

NOTES SUR L'ÉCOLOGIE ET LE COMPORTEMENT  
DES ORIBIS (*OUREBIA OUREBI*, ZIMMERMAN, 1783)

par Alain MONFORT et Nicole MONFORT (1)

Les Oribis sont de petites antilopes appartenant à la sous-famille des Neotraginae qui englobe une variété d'espèces très différentes les unes des autres et dont les seuls caractères communs sont la petite taille et la présence, chez le mâle seulement, de cornes droites et pointues. On observe aussi de grandes différences dans le comportement des Neotraginae.

Les Oribis sont des brouteurs d'herbes qui fréquentent les savanes herbeuses. Leur aire de distribution se divise en 3 parties distantes l'une de l'autre de quelques centaines de kilomètres. La première, la plus importante, va du Sénégal à l'Éthiopie dans les savanes soudaniennes puis s'incurve jusqu'au Burundi et la Tanzanie méridionale. La seconde partie comprend les savanes de Shaba (ex-Katanga) et les deux Rhodésies. La troisième enfin, à l'est du Continent, a pour limite le Nord du Malawi et descend jusqu'au Sud-Est de la province du Cap (fig. 1).

D'allure gracieuse, les Oribis ont de longues pattes fines et un long cou ; les oreilles sont de forme ovale. Le pelage a une teinte générale qui varie selon la région du gris sable au roux clair, contrastant avec un ventre entièrement blanc. La queue est petite, brune à bout noir ou entièrement noire comme chez les Oribis du Rwanda de la variété *ugandae*. Le mâle seulement porte des cornes droites annelées presque parallèles, d'une longueur de 20 à 25 cm. En arrière des oreilles, il existe une tache ronde glabre de couleur noire qui contraste sur le pelage.

L'étude détaillée de la biologie et du comportement des Oribis n'a pas encore été effectuée, mais Hediger (1951) qui les observa au Parc National de l'Akagera remarqua que ces animaux avaient un comportement territorial et que les sécrétions des glandes ant-orbitales bien développées pouvaient servir au marquage du ter-

---

(1) Travail de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège, Service d'Éco-éthologie des Vertébrés. Adresse actuelle des auteurs : B.P. 19, Kigali, Rwanda.

ritoire. Gosling (1972) observa de son côté au Murchinson Falls National Park que le mâle casse du bout des dents les graminées, à une hauteur convenable, avant d'y déposer les sécrétions de sa glande antorbitale, préparant ainsi en quelque sorte un site idéal de marquage. Notre étude sur l'écologie et l'éthologie des Oribis s'est entièrement réalisée sur le terrain dans le Parc National de l'Akagera (Rwanda), dans le cadre plus large d'une mission de la Fondation de l'Université de Liège pour les Recherches en Afrique Centrale (FULREAC) sur l'Ecologie et l'Ethologie de l'ensemble des Ongulés de la région (Montfort, 1972 et 1973 ; Montfort-Braham, 1973 a et 1973 b).



Figure 1. — Carte de distribution des Oribis en Afrique.

Les Oribis sont abondantes au Parc de l'Akagera où plusieurs collines portent le nom de « Rwisirabo », ce qui signifie en Kinyarwanda « colline aux Oribis ». C'est pourquoi il nous a semblé important de nous attacher particulièrement à l'étude des préférences écologiques et du comportement de cette espèce encore mal connue.

### LE CADRE DE L'ETUDE

Le Parc National de l'Akagera est situé à l'Est du Rwanda. Il a la forme d'un losange d'une longueur de 104 km et d'une largeur maximum de 40 km. A l'Est, sa limite le long de la rivière Akagera correspond à la frontière entre le Rwanda et la Tanzanie. D'une superficie d'environ 250 000 ha, le Parc est constitué d'une série de collines d'orientation générale Nord-Sud d'une altitude de 1 400 à 1 825 m et entrecoupées de plaines et de vallées à fond plat. La dépression de la rivière Akagera, à l'Est, à 1 300 m au-dessus du niveau de la mer est composée de lacs et de marécages couvrant un quart de la superficie totale du Parc.

Le climat est caractérisé par deux saisons de fortes pluies en mars-avril et en octobre-novembre et deux saisons sèches, l'une très courte en janvier, l'autre longue de 4 mois de fin mai à fin septembre. La pluviosité moyenne annuelle ne dépasse pas 800 à 900 mm. La température moyenne maximum est de 26,4 °C et la température moyenne minimum de 15,1 °C. La végétation a été étudiée par Lebrun (1955) et par Troupin (1966). De type soudano-zambésien, elle peut se diviser en 2 groupes principaux : des formations « ouvertes », savanes herbeuses, boisées ou buissonnantes et des formations « fermées », fourrés, galeries forestières, forêts sèches.

Les Oribis étant strictement liées aux habitats ouverts, nous nous intéressons seulement ici aux savanes herbeuses. Celles-ci sont bien représentées dans le Parc de l'Akagera. On les trouve notamment dans presque toutes les vallées (sur vertisols), dans tout le Nord-Est du Parc (Mutara) et sur les hauts plateaux où elles ont un aspect steppique. Sur vertisol il existe deux grands types de savane herbeuse : la savane avec prédominance de *Bothriochloa insculpta* et la savane à *Sporobolus pyramidalis* ; *Hyparrhenia filipendula* et *Themeda triandra* sont associées à ces graminées. La densité des cailloux et des débris rocheux sur les affleurements au sommet des collines ne permet pas à la végétation herbacée de réaliser un recouvrement total du sol. Les graminées apparaissent par touffes plus ou moins espacées qui donnent un aspect steppique aux savanes de hauts plateaux. *Loudetia simplex* est caractéristique de ces régions au sol peu profond, elle est souvent accompagnée de *Hyparrhenia leucontei* et *Andropogon dimmeri*. *Themeda triandra* et *Hyparrhenia filipendula* envahissent tous les endroits où le sol est plus profond dans les fissures et les crevasses comblées de terre. La zone du Mutara, au Nord, est caractérisée par des collines au relief arrondi couvertes de savanes herbeuses avec comme graminées principales : *Themeda* et *Hyparrhenia* clairsemées de *Cymbopogon*.

On rencontre une grande variété d'arbres dans les savanes boisées ou buissonnantes mais principalement des *Acacia* et des *Combretum*.

## LES METHODES

L'étude de la distribution des populations d'Oribis en fonction de l'habitat, de leurs préférences écologiques et de leur structure démographique a nécessité l'emploi de méthodes de dénombrement. Pour des raisons expliquées ailleurs en détail (Montfort, 1972 et 1973), nous avons choisi celle des Itinéraires-Echantillons utilisée par Bourlière et Verschuren (1960) au Parc National des Virunga (Parc Albert) au Zaïre et par Lamprey (1963-1964) dans la réserve de Tarangire en Tanzanie.

Dans le Parc de l'Akagera, pour le dénombrement des Oribis comme pour celui de tous les autres Ongulés, nous avons construit quatre itinéraires-échantillons représentatifs de la région qu'ils traversaient. Ils ont été parcourus 6 fois par mois de septembre 1968 à septembre 1970. Par la suite, 2 nouveaux itinéraires sont venus s'ajouter aux précédents et les 6 échantillons ont été visités quatre fois par mois de septembre 1969 à septembre 1970 (fig. 2). L'axe de parcours fut matérialisé à l'aide de piquets de bois plantés tous les 200 mètres. La distance de visibilité fut également mesurée tous les 200 m et limitée à 250 m au maximum de part et d'autre de l'axe de parcours. L'aire totale de l'échantillon fut ainsi divisée en sous-échantillons de 200 m de long et de surface mesurable. Ceci afin de traduire le nombre d'animaux observés en densité par unité de surface.

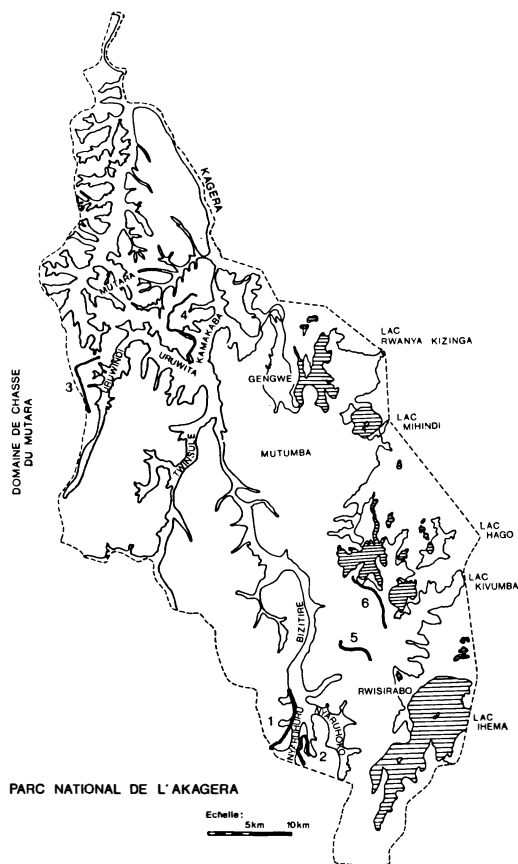


Figure 2. — Localisation des itinéraires échantillons sur la carte du Parc de l'Akagera.

Un des moyens de défense des Oribis consistant à se coucher dans l'herbe, beaucoup d'individus peuvent échapper au regard pendant le dénombrement. C'est pourquoi, bien que des recensements aient été effectués toute l'année, seuls ceux qui eurent lieu durant la saison sèche lorsque les herbes sont courtes figurent sur les graphiques de densité. Nous utilisons pour les déplacements une Land-Rover qui avançait à une vitesse de 20 km/h.

Nos connaissances sur la vie sociale et le comportement des Oribis s'appuient sur des observations prolongées des animaux à partir de huttes construites en branches et chaume, de caches naturelles telles que bosquets ou buissons, ou de la Land-Rover. Ces observations se sont poursuivies pendant 2 ans, avec plus d'intensité pendant la saison sèche lorsque ces petites antilopes étaient bien visibles sur les herbes courtes de la savane incendiée.

Nous avons essayé de capturer et marquer des Oribis à l'aide de drogues tranquillisantes (Fentanyl citrate et Azaperone) mais sans succès ; jamais nous n'avons retrouvé l'individu qui avait reçu la seringue tant sa fuite était rapide. Néanmoins il nous fut possible de reconnaître certains individus grâce à des marques naturelles et de suivre leur comportement des semaines durant.

Notre appareillage se limitait à une paire de jumelles  $7 \times 50$  et à un appareil photographique muni d'un téléobjectif de 300 mm.

## DESCRIPTION DES ITINERAIRES ET DIAGRAMMES DE DISTRIBUTION DES ORIBIS

La détermination des habitats préférentiels a été faite principalement sur les itinéraires échantillons. Il est en effet possible de dresser des histogrammes de densité pour chaque portion de l'itinéraire et, connaissant les caractéristiques botaniques et topographiques de cette portion, de découvrir les préférences écologiques de l'animal. Celles-ci se traduisent par une densité plus importante dans les habitats qui sont les plus favorables à l'espèce envisagée. Une telle étude nécessite une description préalable de chaque itinéraire échantillon.

L'ITINERAIRE 1. — Cet itinéraire est situé dans le Sud du Parc (voir carte). Il débute à la frontière de la réserve, descend tout d'abord le flanc d'une colline (km 0 à 0,5) pour traverser sur 100 mètres une petite vallée humide dont la végétation est très fermée. Il gravit la colline Kigarama (km 1,6 à 2,2), descend en pente douce jusqu'à la plaine de Nyaruhuru (km 4,4) qu'il longe jusqu'à sa fin (km 8,5). Au sommet de la colline Kigarama, il existe deux mares sur dalle latéritique qui disparaissent dès le début de la saison sèche. L'échantillon passe à côté d'un salt-lick (ou « Pharmacie ») au km 6.

On peut résumer les différents paysages traversés par l'itinéraire 1 en quatre habitats :

1) Une savane arbustive sur flanc de colline (km 0 à 0,8 et 2,1 à 4,6) soit A1.

La strate graminéenne est formée de *Loudetia simplex* avec des touffes d'*Andropogon dummeri* remplacées dans les creux au sol plus profond par *Themeda triandra* et *Hyparrhenia filipendula*.

La strate arborescente se compose d'une variété d'arbres et bosquets principalement *Combretum binderianum*, *Heeria insignis* et *Albizia adianthifolia*. En rupture de pente, aux abords de la vallée, *Acacia senegal* et *Acacia gerrardii* deviennent nombreux.

