O'BRODOVICH, L. & FRANDSEN, D. (2003). Foraging ecology of bison at the landscape and plant community levels: The applicability of ernegy maximisation principles. *Oecologia*, **134**, 219-227.

FOX, B. J. & BROWN, J. H. (1993). Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos*, **67**, 358-370.

FRANK, D. A., MCNAUGHTON, S. J. & TRACY, B. F. (1998). The ecology of the Earth's grazing ecosystems, profound functional similarities exist between the Serengeti and Yellowstone. *BioScience*, **48(7)**, 513-521.

FRITZ, H. & DUNCAN, P. (1994). On the carrying capacity for large ungulates of African savanna ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, **256**, 77-82.

FRITZ, H. (1991). *Facteurs biotiques déterminant la structure des peuplements : le cas des grands ongulés de savanes africaines*. DEA thesis, Université Paris.

FRITZ, H. (1997). Low ungulate biomass in west African savannas : primary production or missing megaherbivores or large predators species ? *Ecography*, **20(4)**, 417-421.

FRITZ, H. and DUNCAN, P. (1994). On the carrying capacity for large ungulates of African savanna ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, **256**, 77-82.

FRITZ, H., DEGARINE, M. & LETESSIER, G. (1996). Habitat use by sympatric wild and domestic herbivores in an African savanna woodland : the influence of cattle spatial behaviour. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 589-598.

FRITZ, H., DUNCAN, P., GORDON, I. J. & ILLIUS, A. W. (2002). Megaherbivores influence trophic guilds structure in African ungulate communities. *Oecologia*, **131**, 620-625.

FROST, T. M., DE ANGELIS, D. L., BARTELL, S. M. & HALL, D. J. & HURLBERT, S. H. (1988). Scale in the design and interpretation of aquatic community research. In : (CARPENTER, S. R., editor), *Complex interactions in lake communities*, pp. 228-258. Spring-Verlag, New York, NY.

FRYXELL, J. M. (1987). Food limitation and demography of a migratory antelope, the white-eared kob. *Oecologia*, **72(1)**, 83-91.

FRYXELL, J. M. (1991). Forage quality and aggregation by large herbivores. *The American Naturalist*, **138(2)**, 478-498.

GAGNON, M. & CHEW, A. E. (2000). Dietary preferences in extant African bovidae. *Journal of Mammalogy*, **81(2)**, 490–511.

GANZHORN, J. U., MALCOMBER, S., ANDRIANANTOANINA, S. M. & GOODMAN, S. M. (1997). Habitat characteristics and lemur species richness in Madagascar. *Biotropica*, **29(3)**, 331-343.

GASAWAY, W. C., GASAWAY, K. T. & BERRY, H. H. (1996). Persistent low densities of plains ungulates in Etosha National Park, Namibia: testing the food-regulating hypothesis. *Canadian Journal of Zoology*, **74**, 1556-1572.

GASTON, K. J. & BLACKBURN, T. M. (1999). A critique for macroecology. *Oikos*, **84(3)**, 353-368.

GAUSE, G. F. (1935). *Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie.* Hermann, Paris.

GAUTIER, J.-Y. (1982). *Socioécologie, l'animal social et son univers.* Privat, Toulouse.

GEIST, V. (1974). On the relationships of social evolution and and ecology in ungulates. *American Zoology*, **14**, 205-220.

GEORGIADIS, N., Hack, M. &Turpin, K. (2003). The influence of rainfall on zebra population dynamics: implications for management. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 125-136.

GETZ, W. M., FORTMANN, L., CUMMING, D., DU TOIT, J., HILTY, J., MARTIN, R., MURPHEE, M., OWEN-SMITH, N., STARFIELD, A. M. & WESTPHAL, M. I. (1999). Conservation : Sustaining natural and human capital: villagers and scientists. *Science*, **283**, 1855-1856.

GIGLINI, T. & ALLORE, E. (1998). *1997/1998 large mammal survey report/interpretation of W National Park, Niger*.

GILLER, P. S. & GEE, J. H. R. (1987). The analysis of community organization: The influence of equilibrium, scale and terminology. In : (GILLER, P. S. & GEE, J. H. R., eds.), *Organization of communities*, pp. 519-542. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.

GODFRAY, H. C. J. & LAWTON, J. H. (2001). Scale and species numbers. *Trends in Ecology & Evolution* **16(7)**, 400-404.

GORDON, I. J. & ILLIUS, A. W. (1988). Incisor arcade structure and diet selection in ruminants. *Functional Ecology*, **2**, 15-22.

GORDON, I. J. & ILLIUS, A. W. (1994). The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants. *Oecologia*, **98**, 167-175.

GORDON, I. J. & ILLIUS, A. W. (1996). The nutritional ecology of African ruminants: a reinterpretation. *Journal of Animal Ecology*, **65**, 18-28.

GOREAUD, F. & PÉLISSIER, R. (2003). Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K12-function: population independance vs.random labelling hypotheses. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 681-692.

GRANGE, S., DUNCAN, P., GAILLARD, J.M., SINCLAIR, A. R. E., GOGAN, P. J. P., PACKER, C., HOFER , H. & East, M. (2004). What limits the Serengeti zebra population? *Oecologia*, **140(3)**, 523-532.

GREGOIRE J-M., A. FOURNIER, H. E & SAWADOGO, L. (2003). *Caractérisation de la dynamique des feux et de l'évolution du couvert dans le Parc du W : Burkina Faso, Bénin et Niger*. Rapport de mission d'expertise pour l'étude des feux de brousse et leur utilisation dans le cadre d'une gestion raisonnée des aires protégées du Complexe WAP. Centre Commun de Recherche de l´Union Européenne (Ispra - Italie), Institut de Recherche pour Développement (France), Département Productions Forestières (Burkina Faso).

GREEN, A. A. & CHARDONNET, B. (1990). Benin. In : (EAST, R., editor), *Antelopes: global survey and regional action plans, part 3: West and Central Africa*, pp. 78-82. IUCN, Gland.

GREENACRE, M. J. & VRBA, E. S. (1984). Graphical display and interpretation of antelope census data in African wildlife areas, using correspondence analysis. *Ecology*, **65(3)**, 984-997.

GRETTENBERGER, J. (1984). W National Pak in Niger - a case for urgent assistance. *Oryx*, **18**, 230-236.

GRETTENBERGER, J. F. & NEWBY, J. E. (1990). Niger. In : (EAST, R., editor), *Antelopes: global survey and regional action plans, part 3: West and Central Africa*, pp. 14-22. IUCN, Gland.

GRETTENBERGER, J. F. (1991). Niger. *Gnusletter*, **10(1)**, 13-14.

GRINNELL, J. (1904). The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee. *Auk*, **21(3)**, 364-382.

GRINNELL, J. (1917). The niche relationships of the California trasher. *Auk*, **34**, 427-433.

GRUBB,P. (2005). Orders Perissodactyla, Artiodactyla. In (WILSON, D. E. & REEDER, D. M., editors), Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference. 3d Edition. Vol. 1. 629-722.

GUILLET, C., BERGSTRÖM, R., CEDERLUND, G., BERGSTRÖM, J. & BALLON, P. (1995). Comparison of telemetry and pellet-group counts for determining habitat selectivity by roe deer (*Capreolus capreolus*) in winter. *Gibier faune sauvage*, **12(4)**, 253-269.

GUREVITCH, J., MORRISON, J. A. & HEDGES, L. V. (2000). The interaction between competition and predation: a meta-analysis of field experiments. *The American Naturalist*, **155(4)**, 435-453.

GUREVITCH, J., MORROW, L. L., WALLACE, A. & WALSH, J. S. (1992). A meta-analysis of competition in field experiments. *The American Naturalist*, **140(4)**, 539-572.

GWYNNE, M. D. & BELL, R. H. V. (1968). Selection of grazing components by grazing ungulates in the Serengeti National Park. *Nature*, **220**, 390.

HAGENER, L. I. (1990a). *1990 large mammal census, Park W Niger*. Report for Peace Corps, Niger. Niamey.

HAGENER, L. I. (1990b). *A road segment break dowwn of 1987 to 1990 census data*. Report for Peace Corps, Niger. Niamey.

HAIRSTON, N. G., SMITH, F. E. & SLOBODKIN, L. B. (1990). Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, **94(879)**, 421-425.

HAIRSTON, N. G. (1980). The experimental test of an analysis of field distributions: competition in terrestrial salamanders. *Ecology*, **61**, 817-826.

HALILOU MALAM GARBA, H. (2006). *La predation du betail domestique par les grands carnivores dans la zone peripherique du parc regional du W composante du niger*. Rapport de fin d'études, Ecole Nationale Des Eaux Et Forets De Dinderesso, Burkina Faso.

HALL, L., KRAUSMAN, P. & MORRISON, M. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, **25(1)**, 173-182.

HARDIN, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, **131**, 1291-1297.

HASKELL, J. P., RITCHIE, M. E. & OLFF, H. (2002). Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges. *Nature*, **418**, 527-530.

HASTINGS, A. (1987). Can competition be detected using species co-occurrence data? *Ecology*, **68(1)**, 117-123.

HAUSSER, J. (1995). *Säugetiere des Schweiz – Mammifères de la Suisse – Mammiferi della Swizzera.* Birkhäuser Verlag, Basel.

HEMAMI, M. R. , WATKINSON, A. R. & DOLMAN, P. M. (2004). Habitat selection by sympatric muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in a lowland commercial pine forest. *Forest Ecology and Management*, **194(1-3)**, 49-60.

HEMPE, J. (1975). *A brief history of Niger's National Park W - Evacuated villages, wildlife abundance, poaching and illegal grazing*. Report for Peace Corps in Niger.

HESPENHEIDE, H. A. (1973). Ecological inferences from morphological data. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 213-229.

HIBERT, F., DE VISSCHER, M. N. & ALLEAUME, S. (2004). The wild ungulate community in the Niger W regional park. In : (CHARDONNET, B. & CHARDONNET, P., editors), *Antelope Survey Update,* pp. 31-35. Report for IUCN/SSC Antelope Survey group. 9 November 2004.

HILBORN, R., ARCESE, P., BORNER, M., HANDO, J., HOPCRAFT, G., LOIBOOKI, M., MDUMA, S. & SINCLAIR, A. R. E. (2006). Effective enforcement in a conservation area. *Science*, **314**, 1266.

HIRST, S. M. (1975). Ungulate-habitat relationships in a South African woodland/savanna ecosystem. *Wildlife Monographs*, **44**, 60.

HIRZEL, A., HAUSSER, J., CHESSEL, D. & PERRIN, N. (2002). Ecological-niche factor analysis : how to compute habitat suitability maps without absence data ? *Ecology*, **83(7)**, 2027-2036.

HOFMANN, R. R. (1968). Comparisons of rumen and omasum structure in East African game ruminants in relation to their feeding habitats. *Symposium of the Zoological Society of London*, London, 79-94.

HOFMANN, R. R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive systems. *Oecologia*, **78**, 443-476.

HOLMES, J. C. & PRICE, P. W. (1986). Communities of parasites. In: (ANDERSSON, D. J. & KIKKAWA, J., editors.), *Community Ecology: Pattern and Process*, pp. 187-213. Blackwell, Oxford.

HOUINATO, M. & SINSIN, B. (2000). La pression Agro-pastorale sur la zone riveraine de la Réserve de la Biosphère de la Pendjari. *Tropicultura*, **18(3)**, 112-117.

HUNTER, J. M. (1966). River blindness in Nangodi, Northern Ghana: a hypothesis of cylical advance and retreat. *Geographical Review*, **56**, 398-416.

HUNTER, M. D. & PRICE, P. W. (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, **73(3)**, 724-732.

HUNTLY, N. J. (1991). herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **22**, 477-504.

HUSTON, M. A. (1999). Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, **86(3)**, 393-401.

HUTCHINSON, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium Quantitative Biology*, **22**, 415-427.

HUTCHINSON, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals. *The American Naturalist*, **93**, 145-159.

ILLIUS, A. W. (1997). Physiological adaptation in savanna ungulates. *Proceedings of the Nutrition Society*, **56(3)**, 1041-1048.

ILLIUS, A. W. & GORDON, I. J. (1987). The allometry of food intake in grazing ruminants. *Journal of Animal Ecology*, **56**, 989-999.

ILLIUS, A. W. & GORDON, I. J. (1992). Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: evolution of body size and competitive interactions. *Oecologia*, **89**, 428-434.

ILLIUS, A. W. & GORDON, I. J. (1993). Diet selection in mammalian herbivores: constraints and tactics. In : (HUGHES, R. N., editor), chap. 8, *Diet selection, an interdisciplinary approach to foraging behaviour*, pp. 157-181. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

ILLIUS, A. W. & O'CONNOR, T. G. (2000). Resource heterogeneity and ungulate population dynamics. *Oikos*, **89(2)**, 283-294.

JACHMANN, H. & BELL, R. A. V. (1979). The assessment of elephant numbers and occupancy by means of dropping counts in the Kasungu National Park, Malawi. *African. Journal of Ecology*, **17**, 231-239.

JACHMANN, H. & BELL, R. A. V. (1984). The use of elephants droppings in assessing numbers, occupancy and age structure: a refinement of the method. *African. Journal of Ecology*, **22**, 127-141.

JACHMANN, H. (2002). Comparison of aerial counts with ground counts for large African herbivores. *Journal of Applied Ecology*, **39(5)**, 841-852.

JANIS, C. M & EHRHARDT, D. (1988). Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preference in ungulates. *Zoological journal of the Linnean Society*, **92(3)**, 267-284.

JANZEN, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104(940)**, 501-528.

JARMAN, P. J. & SINCLAIR, A. R. E. (1979). Feeding strategy and the pattern of resource partitioning in ungulates. In : (SINCLAIR, A. R. E. & NORTON-GRIFFITHS, M., editors), *Serengeti: dynamics of an ecosystem*, pp. 130-163. University of Chicago Press, Chicago.

JARMAN, P. J. (1974). The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, **48**, 215-266.

JARRIGE, R. (1980). *Alimentation des ruminants.*Paris.

JEWEL, P. A. (1980). Ecology and management of game animals and domestic livestock in African savannas. In : (HARRIS, D. R., editor), *Human ecology in savanna environments*, pp. 353-381. Academic Press, London.

JOHNSON, D. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, **61(1)**, 65-71.

JOHNSON, J. J., SEIP, D. R. & BOYCE, M. S. (2004). A quantitative approach to conservation planning : using resource selection functions to map the distribution of mountain caribou at multiple scales. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 238-251.

JONES, D. M. (1973). Destruction in Niger. *Oryx*, **12**, 227-233.

JONES, M., MANDELIK, Y. & DAYAN, T. (2001). Coexistence of temporally partitioned spiny mice: roles of habitat structure and foraging behaviour. *Ecology*, **82(8)**, 2164-2176.

JONES, O. R., PILKINGTON, J. G. & CRAWLEY, M. J. (2006). Distribution of a naturally fluctuating ungulate population among heterogeneous plant communities:ideal and free? *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1387-1392.

JUNG, H. G. (1977). Responses of mammalian herbivores to secondary plant compounds. *Biologist*, **59**, 123-136.

KASPARI, M., O'DONNELL, S. & KERCHER, J. R. (2000). Energy, density, and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient. *The American Naturalist*, **155(2)**, 280-293.

KAY, R. N. B. (1987). Weights of salivary glands in some ruminant animals. *Journal of Zoology (London)*, **211**, 431-436.

KENNEDY, M. & GRAY, R. D. (1993). Can ecological theory predict the distribution of foraging animals ? A critical analysis of experiments on the Ideal Free Distribution. *Oikos*, **68**, 158-166.

KERR, J. T. & OSTROVSKY, M. (2003). From space to species: ecological applications for remote sensing. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 299-305.

KHAN, J. A., CHELLAM, R., RODGERS, W. A. & JOHNSINGH, A. J. T. (1996). Ungulate densities and biomass in the tropical dry deciduous forests of Gir, Gujarat, India. *Journal of Tropical Ecology*, **12(1)**, 149-162.

KIE, J. G., EVANS, C. J., LOFT, E. R. & MENKE, J. W. (1991). Foraging behaviour by mule deer: the influence of cattle grazing. *Journal of Wildlife Management*, **55**, 665-674.

KLEIBER, M. (1961). The fire of life. John WILEY, New York, USA.

KNOOP, M.-C. & OWEN-SMITH, N. (2006). Foraging ecology of roan antelope: key resources during critical periods. *African Journal of Ecology*, **44**, 228-236.

KOHN, M. H., YORK, E. C., KAMRADT, D. A., HAUGHT, G., SAUVAJOT, R. M. & WAYNE, R. K. (1999). Estimating population size by genotyping faeces. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, **266**, 657-663.

KOSTER, S. (1977). *The ecology of Parc National du W du Niger*. M.Sc. Thesis, Michigan State University, USA.

KOTLER, B. P. & BROWN, J. S. (1999). Mechanisms of coexistence of optimal foragers as determinants of local abundances and distributions of desert granivores. *Journal of Mammalogy*, **80(2)**, 361-374.

KOTLER, B. P., BROWN, J. S. & SUBACH, A. (1993). Mechanisms of species coexistence of optimal foragers: temporal partitioning by two species of sand dune gerbils. *Oikos*, **67**, 548-556.

KOTLIAR, N. B. & WIENS, J. A. (1990). Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure: A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity. *Oikos*, **59(2)**, 253-260.

KREMEN, C., MERENLENDER, A. M. & MURPHY, D. D. (1994) Ecological monitoring: a vital need for integrated conservation and development programs in the tropics. *Conservation Biology*, **8**, 388-397.

LACROIX, F. (1993). *Inventaire aérien national des éléphants et de la grande faune au Burkina Faso*. Veterinary Thesis, Ecole Nationale vétérinaire de Nantes.

LAMARQUE, F. (2004). *Les grands mammifères du complexe WAP*. CIRAD/ECOPAS.

LAMPREY, H. F. (1963). Ecological separation of the large mammal species in the Tarangire Game Reserve, Tanganyika. *East African Wildlife Journal*, **1**, 63-92.

LARTIGES, A. & POILECOT, P. (1997). Evolution récente de la grande faune dans le Parc national de la Comé, en Côte-d'Ivoire. *Bulletin mensuel de l'Office national de la chasse*, **226**, 20-31.

LAWLOR, L. R. & MAYNARD-SMITH, J. (1976). The coevolution and stability of competing species. *The American Naturalist*, **110**, 79-99.

LAWS, R. M. (1970). Elephants as agent of habitat and landscape change in East Africa. *Oikos*, **21**, 1-15.

LAWTON, J. H. (1983). Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, **28**, 23-29.

LE HOUÉROU, H. N. (1989). *The grazing land ecosystems of the African Sahel.* Series: Ecological Studies. Springer Verlag, New York.

LEADER-WILLIAMS, N. (1988). Allocation of resources for conservation. *Nature*, **336**, 533-535.

LEADER-WILLIAMS, N. (1993). The cost of conserving elephants. *Pachyderm*, **17**, 30-34.

LEIGH, G. E. (1975). Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **6**, 67-86.

LELOUP, S. J. L. E. & T' MANNETJE, L. (1995). Primary production of rangeland in southern Mali: a study of methodology. *Tropical Grassland*, **29**, 177-182.

LEUTHOLD, W. (1978). Ecological separation among browsing ungulates in Tsavo East National Park, Kenya. *Oecologia*, **35**, 241-252.

LEVAUX, P. (1990). *Etude des relations faune-végétation sur transects au Parc National de la Pendjari (Bénin)*. Mémoire, IAM.

LEVIN, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73(6)**, 1943-1967.

LEVIN, S. A. & PAINE, R. T. (1974). Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **71(7)**, 2744-2747.

LIMA, S. L. & DILL, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68(4)**, 619-640.

LINDSTEDT, S. L. & BOYCE, M. S. (1985). Seasonality, fasting endurance, and body size in mammals. *The American Naturalist*, **125**, 873-878

LOFT, E. & KIE, J. (1988). Comparaison of pellet-group and radio-triangulation methods for assessing deer habitat use. *Journal of Wildlife Management*, **52(3)**, 524-527.

LOFT, E. R., MENKE, J. W. & KIE, J. G. (1991). Habitat shifts by mule deer: the onfluence of cattle grazing. *Journal of Wildlife Management*, **55(1)**, 16-26.

LOTWICK, H. W. & SILVERMAN, B. W. (1982). Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society*, **B44**, 406-413.

LUNGREN, C. G. (1997). *Guide pratique provisoire pour le plan de brûlis au ranch de gibier de Nazinga*. Ranch de Nazinga.

LUNT, N., BOWCAETT, A. E. & PLOWMAN, A. B. (2006). Implications of assumption violation in density estimates of antelope from dung-heap counts : a case study on grey duiker (*Sylvicapra Grimmia*) in Zimbabwe. *African Journal of Ecology*, **45**, 382-389.

LYELL, C. (1832). *Principles of Geology* - Volume 2. John Murray. London.

MacARTHUR, R. H. (1970). Species-packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology*, **1**, 1-11.

MacARTHUR, R. H. (1972). *Geographical ecology.* Harper & Row, New York.

MacARTHUR, R. H. & LEVINS, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**, 377-385.

MacARTHUR, R. H. & PIANKA, E. R. (1966). On the optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, **100**, 603-609.

MacARTHUR, R. H., ROBBINS, C. T., HAGERMAN, A. E. & HANLEY, T. A. (1993). Diet selection by a ruminant generalist browser in relation to plant chemistry. *Canadian Journal of Zoology*, **71(11)**, 2236-2243.

MacARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. (1967). *The theory of island biogeography.* Princeton University Press.

MacCRACKEN, J. G. & VAN BALLENBERGHE, V. (1987). Age- and sex-related differences in fecal pellet dimension of moose. *Journal of Wildlife Manag*ement, **51**, 360-364.

MacFARLANE, W. V. & HOWARD, B. (1972). Comparative water and energy economy of wild and domestic mammals. *Symposia of the Zoological Society of London*, **31,** 261-296.

MADHUSUDAN, M. D. (2004). Recovery of wild large herbivores following livestock decline in a tropical Indian wildlife reserve. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 858-869.

MAHAMANE, A. (2005). *Etudes floristique, phytosociologique et phytogéographique de la végétation du Parc Régional du W du Niger*. PhD thesis. Université Libre de Bruxelles.

MAILLARD, D., CALENGE, C., BEMADJIM NGAKOUTOUM, E., BROSSE, C., KIRDA, P. & MORRIER, A. (2000). *Comparaison de deux méthodes de suivi des populations animales au parc National du Faro (Cameroun): le line transect et l'indice kilométrique*. Report for ENGREF/WWF. Cameroun.

MAILLARD, D., CALENGE, C., JACOBS, T., GAILLARD, J. M. & MERLOT, L. (2001). The kilometric index as a monitoring tool for populations of large terrestrial animals: a feasibility test in Zakouma National Park, Chad. *African Journal of Ecology*, **39**, 1-4.

MANLY, B., MC DONALD, L. & THOMAS, D. (2002). *Resource selection by animals*. Chapman and Hall, London, England.

MARQUES, F. F. C., BUCKLAND, S. T., GOFFIN, D., DIXON, C. E., BORCHERS, D. L., MAYLE, B. A. & PEACE, A. J. (2001). Estimating deer abundance from line transect surveys of dung: sika deer in southern Scotland. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 349-363.

MATTHEWS, W. J. (1998). *Patterns in freshwater fish ecology.* Chapman & Hall, New-York.

MATTSON, W. J. (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 119-161

MAY, R. M. C. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press.

MAYLE, B. A. & PEACE, A. J. (1999). Recent progress in determining deer population size: Factors influencing faecal pellet group decay. In : (ZOMBORSKY, Z., editor), *Advances in Deer Biology, Proceedings of the 4th International Deer Biology Congress, 1998, Hungary, Kaposvr*. pp. 57-62.

McCOY, E. D. & BELL, S. S. (1991). Habitat structure: The evolution and diversification of a complex topic. In: (BELL, S. S., McCOY, E. D. & MUSHINSKY, H. R., editors), *Habitat structure: The physical arrangement of objects in space* (Population & Community Biology Series: 8), 3-27. Chapman & Hall, London.

McNAUGHTON, S. J. (1976). Serengeti migratory wildebeest: facilitation of energy flow by grazing. *Science*, **191**, 92-94.

McNAUGHTON, S. (1992). The propagation of disturbance in savannas through foodwebs. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 301-314.

McNAUGHTON, S. J. & GEORDIADIS, N. J. (1986). Ecology of African grazing and browsing mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 39-65.

McNAUGHTON, S. J. & GEORDIADIS, N. J. (1992). The propagation of disturbance in savannas through foodwebs. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 301-314.

McNAUGHTON, S. J., RUESS, R. W. & SEAGLE, S. W. (1988). Large mammals and process dynamics in African ecosystems. *BioScience*, **38(11)**, 794-800.

McNAUGHTON, S. J., BANYIKWA, F. F. & McNAUGHTON, M. M. (1998). Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecology*, **79(2)**, 587-592.

MDUMA, S. A. R., SINCLAIR, A. R. E. & HILBORN, R. (1999). Food regulates the Serengeti wildebeest: a 40-year record. *Journal of Animal Ecology*, **68(6)**, 1101-1122.

MENGE, B. A. & SUTHERLAND, J. P. (1976). Species diversities gradients : synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *The American Naturalist*, **110**, 351-369.

MENGE, B. A. & SUTHERLAND, J. P. (1987). Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist*, **130**, 730-757.

MENGUE-MEDOU, C. (2006). Les aires protégées en Afrique : perspectives pour leur conservation. *VertigO (revue des sciences de l'environnement sur le WEB), accès au site le 12/06/2006, http://www.vertigo.uqam.ca/vol13no1/art7vol13n1/c_mengue-medou.html*, 3 (1) : 1-14.

MEOT, A., CHESSEL, D. & SABATIER, R. (1993). Opérateurs de voisinage et analyse des données spatio-temporelles. In : (LEBRETO N , J. D. & ASSELAIN, B., editors), *Biométrie et environnement*, pp. 45-72. Masson, Paris.

MICHEL, J. F. (2000). Les dénombrements d'animaux domestiques, une revue. *Revue d´Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux*, **53(1)**, 55-66.

MICHELOT, A. (2001). *Etude de faisabilité concernant le projet de proposition de réserve de biosphère transfrontalière dans la région du "W" du Niger (Bénin, Burkina Faso, Niger)*. Report for UNESCO/MAB. Paris.

MILCHUNAS, D. G., VARNAMKHASTIL, A. S., LAUENROTHL, W. K. & GOETZ, H. (1995). Forage quality in relation to long-term grazing history, current-year defoliation, and water resource. *Oecologia*, **101(3)**, 366-374.

MILICH, L. & WEISS, E. (2000). GAC NDVI interannual coefficient of variation (CoV) images: ground truth sampling of the Sahel along north-south transects. *International Journal of Remote Sensing*, **21**, 235-260.

