

DENSITES, BIOMASSES ET STRUCTURES  
DES POPULATIONS D'ONGULES SAUVAGES  
AU PARC DE L'AKAGERA (RWANDA)

par Alain MONFORT

*Institut de Zoologie, Université de Liège \**

Le Parc de l'Akagera est situé au Nord-Est de la République du Rwanda. Créé en 1934, il a déjà fait l'objet d'études botaniques approfondies (Lebrun, 1955 ; Troupin, 1966), ainsi que de plusieurs prospections mammalogiques. S. Frechkop le visita brièvement en 1938 (Frechkop, 1944) et J. Verschuren y fit divers séjours entre 1948 et 1961, soit seul, soit en compagnie de H. Hediger, F. Bourlière et X. Misonne (Verschuren, 1965). De septembre 1968 à août 1970, une mission de la Fondation de l'université de Liège pour les Recherches Scientifiques en Afrique Centrale (FULREAC) nous a permis, à ma femme et à moi-même, d'y entreprendre l'étude de l'écologie et de l'éthologie des Ongulés de la région. Nos résultats sont exposés en détail dans nos deux mémoires de thèse (Montfort, 1972 ; Montfort-Braham, 1972). Le présent article n'a pour but que de présenter brièvement certains de nos résultats pouvant avoir une portée écologique générale.

Notre séjour a coïncidé avec un changement des limites de la région protégée. Originellement, le parc avait une superficie de 244 000 hectares, dont 179 000 constituaient une réserve intégrale et le reste un « territoire annexe ». Celui-ci comprenait toute la région située le long de la route Kigali-Kagitumba, soit approximativement la partie orientale du Mutara. Dans cette zone-tampon, la pêche, la chasse et le ramassage du bois étaient interdits, mais il était permis aux autochtones d'installer des habitations et des cultures, ainsi que de faire pâturer leurs troupeaux.

Au cours de la dernière décennie le « territoire annexe », ainsi qu'une partie de la réserve intégrale, furent progressive-

---

(\*) Adresse : Institut de Zoologie, Université de Liège, 22, quai Van-Beneden, Liège, 4000 Belgique.

ment envahis par les populations voisines soumises à une forte pression démographique et d'autant plus attirées vers ces zones inoccupées que l'assainissement progressif des régions du voisinage les avaient rendues attirantes pour les agriculteurs et les éleveurs. Conscientes de la menace qui pesait ainsi sur le Parc National, les autorités rwandaises décidèrent en fin 1969 d'intégrer les territoires annexes dans la réserve intégrale et firent évacuer les populations qui s'y étaient établies. Celles-ci furent réimplantées dans la région de Kiburara, où le parc fut amputé de 4 000 ha. Ces mesures ont entraîné une progressive recolonisation des régions occidentales de la réserve par les Ongulés sauvages.

## LE MILIEU

Le parc national de l'Akagera est situé à des altitudes variant de 1 280 à 1 825 m. Son paysage peut se ramener à trois entités morphologiques : (a) une zone granitique correspondant à la région du Mutara et caractérisée par un relief ondulant dont les sommets ont tous à peu près la même hauteur, (b) une zone schisto-quartzitique formée par la chaîne montagneuse qui couvre la plus grande partie du parc ; son relief est plus accusé que celui de la précédente, (c) une dépression occupée par les expansions lacustres ou marécageuses de la rivière Akagera, et qui s'étend sur une longueur de 95 km et une largeur variant de 2 à 20 km.

Les sols ont fait l'objet d'une étude préliminaire de Laruelle (1961). Cet auteur distingue, parmi les sols non-climatiques (à matériaux peu ou moyennement altérés), des vertisols dans les vallées à fond plat et des sols tropicaux récents sur les sommets et les pentes abruptes des collines schisto-quartzitiques. Parmi les sols climatiques (à matériaux fortement altérés ou kaoliniques), on distingue les ferralsols, les ferrisols, les arénoferrals et les kaolisols lessivés. Sur substrat quartzitique, ces deux derniers types sont localisés en contrebas de la rupture de pente caractéristique des versants pédiplanés, alors que les deux premiers types se rencontrent sur les pentes. Sur substrat granitique, les sommets sont recouverts soit par une dalle latéritique, soit par un sol profond.

Le climat de l'Akagera est très sec. La pluviosité est l'une des plus faibles de l'Afrique centrale (785, 1 mm à Gabiro). Il y a deux saisons des pluies, une première en octobre et novembre et une seconde en mars et avril, séparées par une petite saison sèche en janvier-février et une grande saison sèche de mai à septembre. Cette grande saison sèche revêt une importance capitale dans l'écologie des Ongulés ; elle synchronise le cycle de reproduction de plusieurs espèces. La température subit fort peu de variations

d'un mois à l'autre : les plus basses températures sont notées en juin-juillet et les plus fortes en août-septembre.

La végétation a été magistralement étudiée par Troupin (1966) et nous avons suivi sa classification pour la description des diverses formations végétales rencontrées sur nos zones d'étude. Rappelons que cet auteur distingue :

1) les savanes herbeuses, sans arbres ni arbustes, comportent un tapis herbacé plus ou moins continu composé d'espèces héliophiles. Elles sont très fréquentes dans les vallées du parc de l'Akagera, surtout au Nord-Est. A chaque type de sol correspondent des phytocoenoses différentes.

2) les savanes arbustives et/ou arborescentes, dont le tapis herbacé est aussi composé principalement d'espèces héliophiles. Elles sont fréquentes dans le centre et le sud du parc. Ici encore, le sol influe sur la composition des diverses phytocoenoses.

3) les savanes boisées, à arbres et arbustes très nombreux et dont le tapis herbacé est composé principalement d'espèces semi-sciaphiles. Elles sont rares au parc et se rencontrent surtout le long de la zone lacustre.

4) les buissons sur termitières, ne dépassant pas une surface de quelques m<sup>2</sup> et 2 à 3 m de hauteur. Ils sont rares sur les collines schisto-quartzitiques.

5) les bosquets xérophiles, caractérisés par la présence de grands arbres et d'un sous-bois dense. Leur présence en savane ne modifie pas le caractère de celle-ci, sauf s'ils occupent plus de 50 % de sa surface. On les rencontre sur tous les types de sols.

6) les forêts xérophiles et xéro-mésophiles. Les premières occupent de préférence les versants abrupts sur sol rocailleux et les secondes les sites ferralsoliques, ferrisoliques et les kaolisols lessivés.

7) les galeries forestières le long des cours d'eau et de certains lacs.

## LA FAUNE D'ONGULES

La faune d'Ongulés du parc de l'Akagera comprend 19 espèces dont 13 communes :

- le Zèbre : *Equus burchelli*,
- le Rhinocéros « noir » : *Diceros bicornis*, rare, réintroduit,
- l'Hippopotame : *Hippopotamus amphibius*, le long de l'Akagera et des points d'eau à l'intérieur du parc,
- le Potamochère : *Potamochoerus porcus*, rare, on le trouve uniquement le long du bassin de l'Akagera, dans la forêt xérophile,

TABLEAU I

*Synthèse schématique des préférences écologiques de treize Ongulés de l'Akagera*

	Savane herbeuse	Savane arbo- rescente	Savane boisée	Forêt sèche	Forêt humide	Brou- teurs d'herbe	Man- geurs de feuilles	Omnivores	Indépen- dants de l'eau	Dépen- dants de l'eau	Erra- tiques
Topi .....	×	×	—	—	—	×	—	—	×	—	—
Rouanne .....	×	×	—	—	—	×	—	—	×	—	—
Zèbre .....	×	×	—	—	—	×	—	—	—	×	×
Eland .....	×	×	—	—	—	×	×	—	×	—	×
Cob des roseaux	×	×	—	—	—	×	×	—	×	—	—
Phacochère .....	×	×	×	—	—	×	×	×	—	×	—
Impala .....	×	×	×	—	—	×	×	—	—	×	—
Buffle .....	×	×	×	×	×	×	—	—	—	×	—
Oribi .....	×	—	—	—	—	×	—	—	×	—	—
Waterbuck .....	×	×	×	×	—	×	×	—	—	×	—
Céphalophe de Grimm .....	—	×	×	×	—	—	×	—	×	—	—
Antilope harnachée .....	—	—	×	×	×	—	×	—	—	×	—
Céphalophe à front noir ...	—	—	—	×	×	—	×	—	—	×	—

- l'Hylochère : *Hylochoerus meinertzhageni*, très rare,
- le Phacochère : *Phacochoerus aethiopicus*,
- le Buffle : *Syncerus caffer*,
- le Topi ou Damalisque : *Damaliscus korrigum*,
- le Céphalophe à front noir : *Cephalophus nigrifrons*, rare, dans les galeries forestières,
- le Céphalophe de Grimm : *Sylvicapra grimmia*,
- l'Oréotrague sauteur : *Oreotragus oreotragus*,
- l'Oribi : *Ourebia ourebi*,
- la Rouanne ou Antilope cheval : *Hippotragus equinus*,
- l'Antilope onctueuse ou Waterbuck : *Kobus defassa*,
- le Cob des roseaux : *Redunca redunca*,
- l'Antilope harnachée : *Tragelaphus scriptus*,
- la Situtunga : *Limnotragus spekei*,
- l'Eland du Cap : *Taurotragus oryx*,
- l'Impala : *Aepyceros melampus*.

Ces Ongulés cohabitent dans des régions très voisines, voire dans les mêmes habitats.

Le tableau I résume, d'après les observations détaillées dans notre thèse, la niche écologique des différentes espèces. Seul n'y apparaît pas clairement l'attrait particulier des topis pour *Botriochloa inscupa* et leur préférence pour les écotones.

## TECHNIQUES DES DENOMBREMENTS

Avant de décrire les méthodes de dénombrement utilisées, je voudrais faire quelques remarques sur les conditions qui ont dicté leur choix.

a) Un itinéraire passant du sommet d'une colline à la vallée traverse parfois 4 ou 5 habitats différents, cela sur une distance de l'ordre du kilomètre.

b) Certains habitats, notamment les savanes à *Acacia* situées en contrebas de la rupture de pente, comportent une strate arborescente importante avec un degré de recouvrement pouvant atteindre 100 %.

Il était donc impossible, comme l'avait fait Lamprey (1963-1964) de grouper tous les itinéraires-échantillons dans une région déterminée qui résumerait à elle seule les principaux habitats caractéristiques du parc.

Nous avons donc été amenés à choisir d'abord quatre itinéraires-échantillons aussi représentatifs que possible de la région dans laquelle ils se situaient. Ces itinéraires ont été parcourus six fois par mois de septembre 1968 à septembre 1969. Par la suite, deux nouveaux itinéraires sont venus s'ajouter aux quatre précédents. Ces six surfaces de comptage furent visitées quatre fois

