

DOSSIER

L'épopée de l'Institut International de Recherches du Serengeti à Seronera (Tanzanie)

Un modèle d'approche intégrée de l'écologie, de l'éthologie et de la conservation de la faune sauvage africaine

par
Jean-Claude RUWET *

ABSTRACT. *The Seronera Research Story : an outstanding example of an integrated approach to the ecology, the ethology and the conservation of the African Wildlife (1958-1978)*

Initiated in the late fifties by the Grzimeks, the biological exploration of the Serengeti really started with decisions taken at the Arusha Conference in 1960. Isolated initiatives soon fused in a coordinated programme under the heading of the International Serengeti Research Institute; a field station was created at Seronera and was at work in 1968. It benefited financial support from a lot of national and international organizations and scientific cooperation from outside universities.

For two decades, research at Seronera was an outstanding example of a collective effort, resulting in a mass of data on the ecology, behaviour, social structure, and populations of wildlife, along with a long term ecological monitoring programme on climate and vegetation fluctuations. Goals, methods and results have been presented by Sinclair and Northon-Griffiths in their 1979 book, which is analysed here. These data clarified relations between the main components of the ecosystem and allowed predictions on the future of herbivore populations and forest cover. The most prevalent conclusion is that such an ecosystem is constantly moving from a state of equilibrium towards another, so that management decisions — culling of elephants or predators — should be regarded as arbitrary perturbations preventing the ecosystems to reach the desirable equilibrium compatible with conditions prevailing at the moment. In fact, unraveling an ecosystem needs researches covering time and space scales largely outside our own life-span and perceptions.

Meanwhile, the monitoring programme came to an end in 1978 by lack of funding following the first petroleum crisis; researchers emigrated or went back home and authorities became more suspicious. It might have been the end of the story. Fortunately, some researches were reinitiated during the eighties; not enough to bridge with the previous ones and to maintain the continuity of the effort, but enough to restore some hope; their story is still to be done. Our present priority is to try to understand the reasons of the lost of confidence between researchers and authorities which broke out at a time when the Seronera programme was still at full work. In fact, their priorities were quite different : pure research against coverage of immediate needs. The main challenge for the community of conservationists is therefore to imagine a new style of cooperation integrating national pride, coverage of costs, meddling and control rights, training, guarantees for continuity, and development.

* Chaire d'Ethologie, Institut de Zoologie de l'Université de Liège, 22 Quai Van Beneden, B-4020 Liège. Ce dossier a fait l'objet d'exposés aux Séminaires sur la Gestion de la Faune sauvage africaine de la Licence spéciale en Zoologie pour les pays en développement à l'Université de Liège. Il trouve son origine dans une première analyse publiée en 1974 dans *Zoologie et Assistance Technique*, et dans un effort de remise à l'honneur de la synthèse, publiée par Sinclair et Northon-Griffiths en 1979, d'un bilan de 20 années de recherches couvrant la période 1958-1978. Les épreuves en noir et blanc des photos illustrant ce dossier sont tirées de diapositives couleurs réalisées par l'auteur en juin 1972.

INTRODUCTION

Les débuts d'une politique active de conservation en Afrique lors de l'émancipation des états du continent se situent à la conférence d'Arusha. Celle-ci fut organisée en 1961 en Tanzanie par l'Organisation des Nations-Unies pour l'Education, la Science et la Culture (UNESCO), l'Organisation des Nations-Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO), le Conseil de Coopération Technique pour l'Afrique (CCTA) et l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature et de ses Ressources (UICN). Elle avait été mise sur pied à la suite d'une enquête commanditée par l'UNESCO en 1960 sur la situation de la conservation dans les différents Etats de l'Afrique sub-saharienne, et menée à bien par J.S. Huxley, son premier Directeur Général. Elle faisait suite aussi à la définition en 1960, par l'UICN agissant en quelque sorte comme une agence spécialisée de l'organisation internationale, d'un projet spécial africain (PSA) précisant les priorités et aides d'urgence à la conservation. Cette mobilisation en faveur de celle-ci se conformait à l'esprit et suivait les traces d'une précédente campagne de l'UNESCO pour le sauvetage des monuments de Nubie menacés par la montée des eaux du barrage d'Assouan et situait donc bien sa démarche dans un contexte scientifique et culturel.

Les travaux de la Conférence d'Arusha, réunissant des spécialistes de la conservation du monde entier, les experts issus de l'ère coloniale encore en poste et certains de leurs successeurs en devenir, ont puissamment contribué à convaincre les autorités politiques et administratives nouvelles de l'importance scientifique, culturelle et économique des parcs nationaux et de leur signification pour le prestige national aux yeux du monde. A l'instar des campagnes en faveur des monuments historiques, Arusha est incontestablement ainsi à l'origine de la prise de conscience par un plus grand nombre que de vastes zones préservées de nature sauvage font elles aussi partie du patrimoine de l'humanité. Arusha peut donc être considéré comme le point de départ des réflexions sur la définition d'une politique de conservation dans les nouveaux états et en particulier dans l'Etat-hôte, la Tanzanie. Arusha est d'ailleurs, aujourd'hui encore, le siège du quartier général des services de la conservation dans ce pays.

La définition d'une politique de gestion des parcs en Tanzanie est l'oeuvre de E.W. Russell, Directeur de 1955 à 1964 de l'Organisation d'Afrique de l'Est (Kenya, Ouganda, Tanzanie) pour les recherches agronomiques et forestières. Un parc fut d'abord défini comme *"un ensemble de milieux naturels (sol, végétation, faune), faiblement influencé par l'homme, et dont la destruction serait une perte pour la vie scientifique, culturelle, récréative, touristique et économique du pays"*. Partant de cette définition relativement large, la priorité fut accordée au maintien de la diversité des paysages, de la faune et de la flore, en raison notamment de leur attrait touristique. Ce point est essentiel car le maintien de la diversité paysagère et biologique implique des interventions de gestion et celles-ci doivent nécessairement reposer sur la connaissance, donc sur la recherche. Cette dernière peut s'épanouir dans toute la complexité des filières fondamentales, mais sans oublier qu'elle est au service de la politique de conservation et de gestion des parcs et de leur diversité. Dans la conception de E.W. Russell, la recherche devait ainsi être organisée sur une double base, et rendre deux types de services complémentaires, dont il est évident que l'efficacité dépend de la qualité de leur coordination :

1. Elle doit comprendre un **service permanent de surveillance écologique** (*"Monitoring Programme"*) chargé de collecter, archiver, traiter et tenir à jour toutes les données relatives à l'état et aux variations du climat, des sols, de la végétation, de la faune. Ce service doit assurer en permanence aux gestionnaires une vue globale de l'état de l'écosystème et de ses tendances évolutives et guider les décisions de gestion. Ce programme de surveillance continue doit par définition reposer sur des

nationaux ayant le statut de fonctionnaires de l'Organisation des Parcs et disposer d'un budget récurrent garantissant la continuité de l'effort.

2. Le programme de base peut être complété par des **recherches spéciales** de plus faible durée pour élucider des problèmes particuliers relatifs à un habitat, une espèce, une population, une maladie, etc. Ces recherches, à caractère plus temporaire, peuvent être conduites par des chercheurs de passage, de toutes origines et de toutes spécialisations. Il peut s'agir de recherches orientées vers des problèmes immédiats de gestion ou de recherches pures qui, tôt ou tard, bénéficieront à la politique de conservation, même si leur utilité ne paraît pas immédiate.

C'est sur cette double base qu'a été organisée la recherche dans le Parc National du Serengeti, un haut lieu de la conservation dans le monde. Créé en 1940, étendu une première fois en 1959, le parc est voué avant tout à la conservation des grandes masses d'herbivores sauvages, gnous et zèbres essentiellement, qui migrent dans les plaines du nord-ouest du pays. Le parc couvre 1.300.000 Ha, mais fait partie d'un écosystème dont l'ensemble, se prolongeant au Kenya, couvre 2.500.000 Ha. En plus des problèmes propres à la gestion du parc, le fait que ses limites ne coïncident pas avec celles de l'écosystème contient en germe des conflits d'intérêts : les troupeaux d'herbivores qui, dans leurs déplacements migratoires, franchissent les limites du parc, empiètent au Nord-Ouest et à l'Ouest sur des terres de cultures, au Sud sur des pâturages occupés par des bovins domestiques; l'augmentation de ces herbivores sauvages, perceptible dès le début des années soixante, comme des modifications d'une année à l'autre du patron de distribution des pluies, accroissent ou déplacent ces problèmes de concurrence. Pour définir une politique de gestion, tant vis-à-vis des intérêts extérieurs que vis-à-vis de l'équilibre à maintenir à l'intérieur du parc, il est impératif de disposer de dossiers techniques sur les relations entre les différentes composantes de l'écosystème — climat, sol, végétation, faune — et sur les effets de leurs variations respectives.

Les problèmes de gestion au Serengeti se sont fait jour parallèlement à l'émergence d'un courant d'intérêt pour l'étude de sa faune. Dès 1957, Bernhard et Michael Grzimek, de la Société zoologique de Francfort, avaient survolé la région et ils avaient réalisé en 1958 le premier recensement de ses populations d'herbivores sauvages. L'évaluation des grandes masses d'ongulés ont suivi avec Talbot (1961) et Watson (1965, 1967) pour atteindre leur forme achevée avec les travaux de Sinclair (1971) et de Northon-Griffiths (1972, 1977). De la fin des années cinquante au début des années soixante, des biologistes avaient effectué d'initiative propre des recherches isolées : Klingel (1962-65) sur l'éthologie du zèbre, Kuhm (1963-64) sur l'éthologie du lycaon, Watson (1962-65) sur les populations de gnous. En même temps que prenait corps la définition d'une politique de gestion, a émergé la nécessité d'amplifier les recherches, et surtout, de les coordonner en les organisant autour d'un programme de base utile à la mise en oeuvre de la politique de conservation et de gestion. Les recherches coordonnées mises en oeuvre à partir de 1966, selon les principes énumérés par E.W. Russell, reposent sur un programme à long terme d'étude du climat, des sols, de la végétation, de la faune ("*ecological long-term monitoring programme*") recourant systématiquement à la cartographie et aux recensements aériens, et laissent la porte ouverte à des recherches complémentaires et approfondies sur des points particuliers (**fig. 1**). Pour mettre en oeuvre cette politique, les autorités tanzaniennes ont mobilisé les institutions nationales et ont accueilli les concours internationaux au sein d'un institut spécialement créé à cet effet : le *Serengeti Research Institute* (l'Institut international de Recherches du Serengeti), SRI. Les concours de la communauté internationale se sont manifestés sous forme de contributions financières des organisations, institutions, associations publiques et privées et par l'intervention des universités et institutions scientifiques de divers pays : l'Allemagne, les Pays-Bas, la Grande Bretagne et les Etats-Unis principalement (**fig. 2**). La diversité des contributions financières et des concours scientifiques garantissait à

INSTITUT DE RECHERCHE DU SERENGETI (S.R.I.)

Programme de recherches mis en place dans les années soixante

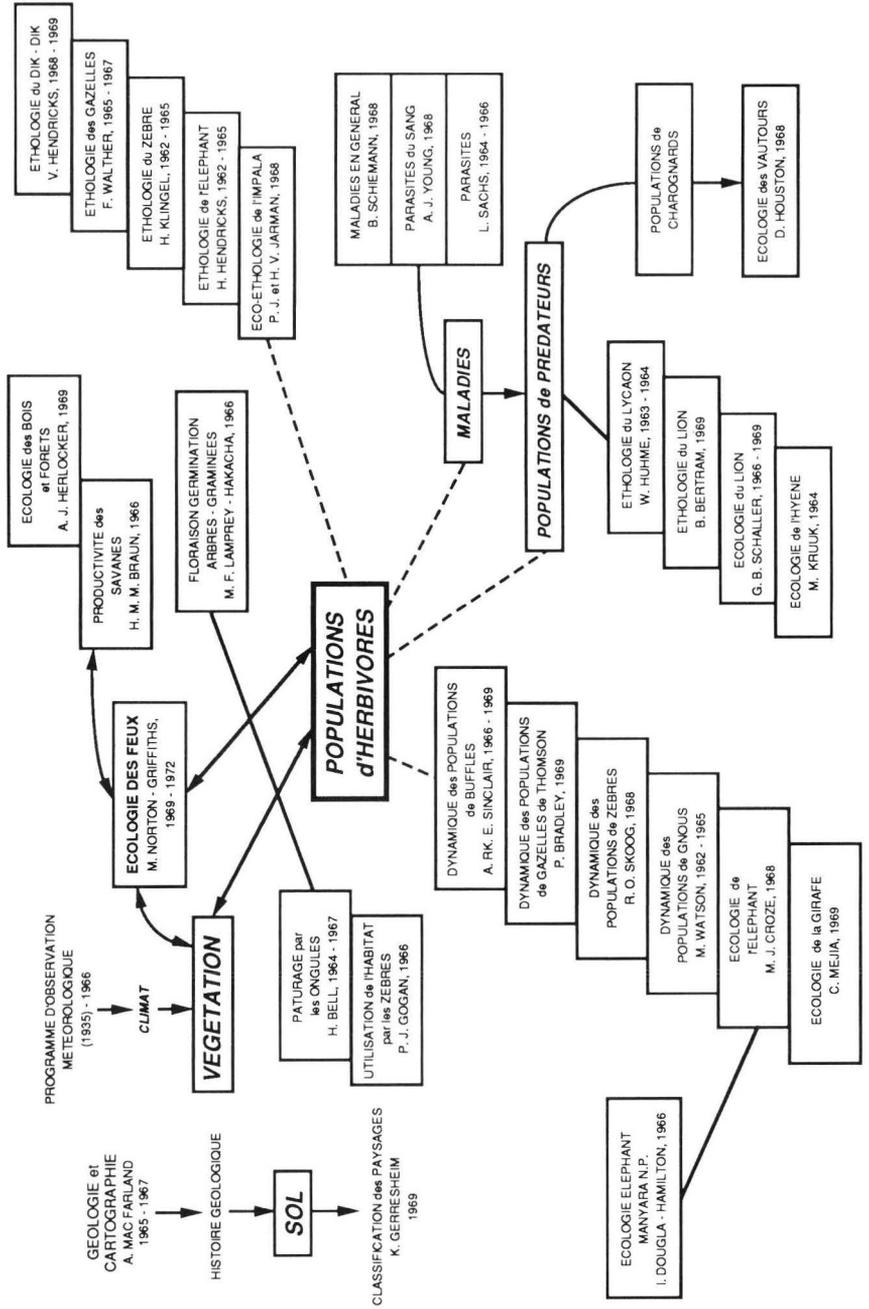


Fig. 1. Programme de recherches de l'Institut International de Recherche du Serengeti mis en place pendant les années soixante (D'après RUWET, 1974).

l'ensemble une certaine stabilité et un dynamisme certain. La coordination de la politique et des recherches et l'évaluation du programme ont été soumises à un comité international composé d'éminentes personnalités scientifiques se réunissant une fois annuellement. Une station dotée de tous les équipements nécessaires a été créée près du centre administratif du parc à Seronera : c'est le "*Michael Grzimek Memorial Laboratory*"; elle était pleinement opérationnelle en 1968. Les conditions étaient ainsi réunies pour mettre sur pied un colossal effort collectif de recherche et de gestion d'un écosystème d'une valeur exceptionnelle.

Dans un chapitre intitulé "**Organisation de la Conservation de la Nature en Afrique de l'Est : le modèle tanzanien et l'Institut International de Recherches du Serengeti**" (pp. 269-298 in : Ruwet, *Zoologie et Assistance technique*, 1974), j'avais plus longuement évoqué les principes de la politique de gestion, la déontologie des recherches dans un parc national, l'origine, le développement, l'organisation de l'Institut de Recherche du Serengeti. Cette analyse se fondait sur une visite à Seronera en 1972 au cours de laquelle un groupe de scientifiques de l'Université de Liège travaillant en Afrique centrale avait eu l'occasion de rencontrer les principaux protagonistes de la double politique de recherche et de gestion du Serengeti. Ceux-ci nous avaient exposé la philosophie du programme, nous avaient détaillé les travaux en cours et nous avions eu avec plusieurs d'entre eux des discussions des plus fructueuses : H. Lamprey, qui était alors le directeur de la station; K. Gerresheim, qui assurait la cartographie des paysages, des sols, de la végétation; les Jarman, qui étudiaient la socioécologie des ongulés; B. Bertram, qui se consacrait à l'écologie des lions; A.R.E. Sinclair⁽¹⁾ qui réalisait son étude maîtresse sur l'écologie du buffle; M. Northon-Griffiths⁽²⁾ qui, avec Sinclair, assurait le programme de recensement et de surveillance des grands herbivores sauvages et tenait à jour le "*Monitoring Programme*". Avec la collaboration de 11 co-auteurs, ces deux derniers ont pris l'initiative de publier en 1979 aux Presses Universitaires de Chicago un ouvrage de synthèse sur les résultats des recherches menées de 1958 à 1978; il y a eu en effet vingt années de recherches intensives, dont 10 années sous l'égide du *Serengeti Research Institute*, caractérisées par la concertation qui a présidé à l'organisation des recherches et par l'effort de longue durée d'une pléiade de chercheurs de tous horizons autour d'une pensée directrice.

Vingt ans, c'est à la fois beaucoup et peu. Beaucoup, car le SRI est un exemple unique d'un aussi vaste effort sur une période aussi longue. Peu, car l'entreprise paraissait idéale et s'imposait comme un modèle qui a fait naître beaucoup d'espoirs chez les conservationnistes. Or, en 1978, le "*Monitoring Programme*" a subi un coup d'arrêt par manque de fonds et la station a quasiment cessé ses recherches intégrées par dislocation des soutiens financiers et par la dispersion des cadres et des chercheurs étrangers. Certes, le Serengeti, largement ouvert aux touristes, reste un symbole de la conservation de la vie sauvage et a préservé une part du prestige acquis pendant l'âge d'or des années soixante et soixante-dix. Il demeure placé aujourd'hui sous l'autorité de services ("*Department of Wildlife*") tout à fait conscients de son importance, mais qui disposent de moins de moyens que jadis; la recherche est toujours sous l'égide d'un "*Serengeti Wildlife Research Institute*" basé à Arusha, mais il est incontestable qu'une rupture a eu lieu en 78-79, qui n'a pas été suivie d'une reprise conduisant à un niveau d'effort supportant la comparaison avec les efforts isolés de la période 58-68 et *a fortiori* avec les efforts coordonnés des années 68-78⁽³⁾

(1) Après son séjour au Serengeti, Sinclair est devenu professeur associé en Ecologie animale en Colombie britannique

(2) Northon-Griffiths a créé au Kenya une société d'expertise en écologie et en gestion de l'environnement.

(3) Voir K.N. Hirji : A survey of Wildlife Populations in Tanzania and their potential for research. In : *Zoological Society of London Symposia*, n° 61 : 253-265. Oxford Science Publications, Pergamon Press, Oxford, 1989.

La synthèse de Sinclair et de Norton-Griffiths n'en prend que plus de relief. Dans un livre extrêmement clair, Jean-Yves Gautier⁽¹⁾ a montré tout le profit conceptuel que la socioécologie a tiré de l'effort de recherche de Seronera. Comme je l'ai fait récemment au séminaire sur la gestion de la faune sauvage à la licence spéciale en zoologie pour les pays en développement à l'Université de Liège, je voudrais analyser ici, pour les lecteurs des *Cahiers d'Éthologie*, les chapitres de ce livre qui sont, chacun dans leur domaine, une synthèse d'une masse de travaux dont aucun exemple récent ne peut occulter le souvenir. Il me paraît opportun de réattirer l'attention sur cette grande époque où une oeuvre collective avait quasiment atteint un idéal dans sa conception comme dans son exécution. Il me restera ensuite à livrer quelques réflexions sur les causes de l'abandon, à la fin des années soixante-dix, de l'effort et de la coopération qui, à mon sens, doivent guider, là ou ailleurs, des tentatives de relance ou des initiatives nouvelles s'inspirant de l'esprit de Seronera.

SINCLAIR, A.R.E. and M. NORTON-GRIFFITHS (Editeurs)
SERENGETI : Dynamics of an Ecosystem, 389 pp.
The University of Chicago Press, Chicago and London, 1979.

L'ouvrage comporte treize chapitres et trois annexes. La zone sous étude couvre le parc national du Serengeti et l'unité de conservation du Ngorongoro, gérée par les Masai au Sud-Est. Au Nord, l'écosystème du Serengeti se prolonge dans le parc voisin du Mara Masai au Kenya.

Deux chapitres présentent ce qui est connu du Serengeti dans son ensemble. Le premier sert d'introduction générale; le deuxième donne une description géo-écoclimatique de la région.

1. Sinclair, A.R.E. : **Dynamics of the Serengeti Ecosystem : Process and Patterns;**
2. Sinclair, A.R.E. : **The Serengeti Environment.**

Le troisième chapitre se concentre sur la façon dont la végétation répond à l'impact du pâturage :

3. S.J. Mc Naughton : **Grassland - Herbivores Dynamics.**

Les chapitres 4 à 8 se consacrent à la dynamique des populations d'herbivores : les nombres, mouvements, comportements alimentaires, organisations sociales et interactions avec la végétation :

4. Sinclair, A.R.E. : **The Eruption of the Ruminants.**
5. Maddock, L. : **The Migration and grazing succession.**
6. Jarman, P.J. and Sinclair, A.R.E. : **Feeding strategy and the Pattern of Resource partitioning in Ungulates.**

(1) J.-Y. Gautier : *Socioécologie : l'animal social et son univers*; Collection Bios; Ed. Privat, Toulouse, 1982.

7. Pennycuick, C.J. : **Energy costs of Locomotion and the concept of "Foraging radius"**.
8. Jarman, P.J. and Jarman, M.J. : **Dynamics of Ungulate social organization.**

Les chapitres 9 et 10 traitent des mêmes problèmes chez les prédateurs, notamment les réactions de leurs populations aux fluctuations et aux déplacements des herbivores.

9. Bertram, C.R. : **Serengeti Predators and their social systems.**
10. Hanby, J.P. and Bygott, J.D. : **Populations changes in lions and other predators.**

Le onzième chapitre traite des charognards et de la façon dont ils interfèrent avec les prédateurs :

11. Houston, D.C. : **The Adaptation of Scavengers.**

Les chapitres 12 et 13 constituent la synthèse des données utiles à la définition d'une politique de gestion :

12. Hilborn, R. et Sinclair, A.R.E. : **A simulation of the Wildbeest population, other ungulates, and their predators;**
13. Northon-Griffiths, M. : **The influence of grazing, browsing, and fire on the vegetation dynamics of the Serengeti.**

Le livre a trois buts :

1. Faire le point après ces deux décennies de recherches intensives;
2. Fournir des éléments pour une gestion raisonnée et à long terme de l'écosystème Serengeti;
3. Démontrer que l'argent consacré à la recherche est restitué sous forme d'une synthèse comportant des indications pratiques pour une politique de gestion.

Il plaide pour une continuation de la politique de recherche au service de la gestion, pour une recherche continuée et continue. Les pays en développement ont en effet d'autres priorités sociales et n'ont pas les moyens de mobiliser des fonds pour un objet comparativement luxueux : la recherche liée à la gestion d'un parc. C'est dès lors le devoir des nations développées de se porter financièrement au secours de l'entreprise. Des fonds étaient disponibles pendant le boum économique des années soixante. La crise des années soixante-dix (premier choc pétrolier, renchérissement des produits manufacturés, coût accrus des transports) et l'instabilité politique à ce moment ont rendu plus impératifs que jamais la collecte de fonds et un effort permanent de recherche fondamentale et appliquée, sous peine que l'intérêt pour la conservation se relâche et que l'écosystème du Serengeti se dégrade et cesse d'exister. Au moment de réaliser leur synthèse, les auteurs soulignent d'ailleurs que, par manque de fonds, le *Monitoring Programme* a en fait cessé depuis 1978...