MILINSKI, M. & PARKER, G. A. (1991). Competition for resources. In: (KREBS, J. R. & DAVIES, N. B., editors), *Behavioural ecology. An evolutionary approach*, pp. 137-168. Blackwell Science, Oxford.

MILLIGAN, K., AJAYI, S. S. & HALL, J. B. (1982). Density and biomass of large herbivore community in Kainji Lake National Park, Nigeria. *African Journal of Ecology*, **20**, 1-12.

MISHRA, C. (2001). *High altitude survival, conflicts between pastoralism and wildlife in the Trans-Himalaya*. PhD Thesis, Wageningen University.

MISHRA, C., VAN VIEREN, S. E., KETNER, P., HEITKÖNIG, M. A. & PRINS, H. T. T. (2004). Competition between domestic livestock and wild bharal *Pseudois nayaur* in the Indian Trans-Himalaya. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 344-354.

MOEHLMAN, P. D. (2002). *Equids: zebras, asses, and horses: status and conservation action plan.* IUCN/SCC Equid Specialists Group, IUCN, Gland, Switzerland.

MORRIS, D. W. (1996). Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection. *Ecology*, **77(8)**, 2352-2364.

MORRIS, D. W. (2007). Ecological scale and habitat use. *Ecology*, **68**, 362-369.

MORRISON, M. (2001). A proposed research emphasis to overcome the limits of wildlife-habitat relationships studies. *Journal of Wildlife Management*, **65(4)**, 613-623.

MOULTON, M. P. & PIMM, S. L. (1986). The extent of competition in shaping an introduced avifauna. In : (DIAMOND, J. & CASE, T. J. editors), *Community Ecology*. Harper and Row, New York.

MUBALAWA, L. & SIKUBWABO, C. (2002)/ Rate of decay of elephant dung in the central sector of Parc National des Virungas, Democratic Republic of Congo. *Pachyderm*, **33**, 43-49.

MURRAY, M. G. & BROWN, D. (1993). Niche separation of grazing ungulates in the Serengeti : an experimental test. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 380-389.

MURRAY, M. G. & ILLIUS, A. W. (2000). Vegetation modification and resource competition in grazing ungulates. *Oikos*, **89**, 501-508.

MWALYOSI, R. B. B. (1992). Influence of livestock grazing on range conditions in south-west Masailand, Northern Tanzania. *Journal of Applied Ecology*, **29**, 581-588.

MWANGWI, E. M. M. & WESTERN, D. (1998). Habitat selection by large herbivores in Lake Nakuru National Park, Kenya. *Biodiversity and Conservation*, **7**, 1-8.

NEFF, D. J. (1968). The pellet-group count technique for big game trend, census, and distribution, a review. *Journal of Wildlife Management*, **32**, 597-613.

NEWBY, J. (2005). Espaces pastoraux et aires protégées : du jeu politique aux enjeux de conservation de la faune. *CIRAD/LEAD electronic conference: "Cohabitation ou compétition entre la faune sauvage et les éleveurs...Où en est-on aujourd'hui ?"*- contribution of the 04/01/2005.

NORTON-GRIFFITHS, M. (1978). *Counting Animals, Handbooks on techniques currently used in African wildlife ecology, No. 1*. African Wildlife Leadership Foundation, Nairobi.

NUMMELIN, M. (1990). Relative habitat use of duikers, bush pigs, and elephants in virgin and selectively logged areas of the Kibale Forest, Uganda. *Tropical Zoology*, **3(2)**, 111-120.

ODUM, E. P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**, 262-270.

OINDO, B. O. (2002a). Patterns of herbivore species richness in Kenya and current ecoclimatic stability. *Biodiversity and Conservation*, **11**, 1205-1221.

OINDO, B. O. (2002b). Predicting mammal species richness and abundance using multi-temporal NDVI. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, **68(6)**, 623-629.

OLFF, H. & RITCHIE, M. E. (1998). Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 261-265.

OLFF, H. & RITCHIE, M. E. (2000). Fragmented nature : Consequences for biodiversity. 3rd International Workshop on Sustainable Land Use Planning, Wageningen 2000.

OLFF, H., RITCHIE, M. E. & PRINS, H. T. T. (2002). Global environmental controls of diversity in large herbivores. *Nature*, **415**, 901-904.

OLIVIER, R. C. D. & LAURIE, W. A. (1974). Habitat utilisation by hippopotamus in the Mara river. *East African Wildlife Journal*, **12**, 249-271.

OSEMEOBO, G. J. (1988). Impacts of multiple forest land use on wildlife conservation in Bendel State, Nigeria. *Biological Conservation*, **45**, 209-220.

OWEN-SMITH, R. N. (1977). On territoriality in ungulates and an evolutionary model. *The Quarterly Review of Biology*, **52(1)**, 1-38.

OWEN-SMITH, R. N. (1979). Assessing the foraging efficiency of a large herbivore, the kudu. *African Journal of Wildlife Research*, 9, 102-1l0.

OWEN-SMITH, R. N. (1982). Factors influencing the consumption of plant products by large herbivores. In : (HUNTLEY, B. J. & Walker, B. J., editors), *Ecology of tropical savannas*, pp. 359-404. Springer Verlag, Berlin, Germany.

OWEN-SMITH, R. N. (1988). *Megaherbivores, the influence of very large body size on ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.

OWEN-SMITH, R. N. (1989). Morphological factors and their consequences for ressource partitioning among african savanna ungulates: a simulation modelling approach. In : (D.W. MORRIS, Z. A. B. J. F. &. M. R. W., editors), *Patterns in the Structure of Mammalian Communities*, pp. 155-165. Texas Tech University Press, Lubbock.

OWEN-SMITH, N. (1990). Demography of large herbivore, the kudu, in relation to rainfall. *Journal of Animal Ecology*, **59**, 893-913.

OWEN-SMITH, R. N. (1991). Grazers and browsers: ecological and social contrasts among African ruminants. *Ongules/Ungulates*, **91**, 175-181.

OWEN-SMITH, N. (1992). Grazers and browsers: ecological and social contrasts among African ruminants. In : (SPITZ, F., JANEAU, G., GONZALES, G. & AULAGNIER, S., editors), *Ongulés / Ungulates*, pp. 175-181. SFEPM - IRGM, Paris, Toulouse.

OWEN-SMITH, N. (1993). Overcoming limitations on the productictivity of browsing ungulates in African savanna vegetation. *Proceedings of the XVII international grassland congress 1993*, 2094-2095.

OWEN-SMITH, N. & COOPER, S. M. (1987). Palatability of woody plants to browsing ruminants in a South African savanna. *Ecology*, **68**, 319-331.

OWEN-SMITH, N. & COOPER, S. M. (1989). Nutritional ecology of a browsing ruminant, the kudu (*Tragelaphus strepsiceros*), through the seasonal cycle. *Journal of Zoology*, **219(1)**, 29-43.

PARAA, R. (2006). Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores. In : (MONTGOMERY, G. G., editor), *The ecology of arboreal folivores*, pp. 205-229. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

PAINE, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, **100(910)**, 65-75.

PAINE, R. T. (1971). A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology*, **52(6)**, 1096-1106.

PAINE, R. T. & LEVIN, S. A. (1981). Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs*, **51(2)**, 145-178.

PARTEL, M., ZOBEL, M., ZOBEL, K. & van der MAAREL, E. (1996). The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos*, **75(1)**, 111-117.

PAYNE, W. J. A. & HODGES, J. (1997). *Tropical cattle: origin, breeds and breeding policies.* Blackwell Scientific Publications, Oxford.

PEACE CORPS (1982). *Cattle in park W, Niger*. Report for Peace Corps in Niger.

PÉLISSIER, R. & GOREAUD, F. (2001). A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 99-108.

PÉREZ-BARBERÍA, F. J. & GORDON, I. J. (1999). The functional relationship brewteen feeding type and jaw and cranial morphology in ungulates. *Oecologia*, **118**, 157-165.

PEREZ-BARBERIA, F. J. & GORDON, I. J. (2001). Relationships between oral morphology and feeding style in the ungulata: A phylogenetically controlled evaluation. *Proceedings: Biological Sciences*, **268**, 1023-1032.

PETTORELLI, N., GAILLARD, J. M., MYSTERUD, A., DUNCAN, P., STENSETH, N. C., DELORME, D., VAN LAERE, G., TOÏGO, C. & KLEIN, F. (2006). Using a proxy of plant productivity (NDVI) to find key preriods for animal performance: the case of roe deer. *Oikos*, **112(3)**, 565-572.

PFIRMAN, E., HOGUE, J. & SEE, L. (1999). *Windisp 4, Map and image display and analysis software.* http:/ag.arizona.edu/~epfirman/windisp3.html.

PHILLIPSON, J. (1975). Rainfall, primary production and carrying capacity of Tsavo National Park (East), Kenya. *East African Wildlife Journal*, **18 (3 & 4)**, 171-201.

PLUMPTRE, A. J. & HARRIS, S. (1995). Estimating the biomass of large mammalian herbivores in a tropical montane forest, a method of faecal counting that avoids a 'steady state' system. *Journal of Applied. Ecology*, **21**, 41-78.

PLUMPTRE, A. J. (2000). Monitoring mammal populations with line transect techniques in African forests. *Journal of Applied. Ecology*, **37**, 365-368.

POCHÉ, R. M. (1973). Niger's threatened Park W. *Oryx*, **11**, 216-222.

POCHÉ, R. M. (1974). Ecology of the elephant (*Loxodonta africana*) in Niger, West Africa. *Mammalia*, **38(4)**, 567-580.

PRINS, H. T. T. (1987). *The buffalo of Manyara - the individual in the context of herd life in a seasonal environment of East Africa*. PhD-Thesis, University of Groninigen, Groningen/The Netherlands.

PRINS, H. T. T. (1992). The pastoral road to extinction: competition between wildlife and traditional pastoralism in East Africa. *Environmental Conservation*, **19(2)**, 117-123.PRINS, H. T. T. & DOUGLAS-HAMILTON, I. (1990). Stability in a multi-species assemblage of large herbivores in East Africa. *Oecologia*, **83**, 392-400.

PRINS, H. T. T. & OLFF, H. (1998). Species richness of African grazer assemblages, towards a functional explanation. In : (NEWBERRY, D. M. M., PRINS, H. T. T. & BROWN, N. D., editors), *Dynamics of tropical communities*, pp. 449-490. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

PRINS, H. T. T., DE BOER, W. F., VAN OEVEREN, H., CORREIA, A., MAFUCA, J. & OLFF, H. (2006). Co-existence and niche segregation of three small bovid species in southern Mozambique. *African Journal of Ecology*, **44**, 186-198.

PUTIN, E. & ALBARET, M. (1999). Le chevreuil dans le Forez , gestion par la méthode des relevés d'indices de présence. *Bulletin mensuel de l'Office national de la chasse*, **244**, 54-59.

PUTMAN, J. (1995). *Community ecology*. Chapman & Hall, London, UK.

PUTMAN, R. J. & WRATTEN, S. D. (1985). *Principles of ecology*. Billing & Sons Limited, Worecester, UK.

PUTMAN, R. J. (1984). Facts from faeces. *Mammal Review*, **14**, 79-97.

PUTMAN, R. J. (1996). *Competition and resource partitioning in temperate ungulate assemblies.* Chapman & Hall, London, UK.

R DEVELOPMENT CORE TEAM (2004) *R: A language and environment for statistical computing*. Version 2.2.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

RABEIL, T. (2002). *Comptage terrestre de la grande faune du W du Niger, Rapport de mission pour le Programme Régional Parc W (Ecopas)*. Report for FED (UE) Bénin, Burkina Faso, Niger.

RABEIL, T. (2003). *Distribution potentielle des grands mammifères dans le Parc du W du Niger*. PhD Thesis, Université Paris VII.

RASMUSSEN, H. B., WITTEMYER, G. & DOUGLAS-HAMILTON, I. (2006). Predicting time-specific changes in demographic processes using remote-sensing data. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 366-376.

REDFERN, J. V., GRANT, R., BIGGS, H. & GETZ, W. M. (2003). Surface-water constraints on herbivore foraging in the Kruger National Park, South Africa. *Ecology*, **84(8)**, 2092-2107.

REDFERN, J. V., RYAN, S. J. & GETZ, W. M. (2006). Defining herbivire assemblages in the Kruger National Park: a correlative coherence approach. *Oecologia*, **146**, 632-640.

REDFERN, J. V., VILJOEN, P. C., KRUGER, J. M. & GETZ, W. M. (2002). Biases in estimating population size from an aerial census: a case study in the Kruger National Park, South Africa. *South African Journal of Science*, **98**(**9-10**), 455-461.

RHOADES, D. F. & CATES, R. G. (1976). Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. In : (WALLACE, J.W. & MANSELL, R., editors), Biochemical interactions between plants and insects. *Recent Advances in Phytochemistry*, 10, 168-213.

RICKLEFS, R. E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**, 167-171.

RICKLEFS, R. E. & MILLER, G. L. (1999). *Ecology*. W. H. Freeman, New York.

RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. (1993). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.

RIPLEY, B. D. (1976). The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability*, **13**, 255-266.

RITCHIE, M. E. (1998). Scale-dependent foraging and patch choice in fractal environments. *Evolutionary Ecology*, **12(3)**, 309-330.

RITCHIE, M. (2002). Competition and coexistence of mobile animals. In : (SOMMER, U. & WORM, B., editors), chap. 5, *Ecological studies, Vol. 161*, pp. 127-141. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

RITCHIE, M. E. & OLFF, H. (1999). Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, **400**, 557-560.

RITTENHOUSE, L. R. (1986). The relative efficiency of rangeland use by ruminant and non-ruminant herbivores. In : (GUDMUNDSSON, O., editor), *Grazing research at northern latitudes*, pp. 179-191. Plenum, New York.

ROBBINS, C. T., SPALINGER, D. E. & van HOVEN, W. (1995). Adaptation of ruminants to browse and grass diets: are anatomical-based browser-grazer interpretations valid. Oecologia, 103(2), 208-213.

ROBBINS, C. T., MOLE, S., HAGERMAN, A. E. & HANLEY, T. A. (1987). Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in dry matter digestion? *Ecology*, **68(6)**, 1606-1615.

ROBBINS, C. T., SPALINGER, D. E. & VAN HOVEN, W. (1995). Adaptation of ruminants to browse and grass diets: are anatomical-based browser-grazer interpretations valid? *Oecologia*, **103**, 208-213.

ROGERS, L. L. (1987). Seasonal change in defecation rates of free-ranging white tailed deer. J*ournal of Wildlife Management*, **51**, 330-333.

ROOT, R. B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, **37**, 317-350.

ROSENZWEIG, M. L. (1968). Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *The American Naturalist*, **102(923)**, 67-74.

ROSENZWEIG, M. L. (1987). Habitat selection as a source of biological diversity. *Evolutionary Ecology*, **1(4)**, 315-330.

ROSENZWEIG, M. L. (1992). Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy*, **73(4)**, 715-730.

ROSENZWEIG, M. L. & ABRAMSKY, Z. (1993). How are diversity and productivity related. In: (RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., editors), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, pp. 52-65. University of Chicago Press, Chicago.

ROSENZWEIG, M. L., ABRAMSKY, Z., KOTLER, B., & MITCHELL, W. (1985). Can interaction coefficients be determined from cencus data? *Oecologia*, **66(2)**, 194-198.

ROTH, H. H. & DOUGLAS-HAMILTON, I. (1991). Distribution and status of elephants in West Africa. *Mammalia*, **55(44)**, 489-527.

ROUAMBA, P., HIEN, B. & BAYALA, R. (2002). *Recensement aérien de la faune sauvage dans le parc transfrontalier du W*. Report for Programme Régional Parc W (Ecopas) - FED (UE) Bénin, Burkina Faso, Niger.

RUTHERFORD, M. C. (1980). Annual Plant Production-Precipitation Relations in Arid and Semi-Arid Regions. *South African Journal of Science*, **76(2)**, 53-56.

RUTHERFORD, M. C. (1984). Relative allocation and seasonal phasing of growth of woody plant components in a South African. *Progress in Biometeorology*, **3**, 200-221.

SAETHER, B. E. (1997). Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution*, **12(4)**, 143-149.

SAID, M. Y. (2003). *Multiscale perspectives of species richness in East Africa*. PhD Thesis, Wageningen University.

SAÏDOU, M. (1995). *Traitement et interprétation des données recueillies des recensements le long des pistes des grands mammifères du Parc National "W" du Niger : de 1991 à 1994*. Mémoire de fin d'études d'ingénieur des techniques forestières, Université A. M. Dioffo, Faculté d'Agronomie de Niamey, Niger.

SAM, M. K., HAIZEL, C. A. K. & BARNES, R. F. W. (2002). Do cattle determine elephant distribution in the Red Volta Valley of northern Ghana? *Pachyderm*, **33**, 39-42.

SANDERS, H. L. & HESSLER, R. R. (1969). Ecology of the deep-sea benthos. *Science*, **163(874)**, 1419-1424.

SAUNDERS, D. A., HOBBS, R. J. & MARGULES, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, **5(1)**, 18-32.

SAYER, J. A. (1977). Conservation of large mammals in the Republic of Mali. *Biological Conservation*, **12**, 245-262.

SAYER, J. A. (1979). Management planning and practice, case histories from Mali and Benin. In : (AJAYI, S.S. & HALSTEAD, L. B., editors), *Wildlife management in savannah woodland, recent progress in African studies*, pp. 194-204. Taylor & Francis LTD, London.

SAYER, J. A. (1982). The pattern of the decline of the *Korrigum Damaliscus lunatus* in West Africa. *Biological Conservation*, **23**, 95-110.

SAYER, J. A. & GREEN, A. A. (1984). The distribution and status of large mammals in Benin. *Mammal Review*, **14(1)**, 37-50.

SCHMIDT, H. & KARNIELI, A. (2000). Remote sensing of the seasonal variability of vegetation in a semi-arid environment. *Journal of Arid Environments*, **45**: 43-59.

SCHOENER, T. W. (1965). The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution*, **19(2)**, 189-213.

SCHOENER, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**, 27-39.

SCHOENER, T. W. (1976*). The species-area relation within archipelagos: models and evidence from island land birds.* Proceedings of the XVI International Ornithological Congress, 1976, Australian Academy of Science.

SCHOENER, T. W. (1983). Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, **122**, 240-285.

SCHOLES,R. J. & WALKER, B. H. (1993). An African savanna: synthesis of the Nylsvley study. Cambridge University Press, Cambridge.

SCHUETTE, J. R., LESLIE, D. M., LOCHMILLER, R. L., and JENKS, J. A. (1998). Diets of Hartebeest and Roan antelope in Burkina Faso: support of the long-faced hypothesis. *Journal of Mammology*, **79(2)**, 426-436.

SCOGINGS, P. F., THERON, G. K., and BOTHMA, J. d. P. (1990). Two quantitative methods of anlaysing ungulate habitat data. *South African Journal of Wildlife Research*, **20(1)**, 9-13.

SENFT, R. L., COUGHENOUR, M. B., BAILEY, D. W., RITTENHOUSE, L. R., SALA, O. E. & SWIFT, D. M. (1987). Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*, **37**, 789-791.

SETON, E. T. (1925). On the study of scatology. *Journal of Mammalogy*, **6**, 47-49.

SHARKEY, M. J. (1970). The carrying capacity of natural and improved land in different climatic zones. *Mammalia*, **34**, 564-572.

SHEPPE, W. & HAAS, P. (1976). Large mammal populations of the lower Chobe River, Bostwana. *Mammalia*, **40(2)**, 223-243.

SHULL, B. S. & GRETTENBERGER, J. (1984). The conservation status of W National Park, Niger. In : ?, chap. 38, pp. 577-587.

SIBBALD, A. R., MAXWELL, T. J. & EADIE, J. (1979). A conceptual approach to the modelling of herbage intake by hill sheep. *Agricultural Systems*, **4(2)**, 119-134.

SIDDIKOU, M. (1998). *Diversité biologique dans la zone cynégétique de la Djona et évaluation de la gestion communautaire de la faune par les populations locales et le service forestier*. Mémoire de fin d'études d'ingénieur agronome, Faculté des Sciences Agronomiques.

SIEMANN, E. (1998). Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology*, **79(6)**, 2057-2070.

SIEMANN, E., TILMAN, D., HAARSTAD, J. & RITCHIE, M. (1998). Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *The American Naturalist*, **152(5)**, 738-750.

SIMBERLOFF, D. & BOECKLEN, W. (1981). Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution*, **35(6)**, 1206-1228.

SINCLAIR, A. R. E. (1972). Long-term monitoring of mammal populations in the Serengeti : census of non-migratory ungulates. *East African Wildlife Journal*, **4**, 287-297.

SINCLAIR, A. R. E. (1974). The natural regulation of buffalo populations in East Africa. IV. The food supply as a regulating factor, and comptition. *East African Wildlife Journal*, **12**, 291-311.

SINCLAIR, A. R. E. (1975). The resource limitation of trophic levels in tropical grassland ecosystems. *The Journal of Animal Ecology*, **44(2)**, 497-520.

SINCLAIR, A. R. E. (1977). *The African Buffalo.* University of Chicago Press, Chicago.

SINCLAIR, A. R. E. (1982). Does competition or facilitation regulate migrant ungulate populations in the Serengeti? A test of hypotheses. *Oecologia*, **53**, 364-369.

SINCLAIR, A. R. E. (1985). Does interspecific competition or predation shape the African ungulate community? *Journal of Animal Ecology*, **54**, 899-918.

SINCLAIR, A. R. E., DUBLIN, H. & BORNER, M. (1985). Population regulation of Serengeti Wildebeest: a test of the food hypothesis. *Oecologia*, **65**, 266-268.

SINCLAIR, A. R. E., MDURNA, S. & BRASHARES, J. S.(2003). Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature*, **425**, 288-290.

SINCLAIR, A. R. E. & PECH, R. P. (1996). Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation. *Oikos*, **75(2)**, 164-173.

SINSIN, B. (1998). Transhumance et pastoralisme. In : (SOURNIA, G., editor), *Les aires protégées d'Afrique francophone*, pp. 26-31. ACCT & Editions Jean-Pierre de Monza.

SIVAKUMAR, M. V. K., MAIDOUKIA, A. & STERN, R. D. (1993). *Agroclimatology of West Africa: Niger. Information Bulletin n°5*. Report for ICRISAT.

SKARPE, C., BERGSTROEM, R., BRAETEN, A. L., DANELL, K. (2000). Browsing in a heterogeneous savanna. *Ecography*, **23**, 632–640.

SMITH, D. M. S. & FORAN, B. D. (1993). Problems and opportunities for commercial animal production in the arid and semi-arid rangelands. pp. 41-48.

SOURNIA, G. (1998). *Les aires protégées d'Afrique francophone.* ACCT & Editions Jean-Pierre Monza.

SPALINGER, D. E. & HOBBS, N. T. (1992). Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional response. *The American Naturalist*, **140(2)**, 325-348.

SPENCER, L. M. (1995). Morphological correlates of dietary resource partitioning in the African Bovidae. *Journal of Mammology*, **76(2)**, 448-471.

SPINAGE, C. A. (1982). *A territorial antelope : the Uganda Waterbuck*. Academic Press. New York.

STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. (2000). Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters*, **3(5)**, 449–456.

STENSLAND, E., ANGERBJÖRN, A. & BERGGREN, P. (2003). Mixed species groups in mammals. *Mammal Review*, **33(3)**, 205-223.

STEPHENS, P. A., D'SA, C. A., SILLERO-ZUBIRI, C. & LEADER-WILLIAMS, N. (2001). Impact of livestock and settlement on the large mammalian wildlife of Bale Mountains National Park, southern Ethiopia. *Biological Conservation*, **10**, 307-322.

STEPHENS, P. A., ZAUMYSLOVA, O. Y., MIQUELLE, D. G., MYSLENKOV, A. I. & HAYWARD, G. D. (2006). Estimating population density from indirect sign: track counts and the Formozov-Malyshev-Pereleshin formula. *Animal Conservation*, **9**, 339-348.

STRONG, D. R., LAWTON, J. H. & SOUTHWOOD, R. (1984). Insects on plants: community patterns and mechanisms. *The Quarterly Review of Biology*, **60(2)**, 239.

STUART, C. & STUART, T. (2000). *A field guide to tracks and signs of Southern and East African wildlife.* Cape Town.

SULLIVAN, S. (1999). The impact of people and livestock on topographically diverse open wood- and shrub-lands in arid north-west Namibia. *Global Ecology & Biogeography*, **8**, 257-277.

SYKES, M. T., VAN DER MAAREL, E., PEET, R. K. , WILLEMS, J. H. (1994). High species mobility in species-rich plant communities: an intercontinental comparison. *Folia Geobotany et Phytotaxonomy*, **29,** 439-448.

TAMBLING, C. J. & DU TOIT, J. T. (2005). Modelling wildebeest population dynamics: implications of predation and harvesting in a closed system. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 431-441.

TEER, J. G. (1991). Performance and productivity of domestic and wild herbivores. *Proceedings IVth International Rangeland Congress*, Montpellier, France, 1129-1133.

TERBORGH, J. (1973). On the notion of favorableness in plant ecology. *The American Naturalist*, **107(956)**, 481-501.

TEWS, J., BROSE, U., GRIMM, V., TIELBÖRGER, K., WICHMANN, M. C., SCHWAGER, M. & JELTSCH, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, **31**, 79-92.

TILMAN, D. (1988). *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities.* Princeton University Press.

TILMAN, D. (1982). *Resource competition and community structure.* Princeton University Press, Princeton, New-Jersey.

TOKESHI, M. (1999). *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives.* Blackwell Science, Oxford.

TOUTAIN, B., COMPAORE, A., OUADBA, J. M., KAGONE, H. and DIALLO, S. (2001). *Mission d'appui scientifique "Transhumance"* . Report for Programme Régional Parc W (ECOPAS). Montpellier.

TOUTAIN, B., DE VISSCHER, M.-N. & DULIEU, D. (2004). Pastoralism and protected areas: lessons learned from Western Africa. *Human dimensions of wildlife*, **9(4)**, 287-295.

TRAILL, L. W. (2004). Seasonal utilization of habitat by large grazing herbivores in semi-arid Zimbabwe. *South African Journal of Wildlife Research*, 34(1), 13-23.

TUCKER, C. J., PINZON , J. E., BROWN , M. E., SLAYBACK, D., PAK, E. W., MAHONEY, R., VERMOTE, E. & EL SALEOUS, N. (2005). An Extended AVHRR 8-km NDVI Data Set Compatible with MODIS and SPOT Vegetation NDVI Data. *International Journal of Remote Sensing*, **26(20)**, 4485-4498.

TURNER, M. G. (1989). Landscape ecology: The effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**, 171-197.

TURPIE, J. K. & CROWE, T. M. (1994). Patterns of distribution, diversity and endemism of larger African mammals. *South African Journal of Zoology*, **29(1)** , 19-32.

UPTON, G. J. G. & FINGLETON, B. (1985*). Spatial data analysis by example. Vol.1: Point pattern and quantitative data.* Wiley, Chichester

USGS (2006). Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) "Finished" 3-arc second SRTM Format Documentation, Available online at: http://edc.usgs.gov/products/elevation/srtmbil.html.