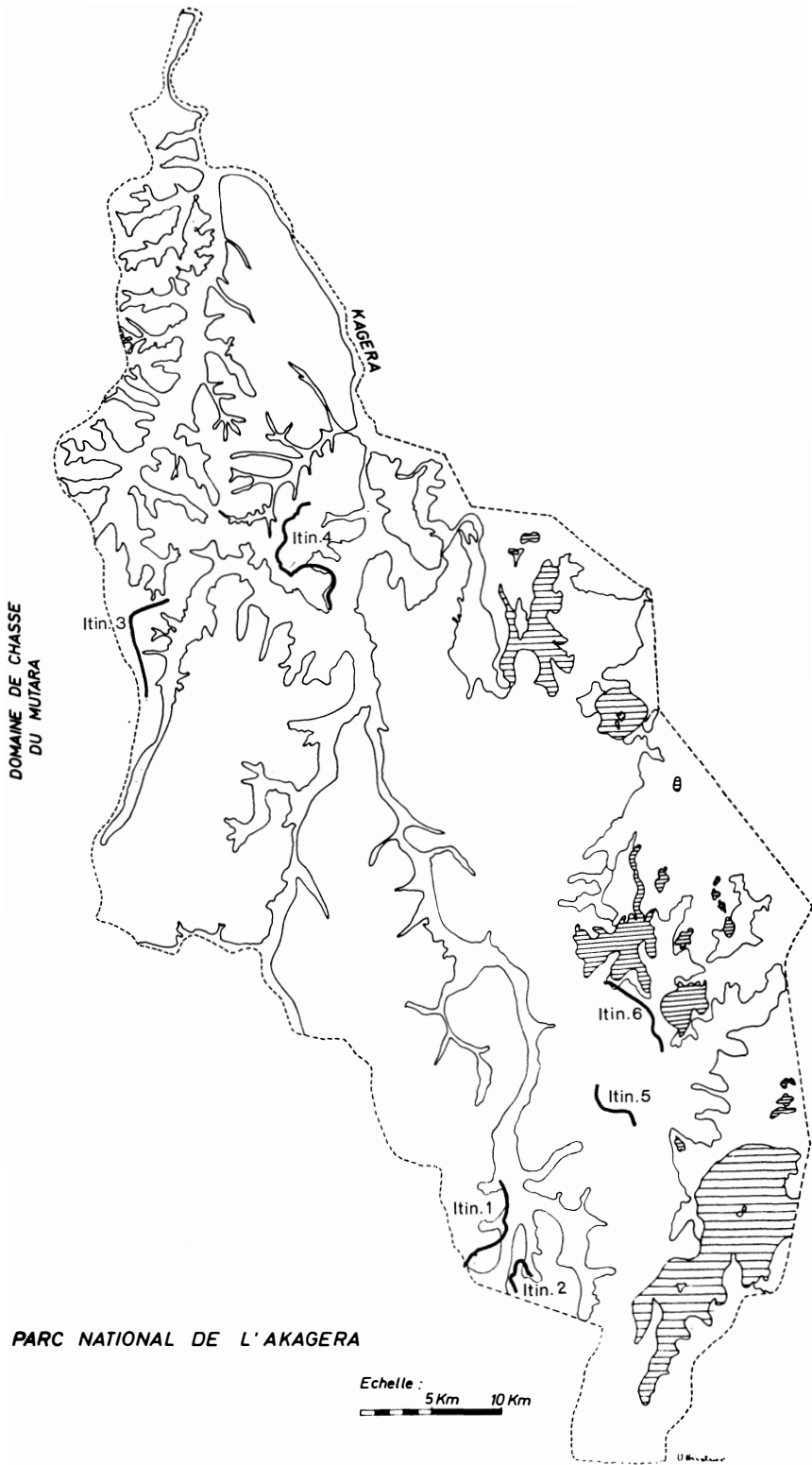


Figure 1. — Carte du Parc de l'Akagera avec indication de l'emplacement des six itinéraires-échantillons.

par mois, de septembre 1969 à septembre 1970. Nous disposons ainsi de résultats s'étalant sur deux ans (fig. 1).

L'axe de parcours de chaque itinéraire a été balisé à l'aide de piquets en bois plantés tous les deux cents mètres ; la distance fut mesurée à la chaîne d'arpenteur.

La largeur de l'itinéraire-échantillon fut également mesurée avec précision tous les cent mètres, perpendiculairement à la piste. Lorsqu'il n'y avait pas d'obstacle limitant la visibilité, la largeur de la bande de comptage a été fixée à 200 ou 250 mètres selon la hauteur de la strate herbacée.

Les itinéraires (sauf le n° 6) étaient situés en dehors des pistes touristiques, sans pour cela se trouver obligatoirement dans des régions exemptes de tout trafic.

La distance de visibilité étant très variable, une diminution du nombre d'animaux à un endroit déterminé de l'itinéraire ne signifie pas nécessairement que la densité est plus faible. Elle peut simplement résulter d'une diminution de la surface de comptage.

L'objet de notre étude étant notamment de déterminer les facteurs influençant la densité, nous avons résolu le problème en divisant la bande de comptage en zones de 200 mètres de long dont la surface a été calculée. Ainsi il nous est possible de traduire les chiffres absolus en densité par unités de surface.

Les facteurs susceptibles d'influencer la densité des animaux ont été soigneusement notés et localisés sur l'axe de parcours (points d'eau, salt licks, présence ou absence d'une strate arborescente).

La distance de visibilité a été fixée à 50 mètres de chaque côté de la piste pour les Céphalophes. Pour les espèces de petite taille comme l'Oribi, ou peu visibles comme le Cob des roseaux, les dénombrements ont été effectués uniquement en saison sèche, après les feux.

Nos comptages ont été faits à l'œil nu avec vérification aux jumelles. Nous avons utilisé pour nos déplacements une voiture tout terrain (Land Rover). La vitesse du véhicule était de l'ordre de 10 km/heure avec autant d'arrêts qu'il était nécessaire pour dénombrer les troupeaux.

Enfin nous avons choisi autant que possible de faire nos recensements aux heures où l'activité des animaux était la plus grande. Ceci appelle quelques remarques car d'une part chaque espèce a un actogramme particulier, et d'autre part l'heure astronomique n'a qu'une importance relative.

L'activité est maximale à une certaine température et à un degré d'humidité donné, bref dans un « climat » bien particulier correspondant généralement mais pas obligatoirement à une heure donnée. Ainsi c'est de 9 à 11 heures et de 16 à 17 heures que l'activité des Impalas est la plus grande. Par contre s'il fait froid, ce

sera de 10 à 12 heures que ces mêmes animaux seront les plus actifs. S'il fait très chaud, l'activité sera au contraire maximale de 8 à 10 heures, voire de 7 à 8 heures. Il peut même arriver, quand la journée est particulièrement fraîche, que l'activité des Impalas soit pratiquement nulle.

La localisation d'un animal peut aussi dépendre de l'heure. Les Phacochères par exemple sortent tôt le matin de leurs terriers. Ils descendent ensuite dans les vallées où ils passent les heures chaudes de la journée et remontent le soir. Un itinéraire parcouru tôt le matin, ou tard le soir, situera les Phacochères sur les flancs des collines. Par contre, le même itinéraire parcouru à midi les

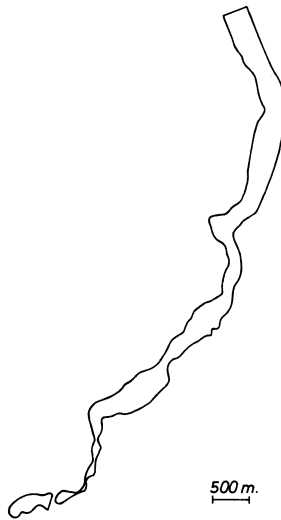


Figure 2. — Variation de la distance de visibilité sur l'itinéraire n° 1.

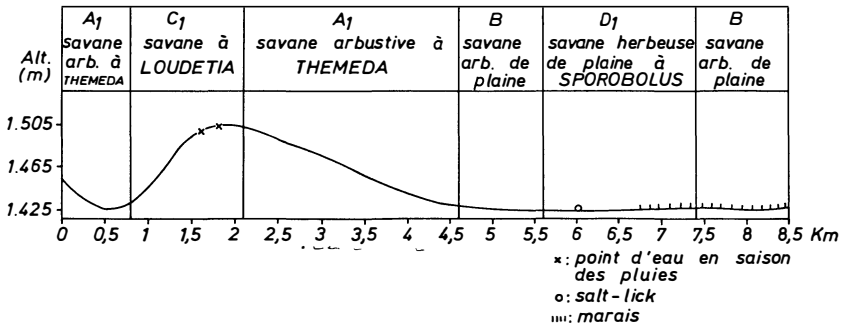


Figure 3. — Profil de l'itinéraire n° 1.



situera dans les vallées ! Nous avons donc varié le plus possible les heures de nos recensements, tout en essayant de les effectuer aux heures où une majorité d'Ongulés, et principalement les moins visibles, avaient une activité maximale.

Afin d'éliminer le plus possible les erreurs individuelles, les comptages étaient effectués par trois personnes différentes et, chaque fois qu'il y avait désaccord, nous avons recommencé le dénombrement en quittant parfois l'itinéraire-échantillon pour suivre le troupeau dont l'effectif nous semblait incertain. La valeur de cette méthode est démontrée par le fait que, sur une période d'un mois, les effectifs des grosses espèces ont peu varié d'un recensement à l'autre.

Pour des Ongulés de plus petite taille tels que l'Oribi et le Céphalophe de Grimm, ou pour des espèces se cachant volontiers dans la végétation telles que le Cob des roseaux et l'Antilope harnachée, la précision est certainement moindre, surtout en saison des pluies lorsque les hautes herbes réduisent la visibilité. Il en est de même pour les carnivores qui, pendant la journée, s'abritent volontiers dans des endroits où ils échappent aux regards.

Dans d'autres cas, c'est l'importance même des troupeaux qui pose des problèmes. Sur l'itinéraire 6, par exemple, il arrivait souvent que plus de 400 Impalas passent en file indienne devant notre véhicule. Si cette organisation en file simplifiait les comptages, il nous était par contre difficile d'estimer quelle était la partie du troupeau qui se trouvait primitivement sur la bande de comptage. Il est donc possible qu'il y ait une légère surestimation de la densité d'Impalas sur l'itinéraire 6 mais, à notre avis, cette surestimation est compensée par les troupeaux qui, fuyant dans la direction opposée, avaient échappé en partie au regard.

Les caractéristiques de chacun de nos six itinéraires-échantillons sont donnés dans notre thèse (Montfort, 1972), y compris les variations de la distance de visibilité, le profil altitudinal et les différentes formations végétales traversées. A titre d'exemple les figures 2 et 3 résument ces données dans le cas de l'itinéraire n° 1, et les deux photographies de la figure 4 illustrent quelques-uns de leurs paysages.

L'itinéraire n° 1, d'une superficie de 198 ha, débute près de la limite de la réserve, descend ensuite le flanc d'une colline pour traverser sur 100 m une petite vallée humide à végétation très fermée. Il remonte alors sur le sommet de la colline de Kigarama pour descendre enfin dans la plaine de Nyaruhuru, savane herbeuse à *Sporobolus pyramidalis* bordée d'une frange d'*Acacia senegal*, qu'il longe jusqu'à sa fin. Le deuxième itinéraire (105 ha) est entièrement situé à flanc de colline, sauf dans sa dernière partie qui suit une vallée sèche à *Themeda triandra*. Le troisième (388 ha) traverse sur une longueur de 10 km une



Figure 4. — Paysages du parc de l'Akagera.  
En haut : portion de l'itinéraire n° 1 - En bas : vue prise sur l'itinéraire n° 2.

savane herbeuse à *Themeda triandra* et *Hyparrhenia filipendula* ; il existe cependant quelques « taches » de savane arbustive à *Acacia*, *Commiphora* et *Albizia*. Le quatrième itinéraire (466 ha) longe une vallée herbeuse à *Botriochloa insculpta*, puis monte au sommet d'une colline en traversant une savane arborescente à *Themeda triandra* et *Cymbopogon afronardus*. Le cinquième (85 ha) est situé sur le sommet de la chaîne de collines qui longent le lac Ihema ; il traverse une savane herbeuse, parfois arbustive, à *Loudetia simplex* avec quelques plages à *Themeda triandra* et *Hyparrhenia dissoluta*. Enfin, le sixième itinéraire, à proximité des lacs de l'Akagera, donne un aperçu des savanes boisées qui bordent la dépression du fleuve.

### DENSITES DE PEUPELEMENT ET BIOMASSES

Le tableau II permet de comparer la densité moyenne des Ongulés recensés pendant l'année 1968-1969 avec celle des Ongulés dénombrés pendant l'année 1969-1970. On constate que la densité des animaux sédentaires, Phacochères, Oribis, Waterbucks et Rouannes, reste pratiquement la même d'une année à l'autre. Il n'y a pas, non plus, de variations importantes dans la densité de l'Impala, sauf sur l'itinéraire 3 ; ce phénomène est probablement dû à la recolonisation d'une partie du Mutara par cette espèce à la suite de l'évacuation des troupeaux de bétail domestique. Les plus grands écarts de densité sont observés chez le Buffle ; ils sont imputables au fait que les surfaces recensées sont trop petites et que les résultats sont influencés par le déplacement des grands troupeaux. Quant aux Cobs de roseaux et aux Céphalophes, les variations s'expliquent par la difficulté d'observation de ces espèces.