2) Une savane arborescente et arbustive de plaine (km 4,6 à 5,6 et 7,4 à 8,5) soit B1.

La strate arbustive est composée d'*Acacia senegal* et *Acacia hockii*. Les graminées les plus importantes sont, dans l'ordre, *Sporobolus africanus*, *Themeda triandra* et *Panicum maximum* sous les arbres.

3) Une savane herbeuse sur sommet de colline (km 0,8 à 2,1), soit C1. Le sol, avec de nombreuses dalles latéritiques apparentes est couvert de grenailles. La graminée dominante est *Loudetia simplex*.

4) Une savane de plaine sur vertisol (km 5,6 à 7,4) soit D1.

Les graminées les plus importantes sont *Sporobolus africanus* et *Bothriochloa insculpta*. Les arbres sont rares — *Acacia grandii* et *Acacia sieberiana* — mais par endroits on rencontre de grandes plages de *Dichrostachys cinerea*.

L'ITINERAIRE 2. — L'itinéraire 2 est situé à proximité de l'itinéraire 1. Débutant sur le Plateau de Matinza, il suit la crête des collines pour descendre ensuite lentement dans une petite vallée sèche large de 200 mètres environ (km 0 à 3,1). Il remonte ensuite le long de cette plaine pour se terminer à son extrémité. Il existe 4 points d'eau. Trois sont des mares sur dalle latéritique (km 1,1-1-7 et 1,9) ; l'autre se trouve au km 3,9 dans la plaine. Tous sont temporaires. L'itinéraire 2 est composé de quatre types d'habitats, tous semblables à ceux de l'itinéraire 1 à l'exception de la savane de plaine sèche.

1) Savane herbeuse ou faiblement arborescente à *Loudetia simplex* (km 0 à 0,4, 0,8 à 1,2, 1,4 à 2,8) soit C1.

2) Savane à *Themeda triandra* sur flanc de colline (km 0,4 à 0,8 ; 1,2 à 1,4) soit A1.

3) Savane arborescente et arbustive à *Acacia senegal* en rupture de pente (km 2,8 à 4,4) soit E1.

4) Savane herbeuse de plaine sèche (km 3,1 à 4,7) soit D2.

Bien que l'on soit sur vertisol, la plaine est recouverte de sable provenant de l'érosion des collines avoisinantes. La graminée principale est *Themeda triandra*. Quelques *Acacia sieberiana* et buissons sur termitières se dressent dans la plaine.

L'ITINERAIRE 3. — L'itinéraire 3 est entièrement situé dans le Mutara, sorte de pédiplaine au relief doucement arrondi et vallonné, recouverte de vastes savanes herbeuses (Open Grassland). Les faciès peuvent se résumer en deux habitats :

1) Savane à *Themeda* composée uniquement de la strate graminéenne soit A2 (km 0 à 5,2 ; 5,8 à 7,2 ; 8,1 à 8,7 ; 9,7 à 10) qui peut se boiser par endroits d'*Acacia gerrardii* (km 7,2 à 8,1 et 8,9 à 9,7), soit A2.

2) Savane herbeuse à *Loudetia* avec par endroits quelques arbres et bosquets, soit C1 (km 5,2 à 5,8 ; 5,8 à 7,1 et 7,2 à 8,1).

L'ITINERAIRE 4. — L'itinéraire 4 est situé dans la zone centrale du Parc, dans une région de grandes plaines inondées en saison des pluies qui font la transition entre la pédiplaine du Mutara et les collines au relief beaucoup plus accentué du sud.

On rencontre schématiquement 5 habitats sur l'itinéraire 4.

1) Savane de plaine à *Bothriochloa*, soit D3 (km 0 à 4,2), sur la droite de l'itinéraire. Les autres graminées importantes sont *Sporobolus pyramidalis* et *Themeda triandra*. La plaine est hérissée de buissons sur termitières et l'on rencontre des plages de *Dichrostachys cinerea*.

2) Savane herbeuse de plaine sèche, soit D2 (km 4,2 à 6,2). La strate graminéenne est composée d'un mélange de *Themeda*, *Hyparrhenia* et *Sporobolus*.

Il y a quelques arbres, principalement des Euphorbes et des Acacias.

Dans la partie la plus basse de la plaine, *Bothriochloa* se mêle aux autres graminées.

3) Savane herbeuse en contrebas de la rupture de pente, le long de la plaine (km 0 à 6,2). Il y a peu d'arbres, mais pas mal de buissons sur termitières à *Euphorbia candelabrum*. La strate graminéenne est composée de *Themeda*, *Hyparrhenia* et *Sporobolus*.

4) Savane herbeuse ou légèrement arborescente située sur flanc de colline (km 6,2 à 8,8 ; 9,2 à 11,1 ; 11,5 à 13,4). La strate herbacée est formée de *Themeda triandra* et *Cymbopogon afronardus*. Cette dernière graminée confère au paysage une physionomie particulière : la strate graminéenne est beaucoup plus haute que dans les habitats rencontrés ailleurs. Les arbustes sont de jeunes *Acacia senegal* et *A. gerrardii* ; on trouve aussi quelques *Albizia petersiana*.

5) Savane herbeuse sur lithosol, soit C1 (km 8,8 à 9,2 ; 11,1 à 11,5 ; 13,4 à 14,6). La strate graminéenne est caractérisée par *Loudetia simplex* avec quelques intrusions de *Themeda triandra* et *Sporobolus pyramidalis*. Les arbres sont peu nombreux mais il y a beaucoup de bosquets xéro-philés.

L'ITINERAIRE 5. — L'itinéraire 5 est situé à une altitude d'environ 1 600 mètres sur le sommet de la chaîne de collines qui bordent la dépression de l'Akagera.

D'une longueur de 5 km, il traverse un seul habitat relativement homogène. Il s'agit d'une savane herbeuse à *Loudetia simplex* avec des plages de *Themeda triandra* et *Hyparrhenia dissoluta*, soit C1. Arbres et arbustes d'espèces variées sont peu nombreux. On rencontre de nombreux points d'eau sur dalle latéritique.

L'ITINERAIRE 6. — L'itinéraire 6 est situé à proximité des lacs de l'Akagera. Il commence sur la rive Nord du lac Kivumba, traverse ensuite la presqu'île séparant celui-ci du lac Hago et se termine au pied du mont Kalimbale. Il est formé d'une succession de vertisols le long des rives des deux lacs et de kaolisols correspondant à de petites presqu'îles qui s'avan-

cent dans le lac Hago. Celles-ci peuvent être recouvertes de dalles latéritiques et de grenailles aux sommets. L'itinéraire 6 couvre en fait une zone comprise entre les lacs et les marais de la rivière et les hautes collines qui la bordent. Les paysages sont en général beaucoup plus « fermés » que dans le reste du Parc et formés principalement de savanes densément boisées et arbustives.

Quatre habitats peuvent se rencontrer :

1) Savane boisée ou arborescente sur vertisol, soit B (km 0 à 0,6 ; 1,4 à 1,8 ; 3,4 à 3,9 ; 5,6 à 6,8). La graminée principale est toujours *Themeda triandra*, accompagnée d'*Hyparrhenia*, *Sporobolus* et *Imperata*. La strate ligneuse est composée d'espèces variées.

2) Savane boisée sur kaolisol localisée au pied des presqu'îles, soit F (km 1,8 à 2,1 ; 3 à 3,4 ; 3,9 à 4,1). La strate graminéenne est formée de *Panicum maximum*, *Chloris gayana* et *Sporobolus pyramidalis*. Il y a une grande variété d'arbres et d'arbustes.

3) Savane arborescente et arbustive de flanc de colline, soit A1 (km 0,6 à 1 ; 1,2 à 1,4 ; 2,1 à 3 ; 5,2 à 5,4) ; la graminée dominante est *Themeda triandra*.

4) Savane herbeuse ou faiblement arbustive sur dalle latéritique, soit C2 (km 1 à 1,2 et 4,1 à 5,2). La graminée dominante est *Loudetia simplex* par endroits remplacée ou mêlée à *Eragrostis racemosa* et *Sporobolus stapfianus*.

## DIAGRAMMES DE DISTRIBUTION DES ORIBIS SUR LES ITINERAIRES

Chaque section des figures 3 à 8 représente une portion de 200 mètres le long de l'axe de parcours. Les colonnes blanches expriment la densité moyenne exprimée en nombre d'individus par km<sup>2</sup> pendant la saison où les herbes restent courtes et où les Oribis sont bien visibles.

L'examen de ces diagrammes montre clairement que deux types d'habitat sont particulièrement favorables à cette espèce. Il s'agit des savanes herbeuses du Mutara (A2) et des savanes de sommet à *Loudetia simplex* (C1) où la densité atteint le chiffre record de 45 individus au km<sup>2</sup>.

Les savanes arborescentes en pente à *Themeda triandra* (A1) sont également appréciées. En fait les Oribis, dans ces habitats, colonisent les clairières herbeuses qui abondent dans ces savanes, dispersées çà et là.

Les autres types de savanes, surtout en plaine, sont également colonisées par des Oribis, mais ces petites antilopes y sont toujours très dispersées et de toute manière peu abondantes.

Dès qu'il y a une strate arbustive importante l'Oribi disparaît ; elle évite également les strates à *Cymbopogon afronardus* et ne s'installe jamais dans les grandes plaines humides ; tout au plus peut-on les rencontrer en bordure de celles-ci.

Sur les substrats rocheux, escarpés, les Oribis sont remplacés par les Oreotragus sauteurs (*Oreotragus oreotragus*).



Des densités moyennes par habitat nous pouvons facilement passer à la biomasse moyenne par habitat. Il suffit en effet de multiplier les effectifs par le poids moyen (tabl. I). Nous n'avons pas capturé d'Oribis dans le Parc de l'Akagera mais en compilant la littérature (Robinette, 1963 ; Bourlière, 1965 ; Spinage, 1969 ;

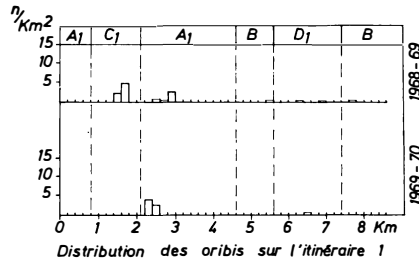


Figure 3.

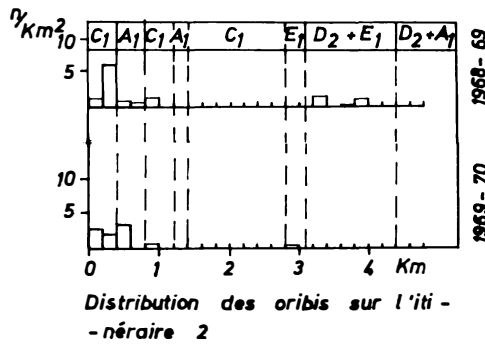


Figure 4.

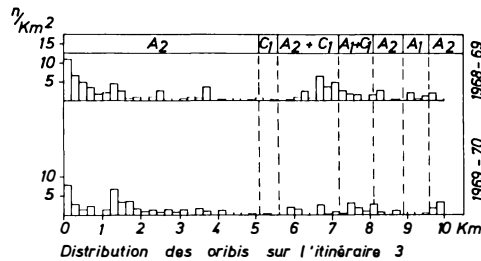


Figure 5.

Figures 3 à 5. — Diagrammes de distribution des Oribis sur les itinéraires 1 à 3.

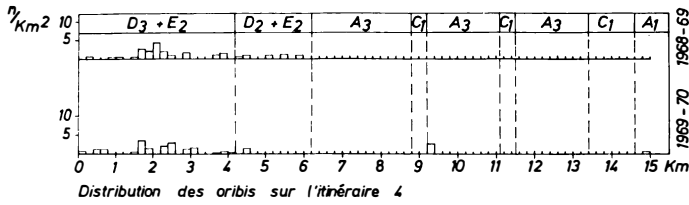


Figure 6.

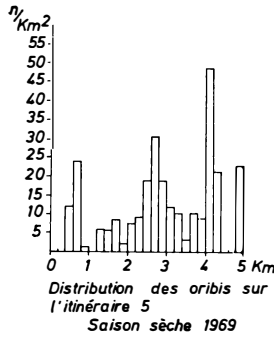


Figure 7.

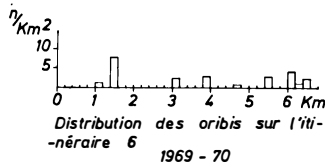


Figure 8.