Ch. I.: Dynamique de l'écosystème du Serengeti (*Dynamics of the Serengeti Ecosystem*)

par A.R.E. SINCLAIR

Ce première chapitre expose les événements qui ont façonné et affecté le Serengeti au cours des siècles et esquisse les interactions entre les différentes composantes de l'écosystème. Il permet de suivre le cheminement logique de la pensée et des travaux des chercheurs pour comprendre les filières et la nature de leurs influences réciproques.

Deux événements majeurs (A et B) et un événement accessoire (C) se sont produits au cours de l'histoire du Serengeti :

A. La peste bovine :

La peste bovine est transmise par un virus d'origine asiatique; elle fut connue d'abord chez les bovins domestiques. Elle est apparue en Afrique à la fin du 19^e siècle, soit en 1884 au Soudan via du bétail russe servant à l'alimentation des troupes du Général Gordon, soit en 1889 lors d'implantations isolées dans la Corne de l'Afrique lors de l'invasion italienne. La peste bovine est présente en Afrique de l'Est en 1890. En 1896, elle a atteint la pointe sud du continent au Cap. En deux ans, c'est-à-dire de 1890 à 1892, 95 % du bétail domestique et des ruminants sauvages (gnous, buffles, girafes) sont morts. Cela entraîne la disette et la famine chez les peuples d'éleveurs qui perdent les deux tiers de leur population. Les Masai sont contraints d'effectuer des pillages au détriment des agriculteurs. La mortalité humaine est effrayante : inanition, maladies, en particulier la variole, qui devient épidémique. Les populations d'herbivores se redéveloppent à partir de 1910 par immunité partielle. Toutefois, la disparition de la majorité des herbivores a entraîné un embroussaillage qui a favorisé à son tour l'expansion de la mouche tsé tsé. Donc, vers 1915, les populations humaines sont en recul. Les lions, qui ont été privés de leurs ressources en herbivores, deviennent mangeurs d'hommes, ce qui entraîne un nouveau recul des populations humaines; celles-ci souffrent de famine jusqu'en 1920. On remarque donc des effets conjugués, sur les populations humaines, de la diminution des populations d'herbivores ruminants, du développement des broussailles, de l'expansion de la mouche tsé tsé. A partir de 1920 est organisée la lutte contre la famine. A partir de 1930 est organisée la lutte mécanique par débroussaillage contre les mouches tsé tsé. Les populations humaines regagnent peu à peu le sud-ouest de la zone du Serengeti, ce qui entraîne un recul des éléphants qui envahissent ce qui deviendra ultérieurement le parc. Des campagnes de vaccination du bétail domestique sont entreprises, ce qui entoure les zones sauvages d'un véritable cordon sanitaire. On note des résurgences de la peste chez des animaux sauvages en 1917-1918, 1923, 1938 à 41, 1957-1959. Grâce à la vaccination du bétail domestique toutefois, il y a une extinction de la maladie chez les ruminants sauvages, car la relation non létale virus-espèce hôte n'a pas encore pu s'établir chez eux. L'extinction de la peste est notée en 1962 chez le gnou, en 1963 chez le buffle, ce qui entraîne une augmentation de leurs populations par chute de la mortalité chez les veaux. Le taux de survivants passe ainsi chez les veaux de 25 à plus de 50 %. En 1961, il y a 250.000 gnous; en 1967, il y en a déjà 500.000. En 1961, il y a 30.000 buffles; en 1967, il y en a déjà 50.000. En fait, les veaux meurent surtout en fin de saison sèche et au début de la saison des pluies (d'octobre à décembre) quand ils perdent leur immunité transmise par la mère; la mortalité, à ce moment, est quasi supprimée. Les populations de zèbres, qui sont des non-ruminants, ne sont pas affectées et elles sont restées stables durant cette époque. Les gazelles de Grant sont estimées à 30.000 en 61, à 52.000 en 78.

L'apparition de la peste bovine d'abord, son éradication ensuite, les dangers de sa résurgence s'imposent comme un déterminant majeur de la structure des populations animales et des interactions entre les composantes de l'écosystème du Serengeti.

B. Changement dans le patron de distribution des pluies :

Les pluies se situent normalement de novembre à juin. Elles entraînent la production d'herbes. Il tombe une certaine quantité de pluie, malgré tout, en saison sèche; ce n'est pas une saison sèche absolue; elle se situe de juillet à octobre, et la quantité d'eau qui tombe est à peu près de 150 mm. De 1971 à 1976, il y a eu une augmentation des

précipitations atteignant jusqu'à 250 mm, ce qui a entraîné une beaucoup plus grande production végétale, y compris le maintien d'herbe dans des zones où il n'y en a normalement pas en saison sèche. En fait, il n'y a pas eu de changement global dans la quantité totale annuelle de pluie, mais il y en avait en somme jusqu'à trois fois plus en saison sèche et moins en saison des pluies. Cette modification a entraîné une nouvelle augmentation des gnous et des buffles, jusqu'à 1,5.10⁶ gnous en 1977, correspondant à une chute de la mortalité par malnutrition en saison sèche.

C. Dans les années soixante, invasion d'éléphants : des éléphants chassés d'autres régions envahissent le parc et provoquent des interférences avec la végétation.

Après une absence d'un demi-siècle, des éléphants en provenance du Sud-Ouest, de l'Ouest, et du Kenya au Nord, se sont réfugiés dans le Serengeti au cours des années soixante et, s'adaptant particulièrement vite à la quiétude des lieux, se sont multipliés au point d'être accusés de détruire les strates arbustive et arborescente qui, dans le corridor Ouest, le Nord et le centre, constituent l'habitat d'une série d'espèces tout aussi dignes de protection : girafes, roannes, impalas, etc... Les éléphants auraient contribué à dégrader la savane à *Acacia* en une savane herbeuse banale. Il serait trop simple toutefois de penser que la solution consiste à limiter leur population. Ils ne sont certes pas seuls responsables de la situation prévalant à la fin des années soixante-dix. La couverture végétale des zones à vocation forestière comprend deux strates extrêmes : une strate arborescente condamnée de par son âge à disparaître à terme, et un tapis de plantes enracinées mais ne parvenant pas à produire des rejets à cause des incendies ravageant annuellement la savane; entre elles, il n'y a pas de strate intermédiaire, donc pas de remplacement possible. Selon Russell (cité in Ruwet, 1974), le scénario aurait été le suivant : à la fin du siècle passé, les épidémies de variole et de peste bovine auraient décimé les masai et leurs troupeaux domestiques; cela aurait entraîné une diminution de la pression des feux de brousse et de ce fait, le développement de la strate arborescente, qui a atteint sa maturité à la fin des années soixante-dix et que menacent les éléphants. Par la suite, le retour de populations humaines, la pratique renaissante de feux de brousse d'origine anthropique, la réduction puis l'extinction de la peste bovine et l'expansion des populations d'ongulés sauvages auraient empêché la régénération des *Acacia* et la formation des générations de remplacement. Une décision portant sur la gestion de la végétation et des populations d'éléphants requiert que l'on comprenne d'abord les relations complexes entre la régénération et la croissance des *Acacia*, le rôle des feux de brousse et la pression de pâturages par les herbivores sauvages.

Il y a donc trois facteurs qui ont joué au Serengeti : la disparition de la peste en 62-63, qui a entraîné une première augmentation explosive de la population des herbivores; dix ans après, un changement de climat et un déplacement du patron temporel des distributions annuelles des précipitations, et, enfin, le retour des éléphants.

Un fait historique capital marque l'évolution de l'écosystème du Serengeti, le cortège des ravages provoqués par la peste bovine à partir de 1890 et qui, en deux ans, a entraîné la mort de 95 % du cheptel sauvage (buffles, gnous, girafes). Cette situation a en fait valeur d'une **intervention expérimentale**. A partir de ce moment-là, se sont succédé des réajustements des populations animales et de leurs habitats dont les effets se continuent aujourd'hui. C'est donc une occasion exceptionnelle d'étudier, en quelque sorte expérimentalement, le fonctionnement d'un écosystème dans toutes ses composantes et dans toutes ses interactions, abstraction faite des théories qui attribuent généralement à l'un ou l'autre événement, à l'un ou l'autre facteur la priorité dans la régulation de l'ensemble. Ceci s'est complété par le changement de distribution des patrons des pluies et par la réapparition d'une population importante d'éléphants.

- Dès lors, les questions essentielles qu'on peut se poser sont :
- dans quelle mesure les différentes composantes sont-elles liées ?
 - quelles sont les principales voies qui établissent les liens entre elles ?
 - dans quelle mesure ces liens et processus sont-ils modifiés par l'événement ?

Des effets en cascade des deux événements majeurs — passage de la peste et modification des pluies — on peut déduire l'étendue de leur couplage et les voies des liaisons entre les différentes composantes de l'écosystème : compétition, facilitation, prédation, hétérogénéité de l'environnement et stratégies de vie.

Compétition :

En ce qui concerne la compétition intraspécifique : avant la disparition de la peste bovine au début des années soixante, les effectifs tant des gnous que des buffles, étaient bien en-dessous des limitations imposées par la quantité de nourriture disponible; dès que la peste a disparu, il y a eu une augmentation progressive des effectifs, assortie d'une augmentation de la compétition pendant la saison sèche, période où la nourriture est limitative; cela a entraîné une stabilisation de la population. Donc, la population est limitée par les ressources alimentaires, la mortalité étant plus forte pendant la saison sèche, période pendant laquelle la production végétale est faible. Si les ressources alimentaires peuvent augmenter pendant la saison la plus défavorable, c-à-d la saison sèche, alors on peut prévoir une nouvelle augmentation des effectifs. C'est ce qui s'est effectivement passé pendant les années 1971 à 76, par suite de l'augmentation des pluies, et donc des ressources en saison sèche qui ont été multipliées par trois. On a noté une augmentation parallèle des effectifs chez les prédateurs, en fonction de l'augmentation des population proie des herbivores résidents.

En ce qui concerne la compétition interspécifique entre les buffles et les gnous, elle s'est révélée forte pendant les années soixante : ce sont les gnous qui ont profité le plus de l'augmentation des ressources; leurs effectifs accrus n'ont pas permis aux autres de profiter pleinement de celles-ci. Il y a donc eu une stabilité relative des autres populations. La compétition entre prédateurs est également évidente : les lions et les hyènes influencent défavorablement les lycéons mais non les guépards et les léopards.

Facilitation :

Il peut y avoir effet favorable d'une espèce A sur une espèce B.

Le zèbre, capable de digérer les parties sèches et grossières et de qualité nutritive médiocre des végétaux, entre le premier dans les hautes herbes; le suivant est le gnou, puis la gazelle de Thomson. Il y a donc eu facilitation mais pas relation de dépendance du gnou vis-à-vis du zèbre, puisque les effectifs de celui-ci sont stables, alors que ceux du gnou augmentent. Le zèbre préfère le N-E plus sec, le gnou le N-O plus vert, où ses grands nombres excluent sans doute le zèbre. Les gazelles de Thomson préfèrent les herbes courtes du centre.

Hétérogénéité des habitats et répartition temporelle et spatiale des ressources :

Les populations animales sont limitées par les ressources alimentaires disponibles.

Le lien entre les fluctuations des différentes espèces se fait donc via la nourriture, ce qui explique les adaptations exhibées par les différentes espèces quant à la répartition, les déplacements, les stratégies de vie.

L'hétérogénéité spatiale se marque par la présence de zones boisées et à longues herbes convenant aux buffles et aux girafes au Nord, par des plaines à herbes courtes au Sud.

L'hétérogénéité temporelle se manifeste par le fait que les herbes fraîches et courtes se présentent dans les plaines centrales et du Sud uniquement de décembre à mai, et au Nord de juin à novembre. Il en résulte que l'espèce numériquement dominante a adopté un rythme de déplacement pour exploiter successivement ces zones de petites herbes fraîches. Les déplacements permettent une exploitation optimale et, en plus, ces populations en déplacement échappent aux prédateurs sédentaires. Si ces animaux étaient sédentaires, ils seraient moins nombreux et il y aurait une compétition interspécifique entre les zèbres et les gnous; ils auraient à subir un plus grand impact de la prédation. Si on se réfère au Ngorongoro, le raisonnement se révèle exact : dans le Serengeti, la prédation affecte 1 % des sujets; dans le Ngorongoro, jusqu'à 10 %; or, de 1950 à 1977, la population de gnous n'y a pas varié au-delà de 10 à 15.000 sujets; elle s'est donc révélée stable.

Ce sont les caractéristique d'hétérogénéité d'un environnement et les stratégies adoptées par les différentes espèces qui déterminent le type d'interaction, la solidité de ces interactions, leur importance dans l'ensemble de l'écosystème.

PREMIERES CONCLUSIONS

Donc, les deux événements importants (apparition puis disparition de la peste bovine, modification de l'importance des pluies en saison sèche) ont entraîné des effets différents sur les différentes populations et la question est :

Quels sont les liens et les relations causales entre les différentes composantes d'un écosystème ?

Au début des recensements, la population de gnous n'était pas limitée par la nourriture mais par la persistance de la peste bovine. De 250.000, les effectifs sont passés à 750.000, car la disparition de la peste a entraîné l'augmentation des nombres par diminution de la mortalité des jeunes, puis une stabilisation, par compétition pour les ressources alimentaires en saison sèche.

L'augmentation des pluies a entraîné une nouvelle augmentation des effectifs : par diminution de la mortalité des veaux à la fin de la saison sèche, on est passé de 750.000 à 1.500.000 têtes, par diminution de cette compétition en saison sèche.

La nourriture est donc le facteur qui limite les nombres et l'espèce dominante l'exploite au mieux parce qu'elle a développé une stratégie migratrice pour trouver la nourriture. Selon les stratégies alimentaires adoptées (**déplacement** comme chez les gnous, ou **dispersion**), on va noter des effets différents quant aux stratégies reproductrices, sociales et antiprédatrices.

La distribution temporelle et spatiale de la nourriture détermine selon les espèces le patron d'utilisation des ressources, les organisations sociales, le comportement de reproduction, les comportements antiprédateurs, ce qui se révèle vrai pour les herbivores, les prédateurs et les charognards.

En plus, en surimpression, il y a une compétition pour les femelles et il y a de la prédation. Notons que les hyènes et les lions sont sédentaires; leur nombre est régulé par les ressources locales et non par celles des animaux migrants.

Les prédateurs, sédentaires, ne régulent donc pas les effectifs des migrants. Par contre, ils dépendent des effectifs des résidents. Un *cropping* ou un *culling* éventuels ne

devraient affecter que les migrateurs, sous peine, en s'attaquant aux résidents, d'interférer (à la baisse) avec les populations de prédateurs⁽¹⁾.

Ch. II. Ecosystème du Serengeti : l'environnement (*The Serengeti Environment*)

par A.R.E. SINCLAIR

L'écosystème du Serengeti, que l'on assimile généralement à l'aire où évoluent et migrent les gnous, l'espère numériquement dominante, couvre 25.000 km² (voir fig. n° 3). Il s'étend de 34 à 36° E et de 1°15' à 3°30' S.

Les frontières naturelles en sont :

au Nord : des plaines sèches et inhospitalières au moment où les gnous vont vers le Nord;

à l'Est : des collines boisées (Loita et Gol);

au Sud-Est : des collines et les escarpements du volcan éteint Ngorongoro;

au Sud : le Rift et les escarpements du lac Eyasi;

à l'Ouest : les zones cultivées de Sukumaland.

Le Sud est un plateau s'inclinant de 1780 m à l'Est à 1230 m près du lac Victoria à l'Ouest; les rivières coulent d'Est en Ouest. Des collines le bordent ou le prennent en pince au Sud-Ouest et au Nord-Est, à ± 200 m d'altitude au-dessus du niveau moyen.

Le Ngorongoro est peuplé de populations résidentielles. Sa caldera a 18 km de diamètre; l'altitude est de 2100 à 2400 m sur les bords; le fond est à 1700 m.

Novembre est conventionnellement le début de l'année, climatologiquement et biologiquement parlant.

Les pluies s'observent surtout de novembre à mars, où se manifeste une recrudescence, par vent du Sud-Est, jusqu'en mai. Les pluies sont donc présentes régulièrement de novembre à mai, avec parfois une interruption (qu'on appelle la "petite saison sèche") en janvier-février. Les premières pluies apparaissent dans le Nord-Est et progressent vers le Sud. Puis le front de sécheresse progresse du Sud-Ouest, en mai, vers le Nord, qu'il atteint en juillet.

En général, le gradient des pluies va de pluies faibles au Sud-Est à des pluies plus fortes au Nord-Ouest. De plus, le lac Victoria et l'influence du Zaïre (plus humide) augmentent le degré d'humidité dans le Nord et dans le Nord-Ouest pendant la saison sèche. La variation du degré d'humidité d'année en année en saison sèche est, par rapport à la moyenne sectorielle, de 25 % seulement dans le Nord-Ouest, 50 % au centre, 100 % au Sud.

En saison sèche, c'est donc dans le Nord-Ouest que les herbivores trouvent de l'humidité et des pâturages verts. Il y a autant de pluies au Nord-Ouest en juillet en saison sèche qu'il y en a à l'Olduvai au Sud-Est en saison des pluies. Le Sud est considéré comme aride, le centre comme semi-aride, le Nord et le Nord-Ouest comme subhumides.

Il faut noter que, de 1971 à 1976, la quantité moyenne des chutes de pluie de saison sèche s'est révélée plus de deux fois supérieure à la moyenne habituelle.

(1) Le *cropping* est une forme d'exploitation consistant en un prélèvement périodique sur les troupeaux, correspondant à une sorte d'intérêt d'un capital. Le *culling* est une amputation drastique, occasionnelle mais brutale, d'une fraction importante d'une population pour la ramener à un effectif compatible avec d'autres intérêts ou objectifs : préserver l'habitat, favoriser d'autres espèces, réduire des risques d'épidémies, empêcher l'émigration vers des zones cultivées...

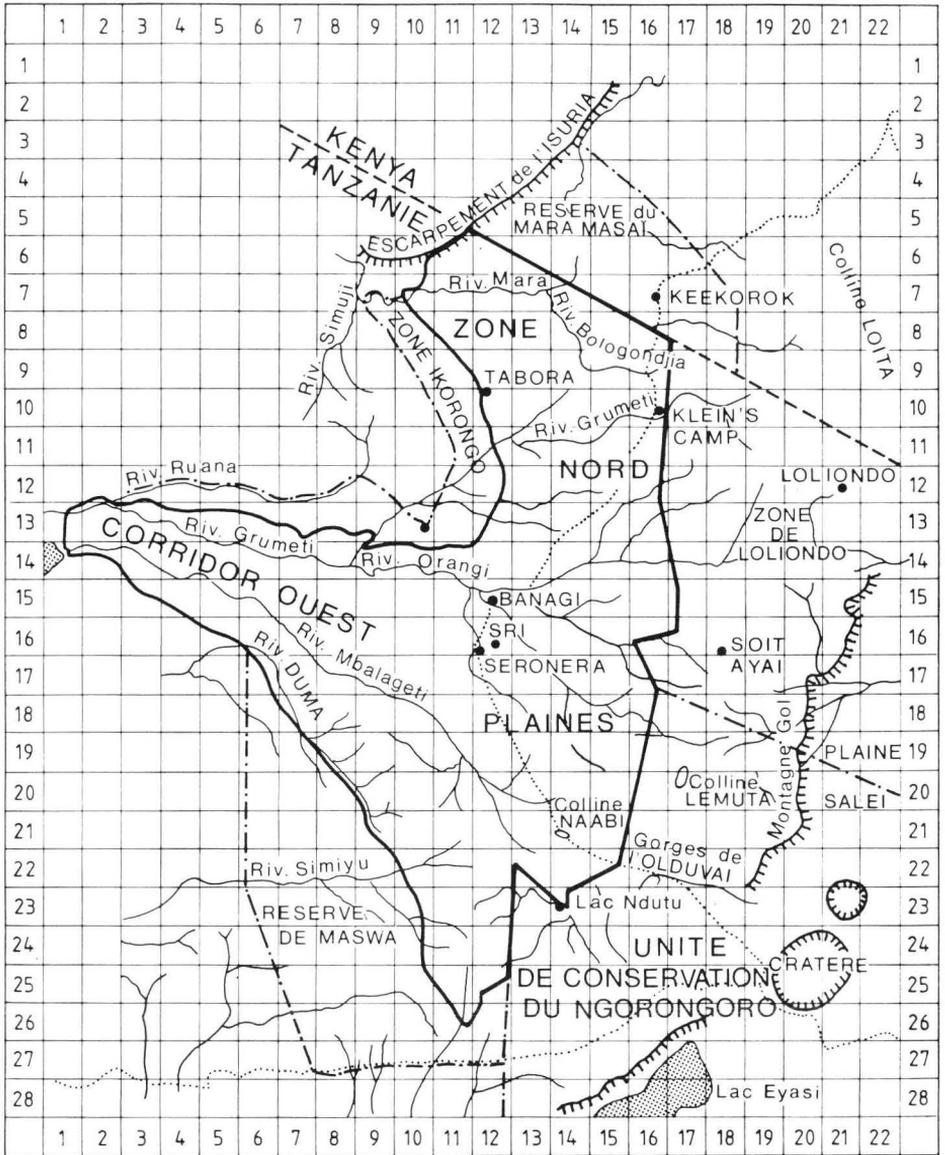


Fig. 3. L'écosystème du Serengeti : principaux sites cités et la grille du programme de surveillance écologique (d'après Linda PENNYCUICK, 1975, et SINCLAIR, 1979).

Il faut ajouter aussi que l'Ouest et le Nord sont couverts par des terrains anciens (cambriens et précambriens), tandis que le Sud est constitué par des cendres volcaniques pléistocènes datant de 2 à 3 millions d'années, très salées et alcalines, donc arides, où il y a beaucoup de potassium, sodium, calcium.

Il y a ainsi un gradient d'aridité et de salinité très fort au Sud et plus faible et en diminution vers le centre. Le lessivage du sol poreux par les pluies crée, par précipitation, un horizon de carbonate de calcium CaCO_3 imperméable qui empêche la pénétration profonde des racines. Cet horizon est continu au Sud; discontinu et à plus ou moins grande profondeur au centre; il est absent au Nord, où peuvent s'enraciner des arbres. On y trouve 38 espèces d'*Acacia*, dont des espèces buissonnantes comme *Acacia drepanolobium* ou en forme tabulaire comme *Acacia tortilis* ainsi que des graminées de type *Themeda* adaptées au feu. Au Nord, il y a des forêts relictuelles qui constituent des barrières au feu et des forêts galeries.

La faune comporte 30 espèces d'ongulés (2,5 millions de spécimens); 13 espèces de carnivores; 400 espèces d'oiseaux.

La paléo-éco-climatologie montre que, pendant le pléistocène, il y a eu des changements de climat entraînant des extensions et des régressions des forêts, mais surtout il y a eu encore beaucoup de volcanisme entraînant des dépôts de cendres; par conséquent, il y a peu d'arbres et l'habitat est relativement uniforme.