Notre méthode de dénombrement permettant, dans chaque itinéraire-échantillon, de calculer les densités des espèces fréquentant chacun des habitats traversés, il nous a été possible d'évaluer les densités moyennes des principales espèces dans chacune des formations végétales les plus importantes. Un exemple en est donné dans le tableau III. Il apparaît clairement que les très fortes densités constatées sur certains itinéraires proviennent essentiellement du grand nombre d'Ongulés résidant dans les plaines. Par contre, les savanes sur flancs de collines sont très pauvres ; les Ongulés ne s'y rencontrent qu'en fin de saison sèche, à la repousse des herbes. D'autres préférences significatives apparaissent également dans ce tableau : en plaine, les Topis préfèrent les savanes à *Botriochloa* à celles à *Sporobolus*, alors que les Impalas se comportent de façon inverse.

Des densités moyennes par habitat, nous pouvons passer facilement à la biomasse moyenne par habitat. Pour cela, il suffit de multiplier les effectifs de chaque espèce par son poids moyen.

TABLEAU II

Densité des principaux Ongulés sur les trois habitats des itinéraires 1 et 4.

La densité est exprimée en nombre d'individus par km<sup>2</sup>.

	Itinéraire n° 1						Itinéraire n° 4					
	Sommetts de collines à <i>Loudetia</i>		Flancs de collines à <i>Themeda</i>		Plaines à <i>Sporobolus</i>		Sommetts de collines à <i>Loudetia</i>		Flancs de collines à <i>Themeda</i> et <i>Cymbopogon</i>		Plaines à <i>Botriochloa</i>	
	1968-69	1969-70	1968-69	1969-70	1968-69	1969-70	1968-69	1969-70	1968-69	1969-70	1968-69	1969-70
Topis .....	1,22	3,01	4,35	3,01	9,02	4,99	3,94	3,6	2,62	0,52	40,71	30,98
Zèbres .....	0,36	0,76	3,06	2,33	8,26	1,99	2,7	0,17	1,36	0,33	12,92	3,72
Phacochères .....	6,19	2,69	2,88	5,94	4,17	3,49	0,45	1,52	0,08	0,47	0,73	0,56
Buffles .....	—	—	3,61	0,06	24,52	71,94	3,26	1,35	7,46	2,56	2,14	0,04
Impalas .....	2,88	4,32	18,51	14,14	70,05	66,53	6,57	11,48	1,68	0,96	34,34	24,8
Oribis .....	0,22	—	0,16	0,24	0,05	0,02	0,1	—	0,03	—	0,27	0,29
Cobs des roseaux ...	—	—	—	—	0,42	0,11	—	—	—	—	0,07	0,13
Waterbucks .....	2,01	2,91	0,42	1,07	1,92	1,53	—	—	—	—	—	—
Rouannes .....	—	—	—	—	—	—	0,49	—	0,22	0,28	—	—
Elands .....	—	—	—	—	—	—	0,41	—	0,72	4,75	0,23	1,11
Cephalophes .....	0,31	0,46	0,49	0,27	0,42	0,21	0,41	0,18	0,22	0,1	0,09	0,07
Antilopes harnachées .....	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
TOTAL ....	13,19	14,15	33,48	27,06	118,83	150,81	18,34	18,30	14,39	9,98	91,05	61,7

TABLEAU III

*Densité moyenne des Ongulés sur les principaux habitats du parc de l'Akagera pendant les deux années d'études.*

La densité est exprimée en nombre d'individus par km<sup>2</sup>.

Espèces	Savanes herbeuses du Mutara	Savanes de plaines à <i>Botriochloa</i>	Savanes de plaines 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>Loualetia</i>
Topis .....	8,5	35,84	7,01	4,15	1,57	2,58	2,8
Zèbres .....	2,82	8,32	5,12	2,41	0,84	13,61	14,64
Phacochères .....	0,19	0,73	4,31	3,83	0,31	4,87	3,86
Buffles .....	0,35	1,09	48,23	4,63	5,01	8,33	6,03
Impalas .....	2,07	29,21	68,29	13,61	1,32	213,96	17,98
Oribis .....	4,42	0,28	0,03	0,39	0,02	0,82	12,82
Coqs des roseaux	0,83	0,1	0,26	—	—	1,32	2,78
Waterbucks .....	—	—	1,73	0,37	—	3,68	0,46
Rouannes .....	0,05	—	—	—	0,25	—	0,26
Elands .....	1,92	0,67	—	0,27	2,73	0,71	7,3
Céphalophes .....	1,34	0,08	0,32	0,71	0,16	1,17	—
Antilopes harnachées .....	—	—	—	—	—	—	—
TOTAL .....	22,49	76,32	135,3	30,37	12,21	251,05	68,93

TABLEAU IV

*Biomasse moyenne des treize Ongulés vivant dans les principaux habitats*

La biomasse est exprimée en kilos par kilomètre carré.

Espèces	Poids moyen kg	Savane herbeuse du Mutara	Savanes de plaines à <i>Botriochloa</i>	Savanes de plaines 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>
Topis .....	118	1 020	4 300	806	477	188	297	322
Zèbres .....	240	677	1 997	1 229	578	202	3 266	3 514
Phacochères ..	50	9,5	36,5	215,5	191,5	15,5	243,5	193
Buffles .....	480	168	523	23 150	2 222	2 405	3 998	2 894
Impalas .....	39	78,5	1 110	2 595	517	50	8 558	683
Oribis .....	12	53	3,5	0,5	4,5	—	10	154
Cobs des roseaux .	40	33	4	10,5	—	—	53	111
Waterbucks ..	160	—	—	277	59	—	589	73,5
Rouannes ....	200	10	—	—	—	50	—	52
Elands .....	355	643	224,5	—	90,5	905	—	2 444,5
Céphalophes ..	10	13,5	1	3	7	1,5	11,5	—
Antilopes harnachées .	35	—	—	—	2	1	5	—
Hippopotames .....	1 400	—	—	—	—	—	1 400	—
TOTAL ....		2 705,5	8 200	28 286	4 148,5	3 818	18 669	10 441

Pour obtenir une meilleure approximation de la réalité, ce « poids moyen » a été calculé en tenant compte (a) des courbes de croissance pondérale des diverses espèces, et (b) de la structure par sexes et par âges de chaque population spécifique. La biomasse moyenne (en kg par km<sup>2</sup>) d'Ongulés pour les principaux habitats du parc de l'Akagera est donnée dans le tableau IV.

Qu'il s'agisse des densités ou des biomasses, on peut être tenté de calculer à partir des valeurs moyennes de chaque habitat, les effectifs et « poids vifs » totaux pour l'ensemble d'une zone protégée — pour autant que l'on connaisse la surface exacte occupée par chaque grande formation végétale. Un tel calcul aboutirait certainement à des résultats faux. Notre expérience nous a, en effet, montré que des espèces comme les Impalas, les Topis, les Waterbucks, les Phacochères et les Buffles étaient souvent particulièrement abondantes dans les zones de transitions entre deux types de végétation. Dans une région comme celle du parc national de l'Akagera, formée d'une mosaïque d'habitats étroitement imbriqués, un tel « effet de lisière » joue donc un rôle considérable.

Si les densités moyennes par habitat varient généralement peu d'une année à l'autre, les variations saisonnières sont au contraire fréquentes, en particulier pour certaines espèces, comme le montrent les résultats détaillés des dénombrements donnés dans notre thèse. Ces fluctuations sont dues schématiquement à deux causes principales, la naissance des jeunes et les déplacements plus ou moins réguliers.

Certains des Ongulés de l'Akagera ne font preuve d'aucune périodicité reproductive nette, accouplements et naissances s'observant toute l'année et le pourcentage de petits jeunes dans leurs populations restant constant. C'est le cas du Buffle, de l'Antilope harnachée et de l'Oribi. Pour le Zèbre et l'Eland, la situation est assez semblable, bien que les naissances soient un peu plus nombreuses de novembre à février dans la première espèce, et en mai-juin dans la seconde. Chez l'Impala, les accouplements et les mises bas s'observent également toute l'année, mais il y a deux périodes où les naissances sont plus fréquentes, en décembre d'abord, mais surtout en mai. Quelques espèces ont, au contraire, une saison de reproduction bien définie : les Phacochères n'ont de petits que de la mi-septembre à la mi-novembre, les Waterbucks du début de septembre à la fin octobre, et les Topis d'août à novembre.

Les déplacements saisonniers sont surtout le fait des mangeurs de graminées, c'est-à-dire les Topis et les Zèbres, mais on en constate également chez les espèces qui ont besoin d'eau libre en saison sèche. Dans certains cas, seuls certains éléments de la population entreprennent des déplacements importants ; c'est le cas des Impalas dont les mâles paraissent rechercher de juin à septem-

bre les pâturages à proximité de l'eau libre, alors que les femelles sont beaucoup plus sédentaires. La repousse des graminées après les feux peut être à l'origine de déplacements encore plus importants. Les Topis du centre du parc, par exemple, après leur concentration en mars et avril dans les plaines, migrent vers les savanes herbeuses du Mutara où ils se dispersent dans les jeunes pâturages ; en septembre-octobre ils se concentrent à nouveau le long des crêtes qui bordent la vallée Uruwindi avant de retourner à leur point de départ.

## LES STRUCTURES DEMOGRAPHIQUES

Connaître les densités de peuplement des différentes espèces et leur variation en fonction des saisons, constitue une étape essentielle à l'étude des populations animales. Elle ne permet pas, cependant, de prévoir leur évolution ultérieure. Si l'on veut apprécier les tendances à l'accroissement ou, au contraire, au déclin d'une certaine espèce, il faut aussi étudier la structure par sexes et par âges des populations.

### 1) LE SEX-RATIO.

Il n'est pas possible, dans un parc national, de connaître le pourcentage des sexes à la naissance, car cela nécessite le sacrifice d'un grand nombre de nouveau-nés. Une telle étude ne peut être effectuée que lors des massacres organisés dans les régions destinées à être « mises en valeur », comme par exemple en Rhodésie lors de la lutte contre la tsé-tsé.

Il est cependant possible, dans les parcs nationaux, d'évaluer le sex-ratio des adultes par des observations répétées tout au long de l'année. Cette évaluation facile en théorie, est plus délicate sur le terrain, car il est parfois très difficile de reconnaître les femelles des mâles. De plus, certaines espèces comptent des individus qui vivent soit en grands troupeaux, soit en petites troupes, ou encore isolés. Or, la proportion des sexes est généralement différente dans chacun de ces cas. Les troupeaux comptent souvent plus de femelles que de mâles, alors que les individus isolés seront presque toujours de sexe mâle. La structure sociale peut, à un endroit donné, avoir une importance prédominante sur le sex-ratio. Le problème se complique encore si l'on se rappelle que cette structure sociale est directement influencée par l'habitat, du moins chez certaines espèces.

La détermination du pourcentage de mâles et femelles doit donc se faire à toutes les périodes de l'année et dans tous les habitats. L'absence d'une de ces conditions peut être source d'erreurs importantes dues, par exemple, à une migration différentielle des individus d'un même sexe.



Examinons maintenant le sex-ratio chez les différents Ongulés du parc.

*Impalas*. — Le rapport des sexes est, dans cette espèce, très différent d'un habitat à l'autre. Sur l'itinéraire 1, le sex-ratio mâle : femelle est de 1 : 2,2 soit 1 182 mâles pour 2 568 femelles, et la seconde année de l'étude, nous avons compté 693 mâles pour 1 151 femelles, soit un rapport de 1 : 2,3.

La proportion des sexes est très différente sur l'itinéraire 2 et varie fortement d'une année à l'autre ; ainsi, la première année de l'étude, nous avons compté 160 mâles pour 234 femelles, soit un rapport mâles : femelles de 1 : 1,86, alors que pendant la seconde année de notre programme, ce même rapport était de 1 : 4 (124 mâles pour 496 femelles).

Quelles peuvent être les raisons d'une telle diminution du nombre de mâles ? Cette variation peut, évidemment, n'être due qu'au hasard, mais l'année 1969-1970 a été beaucoup plus sèche que la précédente et il est possible que les mâles supportent moins bien que les femelles l'absence d'eau. Cette hypothèse ne se confirme cependant pas sur les autres itinéraires. Au contraire, sur l'itinéraire 4 qui ne possède pas de point d'eau permanent, la proportion mâle : femelle est passée de 1 : 1,44 à 1 : 1,22 la seconde année (938 mâles pour 1 329 femelles et 471 pour 573 la seconde année).