Figures 6 à 8. — Diagrammes de distribution des Oribis sur les itinéraires 4 à 6.

Dorst et Dandelot, 1970) nous avons estimé le poids moyen à 12 kg en tenant compte du sex-ratio qui est de 44 % de mâles (calcul effectué sur un total de 433 individus). Spinage (1969) a effectué, de son côté, des dénombrements sur 10 quadrats en 1968 et 1969. Chacun de ceux-ci fut visité une fois par mois durant 6 mois. Les quadrats avaient été choisis dans des habitats différents de manière à être représentatifs de tout le Parc. Cet auteur aboutit à un nombre moyen d'Oribis de 0,8 par km<sup>2</sup>.

TABLEAU I

*Densité et biomasse des Oribis sur les principaux habitats du Parc de l'Akagera.*

	Savanes herbeuses du Mutara	Savanes de plaine <i>Bo-thriochloa</i>	Savanes de plaine à <i>Sporobolus</i> et <i>Acacia</i>	Flancs de collines à <i>Themeda</i>	Flancs de collines à <i>Themeda</i> et <i>Cymbopogon</i>	Savanes boisées au bord des lacs	Savanes de sommet à <i>Loudetia</i>
Densité moyenne par km <sup>2</sup> . . . . .	4,42	0,28	0,03	0,39	0,02	0,82	12,82
Biomasse moyenne en kg/km <sup>2</sup> . . . . .	53	3,5	0,5	4,5	—	10	154

### FACTEURS INFLUENÇANT LA DISTRIBUTION

Dans le chapitre précédent, nous avons tracé des frontières arbitraires entre les différents habitats et montré que les Oribis marquent une préférence significative pour ceux qui sont les plus ouverts, savanes herbeuses et savanes d'aspect steppique sur sommet de colline. A l'intérieur d'un même habitat, ces animaux ne sont cependant pas distribués d'une manière homogène. Plusieurs facteurs autres que la végétation entrent aussi en ligne de compte. D'autre part comme nous le verrons plus loin, des facteurs d'ordre social ont également une importance dans la distribution.

1) LES PRÉFÉRENCES ALIMENTAIRES. — Une étude approfondie des préférences alimentaires d'un animal est difficile à réaliser si l'on ne dispose pas d'un laboratoire adéquat. Notre méthode consistait à observer directement aux jumelles les plantes brouillées. Cette technique donne évidemment une idée très approximative de ce que mange l'animal. D'une manière générale l'Oribi ne semble pas avoir de préférence marquée pour une espèce végétale déterminée mais recherche toujours les graminées les plus tendres.

Son choix varie donc avec les saisons, les jeunes pousses de *Themeda* et *Hyparrhenia* sont très appréciées ainsi que *Loudetia*

*simplex* qui, bien que peu nutritive, reste tendre toute l'année. *Cymbopogon*, même à l'état de jeune pousse, reste dédaigné.

2) LA TOPOGRAPHIE DU LIEU. — D'une manière générale, les Oribis marquent une préférence pour les portions de l'habitat qui sont plats ou en pente douce. Elles évitent de s'installer sur des pentes fortes ou moyennes et ne se trouvent jamais dans les creux ou dans les bas fonds où il y a un écoulement d'eau après les pluies. Les sommets plats des mamelons ou les terrasses sont particulièrement recherchés. La visibilité y est meilleure et les graminées sont moins hautes et moins touffues que dans les creux bien irrigués, à sol plus profond.

3) L'EAU. — Au Parc de l'Akagera, l'Oribi peut se passer de boire pendant plusieurs mois. Bien qu'il y ait de nombreuses mares dans tous les habitats nous n'avons jamais vu un seul Oribi s'y désaltérer. Pendant la saison sèche, lorsque tous les points d'eau de sommet ont disparu, on n'observe aucune migration à la recherche d'eau libre et les Oribis restent sédentaires toute l'année.

Ces petites antilopes se nourrissent principalement très tôt et profitent certainement de la rosée matinale. Après une averse de pluie, on observe des séances de toilette et l'animal se lèche abondamment le pelage recueillant ainsi une certaine quantité d'eau. En saison sèche, après les feux, une petite herbe verte et tendre est à la disposition de nombreux ongulés qui se passent alors de boire comme l'Oribi, le Topi (*Damaliscus korrigum*) ou l'Eland du Cap (*Taurotragus oryx*).

4) LES FEUX. — Une grande partie du Parc brûle pendant la saison sèche. Les feux sont allumés très tôt dans le Mutara, fin mai, de manière à attirer les animaux le long des pistes touristiques. Les collines brûlent surtout en juin, tandis que les plaines qui restent humides plus longtemps sont incendiées dans le courant de juillet. La strate herbacée se régénère rapidement et une semaine déjà après le passage du feu, de petites herbes vertes repoussent. Dans les plaines incendiées plus tard dans la saison, la régénération de la strate graminéenne est plus longue. Les feux jouent un rôle essentiel pendant la saison sèche car ils déterminent l'orientation des déplacements et des migrations des populations d'ongulés. Les Topis (*Damaliscus korrigum*) et les Impalas (*Aepyceros melampus*) sont particulièrement friands de petites herbes vertes.

La distribution des Oribis n'est pas à proprement parler influencée par les feux de savanes. Sédentaires et territoriaux, ces animaux restent profondément attachés à un terrain bien particulier. Cependant l'absence de nourriture pendant les 8 à 15 jours qui suivent les feux sur les collines entraîne certains déplacements de faible amplitude. On n'observe pas de zones

de rassemblements comme chez les Cobes des Roseaux (*Redunca redunca*) et jamais les Oribis ne montrent un comportement grégaire.

5) LES « SALT-LICKS » OU « PHARMACIES ». — Il existe de très nombreux endroits au Parc de l'Akagera où les animaux viennent manger de la terre. Ces « salt-licks » ou « pharmacies » sont généralement situés dans les vallées, en rupture de pente, non loin d'une frange à *Acacia senegal*. A force d'être piétinés, léchés, grattés, les « salt-licks » se présentent sous forme de cratères d'une profondeur de 30 à 50 cm, larges de 3 à 10 mètres, au milieu d'une plaque de terre battue.

La géophagie s'observe toute l'année, en saison des pluies particulièrement pour les Topis et les Zèbres, en saison sèche pour les Impalas et les Cobes des Roseaux. Les Oribis fréquentent en toute saison les salt-licks, à raison d'une visite chaque jour ou tous les 2 ou 3 jours. Les Oribis ne s'installent pas en permanence aux abords immédiats des salt-licks. A leur alentour, le terrain, du fait des visites fréquentes d'une grande variété d'ongulés, y est piétiné et la strate herbacée reste rare. De plus, les salt-licks sont souvent situés sur des terres humides qui ne conviennent pas aux Oribis. Cependant on observe des accroissements de densité, des groupements de différentes familles dans leur alentour et la distribution de ceux-ci influence certainement celle des Oribis. Il semble que ces terres soient riches en sodium, phosphore, potassium et que ce sont les besoins en ces sels minéraux qui engendrent les déplacements des animaux.

6) INFLUENCE DES AUTRES HERBIVORES. — L'Oribi, au Parc de l'Akagera, partage ses terrains de pâture avec le Zèbre (*Equus burchelli*), l'Eland (*Taurotragus oryx*) et la Rouanne (*Hippotragus equinus*) en toute saison, avec les Topis et les Cobes des Roseaux en saison sèche principalement. Vezey Fitzgerald (1960) a bien montré, dans la Rukwa valley en Tanzanie méridionale, qu'un broutage intensif de la strate graminéenne maintenait celle-ci en croissance continue, sans que les herbes augmentent de taille.

Les herbivores fertilisent aussi le sol par leurs défécations et leur urine. Les Oribis, nous l'avons remarqué, ont tendance à s'associer à d'autres ongulés sédentaires. Ainsi, sur l'itinéraire 3, une augmentation du nombre d'Oribis entre le km 6,5 et le km 8 correspond à la présence de Topis (*Damaliscus korrigum*) territoriaux.

Nos petites antilopes utilisent également dans leurs déplacements les pistes tracées par des ongulés plus gros tels que Buffles (*Syncerus caffer*), Zèbres (*Equus burchelli*) ou Elands (*Taurotragus oryx*).

## STRUCTURE SOCIALE DE BASE

LE TERRITOIRE FAMILIAL OU INDIVIDUEL. — La structure sociale de base chez les Oribis est le groupe familial typique. Mâles et femelles forment des couples stables qui se maintiennent souvent une année au moins, parfois plusieurs années (à moins, bien sûr, que l'un des conjoints ne soit tué).

Plusieurs espèces d'antilopes africaines présentent une structure sociale de type familial. Les Cobes des Roseaux ou reedbucks (*Redunca redunca* et *R. arundinum*) vivent par couples ou par familles. Ceux-ci, comme chez les Oribis, s'établissent sur des territoires défendus contre les intrus par le mâle adulte (Jungius, 1971). Les Guibs harnachés (*Tragelaphus scriptus*) s'organisent également en groupes familiaux territoriaux, du moins pendant une période de l'année (Verheyen, 1955).

Des groupes familiaux ont aussi été observés chez des céphalophes de forêt. Des activités de marquage observées en captivité laissent penser que ces animaux, notamment le Céphalophe de Maxwell (*Cephalophus* [*Philantomba*] *maxwelli*) sont territoriaux en milieu naturel (Aeschliman, 1963 et observations pers.).

Les couples, chez les Oribis, sont accompagnés de leurs jeunes qui vivent en compagnie de leurs parents durant la première année de leur vie, parfois plus longtemps pour les femelles. On peut aussi rencontrer des groupes composés d'un mâle adulte et de 2 à 5 femelles adultes et juvéniles.

TABLEAU II

*Les groupes sociaux et les solitaires.*

Nombre d'observations	1 mâle solitaire	1 femelle solitaire	Un couple	Un couple avec 1 jeune	1 ♂ avec 2 à 5 ♀ juvéniles	Autres groupes (1)
604	117	67	209	89	68	54
Pourcentage . . . .	19 %	11 %	35 %	15 %	11 %	9 %

(1) : 2 femelles ensemble, 1 ♀ avec un jeune, ou 1 ♂ avec un jeune.

On rencontre également des individus solitaires, des mâles qui n'ont pas fondé de famille ou des animaux qui ont perdu leur conjoint.

Le tableau II donne le pourcentage des différents groupes rencontrés, y compris les solitaires.

A aucune époque de l'année, les Oribis ne deviennent grégaires et ne se rassemblent en troupeaux. Le groupe le plus important observé au Parc de l'Akagera était de 6 individus : 1 mâle et 5 femelles adultes et juvéniles. Au Murchinson Falls National Park en Uganda, Gosling (1972) constate également que les mâles sont soit solitaires, soit accompagnés de une à cinq femelles et jeunes.

La plupart des activités de l'individu solitaire, du couple ou de la famille (alimentation, rumination, repos, reproduction, élevage des jeunes) se produisent sur un espace bien défini. Hediger (1951) avait déjà remarqué que les couples d'Oribis se retrouvaient presque toujours au même endroit et qu'ils habitaient des territoires circonscrits.

Ce terrain, auquel les Oribis sont profondément attachés, est signalé par un système de marques olfactives très élaboré et son accès est défendu aux intrus de la même espèce par des comportements de ferme agressive : avertissements, menaces, attaques (voir plus loin). Mâles et femelles participent à la défense du territoire.

Outre le territoire qui reste exclusif à un individu ou à une famille, le domaine vital (Home Range) comprend un réseau de passées, un « salt-lick », des refuges où fuient les animaux lorsqu'ils ne sont plus en sécurité sur leur territoire et des pâturages de remplacement fréquentés au moment des feux de saison sèche.

Ces différents emplacements sont des terrains neutres qui peuvent être fréquentés par plusieurs familles qui généralement s'y relaient. Elles peuvent parfois se trouver ensemble sur de tels terrains neutres mais alors chacune garde son individualité. Il n'y a jamais de mélange ou d'échange entre des partenaires de groupes différents et on observe une certaine intolérance entre les individus appartenant à des familles étrangères. Chacun n'accepte la présence de l'étranger qu'au-delà d'une distance individuelle de plusieurs mètres (5 à 7). En deça de cette distance, l'animal menace, attaque ou chasse son congénère.

DISPERSION ET CONCENTRATION DES TERRITOIRES. — La dispersion des territoires est très variable et évidemment étroitement liée à la densité de la population et par conséquent aux caractéristiques de l'habitat.