Jadis, il n'y avait pas de solution de continuité de la région du Serengeti jusque l'ouest de l'Afrique. Au miocène, le volcanisme au centre de l'Afrique a entraîné la surrection de chaînes de montagnes orientées Nord-Sud, la formation du lac Victoria et des lacs de fracture, et, dès ce moment-là, l'énorme lac Victoria a dû exercer son influence climatique modératrice sur le nord-ouest de la région du Serengeti. Le paysage devait être dès ce moment-là, il y a 3,5 millions d'années, très semblable à ce qu'il est aujourd'hui (surtout dans la région de Manyara) au point de vue climat, sol, végétation et faune; mais sans doute aussi le climat est-il devenu plus sec, si on compare avec le site de Laetoli il y a 3,7 millions d'années. L'homme (Australopithécins et *Homo*) est présent depuis cette période.

Il y a eu une phase humide récente il y a 12500 à 10000 ans et une autre il y a 9500 à 6500 ans. Les adaptations et les interactions éco-climatiques actuelles sont typiques de l'écosystème et se sont installées graduellement. On peut estimer que la situation telle que nous la voyons est plus ou moins stable et s'était déjà installée il y a plus d'un million d'années.

Ch. III : Dynamique des relations entre les herbivores et leurs pâturages (*Grassland - Herbivore Dynamics*)

par S.J. Mc NAUGHTON

Il y a eu coévolution des herbivores bovidés et des graminées depuis la fin du Pliocène jusqu'à la fin du Pléistocène. Notamment, on note que les plantes fabriquent et concentrent dans leurs tissus jeunes des productions chimiques anti-herbivores, tandis que les herbivores développent des processus métaboliques de détoxification et des comportements d'évitement. Les graminées recourent à des systèmes de défense généraux comme la silification, la lignification et l'accumulation de phénols. Les barrières chimiques spécifiques sont plus courantes chez les Dicotylées. Celles-ci — qu'on appelle en anglais les *herbs* — poussent par un méristème terminal et sont très vulnérables : si le méristème est mangé, leur croissance est arrêtée. Les Monocotylées, dont les graminées, (*grasses*) poussent par des méristèmes intercalaires moins accessibles; elles protègent

Liste des mammifères sauvages du Serengeti cités

Ordre des Carnivores

Famille des Canidés

<i>Lycaon pictus</i>	Lycaon, chien sauvage	Wild dog
<i>Canis mesomelas</i>	Chacal à dos noir	Black-backed jackal
<i>Canis aureus</i>	Chacal doré	Golden jackal
<i>Otocyon megalotis</i>	Otocyon	Bat-eared fox

Famille des Hyénidés

<i>Crocuta crocuta</i>	Hyène tachetée	Spotted hyena
------------------------	----------------	---------------

Famille des Félidés

<i>Panthera pardus</i>	Léopard	Leopard
<i>Panthera leo</i>	Lion	Lion
<i>Acinonyx jubatus</i>	Guépard	Cheetah

Ordre des Proboscidiens

Famille des Elephantidés

<i>Loxodonta africana</i>	Eléphant d'Afrique	African elephant
---------------------------	--------------------	------------------

Ordre des Perissodactyles

Famille des Equidés

<i>Equus burchelli</i>	Zèbre de Burchell	Zebra
------------------------	-------------------	-------

Famille des Rhinocerotidés

<i>Diceros bicornis</i>	Rhinocéros noir	Black rhinoceros
<i>Ceratotherium simum</i>	Rhinocéros blanc	White rhinoceros

Ordre des Artiodactyles

Famille des Suidés

<i>Phacochoerus aethiopicus</i>	Phacochère	Warthog
---------------------------------	------------	---------

Famille des Hippopotamidés

<i>Hippopotamus amphibius</i>	Hippopotame	Hippopotamus
-------------------------------	-------------	--------------

Famille des Giraffidés

<i>Giraffa camelopardalis</i>	Girafe	Giraffe
-------------------------------	--------	---------

Famille des Bovidés

Sous-famille des Tragelaphinés

<i>Tragelaphus scriptus</i>	Guib harhaché	Bushbuck
<i>Taurotragus oryx</i>	Eland du cap	Eland

Sous-famille des Bovinés

<i>Syncerus caffer</i>	Buffle	African buffalo
------------------------	--------	-----------------

Sous-famille des Reduncinés

<i>Kobus defassa</i>	Cobe onctueux	Waterbuck
<i>Redunca redunca</i>	Cobe des roseaux	Bohor reedbuck

Sous-famille des Aepycerotinés

<i>Aepyceros melampus</i>	Impala	Impala
---------------------------	--------	--------

Sous-famille des Hippotraginés

<i>Hippotragus equinus</i>	Antilope cheval ou roane	Roan antelope
----------------------------	--------------------------	---------------

Sous-famille des Alcelaphinés		
<i>Damaliscus korrigum</i>	Damalisque ou Topi	Kongoni
<i>Alcelaphus bucephalus</i>	Bubale de Coke	Cocke's hartebeest
<i>Connochaetes taurinus</i>	Gnou	Wildbeest
Sous-famille des Neotraginés		
<i>Oreotragus oreotragus</i>	Oreotrague sauteur	Klipspringer
<i>Raphicerus campestris</i>	Steenbok	Steinbuck
<i>Ourebia ourebi</i>	Ourebie	Oribi
Sous-famille des Madoquinés		
<i>Madoqua kirki</i>	Dik-dik de Phillips	Dik-dik
Sous-famille des Antilopinés		
<i>Gazella thomsoni</i>	Gazelle de Thomson	Thomson's gazelle
<i>Gazella granti</i>	Gazelle de Grant	Grant's gazelle

Les oiseaux charognards du Serengeti sont :

<i>Gyps ruepellii</i>	vautour de Ruppel	Ruppel's griffon vulture
<i>Gyps africanus</i>	vautour africain ou à dos blanc	white-backed vulture
<i>Torgos tracheliotus</i>	vautour oricou	leppet-faced vulture
<i>Trigonoceps occipitalis</i>	vautour à tête blanche	white-faced vulture
<i>Neophron percnopterus</i>	percnoptère d'Egypte	Egyptian vulture
<i>Necrosyrtes monachus</i>	vautour moine	hooded vulture
<i>Gypaetus barbatus</i>	gypaète barbu	lammergeier
<i>Leptoptilos crumeniferus</i>	marabout d'Afrique	maribou stork

Planche I. Les habitats des ongulés au Parc National du Serengeti : différents paysages du corridor ouest. En haut : mosaïque de bosquets et de grandes clairières avec zèbres et girafes non loin du poste d'entrée dans le parc par le corridor ouest, dans sa portion la plus proche du lac Victoria. Au milieu : alternance de vastes savanes herbeuses avec, ici, des gazelles, et d'étendues d'acacias. Dans la région de Seronera enfin (en bas), savanes entrecoupées de galeries d'acacias; des milliers de gnous en migration défilent. Juin 1972.

Planche II. Les habitats des ongulés au Parc National du Serengeti : différents paysages, du centre au Sud. En haut : plaine constellée de gnous au sud de Seronera; l'érosion éolienne a dégagé des massifs de blocs granitiques, les "kopjes". Au milieu : la steppe quasi désertique des plaines du Sud-Est. En bas : les contreforts de l'escarpement où culmine le volcan éteint Ngorongoro; à mi-distance, une galerie d'acacias marque la rupture de pente vers la gorge d'Olduvai. Juin 1972.





donc leurs méristèmes et, si ceux-ci sont détruits, il y a redistribution des ressources et un redémarrage de la croissance par d'autres voies. La consommation par les herbivores a des effets stimulants sur la croissance :

- stimulation par la salive;
- activité photosynthétique accrue par une meilleure utilisation de la lumière;
- intensification des divisions cellulaires, redistribution des nutriments, ralentissement de la sénescence (mécanismes hormonaux).

Il y a une expansion végétale en l'absence de reproduction sexuée des plantes (parfois des lignées clonales pouvant remonter à 1.000 ans).

Flux d'énergie de l'écosystème végétal/herbivore :

Ce flux est extrêmement important.

Les recensements aériens révèlent que la chronologie et la répartition de la production végétale suivent dans les grandes lignes la distribution des pluies. Mais la localisation et le développement des pâturages sont malgré tout imprévisibles quant au temps et à l'espace. Ils sont souvent isolés et séparés les uns des autres. C'est seulement au début de la saison sèche que la répartition des pâturages reflète exactement les pluies.

La consommation par les herbivores stimule la production. Il y a une courbe idéale d'interaction. En saison sèche, la biomasse verte, malgré les pluies, diminue parce qu'il y a une sénescence des végétaux. Le pacage et le pâturage inversent le processus et relancent la croissance. Quand on clôture une parcelle et la protège du pâturage, il y a modification de la communauté végétale : augmentation de l'importance relative des hautes herbes sèches par rapport aux plantes rampantes et basses : les graminées sont gagnantes dans la compétition pour la lumière.

Du fait de l'imprévisibilité quant au temps et au lieu de la répartition de la mosaïque de pâturages frais liée aux pluies, la situation se révèle favorable aux gnous dont les moeurs nomades leur permettent d'exploiter les ressources, où et quand il faut. Il y a donc des problèmes d'équilibre entre : l'humidité du sol, les racines, les pousses et les feuilles, le pâturage, les parties reproductrices. Si le pâturage augmente, il y a une diminution des pousses, mais cette diminution ne doit pas tomber sous le niveau où les racines meurent (**fig. 4**).

Cet écosystème plantes/herbivores est extrêmement productif et adapté par co-évolution. L'écosystème dans son état est un stock de génotypes de plantes qui peuvent servir à restaurer des végétations adaptées aux zones semi-arides et aptes à supporter de fortes populations d'herbivores.

Ch. IV : L'explosion démographique des ruminants, (*The Eruption of the Ruminants*) par A.R.E. SINCLAIR

Les premiers recensements d'ongulés ont été faits par B. et M. Grzimek en 1958, puis par Talbot et Stewart en 1961; ils effectuaient des comptages aériens. Ensuite, Watson (1963, 65, 67), puis Sinclair (1971), ont appliqué des techniques de comptage par photographie aérienne; enfin, Northon-Griffiths et Sinclair (1972, 1977) ont fait des calculs des erreurs effectuées par les premiers, ce qui a permis d'aligner et de rendre comparables les recensements effectués pendant ces vingt années.

Les populations de gnous se révèlent plus ou moins stables de 1955 à 1961. En 1961, il y en a 263.000. Puis il y a une augmentation rapide jusqu'en 1967. Il y a plus ou moins un équilibre jusqu'en 1971. Puis, de 1971 à 77, il y a un nouvel accroissement

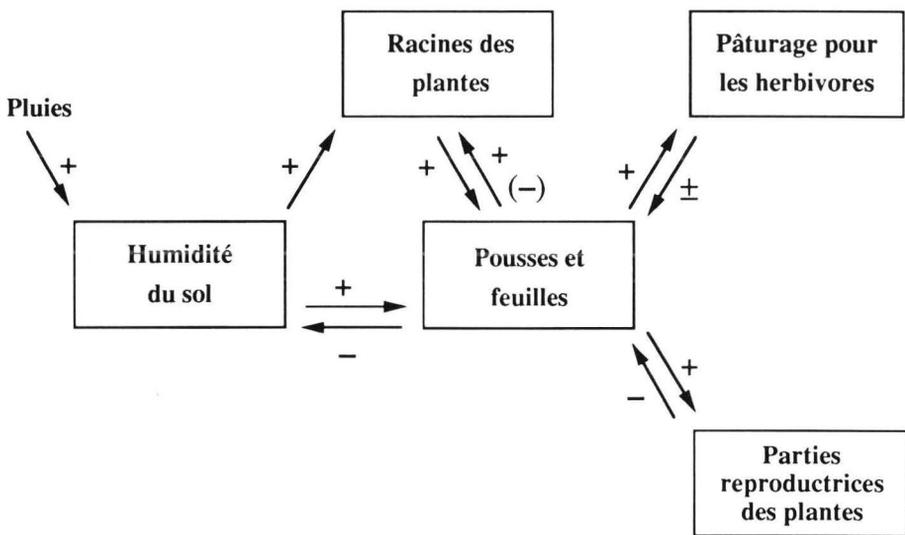


Fig. 4. Les voies d'équilibre entre le climat, les sols, la végétation et les herbivores.

(jusque $1.440.000 \pm 400.000$) lié à un changement du patron temporel de répartition des pluies. Il faut donc remarquer que la population a augmenté de plus de cinq fois en seize ans. Or, de 1961 à 67, il y a eu disparition de la peste et, de 1971 à 1977, il y a eu un changement du patron de répartition des pluies.

Les populations de **buffles** sont plus ou moins stables en 1958-61; il y a eu un accroissement de 10 % par an de 1961 à 70 par disparition de la peste, puis une stabilisation. Après trois ans, on a noté un nouvel accroissement, plus léger que chez les gnous, par suite de l'augmentation des pluies en saison sèche. Il y a donc un décalage de deux ans dans les fluctuations des effectifs des buffles par rapport aux gnous. Il faut souligner que la fertilité est moins grande et la gestation est plus lente chez les premiers que chez ces derniers.

Les zèbres : en 1961 : 180.000 têtes;
 en 1965 : 260.000;
 en 1970 : 180.000;
 en 1978 : 215.000.

Donc, il n'y a pas d'augmentation marquée dans les années soixante comme chez les gnous et les buffles.

La gazelle de Thomson : 1970-71 : 30.000 ;
 1978 : 52.000.

Il y a lieu de revenir sur le cas du gnu, l'espèce dominante, où les fluctuations ont été les plus marquées, et de s'interroger sur les facteurs responsables de l'accroissement au cours des années soixante.

Est-ce la disparition de la peste bovine ?

Les gnous de plus de sept mois sont sensibles à la peste. Avant, ils sont immunisés par la mère, via le lait. Début 1960, les veaux de un an représentaient 8 % de la population. Après 1963, ils représentent de 14 à 17 %. La survie des veaux a doublé, passant de 25 à 50 % des naissances.

Est-ce l'augmentation des pluies et de la quantité de nourriture disponible en saison sèche de 1971 à 1976 ?

Si on divise le nombre d'animaux par l'indice de production végétale (qui est exprimé en kg/ha/jour) due aux pluies, on voit que les animaux ne sont pas plus nombreux par rapport à la nourriture, du fait de l'augmentation de celle-ci. Mais il y a une meilleure répartition temporelle. De fait, pendant les années soixante, il y avait une forte mortalité pendant la saison sèche. Pendant les années soixante-dix, il y a une forte diminution de cette mortalité.

Un gnou qui pèse 130 kg consomme 2,4 % de son poids par jour, soit 3,12 kg en herbe (poids sec). A la fin des années soixante, après la première augmentation due à la disparition de la peste, les animaux avaient à leur disposition moins que le nécessaire. D'où, utilisation des réserves, puis mortalité des vieux et des jeunes. Dans les années soixante-dix, ils disposent de davantage de nourriture; la mortalité est réduite car il n'y a pas de stress alimentaire. Il y a donc une relation entre la quantité de nourriture de saison sèche et la mortalité : si la nourriture diminue, alors la compétition intraspécifique et la mortalité augmentent par rapport à la moyenne annuelle. Si la nourriture augmente, il n'y a pas de stress alimentaire et la mortalité des gnous est égale ou inférieure à la moyenne. Le résultat est une augmentation de la population, et ce d'autant plus qu'un pâturage modéré stimule la production végétale.

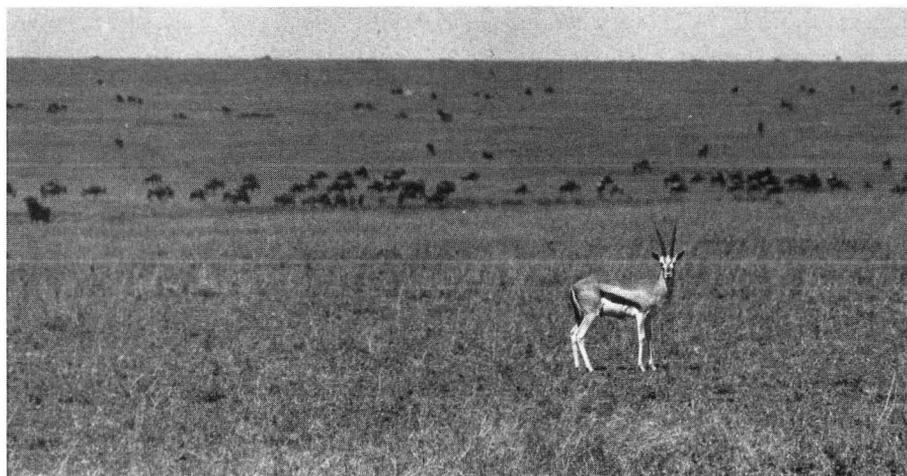
Est-ce la fertilité ?

De 1960 (83 %) à 1971 (4 à 11 %), il y a une diminution de la fertilité des génisses, sans doute liée au stress alimentaire en saison sèche. Par contre, il y a une stabilité de la fertilité (90 à 100) des adultes. Les génisses constituent de 8 à 20 % de la population femelle; la variation de leur fertilité a donc peu d'effets sur la fertilité globale de la population.

Est-ce la mortalité ?

Les veaux de 4 mois représentent plus ou moins 17 % de la population totale, quelle que soit celle-ci. A la naissance, ils représentent 43 % de la population; à 4 mois, 43 % d'entre eux sont morts. La proportion de veaux d'un an a nettement augmenté au début des années soixante : de 8 à 23 %. Lors de l'éradication de la peste, il y a eu une augmentation de la survie pendant la saison sèche des veaux ayant entre 4 et 12 mois. En août-septembre, ils perdent leur immunité. La mortalité de la première année est tombée de 74 à 24 %. Puis, la population augmentant, il y eut un réajustement.

Planche III. Les habitats des ongulés au Parc National du Serengeti.
En haut : les vastes ondulations des plaines au sud de Seronera, avec des bandes de gnous au pâturage et une gazelle de Thomson qui prend la pose. Au milieu : gnous dans le lointain, trois gazelles de Thomson et une gazelle de Grant à l'avant-plan. En bas : zone aride du Sud-Est avec un groupe de gazelles de Thomson. Juin 1972



En résumé :

La peste bovine maintenait les populations basses chez les gnous et les buffles, mais les zèbres, qui n'étaient pas des ruminants, n'étaient pas atteints.

L'éradication de la peste s'est manifestée au début des années soixante; elle a entraîné une augmentation, chez les gnous d'abord, chez les buffles ensuite. Fin des années 60, il y a eu une stabilisation et un équilibre. Tout autre facteur que la peste eut affecté de la même manière les ruminants et les non-ruminants (zèbres). La peste est le seul facteur qui les discrimine.

En saison sèche, la mortalité est déterminée par la compétition intraspécifique qui est fonction de la densité. La quantité de nourriture est limitée par les pluies de saison sèche et par le pâturage excessif. A partir de 1971, se manifestèrent d'importantes pluies de saison sèche, d'où : beaucoup de nourriture, d'où : nouvel accroissement des populations.

Puisque ce n'est pas la nourriture qui limitait les effectifs pendant la période de peste, pas plus que de 1971 à 1976 du fait de l'accroissement des pluies en saison sèche, la compétition interspécifique devait être faible, notamment avec les zèbres. Quand, libérés de la peste, les gnous ont augmenté, de fait, on a constaté une diminution des zèbres. En 1971-76, ce sont les gnous et les buffles qui ont profité de la nourriture supplémentaire de saison sèche, alors qu'on ne notait pas d'augmentation des topis, impalas, bubales, etc.; ce sont bien les buffles et les gnous qui mangent le *bonus*.

Pendant soixante-dix ans de peste, la compétition interspécifique est demeurée faible. Or, il y avait une séparation écologique entre les herbivores, établie avant cette période de peste. La séparation, donc la spécificité, se sont maintenues malgré un vide de 70 ans dans la compétition favorable à la séparation écologique. Cela relativise les craintes qu'on pourrait avoir quand on voit augmenter brusquement une espèce au détriment des autres.

Ch. V. La succession des migrateurs et des herbivores (*The Migration and Grazing succession*)

par Linda MADDOCK

Vesey-Fitzgerald avait montré dès 1960 que les différents herbivores ne se concurrencent pas, mais forment des successions de consommateurs qui dépendent les uns des autres. Un certain nombre de personnes ont contribué à étayer ces conceptions pour le Serengeti : Persell, qui publia en 1957 des observations faites en 1956; Fraser Darling en 1958; Grzimek de décembre 1957 à janvier 1960; Talbot et Talbot en 1963, Talbot et Stewart en 1964; Bell enfin, en 1971, a précisé que les zèbres pénètrent dans les hautes herbes, puis sont suivis par les gnous, puis par les gazelles de Thomson.

Pour étudier cette répartition, cette succession des migrateurs et des consommateurs, on s'est basé sur des recensements aériens : on a découpé l'écosystème du Serengeti en trois cents carrés de 10 x 10 km, représentant 30.000 km²; on les a survolés mensuellement de décembre 1969 à août 1972; on a exprimé, pour une période donnée (mois, saison, année), le nombre de fois qu'un carré est occupé par 100 animaux au moins, en % de la totalité des observations d'occupation pour tous les carrés (voir fig. 5).

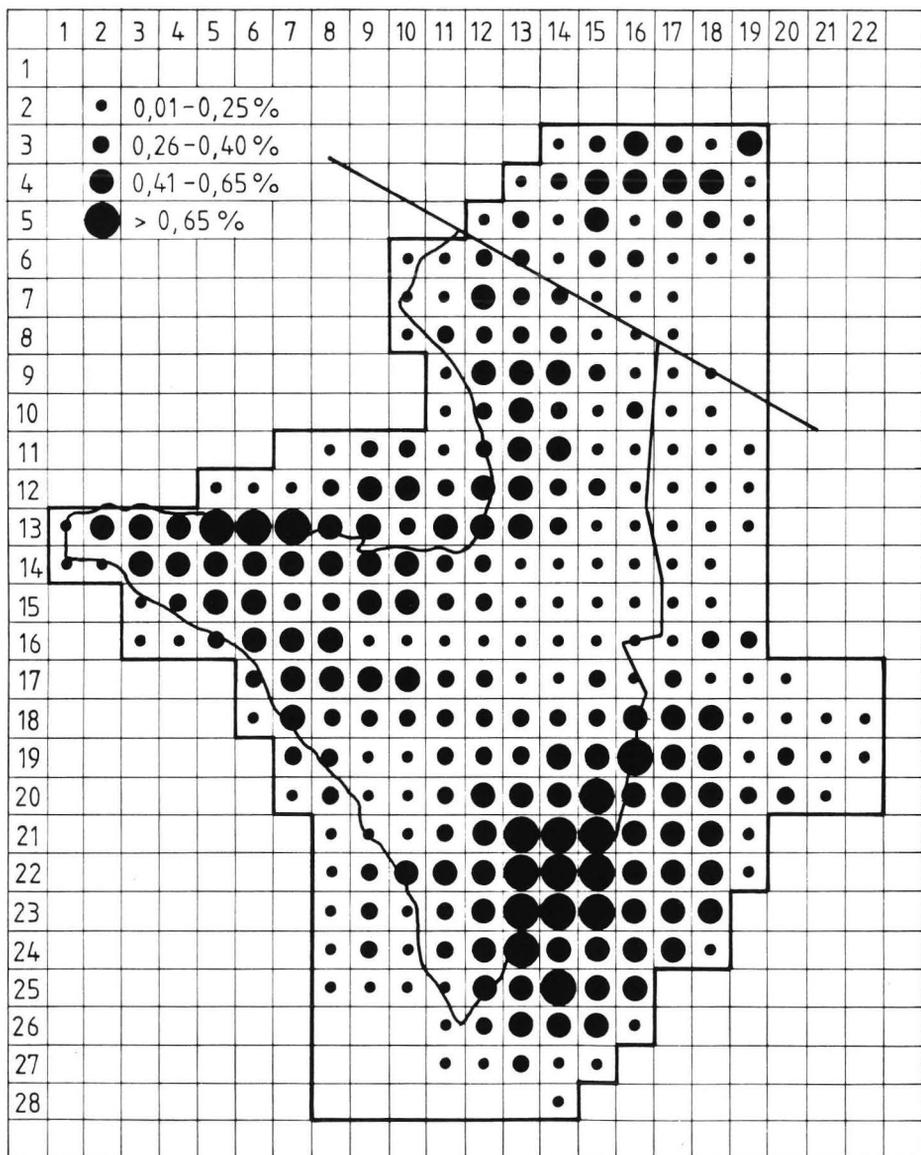


Figure 5. Taux d'occupation de l'écosystème du Serengeti par les gnous de juin 1960 à mai 1973. Lors des recensements aériens, une occupation équivalait au repérage de 100 animaux au moins dans un quadrat de 10 km de côté. Les cercles expriment l'occupation de chaque quadrat en pourcentage de l'occupation totale pour l'ensemble de l'écosystème. Des figures de ce type, mais fractionnées par saison, montrent que les gnous occupent les plaines du Sud-Est pendant les pluies de décembre à avril; ils sont dans le corridor ouest de mai à juillet, et dans le secteur nord et le Mara-Masaï d'août à novembre; en saison sèche, ils sont quasiment absent du Sud-Est. D'après Linda Pennycuik 1975, et 1979 in Sinclair et Northon-Griffiths.