Sur cet itinéraire les Impalas sont surtout rencontrées dans une savane très ouverte de plaine et il est certain qu'il y a une plus grande proportion de mâles dans ce type d'habitat que dans les savanes boisées. Au début de la saison sèche, on peut même rencontrer plus de mâles que de femelles. Ainsi, Verschuren (1965) concluait à une légère prédominance du nombre de mâles après avoir effectué un comptage dans une plaine herbeuse au début de la saison sèche (1<sup>er</sup> mai 1960).

En analysant les résultats obtenus par Leuthold (1970) au parc national de Nairobi, on remarque qu'il y a, là aussi, une proportion plus importante de mâles dans les habitats ouverts. Dans une région boisée, l'auteur compte 330 mâles pour 751 femelles, soit 30,5 % de mâles et 69,5 % de femelles, alors que dans une savane herbeuse, il y a 277 mâles pour 527 femelles, soit une proportion de 33,95 % de mâles.

Sur l'itinéraire 5, savane herbeuse sur sommet de colline, nous avons trouvé une proportion de 34 % de mâles (184 mâles et 354 femelles). Ces chiffres sont très proches de ceux obtenus par Leuthold dans un habitat très semblable.

Au total, nous avons recensé 3 752 mâles pour 7 265 femelles, soit une proportion de 34 % de mâles ou encore un rapport de 1 : 2. Ce rapport est le même que celui indiqué par Leuthold (op. cit.) au parc de Nairobi.

Dasmann et Mossman (1962), étudiant la structure des populations d'Impalas en Rhodésie (Wankie national Park), observent une proportion de 37 mâles pour 100 femelles chez les adultes, soit un rapport mâle : femelle de 1 : 2,7, mais chez les jeunes, le rapport est voisin de 1 : 1, le nombre de mâles diminuant progressivement pour se stabiliser à 37 mâles pour 100 femelles. Nous n'avons jamais remarqué une telle mortalité différentielle pour un sexe au parc de l'Akagera. Au contraire, dès qu'il est possible de différencier les jeunes mâles des femelles, c'est-à-dire vers l'âge de quatre mois, nous avons trouvé pour 380 jeunes, une proportion de 35 % de mâles pour 65 % de femelles, soit pratiquement la même que chez les adultes. Il est cependant possible que cette mortalité se manifeste surtout entre la naissance et l'âge de quatre mois.

*Topis.* — La détermination du sexe des Topis demande de la patience et du temps. Il est, en effet, assez difficile de distinguer les mâles des femelles. Les premiers ont cependant une encolure plus puissante et des cornes plus épaisses. Sur un total de 3 200 Topis, nous avons recensé 1 134 mâles et 2 066 femelles, soit 35,3 % de mâles. Au Parc National Albert, Bourlière et Verschuren (1960) ont trouvé 35,7 % de mâles chez 456 adultes, pourcentage très voisin de celui obtenu au parc de l'Akagera.

*Elands et Rouannes.* — Dans une population de 145 Elands adultes, nous avons trouvé 26,5 % de mâles. Nos observations sont cependant trop peu nombreuses pour avoir une valeur autre qu'indicative. Il semble néanmoins qu'il y ait, là encore, une large prédominance de femelles. Cette conclusion est valable aussi pour les Rouannes. Nous avons, en effet, compté 12 mâles adultes pour 24 femelles.

*Waterbucks.* — Il est aisé, chez cette espèce, de distinguer les mâles des femelles, les premiers ayant seuls des cornes. Il faut néanmoins prendre soin de ne pas inclure, parmi les femelles, les jeunes mâles dont les cornes ne sortent pas encore ou sortent à peine. Ce n'est que vers l'âge de deux ans que les cornes dépassent les oreilles (20 cm).

Nous avons obtenu sur un total de 129 Waterbucks adultes, un sex-ratio de 33,6 % de mâles pour 66,4 % de femelles. Cette prédominance des femelles ressort également des quelques chiffres publiés. Bourlière et Verschuren (1960), après avoir déterminé le sexe de 1 161 Waterbucks adultes, établissent une proportion de 30,5 % de mâles. Verheyen (1955) parle aussi d'une prédominance de femelles, et plus récemment, Spinage (1970) indique un sex-ratio mâle : femelle de 1 : 1,6 au Queen Elisabeth National Park.

Par contre, De Vos et Dowset (1966), indiquent un rapport mâle : femelle proche de 1 : 1 pour le *Kobus ellipsiprymnus* et

Dowset (1966), au Kafue National Park (Zambie), un rapport de 1 : 1 pour le *Kobus defassa*. Un sex-ratio unitaire est également observé au Parc de Nairobi par Foster et Kearney (1967). Il semble que le sex-ratio varie fortement dans cette espèce d'une région à l'autre.

*Phacochères.* — La détermination du sexe chez cette espèce est assez aisée, à condition, comme le soulignent fort justement Bourlière et Verschuren (1960), que l'on puisse observer l'animal par-derrière. Sur 178 observations, nous avons compté 83 mâles et 95 femelles, soit une proportion de 46,6 % de mâles pour 53,4 % de femelles. Ceci semble indiquer un sex-ratio proche de l'unité. Par contre, les résultats obtenus par Bourlière et Verschuren (1960), plaident en faveur d'une prépondérance importante de femelles.

*Cobs des roseaux.* — Chez cette espèce, la distinction entre mâles et femelles est aisée, les premiers ayant seuls des cornes. Sur 182 observations, nous avons trouvé un rapport mâle : femelle de 1 : 1 (92 femelles). Dowset (1966), au Kafue National Park, indique une légère prépondérance de femelles.

*Oribis.* — Le calcul du sex-ratio des adultes de cette espèce est particulièrement aisé, à condition que l'on prenne les mêmes précautions que pour le Waterbuck. Sur un total de 433 individus, nous avons compté 190 mâles, soit 44 %. Il semble bien y avoir ici aussi une légère prépondérance des femelles.

*Antilopes harnachées et Céphalophes de Grimm.* — Pour ces deux espèces, nos observations sont peu nombreuses et n'ont donc qu'une valeur indicative. Nous avons trouvé, pour les deux, un rapport mâles-femelles proche de 1 : 1. Signalons que Wilson et Child (1964) et Wilson et Roth (1967), indiquent pour ces deux espèces, un sex-ratio proche de la parité aussi bien pour les adultes que pour les fœtus.

*Buffles.* — L'établissement du sex-ratio d'une population de Buffles est assez difficile, car s'il est relativement aisé de déterminer le sexe d'un individu, il est beaucoup plus délicat de choisir un échantillon qui respecte la proportion de solitaires et de sujets du troupeau. Cette proportion est, en effet, difficile à connaître. En général, le sex-ratio est faussé au bénéfice des mâles, car il est plus facile de déterminer le sexe d'un solitaire ou des individus d'une petite troupe, que de dénombrer tous les membres d'un troupeau.

Il ne nous a pas été possible de réunir un échantillon suffisant pour obtenir le sex-ratio d'une population de Buffles. Signalons cependant que Bourlière et Verschuren (1960) et Longhurst en

Ouganda (1958), remarquent une légère prédominance de femelles. Pienaar (1969), étudiant la structure sociale des Buffles du Parc Kruger (Afrique du Sud), arrive à la même conclusion.

*Zèbres.* — Il est également très difficile de déterminer le sexe d'un Zèbre sur le terrain. Certes, il y a des cas où la chose est aisée : femelle allaitant son petit par exemple, ou bien mâle avec penis dévaginé, mais dans la plupart des cas, le diagnostic reste douteux. On peut cependant affirmer que l'encolure des mâles est plus importante que celle des femelles, mais dans un troupeau où tous les individus sont de taille différente, un tel critère est de peu d'utilité.

Klingel (1967) estime, pour sa part, que le sex-ratio est proche de la parité avec, peut-être, une légère prépondérance des femelles.

## 2) STRUCTURE PAR AGE.

La connaissance correcte de la structure d'âge d'une population en classant les individus par catégories correspondant chacune à une année de vie n'est pas possible sur le terrain. Un tel classement nécessiterait des critères facilement repérables et permettant de définir l'âge exact de l'animal. Nous disposons cependant, à l'heure actuelle, de quelques données sur la croissance staturale des Ongulés africains dans leur milieu et sur l'évolution de leur encornure. Il nous est permis, ainsi, d'attribuer un âge approximatif aux différentes catégories d'âges qu'il est possible de distinguer sur le terrain.

En pratique, ces catégories sont au nombre de trois. La première correspond au jeune de la dernière portée, la seconde aux subadultes et la troisième aux adultes reproducteurs. Ceci n'est cependant valable que pour les Ongulés d'une certaine taille, car pour les petites espèces, comme par exemple l'Oribi et le Céphalophe, la croissance staturale est trop rapide pour permettre de distinguer un stade intermédiaire entre le jeune et l'adulte.

*Impalas.* — La croissance staturale de l'Impala est très rapide. Ainsi, à vingt-cinq mois, elle atteint déjà la taille et le poids d'un adulte (Child, 1964). Sur le terrain, il est possible de reconnaître trois catégories d'âge chez les mâles :

1) Les jeunes âgés de zéro à huit mois dont les cornes sont droites et atteignent au maximum une taille de 18 à 20 cm.

2) Les mâles juvéniles dont les cornes, vues de face, forment une parenthèse. La taille de l'animal est déjà à peine inférieure à celle de l'adulte. Cette catégorie regroupe les individus âgés de huit à dix-sept - dix-huit mois (Roettcher et Hofmann, 1970).

3) Des adultes âgés de dix-huit mois et plus dont l'encornure, en forme de lyre, est typique de l'espèce.

Sur un total de 3 752 observations de mâles, nous avons noté la répartition suivante :

Jeunes .....	22,8 %
Juveniles .....	21,7 %
Adultes .....	55,5 %

Cette répartition des classes d'âge est très différente de celle observée par Leuthold (1970) au Parc de Nairobi :

Jeunes .....	13,4 %
Subadultes .....	39,5 %
Adultes .....	47,6 %

Cette différence vient, peut-être, du choix des limites des classes d'âge. L'auteur, malheureusement, ne dit pas à quels âges chronologiques correspondent les catégories des jeunes et des subadultes. On peut toutefois remarquer que le pourcentage des adultes est assez semblable à celui obtenu à l'Akagera.

Lorsque l'on établit la structure par âge de la population d'Impalas vivant dans la région des lacs, là où la densité est la plus importante, on obtient des résultats assez différents de ceux récoltés dans le reste du Parc. Ainsi le pourcentage de jeunes par rapport à la population s'établit comme suit :

Itinéraire 1 .....	25,5 %
Itinéraire 2 .....	23 %
Itinéraire 4 .....	21 %
Itinéraire 5 .....	22,5 %

La diminution du nombre de jeunes sur l'itinéraire 4 peut s'expliquer par le fait qu'à une certaine période de l'année, il y a beaucoup plus de mâles adultes que de femelles et de jeunes.

Par contre, sur l'itinéraire 6, un comptage systématique fait de septembre 1969 à août 1970 sur un total de 2 432 Impalas mâles donne la répartition suivante :

Jeunes .....	17,3 %
Juveniles .....	15 %
Adultes .....	67,7 %

Il apparaît clairement que le nombre de jeunes et de juveniles est ici beaucoup plus petit. Ce phénomène est assez facile à interpréter ; il est certain qu'une augmentation considérable de la densité entraîne une transformation des structures sociales (Monfort-Braham, 1972). Dans la plus grande partie du parc, les jeunes sont rassemblés sous la surveillance de quelques femelles. Il existe

ainsi à l'intérieur ou à proximité du harem une véritable « nurse-rie » dont le rôle est de protéger les jeunes contre les prédateurs, la mère se contentant, le plus souvent, d'allaiter son petit. Par contre, lorsque la densité augmente, la « nurserie » est abandonnée au profit de troupeaux complexes où chaque jeune suit sa mère. Or celle-ci est souvent victime de l'agressivité des mâles et il arrive qu'elle perde alors sa progéniture. La protection des jeunes est donc beaucoup plus aléatoire dans ce cas et, dans l'affolement que provoque la charge d'un prédateur, il arrive souvent que la mère fuie sans s'occuper du petit. *Il semble donc qu'il existe un processus de régulation des populations qui augmente la mortalité juvénile lorsqu'il y a un accroissement de la densité.*

Nous avons pu confirmer cette hypothèse lorsque nous avons comparé les structures des populations de Topis. Dans le sud du parc, la densité est assez faible et la structure sociale de base est le harem. Dans le centre, par contre, la densité est beaucoup plus forte et le harem est abandonné pour faire place à un système basé sur une « arène de combat » autour de laquelle évolue un troupeau de femelles et de jeunes. Or, comme nous le verrons plus loin, le pourcentage de jeunes et de juvéniles est plus important dans le sud que dans le centre du parc.

