

DK 509212

BA-TH948



**DIPLOME D'ETUDES APPROFONDIES**

**ECOLOGIE**



## **Structuration des peuplements d'ongulés : un test du rôle de la compétition interspécifique par les mégaherbivores**

**Mémoire présenté par : Marion VALEIX**

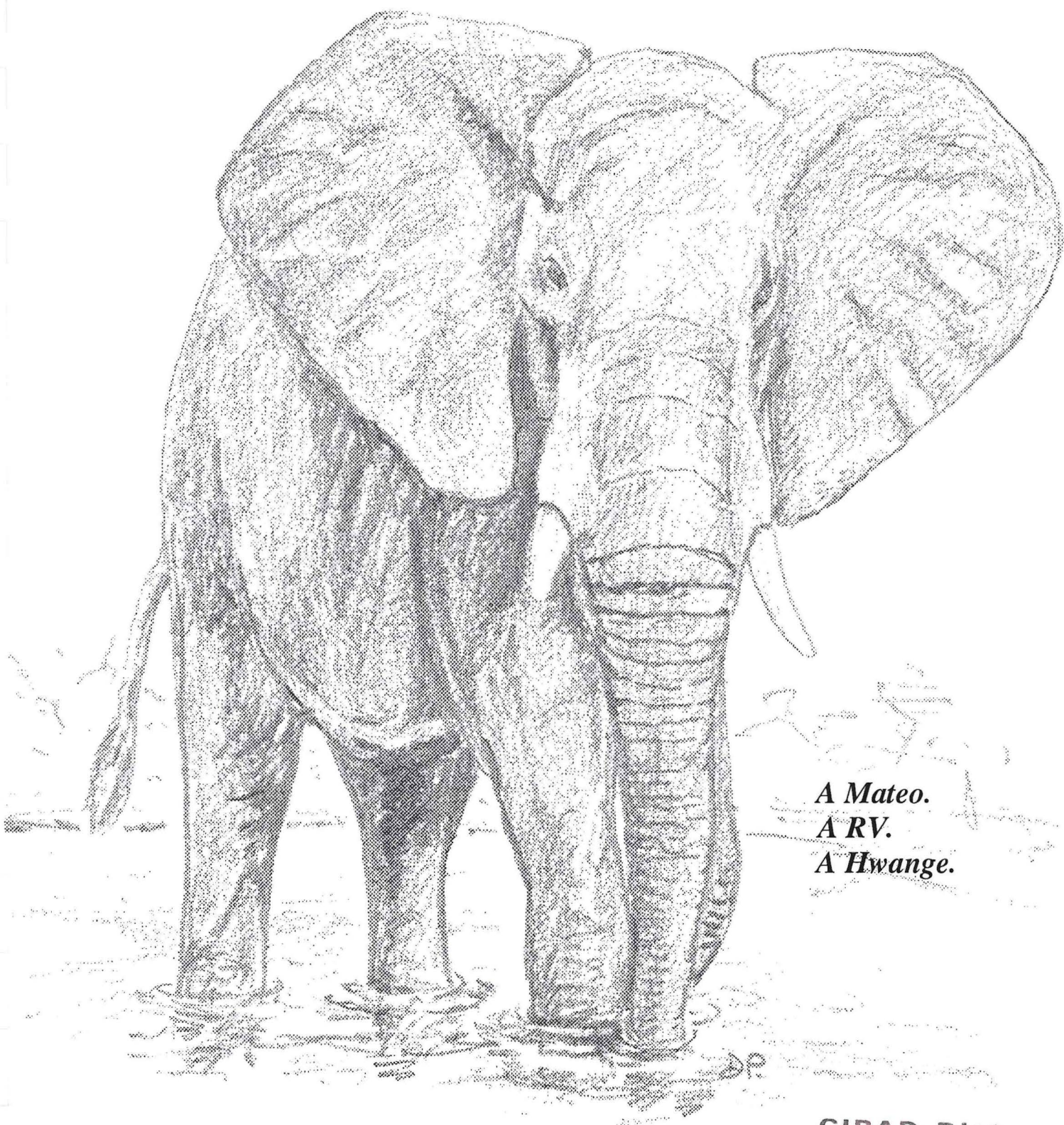
**Maître de stage : Hervé FRITZ**

**Septembre 2002**



**Centre d'Etudes  
Biologiques de Chizé**





*A Mateo.  
A RV.  
A Hwange.*

**CIRAD-Dist**  
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE  
Baillarguet

CIRAD



\*000009643\*

# Remerciements

---

*Mes premiers remerciements vont à Patrick Duncan pour son accueil au CEBC, sa disponibilité, ses conseils et sa gentillesse.*

*Mathieu, Hervé, je vous dois tant... Quelques lignes ne suffiront jamais pour tous les mercis que j'aimerais vous dire : Mathieu pour avoir guidé mes premiers pas sur ce petit bout d'Afrique australe qui m'a totalement séduite et qui a changé tellement de choses dans ma vie; Hervé pour avoir guidé, dans la bonne humeur, mes premiers pas dans ce monde de la recherche qui me plaît tant et pour m'avoir transmis ton enthousiasme. Tous les deux, pour m'avoir acceptée dans votre Hwange team...*

*Maud : qu'aurais-je fait sans tes 3700 relectures ? Mille mercis pour tes précieux conseils, nos petites pauses café et surtout pour ton amitié.*

*Je tiens à remercier sincèrement le CIRAD EMVT, et tout particulièrement François Monicat pour m'avoir offert ma première chance africaine, Dominique Dulieu et Sébastien Le Bel pour m'avoir accueillie au sein de leur équipe zimbabwéenne.*