Planche IV. La migration des gnous. En juin 1972, époque où des pluies occasionnelles arrosaient les plaines centrales, les gnous occupaient en masse les plaines au sud de Seronera. Perché au sommet des kopjes ou sur le toit du véhicule tout-terrain, le regard englobe des centaines de milliers de ces animaux, dans toutes les directions, jusqu'à l'horizon.



Planche V. Le gnou est une antilope de forte taille à tête fine et long museau qui marque une préférence pour les herbes de taille moyenne. Dans la séquence d'utilisation des herbages, il suit le zèbre qui lui facilite la pénétration dans les hautes herbes. Environs de Seronera, juin 1972.

Ces déplacements sont conditionnés par le patron de répartition des pluies. Il y a un gradient croissant d'humidité du S-E au N-O. Le S-E, plus sec, a un seul pic d'humidité en décembre. Le N-O, plus humide, en a deux : en novembre et en avril, avec une petite saison sèche en janvier-février. Dans le S-E, une plus faible proportion des pluies tombe pendant la saison sèche, qui est donc plus sèche. Un mois humide est celui pendant lequel il pleut plus que la moyenne annuelle. Il n'y a donc que deux saisons : la saison sèche, de juin à octobre, et la saison des pluies, de novembre à mai, avec encore une petite saison sèche, plus ou moins prononcée, en janvier-février.

La séquence d'utilisation de la caténa végétale dans le N-O se définit comme suit : ce sont les buffles et les zèbres qui consomment les parties des graminées les plus dures et ayant le moins de protéines. Les topis et les gnous consomment les parties les plus tendres et plus riches. Les gazelles de Thomson consomment les plantes rampantes et leurs feuilles. La séquence migratoire est identique, sauf qu'elle ne fait pas intervenir les buffles et les topis, qui sont sédentaires. Le gnou enlève 80 % de la masse végétale (*standing crop*) là où il passe; ce prélèvement entraîne une stimulation de la production végétale. Les animaux évitent les zones boisées infestées de mouches et de moustiques; ils évitent les sols boueux en saison des pluies; ils évitent les prédateurs cachés dans les hautes herbes dans les bosquets.

La naissance des gnous prend place en février-mars, en trois semaines; la parturition se situe à la même époque pour les zèbres, mais les naissances sont plus étalées. Ces naissances s'effectuent sur les plaines, au moment où les animaux ont une vue sur tout leur pourtour. Les prédateurs sont sous contrôle visuel et les naissances sont concentrées. Ce n'est pas le cas chez les petites espèces, solitaires, plus discrètes, chez qui l'étalement est plus long. Quoiqu'il en soit, les naissances se font quand la végétation est la plus riche en protéines, ce qui est important pour la lactation, et se font aussi dans des zones qui sont très riches en calcium. La lactation est la période du plus grand stress pour les femelles. Le rut a lieu en mai-juin, quand le troupeau quitte le S-E; le troupeau est un lieu de concentration et de meilleure synchronisation des comportements, mais le stress y est plus grand pour les mâles.

Les prédateurs (lions et hyènes) sont limités dans leurs déplacements et leurs prélèvements par la nécessité de pourvoir en nourriture leurs jeunes non-mobiles; ils reposent donc essentiellement sur des populations non-migratrices dont les effectifs sont plus faibles.

Ch. VI. Les stratégies alimentaires et les patrons de partage des ressources chez les ongulés (*Feeding strategy and the pattern of resource-partitioning in ungulates*)

par P.J. JARMAN et A.R.E. SINCLAIR.

La question peut se poser de savoir comment de telles quantités d'herbivores si divers peuvent coexister dans un milieu apparemment aussi uniforme.

En fait, un certain degré de complexité conduit à un partage des ressources, chacun se restreignant dans une niche, soit spatiale, soit temporelle. La nécessité se pose d'accéder à suffisamment de nourriture de bonne qualité. Tant chez les espèces sédentaires des zones plus boisées (topis, impalas, buffles) que chez les espèces migratrices d'espaces ouverts (gnous, zèbres, gazelles de Thomson), le partage repose sur les exigences et aptitudes métaboliques et physiologiques (digestion), la taille, la forme des parties buccales. S'il y a compétition, il y a aussi facilitation interspécifique : l'ouverture de la végétation par certains en facilite l'accès aux autres et résulte en séquences d'utilisation.

En principe, le végétal le plus consommé est celui qui est le plus digestible et qui contient le taux le plus élevé en protéines; mais la végétation, ce n'est pas seulement de la nourriture pour les animaux, c'est aussi un couvert, de l'ombre, de la protection, de l'eau, des sels minéraux; ces différents aspects de la végétation varient temporellement et spatialement, et cela pour les différentes espèces, individus et statuts sociaux.

Il faut donc garder à l'esprit que la composition des associations d'herbivores est dynamique. Il est important aussi pour toute politique de conservation de comprendre le mécanisme et la dynamique du partage de la nourriture ainsi que la réponse de l'écosystème.

La question, pour les herbivores, est : où vivre et que manger ?

Les petites espèces, au métabolisme élevé, exigent de la nourriture de haute qualité. Les grandes espèces exigent de grandes quantités de nourriture. On constate en parallèle la tendance des premières à présenter des bouches adaptées à sélectionner les petites parties de haute qualité nutritive des plantes et celle des secondes à présenter une bouche adaptée à raser et à amasser de grandes quantités de graminées non différenciées.

Un animal peut choisir un habitat, une plante, une partie de plante; il y a donc une gradation dans l'accès à la qualité.

L'impala :

L'impala est une antilope de taille moyenne. Il pèse de 40 à 45 kg. Il a un régime mixte et fréquente des habitats mixtes. Il a de grands besoins en eau, qu'il trouve soit dans les végétaux, soit dans la nappe. Il est actif le matin, le soir, la nuit dans les habitats dégagés; il est caché à l'ombre le jour; il fréquente donc un habitat en mosaïque, mais il évite la végétation supérieure à 40 cm à cause des prédateurs. Il utilise des végétaux de haute qualité, mono- et dicotylées, contenant beaucoup d'hydrates de carbone et de protéines digestibles. Il consomme des jeunes feuilles vertes ou des graines, des fruits, des tubercules et aussi des végétaux de basse qualité nutritive comme les arbustes et graminées (celles-ci contiennent beaucoup de lignine, de fibres, de cellulose, d'hémicelluloses, toutes insolubles et non digestibles). Au cours de la saison des pluies, il y a une augmentation de la quantité de végétation, mais une diminution de la qualité, situation qui s'accroît quand la croissance s'arrête. *Pennisetum* par exemple contient 20 % de protéines (en poids sec) dans les jeunes pousses vertes; 9,8 % chez les plantes développées; 6,8 % dans la plante sèche.

Son domaine vital couvre une surface de quelques ha à quelques km² (dans le Serengeti de 100 à 1.000 ha). En saison des pluies, il préfère la savane boisée sur les sommets; puis, en saison sèche, il préfère les zones boisées sur les pentes; en fin de saison sèche et en début de la saison des pluies, il occupe les savanes herbeuses et steppiques; en général, on le trouve sur les terrains situés haut sur la catena en saison des pluies, les terrains alluviaux en saison sèche. Il préfère les herbes en saison des pluies et les feuilles en saison sèche. On constate qu'il effectue une sélection à un taux supérieur à la disponibilité : il a donc une image de recherche (*searching image*)! Il évite tant les rameaux que les tiges. Il est hautement sélectif et sédentaire.

Le topi :

Il fait 100 à 120 kg, a un long cou, une longue face; c'est un mangeur d'herbes; il fréquente les plaines herbeuses.

Il effectue un circuit annuel : pendant la saison des pluies, il se déplace vers le sommet des catena où ils sont concentrés à la fin des pluies, dans des herbes de 5 à 15 cm. Il évite les herbes courtes comme les herbes hautes. En saison sèche, il se déplace vers les vallées et fréquente les sols alluviaux, guidé plus par la taille des plantes que par les espèces de graminées. Il consomme les feuilles des herbes, qui contiennent plus de protéines que les tiges; il effectue une sélection pour les feuilles. Comme elles grandissent, les différentes espèces de plantes sèchent à des moments et à des rythmes différents. Le topi sélectionne pour les feuilles les plus riches en protéines et non pour les espèces. Il recherche en saison des pluies des habitats à herbes plutôt courtes (puisque, quand elles grandissent, la qualité diminue !). En saison sèche, il choisit des habitats à grande quantité d'herbes à longues feuilles. Il se déplace d'un habitat à un autre, de façon à disposer dans ses différents pâturages d'une qualité stable de sa nourriture quant à la croissance, la hauteur, la proportion des feuilles appréciées. Le topi cherche un bol alimentaire de 9 à 110 % plus riche en protéines brutes qu'un échantillon aléatoire pris au hasard, ce qui témoigne de l'efficacité de son système de sélection. En tout temps, il consomme beaucoup d'hydrates de carbone mais, en saison sèche, il y a une chute des protéines au niveau requis pour la seule maintenance, et il vit alors sur les réserves de sa musculature.

Le buffle :

C'est une espèce grande et forte (400 à 700 kg) exigeant une grande masse de nourriture. Dans le Serengeti, elle est présente partout, sauf dans les plaines à herbes courtes. Elle affectionne les habitats à herbes hautes et moyennes, spécialement le long des ruisseaux et rivières. En saison sèche, le buffle déserte encore plus les collines et il se concentre dans les fonds. En saison des pluies, il se disperse partout, avec une préférence pour les fonds.

Le museau du buffle est large de 12 à 15 cm; il n'est adapté ni pour prélever les petites herbes, ni pour sélectionner des feuilles individuellement; il se rabat donc sur les grandes herbes. Il marque une préférence pour les herbes longues, vertes et en fleurs. La proportion des feuilles des graminées (par rapport aux tiges) augmente avec les pluies. Une comparaison du contenu de l'estomac et d'un échantillon végétal pris au hasard montre que, en saison des pluies, le buffle mange sans sélectionner mais que, en saison sèche, il sélectionne les feuilles plutôt que les tiges, mais toutefois avec de moins en moins de succès au fur et à mesure que la saison avance.

Donc, en saison des pluies, les buffles se dispersent dans beaucoup de types de végétation, sauf dans les steppes à herbes courtes, et ils retraitent en saison sèche dans la végétation riveraine où subsistent de longues herbes. En saison des pluies, l'apport protéique atteint jusqu'à deux fois le niveau de maintenance; en fin de saison sèche, il tombe sous le niveau de maintenance. Comme les jeunes et les vieux sont moins à même d'accumuler de la graisse, ils souffrent plus de cette diminution de la qualité de la nourriture en saison sèche.

Les trois espèces — **impala, topi, buffle** — effectuent une sélection plus ou moins poussée, puisque le bol alimentaire est plus riche qu'un échantillon au hasard de la végétation environnante. Le buffle, qui a une grande taille, une grande bouche, prélève une grande quantité de nourriture, même en saison sèche. Chez le topi, la sélectivité augmente (jusqu'à six fois) quand les herbes grandissent; il cherche toujours des feuilles d'herbes vertes. L'impala sélectionne en toute saison et maintient la qualité de ses prélèvements quand les feuilles d'herbes vertes diminuent en consommant les inflorescences, les graines, les fruits, les feuilles de dicotylées. Il est ainsi moins limité par rapport à la biomasse disponible parce qu'il est très sélectif sur la qualité.

Pour résumer :

Le buffle consomme une masse d'herbe et est le moins sélectif; le topi choisit les feuilles d'herbes de taille moyenne; l'impala prélève les feuilles vertes des herbes et buissons et cherche les fruits, semences, graines. Les buffles sont plus concentrés en saison sèche; les impalas sont plus dispersés. C'est l'impala qui maintient le mieux le niveau protéique, le buffle le moins (le niveau protéique chez le buffle peut tomber en-dessous du niveau où les micro-organismes du rumen peuvent fonctionner !). Au milieu de la saison des pluies, quand les différentes parties des plantes sont moins différenciées, la sélection est moins opératoire et le buffle, moins sélectif par nature, parvient à obtenir une nourriture quasiment aussi riche. Relativement aux besoins de sa taille, c'est même le buffle qui a la nourriture proportionnellement la plus riche (il obtient deux fois ses besoins contre 1,5 pour l'impala à ce moment !). Davantage capable d'accumuler des graisses, il est plus apte à endurer une nourriture encore abondante mais plus pauvre en saison sèche. Incapable de sélectionner sa nourriture en saison sèche, il doit se reposer sur la quantité pour maintenir la couverture de ses besoins énergétiques. Son métabolisme étant moins intense, il exige moins d'azote et donc de protéines. La taille plus grande du buffle détermine des besoins proportionnellement plus faibles en azote, mais il repose en saison sèche sur la masse de nourriture. Il évolue donc vers une stratégie de récolte massive, ce qui est plus efficace quand on a une grande taille !

Séparation écologique

Les différentes espèces d'ongulés coexistent parce qu'elles utilisent spatialement et temporellement des ressources différentes. Non seulement le lieu et le moment varient, mais aussi : taille, maturité, espèce et partie des plantes consommées. Or, à tout moment, les différentes parties d'une plante varient plus dans leur composition que les différentes plantes elles-mêmes, d'où l'intérêt d'étudier en détail la façon dont chaque espèce animale sélectionne son habitat, les espèces et les parties d'espèces végétales consommées en des lieux et à des moments différents.

Comparaison entre résidents :

Buffles, impalas et topis sont des sédentaires dont les habitats se chevauchent, mais :

1er type de séparation : les préférences quant à l'habitat

Impalas et buffles évitent les plaines ouvertes, les plaines herbeuses qui sont préférées par les topis. L'impala évite les hautes herbes fréquentées par les buffles et ceux-ci évitent les savanes boisées d'acacias qu'utilise l'impala. Ce type de séparation est relatif et ces différents ongulés peuvent coexister.

2è type de séparation : utilisation temporelle de la catena, de la séquence spatiale végétale

La concurrence est la plus forte en fin de saison sèche, quand tous les ongulés sont concentrés dans les parties basses de la catena et elle est la moins forte en saison des pluies quand ils tendent tous à se disperser aux différents niveaux de la catena.

3è type de séparation : les préférences alimentaires

Les éventails alimentaires se chevauchent. Certaines plantes sont préférées par les trois, mais : l'impala se spécialise dans la consommation des feuilles et des fruits; le buffle mange certaines espèces de graminées (comme *Themeda triandra*) quand la concurrence

est forte et alors que cette plante est évitée par les deux autres espèces. L'impala mange plus de feuilles de dicotylées que le topi et le buffle; le topi mange plus de feuilles de graminées que les deux autres; en saison sèche, le buffle évite moins facilement les tiges. Les ressources en protéines, en saison sèche, sont limitantes, surtout pour le topi et le buffle, mais celui-ci a davantage de réserves.

Comparaison entre migrants :

Zèbres, gnous et gazelles de Thomson utilisent les plaines en succession. Quand les pluies cessent, il se succèdent dans cet ordre vers le bas des catena. De même, dans les plaines du Sud à productivité plus étroite saisonnièrement (équivalant au sommet de la catena) et au N-NO à productivité plus étendue (équivalant aux alluvions à la base de la catena), la succession est la même. En saison des pluies, ils se concentrent sur les plaines du Sud à forte productivité d'herbes courtes, vertes, riches en protéines.

Mangeant plus de tiges et de produits ligneux, les zèbres se déplacent les premiers vers le Nord, ouvrant la voie aux gnous; ces derniers exigent plus de feuilles, et plus facilement accessibles aussi, dont la multiplication végétative est ainsi activée. Les gnous les dégagent et libèrent pour les gazelles de Thomson les rejets ainsi que les petites plantes à haute valeur protéique normalement cachées par les graminées. Zèbres et gnous sont donc plus graminivores (et "*grazers*") tandis que les gazelles de Thomson ont jusqu'à 39 % de dicotylées ou plantes à pousses ("*herbs*", c'est-à-dire de "*plants*"), dans leur menu. L'éland et la gazelle de Grant sont bien moins connus, mais ces animaux (*browsers*) incorporent plus de feuilles de dicotylées; ils peuvent quitter plus tard encore les hauteurs de la catena.

Comparaison entre sédentaires et migrants :

Quand les différentes espèces coexistent en un lieu, à la fin de la saison sèche, la répartition le long de la catena est : buffles dans les très hautes herbes, zèbres dans les hautes herbes, topis dans les herbes moyennes, gnous dans les petites herbes (il a le museau plus long pour y accéder), et enfin gazelle de Thomson (plantes intercalées au ras du sol). Les impalas sont coincés entre les gnous et les gazelles de Thomson (graminées et sélection de feuilles - "*browsers*").

Buffles et gnous sont nettement séparés, mais la masse de gnous aplatit la végétation des buffles quand ils gagnent les abreuvoirs. Les zèbres et les gnous migrants éliminent rapidement les hautes herbes qu'évitent les impalas, mais obligent ceux-ci à se tourner plus vite vers les feuilles (*browsers*). Les gazelles de Thomson peuvent concurrencer les impalas (*Solanum*, feuilles d'acacias, semences, etc.) car elles ont un petit museau fin.

Les mangeurs d'herbes (zèbres et gnous) ouvrent donc la voie aux gazelles de Thomson, qui entrent alors en concurrence avec les impalas, mais les différences de taille et le plus grand éclectisme de ces derniers (herbes et feuilles) et la plus grande sélectivité de celle-là limitent la concurrence.

Comparaison migrants *versus* sédentaires :

Le même patron séquentiel d'utilisation de la végétation caractérise le trio de sédentaires — buffle, topi, impala — et le trio de migrants — zèbre, gnou, gazelle de Thomson.

Buffles et zèbres descendent la catena les premiers à la fin de la saison sèche et sont moins sélectifs, utilisant en masse la végétation, y compris les éléments fibreux.

Impalas et gazelles de Thomson utilisent plus longtemps les sommets de la catena, trouvant de la nourriture de haute qualité en étant plus sélectifs. Ils n'accèdent au niveau bas de la catena que quand les autres ont déjà ouvert la voie.

Les résidents montent et descendent localement, tandis que les migrateurs utilisent les différences de ressources en fonction des pluies dans l'ensemble de l'écosystème au sein duquel ils migrent.

Les migrateurs sont présents dans le S-E pendant la courte période de forte productivité (saison des pluies) et se déplacent vers le Nord et l'Ouest où la plus longue saison des pluies et les températures de saison sèche prolongent la productivité.

Les migrateurs exploitent plus massivement un site (ils le transforment plus radicalement et régulièrement) que les résidents qui doivent y survivre toute l'année. Les migrateurs ont ainsi accès en changeant de place à une biomasse exploitable plus importante. Ils développent dès lors eux-mêmes de plus grandes biomasses. Ils réduisent de ce fait la nourriture disponible pour les résidents et diminuent leurs populations.

Les résidents qui ont le plus de succès sont les plus spécialisés, vivant dans des milieux peu utilisés par les migrateurs (dik dik, oréotrague, ourébie, antilope harnachée). Des ruminants graminivores spécialisés (topi, waterbuck ou antilope onctueuse, reedbuck ou cobe des roseaux) se séparent par le choix des habitats et par les parties de plantes utilisées.

L'impala résiste aux migrateurs en changeant d'habitat et de nourriture. Les buffles résistent dans des habitats et aux dépens d'une nourriture ne convenant pas aux migrateurs (habitats riverains et masses fibreuse).

Les résidents sont plus inféodés à un habitat; ainsi, on ne voit pas de buffle ou d'impala dans les grandes plaines steppiques du Sud. Les migrateurs sont plus éclectiques dans l'utilisation d'une vaste gamme d'habitats. La nourriture n'est pas seule en cause, mais aussi les besoins en eau, en sels minéraux, en ombrage, en protection; interviennent aussi : les structures sociales et le comportement d'antiprédation.

Facilitation :

Les grandes espèces (buffles) peuvent dominer la communauté d'herbivores. Les petites espèces peuvent survivre parce qu'elles sont capables de profiter de végétaux plus dispersés; elles peuvent aussi exploiter les repousses plus tôt que les autres ou en les maintenant dans cet état.

Si la pression de pâturage est moins forte sur les plaines, il y a de plus grandes herbes, donc davantage de zèbres, mais ceux-ci ouvrent la végétation aux gnous, d'où : il y a davantage de gnous, d'où : il y a davantage de repousses et augmentation de la productivité des plantes (*herbs*), d'où : il y a une augmentation des gazelles.

S'il y a plus de pression (en gnous) sur les plaines, il y a une diminution des zèbres parce qu'il y a moins de grandes herbes.

Différentes phases évolutives de la végétation peuvent coexister : ainsi, dans la savane boisée, peut se former une mosaïque de sites brûlés et de sites non brûlés, ce qui se révèle favorable. Les zones brûlées sont exploitées par les gnous, puis par les gazelles de Thomson; les zones non brûlées sont exploitées par les zèbres, puis par les gnous, puis par les gazelles de Thomson.



Planche VI. Les gazelles de Thomson sont des antilopes de petite taille fort abondantes dans les steppes du Sud-Est où elles se nourrissent préférentiellement de plantes à pousses. Dans la séquence d'utilisation des herbages, elles suivent les gnous qui dégagent le sol des herbes de moyenne taille et leur facilitent l'accès aux pousses de haute valeur nutritive. Elles sont migratrices et effectuent un circuit entre les plaines du Sud-Est en saison des pluies et les plaines centrales en saison sèche. Juin 1972.

Donc, toutes les espèces montrent une certaine sélectivité, mais les plus grosses (zèbres et buffles) montrent une faible sélectivité quant aux espèces et parties consommées pendant les pluies et le buffle y est peu sélectif pour l'habitat; il a peu de besoins protéiques : en saison sèche, la masse consommée lui assure encore assez de diversité. Les plus petites espèces sont plus sélectives quant à l'habitat, aux espèces et aux parties de plantes consommées; elles utilisent les sommets des caténa les premières, lors des pluies, et y restent plus longtemps; les grosses les utilisent moins et les quittent plus vite.

Il y a une séparation relative, mais il y a aussi interdépendance. Des facteurs extérieurs à la communauté des herbivores — le feu, le climat, l'homme — déplacent et réajustent constamment l'équilibre.