L'abandon d'un système social, parfaitement adapté à une faible densité de population s'accompagne, ici aussi, d'une augmentation de la mortalité juvénile. Il serait fort intéressant de pouvoir contrôler s'il en va de même chez d'autres Ongulés et dans d'autres régions.

*Topis.* — La croissance staturale du Topi est très rapide. Dès l'âge de seize à dix-huit mois, les Topis atteignent la taille adulte. Il est cependant possible, avec une certaine habitude, de distinguer les juvéniles âgés de douze à quinze mois qui ont une corpulence inférieure à celle d'un adulte.

Grâce à ce critère, nous avons pu distinguer trois catégories d'âge :

1) Les jeunes âgés de moins de douze mois ayant un poids ne dépassant pas les  $\frac{2}{3}$  du poids des adultes et dont les cornes sont absentes ou inférieures à celles de l'adulte. Leur coloration est souvent plus pâle : jaune sale pour les individus âgés de moins de trois mois.

2) Les juvéniles âgés de douze à quinze mois : taille et coloration de l'adulte, mais de corpulence plus faible.

3) Les adultes âgés de seize mois et plus.

D'août 1969 à octobre 1970, nous avons essayé d'estimer, sur ces bases, la proportion de chacune de ces classes d'âge. Dans le

sud du parc, les 157 individus observés se répartissaient comme suit :

Jeunes .....	25	%
Juveniles .....	14,5	%
Adultes .....	60,5	%

La proportion dans le centre du parc était légèrement différente :

Jeunes .....	20,4	%
Juveniles .....	12,8	%
Adultes .....	66,8	%

*Elands.* — La croissance staturale est assez rapide ; dès l'âge de deux ans, ils atteignent la taille d'un adulte (Posselt, 1963). L'étude de la croissance des Elands élevés en captivité dans des ranchs, permet de classer les animaux en différentes catégories d'âge.

1) Les jeunes de moins de trois mois ayant une petite taille et dont les cornes sont absentes ou ne dépassent pas les oreilles.

2) Les jeunes âgés de trois à douze mois dont l'encornure peut atteindre le double de la taille des oreilles.

3) Les juveniles âgés de douze à seize mois ayant environ les 2/3 de la taille d'un adulte et dont les cornes sont un peu plus petites.

4) Les adultes âgés de plus de seize mois.

De mai à septembre 1969, nous avons, selon ces critères, estimé l'âge de 411 Elands. Cette période coïncide avec la saison où le nombre de naissances est maximum ; ceci explique le grand nombre de petits jeunes. Nous avons en effet recensé :

62 petits jeunes, soit .....	15,1	%
32 jeunes, soit .....	8	%
27 juveniles, soit .....	6,6	%
289 adultes, soit .....	70,3	%

*Rouannes.* — Il n'existe pas, à l'heure actuelle, de données sur la croissance pondérale et staturale de l'Antilope rouanne. Une telle lacune est regrettable car elle nous empêche d'attribuer un âge aux catégories qu'il est possible de distinguer sur le terrain.

Nos observations, sur cette Antilope, sont par ailleurs trop fragmentaires pour avoir une valeur autre qu'indicative. Ainsi, sur 49 individus observés, nous avons recensé :

- 8 jeunes dont les cornes ne dépassent pas 15 cm soit 16 % ;
- 5 juveniles dont les cornes atteignent la taille des oreilles soit 10 % ;
- 36 adultes, soit 74 %.

*Waterbucks.* — La croissance staturale du Waterbuck est assez rapide ; dès l'âge de deux ans, il est assez difficile de le distinguer d'un adulte. La croissance de l'encornure est cependant plus lente. Au Queen Elisabeth National Park, Spinage (1967) estime qu'il faut six ans pour que les cornes soient celles d'un adulte.

Grâce à ces différents critères de taille et d'encornure, il est possible de distinguer sur le terrain trois catégories d'âges :

1) Les jeunes de moins d'un an ayant une taille inférieure aux 2/3 de l'adulte et dont les cornes ne sont pas apparentes ou ne dépassent pas les oreilles.

2) Les mâles subadultes âgés de deux à trois ans dont les cornes d'une taille de 20 à 50 cm sont plus petites que celles des adultes.

3) Les mâles adultes dont les cornes mesurent 50 à 90 cm.

Ces critères ne peuvent être utilisés que pour les mâles, car il est impossible de distinguer le sexe des jeunes dont les cornes ne sont pas apparentes. Nous avons donc considéré que la proportion de jeunes par rapport à la population totale était pratiquement la même que la proportion de jeunes mâles par rapport à l'ensemble des individus mâles. En appliquant ce critère, nous avons trouvé, sur 87 mâles observés :

15,8 %	de jeunes
23,6 %	de juvéniles
60,6 %	d'adultes

Cette proportion est assez différente de celle donnée par Spinage (1970) au Queen Elisabeth Park, soit 21,7 % de jeunes, 32 % de juvéniles et 46,3 % d'adultes. Il semble donc que la mortalité des Waterbucks soit, surtout lors de la première année, bien plus élevée au Queen Elisabeth National Park qu'à l'Akagera.

*Phacochères.* — Nous avons estimé la structure par âge du Phacochère en septembre 1969, soit un mois avant la mise bas. Sur un total de 191 individus, nous avons compté 61 % d'adultes, 18,3 % de juvéniles, c'est-à-dire de Phacochères âgés d'environ deux ans et 20,7 % de jeunes de la dernière portée, soit approximativement âgés de un an.

Cette composition est voisine de celle notée par Bourlière et Verschuren (1960) qui, au Parc Albert, signalent 65,3 % d'adultes, 14,3 % de juvéniles et 20,4 % de jeunes.

*Buffles.* — Nous disposons de quelques données concernant la croissance staturale de cette espèce (Pienaar, 1969). Cet auteur a établi la structure d'âge d'une population de Buffles au Parc Kruger (Afrique du Sud) sur un échantillon de 100 individus.



En voici la composition :

Jeunes de moins de douze mois . . . .	8 %	8 %	de jeunes
Juvéniles (entre 12 et 24 mois) . . . .	6 %	} 19 %	de juvéniles
Subadultes de deux ans . . . . .	6 %		
Subadultes de trois ans . . . . .	7 %	} 73 %	d'adultes
Jeunes adultes de quatre ans . . . . .	9 %		
Adultes de cinq ans . . . . .	10 %		
Adultes de plus de cinq ans . . . . .	54 %		

Bourlière et Verschuren (1960) signalent, au Parc Albert, la composition suivante :

361 adultes de quatre ans et plus, soit . . . . .	73,3 %
82 subadultes de deux à quatre ans, soit . . . . .	16,7 %
49 veaux, soit . . . . .	10 %

Au Parc de l'Akagera, dans un troupeau de 347 Buffles, nous avons noté :

14,2 %	de jeunes
19,7 %	de juvéniles
66,1 %	d'adultes

Cette composition ne rend cependant pas compte des individus isolés ; il est difficile, en effet, d'établir un échantillon qui représente à la fois les membres des troupeaux et les isolés. Or, ceux-ci sont tous des adultes. La structure d'âge doit donc être très proche de celle signalée par Pienaar.

## LES STRUCTURES SOCIALES

L'organisation sociale des grands mammifères apparaît de plus en plus comme un mécanisme d'adaptation à des conditions écologiques variables. De nombreux travaux réalisés sur les Primates (DeVore, 1963 ; Crook et Gartlan, 1966 par ex.) ; les Rongeurs (J. Archer, 1970) et les grands Ongulés (Leuthold, 1966 et 1970 ; Estes, 1969) ont montré que la structure sociale pouvait s'adapter à des conditions écologiques particulières. Or, comme nous l'avons vu précédemment, taille, dispersion et densité de population sont largement gouvernées par les caractéristiques de l'habitat et les types d'organisation sociale sont donc aussi, pour une large part, influencés par les conditions de l'environnement physique.

Chez beaucoup de grands Ongulés (Gnous, Topis, Impalas, Cobs de Thomas), les organisations sociales sont suffisamment souples pour permettre à ces animaux de vivre dans des milieux très différents. Estes (1969) en donne un bel exemple en comparant

les Gnous migrateurs du Parc national du Serengeti à la population sédentaire des Gnous du cratère Ngorongoro.

Les Ongulés du Parc national de l'Akagera peuvent être, sous l'angle de leurs structures sociales, répartis en quatre grandes catégories.

#### 1) LES ESPÈCES SOLITAIRES.

Nous rangeons ici les Ongulés qui n'ont pas de vie sociale très élaborée et qui montrent une tendance à se répartir d'une manière homogène à l'intérieur de leur aire de distribution. Quatre espèces, au Parc national de l'Akagera, ont une organisation sociale de ce type. La première, le Céphalophe à front noir, est forestière ; les deux suivantes, le Céphalophe de Grimm et l'Antilope harnachée, vivent dans les bosquets et les massifs de maquis xérophiles. La dernière enfin, le Rhinocéros noir, se rencontre dans les savanes densément arbustives.

Ces animaux vivent isolés dans un domaine vital bien défini pendant une grande partie de l'année. La distance critique individuelle reste grande sauf au moment du rut où mâles et femelles se réunissent pour la reproduction.

Le couple qui se forme est éphémère et limité à la courte période du rut. La femelle élève seule son petit. Les seules associations stables qui se forment sont celles réalisées entre une mère et sa progéniture.

Pour les animaux comme l'Antilope harnachée, le Céphalophe de Grimm et le Céphalophe à front noir qui ont développé un mode de défense passif contre les prédateurs (immobilité et camouflage), il est évidemment avantageux de vivre seul plutôt qu'en troupeaux. Un animal isolé peut aisément fuir et se cacher dans la végétation, ce qui serait difficile à un groupe. D'autre part, les buissons dont se nourrissent les Céphalophes de Grimm sont séparés les uns des autres par des savanes herbeuses. Un groupe stable serait obligé, pour trouver suffisamment de nourriture, de se déplacer d'un bosquet à l'autre en traversant des zones découvertes où il serait plus facilement repéré.

#### 2) LES GROUPES FAMILIAUX.

Chez les espèces solitaires les relations entre individus demeurent temporaires. Chez les Ongulés à structure sociale familiale, au contraire, les partenaires sexuels restent ensemble toute l'année et parfois même plusieurs années consécutives.

Au Parc de l'Akagera plusieurs espèces rentrent dans cette catégorie : le Phacochère qui forme des familles sédentaires non territoriales, le Zèbre qui vit en groupes familiaux nomades, l'Oribi et l'Hippopotame qui se rencontrent en familles territoriales.

*Les Phacochères* peuvent former quatre types de groupements : a) des familles constituées par un mâle adulte, une femelle et les jeunes de la dernière portée ou des deux dernières portées ; b) des groupes de femelles adultes avec leurs petits ; c) des groupes de juvéniles des deux sexes ; d) des mâles adultes solitaires.

Chaque groupe est sédentaire et circule sur une aire assez vaste dont la taille varie avec les possibilités alimentaires de l'habitat, le nombre de points d'eau, la densité de la population, la configuration du paysage, etc.

Le domaine vital comprend un refuge qui est toujours un terrier d'Oryctérope, au Parc de l'Akagera, un point d'eau permanent ou, tout au moins, la plus grande partie de l'année, une bauge qui peut être confondue avec le point d'eau, et un terrain de nourrissage plus ou moins vaste.

La rivalité entre les différentes familles joue surtout pour la possession d'un refuge. Celui-ci ne peut, en aucun cas, être partagé entre plusieurs groupes. Cette hostilité ne se marque que vis-à-vis des individus de l'espèce, car les *Phacochères* peuvent très bien accepter dans leur refuge un grand nombre d'autres animaux y compris d'ailleurs l'Oryctérope lui-même. Dans ce cas cependant il est rare de rencontrer les deux espèces en même temps, car les *Phacochères* passent la nuit dans le terrier que l'Oryctérope vient de quitter.

