

LES POPULATIONS
D'ONGULES SAUVAGES AFRICAINS :
CARACTERISTIQUES ECOLOGIQUES
ET IMPLICATIONS ECONOMIQUES *

par F. BOURLIERE (Paris)

L'Afrique tropicale a été réputée de tous temps pour la richesse de sa faune d'Ongulés, mais il a fallu attendre les recherches systématiques de ces dernières années pour réaliser l'importance de ce phénomène et en préciser les particularités. L'objet de cette note n'est pas de résumer les résultats des études de populations entreprises principalement dans l'est et le centre du continent africain ; le nombre limité de pages dont dispose chaque rapporteur à la conférence d'Arusha ne le permettrait pas. Nous nous bornerons donc à passer en revue quelques-unes des caractéristiques écologiques fondamentales des populations d'animaux-gibier révélées par ces travaux et à insister sur leurs éventuelles implications économiques.

Densités de peuplement et biomasses en Ongulés sauvages des différents habitats africains. — Les dénombrements effectués dans différents parcs et réserves d'Afrique orientale et méridionale (tableaux 1 à 5) ont permis de calculer les densités globales de peuplement de ses « zones témoins » maintenues plus ou moins complètement à l'abri des « interventions humaines ». Malgré leur inégale valeur (certains de ces chiffres ne reposent que sur une seule estimation numérique alors que d'autres sont la moyenne de plusieurs recensements successifs), ces résultats montrent d'emblée les grandes différences de densités de peuplement existant entre différentes régions d'une part, et entre les différents habitats d'une même région d'autre part. C'est ainsi que nous rencontrons ± 34 animaux au km² au Parc Albert (Plaine

* Version amplifiée d'un rapport présenté à la Conférence d'Arusha sur la Conservation de la Nature et de ses ressources dans les Etats Africains modernes, 5-12 septembre 1961.

des Rwindi-Rutshuru), ± 36 animaux au km² au Serengeti et ± 67 animaux par km² au Nairobi National Park. Dans la plaine du sud du lac Edouard elle-même, la densité de peuplement varie avec le type de couvert végétal ; elle est de 17 à 18 Ongulés au km² en savanes boisées et à fourrés, contre 77 à 86 Ongulés au km² en savanes basses ouvertes. Mais ces chiffres sont, à eux seuls, insuffisants pour apprécier ce que les éleveurs appellent la « charge pastorale » des différentes formations végétales. Pour cela, il faut calculer la biomasse en multipliant le nombre d'individus de chaque espèce avec le poids minimum des adultes. Ainsi la sur-estimation qu'entraîne l'attribution aux jeunes d'un poids minimum d'adulte est à peu près compensée par la sous-estimation du poids des individus les plus âgés. Les résultats ainsi obtenus pour différentes régions d'Afrique tropicale sont comparés dans le tableau 7.

On y constate d'emblée deux faits de la plus grande importance. En premier lieu, les « charges pastorales » en Ongulés sauvages des différentes régions d'Afrique sont extrêmement variables et ces variations sont encore beaucoup plus fortes que celles de la densité globale de peuplement. Au Sahara et dans la steppe pré-désertique les biomasses sont très faibles, de 0,3 à 190 kg par km². Dans les steppes plus ou moins boisées d'Afrique méridionale et orientale, ainsi que dans la mosaïque forêt-savane du Sud du Kivu, elles oscillent déjà entre 4 et 6 tonnes/km². Dans les savanes à *Acacia* du Kenya, elles atteignant 15 tonnes/km². Dans les savanes de l'Ouest de l'Ouganda et du Nord du Kivu enfin, en limite de la forêt congolaise, les biomasses parviennent aux chiffres records de 18 à 31 tonnes au km². En forêt dense occidentale, la « charge pastorale » d'Ongulés est, semble-t-il, infime (tableau 6).