Ch. VII. Les coûts énergétiques de la locomotion et le concept du “rayon de recherche de nourriture” (*Energy costs of locomotion and the concept of “foraging radius”*)

par C.J. PENNYCUICK.

Ce chapitre analyse le coût de la locomotion en regard des autres postes du budget énergétique, en particulier : le métabolisme de base et le coût de l'acte alimentaire lui-même. Le budget énergétique est envisagé sur de courtes périodes — un animal en mouvement — ou sur de plus longues périodes correspondant à un cycle d'alimentation ou d'autres activités. Il est confronté à la quantité d'énergie assimilée, la balance entre celle-ci et les dépenses totales déterminant le surplus disponible pour la croissance et la reproduction.

Un animal comme un **gnou**, l'espèce dominante du Serengeti, doit se déplacer dans les plaines pour trouver sa nourriture, mais ne peut la consommer qu'en s'y arrêtant. Il s'agit donc de déterminer comment la locomotion nécessaire à la découverte de la nourriture interfère avec les autres activités : consommation, assimilation, se garder des prédateurs, etc., et limite l'éventail des stratégies disponibles.

De différentes mesures des dépenses d'un gnou au repos ou en mouvement, on déduit en gros la quantité annuelle de nourriture nécessaire et les dépenses liées à un circuit de la migration au travers de l'écosystème; le bénéfice d'un gnou migrateur se révèle important par rapport à celui d'un sujet qui resterait sédentaire. Cette évaluation repose ainsi principalement sur le calcul du coût nécessaire à l'entretien du mouvement d'un animal sur une distance unitaire, coût qui est fonction de la masse corporelle : pour un gnou de 180 kg, ce coût de translation est de 250 joules par mètre parcouru.

La notion de “**rayon de collecte alimentaire**” intègre celles du coût énergétique et du budget d'activité. On essaie de comprendre comment la répartition temporelle des ressources et des activités influencent le budget énergétique. Le problème peut être posé en ces termes : à quelle distance aller pour trouver de la nourriture ; et qu'est-ce que cela coûte ? Ces notions prennent tout leur sens si on songe aux animaux qui doivent composer entre une zone de nourrissage distante et un point fixe obligatoire. C'est le cas d'**herbivores** dépendant d'un point d'eau mais obligés d'effectuer en saison sèche, en l'absence de toute production végétale, des allers — suivis de retours — vers des pâturages de plus en plus distants. C'est le cas aussi des **carnivores** — hyènes, lycaons, vautours — dont les jeunes sont à l'abri dans une tanière ou dans un nid, et qui sont obligés d'aller chasser ou collecter parmi les concentrations d'animaux de plus en plus éloignées. La nécessité s'impose dans ces cas d'allonger le rayon de collecte alimentaire, puisque la distance entre la zone où se trouvent les ressources et le point fixe obligé augmente. Comment faire face à cette obligation ?

Le coût du déplacement aller-retour sur cette distance, le rayon de recherche alimentaire, doit être limité à une quantité d'énergie telle que l'animal ne souffre d'aucune perte de poids. Pour un carnivore, cette limite correspond à la valeur énergétique du volume d'aliments amassé dans son tube digestif. C'est loin d'être le cas chez les herbivores où la masse contenue dans le tube digestif ne peut tomber sous le seuil nécessaire au maintien de l'activité des micro-organismes. On remarque d'ailleurs que, relativement à la masse corporelle, ce coût limite est plus faible chez les herbivores que chez les carnivores.

Des estimations des relations entre masse corporelle, longueur des membres, et vitesse de déplacement chez différents herbivores établissent que cette dernière croît avec la masse corporelle et la taille des membres. Aussi, connaissant la distance que parcourt un animal pour aller s'alimenter, son métabolisme de base, qui diminue avec la masse corporelle, la vitesse de déplacement, qui croît avec la taille, ainsi que le coût de translation unitaire, qui est fonction de la masse, on peut évaluer le coût du déplacement sur le rayon de recherche de nourriture. Inversement, connaissant le coût de ce déplacement et la valeur énergétique de la masse alimentaire ingérée et disponible, on peut déterminer le rayon maximum acceptable pour que l'animal conserve son équilibre énergétique. La conclusion est que ce rayon croît avec la taille de l'animal : il est de 420 m pour une souris de 20 g, de 6,6 km pour une gazelle de 20 kg, de 16 km pour un gnou de 180 kg, de 40 km pour un éléphant de 2 tonnes. On note aussi que si l'animal accélère sont mouvement, le déplacement dure moins longtemps, et l'animal accède plus vite à la nourriture; la part de dépense imputable au métabolisme de base, pendant le trajet, est donc réduite. Pour une dépense totale identique, l'animal peut, en se déplaçant plus vite, aller plus loin. Pour un zèbre de 200 kg, le rayon de recherche alimentaire est de 16 km en marchant (1 m/sec) et de 23 km au trot (2,7 m/sec). L'obligation d'allonger le rayon de recherche de nourriture pour amasser une quantité d'aliments suffisante pour couvrir tous les frais énergétiques jusqu'au retour à l'abreuvoir, de disposer d'un surplus aussi pour nourrir les jeunes, et cela dans des conditions de milieu de plus en plus contraignantes, définit bien l'ensemble des conditions dans lesquelles prend place chez les herbivores comme chez les prédateurs une forte mortalité. Cette obligation a favorisé et l'accroissement de la masse corporelle et la capacité de soutenir une vive allure.

C'est au départ de petites formes que les mammifères, comme les dinosaures avant eux, ont produit par radiation adaptative des formes de plus en plus grandes, à long rayon d'action. Cela est avantageux pour faire face à de longues périodes récurrentes de disette, mais est dangereux pour faire face à des changements importants de l'environnement à long terme, en raison de la faible densité de population et du taux de reproduction très bas des espèces de grande taille. Il y a aussi des limites mécaniques aux avantages de la cette dernière. Si un gnou ou un zèbre peuvent passer à des modes de locomotion soutenue de plus en plus rapides (marche, trot, canter, galop), ce n'est plus vrai pour un poids dépassant 1000 kg : un éléphant ne peut mécaniquement soutenir un trot ou un galop; il se contente d'accélérer sa marche.

Le fait que les herbivores se déplacent pose des problèmes à leurs prédateurs, comme l'indique le fait que les effectifs de ces derniers sont loin en-deçà de ce que laisserait supposer la densité de leurs proies potentielles. L'image du carnivore sédentaire attendant sa proie à l'abreuvoir — et qui s'applique assez bien au lion — simplifie à l'excès la situation réelle. Les sites convenant à la reproduction des carnivores ne sont pas légions : les **hyènes** ne trouvent que dans l'Ouest les gîtes favorables à l'installation de la tanière où demeurent les petits; une troupe d'herbivores n'est intéressante que dans la mesure où ils demeurent dans le rayon de recherche de nourriture du prédateur et de son point fixe. La zone de reproduction des hyènes est ainsi à l'articulation des pâturages de saison des pluies et de saison sèche des herbivores. Pour les rejoindre, elles effectuent

régulièrement des déplacements de 40 km à la marche, et jusqu'à 90 km au trot. Il arrive que les herbivores soient hors de portée des zones des tanières; les petits subissent alors des mortalités importantes. Les **lycaons**, qui doivent aussi revenir soigner leurs jeunes restés dans la tanière, et auxquels s'applique aussi le concept du rayon de recherche de nourriture, résolvent en partie leur problème économique en assurant collectivement l'approvisionnement des chiots nés de la femelle dominante, seule à se reproduire. Les **vautours** coloniaux, concurrents des hyènes, nichent soit dans les zones boisées de l'Ouest, soit sur les falaises des escarpements à l'est du Serengeti. Ils peuvent effectuer des déplacements importants et à grande vitesse, sans grandes dépenses; leur rayon de recherche de nourriture est donc important. Tenant compte des besoins énergétiques d'un adulte, de ceux de son poussin, du fait que les parents alternent un jour sur deux dans leur rôle de gardien au nid et dans celui de collecte de nourriture, de la masse d'aliments qui peut être emportée en vol, on évalue à 116 km le rayon de recherche de nourriture, à parcourir à l'aller et au retour. Les concentrations d'herbivores sont ainsi rarement hors de portée des vautours.

En saison des pluies, moment où il ne dépend pas d'un point d'eau particulier, un **herbivore** dont le ventre est plein a le choix entre rester sur place ou consacrer à se déplacer le temps d'assimilation et de vidange du tube digestif. Il peut parcourir alors une distance égale au double du rayon de recherche. Il n'est pas étonnant que, même en saison des pluies, les **migrateurs** comme le gnou profitent mieux que les sédentaires des pâturages les plus favorables et développent des biomasses plus importantes.

Trouver une nourriture distante implique que l'animal soit informé de l'endroit où elle se trouve. Dans un écosystème comme le Serengeti, soumis régulièrement et depuis fort longtemps à un même mode d'alternance des saisons, il est possible que les patrons de migration des gnous, sous le contrôle de facteurs externes de nature climatique, notamment comme de facteurs internes, un rythme circannien, soient programmés génétiquement, de telle sorte qu'au moment où les pluies s'arrêtent, les animaux migrent vers le Nord et l'Ouest, et que lorsqu'elles reviennent, ils migrent vers l'Est et le Sud. Mais dans maintes régions, l'imprévisibilité des humeurs climatiques et de la localisation des ressources implique un système d'ajustement beaucoup plus flexible. Des traditions locales doivent avoir résulté d'habitudes transmises de génération en génération. Sous cet angle, le flux d'informations circulant dans une population est aussi important, pour définir celle-ci, que le flux d'échanges géniques qui la caractérise. Il est vraisemblable que les colonies de vautours et les sites à tanière des hyènes et des lycaons sont pour ceux-ci des **centres de diffusion de l'information**.

Ce chapitre est essentiel pour comprendre à quel point le donné d'un animal — le poids de l'histoire spécifique, ses caractéristiques corporelles, ses aptitudes anatomophysiologicals — est important pour la définition de ses stratégies alimentaires et sociales. Ainsi, la stratégie visant à maximaliser le rayon de recherche de nourriture a favorisé le caractère grande masse corporelle et l'aptitude à maintenir une allure soutenue. Elle est incompatible avec la défense des ressources locales et s'accommode au contraire d'une organisation tolérant de fortes densités d'animaux coordonnés, notamment par la transmission d'informations. Les herbivores migrateurs du Serengeti, les hyènes et les lycaons, les vautours coloniaux s'inscrivent dans ce schéma au contraire des espèces qui défendent des ressources locales et qui n'ont pas développé de stratégie de locomotion économique; c'est le cas des lions, des vautours solitaires, des petites antilopes.

Ch. VIII : La dynamique des organisations sociales chez les ongulés. (*The Dynamics of Ungulates social Organization*). par JARMAN, P.J. et M.V. JARMAN.

Les animaux sont dits "organisés" s'ils ne sont pas répartis au hasard les uns par rapport aux autres. Jarman et Jarman examinent les causes écologiques du comportement et des structures sociales et formulent une série d'hypothèses sur les liens entre l'écologie spécifique et les organisations sociales spécifiques.

1. Chez des espèces voisines ayant une alimentation et des mécanismes physiologiques comparables, les grandes espèces (qui ont des besoins métaboliques moindres par unité de poids corporel) tolèrent une nourriture de plus basse qualité que les petites espèces, mais elles exigent une plus grande quantité absolue de nourriture que les petites.
2. Dans les communautés de plantes, les parties de faible valeur nutritive (grandes feuilles, tiges élevées) sont beaucoup plus abondantes et uniformément distribuées que les parties de haute valeur nutritive (jeunes feuilles, bourgeons, graines, fruits) plus rares et distribuées plus irrégulièrement et qui doivent être recherchées individuellement.
3. Les petites espèces sont donc plus susceptibles de rechercher sélectivement des éléments alimentaires de haute valeur, tandis que les grandes espèces peuvent se contenter de grandes quantités d'aliments abondants de plus faible valeur qualitative.
4. Un seul élément nutritif de haute valeur peut constituer une part plus importante de l'ingestion journalière d'une petite espèce.
5. Un individu d'une espèce de petite taille est plus qualifié pour rechercher individuellement de petits éléments alimentaires déterminés (quoiqu'il soit davantage repoussé par les défenses et moyens de dissuasion et répulsion qu'ont développés les plantes).
6. Les composants alimentaires sont distribués plus largement par rapport à une petite espèce que par rapport à une grande.
7. Les petites espèces sont vulnérables à une gamme plus étendue de prédateurs qu'une grande espèce. Elles sont moins capables de se défendre ou de fuir et elle privilégient donc les comportements de dissimulation et autres comportements pour éviter d'être détectées. Les grandes espèces reposent davantage sur le déplacement et la vitesse, sur le rassemblement et l'anonymat au sein d'un groupe, sur l'alarme et la défense.
8. La communication visuelle et la coordination sont requises pour demeurer en groupe. Un habitat ouvert les favorise. Un habitat discontinu les défavorise. De grandes espèces peuvent encore communiquer dans une végétation haute et touffue, mais de petites espèces ne le pourraient plus. Des animaux qui utilisent une nourriture abondante largement distribuée sont plus susceptibles de rester coordonnés.

Donc :

Les individus se nourrissant de plantes ou de parties de plantes abondantes, largement distribuées, facilement accessibles, sont susceptibles de s'accommoder d'une nourriture abondante quoique de plus faible qualité; ils sont donc plus susceptibles d'être une grande espèce vivant en groupe, dans des espaces dégagés, où l'intercommunication et la coordination, la défense et la fuite sont possibles.

Inversement, des individus recherchant de la nourriture de haute qualité, mais distribuée irrégulièrement peuvent se contenter de faibles quantités, mais doivent la rechercher individuellement. Ils sont donc plus susceptibles d'être des petites espèces, plus capables de rechercher des portions discrètes, et de se contenter de faibles quantités de nourriture. Ils forment des plus petits groupes, moins cohésifs, reposent moins sur la fuite ou la défense que sur la dissimulation pour échapper aux prédateurs.

Ce sont là des **considérations logiques**, au terme desquelles, selon la taille, la physiologie, l'alimentation, l'habitat d'une espèce, on peut déduire le type de sa structure sociale; celle-ci serait donc imposée par les caractéristiques spécifiques et par l'environnement, et modulée par l'âge, le sexe, le rang, l'état reproductif. Ces derniers aspects déterminent surtout quels sont les individus qui vont le mieux réussir dans le groupe.

Le Serengeti est un lieu privilégié pour **tester ces hypothèses**, pour voir si ces considérations logiques se vérifient dans la réalité. On y trouve en effet, du Nord et du Nord-Ouest au Sud-Est, une grande gamme d'habitats, de climats, de sols, de végétaux, et une grande gamme d'herbivores, des céphalophes de petite taille aux élands et buffles de grande taille. De fait, on constate que les plus petites espèces sont plus solitaires alors que les plus grandes sont davantage groupées (topis, gnous, élands, buffles).

Les petites espèces comme le céphalophe (c'est aussi le cas de l'ourébie dans d'autres parcs) sont plus solitaires et territoriales, avec marquage olfactif; elles pratiquent aussi la dissimulation, qui est plus efficace dans le couvert; elles fréquentent dès lors des habitats plus fermés. Le territoire est réservé exclusivement pour le couple, et ce d'une manière durable; elles ont souvent un territoire de reproduction à ressources suffisantes et défendables; sa surface toutefois est relativement peu importante.

L'impala : au Serengeti, un tiers des mâles sont territoriaux; les femelles passent de l'un à l'autre; leur territoire de groupe dépasse celui des mâles. Les bacheliers sont tolérés dans le territoire pour autant qu'ils restent à l'écart des femelles. Il y a un marquage olfactif, mais aussi auditif et gestuel. Tenir un territoire coûte cher; il y a un *turn over*, un taux de remplacement des animaux territoriaux. Les hardes sont bien coordonnées, et il y a des intermédiaires (au point de vue de la structuration hiérarchique et de la composition familiale) entre l'isolement sur un territoire et le groupement en harde. Le tout est flexible selon la saison et l'année. On observe le même type d'organisation chez l'antilope onctueuse et chez le bubale : certains mâles s'écartent du groupe de bacheliers et deviennent territoriaux et s'approprient un harem. Même chose chez les gazelles de Grant et chez les gazelles de Thomson, celles-ci se montrant en plus migratrices.

Les gnous, herbivores, migrateurs, consommant une grande quantité de nourriture, forment des groupes très coordonnées. Dans les régions boisées, leur grande masse se subdivise en sous-groupes (c'est une question de visibilité et de coordination); pendant le rut, les mâles sont territoriaux, le territoire (fixe chez les sédentaires, mouvant chez les migrateurs) étant un prérequis pour s'accoupler. Il y a une concurrence très forte, un taux de remplacement rapide. Très temporairement, les mâles les plus motivés et matures et en bonne condition physique - physiologique et corporelle - contrôlent à leur exclusivité un petit groupe de femelles.

Chez les élands, on observe de grands groupes de tous sexes et âges, parfois des groupes de mâles.

Chez les buffles, 15 % des mâles adultes sont solitaires ou forment de petits groupes; les autres forment des groupes de 50 à des milliers de sujets ayant leur propre domaine vital.

Chaque sujet a alors une appartenance assez fixe à un troupeau; il y a des interactions hiérarchiques entre mâles et la dominance est exercée en présence des femelles en oestrus. A part cela, la promiscuité est totale; la dominance ne s'exerce pas au-delà de la zone circumpersonnelle. Il existe des associations de longue durée entre les femelles et leurs veaux. Il y a une forte cohésion de l'ensemble quant à la défense antiprédatrice.

Chez les zèbres (Klingel), les groupes peuvent compter plusieurs centaines de sujets parmi lesquels on distingue des groupes familiaux très cohésifs comprenant un étalon, plusieurs juments et leurs poulains, ainsi que des groupes de mâles. Un mâle acquiert une jument en remplaçant un *pater familiaris* ou en s'associant à une jeune femelle. Les grands rassemblements s'observent dans les grandes plaines herbeuses (pour mémoire, jusqu'à des milliers sur les hauts plateaux au Shaba, Zaïre). Contre les prédateurs, l'étalon pratique une défense active. Il y a une bonne coordination de la famille, mais pas de défense groupée ou interactive des femelles entre elles; or, pendant que l'étalon défend le groupe, le prédateur se concentre sur l'une ou l'autre femelle !

Chez les éléphants, l'organisation de base est le matriarcat : une femelle et ses soeurs et leurs jeunes. Différentes familles, qui comptent en général de un à quatre sujets, se groupent en troupeaux plus vastes. Il y a également des groupes de mâles égalitaires qui se mêlent aux femelles.

On remarquera que chez le buffle et l'éléphant, il y a des liens spéciaux entre les femelles et les jeunes, des liens durables toute la vie chez l'éléphant. De plus, les mâles et les femelles sont continuellement associés chez les buffles, mais pas chez l'éléphant.

En conclusion, le type de groupement est déterminé par le caractère spécifique et par l'environnement, notamment la nourriture. En plus, les détails des structures sociales et leurs variations sont imposés par les variations de l'environnement, de ses ressources, et par des variations de comportements, essentiellement liés à la reproduction et aux relations mère-enfant.

Par exemple :

- les impalas sont grégaires; ils se groupent pour réduire le risque lié à la prédation;
- la taille des groupes est limitée par les ressources en nourriture;
- les mâles imposent, sur la structure de base, des variations de détails à travers leur comportement pour assurer la reproduction;
- une femelle s'isole pour mettre bas; le jeune se cache au sol; un animal malade se cache aussi. Ils ont donc, dans ces différents cas, des comportements antiprédateurs différents de celui qui est utilisé dans le groupe d'animaux coordonnés en troupeau. Quand il y a plusieurs jeunes, il peut y avoir des crèches, c'est-à-dire la reconstitution pour les jeunes de l'anonymat au sein d'un groupe, avec la protection individuelle qui en découle !
- pendant les pluies, les impalas sont herbivores sur les crêtes et plus généralistes; pendant la saison sèche, ils sont folivores sur les parties basses, proches de l'eau; ils sont alors plus dispersés les uns des autres, du fait de la nécessité de sélectionner les items alimentaires. Donc, ils forment de plus grands groupes en saison des pluies, plus stables localement, et au contraire de plus petits groupes, plus dispersés et se déplaçant plus à la recherche de nourriture en saison sèche.

Les hypothèses sur les types de groupements sociaux sont donc vérifiées chez les ongulés du Serengeti.

Elles se vérifient aussi si on compare : les rhinocéros noirs ("*browser*") et blancs ("*grazer*"), l'okapi (forestier) et la girafe (savane), l'hippopotame nain et l'hippopotame, ainsi que les formes forestières ou de

savane du buffle et de l'éléphant : les premiers sont plus solitaires, les seconds sont plus groupés.

Les hypothèses se vérifient aussi par des changements chez une espèce donnée, selon les variations saisonnières des ressources en nourriture (cf les travaux de Monfort et Monfort sur le topi et l'impala à l'Akagera au Rwanda). Les types de groupement sont aussi influencés par les liens conjugaux et parentaux : mâle/femelle chez les céphalophes; étalon/juments chez les zèbres; femelle/veau chez le buffle; mère/soeurs et jeunes pendant toute la vie chez l'éléphant.

Ch. IX : Les prédateurs du Serengeti et leurs systèmes sociaux (*Serengeti Predators and their Social Systems*).

par Brian C.R. BERTRAM.

Ce chapitre envisage la dynamique et l'évolution des relations proies-prédateurs et concerne : le lion (*Panthera leo*), le léopard (*Panthera pardus*), le guépard (*Acinonyx jubatus*), le lycaon (*Lycan pictus*), l'hyène tachetée (*Crocuta crocuta*) qui exercent leur prédation sur différentes fractions de la biomasse d'ongulés et cela pour des raisons d'habitat, de techniques de chasse, de structures sociales et de taille.

Les méthodes de chasse de ces différents prédateurs sont différentes, ce qui peut être lié à l'habitat, la nature de la proie principale, la structure sociale de la proie et celle du prédateur lui-même.

- Le guépard chasse de petites antilopes solitaires, de jour, et en terrain découvert; il effectue une approche puis un long sprint (jusqu'à 300 m) avec des pointes à 95 km/h.
- Les hyènes comme les lycaons chassent à courre, en groupe, des proies de grande taille et les forcent jusqu'à épuisement (sur des distances allant jusqu'à 3 km), en terrain découvert et le plus souvent de jour, mais aussi de nuit pour l'hyène.
- Le léopard chasse à l'approche et à l'affût et effectue un sprint court, de nuit, dans les bois.
- Le lion chasse comme le léopard, mais en groupe, avec des rabatteurs, et principalement de nuit.

Pour l'hyène et le lycaon, le succès de la chasse augmente avec la taille des groupes de chasse. Sur les veaux de gnous par exemple, le succès des hyènes est de 15 %, 23 %, 31 % pour des groupes de 1, 2 ou 3 chasseurs. Ce succès différentiel est surtout une question d'efficacité de la défense du veau par les parents.

Les lions doublent leur succès quant ils chassent en plaine, parce qu'il peuvent mieux procéder à un encerclement.

Chez les coureurs diurnes (lycaons et guépards), le succès est plus prévisible; l'effort est considérable, mais il vaut la peine, le taux de succès est important.

Chez les affûteurs (comme le léopard), le succès est imprévisible et le taux de réussite plus faible, mais le coût est réduit, d'où cela vaut toujours la peine d'essayer.

Les lions chassent surtout le zèbre et le gnu, quand ceux-ci sont de passage, et occasionnellement le buffle et la girafe; ils chassent les sédentaires (phacochères, impalas, topis, etc.) quand il n'y a pas de migrants; peu de petites antilopes (gazelles) car leur présence est simultanée à celle des zèbres et des gnous.