UTLEY, P. R., BRADLEY, N. W. & BOLING, J. A. (1970). *Journal of Animal Science*, **31**, 130-135.

VALEIX, M. (2006). *Processus impliqués dans la structuration des peuplements de grands herbivores : le rôle des éléphants dans le fonctionnement d'une savane africaine. Modification des habitats et interférence dans l'accès à l'eau.* Thèse de doctorat, Université Paris VI.

VAN HENSBERGEN, H. J. & WHITE, G. C. (1995) Review of methods for monitoring vertebrate population parameters. In : (BISSONETTE, J. A. & KRAUSMAN, P. R., editors), *Integrating people and wildlife for a sustainable future*, pp. 489-508. Proceedings of the first International Wildlife Management Congress. The Wildlife Society, Bethesda, Md.

VAN HORNE, B. 1983). Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* **47(44)**, 893-901.

VAN SOEST, J. P. (1982). *Nutritional ecology of the ruminant.*Corvalis, Oregon/USA.

VAN SOEST, J. P. (1994). *Nutritional ecology of the ruminant.* Cornell University, New York.

VAN WIEREN, S. E. (1996). *Digestive strategies in ruminants and nonruminants.* Ph.D. Thesis, Agricultural University, Wageningen.

VANNOTE, R. L. (1981). *The river continuum: A theoretical construct for analysis of river ecosystems.* In: Proceedings of the National Symposium on Freshwater Inflow to Estuaries, San Antonio, TX., Sep. 9-11, 1980. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services Report FWS/OBS-81/04, Vol II, Oct. 1981, p 289-304.

VERCAMMEN, P. & MASON, D. R. (1993). The Warthogs (*Phacochoerus africanus* and *P. aethiopicus*). In : (OLIVER, W. L. R., editor*), IUCN Status Survey and Conservation Action Plan for Pigs, Peccaries and Hippos*, pp. 75-84. IUCN, Gland, Switzerland.

VERLINDEN, A. & MASOGO, R. (1997). Satellite remote sensing of habitat suitability for ungulates and ostrich in the Kalahari of Bostwana. *Journal of Arid Environments*, **35**, 563-574.

VERMOREL, M. (1978). Feed evaluation for rumi-nants. II The new energy systems proposed in France. *Livestock Production Science*, **5**, 347-365.

VESEY-FITZGERALD, D. F. (1960). Grazing succession among East African game animals. *Journal of Mammology*, **41**, 161-172.

VIEIRA DA SILVA, J. (1979). *Introduction à la théorie écologique.* Masson, Paris.

VINCENT, T. L. S., SCHEEL, D., BROWN, J. S. & VINCENT, T. L. (1996). Trade-offs and coexistence in consumer-resource models: It all depends on what and where you eat. *The American Naturalist*, **148(6)**, 1038-1058.

VINCENT, J. P., GAILLARD, J. M. & BIDEAU, E. (1991). Kilometric index as biological indicator for monitoring forest roe deer populations. *Acta Theriologica*, **36**, 315-328.

VOETEN, M. M. & PRINS, H. T. T. (1999). Resource partitioning between sympatric wild and domestic herbivores in the Tarangire region of Tanzania. *Oecologia*, **120**, 287-294.

VOETEN, M. M. (1999). *Living with wildlife, coexistence of wildlife and livestock in an East African savanna system*. PhD Thesis, Wageningen University and Research Centre, The Netherlands.

VRBA, E. S. (1987). Ecology in relation to speciation rates: some case histories of Miocene-Recent mammal clades. *Evolutionary Ecology*, **1(4)**, 283-300.

VRBA, E. S. (1992). Mammals as a key to evolutionary theory. *Journal of Mammalogy*, **73(1)**, 1-28.

WAIDE, R. B., WILLIG, M. R., STEINER, C. F., MITTELBACH, G., GOUGH, L., DODSON, S. I., JUDAY, J. P. & PARMENTER, R. (1999). The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**, 257-300.

WALKER, B. H. (1993). Stability in rangelands: ecology and economics. *Proceedings of the XVII International Grassland Congress*, 1885-1890.

WALKER, C. (1996). *Signs of the wild. A field guide to the spoor and signs of the mammals of Southern Africa.* Struik Publisher (Pty) Ltd, Cape Town.

WARD, J. H. (1963). Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, **58(301)**, 236-244.

WARD, D. & SALTZ, D. (1994). Foraging at different spatial scales: Dorcas gazelles foraging for lilies in the Negev desert. *Ecology*, **75**, 45-58.

WESTERN, D. (1975). Water availability and its influence on the structure and dynamics of a savannah large mammal community. *East African Wildlife Journal*, **13**, 265-286.

WHITTAKER, R. H. & FEENY, P. P. (1971). Allelochemics: chemical interactions between species. *Science*, **171**, 757-770.

WIENS, J. A. (1976). Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **7**, 81-120.

WIENS, J. A. (1982). On sizes and sequences in ecological communities: Are there no rules? *Annales Zoologici Fennici*, **19(4)**, 297-308.

WIENS, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, **3**, 385-397.

WIENS, J. A. & MILNE, B. T. (1989). Scaling of 'landscapes' in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective. *Landscape Ecology*, **3(2)**, 87-96.

WIENS, J. A., STENSETH, N. C., VAN HORNE, B. & IMS, R. A. (1993). Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, **66(3)**, 369-380.

WILSON, R. & DULIEU, D. (2004). La géologie. In : (LAMARQUE, F., editor), *Les grands mammifères du complexe WAP*, pp. 14-16. CIRAD, ECOPAS.

WORTON, B. J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, **70(1)**, 164-168.

WRONSKI, T., APIO, A. & PLATH, M. (2006). The communicatory significance of localised defecation sites in bushbuck (*Tragelaphus scriptus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 368-378.

WYNNE-EDWARDS, V. C. (1962). *Animal dispersion in relation to social behaviour.* Oliver and Boyd, London.

YOUNG, T. P., PALMER, T. M. & GADD, M. E. (2004). Competition and compensation among cattle, zebras, and elephants in a semi-arid savanna in Laikipia, Kenya. *Biological Conservation*, **122**, 351-359.

Communications personnelles

CONVERS, Arnaud. Doctorant, CIRAD, Département Environnements et Sociétés, TA 30/E Campus international de Baillarguet F-34398 Montpellier cedex 5, France.

DI SILVESTRE, Ilaria. Consultante suivi écologique Parc W, Projet ECOPAS BP12668, Niamey, Niger. (novedisil@yahoo.it)

FRITZ, Hervé. Chargé de recherche, Université Lyon 1 CNRS UMR 5558, Laboratoire de biométrie et biologie évolutive, 43 boulevard du 11 novembre 1918, F-69622 Villeurbanne cedex, France. (fritz@biomserv.univ-lyon1.fr)

IPAVEC, Audrey. Doctorante, CIRAD, Département Environnements et Sociétés, TA 30/E Campus international de Baillarguet F-34398 Montpellier cedex 5, France. (ipavec@yahoo.com)

LUNGREN, Clark. Directeur Projets ADEFA, BP5570 Ouagadougou 0150, Burkina Faso. (c.lungren@fasonet.bf)

POILECOT, Pierre. Chargé de programmes, CIRAD, Département Environnements et Sociétés (Agirs), TA 30/G Campus international de Baillarguet F-34398 Montpellier cedex 5, France. (poilecot@cirad.fr)

Annexes

Annexe 1 : Taxonomie des ongulés africains. D'après Grubb (2005). En grisé, les espèces présentes sur le PRW.

ordre	famille	sous-famille	genre	espèce	nom commun anglais
Perissodactyla	Equidae		*Equus*	*asinus*	ass
			Equus	*burchellii*	Burchell's zebra
			Equus	*grevyi*	Grévy's zebra
			Equus	*zebra*	mountain zebra
	Rhinocerotidae		*Ceratotherium*	*simum*	white rhinoceros
			Diceros	*bicornis*	black rhinoceros
Artiodactyla	Suidae		*Hylocherus*	*meinertzhageni*	giant forest hog
			Phacochoerus	*aethiopicus*	desert warthog
			Phacochoerus	*africanus*	common warthog
			Potamochoerus	*larvatus*	bush pig
			Potamochoerus	*porcus*	red-river hog
			Sus	*scrofa*	wild boar
	Hippopotamidae		*Hexaprotodon*	*liberiensis*	pigmy hippopotamus
			Hippopotamus	*amphibius*	common hippopotamus
	Camelidae		*Camelus*	*dromedarius*	one-humped camel
	Tragulidae		*Hyemoschus*	*aquaticus*	chevrotain
	Cervidae	Cervinae	*Cervus*	*elaphus*	red deer
			Dama	*dama*	fallow deer (introduit en Afrique du Sud)
	Giraffidae		*Giraffa*	*camelopardalis*	giraffe
			Okapia	*johnstoni*	okapi
	Bovidae	Aepycerotinae	*Aepyceros*	*melampus*	impala
		Alcelaphinae	*Alcelaphus*	*buselaphus*	hartebeest
			Alcelaphus	*caama*	red hartebeest
			Alcelaphus	*lichtensteinni*	Lichtenstein's hartebeest
			Beotragus	*hunteri*	Hunter's hartebeest
			Connochaetes	*gnou*	black wildebeest
			Connochaetes	*taurinus*	blue wildebeest
			Damaliscus	*korrigum*	topi
			Damaliscus	*lunatus*	common tsessebe
			Damaliscus	*pygargus*	bontebok
			Damaliscus	*superstes*	angweulu tsessebe
		Antilopinae	*Ammodorcas*	*clarkei*	dibatag
			Dorcotragus	*megalotis*	beira
			Eudorcas	*rufifrons*	red-fronted gazelle
			Eudorcas	*thomsonii*	Thomson's gazelle
			Gazella	*cuvieri*	Cuvier's gazelle
			Gazella	*dorcas*	Doracs gazelle
			Gazella	*elangeri*	Neumann's gazelle
			Gazella	*leptoceros*	slender-horned gazelle
			Gazella	*spekei*	Speke's gazelle
			Litocranius	*walleri*	gerenuk
			Madoqua	*guentheri*	Günther's dikdik
			Madoqua	*kirkii*	Kirk's dikdik
			Madoqua	*piacentinii*	Piacentini's dikdik
			Madoqua	*saltiana*	Salt's dikdik
			Nanger	*dama*	Dama gazelle
			Nanger	*granti*	Grant's gazelle
			Nanger	*soemmeringi*	Soemerring's gazelle
			Neotragus	*batesi*	Bate's dwarf antilope
			Neotragus	*moschatus*	suni
			Neotragus	*pygmaeus*	royal antelope
			Oreotragus	*oreotragus*	klipspringer
			Ourebia	*ourebi*	oribi
			Raphicerus	*campestris*	steenbok
			Raphicerus	*melanotis*	Cape grysbok
			Raphicerus	*sharpei*	Sharpe's grysbok

ordre	famille	sous-famille	genre	espèce	nom commun anglais
Artiodactyla	Bovidae	Bovinae	*Syncerus*	*caffer*	African buffalo
			Taurotragus	*derbianus*	Derby eland
			Taurotragus	*oryx*	common eland
			Tragelaphus	*angasii*	nyala
			Tragelaphus	*buxtoni*	mountain nyala
			Tragelaphus	*eurycerus*	bongo
			Tragelaphus	*imberbis*	lesser kudu
			Tragelaphus	*scriptus*	bushbuck
			Tragelaphus	*spekii*	sitatunga
			Tragelaphus	*strepsiceros*	greater kudu
		Caprinae	*Ammotragus*	*lervia*	barbary sheep
		Cephalophinae	*Cephalophus*	*adersi*	Ader's duiker
			Cephalophus	*brookei*	Brooke's duiker
			Cephalophus	*callipygus*	Peter's duiker
			Cephalophus	*dorsalis*	bay duiker
			Cephalophus	*jentinki*	Jentink's duiker
			Cephalophus	*leucogaster*	white-bellied duiker
			Cephalophus	*natalensis*	red duiker
			Cephalophus	*niger*	black duiker
			Cephalophus	*nigrifrons*	black-fronted duiker
			Cephalophus	*ogilbyi*	Ogilby's duiker
			Cephalophus	*rufilatus*	red-flanked duiker
			Cephalophus	*silvicultor*	yellow-backed duiker
			Cephalophus	*spadix*	Abbott's duiker
			Cephalophus	*weynsi*	Weyn's duiker
			Cephalophus	*zebra*	zebra duiker
			Philatomba	*maxwellii*	Maxwell's duiker
			Philatomba	*monticola*	blue duiker
			Sylvicapra	*grimmia*	common duiker
		Hippotraginae	*Addax*	*nasomaculatus*	addax
			Hippotragus	*equinus*	roan antelope
			Hippotragus	*niger*	sable
			Oryx	*beisa*	beisa
			Oryx	*dammah*	scimitar-horned oryx
			Oryx	*gazella*	gemsbok
		Reduncinae	*Kobus*	*ellipsiprymnus*	waterbuck
			Kobus	*kob*	kob
			Kobus	*leche*	lechwe
			Kobus	*megaceros*	Nile lechwe
			Kobus	*vardonii*	puku
			Pelea	*capreolus*	Vaal rhebok
			Redunca	*arundinum*	southern reedbuck
			Redunca	*fulvorufula*	mountain reedbuck
			Redunca	*redunca*	common reedbuck
Proboscidae	Elephantidae		*Loxodonta*	*africana*	savanna elephant
			Loxodonta	*cyclotis*	forest elephant
Hyracoidea	Procavidae*		*Dendrohyrax*	*arboreus*	eastern tree hyrax
				dorsalis	western tree hyrax
			Heterohyrax	*brucei*	Hoggar hyrax
			Procavia	*capensis*	rock hyrax

* nombre d'espèces encore en débat

Annexe 2 : Evolution des ongulés et adaptations morpho-physiologiques des ongulés à leur environnement.

D'après Estes (1997), Voeten (1999), Prins & Olff (1998). MA signifie millions d'années.

Période	Changements environnementaux majeurs et évolution des ongulés
Eocène 58 MA	les périssodactyles se diversifient et deviennent plus grands tandis que les artiodactyles demeurent de petits (< 5 kg) frugivores et omnivores
Oligocène 37 MA	le refroidissement et l'apparition de saisons plus marquées marquent la fin d'un climat global subtropical, les fruits et la végétation ne sont plus disponibles qu'à certaines saisons ; les artiodactyles s'adaptent en devenant plus grands et en se spécialisant dans la consommation d'herbes apparition des premiers suidés, camélidés et des ruminants
Miocène 24 MA	les zones herbeuses s'étendent, remplaçant les forêts subtropicales par des savanes plus ouvertes ; les ruminants, plus adaptés pour digérer un régime riche en végétaux fibreux, se développent et se diversifient, devenant les grands herbivores dominants. au début du Miocène : séparation des familles des bovidés, éléphantidés, suidés et girafidés a la fin du Miocène et au début du Pliocène : séparation de la famille des bovidés en tribus.
Pliocène 5 MA	apparition des girafes, éléphants, chameaux entre Pliocène et Pléistocène : apparition d'*Homo erectus* et des genres de bovidés actuels
Pléistocène 1.6 MA	âges glaciaires, formes géantes, suivi d'extinction à la fin du Pléistocène, au Paléarctique, sans doute pour des raisons climatiques ; taux d'extinction beaucoup moindre sur le continent Africain qui a maintenu une grande diversité d'ongulés et en particulier des grandes espèces (disparition des genres de mammifères pesant plus de 5 kg : 75 % en Amérique du Nord, 76 % en Amérique du Sud, 45 % en Europe mais seulement 13.5 % en Afrique ; hors Afrique : disparition de tous les herbivores de plus de 1000 kg, de 76 % des genres pesant entre 100 et 1000 kg, 41 % des genres entre 5 et 100 kg, et moins de 2 % des genres de moins de 5 kg spécialisation des ruminants dans l'utilisation de niches de plus en plus séparées, ce qui a permis à ce groupe de produire un grand nombre d'espèces les non-ruminants qui ont persisté sont restés assez généralistes, capables d'utiliser un large panel de types de végétation et d'habitats

Annexe 3 : Les ongulés terrestres du Parc Régional du W du fleuve Niger.

(Photos : A. Ipavec (AI) , F. Hibert (FH), Internet (I))

Eléphant de savane (FH)
Loxodonta africana

Rhinocéros noir (éteint sur la zone)
Diceros bicornis (I)

Eland de Derby (éteint sur la zone)
Tragelaphus derbianus (I)

Buffle d'Afrique (FH)
Syncerus caffer brachyceros

Hippotrague rouan (AI)
Hippotragus equinus

Cobe Defassa (AI)
Kobus ellipsiprymnus Defassa

Bubale (AI)
Alcelaphus buselaphus major

Damalisque (I)
Damaliscus lunatus korrigum

Cobe de Buffon (FH)
Kobus kob

Phacochère (AI)
Phacochoerus africanus

Redunca (ou Cobe des roseaux)
Redunca redunca (FH)

Guib harnaché (FH)
Tragelaphus scriptus

Gazelle à front roux (FH)
Gazella rufifrons

Ourébi (AI)
Ourebia ourebi

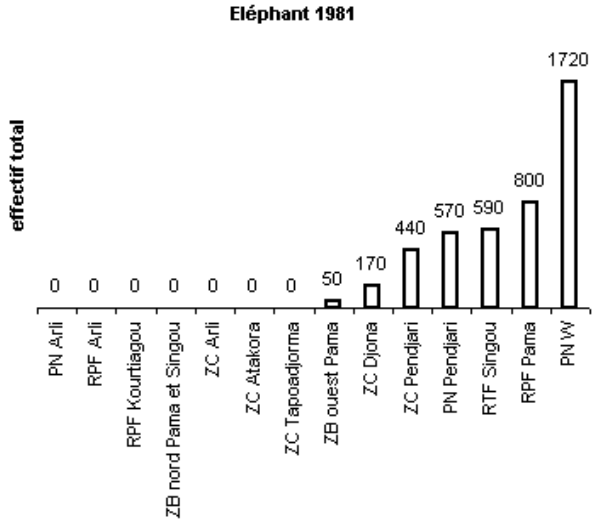
Céphalophe de Grimm
Sylvicapra grimmia (I)

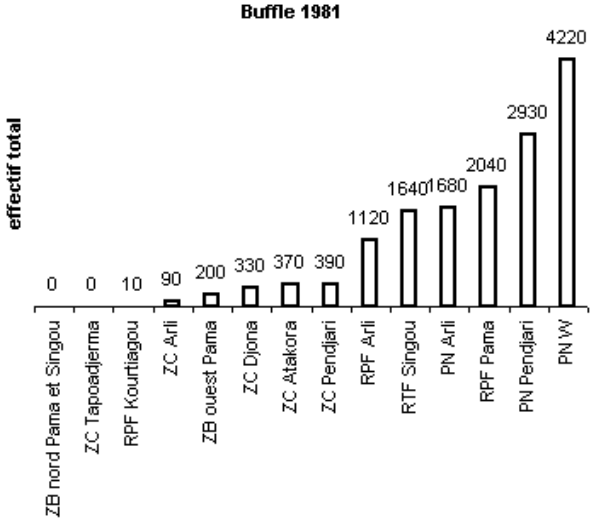
Céphalophe à flancs roux (I)
Cephalophus rufilatus

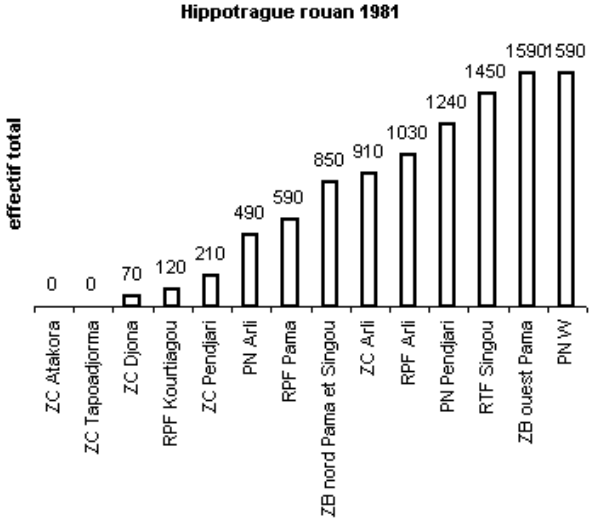
Annexe 4 : Estimations des effectifs des populations de grands ongulés de la région du W au début des années 80.

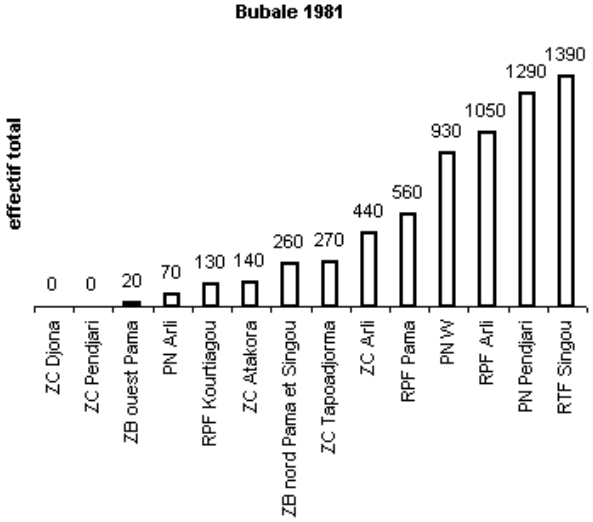
ZC : zone cynégétique, PN : parc national, PNW: valeurs poolées pour les 3 parcs nationaux du W, RPF : réserve partielle de faune, RTF : réserve totale de faune, ZB : zone banale.

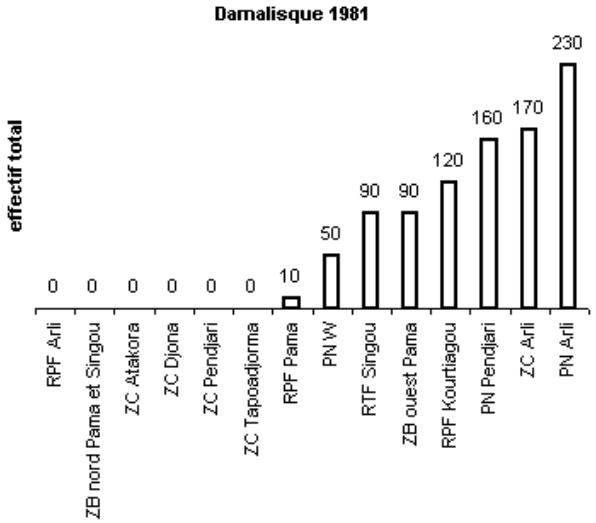
Les estimations pour les sites du Burkina Faso et du Bénin proviennent de comptages aériens par transects sur zones échantillons conduits par Bousquet en mars-avril 1981 (Bousquet & Szanliavski 1982, Bousquet 1984). Pour le parc du W Niger, les estimations proviennent des données du comptage aérien de Koster (1977) et des estimations de Newby & Grettenberger de 1983 pour l'éléphant (Grettenberger & Newby 1990), ainsi que d'un comptage au sol de 1988 pour le buffle (East 1999). L'ancienne zone cynégétique de l'Atakora considérée par Bousquet consiste actuellement en la zone de chasse de l'Atakora et la zone de chasse de la Mékrou ; et le parc d'Arly est actuellement la réserve totale de faune d'Arly.

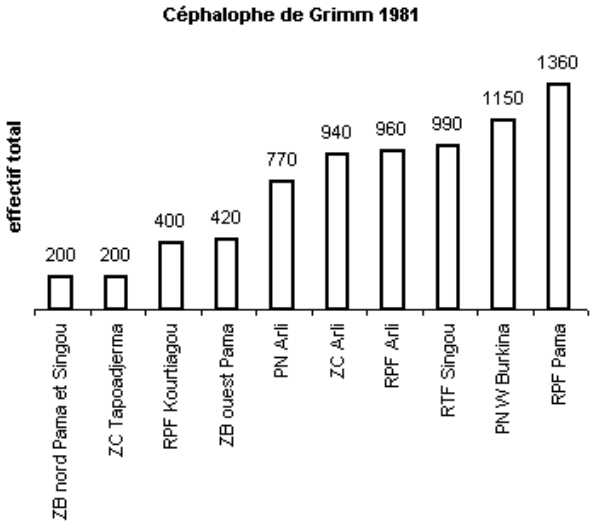


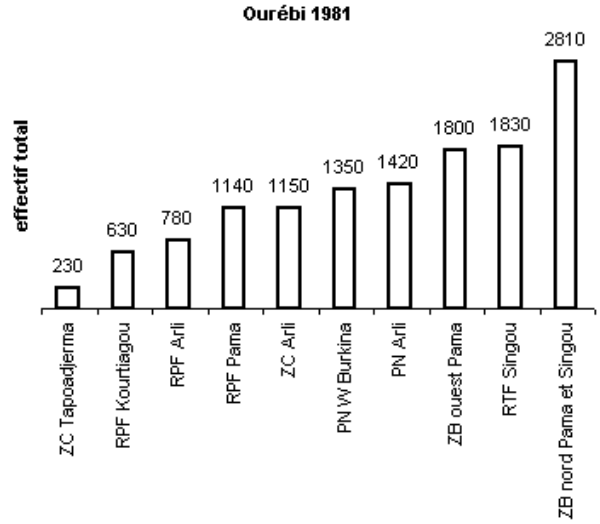


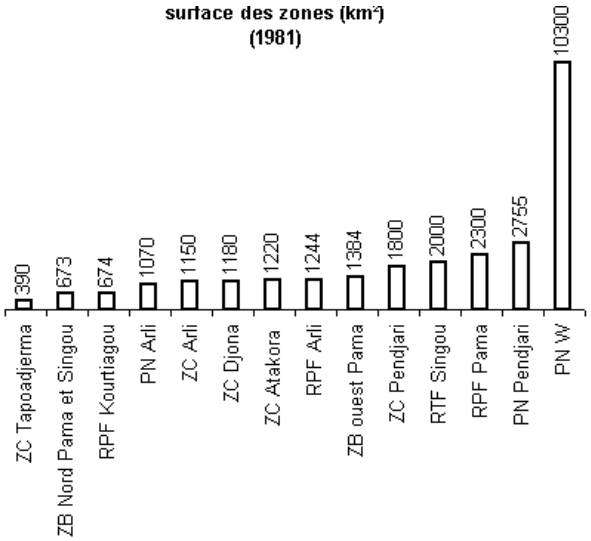





Damalisque 1981
effectif total
0
0
0
0
0
0
10
50
90
90
120
160
170
230
RPF Arli
ZB nord Pama et Singou
ZC Atakora
ZC Djona
ZC Pendjari
ZC Tapoadjorma
RPF Pama
PN W
RTF Singou
ZB ouest Pama
RPF Kourtiagou
PN Pendjari
ZC Arli
PN Arli

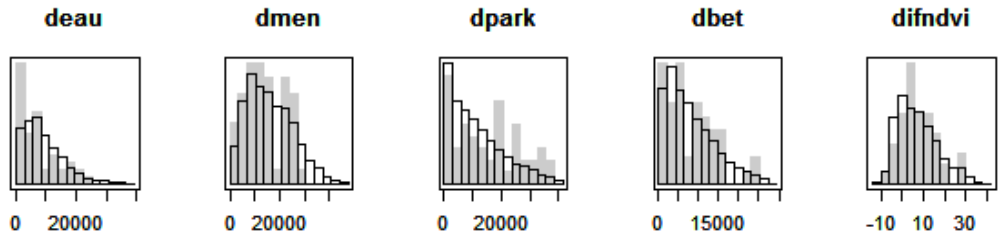

Céphalophe de Grimm 1981
effectif total
200
200
400
420
770
940
960
990
1150
1360
ZB nord Pama et Singou
ZC Tapoadjerma
RPF Kourtiagou
ZB ouest Pama
PN Arli
ZC Arli
RPF Arli
RTF Singou
PN W Burkina
RPF Pama


Ourébi 1981
effectif total
230
630
780
1140
1150
1350
1420
1800
1830
2810
ZC Tapoadjerma
RPF Kourtiagou
RPF Arli
RPF Pama
ZC Arli
PN W Burkina
PN Arli
ZB ouest Pama
RTF Singou
ZB nord Pama et Singou

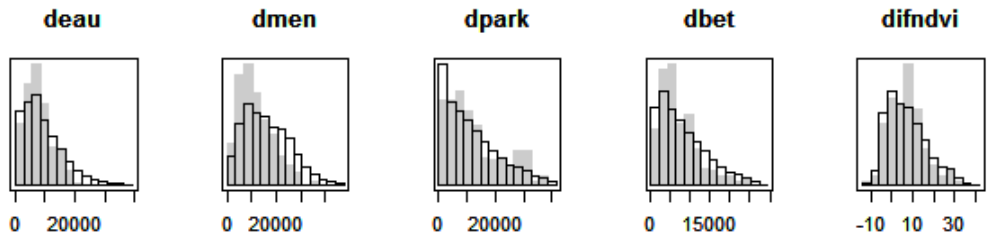

surface des zones (km²)
(1981)
390
673
674
1070
1150
1180
1220
1244
1384
1800
2000
2300
2755
10300
ZC Tapoadjerma
ZB Nord Pama et Singou
RPF Kourtiagou
PN Arli
ZC Arli
ZC Djona
ZC Atakora
RPF Arli
ZB ouest Pama
ZC Pendjari
RTF Singou
RPF Pama
PN Pendjari
PN W

Annexe 5 : Comparaison entre l'utilisation et la disponibilité des variables écologiques et anthropiques par les groupes d'ongulés sauvages sur toute l'étendue du PRW à la période de transition entre la saison sèche et la saison des pluies.