Dans les savanes boisées, les clairières, les îlots ou les sommets herbeux sont habités par une, parfois quelques familles installées alors sur des territoires jointifs. Ces familles isolées ou formant de petits groupes sont séparés des autres par des zones plus boisées ou buissonnantes, par des vallées, des marais, etc. L'espace qui les sépare est très variable, parfois de plusieurs kilomètres, et il n'y a pas ou peu de contacts entre elles. A titre d'exemple, les fig 9 et 10 montrent la distribution des territoires sur les itinéraires 1 et 2.

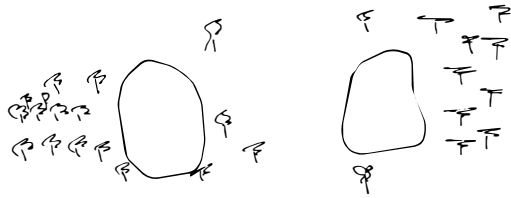


Figure 9.

Itinéraire 1, kilomètres 1 à 4.

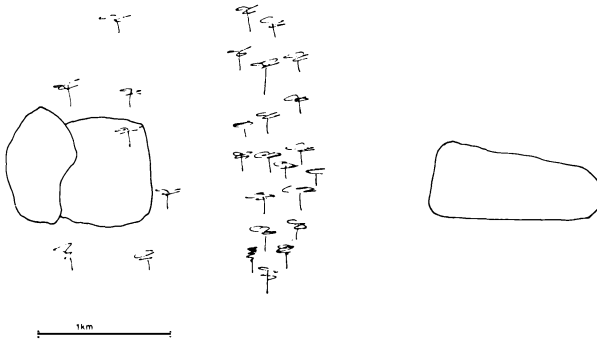


Figure 10.

Itinéraire 2.

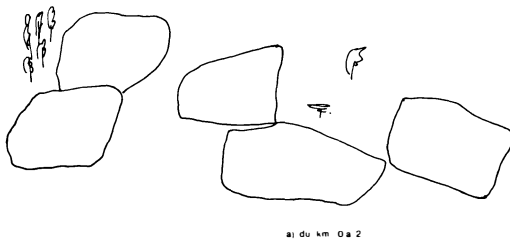
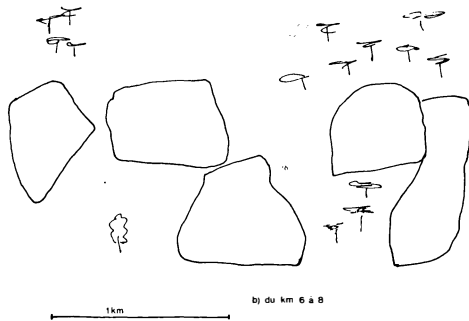


Figure 11.



Itinéraire 3.

Figures 9 à 11. — Schémas montrant la distribution des territoires sur les itinéraires 1 à 3.



Dans les zones de forte densité — savanes herbeuses du Mutara et hauts sommets steppiques — les familles d'Oribis sont presque partout en contact visuel l'une avec l'autre et la densité des territoires atteint un haut degré. Ceux-ci ne sont cependant pas distribués d'une manière homogène, mais sont plus concentrés sur les zones les plus favorables (terrains plats ou en pente douce, proximité des salt-licks, zones à végétation mixte ou en mosaïque). Les fig. 11 et fig. 12 montrent la distribution des territoires sur les itinéraires 3 et 5.

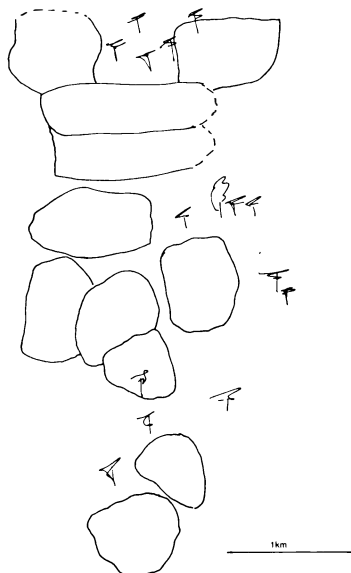


Figure 12. — Schéma montrant la disposition des territoires sur l'itinéraire 5.

**LES ACTIVITÉS DE MARQUAGE.** — Les Ongulés territoriaux possèdent un répertoire d'activités diverses liées à la défense du territoire. Toute une variété de stimuli visuels, olfactifs, acoustiques, sous forme de postures, de mouvements et de cris, ont pour fonction de montrer aux congénères que le terrain est occupé. Beaucoup de ces activités sont interprétées par les naturalistes comme des comportements de menace ou des actes d'agression symboliques (Hediger, 1949). Ils sont soit dirigés vers un intrus (menace), soit effectués à distance et non dirigés (avertissements). Schenkel (1966) a beaucoup critiqué la relation que certains auteurs établissent « a priori » entre le marquage et la territorialité, chez les mammifères. En effet, certains d'entre eux marquent certains endroits sans pour cela montrer d'intolérance territoriale. Le Rhinocéros noir (*Diceros bicornis*), par exemple, marque le

terrain avec ses fèces et son urine sans le défendre contre les congénères. Schenkel rejette aussi « le marquage » par fèces et urine s'il n'est pas accompagné d'une parade ritualisée.

Le marquage par des substances odorantes : sécrétions antorbitales, sécrétions interdigitales, dépôt de fèces et d'urine, joue un rôle important dans la vie sociale des Oribis. Le critère avancé par Schenkel est bien illustré ici car ces activités se réalisent au cours de séquences ritualisées, comme nous le verrons dans les pages qui suivent.

1. LE MARQUAGE PAR LA GLANDE ANTORBITALE. — Le mâle Oribi marque très fréquemment des graminées à l'aide de ses glandes antorbitales. Lorsqu'il le fait (jusqu'à 16 fois à l'heure), l'animal se tient droit devant une graminée, tourne la tête et l'incline légèrement, puis effectue des mouvements lents de va-et-vient de façon à ce que l'extrémité de la tige s'insère entre les lèvres de la glande antorbitale. Nous avons eu l'occasion d'examiner la sécrétion sur des animaux morts. Elle est de couleur noire, épaisse et a une consistance sirupeuse.

Gosling (1972) a remarqué que le mâle, dans la majorité des cas, casse les graminées à l'aide des incisives à une hauteur convenable avant le marquage antorbital, créant ainsi, par un comportement spécifique, un site particulier de marquage.

Au Parc de l'Akagera, cette activité est fréquente également dans les régions où l'herbe est haute, spécialement dans le Mutara, mais l'est beaucoup moins sur les hauts plateaux où l'herbe reste courte toute l'année et dépasse rarement la taille de l'animal. Il semble bien que ce comportement — casser les graminées — soit déterminé par l'aspect du site de marquage. Gosling a cependant observé que l'Oribi casse aussi le bout de graminées préalablement réduites à bonne hauteur.

Une autre suggestion avancée par Gosling (1972) est que l'animal pourrait manger la pointe d'une graminée déjà imbibée de sécrétions avant de la marquer à nouveau.

Walther (1965, 1968) signale en effet que certaines antilopes mangent les sécrétions de leurs glandes antorbitales, notamment le Klipspringer (*Oreotragus oreotragus*), la Gazelle de Thompson (*Gazella thomsoni*), la Gazelle dorcas (*Gazella dorcas*), la Gazelle à front roux (*Gazella rufifrons*). Le Gerenuk (*Litocranius walleri*) lèche un lieu préalablement marqué de sécrétions antorbitales avant de le marquer à nouveau.

Nous avons observé que les Oribis touchaient du museau la pointe des graminées, avant et pendant un marquage antorbital. Les gardes du Parc connaissent également ce comportement (Hediger, 1951) et disent que le mâle Oribi mange ses propres sécrétions antorbitales. Pour notre part, nous n'avons pas pu vérifier l'exactitude de ces suggestions.

Le marquage antorbital est toujours effectué par un adulte solitaire ou accompagné d'une famille, exceptionnellement par un mâle subadulte (2 fois sur 283). L'activité a lieu à l'occasion de situations diverses :

1) aux frontières du territoire, le mâle circule et marque çà et là une graminée. Ces activités sont souvent accompagnées de défécation et d'un petit galop oscillant où l'arrière-train se balance tandis que la queue est relevée et les poils étalés en panache. Entre les sites de marquage, le mâle flaire fréquemment le sol.

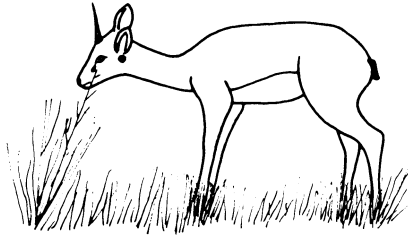


Figure 13. — Marquage d'une graminée par des sécrétions de la glande antorbitale, chez un mâle.

2) n'importe où, à l'intérieur de son territoire, le mâle peut se mettre à marquer des graminées, alors qu'un instant auparavant l'animal était occupé à brouter et qu'apparemment aucune stimulation nouvelle n'ait suscité le marquage.

3) à l'approche d'un rival, un voisin ou un étranger, le mâle territorial adopte d'abord une posture tête haute (Head-up posture, Proud posture). Le cou est dressé de manière à ce que la tête soit le plus haut possible, les oreilles tournées vers l'avant. Cette posture est considérée chez les antilopes comme une attitude de forme agressive, une posture de menace (Schenkel, 1966). Ensuite, le mâle territorial face à l'adversaire effectue successivement plusieurs marquages de graminées.

4) après des affrontements interterritoriaux, deux voisins marquent plusieurs graminées alors qu'ils réintègrent leurs territoires respectifs.

5) après avoir chassé un intrus, un mâle juvénile par exemple, le mâle revient vers le centre de son territoire en marquant des graminées.

6) pendant ou après des activités sexuelles, le marquage des graminées apparaît fréquemment.

2. LES SÉQUENCES DE MICTION-DÉFÉCATION. — Le marquage du territoire par l'odeur des fèces ou de l'urine de son propriétaire est généralement considéré comme la forme la plus primitive de

démarquation territoriale. Schenkel (déjà cité) refuse cependant d'accorder toute fonction de marquage territorial à de tels comportements s'ils ne sont pas accompagnés de parades ritualisées.

En fait, les séquences de miction-défécation interviennent dans une variété de contextes et peuvent avoir des fonctions différentes. Elles peuvent ne traduire qu'une simple réaction émotive, mais souvent l'émission d'urine ou de fèces est accompagnée d'une posture ou d'un comportement spécial, « exagéré », qui confère à cette activité un caractère ritualisé.

Chez les Impalas (*Aepycercs melampus*, Schenkel, 1966 et Monfort-Braham, 1973), des cérémonies de défécation et miction collectives semblent jouer un rôle important dans la consolidation des groupes sociaux. La posture de défécation s'observe aussi au cours des combats entre mâles adultes et la miction en posture fringante (Proud posture) est une attitude de menace (Monfort-Braham, 1973 b). Elle peut également être un signal d'alarme communicatif.

Chez les Alcelaphinae territoriaux, les mâles déposent leurs crottes en des endroits bien précis, à l'intérieur de leur territoire ; les sites de défécation se présentent comme des plaques larges de plusieurs dizaines de centimètres, de un à deux mètres même chez le Topi où l'animal vient régulièrement se frotter le cou, les cornes ou le corps.

D'autre part, la posture de défécation en elle-même est associée au comportement agonistique (Estes, 1969 ; David, 1973 ; Monfort-Braham, 1973).

Chez le Cobe des Roseaux (*Redunca arundinum*), la défécation se produit au « hasard » sur le territoire et est sans doute une forme d'avertissement territorial accompagné d'un signal de marquage visuel. En effet, la queue se relève, les poils sont étalés et des touffes de poils blancs sur la région anale sont exhibés (Jun-gius, 1971).

Chez les Oribis, miction et défécation interviennent dans les contextes suivants :

- En cas d'alarme, juste avant la fuite, mâles et femelles peuvent déféquer ou uriner. La posture « pattes arrières fléchies » peut s'accompagner de mouvements désordonnés des pattes antérieures.
- Au retour sur le territoire quitté pour des raisons diverses, l'animal commence par uriner et déféquer.
- Après un affrontement interterritorial, deux voisins qui se sont séparés peuvent revenir l'un et (ou) l'autre sur les lieux et se mettre à déféquer.
- Mâles, femelles et jeunes se mettent généralement à uriner et déféquer dès leur entrée sur un terrain étranger, même si celui-ci est occupé par une autre famille d'Oribis.