Les guépards, lycaons et hyènes doivent être eux-mêmes plus ou moins migrants pour suivre leurs proies en déplacement (gnous, zèbres, gazelles). Les poursuivants attrapent surtout des jeunes, des malades, des femelles pleines (zèbres et gnous); les affûteurs



Planche VII. Prédateurs au Parc National du Serengeti. Les **hyènes tachetées** rayonnent à partir de leur tanière située en bordure ouest du parc, d'où elles demeurent le plus souvent à portée des troupeaux de gnous migrants. Elles circulent isolément, à deux ou trois, ou en plus grands groupes de chasseresses; tantôt charognardes, ce sont aussi de redoutables tueuses. Les **léopards** sont moins nombreux, car leurs effectifs sont limités par la densité des populations-proies d'ongulés sédentaires. Ils chassent le plus souvent de nuit et à l'affût. Ici, un sujet se repose à l'ombre de buissons, sur un kopje. Juin 1972.

attrapent une gamme plus large de la pyramide des âges; beaucoup de mâles territoriaux aussi sont pris davantage que les femelles. Les jeunes mâles impalas, plus marginaux dans leur groupe de célibataires, sont davantage pris par les lions et les léopards que les jeunes femelles, qui font partie du groupe principal avec le mâle conducteur.

La prédation a peu d'effet sur les populations-proies : il y a chez celles-ci une augmentation générale des effectifs, puis une diminution secondaire pendant les périodes de forte sécheresse. Dans l'ensemble, les prédateurs capturent surtout de vieux sujets ne se reproduisant plus; donc : pas d'effet sur la population reproductrice.

Les prédateurs, qui ont de grosses pattes, et dont les jeunes sont démunis et dépendants, sont moins nomades ou migrateurs que leurs proies. Les hyènes et les lycaons doivent demeurer près de leur terrier; le fait de suivre dans un certain rayon des proies nomades est moins favorable pour eux. Ainsi, dans le Ngorongoro, où les prédateurs et les proies sont résidents et sédentaires, la proportion de prédateurs est plus importante.

Les effectifs des prédateurs résidents sont contrôlés par la biomasse de mauvaise saison des proies locales et sédentaires. Quand les migrants arrivent, ils diminuent la pression exercée sur les sédentaires, mais l'avantage total pour ceux-ci n'est pas évident, car les gnous diminuent la population de buffles de 18 % en consommant et en faisant disparaître la couverture végétale. Cet impact est beaucoup plus important que si, en l'absence des gnous et de la concurrence alimentaire, les lions avaient continué à capturer des buffles !

En fait, les prédateurs ne contrôlent pas les populations de proies; ils éliminent les faibles, les vieux et les blessés; mais ceux-ci seraient normalement éliminés par la compétition intraspécifique, la concurrence alimentaire, même en l'absence de prédateurs. En réalité, les prédateurs contribuent à sélectionner la morphologie et les aptitudes des espèces-proies à la course, quant à leur degré d'attention, à la coloration (élimination des marginaux et sélection orientée). La peur du prédateur a sélectionné aussi les structures sociales, les modes de déplacements des populations-proies et l'utilisation du milieu. Toutefois, une proie ne sachant pas par quel prédateur elle va être attaquée, n'a pas "intérêt" à se spécialiser trop, ni dans la course, ni dans le sprint, qui sont les tactiques propres au chien sauvage et au guépard respectivement, si bien que ceux-ci profitent l'un de l'autre, en empêchant la proie de se spécialiser trop dans un type déterminé de fuite.

Les chasseurs solitaires vivent isolément (léopard, guépard). Les chasseurs en groupe vivent en groupes, mais la dynamique de ceux-ci est différente selon les espèces (lion, hyène, lycaon). Au sein des groupes sociaux, les points suivants ont été pris en considération :

1. le degré de parenté entre les membres des groupes;
2. l'évitement de l'inceste et le transfert entre groupes;
3. le dimorphisme sexuel;
4. les relations de dominance;
5. les reproductions et l'étalement de celles-ci.

La structure sociale de base est :
chez les chiens : couples; chez les chats : les filles et leur mère, constituant un groupe de parentèle auquel une femelle étrangère ne peut se joindre.

1. Degré de parentèle :

Celui-ci est envisagé dans la perspective de la théorie de la sélection de parentèle de Hamilton (1964). Selon celle-ci, les gènes favorisant le comportement de parentèle sont

sélectionnés de la même façon que ceux favorisant le comportement parental. En effet, un sujet qui partage un certain nombre de gènes avec ses apparentés transmet ses gènes à ses rejetons et favorise leur survivance par son comportement parental, mais aussi par sa coopération avec ses apparentés.

Chez les lions, les femelles d'un groupe sont soeurs, cousines, tantes et nièces. Les jeunes mâles nés dans le groupe s'en éloignent ensemble et vont rejoindre une autre troupe de femelles. Tous les mâles sont parents entre eux, comme le sont les femelles, mais les lions et les lionnes ne sont pas apparentés entre sexes au sein d'un même groupe. Dans un groupe mixte, les femelles sont liées à 0,15 (par rapport à l'identité complète égale à un) et sont cousines germaines. Les lionceaux, parce qu'il y a moins de mâles, sont plus proches (0,22), c'est-à-dire quasi demi-frères (cf Bertram, 1976).

Chez les lycaons, seul le mâle et la femelle dominants se reproduisent et ils produisent jusqu'à 8 à 10 jeunes. Les mâles de la meute sont le dominant, ses frères et ses fils. Ils sont liés à 0,38. Les femelles sont : la femelle dominante, ses soeurs et ses filles, liées à 0,5. Le niveau de parenté entre animaux de même sexe et entre tout adulte et n'importe quel jeune de la meute est plus grand chez les lycaons que chez les lions.

Le clan des hyènes est beaucoup plus lâche, tous les mâles et toutes les femelles pouvant se reproduire; ils ne sont liés qu'à 0,03.

2. Inceste et transfert intergroupe :

L'inceste (frère-soeur, parent-enfant) a des effets désavantageux (hétérozygotie diminuée ou consanguinité entraînant une perte de vigueur, y compris de reproduction).

Chez l'homme, l'inceste est évité :

- a) par des tabous culturels;
- b) par la familiarité née de la connaissance de la parenté, qui serait une cause d'inhibition;
- c) ou encore, par dispersion des enfants.

Chez les trois groupes de prédateurs, on observe différents mécanismes de dispersion géographique :

Chez l'hyène : le clan est mélangé et les clans se mélangent, d'où il résulte que l'inceste est statistiquement dilué.

Chez les lions : à deux ou trois ans, les jeunes mâles quittent le groupe ou en sont chassés par les mâles adultes qui les empêchaient de s'y reproduire; à 4-5 ans, ils rejoindront un groupe de femelles en remplacement des vieux mâles; ils ont peu de chance de rencontrer leur groupe d'origine; ils restent dans leur groupe d'accueil pendant quelques années mais, par suite de la compétition, ils n'y restent pas longtemps; ils vont donc quitter ce groupe, où ils viennent de procréer, au moment où il pourrait se faire que certaines de leurs filles soient sexuellement mûres; or, à ce moment, ils changent. Quand leur séjour est plus durable, c'est généralement que le groupe est plus large; le risque d'inceste est donc plus dilué.

Chez les lycaons, la femelle dominante empêche les jeunes femelles de se reproduire, ce qui entraîne l'émigration de celles-ci, qui quittent le groupe de naissance et rejoignent un groupe où il n'y a pas de femelles en reproduction. Chez les lycaons, les femelles sont spécialement rares : il y a moins de femelles que de mâles à la naissance, et leur mortalité est plus forte lors de l'émigration, comme dans la compétition au sein du groupe; d'où : la meute est plus susceptible de se trouver sans femelle que sans mâle; d'où : une femelle

qui arrive dans un groupe y devient rapidement dominante. Le système régulateur est chez les lycaons le taux de remplacement de la femelle. Par contre, chez le lion, c'est le taux de remplacement du mâle où la mortalité est plus grande que chez les femelles. Le principe est fondamentalement le même, mais implique l'autre sexe.

3. Dimorphisme sexuel

Chez le guépard, le poids du mâle équivaut à 1,2 fois celui de la femelle; chez le léopard et chez le lion, à 1,5 fois; chez ce dernier, le dimorphisme est accru par la crinière; la compétition est grande entre les groupes de mâles; la durée de vie d'un groupe dépend de la taille des mâles qui le composent. Les lions sont devenus plus combattifs au détriment de l'habileté à la chasse, qui est dévolue aux lionnes.

Chez l'hyène, le mâle représente 88 % du poids de la femelle. Le fait que les femelles y soient plus grandes que les mâles pourrait empêcher ou freiner le cannibalisme des mâles sur les jeunes. Par ailleurs, la femelle est dans l'obligation, en participant à la chasse à courre, d'effectuer de grandes randonnées avant de pouvoir revenir nourrir ses petits; ceci aurait favorisé la plus grande taille des femelles. La principale cause de mortalité des petits est le manque de nourriture; le mâle n'aidant pas au nourrissage des jeunes, la sélection ne favoriserait pas la plus grande taille du mâle.

Chez les lycaons, mâles et femelles sont de taille à peu près équivalente; la compétition pour la dominance au sein des deux sexes et la participation de ceux-ci à la chasse à courre ont modelé de la même façon les deux sexes. Si un seul adulte de chaque sexe se reproduit au sein de la meute, tous chassent et s'occupent d'alimenter les chiots; la pression de sélection est donc semblable pour tous.

4. Relations de dominance

Chez l'hyène : toutes les femelles sont dominantes sur les mâles adultes; il y a peu de compétition pour les accouplements, car ce sont les femelles, dominant les mâles, qui choisissent. Les jeunes sont dominés par les adultes, mais il y a d'étroites relations interindividuelles adultes-jeunes. Sur une prise, chaque sujet mange le plus vite et les plus grandes quantités possibles.

Chez les lions : les mâles, plus grands, dominent les femelles sur une carcasse; ils mangent lentement, émettant beaucoup de grognements; les sujets plus petits et plus jeunes sont défavorisés en cas de disette, car ils ont moins accès à la nourriture. Un mâle tolère plus volontiers les jeunes qu'il ne tolère les femelles; il est en effet parent des jeunes, mais pas des femelles. Il n'y aurait pas de dominance entre individus d'un même sexe.

Chez les lycaons : un mâle et une femelle dominent le groupe; cela mis à part, il y a peu de compétition entre adultes; les jeunes ont priorité d'accès à la nourriture : dès qu'ils en sont capables, ils suivent les adultes à la chasse et mangent les premiers; les adultes se régurgitent également mutuellement de la nourriture. Les lycaons sont très pacifiques entre eux et, pourtant, il y a une forte mortalité des adultes, leur système social privilégiant les jeunes.

5. Distribution de la reproduction

Chez les hyènes : chaque femelle a deux jeunes qu'elle soigne elle-même, sans le concours des mâles; il y a peu de parenté entre adultes et peu ou pas de coopération.

Chez les lions : il n'y a pas de compétition entre les mâles; il y a plus de femelles dans le groupe et, pour la possession d'une femelle comme pour la consommation d'une petite proie, le mâle qui s'occupe d'une femelle est temporairement dominant vis-à-vis de ses compagnons. Le lion a une forte sexualité : mâles et femelles copulent deux à trois fois par heure, jour et nuit, pendant deux à quatre jours de chaque oestrus, cinq fois par saison; il faudrait en moyenne quelque 1500 copulations pour engendrer une portée. Il y a peu de compétition pour les accouplements; dans la logique sociobiologique, on ne manque pas de souligner que chacun de ceux-ci aurait en effet peu de valeur génétique. Une portée compte deux à quatre jeunes; les jeunes d'un groupe sont élevés et allaités en commun; du fait de la parenté entre les jeunes, il y a intérêt génétique au succès réciproque des mères et l'efficacité future des jeunes sera accrue s'ils ont des compagnons.

Chez les lycaons : le mâle dominant s'accouple avec la femelle dominante; la copulation est discrète, elle a été rarement observée. Les parents sont très synchronisés, coordonnés et coopératifs. La portée compte jusqu'à 16 chiots; une seule femelle produit donc à elle seule tous les jeunes que la meute peut élever collectivement. Chaque mâle subalterne aide le mâle dominant à élever les jeunes dont il partage un quart des gènes; les femelles sont étroitement apparentées; elles contribuent donc à la propagation de leurs gènes en participant à l'élevage collectif. Si une femelle quitte la meute, elle a plus de chances de se reproduire qu'un mâle transfuge; il n'est donc pas étonnant que l'émigration concerne surtout les chiennes. Les chiots et les gardiens demeurés au refuge sont alimentés par les chasseurs; le système social est donc ici un collectivisme sur base familiale.

Les structures sociales de ces espèces ne sont pas fondamentalement liées à la phylogénie ou à la taille ou à une méthode de chasse. Elles prennent des allures très différentes chez les trois espèces principales : lions, hyènes, lycaons. Elles prennent différentes formes de coopération élevée, plus ou moins poussée chez les différents groupes. En fait, au sein de groupes composés d'individus étroitement apparentés, on remarque surtout l'absence de compétition sexuelle, et l'allaitement collectif chez le lion, l'élevage collectif et la régurgitation commune chez les lycaons. Ces tendances décroissent du lycaon (collectivisme sur base familiale) au lion, et de celui-ci à l'hyène.

Ch. X. Evolution des populations des lions et des autres prédateurs (*Population changes in lions and other predators*). par HANBY, J.P. and BYGOTT, J.D.

En vingt ans, on a observé une augmentation considérable des populations d'ongulés. Qu'en est-il des populations de leurs prédateurs.

Les effectifs des lions sont restés stables pendant les travaux de Schaller de 1966 à 1969. Ils ont augmenté de 1974 à 1977 car l'augmentation des pluies en saison sèche a permis une augmentation des effectifs des ongulés sédentaires.

Les populations de lions comportent 80 % de sédentaires répartis en groupes de 2 à 11 femelles et jeunes (jusqu'à 30) occupant un domaine vital de 20 à 300 km² et des groupes de 1 à 7 mâles adultes dont l'aire peut chevaucher les domaines de plusieurs groupes de femelles; et 20 % de nomades comportant des sujets émigrants de deux à quatre ans. Par regroupement, ceux-ci peuvent constituer de nouveaux groupes de mâles. Chez les sédentaires, il y a annuellement un surplus de jeunes qui émigrent ou meurent, ce qui assure la stabilité de la population. Si les conditions de milieu s'améliorent, ces derniers peuvent survivre, donc les effectifs, le nombre et la taille des groupes (de 15 à 19 sujets en moyenne), et surtout le nombre de subadultes, peuvent augmenter.

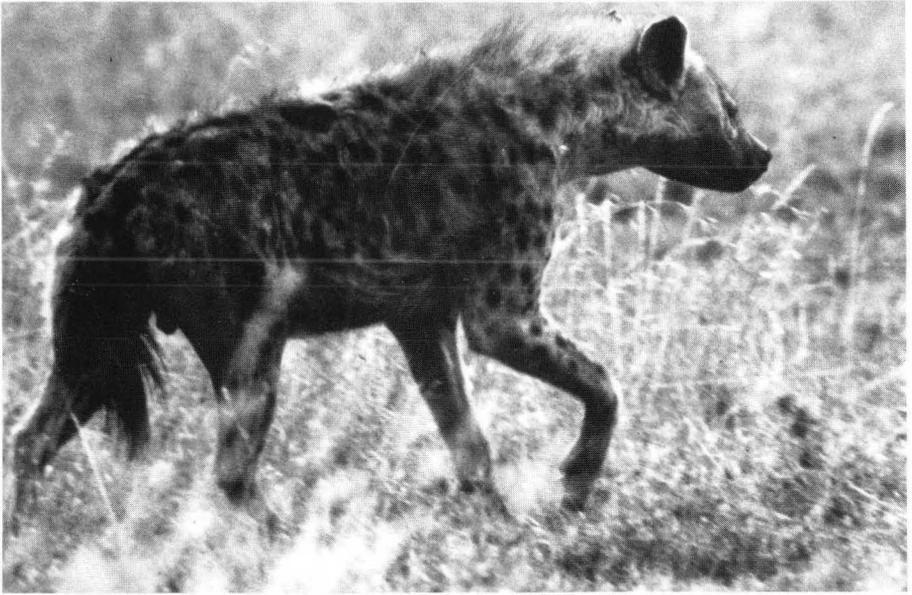


Planche VIII. La hyène tachetée. Les effectifs des hyènes étaient évalués dans le Serengeti à quelque mille exemplaires à la fin de la décennie soixante-dix. Ils sont beaucoup moins élevés que ne le laisserait supposer l'abondance des proies potentielles, qu'elles ne peuvent suivre dans la totalité de leurs déplacements migratoires. Les hyènes demeurent en effet attachées aux tanières où reposent les petits. Les déplacements obligés entre celles-ci et les pâturages à gnous ainsi que l'abandon temporaire des petits sont des facteurs de risque non négligeables. Photo juin 1972.

La mortalité est plus élevée chez les nomades que chez les sédentaires; elle est globalement de 5,5 % par an pour les sujets de plus de deux ans. Si davantage de subadultes demeurent dans le groupe, la mortalité globale baisse. De nouveaux groupes se constituent au départ : d'une femelle et de ses filles; de sœurs subadultes qui ont quitté le groupe de naissance. Ces deux types de formation sont favorisés si le milieu est plus favorable : une femelle isolée peut réussir, des jeunes en surnombre peuvent réussir. Une augmentation des pluies en saison sèche, entraînant une augmentation des résidents dans les bois (buffles, girafes, topis, phacochères) et des effectifs dans les plaines (gazelles, phacochères, topis et bubales) est favorable aux prédateurs.

Les effectifs des **hyènes** sont beaucoup moins abondants que ne le laisse supposer l'abondance de leurs proies (gnous et zèbres migrateurs), d'où l'hypothèse que le facteur limitant est ici la distance séparant le reposoir de la portée du terrain de chasse où sont concentrées les populations de proies. On peut postuler qu'une augmentation de la population d'ongulés du fait des pluies plus abondantes en saison sèche entraîne une augmentation des hyènes; celles-ci ont effectivement augmenté de 21 %.

Les **guépards** évitent la concurrence avec l'hyène parce que celle-ci, crépusculaire et nocturne, suit essentiellement, de plus en plus loin et difficilement d'ailleurs, les gnous et zèbres migrateurs; tandis que le guépard, diurne, suit les gazelles. Il était florissant (500 exemplaires et beaucoup de jeunes) à la fin des années 70.

Les effectifs des **lycaons** sont tombés, à la fin des années 70, de 110 à une trentaine. Ils sont sérieusement concurrencés par les lions et les hyènes.

Ainsi donc, l'augmentation des lions est liée à celle des sédentaires, celle des hyènes à celle des gnous et zèbres migrateurs, celle des guépards à celle des gazelles. La diminution des lycaons serait liée à la maladie et à la concurrence des lions et des hyènes.

Ch. XI. Les adaptations des charognards (*The adaptations of scavengers*)

par D.C. HOUSTON

Il n'y a pas de distinction nette entre un **prédateur**, qui tue sa proie (lion, guépard, léopard) et un **charognard** (chacal, hyène) qui s'approprie une proie morte, car fondamentalement, tous les mammifères carnivores sont prédateurs, et tous utilisent à l'occasion des charognes, même si aucun ne le fait exclusivement. Il y a par contre nombre d'oiseaux charognards qui mangent **exclusivement** des proies mortes. Chez les premiers, les proportions des proies tuées ou des charognes consommées varient selon les circonstances. Et la question peut être posée de savoir pourquoi certains animaux se contentent exclusivement de charognes, alors que d'autres doivent tuer leur proie.

Dans le Serengeti, 67 % de la nourriture disponible pour les carnivores est fournie par les migrateurs, dont 38 % par les seuls gnous. Selon les chiffres, et en fonction des effectifs du début des années soixante-dix, on estime que la mortalité annuelle des gnous représente 15.000 tonnes de nourriture (2/3 d'adultes et 1/3 de jeunes). Il y a annuellement un total de 40.000 tonnes d'ongulés morts. Les animaux qui ont été tués par les prédateurs n'en constituent qu'une faible partie.

Quelque 7.000 prédateurs (lions, hyènes, léopards, lycaons, guépards) consomment une fraction de plus de 14.000 tonnes de cette masse, soit 36 %, mais ils n'en tuent qu'une partie eux-mêmes : le lion et l'hyène sont charognards respectivement pour 15 et 33 % de leur alimentation. La prédation véritable se limite donc à 30 % de ce



Planche IX. Les charognards. A la fin des années soixante-dix, on évaluait à quarante mille tonnes la masse d'ongulés mourant chaque année. On évaluait à vingt-six mille tonnes la masse des carcasses disponibles pour les charognards : lions occasionnellement, hyènes régulièrement, vautours exclusivement. La partie consommable par les vautours était estimée à douze mille tonnes annuellement, quantité qui peut supporter d'importantes biomasses de ces oiseaux. Sur la photo du haut, une hyène et des vautours d'approchent avec circonspection d'une carcasse. En bas : des vautours dépècent un veau de gnuou.

total annuel de 40.000 tonnes. Les prédateurs n'interviennent donc en tant que tels que pour moins d'un tiers dans la mortalité annuelle totale des ongulés.

Les carnivores utilisent trois méthodes pour se procurer leur nourriture :

- chasser et tuer (méthode comptant pour un tiers des mortalités totales);
- se contenter d'attendre et de supplanter un autre prédateur (ce qui ne représente qu'une faible proportion);
- trouver une charogne morte — vieillesse, inanition, maladie — indépendamment de tout prédateur; or, 70 % des cadavres d'ongulés sont dans ce cas et restent disponibles pour les purs charognards que sont les vautours.

La mortalité par inanition (après épuisement des réserves de graisse) résulte de la disette en saison sèche. Les mortalités surviennent donc surtout en fin de saison sèche (c'est le cas pour la moitié des ongulés, d'août à octobre).

Comme la plupart des carcasses proviennent des animaux migrateurs, les mouvements et modes de dispersion de ceux-ci vont influencer les stratégies des charognards. En saison des pluies (chiffres de 1970) il y avait quelque 1.970.000 ongulés sur 9.000 km² des plaines du Sud, contre 364.000 sédentaires dans 21.000 km² de savanes boisées. Le taux annuel de mortalité était de 12 %, le taux journalier de 0,02 %. En saison des pluies, il y avait une carcasse par 33 km² dans les plaines, une carcasse par 412 km² dans les savanes boisées. En saison sèche, quand les migrateurs sont dans le Nord-Ouest, il y a dans les plaines une réduction de la nourriture disponible à une carcasse par 300 km².

98 % du charognage par les grands oiseaux est dû à quatre espèces : le vautour à tête blanche, le vautour à dos blanc, le griffon ou vautour de Ruppel, la cigogne marabout.

Evaluation des effectifs des vautours

Il y a chaque année 26.000 tonnes d'animaux morts autrement que du fait et au bénéfice des carnivores. 45 % de cette masse est consommable, soit 14.000 tonnes. On estime à 12.000 le tonnage disponible pour les vautours seuls, soit 33 T/jour. On a établi à plus ou moins 400 g les besoins journaliers d'un vautour engagé. Actif, il a besoin de 1,2 à 1,3 kg. Si les vautours consomment les 33 tonnes disponibles par jour, les grandes espèces en ayant une part de 29 tonnes, il doit y en avoir 25.000 têtes. Or, cela concorde avec les recensements ! Tout ce qui reste du surplus d'ongulés morts de disette, de vieillesse ou de maladie, soit les 2/3 du total des décès d'ongulés, est donc pour les vautours.