*Je tiens également à remercier avec ferveur le département des Parcs Nationaux du Zimbabwe pour avoir autorisé cette étude : Messieurs Chadenga, Directeur-adjoint de la branche recherche; Chimuti, Chef écologue; Murindagomo, Responsable écologie du Parc National de Hwange; Mafu, Conservateur du Parc National de Hwange et Ruswa, Conservateur régional. Enfin, un grand merci pour tout à toute l'équipe du Parc National de Hwange.*

*Ma reconnaissance s'adresse également à la Wildlife Society de Bulawayo pour leurs données indispensables à ce stage.*

*Je remercie également Camille Duby et surtout Etienne Klein pour leurs conseils statistiques.*

*Philippe Chardonnet : merci d'encourager les vocations liées à la faune sauvage africaine !!*

*Spécial remerciement à David Pinaud à qui je dois le superbe éléphant de la page précédente.*

*Et puis, il y a toute la troupe chizéenne qui a rendu la vie de tous les jours tellement chouette... mon inséparable Diane, mes trois brésiliens Alex, Simon et Lôran, et puis Loïc, Sophie, Mimi, Jéré et tous les autres chorégraphes de 1<sup>er</sup> Gaou : un immense merci à vous tous !!*

*Je remercie aussi du fond du cœur mes parents pour leur éternel soutien.  
Et enfin, à toi Pierre-Yves : pour tout, muito obrigada...*

*A tous, merci.*

# Sommaire

## Introduction

---

|                                                                   |   |
|-------------------------------------------------------------------|---|
| Fonctionnement des peuplements : le rôle de la compétition .....  | 2 |
| Pourquoi s'intéresser aux peuplements d'ongulés africains ? ..... | 3 |
| Problématique et présentation de l'étude.....                     | 5 |

## Partie I - Méthodes

---

|                                                                         |    |
|-------------------------------------------------------------------------|----|
| 1.1 - Site d'étude : le Parc National de Hwange .....                   | 7  |
| 1.2 - Modèle d'étude : les différentes espèces d'ongulés étudiées ..... | 8  |
| 1.2.1 - L'Eléphant d'Afrique .....                                      | 8  |
| 1.2.2 - Les autres espèces d'ongulés .....                              | 8  |
| 1.3 - Présentation et organisation des données .....                    | 9  |
| 1.3.1 - Les données relatives aux comptages.....                        | 9  |
| 1.3.2 - Les données relatives à la pluviométrie .....                   | 9  |
| 1.4 - Analyse des données .....                                         | 10 |
| 1.4.1 - Présentation des méthodes d'analyse statistique.....            | 10 |
| 1.4.2 - Présentation des prédictions à tester .....                     | 12 |

## Partie II - Résultats

---

|                                        |    |
|----------------------------------------|----|
| 2.1 - Le cas de l'Eléphant .....       | 13 |
| 2.2 - Les autres espèces .....         | 14 |
| 2.2.1 - Les herbivores brouteurs ..... | 14 |
| 2.2.2 - Etude d'un cas : l'Impala..... | 15 |
| 2.2.3 - Les herbivores paiseurs.....   | 17 |

## Discussion

---

|                                                         |    |
|---------------------------------------------------------|----|
| Les brouteurs qui répondent aux prédictions .....       | 19 |
| Les paiseurs qui répondent aux prédictions.....         | 21 |
| Les paiseurs qui ne répondent pas aux prédictions ..... | 22 |
| Bilan et hypothèses explicatives complémentaires .....  | 22 |
| Perspectives.....                                       | 24 |

## Bibliographie

---

## Annexes

---

## *Introduction*

---



## Fonctionnement des peuplements : le rôle de la compétition

La compréhension des processus écologiques qui régissent la structure et la stabilité des peuplements animaux est fondamentale en écologie et constitue une discipline à part entière : l'**écologie des peuplements**. Une population étant un ensemble d'individus défini par des frontières spécifiques et spatiales, un peuplement est défini comme un ensemble de populations d'espèces différentes qui interagissent dans un espace donné et dans une période de temps donnée (Barbault & Stearns 1991). La compréhension du fonctionnement des écosystèmes implique la prise en compte de ces interactions entre populations d'un même peuplement.

L'étude des peuplements fondée sur la notion de **coexistence** des espèces (Hutchinson 1959, Brown 1989, Kotler *et al.* 1993) revêt une approche pluraliste où des mécanismes tels que la prédation (Paine 1966, Holt 1977, Mills & Shenk 1992), le parasitisme (Grobler 1981), la facilitation (Vesey-Fitzgerald 1960) et la **compétition interspécifique** entrent en jeu. Ce dernier mécanisme occupe une place centrale en écologie des peuplements depuis le développement du premier modèle de compétition par Lotka-Volterra en 1925. Selon Birch (1957), il y a compétition interspécifique lorsque plusieurs organismes d'espèces différentes utilisent des ressources communes présentes en quantité limitée ou, si ces ressources ne sont pas limitantes, quand, en les cherchant ou en les utilisant, les organismes en concurrence se nuisent.