Par contre, le terrain de nourrissage, le point d'eau et la bauge peuvent être utilisés par plusieurs familles sans que cela provoque des rivalités intraspécifiques. Ainsi pendant la saison des pluies, lorsque l'eau et la nourriture sont abondantes, les familles restent souvent isolées mais, en saison sèche, elles sont obligées de faire de beaucoup plus grands déplacements pour trouver de l'eau et se trouvent souvent groupées autour des marais permanents. C'est à cette époque que les liens entre parents et jeunes adultes ont le plus de chances de se rompre. La solidarité entre les membres de la famille est très grande et la fuite devant les attaques des prédateurs se fait de manière à protéger au maximum la plus jeune portée. La mère fuit devant, suivie de ses plus petits jeunes, ensuite des juvéniles ; le mâle court soit devant la troupe, soit derrière, suivant les circonstances.

Il semble exister, en outre, une double hiérarchie ; la première par classe d'âge et, la seconde individuelle, à l'intérieur de chaque classe d'âge.

Malgré ce système familial cohérent, hiérarchisé et solidaire, la mortalité est très importante chez les petits jeunes : un sur trois ou quatre seulement arrive à l'âge adulte. Cette forte mortalité est heureusement compensée par un grand taux de natalité. Une femelle de *Phacochère* peut, en une seule portée, donner naissance à plus de 9 jeunes.

*Les Oribis* vivent sur de petits territoires. Chacun d'eux, d'une taille de un à deux hectares, peut être occupé soit par un mâle adulte, soit par un couple, soit par un mâle avec deux ou trois femelles accompagnées ou non de leurs jeunes, soit, enfin, par deux ou trois mâles.

Les Oribis sont très exigeants quant à la qualité de leur habitat. Ils ne se rencontrent que sur les zones de savane herbeuse et montrent une préférence pour les paysages d'aspect steppique comme on en trouve sur les sommets de collines. Ils fréquentent régulièrement les salt-licks mais sont indépendants de l'eau. Leur physiologie, adaptée à la sécheresse, leur permet de se contenter de l'eau contenue dans les herbes vertes ou de l'humidité matinale. Ainsi, contrairement au Phacochère, cet animal n'est pas obligé de faire de longs déplacements en saison sèche pour se rendre aux points d'eau, et le territoire peut être stable toute l'année.

Le territoire est défendu par un système de marquage olfactif très élaboré. Le mâle dépose des sécrétions de sa glande anteorbitale sur des graminées et marque de sécrétions interdigitales et d'urine les défécations de sa femelle (Monfort-Braham, 1972). Les cérémonies de marquage sont ritualisées de manière à intimider les intrus et maintenir la cohésion de la famille. Elles sont associées à des activités sexuelles.

L'Oribi mâle défend son territoire contre toute intrusion d'un autre mâle et sa compagne se montre intolérante vis-à-vis des autres femelles visiteuses.

Les salt-licks sont des terrains neutres fréquentés par plusieurs familles d'Oribis. A cet endroit, la distance individuelle critique est plus courte que sur les territoires, mais une certaine agressivité persiste chez les mâles comme chez les femelles. Cette agressivité n'a plus pour fonction de maintenir un espace inviolable topographiquement défini mais de s'approprier une zone de léchage, qui se déplace en même temps que l'animal.

Lorsqu'une famille d'Oribis est attaquée par un prédateur, elle ne fuit pas en file indienne comme le font les Phacochères, mais « éclate » généralement dans plusieurs directions de sorte que le prédateur doit hésiter avant de se lancer à la poursuite d'un des membres.

Lorsqu'ils sont âgés d'un an, les jeunes Oribis mâles provoquent des comportements agressifs chez leur père. Au début, les combats entre un mâle territorial et son fils sont peu violents et limités à des mouvements d'intention. Quelques mois plus tard, le jeune mâle est finalement chassé du territoire familial et cherche à s'installer ailleurs pour fonder à son tour une nouvelle famille.

Le territoire de l'Oribi est donc une aire défendue où chaque individu fait valoir ses droits par son agressivité. Le territoire

fournit la nourriture à toute une famille et est l'endroit où les jeunes sont élevés.

*Les Hippopotames.* Les données sur la structure sociale de cette espèce sont assez confuses. Pour Hediger (1951), la population serait répartie en petits groupes correspondant à des familles. Chaque famille s'approprierait un territoire. Le territoire, en forme de poire, comprendrait un refuge diurne localisé dans l'eau, et un terrain de pâturage nocturne, beaucoup plus large, qui s'avancerait à l'intérieur des savanes. L'entrée du refuge est marquée par un amoncellement de fèces.

Pour Verheyen (1954), le noyau de la société serait une « crèche » constituée d'un nombre indéfini de femelles, de jeunes et de mâles subadultes. Les mâles adultes vivraient séparément, ne formant de couples avec les femelles qu'à l'occasion du rut.

Il semble, en réalité, que la structure sociale soit complexe et susceptible de varier avec la densité de la population et les conditions écologiques du milieu.

Dans le Parc de l'Akagera, la population d'Hippopotames semble séparée en groupements de type familial comprenant un mâle adulte, quelques femelles et leurs jeunes. Chaque famille paraît posséder ses propres « sorties » sur la rive et marque celles-ci de ses déjections. Une structure plus complexe peut sans doute se réaliser dans des conditions démographiques différentes, comme c'est par exemple le cas au Queen Elisabeth National Park ou au Parc Albert où les densités de population sont très élevées.

*Les Zèbres de Burchell* possèdent aussi une organisation du type familial (Klingel, 1967). Chez ces Equidés la population est divisée en deux types de groupements :

- La famille composée d'un étalon et d'un nombre variable de femelles avec leurs jeunes.
- Des hardes de mâles célibataires d'âges différents.

La cohésion de la famille est assurée par des liens mutuels individuels, mais les femelles sont cependant peu fidèles à un étalon déterminé, celui-ci pouvant être remplacé par un mâle provenant d'une bande de célibataires.

Les jeunes peuvent rester avec leurs parents jusqu'à l'âge de quatre ou cinq ans puis les femelles sont accaparées par de jeunes étalons ; les nouveaux couples ainsi formés deviennent le noyau de nouvelles familles. Quant aux jeunes mâles adultes, ils quittent d'eux-mêmes leurs parents pour rejoindre des bandes de célibataires.

Il existe une hiérarchie de rang à l'intérieur du groupe familial. L'animal dominant est l'étalon, mais la femelle qui occupe le plus haut rang dans la hiérarchie mène la harde.

C'est un étalon adulte qui dirige la bande de célibataires, mais il n'existe pas de hiérarchie entre les autres mâles de ce groupe unisexué.

Cette structure sociale est adaptée à la vie nomade dans les habitats d'aspect steppique. Elle permet une dispersion de la population lorsque les conditions sont favorables et évite, grâce à la formation d'unités séparées, une répartition en grands agrégats qui entraînerait un surpâturage local et un épuisement rapide des ressources alimentaires.

Les Zèbres sont exclusivement des brouteurs d'herbe très exigeants vis-à-vis de l'eau. Pendant la période de sécheresse, la grosse majorité de la population migre vers les points d'eau permanents par des voies communes en empruntant les vallées restées humides. Le long de ces itinéraires de transhumance, il se forme de vastes rassemblements mais il n'existe pas de structure sociale spéciale à ces grands groupes. Les groupes familiaux, et ceux de célibataires, gardent leur intégrité même dans une bande de plus d'un millier d'individus.

*Le Cob de roseaux* vit également en groupes familiaux, mais ceux-ci paraissent moins permanents. La famille n'est bien individualisée que pendant la saison des pluies. Au début de la saison sèche, plusieurs d'entre elles ont tendance à se rassembler pour former des hardes mixtes de vingt à trente individus. Des couples se forment dans ces bandes mixtes, se reproduisent puis migrent vers une nouvelle aire familiale.

La formation des familles, des groupes mixtes et des couples semble cyclique et liée à des facteurs saisonniers.

### 3) LES SOCIÉTÉS HIÉRARCHISÉES.

Les Ongulés les plus sociables sont généralement des espèces d'habitats ouverts menant une existence nomade : le Renne et le Bison dans la région holarctique, les Gnous, Buffles et Elands en Afrique. Tous ces Ongulés se sont adaptés à un environnement qui exige d'eux des déplacements erratiques ou migratoires. Une des adaptations sociales à cette vie nomade est l'abandon du système territorial. Chez les Gnous nomades du Serengeti (Tanzanie), cette émancipation ne s'est pas complètement réalisée et les mâles reproducteurs qui accompagnent les troupeaux de femelles et de jeunes s'organisent les uns par rapport aux autres, pendant le rut, sur des territoires temporaires qui se déplacent en même temps que les troupeaux (Talbot et Talbot, 1963 ; Estes, 1969).

Dans la société hiérarchisée des Buffles et des Elands, les relations entre les individus sont régies par des rapports de dominance-subordination. Une hiérarchie par classe d'âge se superpose

généralement à la hiérarchie individuelle. Celle-ci ne s'exprime clairement que dans la classe des mâles adultes qui font valoir leurs droits par leur agressivité. Ils ne permettent à aucun autre mâle de couvrir une femelle mais leur intolérance n'est pas liée à un territoire fixe ou mouvant.

*Les Buffles.* Il existe deux types de groupements dans cette espèce :

a) des troupes mixtes composés de femelles, de jeunes et de mâles de tout âge. A l'intérieur de ces troupes, certains mâles sont dominants.

b) des mâles adultes, parfois solitaires, mais le plus souvent groupés en petites troupes, jusqu'à dix individus, rarement plus.

Troupes mixtes et mâles célibataires sont séparés écologiquement comme l'ont montré les recensements effectués sur nos itinéraires, mais il y a certainement des échanges entre les mâles célibataires et ceux des troupes.

Les Buffles sont très exigeants vis-à-vis de l'eau. Ils sont capables de couvrir de longues distances en un jour pour se déplacer d'un point d'eau à un autre. Lorsque les conditions sont favorables, un troupeau peut rester attaché à une aire vitale particulière à l'intérieur de laquelle il se fragmente et se reforme au gré des déplacements, des impératifs d'ordre écologique et sous l'action des prédateurs.

*L'Eland* est une espèce parfaitement adaptée à de fortes différences d'humidité. Il peut même vivre dans des régions semi-arides. Cette Antilope a aussi la possibilité de passer d'un régime presque exclusivement composé de plantes herbacées et de graminées à un régime à base de feuillage et de plantes grasses lorsque les conditions changent ou lorsque les Elands entrent en concurrence alimentaire avec d'autres brouteurs d'herbes.

Une troisième adaptation est l'abandon du système territorial et l'acquisition d'habitudes nomades. Au Parc National de l'Akagera, le troupeau mixte conduit par un vieux mâle dominant et la bande de mâles célibataires constituent les deux unités de base du système social.

La taille des troupes est très variable. L'effectif peut passer de trois individus, un mâle, une femelle et un jeune, à deux cents individus de différentes classes d'âge. Ces associations semblent très fluides et moins stables encore que chez les Buffles.

#### 4) LES HAREMS.

Ce type d'organisation sociale est basé sur la séparation des sexes. Mâles et femelles sont grégaires et forment deux types de harems :

a) le harem constitué d'un nombre très variable de femelles et de jeunes sous la conduite d'un mâle adulte ;

b) des bandes de mâles célibataires composées uniquement de mâles adultes et subadultes.

Le nombre d'individus que renferme une harde dépend de très nombreux facteurs : la densité de la population, la saison, les caractéristiques écologiques de l'environnement, les possibilités alimentaires de l'habitat et le degré de grégarisme de l'espèce. La séparation d'une population en harems et en bandes de mâles célibataires implique que le mâle dominant, associé à la harde de femelles, maintienne ses privilèges par son agressivité. Celle-ci est responsable de l'espacement entre les membres des deux groupes et s'exprime par tout un éventail de signaux et de rituels plus que par de véritables combats.