Le second fait qui saute aux yeux à la lecture de ce tableau est le caractère unique de telles biomasses, comparativement aux autres parties du monde. Il est bon de rappeler à ce propos quelques chiffres. Dans les prairies nord-américaines, seul autre habitat capable de rivaliser avec l'Afrique quant à sa richesse en Ongulés sauvages, la « charge pastorale » devait être de $\pm 3,5$ tonnes au km² (1). Les « deer forests » d'Ecosse hébergent une biomasse de Cerfs de l'ordre d'une tonne/km² (LOWE,

(1) La prairie en bon état de la Bison Range National Reserve (Wyoming) abritait en août 1960, sur ses 75 km², 425 bisons, 75 Wapitis, 325 *Odocoileus hemionus*, 200 *Odocoileus virginianus*, 100 *Antilocapra americana* et 100 *Ovis canadensis*.

TABLEAU 1

Densité de peuplement et biomasses des Ongulés
des savanes de la plaine des Rwindi-Rutshuru,
d'après les moyennes de 6 recensements au Parc National Albert,
en 1959

Espèces	Poids adulte en kg	Effectifs recensés sur 600 km ²	Densités au km ² (*)	Biomasses en kg par km ² (*)
Eléphants	3.000	1.026	1,7	5.100
Hippopotames	1.400	4.800	8	11.200
Buffles	500	7.402	12,3	6.150
Topis	130	1.199	2,0	260
Waterbucks	150	760	1,26	195
Cobs de Buffon	70	4.976	8,3	581
Cobs de roseaux (<i>Redunca</i>)	40	61	0,10	
Antilopes harnachées ...	50	53	0,09	
Silvicapres de Grimm ..	10	1	—	
Phacochères	70	603	1	70
Hylochères	140	35	0,05	
				> 23.556 kg

* Dans ce tableau, comme dans les suivants, il suffira de multiplier ces chiffres par 2,5 pour obtenir les valeurs par square-mile.

TABLEAU 2

Densité de peuplement et biomasses
des principales espèces d'Ongulés du Queen Elisabeth National Park,
d'après l'estimation de BERE, 1960

Espèces	Poids adulte en kg	Effectifs estimés sur 1.670 km ²	Densité au km ²	Biomasses en kg par km ²
Eléphants	3.000	2.500	1,5	4.500
Buffles	500	12.000	7,2	3.600
Hippopotames	1.400	12.000	7,2	10.080
Phacochères	70	1.500	0,9	63
Waterbucks	150	2.400	1,4	210
Cobs de Buffon	70	3.500	2,1	147
Topis	130	2.600	1,5	195
				> 18.795 kg

TABLEAU 3

Densités de peuplement et biomasses
des Ongulés du Nairobi National Park,
d'après les moyennes de 12 recensements de S.I. ELLIS, 1960-1961

Espèces	Poids adulte en kg	Effectifs recensés sur 116 km ²	Densités au km ²	Biomasses en kg par km ²
Zèbres	290	1.929	16,6	4.814
Gazelles de Grant	60	367	3,2	192
Gazelles de Thomson ..	22	323	2,8	62
Waterbucks	150	128	1,1	165
Impalas	60	655	5,6	336
Antilopes harnachées ...	50	14	0,1	5
Gnous	200	2.757	23,8	4.760
Girafes	1.200	93	0,8	960
Phacochères	70	230	2	140
Hippopotames	1.400	4	0,03	42
Kongonis	140	1.220	10,5	1.470
Elands	300	56	0,5	150
Cephalophe de Grimm ..	10	4	0,03	0,3
Rhinocéros	1.300	11	0,09	117
Cobs de roseaux (2 sp.) .	40	6	0,05	2
Dik-diks	5	2	0,01	0,05
Steenbocks	15	1,5	0,01	0,15
				13.215 kg

TABLEAU 4

Densités de peuplement et biomasses
des Ongulés des savanes du Serengeti,
d'après le recensement aérien des GRZIMEK, en janvier 1958

Espèces	Poids adulte en kg	Effectifs recensés sur 10.000 km ²	Densités au km ²	Biomasses en kg par km ²
Gazelles de Grant et de Thompson ..	40	194.654	19,5	780
Gnous	200	99.481	9,9	1.980
Zèbres	290	57.199	5,7	1.653
Topis	130	5.172	0,5	65
Elands	300	2.452	0,2	60
Impalas	60	1.717	0,2	100
Buffles	500	1.813	0,2	100
Kongonis	140	1.285	0,1	14
Girafes	1.200	837	0,08	96
Waterbucks	150	284	0,02	3
Oryx	200	115	0,01	2
Eléphants	3.000	60	0,006	18
Hippotragues	250	57	0,006	1
Rhinocéros	1.300	55	0,006	8
				> 4.692 kg