La compétition pouvant s'exercer par l'intermédiaire des ressources (alimentaires, spatiales) ou directement entre individus, deux types d'interactions compétitives, susceptibles d'interagir, peuvent être distingués : la compétition par exploitation et la compétition par interférence (Barbault 1981). Dans le cas de la **compétition par exploitation**, il n'y a pas d'action directe entre les individus des espèces en concurrence, en revanche l'exploitation des ressources communes par l'un des concurrents diminue leur disponibilité pour l'autre. Cette déplétion des ressources réduit la capacité d'accueil du milieu concerné et le degré de réversibilité de la déplétion dépend de la vitesse de renouvellement des ressources (Park 1962, Pianka 1978, Sutherland 1996). La **compétition par interférence**, elle, est une interaction directe des concurrents, interdisant ou réduisant à l'un des deux l'accès à la ressource recherchée (Park 1962, Schoener 1983, Sutherland 1996). De façon générale dans le monde animal, elle peut se manifester par l'existence de vol par un compétiteur d'une ressource déjà acquise, phénomène appelé kleptoparasitisme (Brockmann & Barnard 1979, Kruuk 1972), de relations de dominance et d'évitement entre individus (Brown 1971), et par le dérangement des proies (Goss-Custard 1980). Chez la plupart des espèces, l'augmentation de densité peut entraîner une intensification de ces phénomènes de compétition et, tous les individus ne pouvant utiliser les meilleures ressources, une fraction d'entre eux est contrainte à occuper des zones de moindre qualité (Zwarts 1976). On retrouve ce phénomène à l'échelle des populations qui subissent une limitation de leur croissance lorsque leur densité devient « élevée » : c'est la notion de **densité-dépendance** (Nicholson 1954, Newton 1998). Cette notion est fondamentale et la dynamique des populations, étude des variations des effectifs des populations, s'avère très utile à la compréhension de la structuration des peuplements au cours du temps.

La théorie de la compétition est liée au principe d'exclusion compétitive et à la théorie de la niche écologique. Déjà sous-jacent dans *The origin of Species by Means of Natural Selection* de Darwin (1859), le **principe d'exclusion compétitive** fut défini par Hardin en 1960 comme suit : deux ou plusieurs espèces présentant des modes d'utilisation des ressources identiques ne peuvent coexister dans un environnement stable, la plus apte éliminant les autres. La diversification des espèces le long d'un gradient de ressources qui découle du principe d'exclusion compétitive est une spécialisation écologique : c'est l'apparition du concept de **niche écologique** (Elton 1927, Jarman & Sinclair 1979, Murray 1993, Leibold 1995). Le terme de niche désigne donc la place et le rôle des organismes dans le fonctionnement des écosystèmes et revêt différentes dimensions : niche alimentaire, spatiale ou comportementale. Du point de vue de l'évolution, puisque les individus ayant la capacité de se soustraire, même partiellement, aux effets négatifs de la compétition ont une valeur sélective plus importante, la compétition, intraspécifique comme interspécifique, est considérée comme un des moteurs de l'évolution (Milinski & Parker 1991, Tokeshi 1999).

Les ressources étant souvent un facteur limitant des populations, la compétition interspécifique, notamment celle par exploitation, s'est imposée depuis les années 1970 comme un des mécanismes écologiques dominants quant à l'explication de la structure des peuplements (Menge & Sutherland 1987, Dublin *et al.* 1990). En effet, elle peut avoir des effets sur la richesse spécifique et sur la biomasse des peuplements (Tilman 1987), influencer sur les paramètres démographiques des différentes espèces concernées (Huey et Pianka 1974) et également entraîner des glissements ou des resserrements de niches (Lack 1971). Dans cette étude, nous allons nous intéresser aux mécanismes de compétition interspécifique.

### **Pourquoi s'intéresser aux peuplements d'ongulés africains ?**

Au sein des écosystèmes, les herbivores occupent une place centrale, de par leur position au niveau des chaînes trophiques, qui leur confère une influence relativement importante sur la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes, notamment en terme de recyclage des nutriments et de dynamique de la végétation (Crawley 1983, Loreau 1995). Or, le continent africain comporte plus d'espèces d'ongulés que les autres continents : actuellement, il y a 45 espèces en Asie tropicale, 36 en Eurasie, 32 sur le continent américain, alors que presque une centaine, 92 plus précisément, vivent en Afrique (Martin 1984, Owen-Smith 1988). Les peuplements herbivores africains, qui n'ont été que peu touchés par les extinctions du Pléistocène (Martin 1984), sont donc remarquables par leur **richesse** et leur **abondance**. Ainsi, ces peuplements apparaissent particulièrement intéressants pour l'étude des interactions entre différentes espèces.

En outre, si certains auteurs ont, dans certains cas, souligné l'importance possible du contrôle des populations et des peuplements par la prédation - hypothèse « top-down » - (Sinclair 1985, Gasaway *et al.* 1996), les populations d'ongulés africains sont généralement reconnues pour être limités par leurs ressources - hypothèse « bottom-up » - (Crawley 1983, Drent & Prins 1987, Owen-Smith 1990, Mduma *et al.* 1999). Au niveau des peuplements, Coe *et al.* (1976), East (1984) et Fritz & Duncan (1994) ont prouvé l'existence d'une relation positive entre la pluviométrie (indice de productivité primaire) et la biomasse herbivore des

écosystèmes africains de savane. Cela confirme que les peuplements d'herbivores sont aussi limités par leurs ressources. En outre, des auteurs comme Walker *et al.* (1987), Young (1994) et Dudley *et al.* (2001), ont souligné les conséquences très négatives des périodes de sécheresse, et donc d'un manque de nourriture, en terme de mortalité chez les herbivores. Par conséquent, une régulation « **bottom-up** » semble être l'hypothèse privilégiée en ce qui concerne les peuplements d'ongulés africains. Les ressources étant limitantes, la compétition interspécifique pour l'accès aux ressources apparaît alors comme le mécanisme clé de la structuration des peuplements d'ongulés africains.

Les espèces herbivores qui composent ces peuplements sont communément divisées en **guildes alimentaires** ou ensembles d'espèces exploitant localement un même type de ressources (Gordon & Illius 1994). Le partage des ressources alimentaires se fait de manière directe, dans le cas de choix alimentaires spécifiques, ou de manière indirecte, dans le cas d'une séparation spatiale ou temporelle (Barbault 1981). Selon la typologie de Hofmann et Stewart (1972), nous distinguerons les **herbivores brouteurs** (« **browsers** ») qui se nourrissent principalement de dicotylédones ligneuses, les **herbivores paiseurs** (« **grazers** ») qui se nourrissent essentiellement d'herbacées, et les **herbivores mixtes**.