Le contrôle de l'agressivité chez les mâles adultes se fait selon deux modalités différentes :

a) la compétition entre les mâles a pour objet la possession d'une harde de femelles et le dominant défend les abords de son harem quelle qu'en soit la localisation.

b) la compétition entre mâles a pour objet la possession d'un territoire et la harde de femelles circule d'un territoire à l'autre, formant des associations plus ou moins stables avec les mâles territoriaux.

La stabilité de ces associations dépend pour une large part de la densité de la population, de la dispersion et de divers autres facteurs écologiques.

Au Parc de l'Akagera, l'organisation en harem est largement répandue. Elle est typique des Waterbucks, des Rouannes, des Topis et des Impalas (Monfort-Braham, 1972).

Chez *les Waterbucks* (Spinage, 1969 ; Kiley-Worthington, 1965) le mâle adulte devient territorial vers l'âge de six à sept ans. Il défend une aire située de préférence aux abords de l'eau et c'est à cet endroit que ses frontières sont défendues plus énergiquement que partout ailleurs.

Les femelles, grégaires, forment des troupes dont l'effectif peut varier de quelques individus à une trentaine. Elles sont erratiques et passent fréquemment d'un territoire à un autre.

Les mâles qui ne possèdent pas de territoire vivent séparés ou mêlés aux bandes de femelles et jeunes. Le mâle territorial est plus ou moins intolérant à leur égard suivant son état physiologique, les cycles de reproduction, etc.

Le système est un peu différent chez *la Rouanne* où une harde de femelles et un mâle s'associent sur un territoire pendant la période de reproduction. Lorsque les femelles ne sont pas en rut, la population est divisée en mâles adultes qui ont tendance à



s'isoler et en groupes mixtes composés de femelles, de jeunes et de mâles non territoriaux. Les territoires ont une grande taille, de l'ordre de plusieurs kilomètres carrés. La raison en est, vraisemblablement, le manque de compétition résultant d'une faible densité de population.

*Le Topi* est une espèce vivant dans les habitats ouverts, principalement dans les savanes herbeuses et dont la distribution dans le Parc de l'Akagera soulève certains problèmes intéressants.

Dans les plaines du centre du parc et dans les savanes du Mutura, les Topis se rencontrent en vastes troupeaux pouvant compter plusieurs centaines de membres. Après les pluies, ils quittent les plaines centrales pour se diriger vers le Mutura où ils passent toute la saison sèche. Il est possible, à cette époque, d'observer des concentrations de 1 500 à 2 000 têtes.

Par contre, dans le sud du parc, les Topis vivent en petites bandes de dix à vingt individus ; il n'y a pas de migration en saison sèche mais une certaine concentration qui fait qu'il est possible de trouver une centaine de Topis à un endroit. C'est à cette époque qu'a lieu la majorité des mises bas.

A l'âge de trois ans environ, le mâle devient territorial. La taille et la distribution des territoires dépend, pour une large part, du mode de dispersion de la population et, donc, des caractéristiques écologiques de l'habitat.

Dans les régions de faible densité et où l'espèce est très dispersée les mâles défendent un territoire dont la taille varie de un à plusieurs hectares. Ces territoires se distribuent d'une manière relativement homogène à travers tout l'habitat, tandis que les mâles non territoriaux sont refoulés dans des zones marginales où ils forment de petites bandes de célibataires. Leurs déplacements sont fonction d'une double tendance. La première, grégaire et sexuelle, les pousse à rejoindre les troupeaux de femelles et la seconde à se maintenir à une certaine distance du réseau de territoires où ils seront l'objet d'agressions de la part des mâles territoriaux.

Suivant la force relative de ces deux tendances et aussi suivant les impératifs écologiques, les mâles célibataires et les troupeaux de femelles et de jeunes sont plus ou moins séparés.

La population des femelles et jeunes est divisée en petites hardes qui se rassemblent cycliquement, comme nous l'avons signalé plus haut. La phase de regroupement correspond à la mise bas, tandis que la phase de dispersion atteint son maximum pendant le rut.

Les hardes de femelles circulent d'un territoire à l'autre mais elles peuvent former, avec les mâles territoriaux, des associations dont la stabilité dépendra de nombreux facteurs : écologiques, démographiques ou individuels. Parfois cette association peut durer plusieurs années.

Les territoires sont donc des aires défendues par un mâle adulte, suffisamment vastes pour fournir la nourriture à un harem pendant plusieurs mois de l'année. La reproduction a lieu sur le territoire et les jeunes qui accompagnent leur mère y sont élevés jusqu'à l'âge d'un an environ. Les jeunes mâles sont ensuite rejetés par le mâle adulte et rejoignent des bandes de célibataires.

La ségrégation des sexes est bien marquée et ne s'estompe que pendant la période de regroupement, au moment où les Topis se concentrent sur des plages d'herbes tendres, en saison sèche. L'agressivité des mâles territoriaux diminue alors et ceux-ci, pendant la période de mise bas, quittent volontiers leur territoire pour adopter un comportement grégaire et se joindre aux troupeaux mixtes.

Dans les régions à forte densité, comme par exemple dans les plaines centrales, le Topi a la possibilité de transformer un système de territoires individuels en un système plus complexe d'arènes de reproduction ou leks.

Les mâles territoriaux ne tendent plus à se distribuer d'une manière homogène, mais à se grouper en grappes sur des terrains permanents particulièrement favorables et choisis, de préférence, au confluent de deux ou plusieurs plaines.

La grappe de territoires la plus importante du parc se trouve dans la plaine de l'Uruwita, au niveau de sa rencontre avec la plaine de Kamakaba. Chaque année, une centaine de Topis s'y installent. Ils ne sont séparés les uns des autres que par une distance de vingt à trente mètres.

Il existe une autre arène entre les kilomètres 3,9 et 4,4 de l'itinéraire 4, mais elle est beaucoup plus petite et contient seulement une dizaine de territoires.

Les troupeaux de femelles, de jeunes et de mâles célibataires gravitent autour de l'arène de reproduction. La ségrégation est beaucoup moins marquée que dans la région des harems stables et les mâles célibataires entrent souvent en compétition avec les mâles territoriaux pour la possession d'une place sur l'arène. Il y a donc de nombreux échanges entre les célibataires et les mâles territoriaux.

Les femelles, lorsqu'elles sont en rut, quittent le troupeau pour entrer dans l'arène où a lieu l'accouplement. Elles ne s'installent jamais plus d'une journée sur le lek et ne forment pas d'association stable avec les mâles territoriaux.

Les petits territoires des arènes ne produisent pas assez de nourriture pour qu'un mâle s'y maintienne en permanence. Régulièrement les mâles quittent donc leur territoire pour chercher un complément de nourriture, visiter éventuellement les points d'eau et les salt-licks. Les terrains de nourrissage, situés à proximité des arènes, sont communautaires. Dès qu'ils ont quitté leur

territoire, les mâles ne manifestent plus d'agressivité et reprennent un comportement grégaire. La proportion de temps passé sur l'arène et sur les terrains neutres varie en fonction du rut, du nombre de femelles qui circulent sur l'arène, de l'intensité des motivations, de la saison, de l'heure, etc.

De ce qui précède, il ressort clairement que l'organisation sociale de certains grands Ongulés n'est pas rigide et conserve des possibilités considérables d'adaptation. Le Topi a un comportement territorial inné, mais l'expression de cette territorialité est remarquablement flexible.

Le système de harems dispersés est parfaitement adapté à un habitat en mosaïque et à une faible densité de population. Il permet une utilisation rationnelle de toutes les zones favorables et évite un surpâturage local.

Par contre le système des arènes de reproduction est très avantageux là où une forte densité d'animaux est confinée dans un milieu particulièrement favorable.

Les différences essentielles entre les deux systèmes sont les suivantes :

<i>Arènes</i>	<i>Grands territoires</i>
Distribution des mâles territoriaux en agrégats.	Distribution plus ou moins homogène des mâles territoriaux.
Formation de couples fugitifs, le temps nécessaire à l'accouplement.	Formation de harem stable.
Elevage des jeunes au sein d'une vaste agrégation.	Elevage des jeunes sur un territoire, au sein d'un harem.
Le territoire sert uniquement à la reproduction.	Le territoire sert à la reproduction mais fournit aussi la nourriture à un harem.
Le mâle ne passe qu'une petite partie de son temps sur son territoire.	Le mâle passe tout son temps sur le territoire sauf au moment des feux.
Reprise d'un comportement grégaire journalier.	Reprise d'un comportement grégaire saisonnier.
Forte compétition entre les mâles territoriaux.	Faible compétition entre les mâles territoriaux.
Pas ou peu de ségrégation des sexes, formation de troupes mixtes.	Ségrégation des sexes avec formation de harems et de bandes de célibataires.

*L'Impala*. Des études sur l'Impala ont été réalisées en différents endroits de l'Afrique de l'Est et en Rhodésie. (Dasmann et Mossman, 1962 b ; Schenkel, 1966 ; Leuthold, 1970). Elles font apparaître des différences dans l'organisation sociale de populations complètement séparées les unes des autres.

Dasmann et Mossman (1962), en Rhodésie du Sud, ont trouvé des groupements sociaux très variables : des troupes mixtes, des bandes de mâles de tous âges, des harems et des mâles solitaires. La proportion relative de ces différents groupements varie avec la saison. D'autre part ces deux auteurs suggèrent que le mâle Impala peut avoir un comportement territorial, du moins pendant la saison du rut.

En 1966 Schenkel observant les hardes d'Impalas dans la réserve de Mara-Masai, au Kenya, décrit un système social basé sur la séparation de la population en harems et en bandes de célibataires. La rivalité entre mâles a pour objet la possession d'une bande de femelles et Schenkel souligne qu'il n'y a pas d'intolérance territoriale chez les Impalas.

Pour clarifier la situation, Leuthold (1970) étudia deux populations voisines mais séparées écologiquement au Parc national de Nairobi (Kenya). La première vivait dans une région forestière et l'autre dans une savane ouverte avec quelques acacias et bosquets. Dans la forêt, les hardes sont plus petites mais la densité est plus importante. Leuthold a mis en évidence une rivalité entre mâles liée à une zone bien définie et non à la possession d'un harem. Dans la savane, par contre, où les hardes sont plus importantes, mais où la densité est plus faible, le comportement territorial n'est pas aussi net que dans la forêt, bien que les mâles adultes semblent sédentaires.

L'auteur suggère que les Impalas de sexe mâle sont territoriaux mais que l'expression de cette territorialité est affectée par la densité et la dispersion de la population et qu'elle peut être considérée comme un processus d'adaptation à un accroissement de la densité.

Dans le Parc de l'Akagera, les Impalas sont, de loin, les Ongulés les plus abondants. On peut les rencontrer partout, mais leur densité et leur dispersion varient fortement d'un habitat à l'autre. L'étude de la structure sociale comparée dans ces différentes zones doit donc permettre d'apprécier les interrelations entre structure sociale et pression démographique.

Dans les zones de faible densité, la population d'Impalas est divisée en unités. Chacune de celles-ci comprend une harde de femelles et jeunes, dirigée par un mâle adulte que Schenkel appelle « mâle dominant » (Schenkel, 1966). Cette bande est souvent suivie d'une bande de célibataires. Le mâle dominant entre en compétition avec l'un ou l'autre de ces célibataires pour la

possession du harem. Les différentes unités sont sédentaires. Cependant, à certaines périodes de l'année, elles deviennent erratiques ou migratrices. Cette situation est donc très semblable à celle décrite par Schenkel dans la réserve de Mara-Masai.

Là où la densité est plus forte comme, par exemple, dans les savanes boisées à *Acacia*, la structure sociale de base est le groupe mixte composé de plusieurs mâles de tous âges et de femelles avec leurs jeunes. Par moments, des mâles dominants s'écartent de la troupe mixte en entraînant quelques femelles grâce à des activités de rassemblement et à une agressivité plus importante envers leurs rivaux. Cette augmentation de l'agressivité se fait soit sous l'action de facteurs hormonaux, soit sous l'action de facteurs externes comme par exemple une diminution temporaire de la densité, soit le plus souvent, sous l'action combinée des deux facteurs.