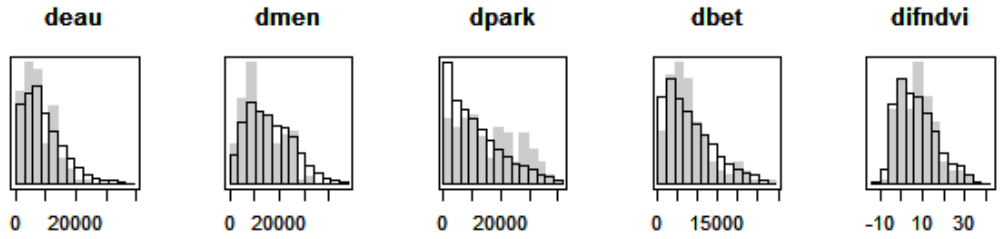
D'après les données du comptage aérien d'avril 2003. Les histogrammes en grisé représentent la proportion de groupes d'animaux observés sur les pixels présentant la gamme de valeurs de la variable considérée alors que les histogrammes transparents représentent la proportion de pixels (1 km²) disponibles pour cette même gamme de valeurs. Pour la signification des codes des variables, voir Tableau 22.



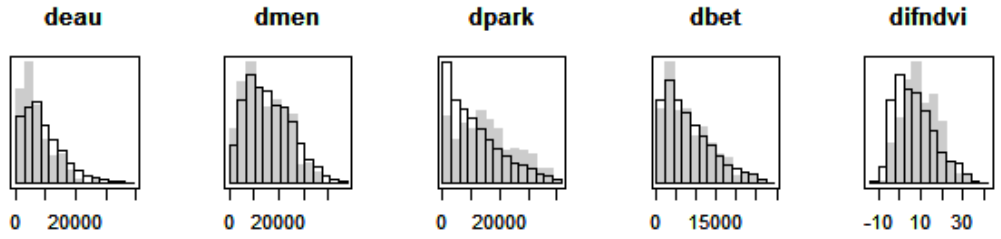
guib harnaché



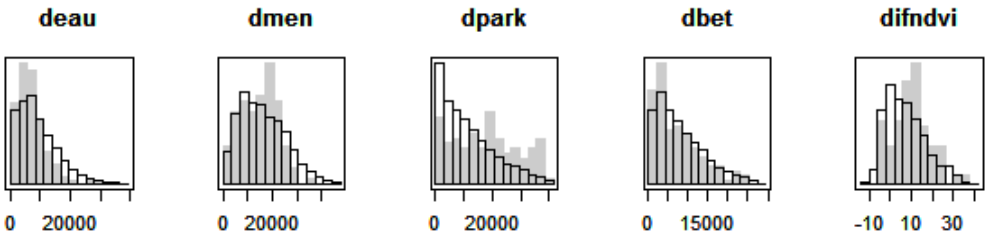
céphalophe de Grimm



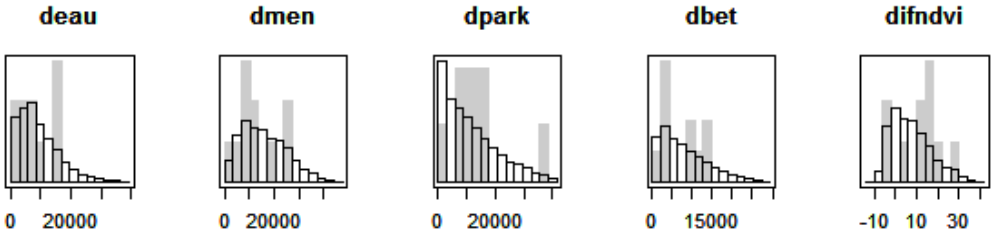
ourébi



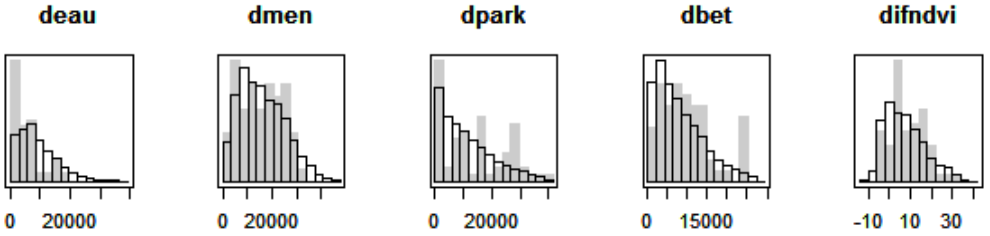
hippotrague rouan



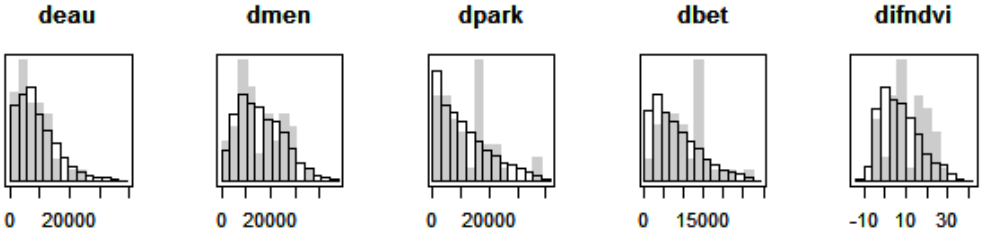
phacochère



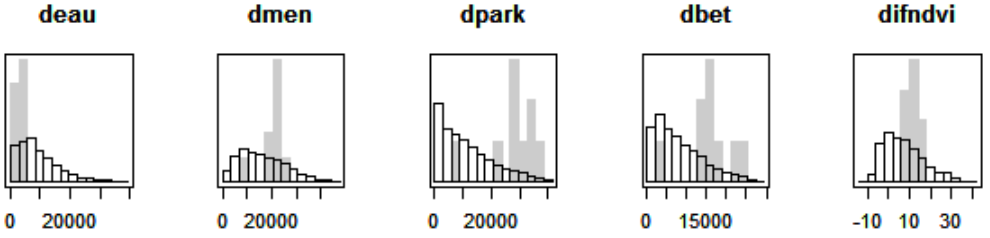
rédunca



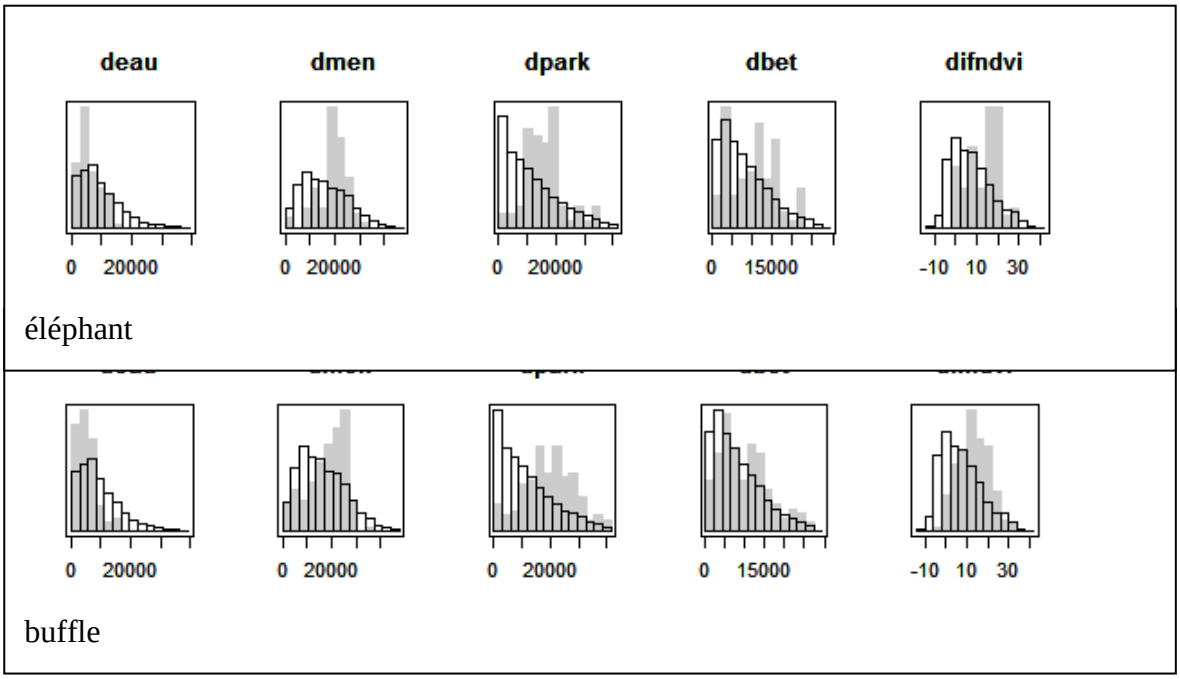
cobe de Buffon



bubale

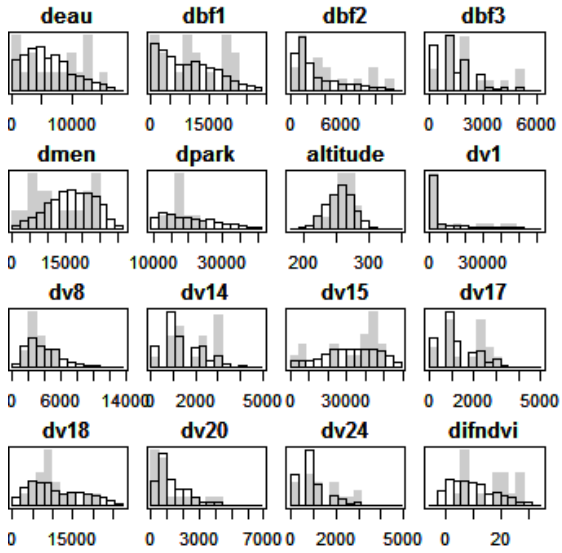


cobe Defassa

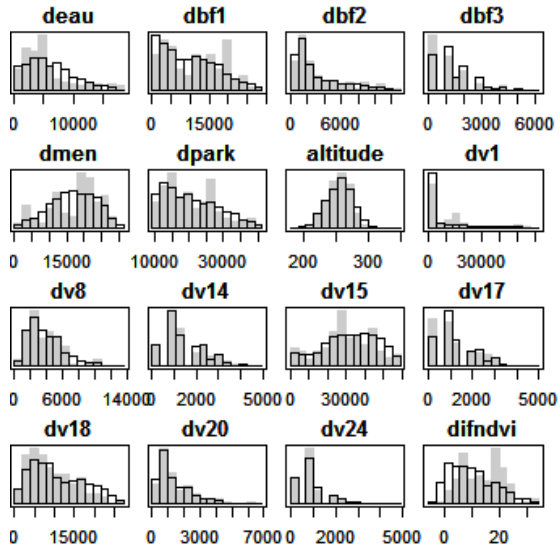

deau
dmen
dpark
dbet
difndvi
0 20000
0 20000
0 20000
0 15000
-10 10 30
éléphant
0 20000
0 20000
0 20000
0 15000
-10 10 30
buffle

Annexe 6 : Comparaison entre l'utilisation et la disponibilité des variables de l'habitat à l'échelle du paysage par les ongulés sur la zone sans bétail transhumant à la période de transition, entre la saison sèche et la saison des pluies.

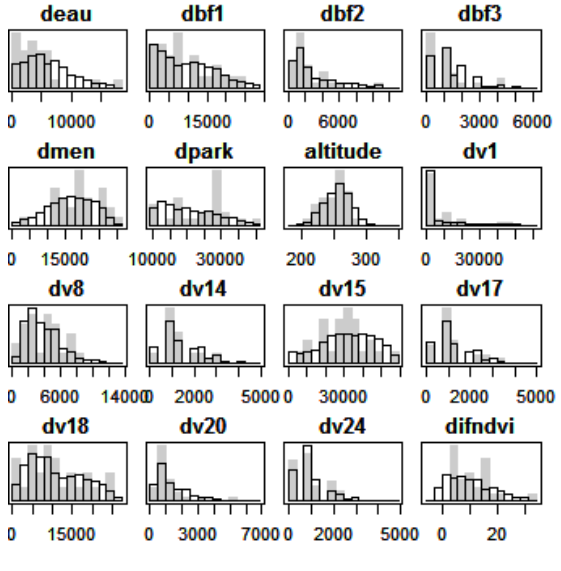
Les histogrammes en grisé représentent la proportion de groupes d'animaux observés sur les pixels présentant la gamme de valeurs de la variable considérée alors que les histogrammes transparents représentent la proportion de pixels (1 km²) disponibles pour cette même gamme de valeurs. Pour la signification des codes des variables, voir Tableaux 22 et 26.



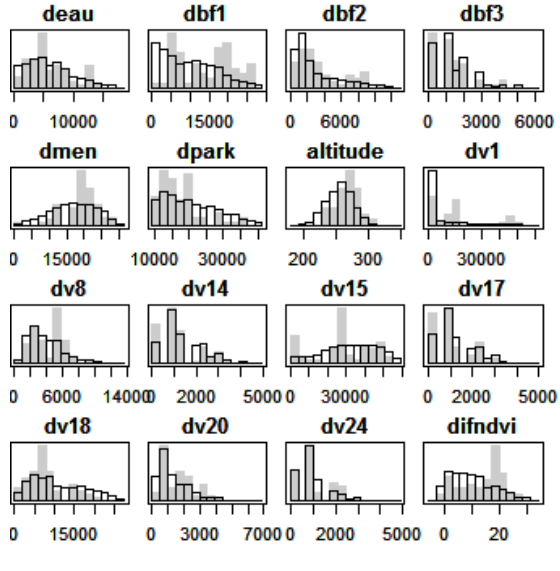
bubale



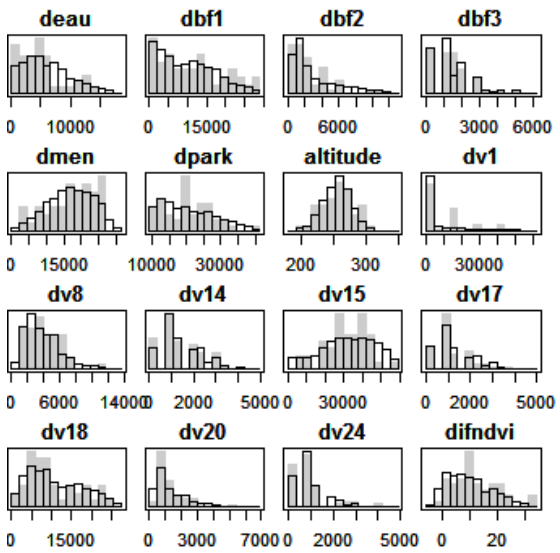
hippotrague rouan



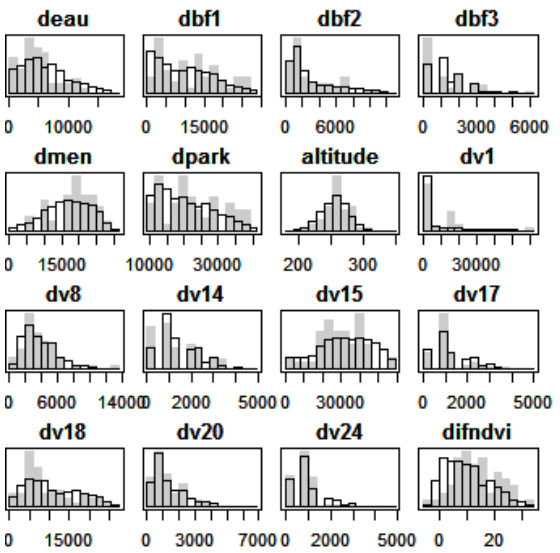
cobe de Buffon



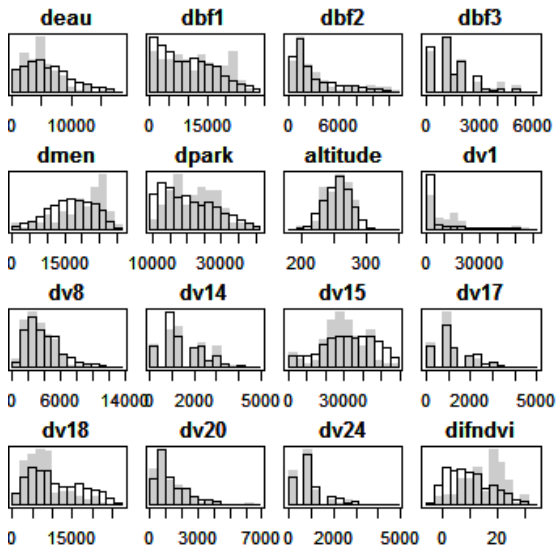
éléphant



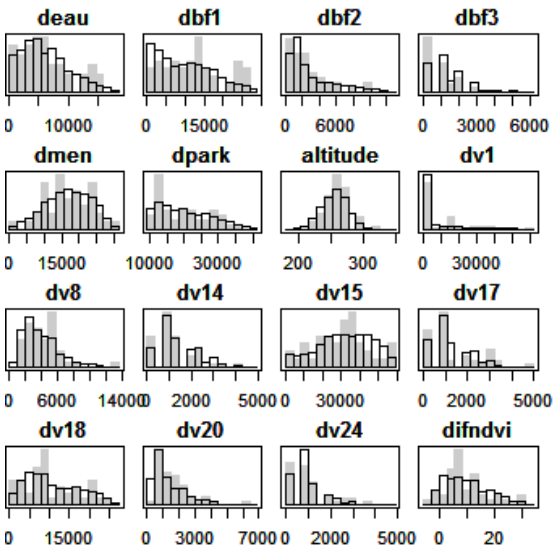
ourébi



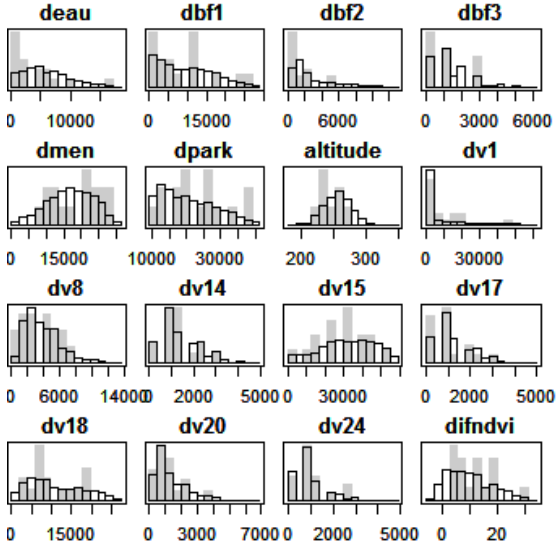
phacochère



buffle



céphalophe de Grimm

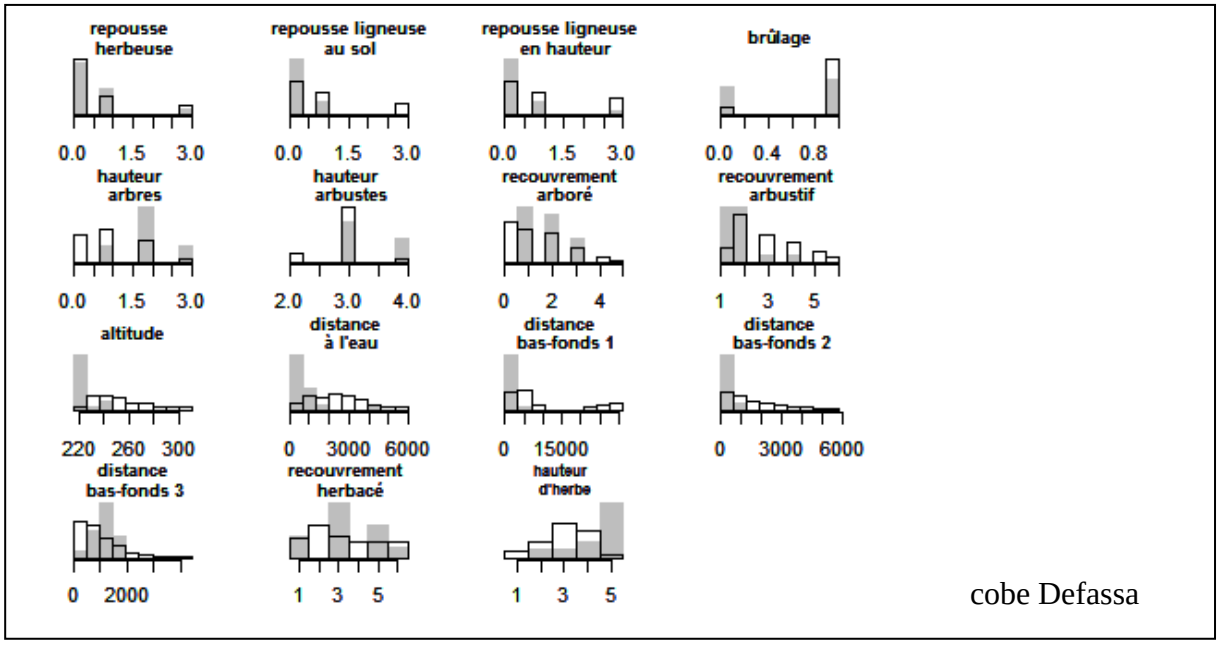


guib harnaché

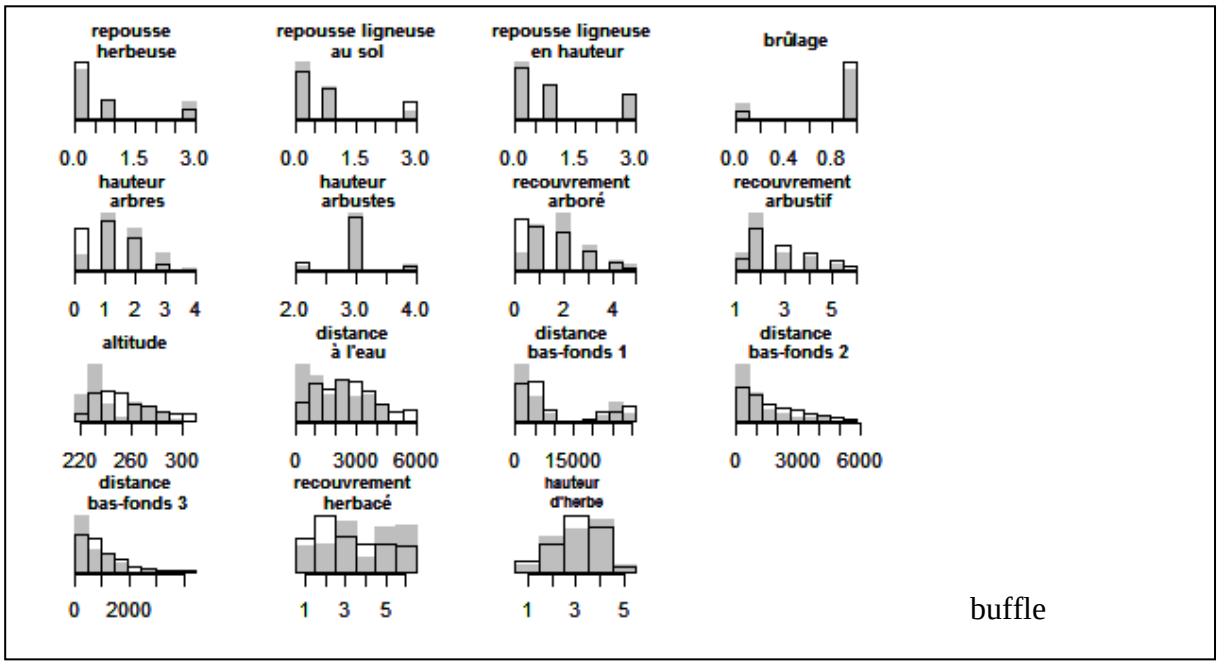
Annexe 7 : Comparaison entre l'utilisation et la disponibilité des variables de l'habitat à l'échelle du site (< 1 ha) par les ongulés sur la zone hors transhumance à la mi-saison sèche, en fin de saison sèche et en début de saison des pluies.

Les histogrammes en grisé représentent la proportion de tas de fèces observés sur les sites présentant la gamme de valeurs de la variable considérée alors que les histogrammes transparents représentent la proportion de sites disponibles pour cette même gamme de valeurs.