TABLEAU 5

Densités de peuplement et biomasses des Ongulés sur la Study area,
Henderson Ranch, W. Nicholson, Southern Rhodesia, 1959-1960,
d'après l'estimation de DASMANN et MOSSMAN

Espèces	Poids adulte en kg	Effectifs estimés sur 125 km ²	Densités au km ²	Biomasses en kg par km ²
Impalas	60	2.100	16,8	1.008
Zèbres	290	730	5,8	1.682
Steenbucks	15	200	1,6	24
Phacochères	70	170	1,4	98
Grands Koudous	250	160	1,3	325
Gnous	200	160	1,3	260
Girafes	1.200	90	0,7	840
Cephalophes	10	80	0,6	6
Waterbucks	150	35	0,3	45
Buffles	500	30	0,2	100
Elands	300	10	0,08	24
Klipspringers	10	10	0,08	1
Potamochères	70	10	0,08	5
Sharpe's grysbucks		?		
Antilopes harnachées ...		?		
				> 4.418 kg

TABLEAU 6

Densités de peuplement et biomasses
des principaux Mammifères
observés dans la Tano Nimri Forest Reserve, Ghana,
de février à mai 1954, d'après COLLINS, 1959

Espèces	Poids adulte en kg	Effectifs observés sur 250 km ²	Densités au km ²	Biomasses en kg par km ²
<i>Philantomba maxwelli</i> ..	8	79	0,31	2,48
<i>Cephalophus dorsalis</i> ...	20	38	0,15	3
<i>Neotragus pygmaeus</i>	4	7	0,03	0,12
				5,60 kg
<i>Colobus polykomos</i>	10	916	3,6	36
<i>Colobus badius</i>	8	621	2,4	19
<i>Cercopithecus diana</i>	5	144	0,57	2,8
<i>Cercopithecus mona</i>	5	127	0,50	2,5
<i>Cercocebus torquatus</i> ..	8	83	0,33	2,6
<i>Colobus verus</i>	4	5	0,02	0,08
<i>Pan troglodytes</i>	40	22	0,09	3,6
				66,6 kg
Sciuridae	?	nombreux	?	?
<i>Manis</i> sp	2	48	0,02	0,04
Porc-épics (<i>Hystrix cristata</i> ?) ...	20	38	0,15	3
				> 3,4 kg

TABLEAU 7

Comparaison du nombre d'espèces et des biomasses d'Ongulés au km² dans différents habitats africains

Localités	Type de Végétation	Nombre d'espèces d'Ongulés	Biomasses en kg/km ²	Type de recensement T = ter. A = aérien	Surfaces recensées (en km ²)	Années	Auteurs
Sahara (Rio del Oro)	Reg à Salsolacées	1	0,3	T	100	1955	Valverde
»	Reg à <i>Aizoon</i> après pluie	2	190	T	100	1955	Valverde
Sahara (Mauritanie)	Erg du Majâbat al Koubra	1	5 et 20	T	1.360 et 816	1960	Monod
Tchad (Ouest de Oum-Chabouba)	Steppe sub-désertique	4	80	T	1.200	1961	Dragesco
Southern Rhodesia	Open mopane woodland	15	4.418	T	125	1959-60	Dasmann et Mossmann
Tanganyika (Serengeti)	Steppe et savane à épineux	15	4.692	A	± 10.000	1958	Grzimek
Tanganyika-Kenya (Serengeti-Mara)	id.	> 8	> 4.865	A	38.700	1961	Stewart et Talbot
Sud Kivu (Luama)	Mozaïque forêt savane	> 5	> 5.800	T	75	1953-54	Pirlot
Tanganyika (Tarangire G.R.)	Savane à épineux	> 12	> 12.261	T	?	1959	Lamprey
Kenya (Nairobi National Park)	Steppe masai (overgrazed)	18	13.215	T	116	1960-61	Ellis
Kenya	Savane à <i>Acacia</i>	?	15.760	T	?	1960	Talbot
Uganda (Queen Elizabeth N. P.)	Totalité du Parc. Savane ouverte et à buissons	11	18.795	T	1.670	1960	Bere
	(Undergrazed area)	7	11.100	T	30	1956-57	Petrides
	(Moderately overgrazed area)	9	13.360	T	14	1956-57	Petrides
	(Severely overgrazed area)	8	31.028	T	23	1956-57	Petrides
Nord Kivu (Parc Albert)	Savane ouverte en bordure de forêt (en partie surpâturée).	11	23.556	T	600	1959	Bourlière et Verschuren
Ghana (Tano Nimri Forest Reserve)	Forêt dense humide	3	5	T	250	1954	Collins