Enfin, les ongulés des écosystèmes africains présentent un large éventail de caractéristiques spécifiques. La taille notamment varie considérablement à l'intérieur de ces peuplements, les deux extrêmes étant l'Antilope royale (*Neotragus pygmaeus*) avec 2 kg et l'Eléphant d'Afrique (*Loxodonta africana*) pouvant peser plus de 6000 kg. Bell (1970) et Jarman (1974) ont porté leur attention sur la manière dont la taille influence les choix alimentaires : les espèces de petite taille ont plus de contraintes digestives, plus de besoins en énergie par kilogramme de masse corporelle, mais moins de besoins en quantité que les espèces de grande taille. Ces relations allométriques constituent le principe de Bell-Jarman (Geist, 1974). Par conséquent, les petites espèces doivent être sélectives alors que celles de grande taille peuvent être généralistes (Illius & Gordon 1987). Ces dernières tolèrent une nourriture de moindre qualité mais doivent, en revanche, prélever d'importantes quantités de végétation (Peters & Wassenberg 1983). C'est en particulier le cas des **mégaherbivores** (espèces dont la masse corporelle dépasse 1000 kg) : éléphants, rhinocéros, hippopotames et girafes (Owen-Smith 1988).

Si l'espacement suffisant des tailles corporelles, et donc des besoins et des ressources exploitées, permet une relative coexistence entre espèces, cela n'exclue pas l'existence de phénomènes compétitifs. En effet, les mégaherbivores, lorsqu'ils consomment de grandes quantités de matière végétale, utilisent une partie des niches trophiques des autres herbivores plus petits et peuvent entrer en compétition pour l'exploitation des ressources avec eux. Ces petits herbivores ne disparaissent pas, mais sont réduits à des densités plus faibles. Il s'agit d'une compétition asymétrique (Diamond & Case 1986). L'avantage compétitif des mégaherbivores est accentué par le fait qu'ils ont tendance à dominer les petites espèces dans la compétition pour l'accès à une ressource clé : l'eau (Ayeni 1975, 1979). De plus, ils sont peu touchés par la prédation (Owen-Smith 1988). Or, lorsqu'une espèce possède un avantage compétitif sur les autres, tend à dominer les peuplements et joue un rôle fondamental dans leur structuration *via* la compétition, elle peut être qualifiée de « **compétiteur-clé** » selon la typologie des « espèces-clés » développée par Scott-Mills *et al.* (1993). Les mégaherbivores peuvent donc être considérés comme des « compétiteurs-clés ».

Une autre notion, celle d'espèce « **modificateur-clé** » (Scott-Mills *et al.* 1993), est capitale pour la structuration des peuplements. Elle repose sur les actions non négligeables de certaines espèces sur la dynamique de la végétation, faisant de ces espèces de grandes forces de perturbation des écosystèmes. C'est à nouveau le cas des mégaherbivores, et d'un mégaherbivore en particulier : l'Eléphant d'Afrique en écosystème de savane (Owen-Smith 1988). Ainsi, le Parc National de Kabalega en Ouganda, qui était principalement couvert de savanes boisées (*sensu* Trochain 1957), fut progressivement dégradé en savane herbeuse (*sensu* Trochain 1957) par les éléphants de plus en plus nombreux (Laws 1981). Dans le même esprit, la notion d'**espèce structurelle** de Huston (1994) peut, elle aussi, s'appliquer aux mégaherbivores dans la mesure où ils créent ou structurent l'environnement physique dans lequel les autres espèces animales évoluent. En modifiant les habitats, les mégaherbivores peuvent défavoriser certaines espèces mais un mécanisme de facilitation peut également apparaître : le développement d'une première espèce facilite le développement d'une seconde grâce à une action de la première qui permet une acquisition des ressources plus facile pour la seconde (Vesey-Fitzgerald 1960, Arsenault & Owen-Smith 2002).

Toutes les espèces d'ongulés n'ont donc pas la même importance quant au fonctionnement des écosystèmes, et certaines comme les mégaherbivores peuvent avoir un impact sur les abondances des autres espèces herbivores de taille moyenne ou petite, les mésoherbivores (Fritz *et al.* 2002). Les mégaherbivores agissent par leur capacité à modifier les habitats et leur aptitude à monopoliser une grande partie de la ressource végétale et de la ressource en eau. Nous allons donc chercher à évaluer l'influence des mégaherbivores sur la structure et la composition des peuplements de mésoherbivores. Les écosystèmes de savane africaine permettent d'étudier cet éventuel impact grâce à l'un des rares mégaherbivores encore « abondant » de nos jours : l'Eléphant d'Afrique.

### **Problématique et présentation de l'étude**

Notre étude va donc porter sur un cas bien particulier : celui de l'**Eléphant d'Afrique** et de son impact sur les peuplements d'ongulés de savane. Si beaucoup de travaux de recherche ont porté sur l'impact des éléphants sur la végétation (Laws *et al.* 1975, Cumming 1982, Conybeare 1991, Swanepoel 1993, Ben-Shahar 1996, 1998, 1999, Mapaure & Mhlanga 1998, Styles & Skinner 2000), bien peu d'études ont tenté de mettre en évidence l'impact de ces éléphants sur les peuplements animaux. Herremans (1995) a mené un travail, dans le Nord du Botswana, sur l'impact éventuel de la modification des savanes arborées par les éléphants sur la diversité ornithologique. En 1997, Cumming *et al.* étudièrent la richesse spécifique des plantes, des oiseaux, des chauves-souris et des fourmis dans les forêts à Miombo détruites par les éléphants. Fenton *et al.* (1998), eux, se sont intéressés aux changements dans les populations de chauve-souris. Les résultats qui ressortent de ces diverses études sont variables, parfois contradictoires.