- Dans le cadre du comportement sexuel, les séquences de miction-défécation apparaissent chez un mâle excité sexuellement par une femelle qui ne l'accepte pas. Les sollicitations du mâle cessent alors.

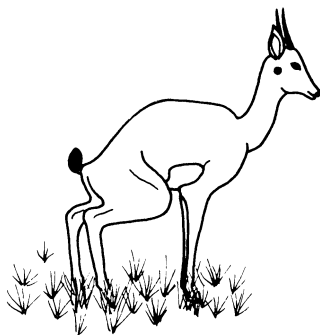


Figure 14. — Posture de défécation chez le mâle.

3. COUPS DE CORNE (HORNING) CONTRE LES BUISSONS, LES TOUFFES D'HERBES, LA TERRE. — Ce comportement est largement répandu chez les Bovidae et Cervidae et est considéré chez certaines espèces comme un signal de menace ou un avertissement territorial visuel, notamment chez les Gazelles de Grant (*Gazella granti*; Walter, 1965) où la parade apparaît sous une forme ritualisée. Chez les Alcelaphinae, l'arrachage de terre ou d'herbe avec les cornes s'effectue à genoux, ce qui est une posture typique de combat dans cette sous-famille. L'animal enfonce la plupart du temps en terre une seule corne à la fois, en tournant la tête de côté. La parade est réalisée par le mâle territorial chez les Gnous et les Damalisques et dirigée vers un adversaire ou non. Elle semble avoir la signification d'un signal de menace et d'un avertissement territorial (Estes, 1969; David, 1973; Monfort-Braham, 1973 a).

Cette parade fait partie du comportement agressif chez les Cobes de Thomas *Kobus kob* (Leuthold, 1966) et les Impalas (Schenkel, 1966; Monfort-Braham, 1973 b).

Chez le Lechwe (*Kobus leche*), Voss et Dowsett (1966) considèrent ce comportement comme une activité à vide (Vacuum activity), ou de substitution, qui apparaît chez un mâle sexuellement motivé.

Les Reedbuck mâles arrachent de l'herbe et grattent la terre avec les cornes durant une période limitée et Jungius (1971) pense que ce comportement sert à préparer des sites dépourvus de graminées qui seront piétinés et recouverts de crottes et d'urine (Stamping sites) constituant ainsi des marques visuelles et olfactives du territoire.

Les coups de cornes contre de petits buissons, des touffes d'herbes ou la terre sont rares chez les Oribis et n'ont été observés que 8 fois.

— Un mâle territorial se met à arracher des touffes d'herbes, avec les cornes, alors qu'il se trouve à l'intérieur de son territoire, un peu à l'écart du reste de la famille. En même temps, l'animal agite vivement la queue, peut frapper le sol de ses pattes arrière et renifler l'emplacement, uriner et déféquer.

— Le comportement apparaît également après des contacts sociaux :

- chez un mâle activé sexuellement, mais qui essuie des refus continuels de la femelle ;
- chez un mâle qui vient de rabattre des femelles, alors qu'elles quittaient son territoire pour entrer chez le voisin ;
- au cours d'un affrontement inter-territorial, en réponse à un marquage de graminées chez l'adversaire.

Le mouvement des cornes est accompagné d'activités de substitution, léchage de l'épaule ou du flanc, grattage, abaissement du museau au sol comme pour brouter (broutement simulé).

4. SÉQUENCE RITUALISÉE COLLECTIVE ; MARQUAGE DÉCLENCHÉ PAR LA FEMELLE. — Lorsqu'ils défèquent, mâles et femelles Oribis s'accroupissent en fléchissant les pattes arrière, la courte queue noire se redresse, devient très visible et tranche au-dessus des poils blancs de la région anale. En position de défécation, l'animal tient le cou dressé, tendu vers le haut et regarde devant lui. La posture de miction diffère très peu chez la femelle de celle de défécation.

Une femelle en posture de défécation ou de miction constitue *toujours* un signal pour le mâle et déclenche la séquence suivante :

- le mâle accourt vers la femelle, s'arrête derrière elle et se met à lui flairer la région ano-génitale ;
- à ce contact, la femelle se redresse et s'éloigne de quelques pas avant de se mettre à brouter ;
- le mâle reste sur place, incline la tête en la tournant légèrement sur le côté et effectue un marquage de graminée. Il dépose au même endroit les sécrétions de sa glande droite, puis gauche, alternativement ;
- le mâle flaire ensuite les fèces de la femelle puis les piétine vigoureusement à l'aide de ses pattes de devant (rappelons ici que l'Oribi possède des glandes entre les sabots) ;
- enfin le mâle adopte à son tour la posture de défécation, queue dressée, tête haute et dépose un petit lot de crottes au-dessus de celles de la femelle.

Cette séquence est hautement ritualisée, les mouvements se déroulent dans l'ordre décrit ci-dessus et ne peuvent être affectés

que dans leur durée ou dans leur intensité. Le mâle peut marquer plusieurs graminées successivement, le piétinement des fèces peut être intense ou seulement ébauché, le mâle peut déféquer en plusieurs fois, tournant sur lui-même à chaque interruption.

La séquence est toujours complète, sauf si l'animal est dérangé. Il effectue alors des mouvements de substitution, se gratte, se lèche, ou arrache de l'herbe avec ses cornes.

La posture de défécation provoque généralement des réactions chez les autres membres de la famille, jeunes et subadultes ; les autres femelles adultes, s'il y en a, viennent à leur tour déféquer et uriner sur le même emplacement, avant ou après la séquence ritualisée du mâle.

Le déclencheur de cette séquence ritualisée du mâle semble bien être visuel et non olfactif. En effet, le mâle se trouve parfois très loin de la femelle et il est peu probable qu'il puisse réagir alors à des stimulations olfactives. Par ailleurs, cette séquence ne se déclenche pas si le mâle est occupé à d'autres activités et qu'il ne voit pas la femelle. Enfin, la séquence n'a pas lieu quand le mâle rencontre au hasard des fèces dans son territoire, même si ceux-ci viennent d'être fraîchement déposés.

La femelle peut rester en posture de défécation ou de miction longtemps après que l'émission de crottes ou d'urine se soit achevée ; les autres membres de la famille s'approchent alors, les femelles et les jeunes défèquent ou urinent à leur tour, et le mâle commence sa séquence.

Les stimuli olfactifs jouent certainement un rôle important pendant le déroulement de la séquence ; le mâle flaire la femelle, les crottes de cette dernière, marque l'emplacement avec ses sécrétions antorbitales et interdigitales, dépose ses propres crottes, créant ainsi un site imprégné d'un véritable « bouquet » d'odeurs. Mais le déclenchement de la parade est visuel.

On peut donc dire que c'est la femelle qui prend l'initiative de ces comportements collectifs, et en particulier de la séquence ritualisée du mâle.

Cette incitation au marquage par une posture de défécation ou de miction de la femelle, se produit dans les circonstances suivantes :

- au hasard, à l'intérieur du territoire au cours des déplacements. Il est cependant possible que la femelle s'accroupisse, défèque et urine en certains emplacements déjà marqués auparavant ou présentant des caractéristiques spéciales. Mais il convient de remarquer qu'il n'existe cependant pas de sites particuliers de défécation chez l'Oribi, comme on en rencontre chez les *Alcelaphinae* (Monfort-Braham, 1973 a) ou chez les *Céphalophes* de forêt (observation personnelle). Un territoire d'Oribi est piqueté de petits tas de crottes séparés les uns des

autres par une distance variable, de 1 mètre à 5 ou 6 mètres. Chaque tas est composé de crottes de différents animaux, comme le montre le diamètre des « billes », plus petit chez les jeunes que chez les adultes ;

- au moment du retour sur le territoire abandonné, soit après une visite à un terrain neutre (salt lick par exemple), soit après que des intrus aient été chassés du territoire ;
- dans le cadre des activités sexuelles, une femelle répond souvent aux sollicitations du mâle par un accroupissement avec émission d'urine.

Cette réaction est fréquente chez les ongulés et, chez certaines espèces, le mâle est alors stimulé à renifler et lécher l'urine, et à effectuer ensuite le « *Flehmen* » (Schneider, 1934). Chez les Oribis, nous n'avons jamais observé ce comportement, mais toujours la séquence typique et originale décrite plus haut.

#### DISCUSSION : FONCTIONS ET ROLES DES ACTIVITES DE MARQUAGE

Hediger (1949) reconnaît 3 types de « marquages » chez les Mammifères : visuels, olfactifs, acoustiques. Chez les Oribis, le marquage par des substances odorantes est particulièrement développé et joue indiscutablement un rôle important dans la communication olfactive. Lorsqu'il dépose des substances odorantes, l'animal adopte des postures, effectue des mouvements ou des séquences de mouvements stéréotypés. Ces comportements ne laissent aucun doute sur ce que l'animal est en train de faire et ils jouent un rôle important aussi dans la communication visuelle.

Les Oribis passent beaucoup de temps en activités de marquage, celles-ci apparaissent dans toute une variété de contextes : elles sont dirigées vers un adversaire ou effectuées à distance, elles se produisent également, en l'absence de tout intrus, dans le cadre de la vie familiale et ont probablement alors une importance pour le mâle territorial lui-même et l'ensemble de sa famille.

Nous nous proposons ici de rechercher et discuter les différentes fonctions de ces activités de marquage.

1. DÉMARCATIION TERRITORIALE. — Chez certaines espèces d'Ongulés, fèces et urines sont déposés en des sites particuliers de terre battue ou dénudés à l'aide des sabots et qui sont visités et marqués à nouveau de façon régulière. Ainsi, des lieux de marquage permanents et bien localisés sont typiques chez les Gnous (Estes, 1969), les Bonteboks (David, 1973), les Topis (Monfort-Braham, 1973 a), les Céphalophes de Maxwell (observ. pers.) et dans une moindre mesure chez les Gazelles de Thomson (Walter, 1964) et d'autres Ongulés.



Chez les Oribis, aucun choix particulier de l'emplacement de marquage n'a été observé. Les activités de marquage peuvent se produire en n'importe quel point du territoire et il n'y a pas de zones plus densément marquées que d'autres. Tout au plus, peut-on signaler qu'un mâle a été vu en train de marquer une série de graminées le long de la frontière de son territoire. Comme nous l'avons signalé plus haut, marquages par la glande antorbitale et séquences de miction-défécation interviennent fréquemment au cours des affrontements entre mâles territoriaux voisins. Ces joutes symboliques ont lieu à la frontière des territoires et des accumulations de substances odorantes peuvent donc exister aux endroits de rencontre entre voisins.

La fonction des substances odorantes proprement dite est difficile à établir chez les Oribis, comme d'ailleurs chez beaucoup d'autres Ongulés (Ralls, 1971 ; Eisenberg et Kleiman, 1972).

Les dépôts d'urine, de fèces, de produits antorbitaux peuvent-ils être considérés comme des signaux olfactifs de démarcation territoriale qui maintiennent les rivaux à l'écart ? Aucun comportement n'a été observé qui permet de dire que les congénères reconnaissent et évitent les terrains marqués d'odeurs, chez les Oribis.

Kleiman (1966) propose par contre une autre interprétation du rôle de ce comportement, à propos de l'usage des fèces et de l'urine chez les Canidae. Cette forme de marquage servirait à entretenir une certaine familiarité entre l'animal et son environnement. Les odeurs, en plus d'autres marques spécifiques visuelles, familiariseraient l'animal avec le terrain qu'il fréquente habituellement, et l'aideraient à en faire autant sur un nouveau terrain. Cette explication peut très bien s'appliquer aux Oribis. Chez cette espèce, l'ensemble du territoire est imprégné d'un « bouquet » d'odeurs personnelles ou familiales en forte concentration et la fonction principale du marquage odorant pourrait donc être de rassurer l'animal, de lui donner la « confiance en soi » qui lui est nécessaire pour se maintenir sur un territoire.

Les marques odorantes joueraient ainsi un rôle important dans les relations de dominance. Dans la hiérarchie entre mâles voisins, celui qui se trouve sur son propre terrain, entouré de son propre « bouquet » d'odeur serait dominant par rapport à un étranger.