1961). La « forêt primitive » de la montagne de Pol'ana en Slovaquie n'abrite que ± 500 kg/km² de Mammifères herbivores (TURCEK, 1953) et les grands troupeaux d'Antilopes saïga des steppes du sud de l'U.R.S.S. ne représentent qu'une biomasse de ± 350 kg/km² lors des concentrations hivernales (BANNIKOV, 1961). Dans les « Barren-grounds » du grand Nord canadien, les caribous donnent une biomasse de ± 800 kg/km² (BANFIELD, 1954). Nulle part au monde, on ne trouve donc autant de Kg à l'hectare de protéines « sauvages » que dans les savanes africaines.

Richesse spécifique des faunes d'Ongulés sauvages de savane. — Comme l'ont souligné J. LEBRUN (1947) et F. DARLING (1960), la cause essentielle des valeurs élevées des biomasses au km² indiquées dans les pages précédentes, réside dans la *variété des faunes d'Ongulés* cohabitant dans les différentes régions « ouvertes » de l'Afrique tropicale. Il n'est pas rare de rencontrer 10 à 20 espèces vivant ensemble, comme on peut le voir sur les tableaux ci-joints. Or, chacun de ces animaux exploite, en quelque sorte, une catégorie différente des aliments végétaux produits par le milieu. Les pousses tendres sont broutées par les petites antilopes, les buissons épineux sont mangés par les rhinocéros noirs, le feuillage des acacias de taille moyenne est consommé par les girafes... et les éléphants sont capables d'absorber à peu près n'importe quoi — petites branches, feuilles, fruits et herbes diverses, y compris certaines dont ne veulent pas les autres espèces. Ainsi la « charge totale » des herbivores est-elle répartie sur la totalité de la biomasse végétale et non concentrée sur un seul de ses constituants (le tapis graminéen), comme dans le cas du bétail domestique. L'utilisation des aliments végétaux par les Ongulés sauvages des savanes africaines est d'ailleurs si parfaite qu'ils constituent l'élément « consommateur » dominant de cette biocoenose et ne laissent place qu'à peu de compétiteurs herbivores, parmi les Vertébrés du moins. C'est ainsi que dans les savanes basses de la plaine des Rwindi-Rutshuru, la biomasse des Rongeurs et Lagomorphes ne dépasse pas 137 kg/km² (contre 20.485 kg/km² pour les Ongulés vivant au même endroit), alors que dans les steppes argileuses d'Outre Volga, il peut y avoir 32.500 Sousliks et Campagnols par km² contre 0,4 Antilope saïga seulement (FORMOZOV et KODACHOVA, 1961) !

Une autre cause éventuelle de l'importance de la « charge pastorale » en Ongulés sauvages des savanes est-africaines réside aussi dans « l'efficacité nutrition-

nelle » des espèces en question. Le fait que la plupart d'entre elles ont un tractus digestif moins développé (de 36,8 à 49,4 % du poids total) que les Ongulés domestiques de poids comparable (chez lesquels il est généralement supérieur à 50 %) implique qu'ils utilisent en général mieux les aliments végétaux que ces derniers (L. M. TALBOT, H. P. LEDGER et W. J. A. PAYNE, 1961).