Les vautours sont d'excellents voiliers, voyageant rapidement et sur de longues distances, sans grandes dépenses énergétiques. Ils sont capables de suivre des mammifères migrateurs, même pendant la nidification (ils font alors des navettes journalières de 200 à 300 km). Ainsi, si les mammifères carnivores sont condamnés à demeurer sédentaires, les vautours, eux, restent mobiles.

Planche X. Sur ces photos de **charognards** se disputant la carcasse d'une génisse de gnou, la masse des convives est constituée de vautours à dos blanc et de vautours de Ruppel. Sur la photo du milieu, on distingue à l'arrière-plan : à gauche, un vautour oricou et, à droite, un marabout.



Les populations de vautours effectuent un mouvement de balance de part et d'autre de l'Equateur, fréquentant chaque hémisphère pendant la fin de sa saison sèche, moment des plus fortes mortalités : elles sont en Tanzanie en septembre-octobre, puis au Soudan en janvier-février. Pour un mammifère, qui a un rayon d'action limité, il y a toujours plus d'animaux vivants que morts à portée; ils ont intérêt à demeurer prédateurs; les mammifères carnivores restent donc des tueurs. Pour les vautours, qui peuvent circuler beaucoup, il est plus facile de trouver un animal mort que de rester un tueur, car cela coûte cher en énergie et est toujours hasardeux. Les vautours ont donc privilégié une évolution morphologique vers la possession de grandes ailes porteuses et d'un gros corps capable d'accumuler beaucoup de nourriture quand il y en a, et cela au détriment de la vitesse et de l'agilité nécessaires pour demeurer un tueur. Ils ont donc choisi le vol à longue distance sans effort, contre l'effort de chasse. Les vautours sont donc adaptés à la recherche d'une nourriture variant localement et saisonnièrement en abondance. Ils ont un faible taux de reproduction. Ils se reproduisent seulement quand la nourriture est abondante. Ils ont une longue espérance de vie (50 à 70 ans). Leur cycle de vie comporte des périodes de disette et d'abondance, de reproduction et de survivance.

Y a-t-il compétition ou entraide entre carnivores et vautours ?

Les lions obtiennent 11 % des carcasses, qu'ils consomment au détriment des vautours. Les prédateurs sont limités pendant la mauvaise saison par la diminution des nourritures locales, tandis que les vautours sont ailleurs, avec les mirgateurs.

Ceci est vrai pour le Serengeti, caractérisé par les grandes migrations de ses ongulés; là où ceux-ci sont sédentaires et où les prédateurs sont résidents, la mortalité par prédation est beaucoup plus élevée. Dans le Ngorongoro par exemple, les hyènes sont responsables de la plupart des décès, et il reste peu de choses pour les charognards.

Ch. XII. Une simulation des populations de gnous, des autres ongulés et de leurs prédateurs (*A simulation of the wildbeest population, other ungulates and their predators*)

par R. HILBORN et A.R.E. SINCLAIR

La masse des données chiffrées accumulées pendant la décennie soixante-dix (1968-1978) et de celles, rectifiées, récoltées pendant la décennie précédente (1958-1968), ainsi que les vues plus précises qu'on avait au terme de ces vingt années de recherches intensives des influences réciproques des composantes de l'écosystème permettaient, à l'aube des années quatre-vingts, de tracer des perspectives d'évolution de la faune et de la flore, selon différents scénarios.

Les dossiers dont on disposait, sans être complets, étaient suffisants en effet pour tenter une modélisation des interactions précitées et en déduire des projections. Les prédictions des modèles ne sont évidemment que des hypothèses qui doivent être confrontées aux faits ultérieurs.

Au Serengeti, les interactions au sein de l'écosystème sont conditionnées par les déplacements migratoires des gnous, l'espèce dominante, à la recherche de pâturages, et la production végétale est conditionnée par le patron de répartition et l'abondance des pluies, spécialement pendant la période limitante, la saison sèche.

Dans le chapitre 12, Hilborn et Sinclair font ainsi des projections de l'évolution des populations de gnous et des autres ongulés et de leurs prédateurs. S'agissant des gnous, la question essentielle pour l'avenir était de tenter de savoir jusqu'où leur population continuerait de grimper si se prolongeait la période de fortes pluies de saison

sèche et si et quand un équilibre s'installerait; de savoir aussi jusqu'à quel niveau et à quelle vitesse la population chuterait lorsque surviendrait inévitablement une année plus sèche.

Accessoirement, et s'agissant des herbivores sédentaires des zones boisées du Nord, la question était de tenter de savoir l'effet qu'aurait sur leurs populations la poursuite de la poussée démographique des gnous, sachant que ceux-ci prélèveraient une part croissante de leur nourriture tout en diminuant la pression des prédateurs locaux. Si la prédation n'est pas le facteur de limitation des gnous et des autres herbivores dans les plaines du Serengeti, il est connu en effet que dans des régions où les ongulés et leurs prédateurs sont sédentaires, le prélèvement est élevé et limitant; qu'advierait-il dès lors, face aux prédateurs, des populations des herbivores sédentaires des régions boisées si la population de gnous s'écroulait ?

La population des gnous

Une donnée de base prise en considération pour la modélisation est le constat qu'une nourriture valable est une masse végétale verte devant contenir 8 % de protéines brutes; la ration normale est de 4,2 kg par individu par jour. Ce taux de 8 % de protéines est un facteur limitant de la population de gnous; en-dessous de cette teneur, la nourriture ingérée, même si elle remplit et distend le tube digestif, ne suffit plus à couvrir les besoins de maintenance.

La production végétale étant liée aux pluies, on peut prévoir son accroissement et tracer les courbes de production, exprimées en kg/Ha/mois, selon les scénarios d'accroissement des précipitations en saison sèche. Il est aussi possible de dresser les courbes de survie des veaux en fonction de la quantité de nourriture disponible individuellement. Une courbe établit aussi le nombre de journées nécessaires pour qu'un gnou adulte enregistre une perte de poids de 20 %, une limite au-delà de laquelle l'animal est plus susceptible aux maladies (une perte de 30 % est létale), en fonction de différentes valeurs, exprimées en kg, de la ration journalière en aliments de haute qualité. Ainsi, pour une telle ration réduite à un kg par jour, le cheptel adulte serait réduit de plus de 50 % en un mois. On imagine la réduction drastique de la population en cas de sécheresse accusée et prolongée. Dans le contexte des années soixante-dix, la population de gnous tendait sans doute vers un équilibre nouveau imposé par les nouvelles conditions des précipitations en saison sèche. Si celles-ci perduraient au niveau de 250 mm pour les quatre mois de saison sèche, l'effectif des gnous pourrait culminer à 5.000.000 de têtes. Mais, comme l'ajustement est lent et demanderait des décennies à s'établir, on pouvait estimer que la population n'atteindrait sans doute pas cet équilibre avant que ne survienne une diminution des pluies de saison sèche, diminution que la population subirait directement.

Une projection à 20 ans (**fig. 6**) montre l'évolution des effectifs en fonction, d'une part (trait continu) d'un régime continu des pluies de saison sèche de 250 mm, et d'autre part (trait discontinu), d'un régime de saison sèche tombant à 125 mm de la seizième à la vingtième année. La population tomberait alors de 2.500.000 têtes à 500.000 têtes du fait d'une forte mortalité juvénile. Dans ces conditions toutefois, la ration ne tomberait pas sous 2 kg/ind./jour et il n'y aurait pas de mortalité adulte supplémentaire.

D'autres modèles évaluent et prévoient, pour différentes conditions de pluviosité, les capacités d'accroissement annuel de la population, pour différents niveaux de la population.

Populations de gnous
(en millions)

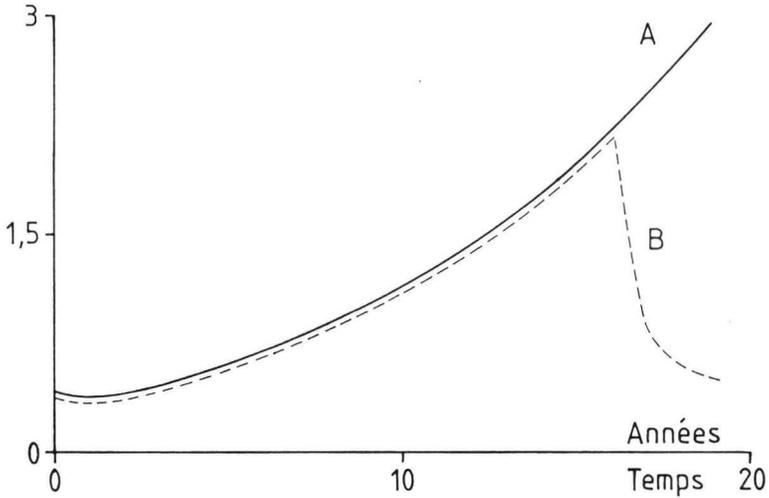


Fig. 6. Projection à 20 ans de l'évolution de la population de l'espèce dominante, le gnou, en fonction d'une part d'un régime des pluies de saison sèche constant à 250 mm pour 4 mois (trait continu A), d'autre part d'un régime de saison sèche tombant à 125 mm à partir de la seizième année (d'après HILBORN et SINCLAIR).

Les prédateurs

Les prédateurs — lions et hyènes — consomment essentiellement des gnous, zèbres et gazelles de Thomson, sauf en saison des pluies dans les régions boisées du centre, du Nord et de l'Ouest, moment où ces migrants étant alors dans les plaines du Sud, ils doivent se rabattre sur les ongulés sédentaires : buffles, girafes, topis, impalas et gazelles de Grant.

Deux questions se posent :

1. En saison sèche, et en cas de diminution générale des effectifs des gnous, la prédation pourrait-elle devenir elle-même un facteur limitant des populations ?
2. Quel est l'effet de la prédation sur les populations sédentaires du fait de l'augmentation des gnous ? Car celle-ci pourrait favoriser une augmentation des prédateurs, donc une prédation accrue sur la population sédentaire en saison des pluies.

Ces problèmes sont examinés en regard de la “réponse fonctionnelle des prédateurs”, un concept qui tient qu'un prédateur chasse au hasard, que son succès de chasse est fonction de l'abondance des proies, et qu'il capture une proportion plus importante de l'espèce-proie la plus abondante. Le succès individuel du prédateur s'exprime en fonction du temps de recherche, de la probabilité de rencontre d'une proie, de l'abondance de celle-ci et des chances de captures, ce qui dépend de l'espèce rencontrée. Pour évaluer l'efficacité des prédateurs par unité de temps, il faut aussi prendre en compte le temps passé à manger et à digérer avant la reprise de la chasse. Enfin, il faut connaître la consommation nécessaire par unité de temps. Ainsi, un lion consomme près de 2.500 kg par an, soit l'équivalent de 12,5 zèbres.

D'après des données résultant d'une enquête serrée menée au Parc National de Nairobi au Kenya, l'efficacité maximum chez le lion peut être obtenue pour une densité combinée des populations de ses proies préférées — gnous et zèbres — de 6 individus par km², ce qui est une densité très basse. Dans le scénario le plus pessimiste du Serengeti, on a pris pour valeur la plus basse une population de gnous de 100.000 têtes, soit 15 individus au km². Il faudrait donc une diminution encore plus forte des effectifs des gnous pour que les prédateurs deviennent un facteur limitant de leurs populations.

On peut établir que la survie des lionceaux est une fonction de la quantité de nourriture disponible : leur mortalité est de 15 % et 5 % par mois, respectivement pour des quantités de proies disponible de 1.000 kg (niveau faible) et de 10.000 kg (niveau élevé) au km². Les données sont insuffisantes toutefois pour dire si les lions ont réellement augmenté dans la moitié Nord du parc du fait de l'accroissement des gnous, et si la pression de prédation aurait de ce fait augmenté sur les herbivores résidents en l'absence des migrants en saison des pluies. Il faut toutefois remarquer que les populations sédentaires des topis, impalas, phacochères, kongonis, gazelles de Grant n'ont pas augmenté dans ces zones pendant les années soixante-dix.

La peste bovine

Il faut tenir compte aussi que pendant les années soixante, la population de gnous était maintenue à des densités plus basses du fait de la mortalité juvénile accrue due à la peste bovine. Des simulations ont donc doublé la mortalité juvénile pour mimer les effets d'une épidémie et montrent que le recrutement ne devient positif que pour une population de base de 400.000 exemplaires. Enfin, des courbes sont construites pour évaluer le recrutement annuel, sous différentes conditions de densité, pour des conditions d'environnement impliquant : une pluviosité de saison sèche de 150 mm, pour une situation où le nombre de prédateurs serait réduit de moitié, en présence de peste bovine ou encore en présence de peste et sans prédateur. Il faut noter que les projections sont ici beaucoup plus spéculatives.

Quoi encore ? Crédibilité du modèle

On fait souvent aux scientifiques le reproche de ne jamais conclure leurs travaux autrement qu'en réclamant davantage de recherches. C'est que, en effet, une première tentative de modélisation fait apparaître le manque de données dans certains domaines. Un outil de gestion doit continuellement être amélioré par des études complémentaires et Hilborn et Sinclair énumèrent un certain nombre de secteurs à approfondir : comprendre les changements de comportement des prédateurs en fonction du comportement et de l'abondance relative des proies; la répartition des gnous par rapport aux territoires des prédateurs et aux domaines vitaux des proies alternatives; les relations entre la grandeur du territoire, la disponibilité en proies et la survie des jeunes chez les prédateurs; la dynamique des populations des proies alternatives : impalas, topis et kongonis surtout.



Planche XI. Ongulés sédentaires du Serengeti. Les effectifs des ongulés sédentaires dans les habitats boisés ou mixtes du Nord sont limités par les ressources disponibles en saison sèche, période pendant laquelle ils subissent de plus la concurrence des gnous et zèbres migrateurs. En haut : damalisque ou topi. En bas : impala. Juin 1972.

Conclusions à ce stade

L'histoire passée et à venir de la population de gnous, l'espèce dominante, pouvait à ce stade se résumer et s'envisager comme suit :

- la population de gnous était maintenue à un niveau de faible densité par la forte mortalité juvénile due à la peste bovine;
- l'élimination de la peste au début des années soixante a permis aux gnous d'échapper à la pression de prédation aux basses densités, et d'accroître les effectifs jusqu'au moment où le manque de nourriture a limité la survie des jeunes en saison sèche;
- un accroissement de la pluviosité en saison sèche dans les années soixante-dix a diminué cette mortalité juvénile en saison sèche et a permis un nouvel accroissement;
- si une sécheresse devait survenir, la population cesserait de s'accroître et pourrait même diminuer, pour se stabiliser à 1 à 1,5 million de têtes si la pluviosité de saison sèche retournait à son niveau des années soixante.

Ch. XIII. Influence des herbivores et du feu sur la dynamique de la végétation du Serengeti (*The influence of grazing, browsing and fire on the vegetation dynamics of the Serengeti*) par M. NORTHON-GRIFFITHS

En Afrique de l'Est et du Sud, on note depuis plusieurs décennies une tendance générale à la régression des aires boisées et à leur conversion en milieux plus ouverts, en savanes herbeuses. Cela effraie les conservationnistes, dont certains arrivent difficilement à admettre que ces milieux ont un caractère semi-naturel dont le changement fait intégralement partie. Toute cause de changement — irruption des feux de brousse, augmentation du nombre des éléphants — est dès lors considérée comme dommageable. C'est là l'origine de ce qu'on a appelé le "*problème des feux*", le "*problème des éléphants*". Ces "problèmes" se sont posés en ces termes surtout dans les années soixante du fait de la multiplication des témoignages subjectifs et sans base solide de touristes et de naturalistes de passage, comme des conclusions partielles de recherches ponctuelles. Ceux-ci ont engendré des prédictions alarmistes et des recommandations hâtives et dangereuses, comme la limitation artificielle des effectifs des éléphants. Que voit-on en effet ? Au centre du parc, là où précisément sont implantées les infrastructures touristiques, des éléphants nomades abattent et détruisent de grands arbres esthétiquement attractifs, des *Acacia* à cime tabulaire. Le phénomène serait d'autant plus grave que les feux empêcheraient la régénération des pousses des arbres. Ces faits ont frappé par leur caractère immédiat. Mais on oublie, ou on ignore, que dans le Nord, les zones boisées se sont rétrécies de 50 % avant même l'immigration des éléphants.

En fait, pour juger de ces problèmes des éléphants et des feux, il faut prendre du recul, et disposer de données à grande échelle et à long terme. L'"*ecological long term monitoring programme*" a pour objet de réunir des données chiffrées, dans l'espace et dans le temps, sur les facteurs de changement de la végétation (climat, feux, herbivores). Ces faits doivent en plus être replacés dans la perspective des événements majeurs ayant affecté le Serengeti : éradication de la peste bovine au début des années soixante et de l'explosion démographique des buffles sédentaires et des gnous migrants; de la modification du régime des pluies de saison sèche; des feux; de l'immigration des éléphants de 1962 à 1968. Il n'y a pas de conclusion valable sans une vision globale, à grande échelle, tant spatiale que temporelle, de leurs interactions en les replaçant dans la perspective de la durée des révolutions climatiques et des cycles de vie tant des éléphants que des arbres.

Méthode de travail

Du fait des caractéristiques du climat et de la végétation, trois zones sont distinguées pour cette analyse à grande échelle : le Nord boisé, le centre et le corridor ouest, les plaines du Sud.

Une couverture photographie aérienne au 1/60.000 a été réalisée en 1972, permettant une appréciation du recouvrement forestier et un comptage des arbres. Les zones échantillon ont été confrontées à des photographies aériennes remontant à 1958, après ajustement des grilles de comptage à différentes échelles de façon à superposer les vues prises à différentes époques. Les changements au fil du temps ont été exprimés en pourcentages par rapport à la situation de référence de 1962. Pour les feux, un inventaire avec report sur carte a été réalisé à une échelle de 1/250.000 à partir de 1963. De plus, des relevés mensuels ont été effectués de 1969 à 1972. La fréquence des feux pour chaque secteur-échantillon est obtenue par le nombre de fois que le centre d'un carré de 10 x 10 km est touché. On a établi ainsi que les feux sont moins fréquents dans le Sud que dans le Nord. Les zones brûlées étaient exprimées en km² dans les manipulations et sont représentées en pourcentage dans les figures. Ces données ont été confrontées aux comptages aériens des ongulés réalisés mensuellement de 1969 à 1972; dans le cas des éléphants, les comptages ont été faits jusqu'à l'unité. Dans le même temps, précipitations et températures ont été relevées en 64 points de l'aire étudiée.

Les changements de végétation

Les zones boisées ont subi une régression générale de la densité de leur couverture arborée : la moyenne absolue et la moyenne relative de ces changements étaient, pour la décennie 1962-1972, de -0,47 et de -1,8 % par an. Pendant cette période, 13 % de la densité de la couverture forestière ont été perdus : 26 % dans le Nord, 7 % dans le centre. Les zones boisées sub-humides du Nord changent trois fois plus vite que les savanes semi-arides à *Acacia* du Sud. Dans le Nord, le changement est plus général et plus uniforme; dans le centre, il se présente en mosaïque : pour certains secteurs, c'est le *statut quo*; pour d'autres, la densité de boisement diminue; pour d'autre encore, elle augmente. Dans l'extrême Nord, la diminution atteint par endroits 50 % de la densité de la couverture. Dans les bosquets en massifs ("*Thickets*"), le taux de changement a conservé le même rythme de 1958 à 1972, surtout là où, pourtant, les éléphants sont apparus au milieu des années soixante.

Ces changements ont été confrontés, dans une analyse de régression multiple, à six variables : la moyenne annuelle des précipitations; un index climatique; le nombre de fois que chaque zone échantillon a brûlé entre 1963 et 1974; les indices de présence annuelle, de saison des pluies et de saison sèche des éléphants. Les variables associées significativement aux changements sont : les précipitations annuelles, le climat, l'indice de présence des éléphants en saison sèche.

Croze avait déjà montré que les éléphants sont essentiellement des mangeurs d'herbe; ils utilisent les arbres et les buissons en proportion de leur présence, sans guère de sélection; les arbres inférieurs à 1 mètre ne sont pas consommés; localement pourtant, 6 % des arbres à maturité peuvent être détruits, alors que la mortalité annuelle, toutes causes confondues, est de 2,7 %. Les éléphants sont donc effectivement des agents d'accélération du taux de remplacement des grands arbres qu'ils boutent bas.

Le feu est le principal facteur de limitation de la régénération et de la repousse des arbres : dans le centre, les *Acacia* de moins d'un mètre sont détruits à 92 %; ceux de 1 à 2 m, à 68 %; ceux de 2 à 3 m, à 28 %; ceux de plus de 3 m, à 1 %. Le feu est donc quasiment sans effet sur les arbres de plus de 3 m; s'il ne les tue pas, il réduit les arbres

de petite taille au niveau du sol, à l'enracinement. Les chiffres sont à peu près les mêmes pour les boisements mixtes du Nord à *Combretum* et *Terminalia*. Les massifs, nombreux dans le Nord, sont quant à eux attaqués sur leur pourtour de régénération. Dans les boisements en mosaïque, les éléphants facilitent l'oeuvre du feu en ouvrant les massifs. Les éléphants et les feux agissent donc en synergie. Par leur effet local plus intense, les éléphants seraient responsables de l'évolution du couvert végétal en une mosaïque de différents stades évolutifs, tandis que les feux auraient un effet plus pernicieux et uniforme.

La dynamique des populations d'éléphants

L'augmentation des éléphants au Serengeti de 1962 à 1968 résultait d'une immigration forcée par l'augmentation de l'emprise des agriculteurs aux frontières du parc. Une poussée s'est faite du Sud-Ouest vers le Nord-Est, en direction du centre, à partir du Sukumaland; une autre poussée s'est manifestée des zones cultivées au bord du lac Victoria à l'Ouest, vers l'Est, c'est-à-dire dans le corridor Ouest et vers le centre du parc; une troisième poussée, en direction du Sud, s'est manifestée enfin à partir du Kenya au Nord. Il en est résulté un doublement de la population locale, fragmentée en deux sous-populations qui étaient stabilisées vers les années soixante-dix : l'une au Nord avec une densité de 0,2 individus au km², l'autre au Sud avec une densité de 0,13 individus au km². Ces éléphants se déplacent dans le parc en saison des pluies et en sortent en saison sèche vers le Nord-Ouest et le Sud-Ouest. En raison de l'augmentation des agriculteurs dans ces zones, le long de la frontière ouest du parc principalement, ainsi que de projets d'installations de paysans dans le Nord-Est, dans les collines de Lolinda, une augmentation supplémentaire de 50 % de la population d'éléphants était considérée comme vraisemblable et était sérieusement envisagée.

La dynamique des feux

La plupart des feux de brousse sont d'origine anthropique : chaque année, les pasteurs et les agriculteurs installés aux frontières du parc allument des incendies sur leurs terres, et ces feux déferlent sur les zones limitrophes du parc; les braconniers brûlent la savane pour attirer le gibier sur le regain; les gardes brûlent le terrain pour devancer les braconniers, pour maintenir les animaux sur place, pour mieux dépister les délinquants; sans compter les scientifiques qui incendient la végétation par souci d'expérimentation.

Juillet est le mois le plus sec, et le mois à plus haut risque. Paradoxalement, les feux sont les plus nombreux, les plus étendus et les plus violents dans les zones du Nord à plus fortes précipitations atmosphériques; c'est là en effet que la masse graminéenne est la plus dense et la plus haute, offrant le plus de combustible. Pendant la décennie 1962-1972, la tendance était à la diminution de la fréquence et de l'étendue des feux. Une part de cette diminution est imputable à la diminution de l'importance des précipitations de saison des pluies et à une réduction de l'activité des boute-feu.