L'importance de l'effet « sécurisant » des odeurs peut s'illustrer par les observations suivantes :

- un Oribi ou un groupe d'Oribis chassés de son territoire par un prédateur ou un observateur effectue des activités de marquage dès le retour sur son territoire. Généralement ces activités mettent fin à d'autres comportements qui traduisent une inquiétude, une vigilance ou un état d'alerte ;

- un individu ou un groupe d'individus qui pénètre par hasard dans un territoire déjà occupé peut effectuer des activités de marquage ;
- les passées et les terrains neutres utilisés par plusieurs familles peuvent être marqués régulièrement par plusieurs mâles différents. Les substances odorantes servent donc, semble-t-il, beaucoup plus à rassurer les habitants sur leur domaine vital qu'à maintenir les intrus à l'écart.

2. **SUBSTITUTS DE L'AGRESSION, MENACE ET AVERTISSEMENT.** — L'importance des postures et des mouvements en tant que signaux visuels a été démontrée par de nombreux auteurs. La séquence « miction-défécation », souvent en position « exagérée » pouvant mettre en évidence certaines structures morphologiques, est fréquemment intégrée dans les rituels de combat des Bovidae où elle a acquis la valeur d'un signal de menace.

Arracher de l'herbe ou de la terre, frapper les buissons avec les cornes, sont des comportements largement répandus aussi chez les Cervidae et les Bovidae dans le cadre des combats entre mâles.

Chez les Oribis, les combats inter-territoriaux se limitent généralement à de telles exhibitions mutuelles : marquages avec la glande antorbitale, séquences de miction-défécation, grattages du sol avec les cornes. Des réponses d'évitement sont observées régulièrement et il ne fait aucun doute que ces activités réalisées en présence de l'adversaire ont acquis la fonction d'un signal de menace. Comme il y a parfois adoption de la posture de miction-défécation sans émission réelle d'urine ou de crottes, il semble bien que le signal réellement effectif soit visuel et non olfactif.

Le marquage par les glandes antorbitales, le marquage incité par la femelle, la posture de miction-défécation effectuée à distance au centre du territoire, provoquent également des réactions d'évitement. Dans ce cas, ils prennent la fonction d'avertissements territoriaux visuels (Dynamic-optic-advertising).

3. **MAINTIEN DES LIENS FAMILIAUX.** — Chez les Oribis, mâles et femelles vivent ensemble sur un territoire. Ils ne restent pas en permanence l'un près de l'autre et peuvent se séparer durant plusieurs heures. La femelle ne marque aucune tendance à quitter le territoire définitivement et des comportements de regroupement sont rarement observés chez le mâle. Celui-ci intervient seulement si la ou les femelles sont sollicitées par un autre mâle (un voisin ou un célibataire de passage).

Les femelles marquent un attachement évident au territoire et peuvent même le défendre contre les intruses. L'attachement au mâle est moins certain. Si celui-ci est tué les femelles restent seules sur le territoire et acceptent un remplaçant éventuel. Une nouvelle association s'établit alors rapidement.

Les signaux olfactifs semblent jouer un rôle important dans cet attachement au territoire ; comme pour le mâle, une forte densité de substances odorantes familières joue probablement un rôle sécurisant pour la femelle. La séquence ritualisée décrite plus haut (une femelle défèque ou urine — le mâle accourt, flaire la femelle, puis les crottes, marque des graminées, gratte ou piétine les crottes, défèque à son tour) a pour effet de mêler des odeurs propres à chaque membre du groupe et à créer ainsi une stimulation olfactive particulière à la famille.

L'importance de cette séquence apparaît lorsque les animaux ont été dérangés et ne se sentent plus en sûreté sur le territoire. On observe alors une série d'incitations au marquage chez la femelle. De la même manière, les endroits neutres comme les « salt licks » qui sont visités régulièrement, mais par plusieurs familles, sont des lieux de marquage rituel intensif, incité par la posture de défécation de la femelle. Probablement, ces comportements sont-ils aussi sécurisants et rassurants.

4. INFORMATION SUR LE STATUT DES INDIVIDUS. — Chez les Bovidae, les femelles sont sexuellement réceptives quelques jours seulement avant l'ovulation. Les mâles tendent au contraire à rester sexuellement actifs pendant toute la période de reproduction (toute l'année s'il n'y a pas de saison bien marquée) et recherchent continuellement l'occasion de s'accoupler. Dès lors il est important pour les mâles de détecter le plus rapidement possible les femelles en chaleur (Estes, 1972). Ainsi ils ne gaspillent pas d'énergie à courtiser des femelles non réceptives et ils peuvent établir un lien avec leur partenaire dès le début de l'œstrus, avant l'ovulation. La synchronisation des activités du couple a ainsi tout le temps de s'effectuer harmonieusement, jusqu'à la fécondation.

La nature et peut-être le taux des hormones sexuelles circulantes peuvent probablement être perçus par le mâle par l'intermédiaire de leurs catabolites urinaires jouant le rôle de phéromones. Une mimique très répandue chez beaucoup de Bovidae est le « Flehmen », comme nous l'avons dit. C'est une réponse à l'urine de la femelle que le mâle flaire ou même goûte en retroussant la lèvre supérieure et en se léchant les babines. Chez les animaux qui pratiquent le « Flehmen », l'organe de Jacobson ou organe vomero-nasal est bien développé (Estes, 1972).

Le « Flehmen » n'a jamais été observé chez les Oribis, mais il semble bien que la séquence ritualisée de marquage du mâle incitée par la posture de miction-défécation de la femelle remplisse une fonction semblable.

En effet, le mâle flaire attentivement la région génitale de la femelle et ensuite les fèces et l'urine, avant de les marquer ; il peut peut-être recueillir ainsi des informations sur la nature des catabolites urinaires des hormones sexuelles.

Lorsque la femelle est sexuellement réceptive, la séquence ritualisée de marquage des fèces et de l'urine se prolonge par des parades sexuelles et des tentatives d'accouplement successives et on observe une augmentation de l'excitation sexuelle du mâle après qu'il ait flairé et marqué les urines et les crottes d'une femelle. Dans le cas contraire, la séquence ritualisée de marquage ne se prolonge par aucune sollicitation sexuelle de la part du mâle. Ceci laisse supposer qu'il y a eu transmission d'informations olfactives par l'intermédiaires des fèces et de l'urine de la femelle.

Il est difficile de savoir si les phéromones sexuelles mêlées aux substances odorantes du mâle ont un effet sur la femelle elle-même. Des femelles en rut, en posture de miction-défécation, incitent les autres à adopter à leur tour la même posture au même endroit, mais nous n'avons pas pu déterminer sur le terrain quels étaient les stimuli déclencheurs d'un tel comportement. Des contacts naso-génitaux ont également été observés entre deux femelles d'une même famille.

5. ACTIVITÉ DE SUBSTITUTION. — La miction et la défécation, comme le grattage du sol ou des buissons avec les cornes, se produisent fréquemment lorsque les Oribis ne sont apparemment plus en sécurité sur leur territoire, et aussi lorsque une réponse attendue ne se produit pas chez le partenaire. Miction et défécation, accompagnées de vifs coups de pattes antérieures sont aussi des comportements typiques qui présagent une fuite. Un mâle se met à arracher de l'herbe avec les cornes, à marquer des graminées avec ses glandes antorbitales après un échec sexuel. On voit également apparaître des activités de marquage chez un mâle qui vient de l'emporter sur un autre.

Les activités de marquage peuvent donc aussi servir de « réducteurs de tension ». Ils s'accompagnent alors très fréquemment de mouvements de confort ou de substitution : léchage, grattage, broutement simulé.

CONCLUSION. — Les rôles et fonctions des activités de marquage sont multiples chez les Oribis. Le marquage olfactif semble avoir une importance primordiale pour le groupe familial lui-même. Des odeurs familières au sein du territoire ont un effet sécurisant et contribuent à maintenir la cohésion de la famille. Elles peuvent informer les habitants d'un territoire sur le statut individuel de chaque individu et faciliter ainsi les relations « conjugales ».

Les postures, adoptées par mâles et femelles, quand ils marquent le territoire sont importantes en temps que signaux visuels de démarcation territoriale et les stimuli visuels semblent plus efficaces vis-à-vis des étrangers que les signaux olfactifs proprement dits.

Ces constatations peuvent s'expliquer par la nature de l'habitat dans lequel vivent les Oribis, savanes herbeuses où les repères tels que bouquets d'arbres ou les buissons sont peu abondants. En saison des pluies, lorsque les graminées atteignent leur hauteur maximale, la visibilité se réduit considérablement pour cette petite antilope qui se déplace alors dans un fouillis herbeux plus haut qu'elle. Un contact olfactif permanent avec son environnement familial prend alors toute son importance.

L'absence d'odeurs familières confère au contraire un statut d'infériorité à l'intrus, lors d'une rencontre avec l'occupant d'un territoire. En ce sens seulement, la démarcation olfactive peut être considérée comme un mécanisme de défense territorial.

### LA PARADE SEXUELLE

Les activités sexuelles s'observent tout au long de l'année, avec plus d'intensité toutefois entre octobre et janvier. Le comportement pré-nuptial du mâle se caractérise par l'absence de mouvements de forme agressive et par une ritualisation des mouvements précocitaux.

La parade sexuelle se déclenche souvent après une séquence ritualisée de marquage avec fèces et urine par le mâle, mais elle peut aussi débiter directement, alors que le couple était occupé à brouter paisiblement un instant auparavant. Des parades sexuelles ont aussi été observées juste après que le mâle ait chassé ou intimidé un voisin ou un célibataire de passage.

Le comportement pré-nuptial se déroule comme suit :

- Le mâle s'approche de la femelle, par-derrière, le cou tendu vers l'avant ;
- il flaire la région génitale de la femelle, se rapproche jusqu'à se tenir debout contre elle, droit, le corps ramassé et un peu bombé ;
- ensuite, le mâle lèche longuement la femelle sous la queue. Les léchages peuvent s'étendre sur le dos, l'intérieur et l'extérieur des cuisses ;
- le mâle appuie alors le museau contre l'arrière-train de la femelle et se met à lui donner de petits coups de tête contre ou entre les cuisses. Les mouvements de la tête ressemblent à ceux d'un jeune qui sollicite la tétée ;
- le mâle se redresse, élève une patte avant et donne des petits coups à l'intérieur des cuisses de la femelle (Laufschlag) ;
- si la femelle reste en place, le mâle la monte alors.
- Une femelle réceptive reste immobile pendant toute la parade pré-nuptiale. Elle soulève la queue, tient les pattes arrière un peu écartées. Généralement elle tient le cou abaissé et continue de brouter.

- Une femelle qui n'est pas tout à fait apaisée effectue toute une série de mouvements d'évitement. Elle avance lentement ou, le plus souvent, par petits sauts brusques.

Au moment des léchages et des tapottements, elle peut se mettre à « pédaler » des pattes arrière. Des léchages de vulve peuvent stimuler la femelle à adopter la posture de miction-défécation. La parade pré-nuptiale s'interrompt alors et le mâle effectue une séquence ritualisée de marquage avec fèces et urine. La femelle met fin aux sollicitations sexuelles du mâle en fuyant, puis en se couchant.

Devant une femelle non réceptive les comportements suivants apparaissent chez le mâle :

- il avance le museau sous le ventre de la femelle et lui donne des petits coups de tête. Ce comportement est semblable aux sollicitations à la tétée du jeune ;
- il « pédale » des pattes avant, frappe le sol des sabots avant de tapoter la femelle entre les cuisses ;
- il effectue des activités de marquage avec sa glande antorbitale ;
- il arrache de l'herbe ou de la terre avec les cornes. Chez l'un et l'autre partenaire des mouvements de confort peuvent apparaître au cours de la parade sexuelle : léchage, grattage, brouinement simulé. Des léchages prolongés, vifs et de plus en plus rapprochés, ont un effet apaisant évident pour les deux partenaires.

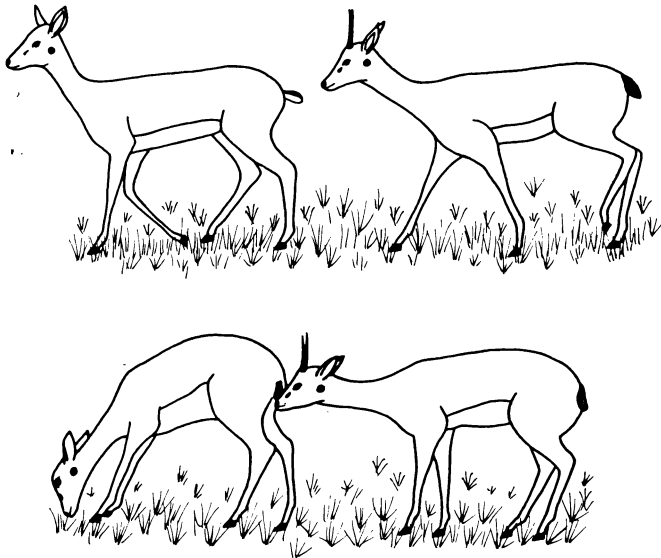


Figure 15. — En haut, l'approche sexuelle ;  
en bas, le léchage.