Taux de renouvellement des populations d'Ongulés sauvages de savane. — Nos connaissances sur ce point sont encore assez maigres et il faudra établir les vitesses de croissance, la fécondité et la durée moyenne de vie de chaque espèce dans chaque type d'habitat avant d'essayer de tirer des conclusions pratiques permettant une exploitation rationnelle des populations, sans danger de voir décliner ces dernières.

Dès maintenant, cependant, une constatation s'impose. Les plus fortes biomasses observées (O. OUGANDA et N. KIVU) correspondent toujours à des peuplements d'Ongulés où 70 % du tonnage au moins sont représentés par deux espèces de forte taille à croissance lente et à maturité tardive, l'Eléphant et l'Hippopotame. Dans de tels cas, le renouvellement de la population est donc lent. Dans les « charges » moyennes (savanes et steppes du Kenya, du Tanganyika et des Rhodésies), la situation est bien différente : les Ongulés de petite taille, à croissance rapide et à maturité sexuelle précoce, y sont en très grande majorité et les espèces pesant plus d'une tonne ne représentent plus qu'un pourcentage infime de la biomasse totale. En ce cas, le renouvellement de la population est très rapide, d'autant plus que la meilleure « efficacité nutritionnelle » dont nous avons fait état précédemment permet une augmentation journalière de poids généralement supérieure (tableau 8) à celle des espèces domestiques (TALBOT, 1961).

Nomadisme et migration. — La mobilité des divers Ongulés africains varie beaucoup, non seulement d'une espèce à l'autre, mais encore d'un habitat à l'autre pour une même espèce. Au Parc Albert, un éléphant marqué a séjourné plusieurs années de suite dans un rayon de quelques dizaines de kilomètres, alors que des déplacements saisonniers importants et assez réguliers ont été observés chez ses congénères du Murchison Falls National Park et de la Garamba. Les migrations des gnous et des zèbres du Serengeti sont massives et spectaculaires, alors que ces animaux sont beaucoup moins mobiles au Parc Kruger. Tous ces déplacements sont essentiellement motivés par les variations saisonnières

TABLEAU 8

Gains de poids vif par 24 heures du bétail domestique et des Ongulés sauvages
sur les terres paturables de l'est-africain (TALBOT, 1961)

Espèces	Gains de poids vif par jour (en kg)	Période (en mois)	Poids moyens des adultes (kg)	Age approximatif auquel le poids adulte est atteint (en mois)
Gazelle de Thomson ..	0,06	10	18,6 —	18
	0,04	15	24,0	
Impala	0,12	10	45,8 —	24
	0,09	18	59,4	
Gazelle de Grant	0,12	10	45,8 —	24
	0,10	18	66,2	
Topi	0,20	12	114,3 —	30
	0,15	24	132,4	
Kongoni	0,23	12	122,5 —	30
	0,18	24	150,6	
Gnou	0,24	12	163,3 —	45
	0,20	24	208,7	
	0,19	30		
Eland du Cap	0,24	48	283,5 — 376,5	?
Mouton domestique ...	0,05	18	20,0 — 45,4	18
Bœuf domestique	0,14		158,8 — 453,6	60

des ressources végétales, mais ils sont également conditionnés par la remarquable résistance de beaucoup d'espèces sauvages au manque d'eau libre. Ceci leur permet des déplacements au long cours dont est incapable le bétail domestique qui ne peut guère rester plus de 2 à 3 jours sans boire.

**

Telles sont les principales constatations qui se dégagent des premières recherches écologiques systématiques faites sur les populations d'Ongulés sauvages africains. Elles font soupçonner l'existence de remarquables adaptations physiologiques, grâce auxquelles les populations de ces animaux paraissent infiniment plus prospères que celles de leurs congénères domestiques. Eleveurs et Nutritionnistes se doivent d'en tenir compte.