Récemment, Fritz *et al.* (2002) furent les premiers à s'intéresser à l'impact des éléphants sur les peuplements d'ongulés. Grâce à une analyse comparée d'une trentaine d'écosystèmes africains, ils ont montré que les mégaherbivores semblent avoir un effet compétitif fort vis à vis de certains mésoherbivores. Ces résultats confirment ceux présentés

par Fritz (1997) sur les écosystèmes ouest africains. Les résultats de Fritz *et al.* (2002) décrivent une corrélation négative entre la biomasse mégaherbivore et la biomasse des mésoherbivores brouteurs. A partir de ces résultats, nous avons émis les hypothèses suivantes : existence d'un effet compétitif fort des mégaherbivores sur les mésoherbivores de type brouteurs et mixtes, mais faible voire absent sur les mésoherbivores de type paisseurs. Ceci serait dû au fait que l'Eléphant a un régime alimentaire mixte et a donc tendance à se concentrer sur les savanes herbeuses en saison humide, où il adopte un comportement alimentaire plutôt paisseur, et sur la végétation ligneuse en saison sèche, où il adopte un comportement alimentaire plutôt brouteur. La ressource végétale étant essentiellement limitante en saison sèche (du Toit 1995), la compétition alimentaire se fait principalement au niveau de la ressource ligneuse et touche donc les espèces de type brouteur. Les conclusions de Fritz *et al.* (2002), tirées d'analyses synchroniques, sont le résultat d'une approche corrélatrice et ont besoin d'être vérifiées sur des données longitudinales. Ainsi, afin de tester l'hypothèse du changement de composition des peuplements d'ongulés en fonction des abondances en éléphants, il serait intéressant d'étudier les variations à long terme des éventuelles tendances de différentes populations d'herbivores sur un site où les effectifs d'éléphants ont subi des changements majeurs. Cette approche est le substitut d'une véritable expérimentation (difficile en écologie des peuplements de grands mammifères).

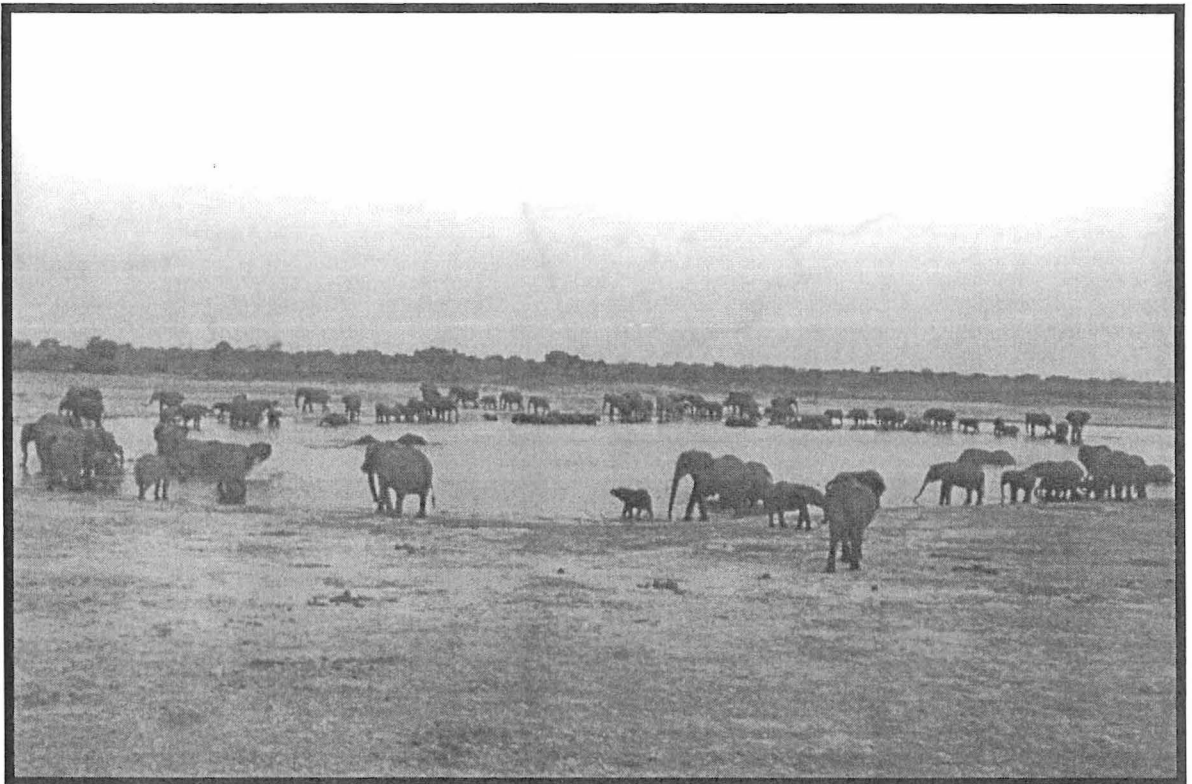
Le **Parc National de Hwange** ( $\approx 15\,000\text{ km}^2$ ), à l'Ouest du Zimbabwe, permet ce type d'approche. D'une part, l'histoire de ce Parc, grâce à une rupture du mode de gestion des populations d'éléphants, fournit une « expérience » semi-naturelle pertinente pour explorer les liens entre les populations d'éléphants et celles d'autres herbivores. En effet, les populations d'éléphants ont été régulées par les Parc Nationaux de 1967 à 1986, grâce à des « cullings » qui sont des opérations annuelles d'abattages massifs (Cumming 1981). La population d'éléphants du Parc fut ainsi stabilisée autour de 15 000 individus jusqu'en 1986. Depuis, cette population a plus que doublé en 15 ans. En terme de densité, en octobre 1999 (fin de saison sèche), la population d'éléphants a atteint 5,34 individus au  $\text{km}^2$  dans la zone de Main Camp (Bourgarel *et al.* 2000). Cette densité peut être considérée comme très forte puisque au-delà de 0.5 éléphants au  $\text{km}^2$ , la végétation subit de profonds changements de la part des pachydermes (Cumming *et al.* 1997).