Des comportements de forme agressive tels que poursuite et grognements n'ont jamais été observés. Les partenaires se connaissent, vivent ensemble, sont probablement renseignés sur le statut hormonal de chacun et la synchronisation de leurs comportements est rapide.

La parade précoïtale comporte beaucoup de mouvements rassurants et apaisants :

- léchages prolongés,
- marquages qui peuvent avoir un effet sécurisant,
- contacts corporels avant l'accouplement : tapottage des pattes avant, coups de tête, appui du corps tout contre celui de la femelle.

La fonction de ces comportements fréquents chez les Ongulés a déjà été discutée par de nombreux auteurs (Walther, 1958 et 1961 ; Buechner et Schloeth, 1965 ; Estes, 1969).

### COMBATS SYMBOLIQUES ET AUTRES COMPORTEMENTS DERIVES DE L'AGRESSION

Des comportements de menace et des combats sont souvent observés entre mâles adultes et entre femelles adultes, beaucoup plus rarement entre un mâle et une femelle. Les combats entre mâles se produisent la plupart du temps dans le cadre de l'acquisition ou de la défense du territoire. Un mâle peut menacer et poursuivre des femelles qui essayent de quitter le territoire et de se rapprocher d'un mâle voisin. Une femelle étrangère peut provoquer une réponse de forme agressive chez un mâle, au moment où elle pénètre sur son territoire. Enfin, un mâle peut intervenir dans un conflit entre deux femelles et menacer l'une ou l'autre des belligérantes.

Les comportements de forme agressive se produisent souvent entre une femelle et une étrangère, cette dernière n'étant pas tolérée sur un territoire déjà habité par une autre femelle. Plus rarement, des menaces ou des poursuites sont observées entre 2 femelles déjà habituées l'une à l'autre. Nous n'avons jamais vu de combats inter-territoriaux entre des femelles voisines. Sur les terrains neutres, comme les salt-licks, des comportements de menace et des combats sont très fréquents entre mâles ou entre femelles appartenant à des familles différentes. Les étrangers se tolèrent mais à condition de se maintenir au-delà d'une distance individuelle de 6 à 7 mètres.

Un mâle stimulé sexuellement reste très agressif envers les autres mâles même sur les terrains neutres. Ainsi, aux salt-licks, il est fréquent qu'un mâle dominant en empêche un autre de venir lécher de la terre en même temps que lui. La concurrence pour les sites de léchage de terre reste vive également entre femelles.

Généralement l'une est dominante et menace toute autre qui s'approche d'elle.

### 1. COMBATS ENTRE MALES.

L'allure du combat, sa durée, son intensité varient selon la force relative des belligérants, de leur motivation et de l'endroit où a lieu la rencontre, sur le territoire lui-même, à ses frontières ou en dehors de lui. On peut reconnaître plusieurs types d'activités qui diffèrent quant à leur fonction : des avertissements, des menaces, des attaques et des postures de soumission.

a) *Avertissements.* — Les avertissements diffèrent des comportements de menace en ce sens qu'ils ne sont pas nécessairement dirigés vers l'adversaire. Ces comportements sont fréquents chez les Ongulés, notamment chez les Gazelles (Walther, 1968), les Impalas (Schenkel, 1966 ; Monfort-Braham, 1973 b), les Reedbucks ou Cobes des Roseaux (Jungius, 1971). Chez les Oribis, la posture tête haute (Proud posture) et les activités de marquage jouent un rôle d'avertissement.

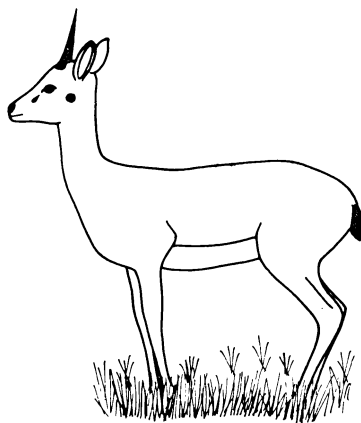


Figure 16. — Posture tête haute. Avertissement.

Ces activités sont typiques des combats symboliques inter-territoriaux. Deux mâles voisins adoptent d'abord la posture tête haute : le cou est tendu vers le haut, les oreilles dressées et tournées vers l'avant, la queue relevée, et l'animal semble regarder au loin. Ensuite, l'un et l'autre s'approchent, s'arrêtent face à face et se mettent à effectuer des mouvements de marquage : marquage antorbital et arrachage d'herbe avec les cornes.

Généralement les deux voisins s'en retournent ensuite sur leur territoire respectif. La posture de miction-défécation en posture tête haute, et le grattage de crottes à l'aide d'une patte avant inter-



viennent également dans les conflits inter-territoriaux, mais se produisent généralement après le départ de l'adversaire et sont dirigés vers lui. Il semble que ce soit un « cérémonial de triomphe » ou une activité rassurante.

Alors que les adversaires retournent sur leurs territoires respectifs, tournant le dos l'un à l'autre, chacun effectue de nombreuses activités de marquage.

Ce genre de combat entre adversaires de force à peu près égale reste généralement bref, mais chacune des activités peut se répéter plusieurs fois et être interrompue par des mouvements de substitution tels que grattage, léchage et broutement simulé. Des menaces plus précises peuvent également intervenir.

b) *Menaces.* — Les comportements suivants sont des signaux de menace : approche avec le cou horizontal, museau pointé vers l'avant et redressement brusque du cou.

Un individu qui menace un autre s'avance vers lui en adoptant une pose spéciale ritualisée. L'animal marche d'une allure régulière en tenant le cou abaissé au niveau des épaules, le museau est pointé vers l'avant dans le prolongement du cou, les oreilles sont dressées. De cette manière, les cornes sont maintenues verticalement et jamais pointées vers l'adversaire. Cette posture, accompagnée ou non d'une approche, a acquis la valeur d'un signal de menace. Elle provoque divers comportements d'évitement de la part des congénères (fuite, écarts) ou des comportements d'apaisement (broutage, grattage, posture de soumission [voir plus loin], secouement des oreilles ou de la queue). Si l'adversaire est prêt à combattre, il adopte une posture identique, de menace. L'un et l'autre s'approchent alors et finissent par se toucher du museau.

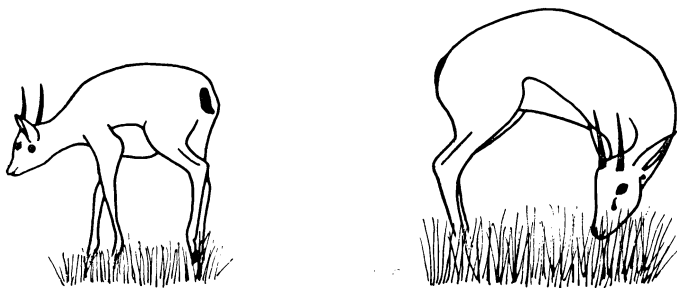


Figure 17. — A gauche, posture de menace avec progression vers l'adversaire ; à droite, posture de menace, le corps détourné de l'adversaire.

Un redressement brusque du cou, tout contre l'adversaire, est hautement menaçant et suivi immédiatement d'une poursuite. Des présentations de cornes, postures de menace commune chez les

Bovidae et Cervidae, n'ont jamais été observées chez les Oribis, de même, d'ailleurs, que les combats avec chocs de cornes.

La posture de menace des Oribis, identique chez les mâles et les femelles se transforme parfois en un broutage simulé. L'animal abaisse encore le cou jusqu'à ce que son museau touche terre, mais il garde le cou tendu vers l'avant et son museau reste pointé vers l'adversaire. Cette attitude est caractéristique d'un animal qui se soumet. Au contraire, un redressement brusque du cou est typique d'un animal qui attaque.

Ainsi la posture de menace « cou horizontal, museau pointé en avant » semble bien être une ritualisation d'une attitude de compromis entre « tête basse » et « tête haute ». L'attitude de menace ritualisée en remplacement de la présentation des cornes chez les autres Ongulés peut aussi être considérée comme hautement adaptative. En effet, chez la plupart des autres Bovidae et Cervidae, la forme des cornes est telle que les mâles peuvent les entrechoquer sans pour cela se causer de dommages corporels. Dans les combats frontaux, les cornes ne touchent pas le corps de l'adversaire. Chez les Oribis, au contraire, les cornes droites, rapprochées et pointues comme des dagues, sont très dangereuses dans un contact frontal et occasionneraient certainement de graves blessures. Ces animaux auraient donc développé un rituel de combat original, évitant toujours l'intervention de leurs armes naturelles trop dangereuses.

c) *Attaques.* — Un animal qui attaque redresse le cou et se met à courir vers son adversaire. Une attaque provoque toujours une fuite. L'adversaire attaqué court en effectuant souvent de nombreux crochets et lorsque les belligérants sont de force à peu près égale, on observe des fuites-poursuites alternées. Le poursuivi, grâce à des crochets, se retrouve poursuivant. Le combat cesse lorsqu'un des individus s'éloigne rapidement.

d) *Posture de soumission.* — La posture de soumission s'observe chez de jeunes animaux se trouvant face à un adulte, ou chez une femelle adulte en face d'une autre qui est dominante. L'animal qui se soumet abaisse le cou, plus bas que le niveau des épaules. Face à l'adversaire qui le menace, il pose le museau au sol ou, le plus souvent, relève le museau, le pointe vers le haut et regarde celui qui menace. La posture de soumission, chez les Reedbucks est très semblable à celle des Oribis. Chez les uns et les autres (Jungius, 1971), elle diffère de la posture tête basse, d'apaisement, qui se produit fréquemment au cours des combats et qui consiste principalement en un broutage simulé.

## 2. COMBATS ENTRE FEMELLES.

Au cours des combats entre femelles adultes les comportements suivants sont observés :

a) La posture fringante « tête haute » (Proud posture) qui, comme chez le mâle, joue un rôle d'avertissement. Elle se produit lorsque une femelle entre dans un territoire occupé ou sur des terrains neutres. La posture fringante alterne souvent avec des mouvements d'approche, tête haute. La réponse peut être un évitement, un écart, un recul ou un comportement de forme agressive qui précède un combat.

b) La menace chez les femelles Oribis, est tout à fait semblable à celle du mâle. La femelle avance vers l'adversaire en tenant le cou au niveau des épaules, museau pointé vers l'adversaire.

c) Des combats de front avec une présentation frontale et des poussées plus ou moins violentes sont communs chez les femelles Oribis, lors de combats deux à deux, alors que rien de tel n'a jamais été observé chez les mâles (voir plus haut). La femelle ne possède pas de cornes et les coups de tête appliqués, soit sur le front de l'adversaire, soit sur son cou, ne présentent pas ici de danger réel.

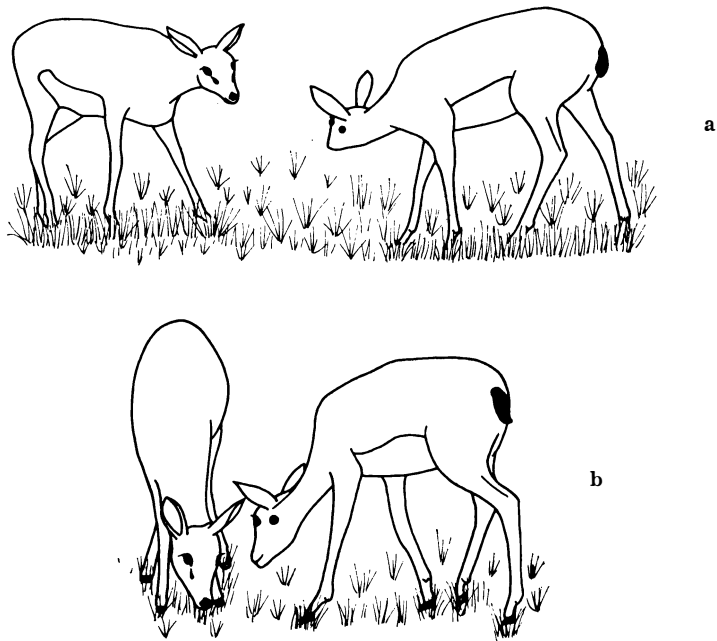


Figure 18. — Combat symbolique entre deux femelles :

- a) femelle de gauche : posture de menace,  
femelle de droite : posture de soumission ;
- b) femelle de droite : posture de menace,  
femelle de gauche : posture de soumission.

d) Des redressements brusques du cou, des poursuites, des courses côte à côte, font généralement suite aux autres activités de forme agressive.