Eruption des populations d'ongulés

En réponse à l'éradication de la peste bovine au début des années soixante, les effectifs des gnous, migrants des plaines du sud en saison des pluies vers les zones boisées du Nord en saison sèche, et ceux des buffles, sédentaires dans ces mêmes zones boisées du Nord, ont "explosé". Les effectifs des buffles sédentaires se sont stabilisés en raison des limitations de la nourriture de saison sèche; ceux de gnous migrants ont continué à augmenter grâce à l'augmentation des précipitations en saison sèche dans le Sud. La biomasse des consommateurs herbivores a augmenté ainsi de 79 % dans l'ensemble de l'écosystème, et jusqu'à 96 % dans le Nord. Le prélèvement sur la masse

graminéenne s'est élevé à 48 % pour l'ensemble du Serengeti, et jusqu'à 58 % pour les plaines où les gnous ont de forts besoins en période de lactation. Or, l'importance du pâturage et l'importance des feux sont liés négativement. L'augmentation du premier entraîne toujours une diminution des seconds. Les gnous, par exemple, peuvent enlever localement 85 % de la masse graminéenne en quelques heures; leurs déplacements créent une mosaïque dans l'évolution du développement des pâturages, qui se révèle peu favorable à l'extension des feux.

Modélisation des interactions et prévisions

L'explosion démographique des herbivores et leur impact accru sur le milieu ont fait craindre une diminution de la diversité floristique et la régression des habitats indispensables à des espèces qui deviendraient ainsi dépendantes de l'espèce dominante, le gnou. Devant les suggestions improvisées d'interventions de gestion hasardeuses, Northon-Griffiths s'est efforcé de dégager des perspectives évolutives en tenant compte de ces différents facteurs pour lesquels des données quantitatives étaient disponibles : feux de brousse, population d'ongulés graminivores ou folivores, éléphants. Il a établi ainsi un modèle de simulation des interactions dans les zones boisées du centre, de l'Ouest et du Nord du Serengeti, où s'exprime la concurrence entre ces différentes composantes, et a tracé des perspectives à 10, 20 et 30 ans. Une première manipulation du modèle exprime, en pourcentage des couvertures forestières d'arbres adultes, l'évolution du milieu sous différentes conditions de mortalité, en premier lieu, la pression des feux de brousse, selon des scénarios allant de l'impact du moment (30 % des superficies brûlées annuellement) à des pressions accrues des feux (jusqu'à 40 ou 50 % des superficies brûlées), et cela en considérant les populations de girafes et d'éléphants à leur niveau du moment. Le modèle montre un déclin inéluctable de la couverture forestière si la pression des feux devait remonter au-dessus de 30 % annuellement. Une deuxième manipulation du modèle (**fig. 7**) prend en compte l'évolution de ce couvert forestier, pour un niveau des feux constant à son niveau du moment (30 %), mais pour des valeurs variables de densité des mangeurs d'arbres : les girafes et/ou les éléphants; pour cette intensité de feux, toute augmentation des éléphants et des girafes entraînerait un déclin inéluctable de la couverture forestière. Mais en fait, le milieu est capable de se maintenir et de se régénérer, même en présence d'une population augmentée des éléphants, si les feux et les girafes sont maintenus à leur niveau; toutefois, l'impact de populations augmentées de girafes serait défavorable. Ces conclusions sont réconfortantes, puisque on peut attendre une nouvelle immigration des éléphants, alors qu'il est peu vraisemblable qu'il y ait une augmentation des girafes sédentaires. La manipulation du modèle indique que les zones boisées sont à même d'amortir la destruction des arbres à maturité (par les éléphants par exemple) mais sont sensibles à toute atteinte à la régénération (par le feu, par les girafes).

Ces manipulations du modèle montrent aussi qu'au moment où Northon-Griffiths exprimait ces conclusions, il n'y avait pas à envisager de mesures de gestion dans l'immédiat : après l'éradication de la peste, le milieu s'est trouvé en recherche d'un nouvel équilibre, non encore atteint au moment où il s'exprimait; l'augmentation des herbivores a entraîné une diminution de la masse graminéenne, donc une diminution de l'intensité des feux, donc un début de rétablissement et de régénération de la couverture boisée. Cela montre aussi l'inanité de mesures de prélèvement sur les populations de gnous, dont la diminution réentraînerait une reprise de l'intensité des feux, donc de la destruction de la couverture boisée, donc un danger futur d'érosion.

Evolution dans le long terme

La complexité des interactions, par exemple entre le feu et les herbivores, en principe antagonistes, se révèle quand on réalise que le feu permet l'expansion de

certaines espèces plus comestibles, comme *Themeda triandra*, au détriment d'espèces plus grossières, comme *Hyparhenia rufa*. Ils se sont donc mutuellement favorables. De plus, ils jouent un rôle généralement identique : le feu et les herbivores font disparaître la masse graminéenne à maturité, la régénèrent en la stimulant, la maintiennent dans un état de production élevée. Toutefois, les herbivores, mais non le feu, permettent la régénération des espèces forestières. Dès lors, il y a reconstitution de la couverture forestière, fermeture du milieu, diminution de la masse graminéenne, et donc des populations d'herbivores, et par conséquent une reprise des feux de forte intensité, donc destruction de la couverture forestière. Il semble donc que l'équilibre bien compris dans un écosystème comme celui du Serengeti soit un cycle caractérisé par l'alternance de la prédominance des feux, puis de celle des herbivores. L'équilibre ne serait pas ici dans une stabilité immuable, mais dans cette oscillation, modulée par les humeurs du climat.

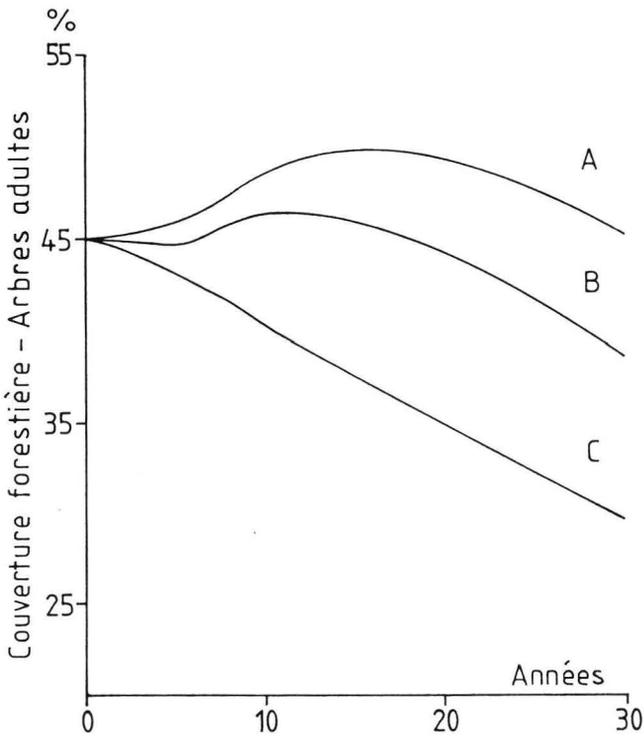


Fig. 7. Projection à trente ans, pour une pluviosité annuelle constante et pour un niveau annuel d'extension des feux à 30 % des surfaces, de l'évolution de la densité de la couverture forestière en arbres adultes, selon les scénarios suivants : A. maintien des effectifs des éléphants et des girafes; B. effectif constant des girafes et accroissement de 50 % des éléphants; C. effectif constant des éléphants et accroissement de 50 % des girafes. (d'après Northon-Griffiths).

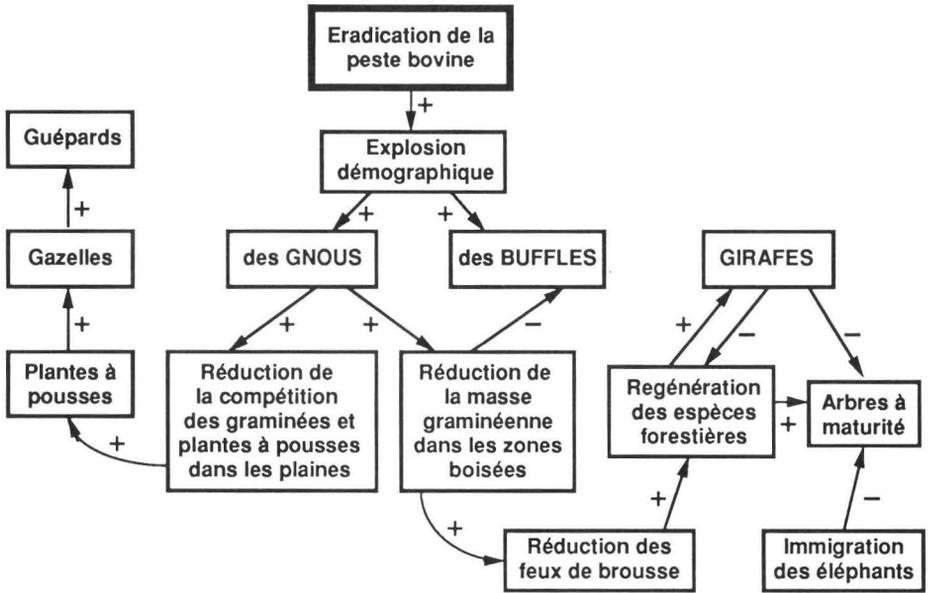


Fig. 8. Relations entre les herbivores mangeurs d'herbes ("grazers"), de feuilles ("browsers"), ou de plantes à pousses, la masse graminéenne, l'intensité des feux de brousse, la régénération de la couverture forestière (modifié, d'après SINCLAIR, 1979).

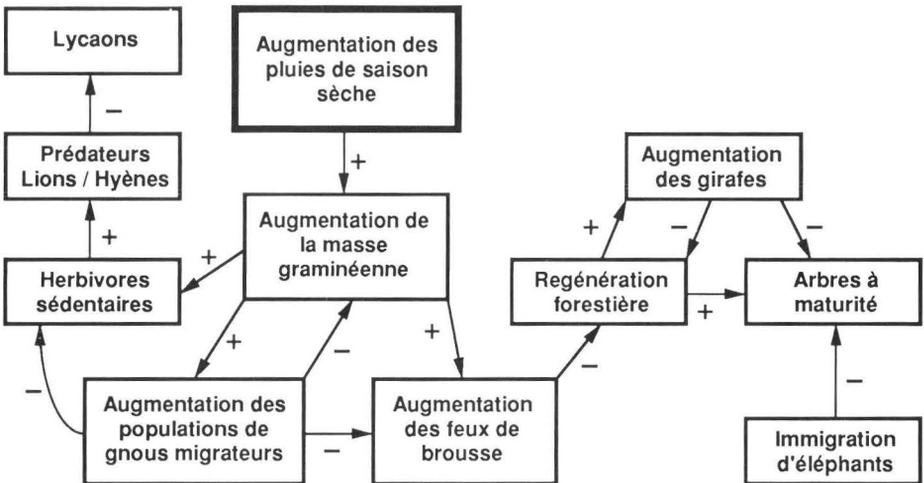


Fig. 9. Relations entre l'augmentation des pluies en saison sèche, la masse graminéenne, les populations d'herbivores et de leurs prédateurs, l'intervention des feux, la végétation forestière (modifié, d'après SINCLAIR, 1979).

Philosophie de la conservation

Les filières d'interactions dans l'écosystème du Serengeti, à la recherche d'un équilibre qui se déplace au fil des ans, conduisent à des considérations plus générales.

Dans une communauté climacique, stable, en équilibre avec le climat, comme une forêt pluviale, le degré de changement est minime, l'effort est concentré sur la maintenance et le maintien en l'état; l'ensemble n'a à absorber et à digérer que des changements mineurs. Dans une communauté pionnière au contraire, la production est élevée, la croissance rapide, l'effort de reproduction et de dispersion intense, la créativité — dans les stratégies et les moyens utilisés — est forte. Or, lorsqu'on discute de parcs nationaux, certains conservationnistes considèrent la forêt comme le stade ultime et idéal à reconstituer et à conserver. D'autres, au contraire, sont d'avis que des perturbations sont utiles pour maintenir des vagues de diversité et de forte productivité. Dans ce contexte, les feux de brousse, l'action des éléphants, de brusques sécheresses périodiques apparaissent comme autant d'éléments de perturbations utiles à la dynamique de l'écosystème, au maintien de mosaïques et de séquences de stades évolutifs variés de la communauté. Ainsi, au Serengeti, des quadrats préservés des herbivores pendant près de dix ans se révèlent uniformes, peu fournis, peu productifs, tandis que des quadrats maintenus sous pâturage se révèlent variés, denses, productifs.

La stabilité d'un système ne réside pas dans son immobilisme, mais dans sa capacité à retourner à l'équilibre après une perturbation. La résilience de ce système mesure sa persistance, c'est-à-dire son aptitude à absorber les changements et les perturbations. Dans les savanes qui se développent dans les régions à alternance saisonnière marquée et irrégulière, souvent semi-arides, le changement prédomine. Elles sont donc instables et capables d'absorber ces changements. La conservation de ces savanes ne consiste donc pas à les figer, par des interventions de gestion, dans un état arbitrairement choisi, mais à admettre comme utiles et nécessaires les perturbations — éléphants, feux, sécheresse — génératrices d'une mosaïque à faibles mailles de stades évolutifs, maximisant la diversité, la productivité, le potentiel de réaction, la résilience du système.

Epilogue ou prologue ?

La saga des recherches en écologie et en éthologie orientées vers la conservation au Parc National du Serengeti a couvert 20 années, dont 10 sous l'égide de l'Institut International. Par un effort collectif incomparable, par la coopération financière et scientifique de plusieurs nations et organisations internationales, elle a abouti à la collecte d'une masse de données permettant de comprendre finalement les interactions entre les différentes composantes de l'écosystème et d'établir des projections à long terme de leur évolution. Malheureusement, au fil des années soixante-dix, les efforts se sont relâchés, la coopération s'est désunie, les soutiens financiers se sont raréfiés, les équipes de recherche se sont dispersées. En 1978, le programme de surveillance écologique à long terme et la couverture photographique aérienne du parc et de ses abords pour archiver l'évolution de l'étendue des feux de brousse annuels, de la couverture forestière, des effectifs des herbivores, s'est arrêté. Il en est résulté une tension et une suspicion entre les autorités, les chercheurs, les conservationnistes. Est-il possible d'en démêler les causes profondes ?

La première cause est incontestablement le renchérissement de toute action d'envergure du fait du premier choc pétrolier en 1973. Les coûts accrus des programmes de recherche, la diminution des recettes liées au tourisme de vision de la vie sauvage, le besoin impérieux, pour les dirigeants du pays, de rentrées nouvelles, ont pesé lourdement sur l'évolution des esprits, sur les décisions, sur le sort des actions. Mais plusieurs choses m'avaient frappé lors de notre passage à Seronera en 1972.

Tout d'abord, la station de recherche apparaissait comme un "bastion blanc". J'ignore si des chercheurs africains, et spécialement tanzaniens, participaient à ce moment aux recherches et aux actions de conservation. Ce qui est sûr, c'est que je n'en ai pas vu ! Les débats d'idées extrêmement fructueux, continuellement alimentés par les visiteurs et par les représentants des institutions et universités impliquées dans le programme de soutien, n'agitaient que des têtes européennes et américaines. Seronera était une marmite à pression bouillonnante d'idées, mais c'était, sinon un vase clos, puisqu'elle était ouverte sur le monde, en tout cas une tour d'ivoire, car non assez ouverte sur le pays hôte : la Tanzanie, devenue maîtresse de ses destinées depuis la lointaine genèse du programme. Comment dès lors ne pas imaginer la défiance des autorités vis-à-vis de ce bastion internationaliste dont les nationaux paraissaient exclus ? Comment ne pas imaginer la frustration des jeunes diplômés tanzaniens qui ne trouvaient pas place dans une entreprise dont on leur disait être un motif de prestige national ? Comment s'étonner que les autorités, chicanant sur les autorisations de recherche et les délais de séjours, n'aient soutenu que du bout des lèvres une philosophie de la conservation qui paraissait ne pas cadrer avec leurs objectifs et besoins les plus immédiats ?

La politique de Seronera en effet misait sur le long terme, ce qui, en regard des problèmes urgents de développement, ne cadrerait pas avec les priorités des autorités. Le manque d'interactions entre les uns et les autres ne pouvait qu'engendrer incompréhension et méfiance. L'attitude de Sinclair, dont l'autorité et le charme rayonnaient sur l'équipe de la station, me paraît tout à fait révélatrice. Sinclair était sur un nuage. A ma question de savoir ce qui, en définitive, mettrait un terme à l'expansion des gnous — limitation des ressources alimentaires, épidémies, prédateurs —, il émit quelques hypothèses, à vérifier encore, mais répondit surtout qu'il fallait — attitude typiquement britannique — "attendre et voir". Comme je lui demandais comment les chercheurs se justifiaient devant les autorités si, à la suite d'une épidémie par exemple, la plaine se couvrait de cadavres de gnous inutilisables et morts inutilement, il répondit que l'urgent était d'attendre, que l'important était de laisser aller les choses, car savoir à la longue ce qui limiterait les gnous, c'était en soi "une si belle expérience"... Les chercheurs à Seronera, les autorités dans la capitale, et même au quartier général des parcs à Arusha, étaient sur des planètes différentes !

Et pourtant, les chercheurs avaient raison ! Les chapitres de synthèse de Hilborn et Sinclair sur les relations herbivores-prédateurs et de Northorn-Griffiths sur l'évolution de la végétation montrent toute la complexité des interactions entre les feux, les herbivores — l'espèce dominante, le gnou, les éléphants, les girafes —, la régénération graminéenne et forestière, combien ces relations sont subtiles et soigneusement modulées, et comment elles s'inscrivent dans des cycles de révolution à long terme des communautés biologiques et des climats en recherche permanente d'un équilibre toujours précaire. Le changement en effet est l'état normal de ces milieux de savane et de steppe, et c'est cette instabilité qui leur permet d'absorber les changements. Ce jeu de balance n'est évidemment perceptible qu'à une échelle de temps dépassant les limites d'une vie humaine et à une échelle d'espace dépassant les limites étriquées de la plupart des parcs nationaux.

C'est la conviction des chercheurs de l'importance du long terme qui leur a permis de dégager, en deux décennies seulement, des conclusions d'une portée qui dépasse le

Serengeti. Elles montrent notamment l'irréalisme écologique d'une politique qui chercherait à stabiliser l'écosystème dans un état arbitrairement choisi. Toute intervention de gestion risque ainsi de se révéler une perturbation majeure obligeant l'écosystème à la compenser, obligeant à son tour le gestionnaire obstiné à de multiples interventions à court terme. C'est donc à une réflexion de fond sur la conservation que l'on débouche. Encore eut-il fallu que le cheminement de cette réflexion associe les propriétaires des lieux, et que ceux-ci n'aient pas l'impression d'être hors-jeu.

Essayer de voir clair dans l'origine des malentendus n'est pas porter un jugement. Comme un écosystème qui cherche son équilibre et s'ajuste constamment, les conservationnistes doivent s'adapter et ajuster leur politique et leurs actions à leurs objectifs à long terme. L'histoire de la recherche sur la grande faune africaine et sur ses difficultés actuelles fait l'objet de réflexions de R.M. Laws⁽¹⁾ qui appelle de ses voeux une large discussion entre des spécialistes venant du Nord et du Sud. Le moment est d'autant plus opportun que, au Serengeti par exemple, des efforts ont été entrepris dans les années quatre-vingts pour assurer la relance des activités de recherche⁽²⁾. Il est clair que pour soutenir un effort continu de recherche et de conservation dans des aires sauvages considérées comme patrimoine de l'Humanité tout entière, la coopération scientifique et financière des conservationnistes du monde entier est nécessaire. Il serait trop facile de faire reproche aux pays dépositaires de ces aires de ne pas faire face à leurs obligations morales tout en leur en laissant la charge et en nous montrant oublieux de notre responsabilité dans la rupture homme-nature (cf Ruwet, 1991)⁽³⁾.

La priorité des conservationnistes est aujourd'hui de trouver un juste équilibre entre la dignité nationale, le droit d'ingérence de la communauté internationale, l'obligation de celle-ci de couvrir l'essentiel des frais et son droit de les contrôler, l'obligation aussi pour elle de partager ses connaissances et de veiller à la formation, et tout cela dans l'assurance de la durée. Il faut que chacun y trouve son compte, quant à ses besoins et quant à ses principes, pour qu'une coopération exemplaire aboutisse à la sauvegarde de la faune sauvage. Ma conviction est qu'il y a assez, sous tous les cieux, d'hommes dont c'est la réelle volonté, pour que l'on s'attache avec détermination à définir conceptuellement et à mettre en oeuvre une telle politique.

J.C.R.

(1) R.M. Laws, 1989 : Development of research on large mammals in East-Africa. pp. 267-298 in P.A. Jewell and G.M.O. Maloiy : The Biology of large African Mammals in their Environment, Symposium Zoo. Soc. London 61, Oxford Scientific Publications, Pergamon Press, Oxford 1989.

(2) K.N. Hirji, *ibidem*.

Voir analyse de l'ouvrage de ces deux contributions in Cahiers d'Ethologie, 11 (3) : 355-362.

(3) Ruwet, J.C., 1991 : Présence du passé : Carnets de chasse de Georges Lebrun au Congo belge. In Cahiers d'Ethologie, 11 (3) : 375-378.

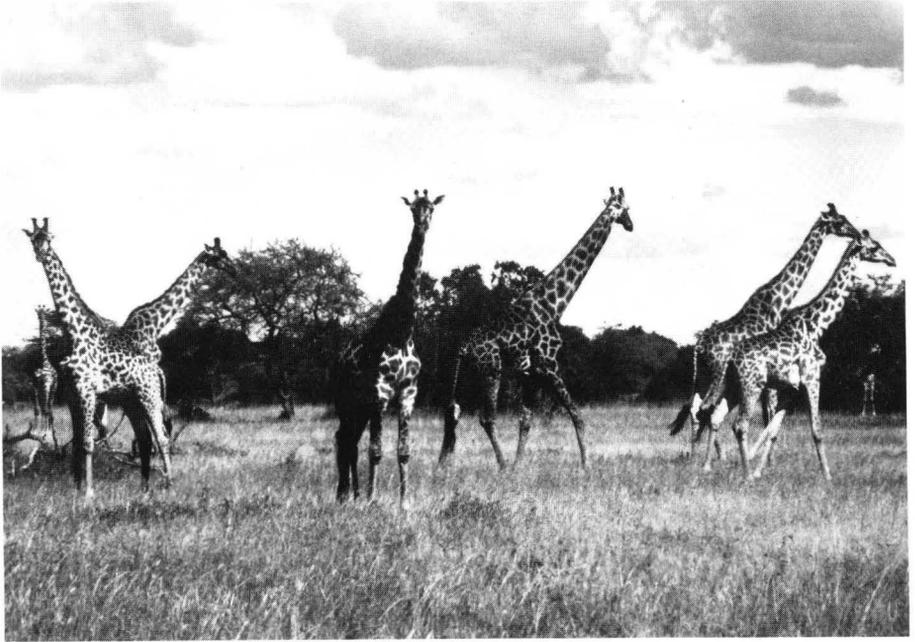


Planche XII. Groupe de girafes dans un paysage semi-boisé du corridor ouest. Parc National du Serengeti, juin 1972.