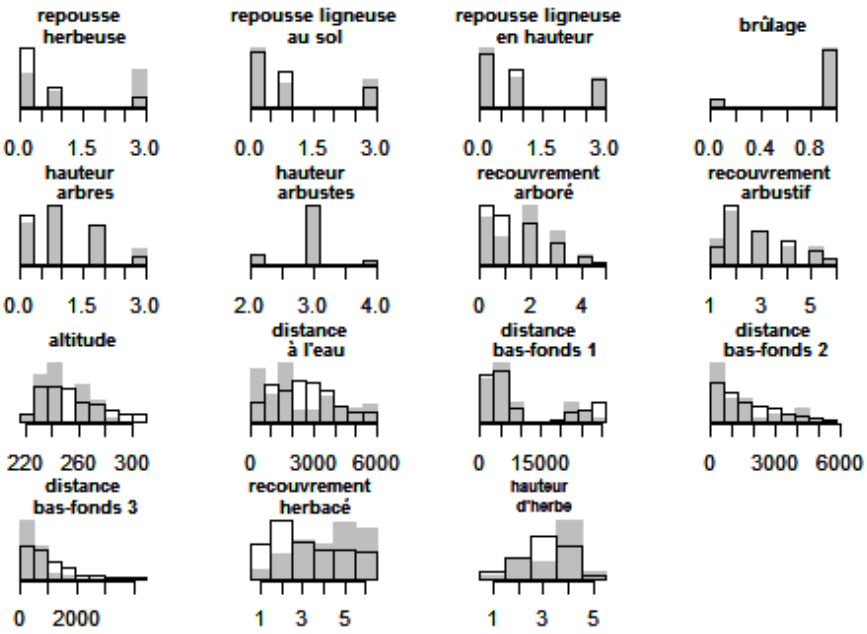
EN MI SAISON SECHE



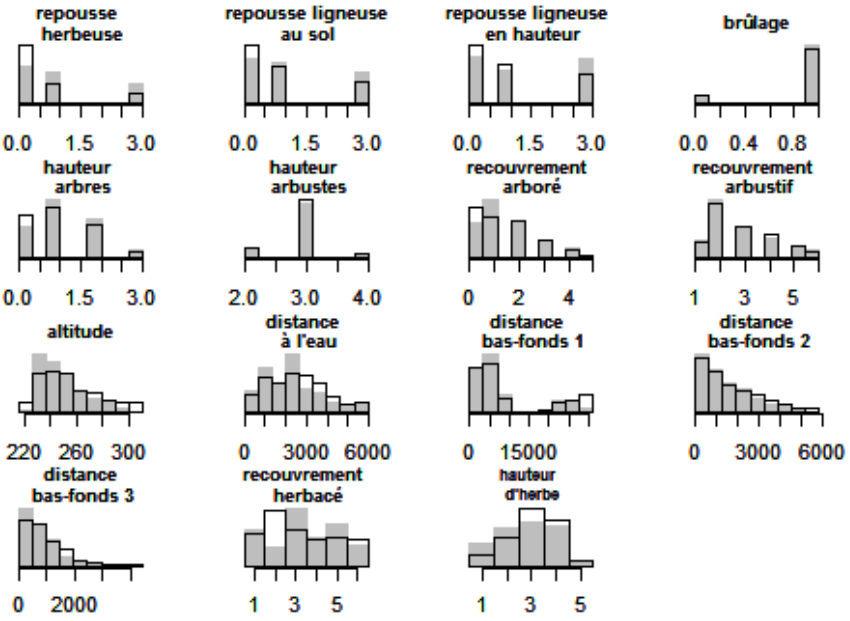
cobe Defassa



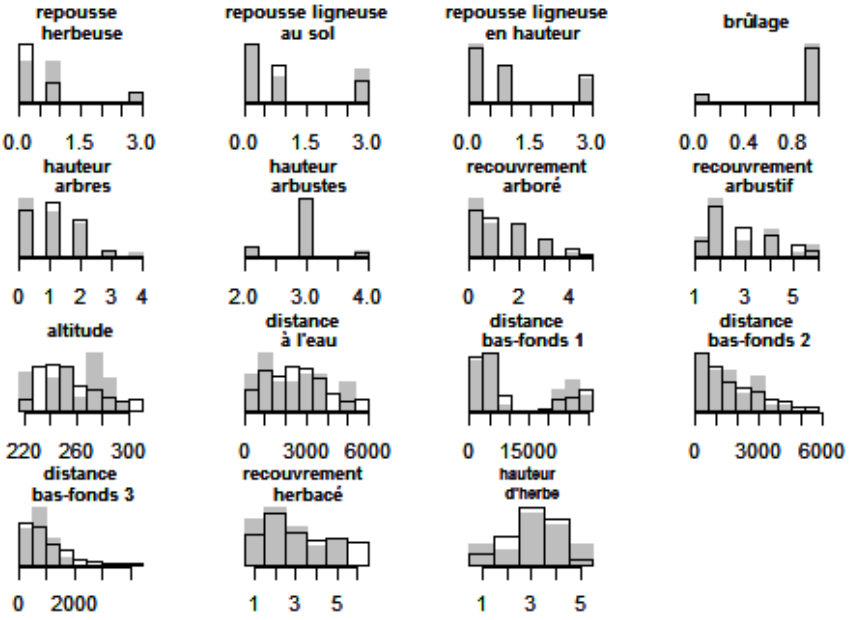
buffle



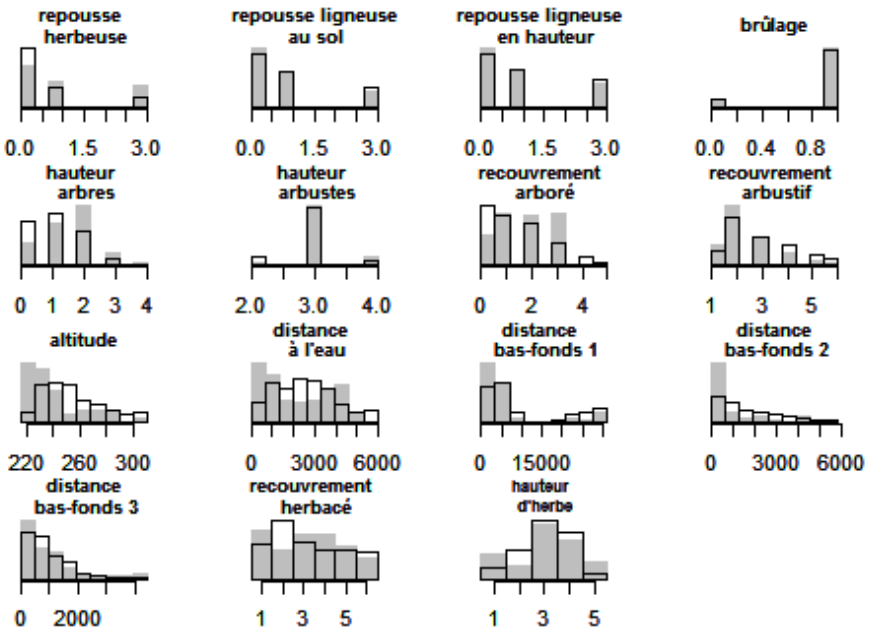
rédunca



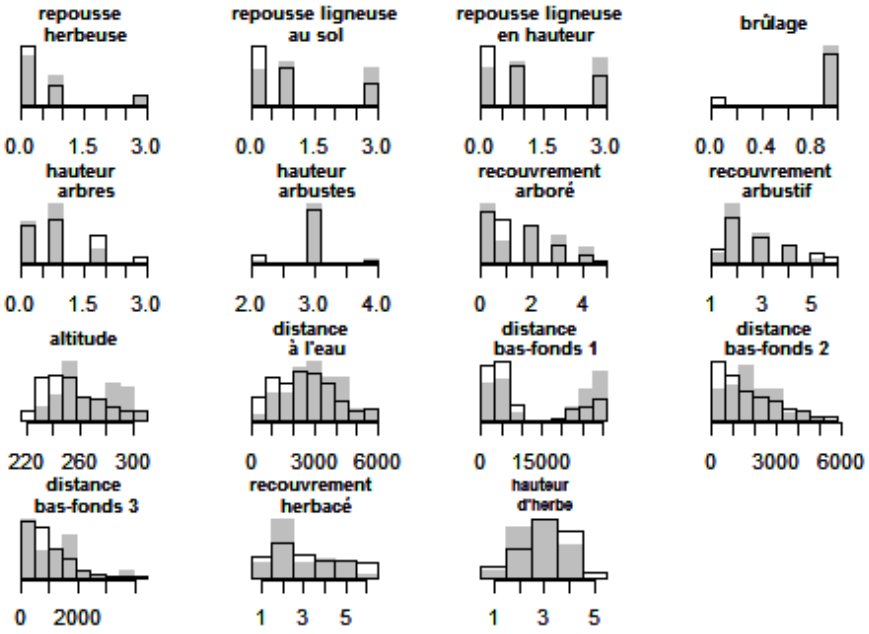
phacochère



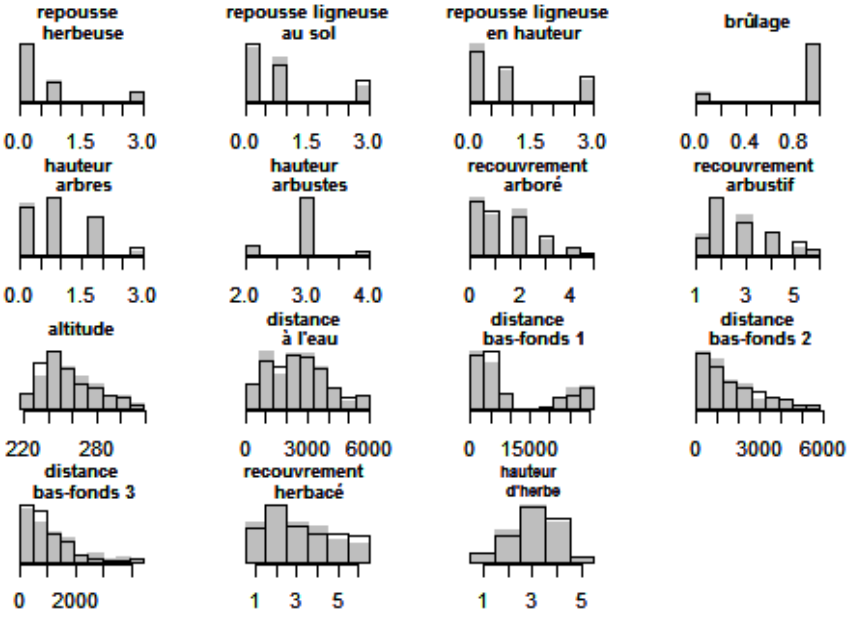
bubale



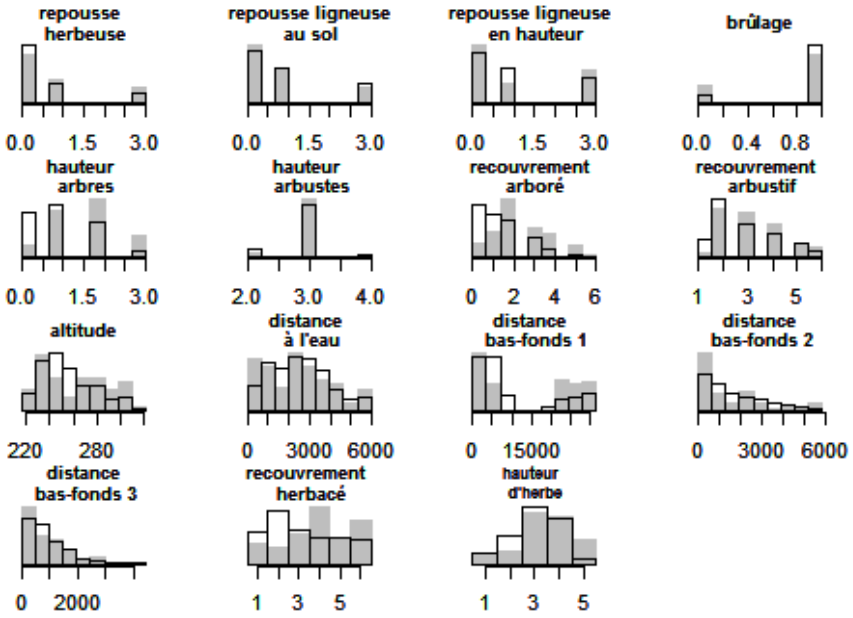
cobe de Buffon



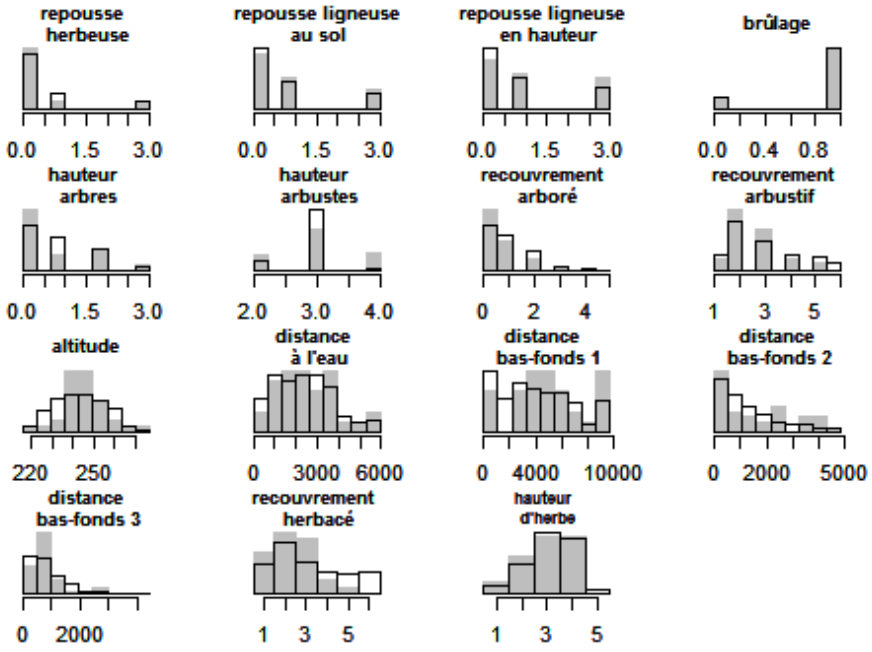
ourébi



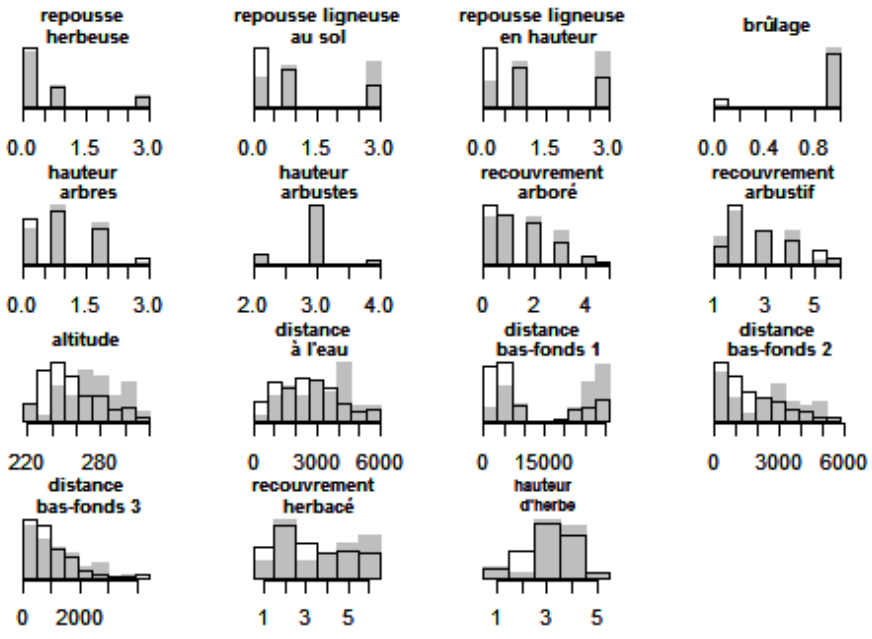
hippotrague rouan



éléphant

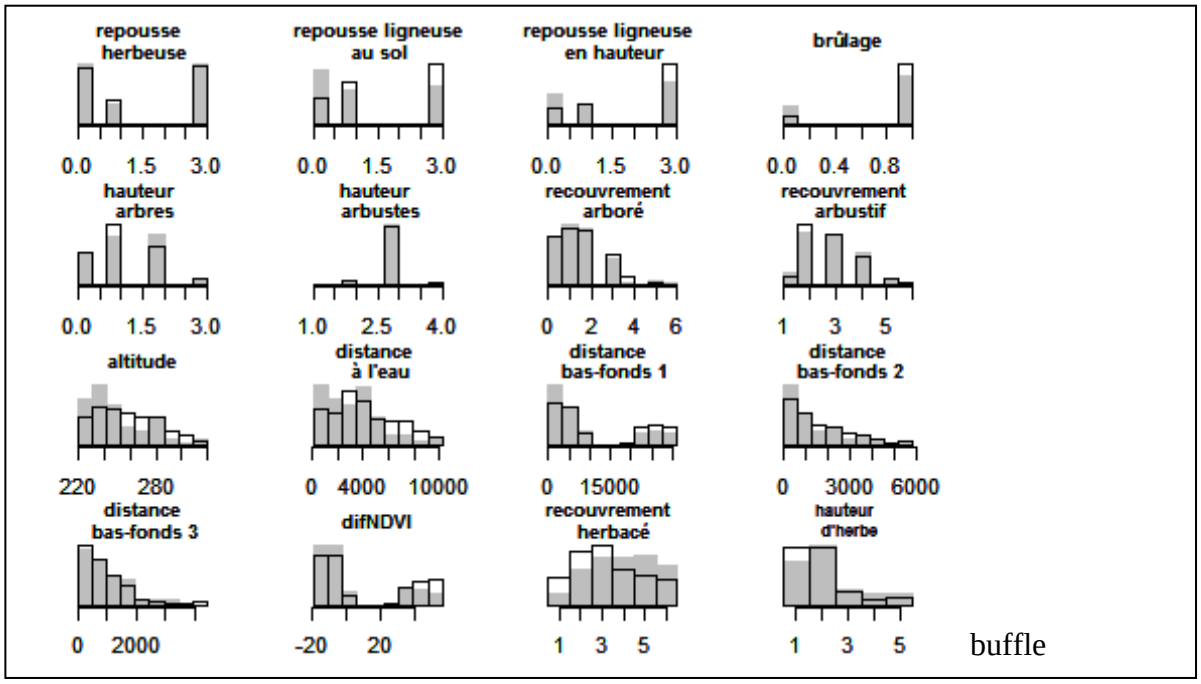


gazelle à front roux

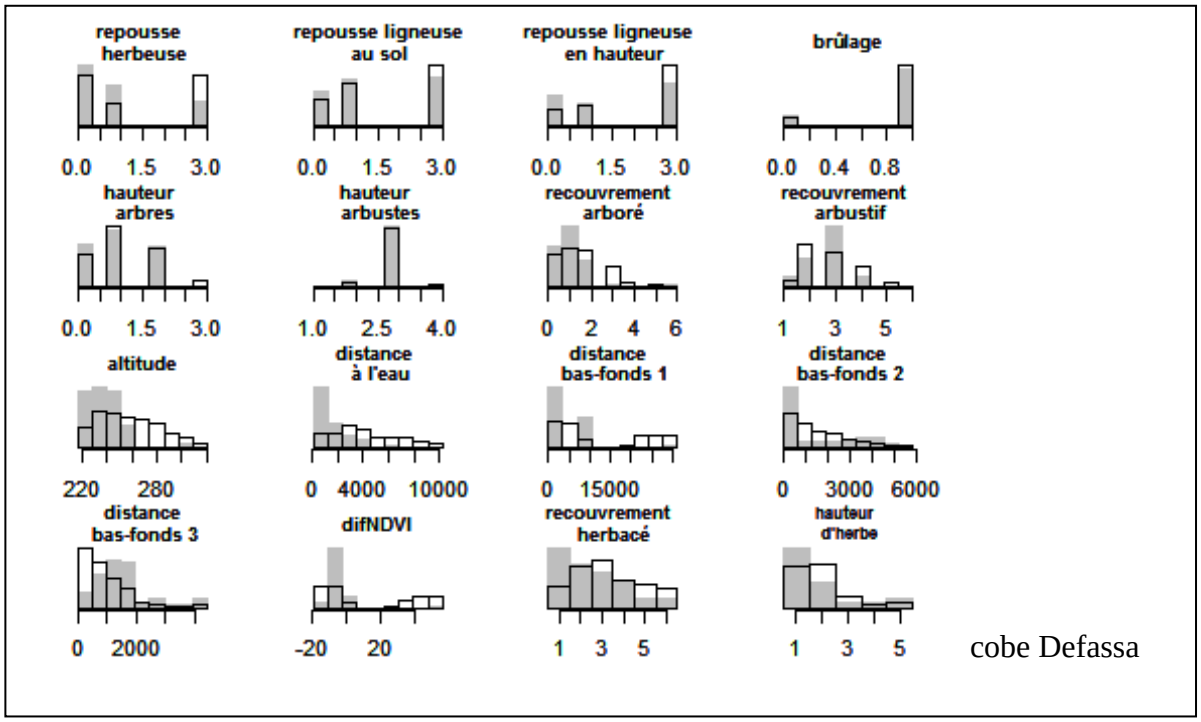


céphalophe de Grimm

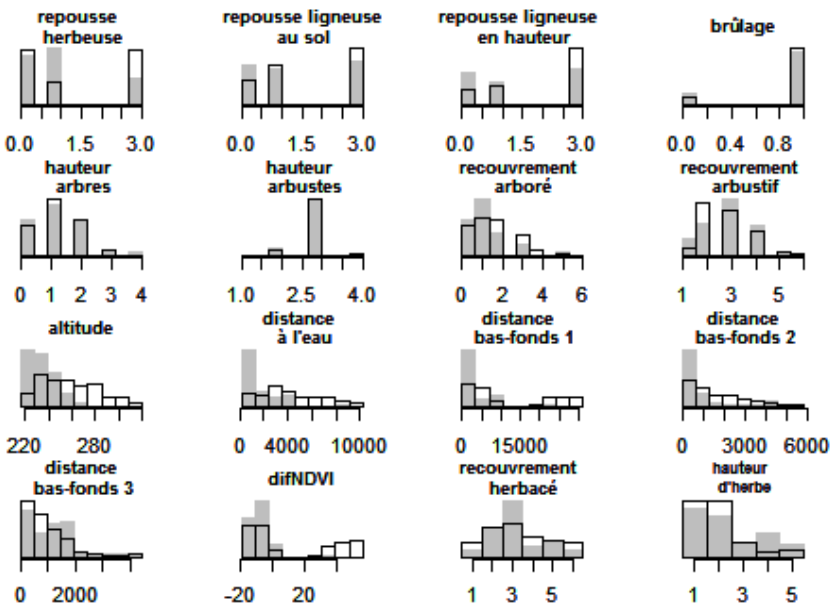
EN FIN DE SAISON SECHE



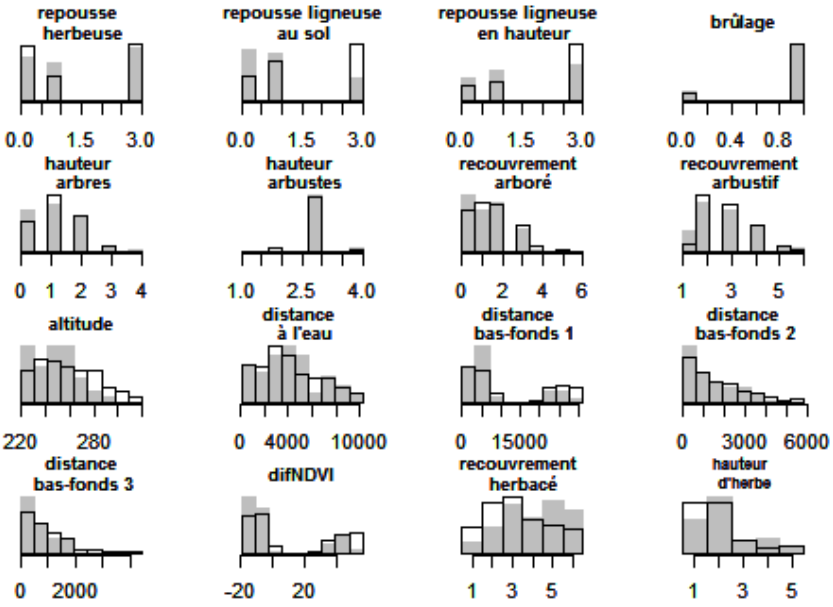
buffle



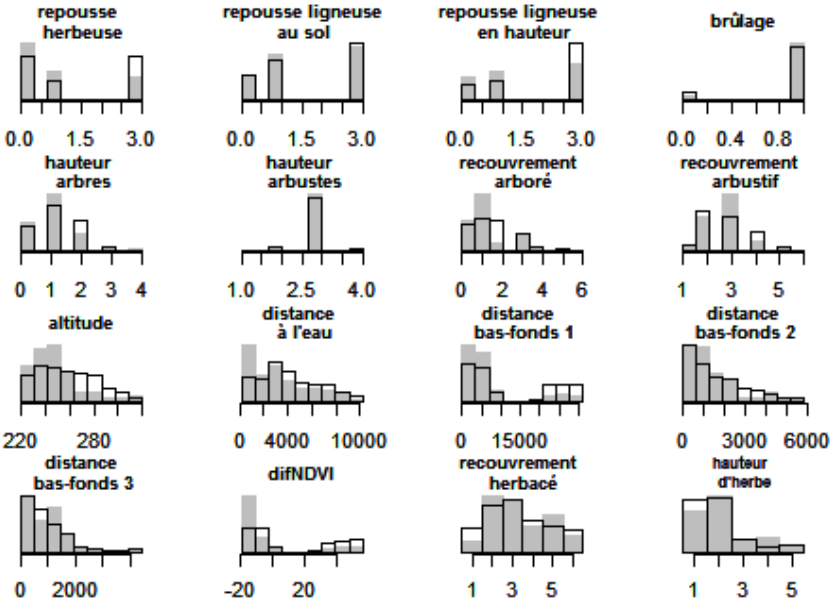
cobe Defassa



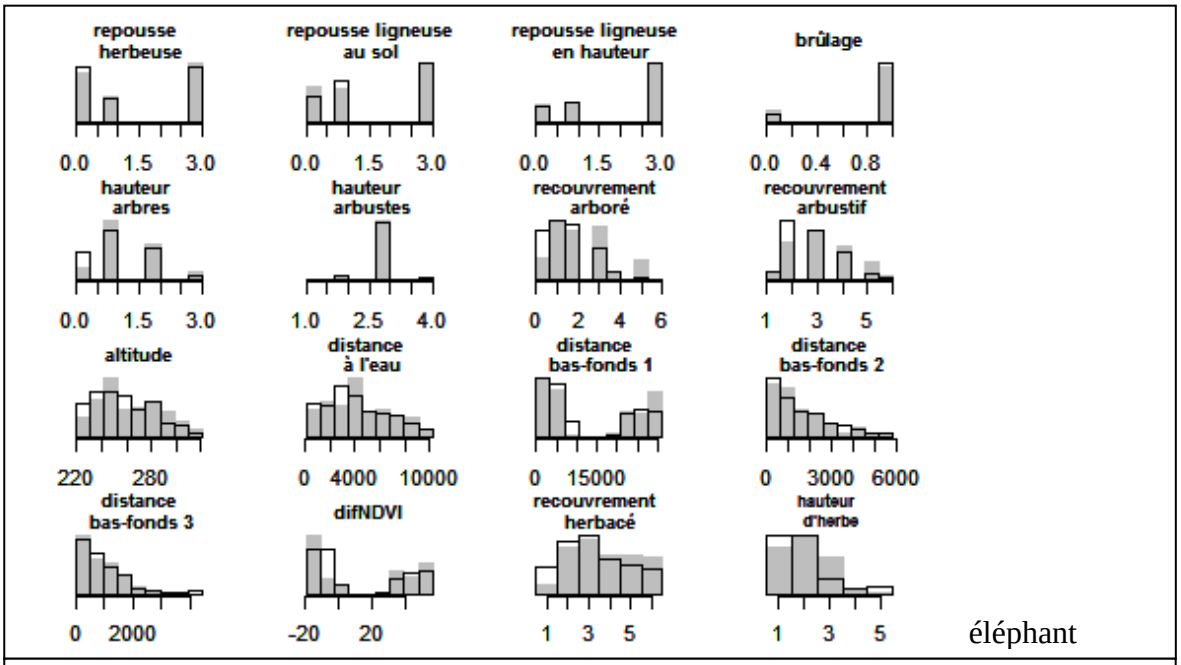
cobe de Buffon



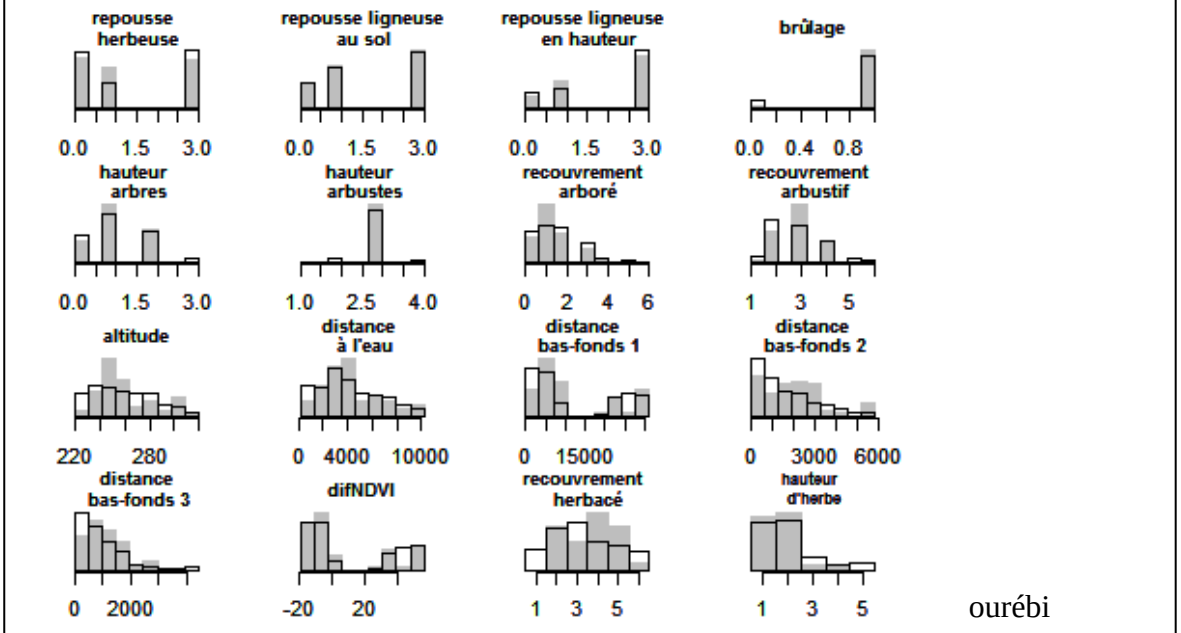
rédunca



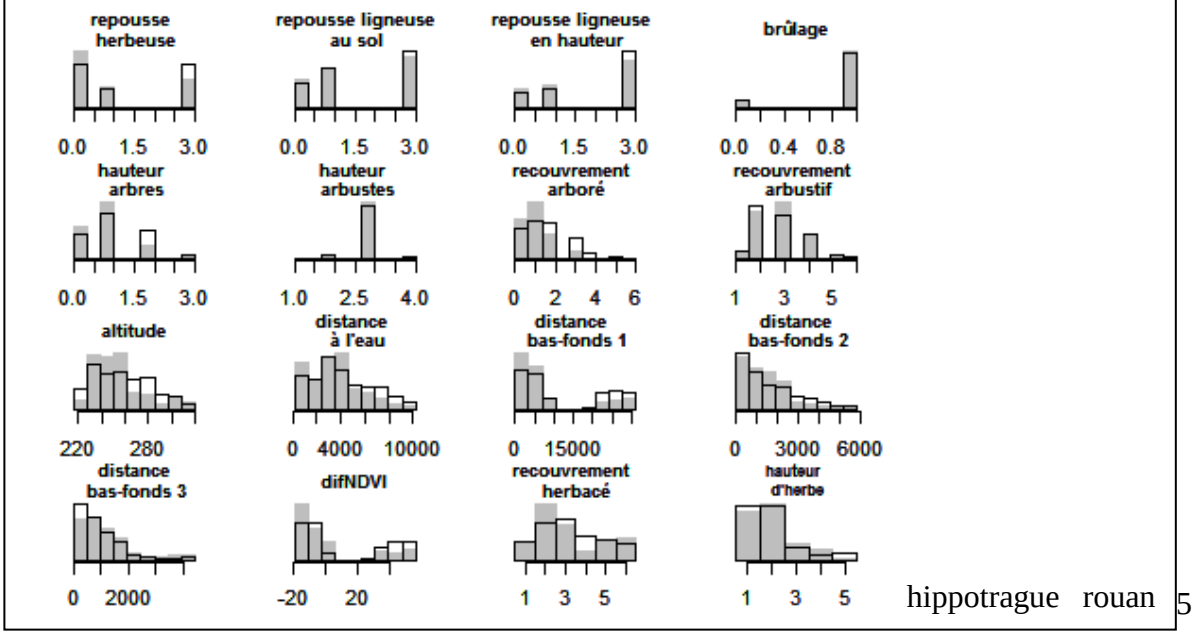
phacochère



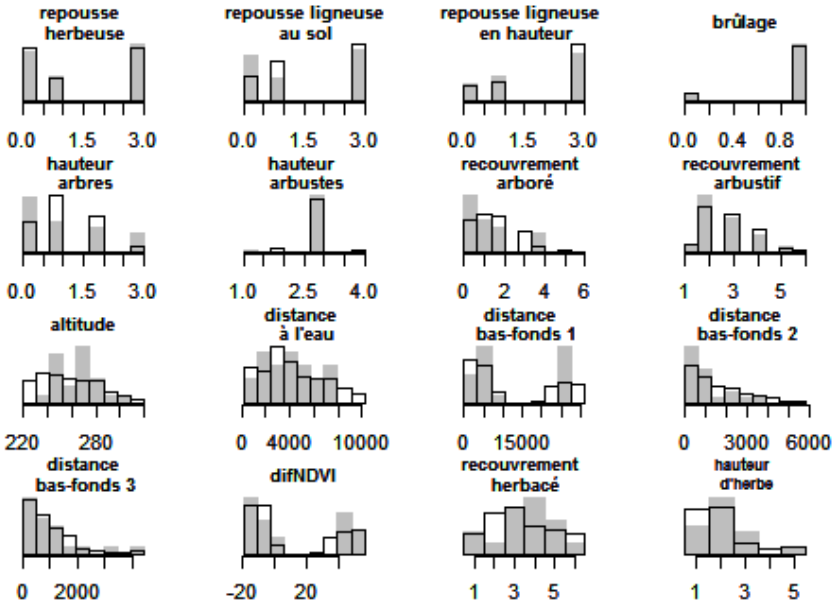
éléphant



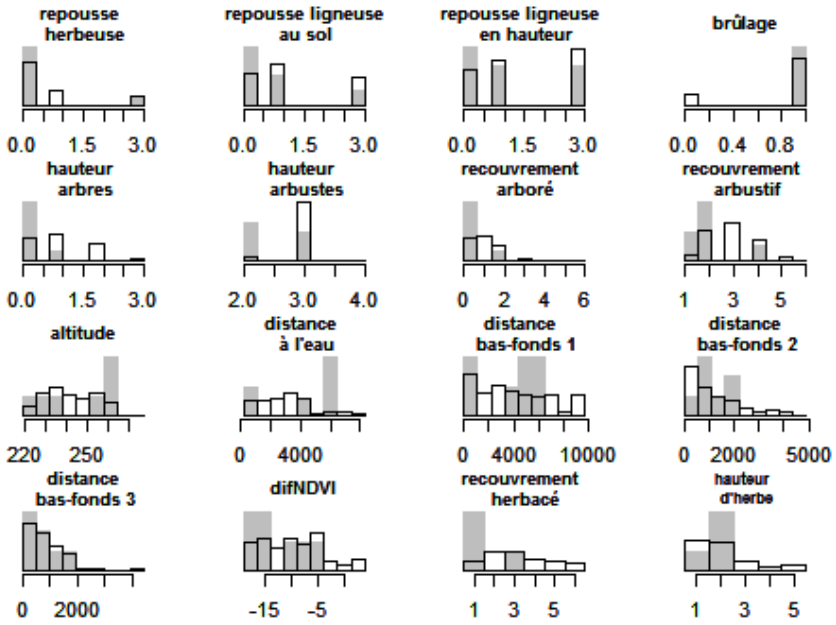
ourébi



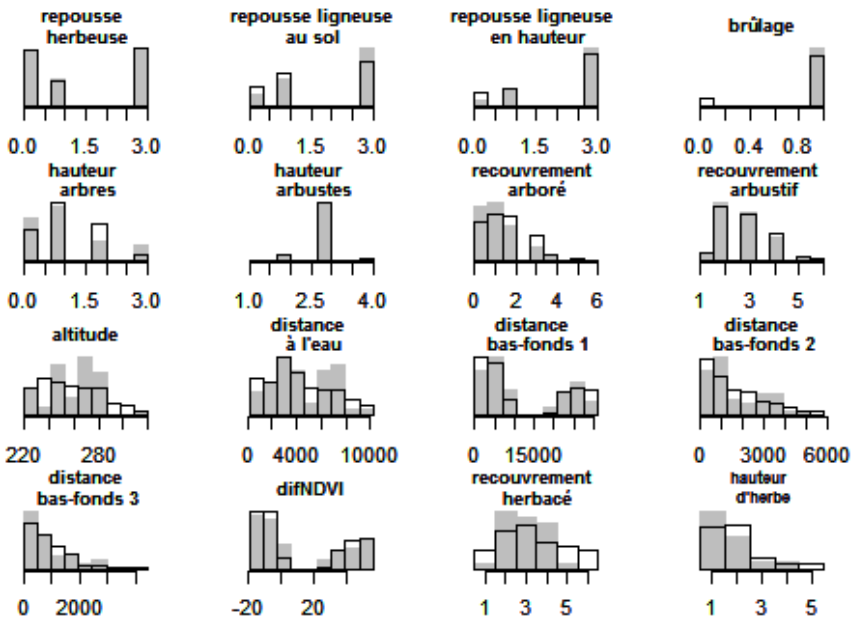
hippotrague rouan



bubale

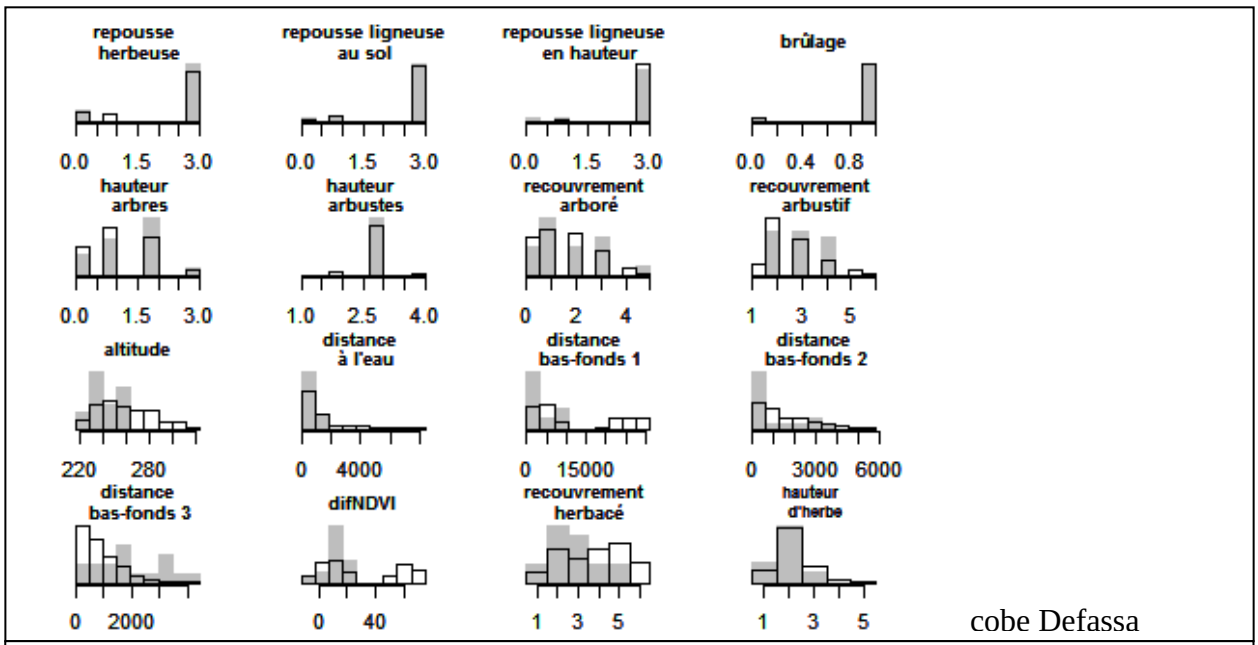