La population a donc tendance, à partir du troupeau mixte, à se scinder en harems et en bandes de célibataires. Chaque mâle dominant est sédentaire, établi sur une aire vitale dont les frontières sont mal définies. Il y tolère la présence d'autres mâles tant que ceux-ci ne s'approchent pas du harem en deçà d'une distance de sécurité qui varie en fonction du quotient attaque-fuite, des conditions écologiques, de l'heure, du comportement des rivaux et de celui des femelles. Il faut alors distinguer une *aire vitale*, surface à l'intérieur de laquelle se déplace un mâle dominant, et un *périmètre de sécurité* ou espace effectivement défendu qui se déplace en même temps que le harem à l'intérieur de l'aire vitale.

Les bandes de femelles constituent une société dynamique et ne sont pas liées à un mâle particulier. Les groupes mixtes se reforment dès que diminue le quotient attaque-fuite.

Le long des dépressions lacustres de l'Akagera, la densité en Impalas atteint, à une certaine période de l'année, le chiffre de 200 à 500 individus par kilomètre carré. La proportion de groupements mixtes y est plus importante que partout ailleurs et l'on y rencontre plus de mâles solitaires que dans les autres parties du parc. Sous l'action de la pression démographique, la distance qui sépare deux mâles dominants est plus faible et l'aire vitale a tendance à se confondre avec le périmètre de sécurité. Les conflits entre voisins sont fréquents et les harems très instables. Cette situation est due aux nombreuses occasions de rencontre et au confinement dans un milieu restreint.

En même temps que l'aire vitale se comprime pour finalement se confondre avec le périmètre de sécurité, la rivalité entre mâles change d'objet. Ceux-ci, ne pouvant plus se déplacer sans rencontrer de rivaux, manifestent un comportement que l'on pourrait appeler « pseudo-territorial ». Les frontières défendues ne sont pas stables, mais plus ou moins élastiques. Elles varient avec

l'importance du quotient attaque-fuite qui fluctue lui-même en fonction de nombreux facteurs tant internes qu'externes. Dès que la pression démographique diminue, l'expression de cette pseudo-territorialité s'estompe au profit des activités de rassemblement et de défense du harem.

Des variations dans l'expression de la territorialité en fonction de facteurs démographiques et de l'environnement ont été remarquées chez le Gnou (Estes, 1969), et le Cob de Thomas (Buechner, 1963 ; Leuthold, 1966). Les Gnous migrateurs du Serengeti ont développé un système de territoires temporaires et mouvants, tandis que dans la population sédentaire du cratère de Ngorongoro, ils font preuve d'un comportement territorial semblable à celui du Topi. Dans certaines conditions écologiques, les Cobs de Thomas peuvent transformer un système de harems avec territoires individuels en un système beaucoup plus complexe comportant des arènes de reproduction.

En conclusion, l'étude des structures sociales des Ongulés montre que celles-ci ne sont pas fixées d'une manière rigide, mais peuvent, au contraire, s'adapter aux conditions du milieu. La possibilité de transformer un système social lorsque la densité augmente, constitue un grand pouvoir d'adaptation à différents milieux.

#### SUMMARY

Population ecology of wild ungulates has been studied during two consecutive years (September 1968 - August 1970) in the Akagera National Park, Rwanda.

Counts have been made four times a month on six line-transects using a technique similar to that of Lamprey (1963-64).

Each of the 13 more common species has its own ecological preferences, and no inter-specific competition occurs (Table I).

Average densities and standing crop biomasses are given for each of the major habitats of the area (Tables II, III, IV). The densities of sedentary species are remarkably stable from year to year.

Average standing crop biomasses (fresh weight) range from 2705 Kg/Km<sup>2</sup> in the Mutara grasslands to 28.286 Kg/Km<sup>2</sup> in the tree savanas of the plains. Seasonal fluctuations are due to the seasonal breeding of some species and seasonal migrations of others.

Data are given on the sex-ratio and age-ratio of the major species. Their social structure is described. Habitat is shown to influence social structure in the Topi and the Impala. Both species have different patterns of population dispersion and social grouping in different vegetation types.

Among impalas, and apparently also among topis, the percentage of young of the year and juvenile individuals is smaller in areas of high population density.

#### REMERCIEMENTS

Il m'est particulièrement agréable, au terme de ces deux années d'enquêtes, de remercier ici tous ceux qui ont permis la réalisation de ce travail.

Ma gratitude va tout particulièrement au Professeur F. BOURLIÈRE, président du Programme Biologique International, qui n'a cessé de nous conseiller dès avant notre départ et pendant toute la période de rédaction. Grande aussi notre dette envers le Professeur RUWET qui, ne se contentant pas d'en être l'instigateur, nous a témoigné son amitié pendant toute la durée de notre mission et a bien voulu examiner le manuscrit de notre étude.

Monsieur le Recteur DUBUISSON n'a pas cessé de manifester de l'intérêt pour nos recherches et n'a rien ménagé pour en faciliter l'exécution.

A la Fondation FULBEAC, nous avons trouvé auprès de Madame COPPIN, chef de travaux, et de Madame DUMONT, le plus sympathique accueil.

En Afrique, nous avons bénéficié d'un accueil chaleureux auprès de Monsieur SAUVENIER, directeur de la Géorwanda, qui nous a accordé l'hospitalité pendant plus de deux ans.

Le Docteur TROUPIN et Monsieur BOUXIN, licencié en botanique, nous ont fait profiter de leur expérience de la flore et se sont chargés de la détermination botanique des principales espèces sur nos itinéraires échantillons. Nous les en remercions vivement.

Nous avons trouvé auprès de Monsieur VERHULST, conseiller à la chasse et à la protection de la nature au Ministère de l'Agriculture à Kigali, et du Docteur VANDEWEGHE, ornithologue dont la réputation n'est plus à faire, une même compréhension de la nature.

Nous ne saurions oublier non plus ceux qui, sous le soleil comme sous la pluie, ont été nos fidèles compagnons pendant toute notre étude. Nous citerons Léonard KASIMBAYA, Damien TWAGIRAYESU et Joseph RUSHIGANJIKA, décédé malheureusement depuis.

Nous avons enfin particulièrement apprécié l'aide apportée par le Ministère de l'Agriculture à Kigali dont plusieurs membres ont parfaitement compris tout l'intérêt scientifique et économique des Parcs Nationaux.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ARCHER, J. (1970). — Effects of population density on behaviour in rodents. In : *Social Behaviour in Birds and Mammals*, Edited by J.-H. Crook, London-New York, pp. 169-210.
- BOURLIÈRE, F. et VERSCHUREN, J. (1960). — *Introduction à l'écologie des Ongulés du Parc National Albert*. Bruxelles, Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge, 158 p., 53 pl.
- BUECHNER, H.K. (1963). — Territoriality as a behavioral adaptation to environment in Uganda kob. *Proc. XVI Int. Congr. Zool.*, 3 : 59-63.
- CHILD, G. (1964). — Growth and ageing criteria of impala, *Aepyceros melampus*. *Occ. Pap. Nat. Mus. Sth. Rhod.*, n° 276 : 128-135.
- CROOK J.H. and GARTLAN J.S. (1966). — Evolution of primate societies. *Nature*, 210 : 1.200 - 1.203.
- DASMANN, R.F. and MOSSMAN, A.S. (1962). — Population studies of impala in southern Rhodesia. *J. Mammal.*, 43 : 375-395.

- DE VORE, I. (1963). — A comparison of the ecology and behaviour of monkeys and apes. In : *Classification and Human Evolution*, Edited by S.L. Washburn, Aldine, Chicago.
- DE VOS, A. et DOWSETT, R.J. (1966). — The behaviour and population structure of three species of the genus *Kobus*. *Mammalia*, 30 : 30-55.
- DOWSETT, R.J. (1966). — Wet season game populations and biomass in the Ngoma area of the Kafue National Park. *Puku*, 4 : 135-145.
- ESTES, R.D. (1969). — Territorial behavior of the wildebeest (*Connochaetes taurinus* Burchell, 1823). *Z. Tierpsychol.*, 26 : 284-370.
- FOSTER, J.B. and KEARNEY, D. (1967). — Nairobi National Park census, 1966. *E. Afr. Wildl. J.*, 5 : 112-120.
- FRECHKOP, S. (1944). — *Mammifères*. Exploration du Parc National de la Kagera. Bruxelles. Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge, 57 p.
- KILEY-WORTHINGTON, M. (1965). — The waterbuck in East Africa. *Mammalia*, 29 : 177-204.
- KLINGEL, H. (1967). — Soziale Organisation und Verhalten freilebender Steppenzebras. *Z. Tierpsychol.*, 24 : 580-624.
- 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 Masai steppe in Tanganyika. *E. Afr. Wildl. J.*, 2 : 1-46.
- LARUELLE, J. (1961). — Les grandes catenas du Parc National de la Kagera. Note Préliminaire. *Pédologie*, 11 : 158-216.
- LEBRUN, J. (1955). — *Esquisse de la végétation du Parc National de la Kagera*. Institut des Parcs Nationaux du Congo belge. Expl. Parc National Kagera, Mission J. Lebrun, 1937-1938, 2, 90 p.
- LEUTHOLD, W. (1966). — Variations in territorial behavior of Uganda kob *Adenota kob thomasi* (Neumann 1896). *Behaviour*, 27 : 214-257.
- LEUTHOLD, W. (1970). — Observations of the social organization of impala. *Z. Tierpsychol.*, 27 : 693-721.
- LONGHURST, W.M. (1958). — *Progress Report n° 3. Wildlife research in Uganda (Covering Period April 1 through September 15, 1958)*. Entebbe Game et Fisheries Department, 42 p.
- MONTFORT, A. (1972). — *Etude des préférences écologiques de quelques Ongulés du Rwanda oriental : Densités, biomasses et productivité des grands Ongulés du Parc National de l'Akagera*. Thèse de Doctorat. Faculté des Sciences de Liège.
- MONFORT-BRAHAM, N. (1972). — *Contribution à l'étude des structures sociales et du comportement des Ongulés du Parc National de l'Akagera : Topi Damaliscus korrigum Ogilbey, Impala (Aepyceros melampus Matschie)*. Thèse de Doctorat. Faculté des Sciences de Liège.
- PIENAAR, U. de V. (1969). — Observations on developmental biology, growth and some aspects of the population ecology of African Buffalo (*Synceus caffer caffer* Spaarman) in the Kruger National Park. *Koedoe*, 12 : 29-52.
- POSSELT, J. (1963). — *Rhod. J. Agric. Res.*, 1 : 81-87.
- ROETTCHE, D. and HOFMANN, R.R. (1970). — The ageing of impala from a population in the Kenya Rift Valley. *East Afr. Wildl. J.*, 8 : 37-42.
- SCHENKEL, R. (1966). — On sociology and behaviour in impala *Aepyceros melampus suara* Matschie. *Z. Säugetierkunde*, 31 : 177-205.
- SPINAGE, C.A. (1967). — Ageing the Uganda waterbuck *Kobus defassa ugandae* Neumann. *East African Wildl. J.*, 5 : 1-17.
- SPINAGE, C.A. (1969). — Territoriality and social organization of the Uganda defassa waterbuck. *J. Zool.*, 159 : 329-361.



- SPINAGE, C.A. (1970). — Population dynamics of waterbuck. *Journal of Animal Ecology*, 39 : 51-78.
- TALBOT, L.M. and TALBOT, M.H. (1963). — The wildebeest in western Massailand, East Africa. *Wildl. Monogr.*, 12, 88 p.
- 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.* Inst. Nat. de Rech. Sc. Butare, Rép. Rwandaise, Publ. n° 2, 285 p.
- VERHEYEN, R. (1954). — *Monographie éthologique de l'hippopotame.* Bruxelles, Institut des Parcs Nationaux du Congo belge, 91 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.
- VERSCHUREN, J. (1965). — *Contribution à l'écologie des grands Mammifères. Exploration du Parc National de la Kagera. Deuxième Série : 1.* Institut des Parcs Nationaux du Congo et du Rwanda, Bruxelles, pp. 3-66.
- WILSON, V.J. and CHILD, G.F.T. (1964). — Notes on bushbuck (*Tragelaphus scriptus*) from a tsetse fly control area in Northern Rhodesia. *Puku*, 2 : 118-128.
- WILSON, V.J. and ROTH, H.H. (1967). — The effects of tsetse control operations on common duiker in Eastern Zambia. *E. Afr. Wildl. J.*, 5 : 53-63.