AUTEURS CITES

- ANSELL, W.F.H. (1960). — The breeding of some larger mammals in Rhodesia. *Proc. Zool. Soc. London*, 134 : 251-274.
- BANFIELD, A.W.F. (1954). — Preliminary investigation of the Barren Ground Caribou. *Wildlife Management Bulletin*, Series 1, n° 10, 72 + 112 p.
- BANNIKOV, A.G. (1961). — L'écologie de *Saiga tatarica* L. en Eurasie, sa distribution et son exploitation rationnelle. *La Terre et la Vie*, 108 : 77-85.
- BERE, R.M. (1960). — An outline survey of the status of the major mammal species (and the Crocodile) in the Uganda National Parks in 1960. *Report and Accounts of the Trustees of the Uganda National Parks, for the year ended 30th June, 1960*. Pp. 13-49.
- BOURLIÈRE, F. et VERSCHUREN, J. (1960). — *Introduction à l'écologie des Ongulés du Parc National Albert*. Bruxelles, 158 pages, 53 planches.
- COLLINS, W.B. (1959). — *The perpetual forest*. Philadelphia, New-York, Lippincott, 288 p.
- DARLING, F.F. (1960). — *Wild life in an african territory*. Oxford VIII et 160 p.
- DASMAN, R.F. et MOSSMANN, A.S. (1961). — Commercial utilization of game mammals on a Rhodesian ranch. *Paper presented at the annual meeting of the Wildlife Society, California Section ; Davis, California, January 1961*. 11 pages dactylographiées.
- FORMOZOV, A.N. et KODACHOVA, K.S. (1961). — Les Rongeurs vivant en colonies dans la steppe eurasiennne et leur influence sur les sols et la végétation. *La Terre et la Vie*, 108 : 116-129.
- GRZIMEK, M. et GRZIMEK, B. (1960). — Census of plains animals in the Serengeti National Park, Tanganyika. *J. Wildlife Management*, 24 : 27-37.

- LAMPREY, H.F. (1960). — In : *Annual Report of the (Tanganyika) Game Department*. Dar es Salaam pp. 1-17.
- LEBRUN, J. (1947). — *La végétation de la plaine alluviale au sud du lac Edouard*. Bruxelles, 800 p., 52 pl., 2 cartes.
- LOWE, V.P.W. (1961). — A discussion on the history, present status and future conservation of Red Deer (*Cervus elaphus* L.) in Scotland. *La Terre et la Vie*, 108 : 9-40.
- MONOD, Th. (1960). — *Patrouille Majâbat 1959-60. Rapport préliminaire*. IFAN, Dakar. 19 pages dactylographiées, 2 figures, 5 cartes.
- PETRIDES, G.A. (1961). — Ecological Research as a basis for wildlife Management in Africa. *Paper presented at the CCTA IUCN Symposium on the Conservation of Nature and Natural Resources in modern African States - Arusha* - 11 pages dactylographiées.
- PIRLLOT, P. (1956). — Recensement de grands Mammifères dans la plaine de la Luama. *Bulletin agricole du Congo Belge*. 47 : 341-366.
- RATTRAY, J.M. (1960). — *Tapis graminéens d'Afrique*. Rome, FAO, *Etudes Agricoles*, n° 49, XI et 170 pages, 1 carte en couleurs au 1:10.000.000.
- STEWART, D.R.M. et TALBOT, L.M. (1961). — Loita-Mara-Serengeti aerial survey. *Departmental Report*, 4 pages dactylographiées, 5 cartes, 4 tables.
- TALBOT, L.M. (1961). — Comparison of the efficiency of wild animals and domestic livestock in utilization of east african vegetation. *Paper presented at the CCTA/IUCN Symposium on the Conservation of Nature and natural resources in modern african states, Arusha, 5-12 september 1962*.
- TALBOT, L.M. ; LEDGER, H.P. et PAYNE, W.J.A. (1961). — The possibility of using wild animals for animal production on east african rangeland, based on a comparison of ecological requirements and efficiency of range utilization by domestic livestock and wild animals. *Report presented at the Lake Manyara Conference*, 9 pages dactylographiées.
- TURCEK, F. (1953). — Ecological analysis of the bird and mammalian population of a primeval forest on the Pol'ana mountain (Slovakia). *Bull. Intern. Acad. Tchèque Sci.*, 53 : 81-105.
- VALVERDE, J.A. (1957). — *Aves del Sahara español (Estudio ecologico del Desierto)*. Madrid, 487 p., 118 fig. Complété par des renseignements inédits aimablement fournis par l'auteur.