gazelle à front roux

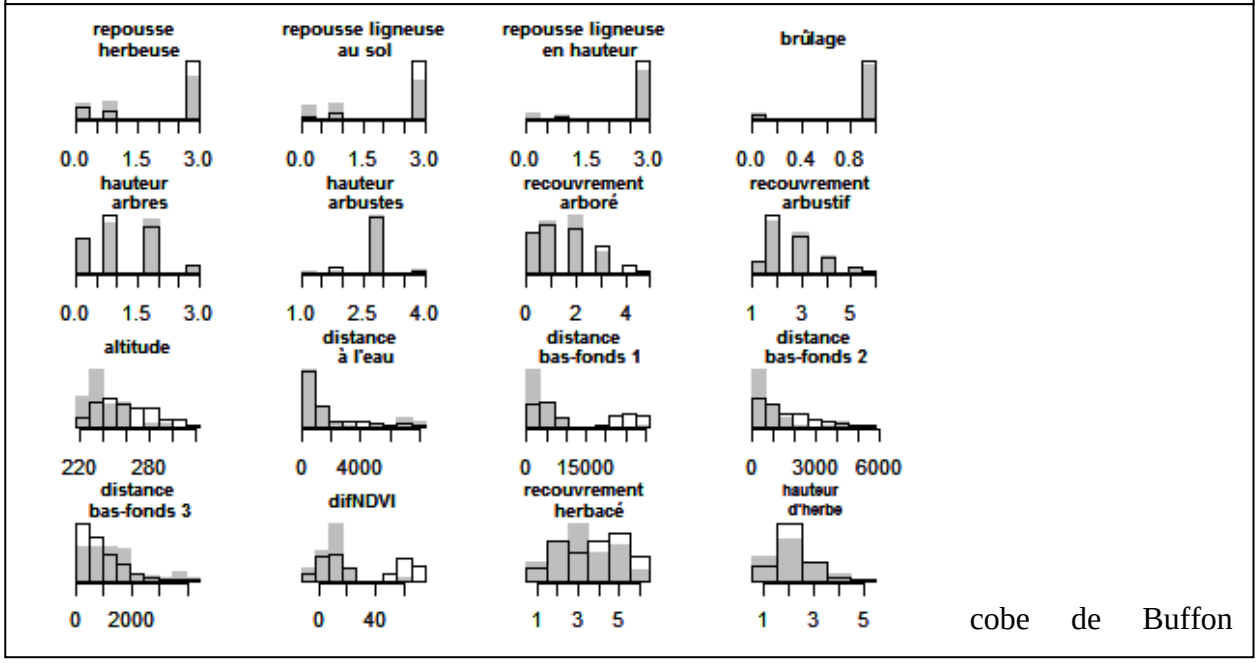


céphalophe de Grimm

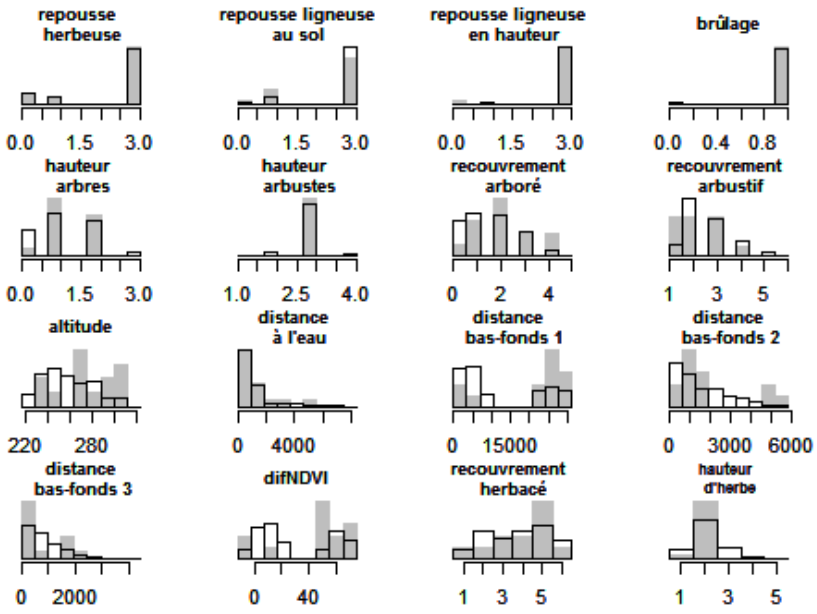
EN DEBUT DE SAISON DES PLUIES



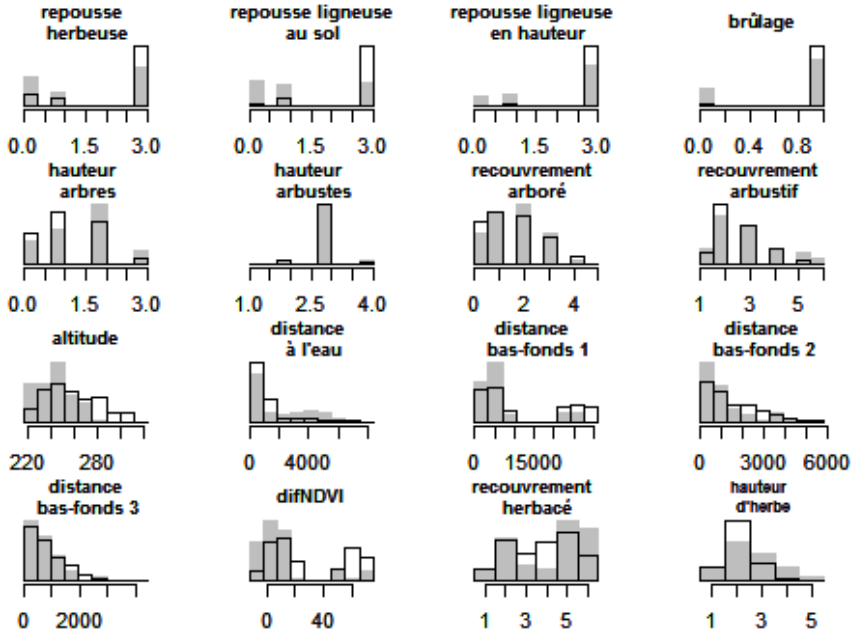
cobe Defassa



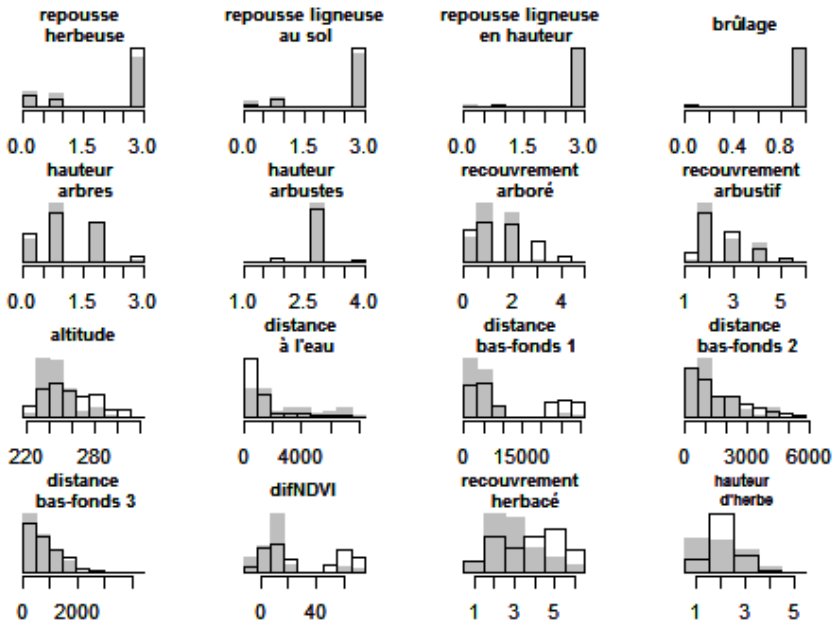
cobe de Buffon



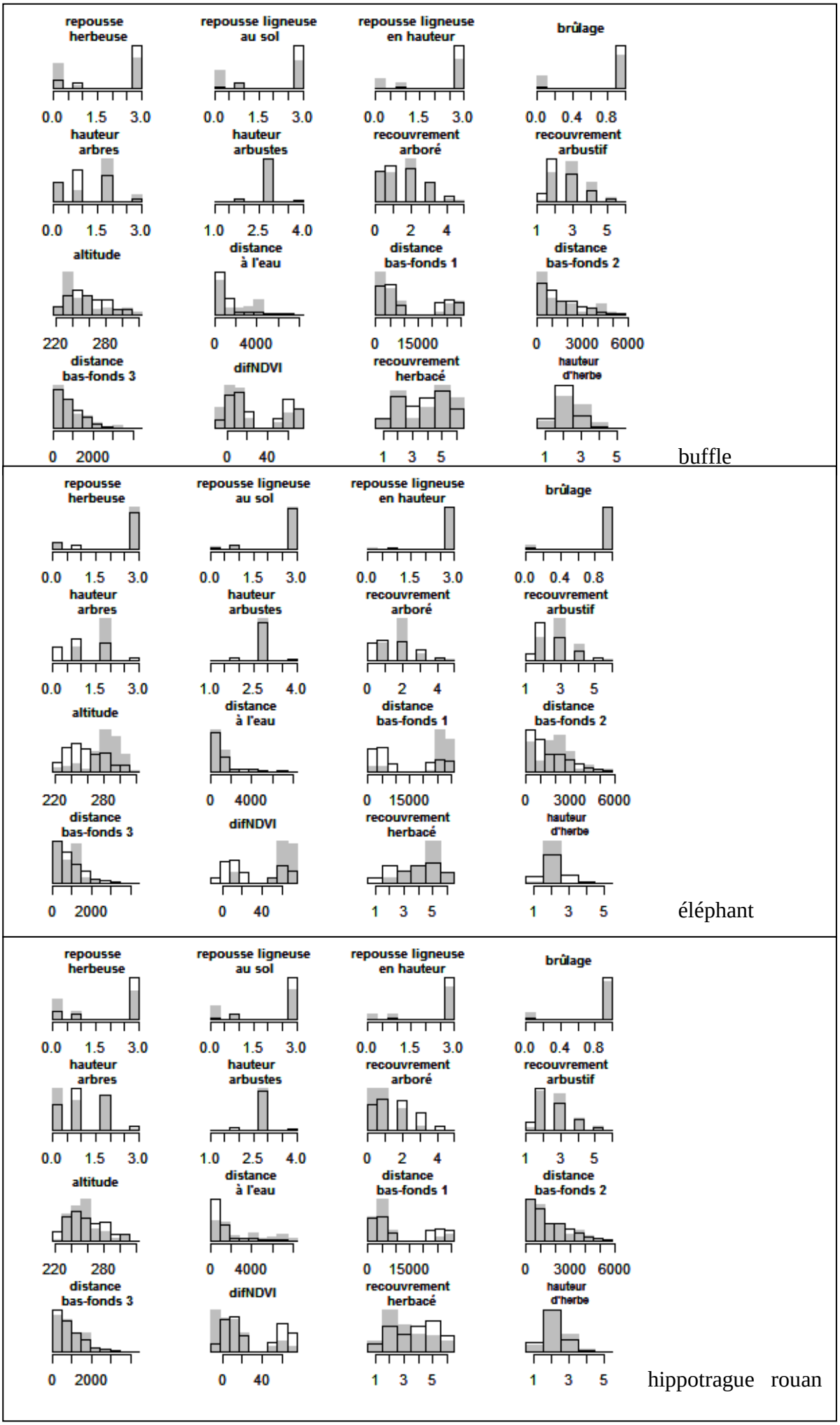
bubale

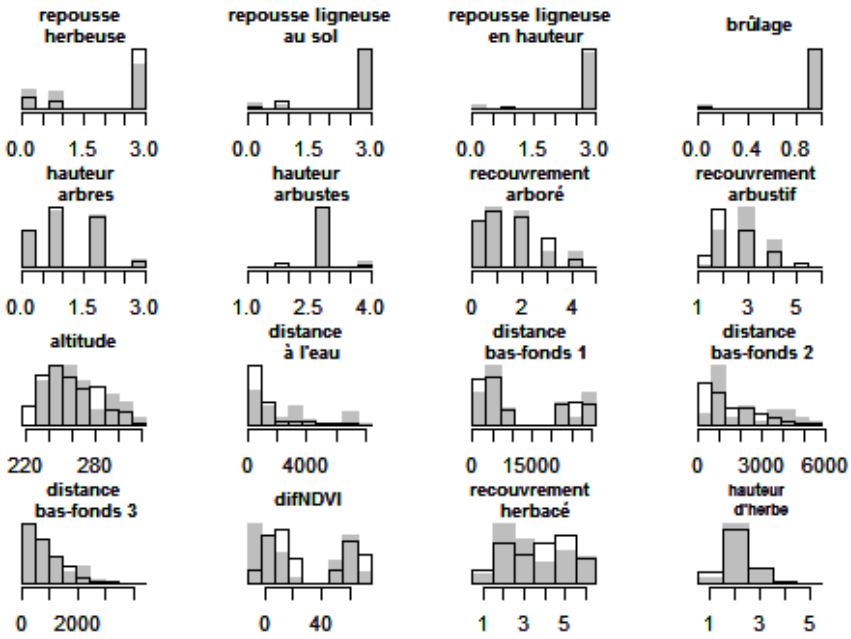


rédunca

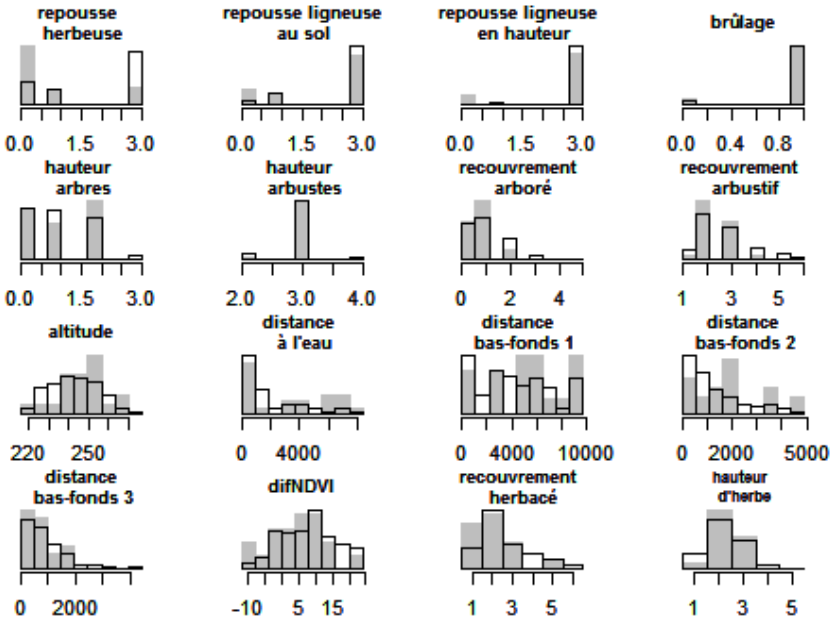


phacochère

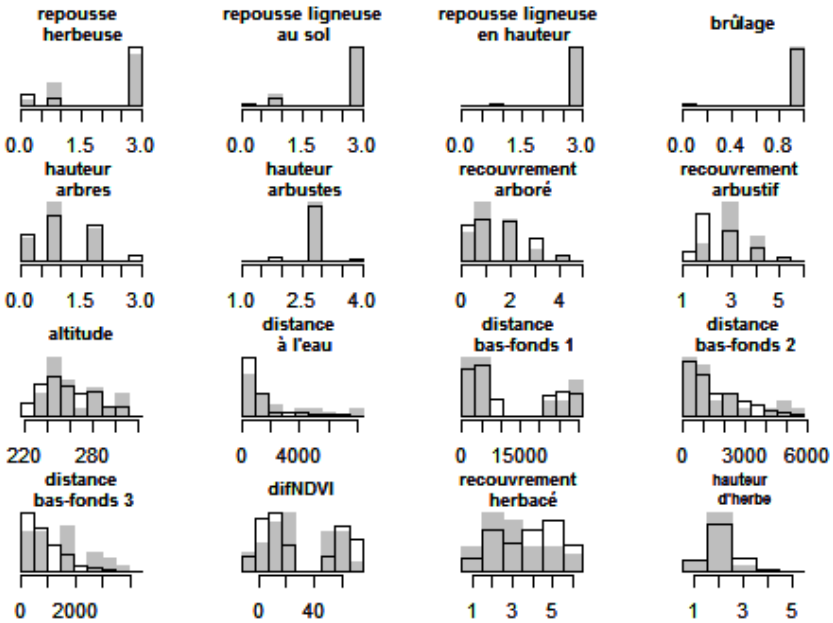

repousse herbeuse
repousse ligneuse au sol
repousse ligneuse en hauteur
brûlage
hauteur arbres
hauteur arbustes
recouvrement arboré
recouvrement arbustif
altitude
distance à l'eau
distance bas-fonds 1
distance bas-fonds 2
distance bas-fonds 3
difNDVI
recouvrement herbacé
hauteur d'herbe
buffle
repousse herbeuse
repousse ligneuse au sol
repousse ligneuse en hauteur
brûlage
hauteur arbres
hauteur arbustes
recouvrement arboré
recouvrement arbustif
altitude
distance à l'eau
distance bas-fonds 1
distance bas-fonds 2
distance bas-fonds 3
difNDVI
recouvrement herbacé
hauteur d'herbe
éléphant
repousse herbeuse
repousse ligneuse au sol
repousse ligneuse en hauteur
brûlage
hauteur arbres
hauteur arbustes