D'autre part, nous disposons des données des comptages effectués sur l'ensemble du Parc National de Hwange depuis 1967. L'accès à la base de données de ce Parc est permis grâce à une collaboration franco-zimbabwéenne entre le DNPWLM (Department of National Parks and Wild Life Management) et le CIRAD EMVT (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement – Elevage et Médecine Vétérinaire Tropicale). Cette base de données nous permet de tester l'existence de tendances à long terme de l'évolution des populations d'éléphants et d'autres ongulés et de mener une analyse détaillée de celles-ci.

Cette étude porte donc sur l'analyse des données de comptages menés sur presque quarante ans dans le Parc National de Hwange. Ces analyses, menées au niveau spécifique, auront pour but de tester les hypothèses émises à partir des résultats présentés par Fritz *et al.* en 2002, à savoir un impact négatif de l'augmentation des populations d'éléphants sur les populations de mésoherbivores brouteurs et mixtes, et peu ou pas d'impact sur les populations de mésoherbivores paisseurs.

## *Méthodes*

---



### 1.1 - Site d'étude : le Parc National de Hwange

Parc National depuis 1949, Hwange, avec ses 14 651 km<sup>2</sup> de savane protégée à l'Ouest du Zimbabwe, représente l'une des régions d'Afrique les plus riches en terme de diversité et d'abondance faunistique. Dans cette étude, l'intérêt est porté sur la partie Nord du Parc où se concentre la quasi-totalité de la faune en saison sèche (au moment des comptages) et qui est la mieux suivie au niveau scientifique. Trois zones peuvent y être distinguées : Robins, Sinamatella et Main Camp (carte 1). Ce "découpage" est légitime puisque ces trois zones coïncident avec des écosystèmes aux caractéristiques différentes (tableau I).

Tableau I : Les trois zones d'étude dans le Parc.

|                               | <b>Robins<br/>(Zone 1)</b>             | <b>Sinamatella<br/>(Zone 2)</b>                   | <b>Main Camp<br/>(Zone 3)</b>                                                                                    |
|-------------------------------|----------------------------------------|---------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Pluviométrie annuelle moyenne | 573 mm                                 | 574 mm                                            | 640 mm                                                                                                           |
| Altitude moyenne              | 800 à 900 m                            | 800 à 900 m                                       | 1000 à 1100 m                                                                                                    |
| Type de sol                   | Sols plutôt riches sur basaltes Batoka | Sols essentiellement formés de sédiments du Karoo | Sols assez pauvres constitués de sables du Kalahari                                                              |
| Type de végétation            | Forêts à <i>Colophospermum mopane</i>  | Forêts à <i>Colophospermum mopane</i>             | Savane arbustive à <i>Combretums</i> , <i>Acacias</i> , <i>Terminalia sericea</i> et <i>Baikiaea plurijuga</i> . |

Le Parc National de Hwange ne bénéficie pas d'eau de surface permanente (rivière ou grand lac), mais comprend des points d'eau naturels dont la plupart sont asséchés en fin de saison sèche. Or, cette saison sèche peut s'étendre sur plus de 7 mois (avril à novembre), et peut, lors d'années très sèches, comme ce fut le cas entre 1993 et 1995, entraîner la mort de nombreux animaux (Dudley *et al.* 2001). Partant de ce constat et désirant de surcroît augmenter les effectifs de grands mammifères afin de développer une activité touristique basée sur la grande faune, les Parcs Nationaux ont fait de la gestion de l'eau l'une de leurs problématiques principales et ont pris la décision de créer des points d'eau artificiels en 1935. Aujourd'hui, il existe un total de 64 points d'eau artificiels opérationnels (National Parks Management Plan 1999-2003). Cependant, la majeure partie de ceux-ci ont été créés dans la bande Nord du Parc (carte 1). Ceci pose un nouveau problème relatif à l'hétérogénéité de la répartition des éléphants en saison sèche. En effet, d'après une estimation à la suite d'un survol du Parc en octobre 1970, 55% des éléphants se situaient au Nord dans seulement 7% de la surface (Williamson 1975). Les densités autour des points d'eau atteignent parfois 16 individus au km<sup>2</sup>.

Cela amène tout naturellement à la seconde grande problématique du Parc National de Hwange : la gestion des populations d'éléphants. Dans les années 60 émerge en Afrique australe ce que l'on a pris l'habitude de dénommer "le problème Eléphant". Pour le Parc National de Hwange la population d'éléphants a quintuplé en moins de quarante ans. Deux problèmes majeurs émergent alors : l'impact des éléphants sur leur écosystème et, d'un point de vue économique-social, les ravages que ces éléphants peuvent faire sur les cultures

limitrophes des zones protégées. En 1964, la décision de la première opération d'abattage massif d'éléphants ("culling") est prise pour le Parc National de Hwange (Cumming 1982, 1983). Les premiers éléphants sont abattus en 1966. Ces abattages massifs qui ont prélevé plus de 17 000 éléphants au total, ont duré jusqu'en 1986, date à laquelle le Zimbabwe a décidé de cesser ces abattages pour cause de pressions politiques liées à la CITES. Depuis lors, les effectifs d'éléphants se sont à nouveau mis à augmenter et le "problème Eléphant" réapparaît.