Ces différentes activités peuvent être interrompues par des mouvements de substitution, grattages, léchages, secouement, broutement.

### 3. AGRESSIVITÉ DES MALES A L'ÉGARD DES FEMELLES.

Des activités de forme agressive peuvent s'observer chez un mâle au moment où une femelle pénètre sur son territoire. Celui-ci adopte d'abord une posture fringante et s'avance ensuite, en tenant le cou au niveau des épaules dans l'attitude menaçante. Les réponses de la femelle diffèrent selon qu'elle appartient à la famille ou qu'elle y est étrangère. Une femelle « légitime » effectue généralement une sollicitation au marquage en adoptant la posture de miction-défécation. Le mâle vient alors la flairer et commence tout le rituel de marquage (voir plus haut). Une « étrangère » répond à une menace par la posture de soumission, tête basse, museau relevé. Le mâle s'approche et il y a souvent attouchement de museaux. Ensuite l'un et l'autre se mettent à brouter côte à côte et finissent souvent par se coucher l'un près de l'autre.

Les mouvements de rabattage consistent en des poursuites et des crochets devant la femelle. De nombreux mouvements de substitution apparaissent ensuite chez l'un et l'autre partenaire.

## RESUME

L'écologie et l'éthologie des Oribis, petites antilopes appartenant à la sous-famille des Neotraginae, ont été étudiées au Parc National de l'Akagera, au Rwanda.

- Par la méthode des itinéraires échantillons nous avons pu déterminer la densité moyenne par habitat et identifier quelques facteurs qui influencent la distribution :
- Les Oribis vivent dans les savanes herbeuses sur les sommets ou les flancs de collines. Elles évitent les plaines et les vallées humides.
- Les terrains plats sont nettement préférés aux terrains en pente.
- Les Oribis sont indépendants de l'eau mais recherchent la proximité de salt-licks ou « pharmacies ».
- Les feux influencent très peu leur distribution.
- La compagnie d'autres herbivores comme les Topis (*Damaliscus korrigum*) est parfois recherchée.
- Les Oribis vivent par couples ou par familles sur des territoires défendus par le mâle adulte. Selon la densité des popu-

lations, les territoires sont tout à fait isolés les uns des autres ou au contraire jointifs.

- Les activités de marquage jouent un rôle très important dans la vie sociale de l'Oribi. Leurs rôles et fonctions sont multiples. Les marquages olfactifs (par des sécrétions interdigitales ou antorbitales, par des dépôts de fèces et d'urine) semblent avoir une fonction primordiale pour la famille elle-même.

Des odeurs familières déposées sur le territoire :

- ont un effet sécurisant,
  - contribuent à maintenir la cohésion du groupe familial ou du couple,
  - informent probablement chaque individu sur le statut hormonal de son (ou ses) partenaires,
  - ont un effet signalisateur pour les congénères, mais surtout en temps que signaux visuels.
- La parade sexuelle se caractérise par l'absence de mouvements de forme agressive chez le mâle et par une ritualisation des mouvements précoïtaux.
  - Des combats ou d'autres activités de forme agressive peuvent se produire entre 2 mâles, entre 2 femelles ou entre 1 mâle et une femelle. Comme chez d'autres Ongulés, on peut distinguer *des avertissements* consistant généralement en des activités de marquage, *des menaces* caractérisées par un mouvement de progression vers l'adversaire et une posture spéciale du cou qui s'incline au niveau des épaules tandis que le museau se pointe vers l'avant. Des combats de front ou la présentation de cornes ne sont jamais observées chez les mâles. Il s'agit sans doute d'une adaptation à des armes naturelles (cornes pointues et droites) trop dangereuses. Les combats entre mâles sont inter-territoriaux ou ont lieu sur des terrains neutres.

Les femelles sont intolérantes vis-à-vis des intrus, aussi bien sur les territoires qu'en dehors d'eux où une hiérarchie s'établit entre elles.

Les comportements de forme agressive entre un mâle et une femelle sont rares et se produisent seulement lorsque des femelles tentent de rejoindre un autre mâle.

## SUMMARY

The ecology and behaviour of the Oribi *Ourebia ourebi* have been studied during two consecutive years in the Akagera National Park, Rwanda.

Density estimations have been made regularly along line transects and average values are given for each of the major habitats of the area. Oribis are mostly found on dry savanas in hilly country. They avoid open plains and more humid valleys.

They are not dependent upon permanent water, but are often found near salt licks. Bush fires do not influence their distribution.

Oribis are territorial animals. They are most often met in pairs or family groups. Depending upon population density territories are either scattered or clumped together.

Territorial marking plays an important role in the social behaviour of the species. Scent marking is achieved through the secretion of interdigital and antorbital glands, as well as through faeces and urine.

The functions of scent marking are discussed. Odours familiar to territorial owners probably give them self-confidence, help maintain the pair- and family-bonds and inform each pair member upon the reproductive status of its partner.

Visual signals mainly have an advertising function.

The sexual display is described. Aggressive postures are seldom seen during the male display, and behaviour sequences which precede copulation are highly ritualized : nose-forward posture, licking of the vulva, nuzzling of the inguinal region, Laufschiag. During mounting, the female adopts a head-low posture. Flehmen was never observed.

Agonistic behaviour can occur between adult males, between adult females, as well as between members of different sexes. As in many other Ungulates advertising display involves proud posture, urination, defecation and scent-marking activities. The threatening animal approaches its antagonist with the head held horizontally and the muzzle pointed towards its rival. Submissive behaviour consists in head-lowering postures. Horn presentation was never observed during fights between males.

## BIBLIOGRAPHIE

- AESCHLIMANN, A. (1963). — Observations sur *Philantomba maxwelli*, une antilope de la forêt éburnéenne. *Acta Tropica*, 20, : 341-368.
- BOURLIÈRE, F. (1965). — Densities and biomasses of some ungulate populations in Eastern Congo and Rwanda with notes on population structure and lion/ungulate ratios. *Zoologica africana*, 1 : 199-207.
- BOURLIÈRE, F. et VERSCHUREN, J. (1960). — *Introduction à l'écologie des Ongulés du Parc National Albert*. Bruxelles, Institut des Parcs Nationaux du Congo belge, 2 volumes.
- BUECHNER, H.K. and SCHLOETH, R. (1965). — Ceremonial mating behaviour in Uganda kob (*Adenota kob thomasi* Neumann). *Z. Tierpsychol.*, 22 : 209-225.
- DAVID, J.H.M. (1973). — The behaviour of the Bontebok, *Damaliscus dorcas dorcas* (Pallas, 1766), with special reference to territorial behaviour. *Z. Tierpsychol.*, 33 : 38-107.
- DORST, J. and DANDELLOT, P. (1970). — *A Field Guide to the Larger Mammals of Africa*. Collins, London.
- EISENBERG, J.F. and KLEIMAN, D.G. (1972). — Olfactory communication in mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3 : 1-32.

- ESTES, R.D. (1967). — The comparative behavior of Grant's and Thomson's gazelles. *J. Mammal.*, 48 : 189-209.
- ESTES, R.D. (1969). — Territorial behavior of the Wildebeest (*Connochaetes taurinus burchell*, 1823). *Z. Tierpsychol.*, 26 : 284-370.
- ESTES, R.D. (1972). — The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction. *Mammalia*, 33 : 315-341.
- GOSLING, L.M. (1972). — The Construction of Antorbital Gland Marking Sites by Male Oribi (*Ourebia ourebia*, Zimmerman, 1783). *Z. Tierpsychol.*, 30 : 271-276.
- HEDIGER, H. (1949). — Säugtier-Territorien und ihre Markierung. *Bidr. tot Dierk.*, 28 : 171-184.
- HEDIGER, H. (1951). — *Observations sur la psychologie animale dans les parcs nationaux du Congo belge*. Bruxelles, Institut des Parcs Nationaux du Congo belge.
- JUNGIUS, H. (1971). — The biology and behaviour of the Reedbuck (*Redunca arundinum* Biddaert, 1785), in the Kruger National Park. *Mammalia Depicta*, 106 pages.
- KLEIMAN, D. (1966). — Scent marking in the *Canidae*. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 18 : 167-178.
- LAMPREY, H.F. (1963). — Ecological separation of the large mammal species in the Tarangire Game Reserve, Tanganyika. *E. Afr. Wildl. J.*, 1 : 63-92.
- LAMPREY, H.F. (1964). — Estimation of the large mammal densities, biomass and energy exchange in the Tarangire Game Reserve and the Masaï steppe in Tanganyika. *E. Afr. Wildl. J.*, 2 : 1-46.
- LEBRUN, J. (1955). — *Esquisse de la végétation du Parc National de l'Akagera*. Bruxelles, Institut des Parcs Nationaux du Congo belge.
- LEUTHOLD, W. (1966). — Variations in territorial behavior of Uganda kob *Adenota kob thomasi* (Neumann, 1896). *Behaviour*, 27 : 214-257.
- MONFORT, A. (1972). — Densités, biomasses et structures des populations d'Ongulés sauvages au Parc National de l'Akagera. *La Terre et la Vie*, 26 : 216-256.
- MONFORT, A. (1973). — *Etude des préférences écologiques de quelques ongulés du Rwanda oriental. Densité, biomasses et productivités des grands ongulés du Parc National de l'Akagera*. Publications F.U.L.R.E.A.C., Liège.
- MONFORT-BRAHAM, N. (1973 a et b). — *Contribution à l'étude des structures sociales et du comportement des ongulés du Parc National de l'Akagera* : a) *Topi (Damaliscus korrigum)* ; b) *Impala (Aepyceros melampus)*. Publications F.U.L.R.E.A.C., Liège.
- RALLS, K. (1971). — Mammalian Scent Marking. *Science*, 171 : 443-449.
- ROBINETTE, W.L. (1963). — Weights of some mammals of Northern Rhodesia. *Puku*, 1 : 207-215.
- SCHENKEL, R. (1966 b). — Zum Problem der Territorialität und des Markierens bei Säugern - am Biespiel des Scharwzen Nashorns und des Löwen. *Z. Tierpsychol.*, 28 : 593-626.
- SCHENKEL, R. (1966 a). — On sociology and behaviour in Impala *Aepyceros melampus suara* Matschie. *Z. Säugetierkunde*, 31 : 177-205.
- SCHNEIDER, K.M. (1934). — Das Flehmen. *Zool. Gart.*, 7 : 182-201.
- SPINAGE, C.A. (1969). — *Les Parcs Nationaux du Rwanda. Rapport écologique*. Ministère Britannique du Développement d'Outre-mer, Londres.
- TROUPIN, G. (1966). — *Etude phytocénologique du Parc National de l'Akagera et du Rwanda oriental. Recherche d'une méthode d'analyse appropriée à la végétation d'Afrique intertropicale*. Institut National de Recherches Scientifiques, Butare, Publ. n° 2, 285 p.
- VERHEYEN, R. (1955). — Contribution à l'éthologie du Waterbuck, *Kobus defassa ugandae* Neumann et de l'Antilope harnachée, *Tragelaphus scriptus* Pallas. *Mammalia*, 19 : 309-319.

- VESEY-FITZGERALD, D.F. (1960). — Grazing succession among East African game animals. *J. Mammal.*, 41 : 161-172.
- VOS, A. de and DOWSETT, R.Y. (1966). — The behaviour and population structure in three species of the genus *Kobus*. *Mammalia*, 30 : 30-55.
- WALTHER, F.R. (1958). — Zum Kampf und Paarungsverhalten einiger Antilopen. *Z. Tierpsychol.*, 15 : 340-380.
- WALTHER, F.R. (1961). — Zum Kampfverhalten der Generuk (*Litocranius walleri*). *Natur und Volk*, 91 : 321-331.
- WALTHER, F.R. (1964). — Einige Verhaltensbeobachtungen an Thomson-gazellen (*Gazella thomsoni* Günther, 1884) in Ngorongoro-Krater. *Z. Tierpsychol.*, 21 : 871-890.
- WALTHER, F.R. (1965). — Verhaltensstudien an der Grantgazelle im Ngorongoro-Krater. *Z. Tierpsychol.*, 22 : 167-208.
- WALTHER, F.R. (1968). — *Verhalten der Gazellen*. Neue Brehm Bucherei, n° 373.