recouvrement arboré
recouvrement arbustif
altitude
distance à l'eau
distance bas-fonds 1
distance bas-fonds 2
distance bas-fonds 3
difNDVI
recouvrement herbacé
hauteur d'herbe
hippotrague rouan



ourébi

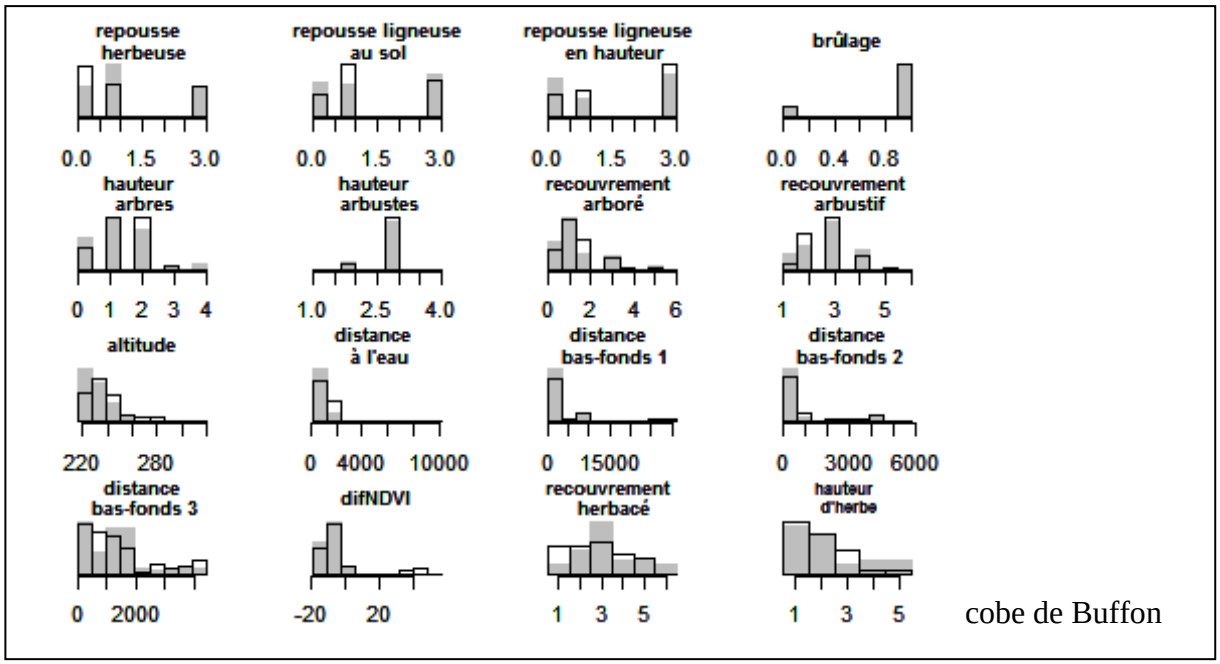


gazelle à front roux

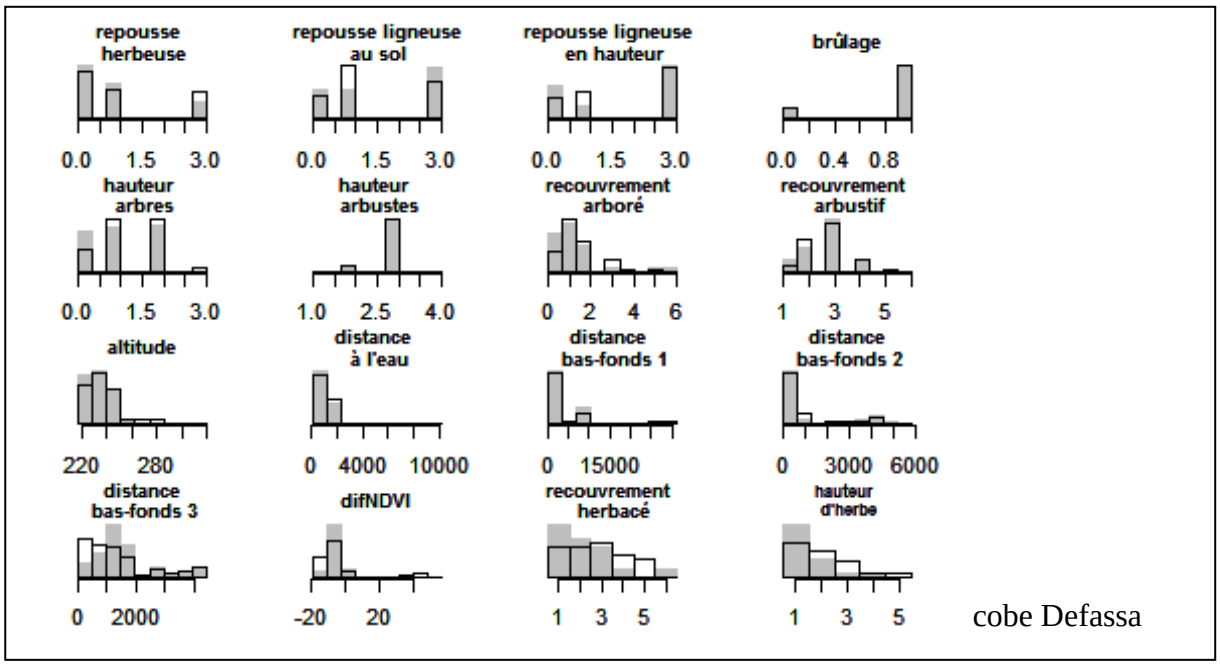


céphalophe de Grimm

EN FIN DE SAISON SECHE, ENTRE 0 ET 2 KM DU PLUS PROCHE POINT D'EAU

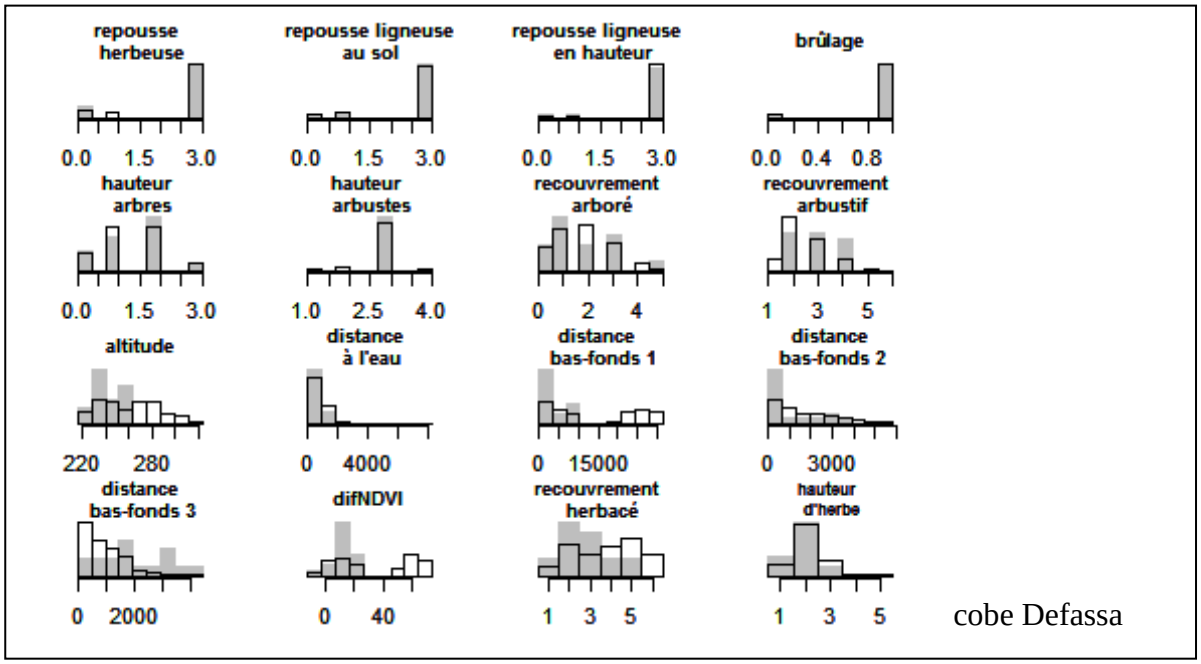


cobe de Buffon



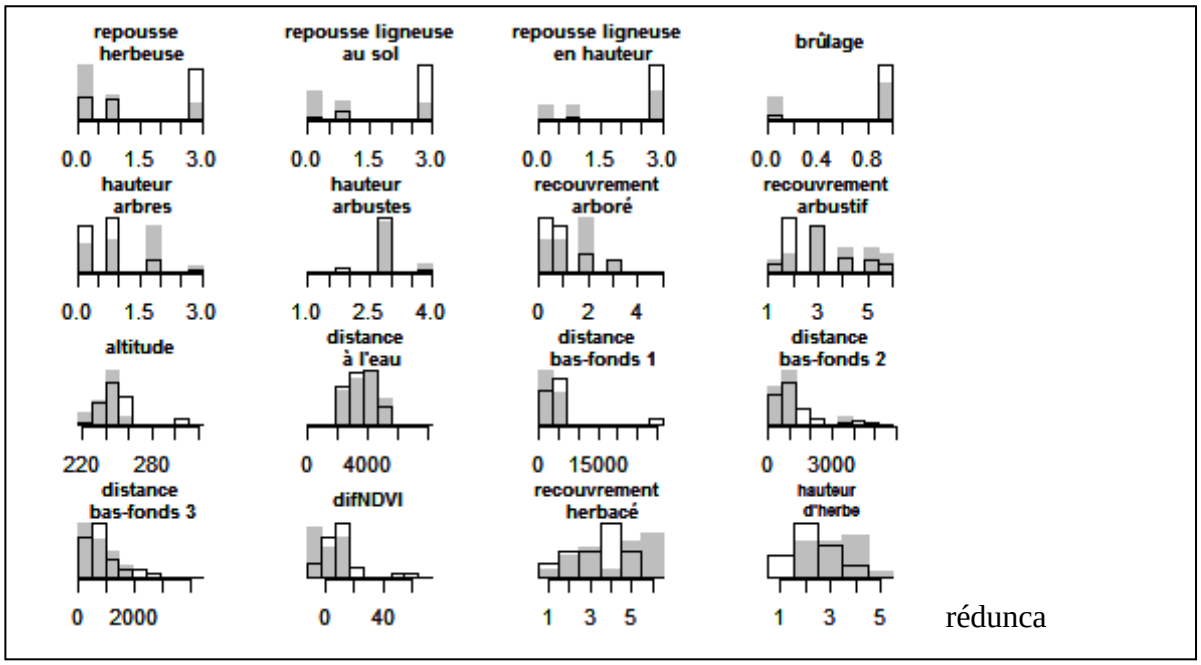
cobe Defassa

EN DEBUT DE SAISON DES PLUIES, ENTRE 0 ET 2 KM DU PLUS PROCHE POINT D'EAU

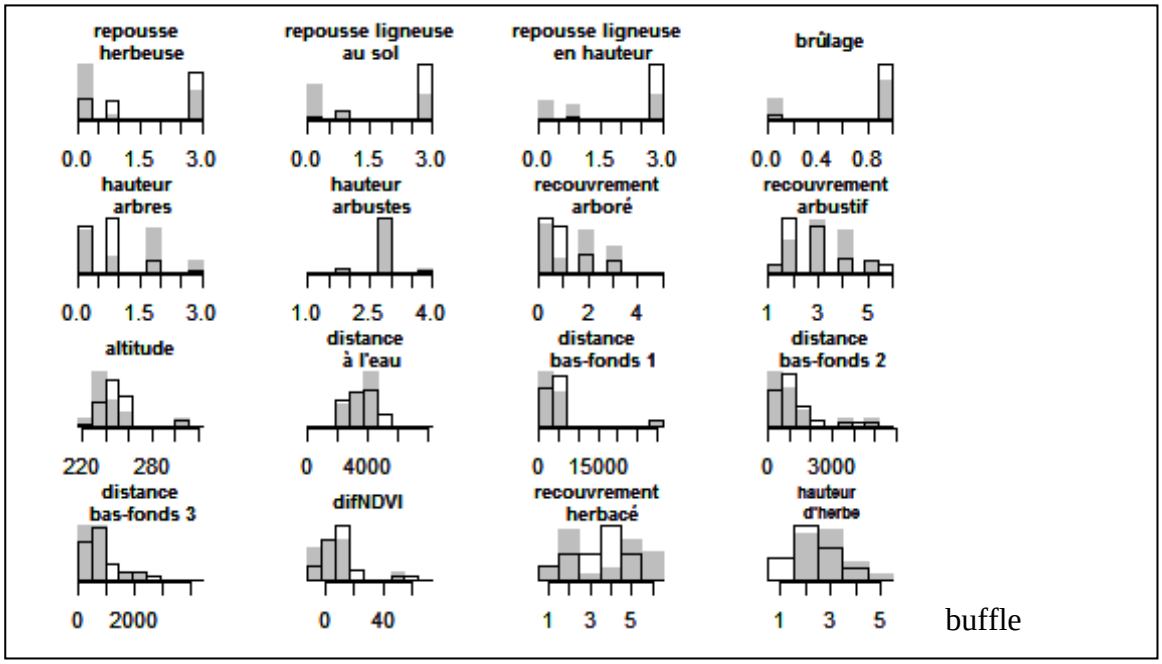


cobe Defassa

EN DEBUT DE SAISON DES PLUIES, ENTRE 2 ET 5 KM DU PLUS PROCHE POINT D'EAU



rédunca

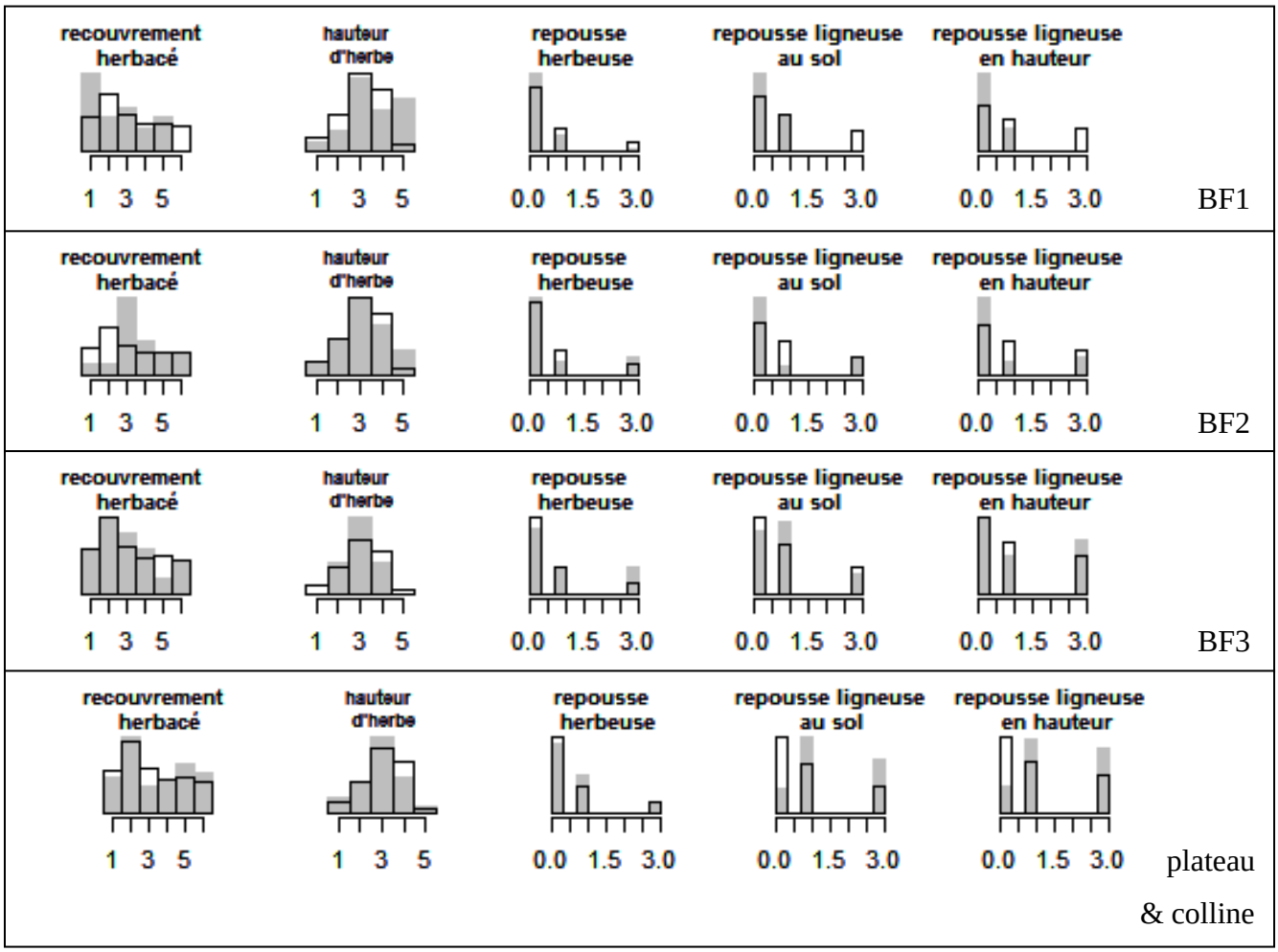


buffle

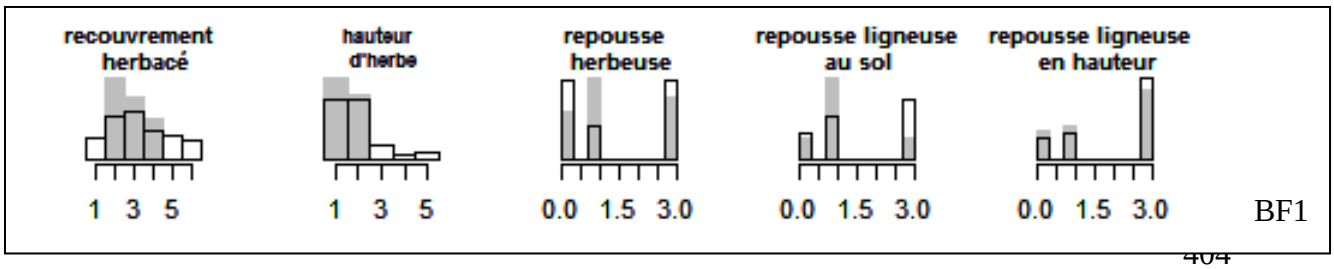
Annexe 8 : Comparaison des caractéristiques écologiques des bas-fonds et des zones élevées (plateaux et collines) du PRW (histogrammes en grisé) avec celles de l'ensemble des sites échantillonnés (histogrammes transparents).

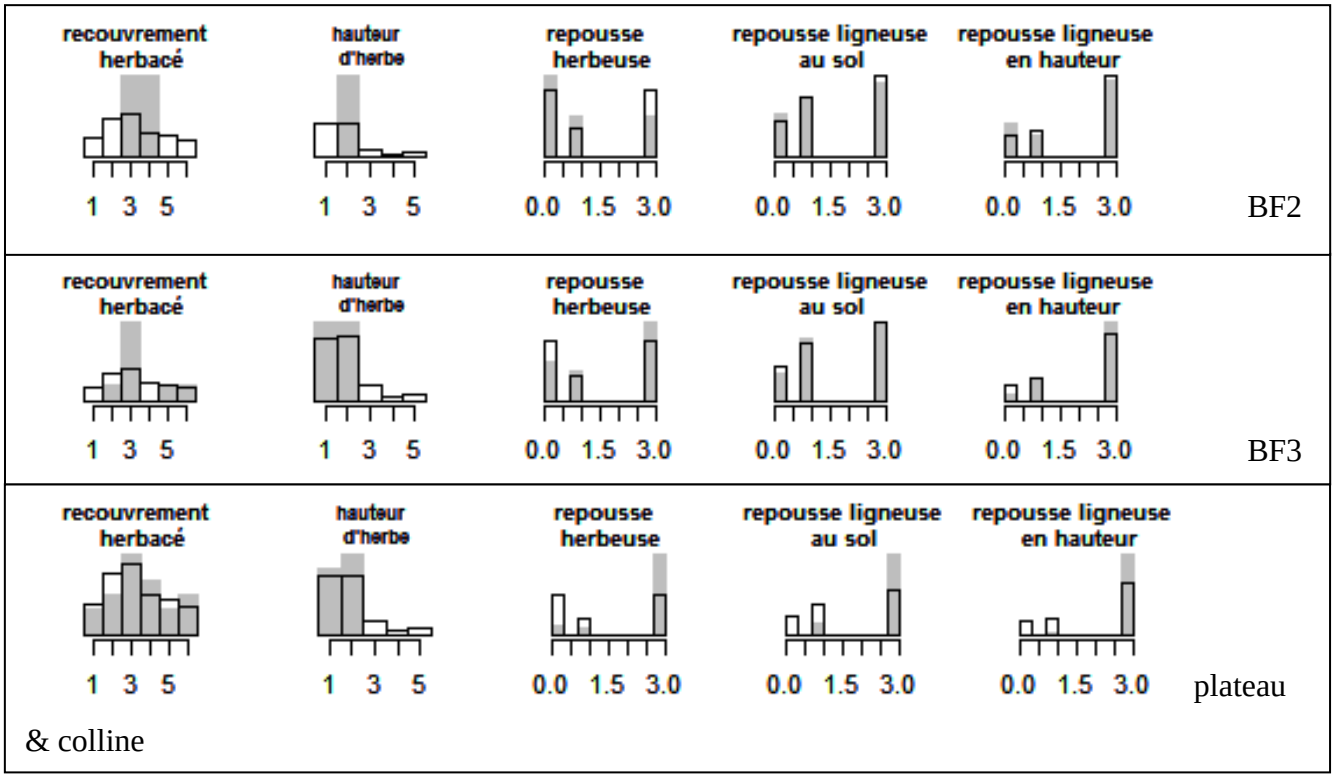
BF1 : bas-fond de catégorie 1, BF2 : bas-fond de catégorie 2, BF3 : bas-fond de catégorie 3.