## **1.2 - Modèle d'étude : les différentes espèces d'ongulés étudiées**

Nous nous sommes intéressés aux peuplements d'ongulés de la partie Nord du Parc. Les mammifères ongulés incluent cinq ordres ayant en commun l'adaptation au régime herbivore. Nous nous sommes focalisés sur des représentants de seulement trois de ces ordres : les Proboscidiens, les Périssodactyles et les Artiodactyles.

### **1.2.1 - L'Eléphant d'Afrique**

En Afrique, la seule espèce de Proboscidien est l'Eléphant d'Afrique (*Loxodonta africana*), mégaherbivore dont la masse corporelle atteint respectivement 3 et 5 tonnes pour les femelles et les mâles. L'Eléphant consomme chaque jour l'équivalent de 4 à 6% de son poids. Il s'agit d'une espèce à régime alimentaire mixte et dépendante de l'eau, qui se concentre autour des points d'eau en saison sèche. Par conséquent, en saison sèche, l'aire de distribution d'un troupeau d'éléphants est plus réduite (Leuthold & Sale 1973) et les densités d'éléphants sont extrêmement élevées aux alentours des points d'eau.

### **1.2.2 - Les autres espèces d'ongulés**

Nous avons étudié l'impact éventuel de la croissance des populations d'éléphants sur 13 différentes espèces d'ongulés dans le Parc National de Hwange (tableau II). Ces 13 espèces fournissent des modèles d'étude intéressants de par les différences qui existent au niveau de leur type de régime alimentaire, de leur dépendance à l'eau et de leur masse corporelle. Parmi toutes les espèces présentes dans le Parc National de Hwange, certaines n'ont pas été considérées en raison de leur rareté : c'est le cas du Guib harnaché (*Tragelaphus scriptus*), de l'Eland du Cap (*Taurotragus oryx*), du Gembok (*Oryx gazella*), de la Topi sassaby (*Damaliscus lunatus lunatus*), de l'Hippopotame (*Hippopotamus amphibius*) et des deux espèces de Rhinocéros (*Ceratotherium simum* et *Diceros bicornis*).

Les données dont nous disposons permettent de vérifier un autre résultat de Fritz *et al.* (2002) concernant la compétition entre deux mégaherbivores : la Girafe et l'Eléphant.

### **1.3 - Présentation et organisation des données**

#### **1.3.1 - Les données relatives aux comptages**

Il existe, dans le Parc National de Hwange, trois types de comptages pour le recensement des grands mammifères, et plus particulièrement des grands herbivores : les comptages par transects routiers, les comptages aériens et les comptages aux points d'eau. Nous avons pris la décision de travailler sur les données des comptages aux points d'eau pour différentes raisons. Tout d'abord, il s'agit de la série temporelle la plus longue et la plus continue à notre disposition : de 1967 à 2001 malgré quelques années manquantes (74, 76 à 81 → guerre d'indépendance du Zimbabwe, 83). De plus, cette série temporelle existe pour chacune des trois zones, ce qui n'est pas le cas pour les autres types de comptages.

Il est cependant généralement admis que ce sont les données des comptages par transects routiers qui sont les plus fiables. En effet, les suivis aériens, bien que permettant de couvrir de plus grandes surfaces, ne sont valables que pour les grosses espèces. Ils ont tendance à sous-estimer les populations d'herbivores par rapport aux comptages par transects routiers et présentent des intervalles de confiance moins précis (e.g. East 1998, Bourgarel *et al.* 2000). Par ailleurs, les comptages par transects routiers présentent moins de biais liés à la pluie que les comptages aux points d'eau. Nous avons donc vérifié, pour les zones et les années pour lesquelles les deux types de comptages existaient, que les données des comptages aux points d'eau étaient bien corrélées positivement aux données des comptages par transects routiers considérées plus fiables. Un test de corrélation de Spearman entre les moyennes par point d'eau et les indices kilométriques d'abondance a été réalisé par zone, pour chaque année et sur l'ensemble de toutes les espèces ( $r_s = 0.508$ ,  $p < 0.0001$  et  $N = 165$ ).

Les données de comptages aux points d'eau que nous avons exploitées sont issues des comptages réalisés par la Wildlife Society de Bulawayo. Ces comptages réalisés pendant 24h à chaque point d'eau ont lieu toutes les années en fin de saison sèche (fin septembre – début octobre) lors de la pleine lune. Le postulat des comptages aux points d'eau, qui n'a jamais été vérifié, veut qu'à cette époque de l'année, la plupart des animaux viennent boire à un point d'eau une fois, et une seule, sur la période des 24h. Lors de ces comptages, deux observateurs sont placés pendant 24h à chaque point d'eau en activité. Le statut des différents points d'eau (actif ou asséché) est préalablement déterminé lors d'un survol aérien du Parc. Pour tous les mammifères observés, les observateurs notent alors précisément l'heure de l'observation, l'espèce, le nombre, l'activité, le sexe et l'âge des individus. Dans cette étude, nous avons seulement pris en considération le nombre d'individus recensés par espèce. Les comptages aux points d'eau ne constituent en aucun cas des comptages exhaustifs, ce sont des indices de l'abondance des espèces.