EN MI SAISON SECHE

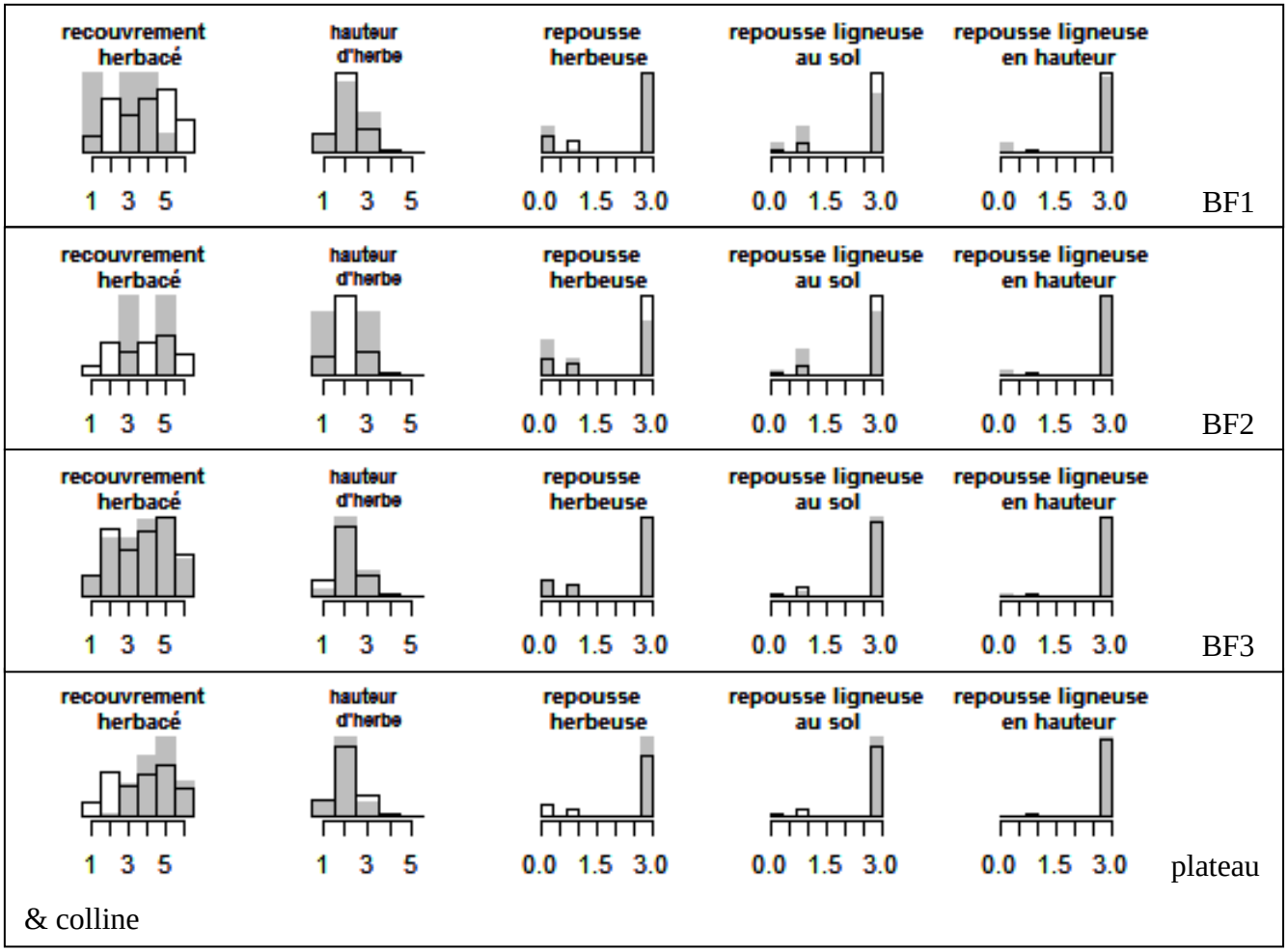


EN FIN DE SAISON SECHE





EN DEBUT DE SAISON DES PLUIES



Annexe 9 : Competitive replacement of dominant wild grazers by cattle in pastoral rangelands.

Note en préparation avec Hervé Fritz (*CNRS/LBBE Lyon 1*)

Introduction

Domestication of ungulates is assumed to have begun about 10000 years ago in Western Asia (Payne and Hodges 1997) and domestic livestock were introduced about 5000-6000 years ago into sub-Saharan Africa and West Africa, reaching southern Africa about 2000 years ago (Cumming 1993; Du Toit and Cumming 1999). During the past three centuries, the intense increase of human population all over the world has been accompanied by a spatial extension of more than 600 % of the land used for managed grazing systems, reaching 25 % of the global land surface (Asner et al. 2004). The recent use, by selected domestic ungulates, of new lands where they did not originally occur, notably in developing countries, calls into question their impact on the natural equilibriums resulting from evolutionary trade-offs between indigenous organisms. Numerous studies investigated the effects of grazing on the vegetal biodiversity and its repercussions in terms of range floristic quality and primary production (e.g. (Mwalyosi 1992; Walker 1993; Sullivan 1999)). The effect of the introduction of domestic ungulates on the structure of the native wild ungulate communities is another important issue, for both biodiversity conservation and secondary production promotion (Du Toit and Cumming 1999). Indeed, the race for space between agriculture and grazing prompts herders to covet the forage resources of protected areas and other marginal lands where wild fauna took refuge (Prins 1992; Sournia 1998). Meanwhile, multispecies systems involving mixes of wild and domestic ungulates appear as a debatable alternative option to traditional monocultures of livestock, using the complementary and the robustness of the different wild species (Jewel 1980; Teer 1991; Cumming 1993).

The domestic livestock: exotic species for native ungulate communities?

The morpho-physiological proximity between ungulate species is known to imply an ecological similarity, notably in terms of feeding site selection and diet (Illius and Gordon 1987; Gordon and Illius 1988; Gordon and Illius 1994; Ritchie and Olff 1999). Thus, it might induce a trophic competition between close species (Spencer 1995). In areas where livestock species have a relatively recent history of co-occurrence with wild species, they show

inherently less body mass and diet difference based on evolutionary segregation with wild herbivores than wild herbivores among themselves, which have evolved together since the Pliocene, approximately 5 million years ago (Voeten and Prins 1999; Mishra 2001; Madhusudan 2004). For this reason, domestic ungulates might compete with certain wild ungulate species for common forage resources.

A recent evidence of the impact of livestock on the wild ungulate communities

There is recent evidence to suggest that domestic livestock deplete the density and diversity of wild herbivores in pastoral ranges by imposing resource limitations (Bagchi et al. 2004). This has been illustrated by several field studies conducted in different continents, notably in Asia and Africa. Longitudinal studies showed that the partial or total removal of livestock was followed by an increase of the population of certain wild ungulate species. It was the case, for examples, of chital, chinkara, sambar, chowsingha (rajouter les noms scientifiques?) in the deciduous forests of Gir, in India (Khan et al. 1996), or of buffalo since the eviction of cattle from Ngorongoro crater floor in Tanzania (Voeten and Prins 1999). Latitudinal comparisons of the ungulate communities of close ranges with different grazing pressure by livestock also evocate an eviction of certain native species by domestic ungulates. In the Spiti Valley in Trans-Himalaya, Mishra (2001) found that four species of locally presumably extinct ungulates (the wild yak (Bos grunniens), the kiang (Equus kiang), the Tibetan argali (Ovis ammon), and the chiru (Pantholops hodgsoni)) had livestock as the most similar species, i.e. they were closer in body mass to a livestock species than to another wild species. He also showed that, although not totally eliminated, another wild ungulate, the bharal (Pseudois nayaur), presented lower density in highly grazed rangelands (livestock*: 3092 kg/km², bharal*: 115.3 kg/km²) than in close rangelands moderately grazed by livestock (livestock*: 2156.9 kg/km², bharal*: 341.8 kg/km²) (*calculated using half the adult body mass for young individuals) (Mishra et al. 2004). In the W Regional park in West Africa, Hibert et al. (submitted ms) showed that seasonal intrusion of cattle appeared to compel certain ungulate species, mostly grazers, to restricted areas free of cattle.These different examples suggest that the recent introduction or removal of exotic domestic ungulates can have a major impact on the structure of the wild native ungulate communities both in space distribution and local relative and absolute abundances. In this note, we show that it seems to be also the case in large pastoral rangelands where domestic ungulate species substitute themselves for certain wild ungulate species.

Effect of cattle on the wild community structure in extensive pastoral ranges

We compared the structures of ungulate communities in pairs of pastoral rangelands and close protected areas in different regions of Africa. For each pair, the ecosystems were chosen so that they were close geographically, with similar rain regime and soil conditions and with close total ungulate biomasses but mainly differing in cattle presence (Table 1, Figure 1). We also integrated the case of the W Regional Park undergoing cattle intrusion on over half of its area at the end of the dry season. The community structure was expressed by the specific repartition of metabolic biomass ($W^{0.75}kg/km^2$) in species weighing more than 20 kg.

Table 1: Pairs of sites used for the comparison of ungulate community structures between natural and pastoral ecosystems.

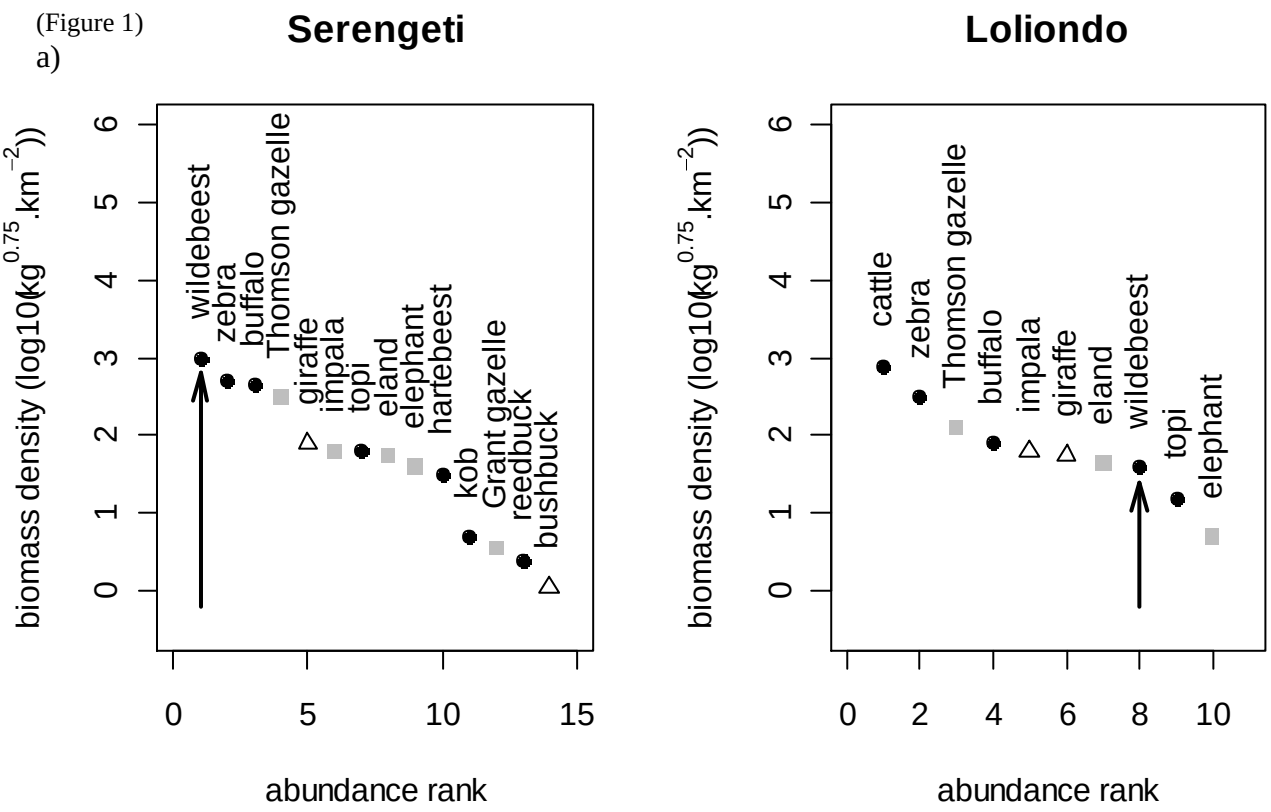
Pair	Country	Sites	Type	Mean annual rainfall (mm)	Soil quality	Total metabolic biomas density ($kg^{0.75}.km^{-2}$)
pair 1	Tanzania	Serengeti	natural	803	rich	1670-2349
		Loliondo	pastoral	784	rich	1479
pair 2	Bostwana	Chobe Park	natural	600	poor	311
		Chobe District	pastoral	600	poor	324
pair 3	Bostwana	Kalahari	natural	300	poor	51
		Ghanzi District	pastoral	300	poor	120
pair 4	Niger, Burkina Faso, Benin	West W Park	natural	800	poor	96
		East W Park	illegal pastoral	800	poor	262

Domestic ungulates appeared to take the biomass rank of the dominant wild grazing species of similar body mass in the community in most places (Figure 1). In all studied cases, the abundance of the dominant wild grazing species deeply decreased, suggesting a competition process. Compared to the cattle-free area, the decrease in the pastoral community was huger in wildebeest (Figure 1a), buffalo (Figure 1a, 1b), and oryx (Figure 1c).

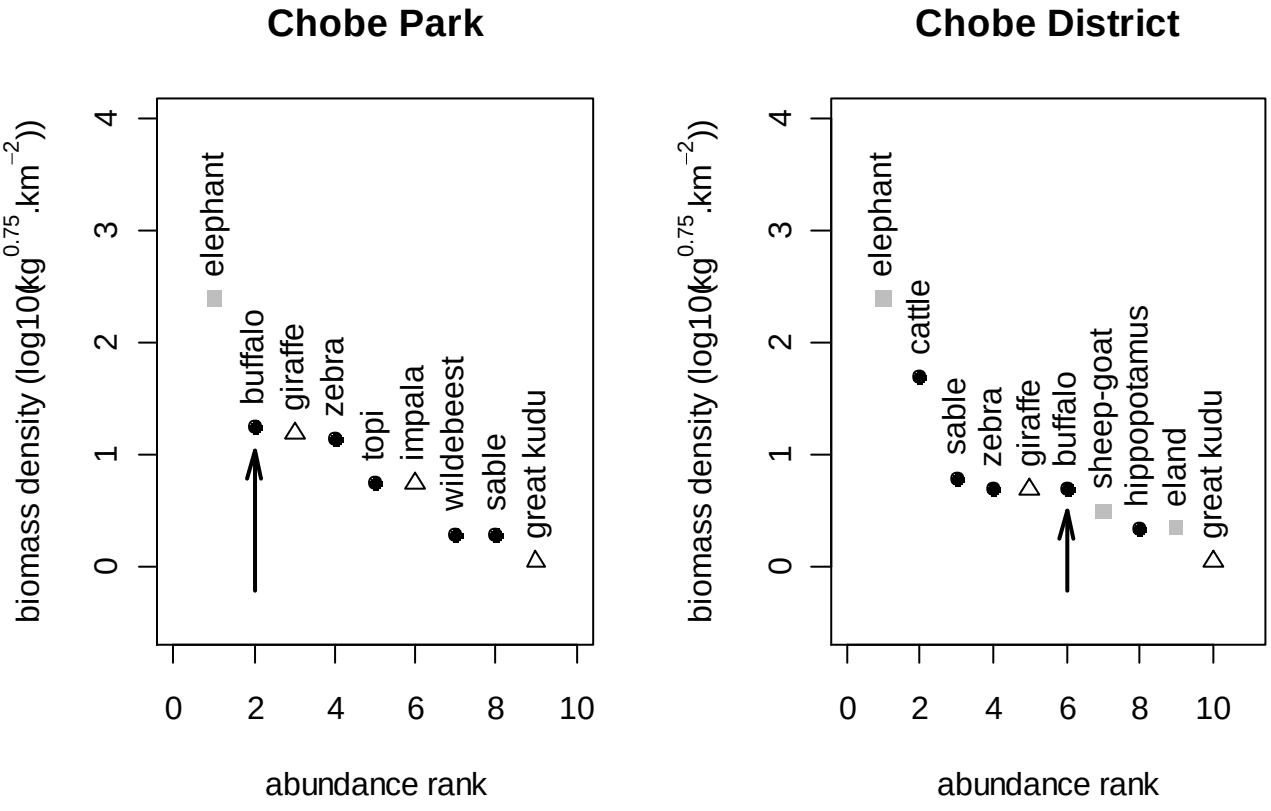
According to (Prins 1992), cattle would affect the wild ungulate community structure by monopolising available energy. Indeed, domestic ungulates are often imposed in great numbers in the ecosystems. They may have a competitive advantage over wild species (Young et al. 2004) because herders might facilitate their access to better pastures and, by their protection against predators, reduce the vigilance cost. Furthermore, domestic livestock might benefit of complementary food and health care from herders, even though pastoral ranges are overstocked (Madhusudan 2004).

(Figure 1)

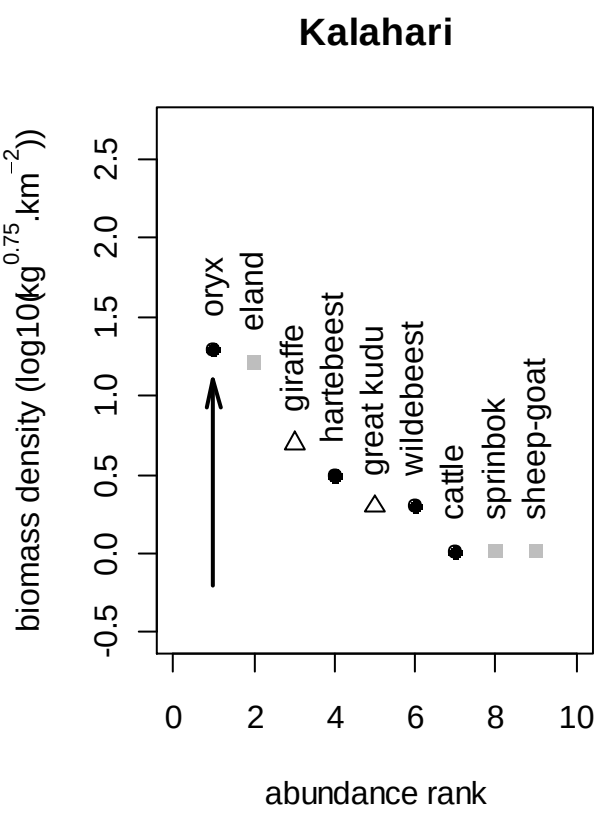
a)

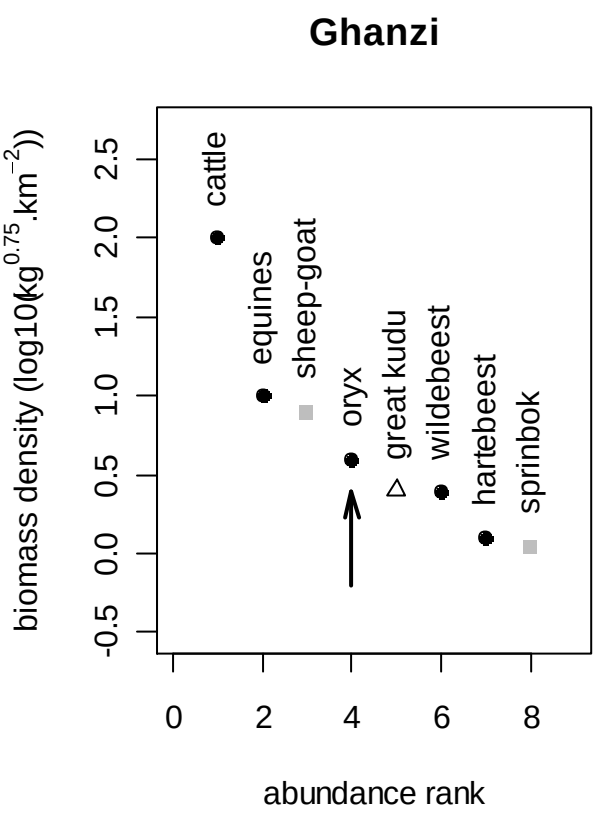

Serengeti
biomass density (log10(kg^0.75.km^-2))
abundance rank
wildebeest
zebra
buffalo
Thomson gazelle
giraffe
impala
topi
eland
elephant
hartebeest
kob
Grant gazelle
reedbuck
bushbuck
Loliondo
biomass density (log10(kg^0.75.km^-2))
abundance rank
cattle
zebra
Thomson gazelle
buffalo
impala
giraffe
eland
wildebeest
topi
elephant

b)

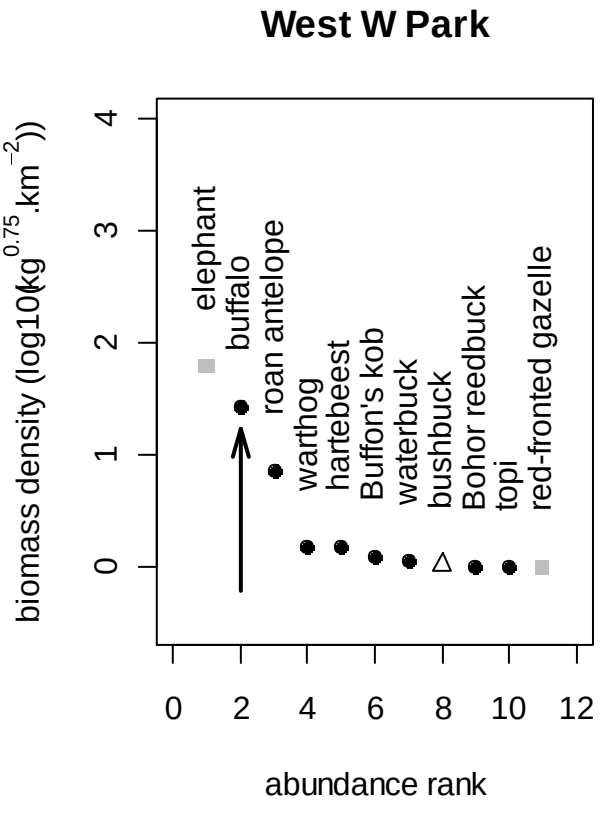

Chobe Park
biomass density (log10(kg^0.75.km^-2))
abundance rank
elephant
buffalo
giraffe
zebra
topi
impala
wildebeest
sable
great kudu
Chobe District
biomass density (log10(kg^0.75.km^-2))
abundance rank
elephant
cattle
sable
zebra
giraffe
buffalo
sheep-goat
hippopotamus
eland
great kudu

c)


Kalahari
biomass density (log10(kg^0.75.km^-2))
abundance rank
oryx
eland
giraffe
hartebeest
great kudu
wildebeest
cattle
sprinbok
sheep-goat


Ghanzi
biomass density (log10(kg^0.75.km^-2))
abundance rank
cattle
equines
sheep-goat
oryx
great kudu
wildebeest
hartebeest
sprinbok

d)


West W Park
biomass density (log10(kg^0.75.km^-2))
abundance rank
elephant
buffalo
roan antelope
warthog
hartebeest
Buffon's kob
waterbuck
bushbuck
Bohor reedbuck
topi
red-fronted gazelle

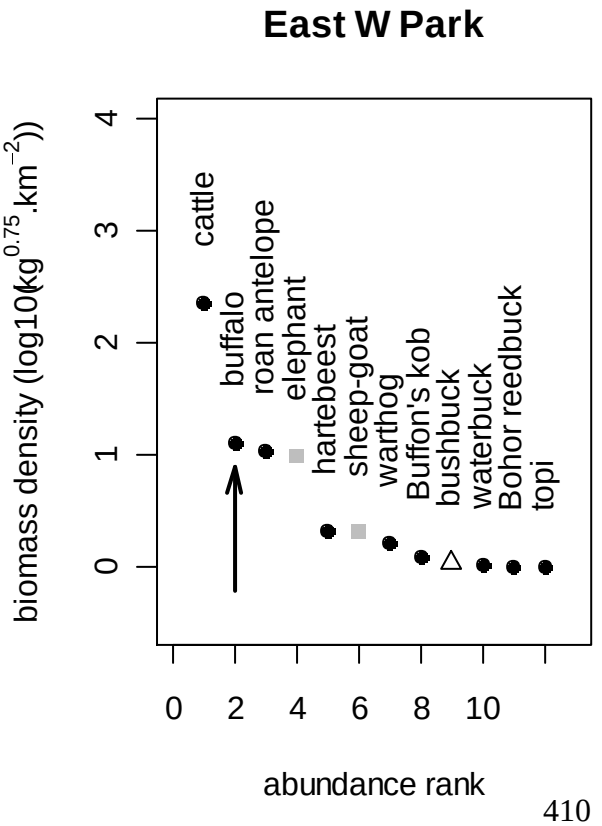

East W Park
biomass density (log10(kg^0.75.km^-2))
abundance rank
cattle
buffalo
roan antelope
elephant
hartebeest
sheep-goat
warthog
Buffon's kob
bushbuck
waterbuck
Bohor reedbuck
topi

Figure 1: Comparison of the specific composition in metabolic mass of the ungulate communities in natural sites and in their close pastoral equivalent.

a) pair 1: ecosystems on rich soil, with numerous ungulate species
b& d) pair 2: wooded savanna ecosystems on poor soil, dominated by elephants
c) pair 3: arid ecosystems, with more extreme climatic variability
Grazers are symbolized by black dots, mixed-feeders by grey squares and browsers by white triangles. The arrows indicate the dominant grazing species for which cattle appeared to substitute themselves in the pastoral ecosystem.

In our study cases, the domestic species domination, however, did not seem to alter much the number of species in the community. Mixed-feeding species or very selective browsers are likely to efficiently forage on the part of the resource which is not exploited by the cattle. Some other species, like grazing species evicted by the dominant grazing species, could have been promoted by the change of dominant species. But cattle are so closed ecologically to the dominant grazing species that the shift of the dominant species apparently did not change much the situation for these other species.

Although it is ecologically very close to cattle, the replaced formerly dominant species is not completely eliminated. Other studies suggested that the out-competed species might still coexist by using secondary resources with different efficiency (Kie et al. 1991; Murray and Brown 1993; Coe et al. 2005) or by using space refuges in the ecosystem if it is enough large to welcome the displaced populations (Fritz et al. 1996; Madhusudan 2004; Young et al. 2004). Because of worse quality and less quantity of resource and space, the population of species out-competed on their main resources could however less increase compare to ecosystems with no such close competitor as domestic species. The resource dependence of both fecundity as well neonate mortality is a likely explanation to the lower performance of out-competed wild species (Mishra et al. 2004). When resources are too scarce and ranges too much restricted in space, some species might be eliminated, such as assumed by Mishra for certain ungulates in the Spiti Valley in Himalaya (Mishra 2001).

Conclusion

The comparative study of mixed pastoral and natural ecosystems supports the prediction of an interspecific competition between livestock and wild ungulates. Domestic ungulates appear to subsitute themselves for the dominant grazers. This more broadly implicates that interspecific competition plays an important role in structuring the communities of large herbivores, at least in the grazer guild.