#### **1.3.2 - Les données relatives à la pluviométrie**

Les données des précipitations pour les trois zones Nord sont recueillies tous les mois depuis 1917. Pour cette étude, nous avons calculé les précipitations annuelles d'octobre à octobre pour chaque zone (fig. 1). Dans l'ensemble, la décennie 70-80 peut être qualifiée de plutôt humide alors que les décennies 80-90 et 90-2000 de plutôt sèches. Les trente dernières années furent marquées par quelques années de forte sécheresse sur l'ensemble du Parc :

1982, 1995. Cependant, les trois zones peuvent présenter des scénarios de précipitations assez différents : certaines années qui furent très sèches à Robins et Sinamatella ne le furent pas à Main Camp (1973, 1998), et inversement (1987). La prise en compte des fluctuations de la pluie est indispensable dans cette étude car elle est la principale cause du biais lié aux comptages aux points d'eau. En effet, plus il pleut, plus le nombre de points d'eau actifs non surveillés est grand, plus les animaux sont dispersés dans le Parc et plus les effectifs comptés aux points d'eau surveillés sont faibles : il y a sous-estimation. Une chute brutale des effectifs comptés aux points d'eau ne doit pas automatiquement être interprétée comme telle car, s'il s'agit d'une année très pluvieuse, cette chute apparente correspond en fait à une plus faible concentration des individus autour des points d'eau. Pour les mêmes raisons, une augmentation brutale des effectifs comptés peut s'avérer n'être que l'artéfact d'une grande sécheresse (fig. 2). Les données de 1997 n'ont pas été incluses dans les analyses car il a plu pendant les comptages.

## **1.4 - Analyse des données**

### **1.4.1 - Présentation des méthodes d'analyse statistique**

Tout d'abord, il est nécessaire de préciser que l'analyse des données par la méthode des séries temporelles a été envisagée mais n'a pas été utilisée en raison de la trop forte variabilité inter-annuelle des données liée à la pluie. Cette variabilité ne permettait pas de corrélations entre les pas de temps successifs. La décision d'une approche par les méthodes d'analyses classiques a été prise suite à une discussion méthodologique avec Etienne Klein et Camille Duby, statisticiens à l'INA P-G.

Premièrement, le but des analyses statistiques présentées dans ce rapport est d'évaluer les tendances à long terme de la population d'éléphants dans le Parc. Nous avons donc, tout d'abord, expliqué la variable "nombre d'éléphants comptés". Pour ce faire, nous avons créé une variable en classe liée à la rupture du mode de gestion des populations d'éléphants : le facteur "culling" (abattages massifs) que nous désignerons "cull" dans la suite de ce rapport avec  $cull = 1$  pour la période avec abattages de 1967 à 1986, et  $cull = 0$  pour la période sans abattage de 1987 à 2002.

Puis, lors d'une seconde étape, les effectifs de chaque autre espèce d'ongulés furent analysés dans le but d'expliquer le nombre d'individus comptés, nombre sensé être représentatif de l'état de la population. Les variables explicatives d'un tel modèle sont l'année (covariable "année" dans les analyses), la zone concernée (facteur "zone"), la pluviométrie (covariable "pluie" qui correspond au logarithme décimal de la pluviométrie annuelle moyenne, cette transformation permettant d'atténuer la variance) et une variable liée à l'état de la population d'éléphants. En ce qui concerne cette dernière variable, il eut été assez intuitif de considérer le nombre d'éléphants compté par point d'eau. Or, celui-ci est fortement biaisé par la pluviométrie comme nous l'avons souligné précédemment. De plus, le possible effet compétitif des éléphants peut avoir lieu au niveau des points d'eau mais également à une plus grande échelle spatio-temporelle. Afin de s'affranchir de ces biais, nous avons préféré utilisé le facteur "cull" définissant une période où les effectifs d'éléphants étaient régulés et où il y avait peu ou pas de pression compétitive de la part de ceux-ci ( $cull = 1$ ), et une période

sans régulation lors de laquelle les populations d'éléphants se sont mises à augmenter et à exercer une pression de compétition de plus en plus importante (cull = 0).

Toutes les analyses des données comptages ont été effectuées grâce au logiciel SAS (version 8.2). La démarche statistique que nous avons suivie peut se décomposer en deux temps :

♦ Dans un premier temps, nous avons travaillé sur les moyennes des comptages d'animaux vus par point d'eau, moyennes calculées par année et par zone. La distribution de ces moyennes étant normale pour la plupart des espèces, nous avons travaillé sur des modèles linéaires normaux grâce à la procédure GLM. Pour les quatre espèces aux distributions de Poisson (Buffle, Impala, Cobe des roseaux et Gnou), nous avons appliqué la procédure de modèle linéaire généralisé GENMOD.

♦ Dans un second temps, nous avons décidé de ne plus travailler sur les moyennes mais sur les nombres totaux comptés et de prendre en compte toutes les données brutes disponibles, point d'eau par point d'eau. Toutefois, tous les points d'eau ne sont pas actifs et comptés chaque année, de plus il existe une forte variabilité entre eux, et l'effet qui leur est lié est très peu prévisible. Cela justifie de classer le facteur point d'eau en effet aléatoire et de travailler avec des **modèles mixtes**, de plus en plus utilisés en écologie (Krackow & Tkadlec 2001), qui prennent en compte des effets fixes et des effets aléatoires. La procédure MIXED a pu être utilisée en utilisant l'option GLIMMIX en raison de la distribution poissonnienne des données. Cette option permet non seulement de travailler sur des modèles mixtes à distribution non-normale, mais elle permet également de corriger le phénomène de sur-dispersion des résidus fréquent avec les distributions de Poisson sur des données de comptage pour lesquelles la variance augmente avec la moyenne des données.

De façon générale, les résultats des modèles linéaires généralisés classiques sur les moyennes allaient dans le même sens que les résultats des modèles mixtes sur les données par point d'eau. Par la suite, nous présenterons seulement les résultats des modèles mixtes qui s'avèrent plus justes puisqu'ils ne négligent pas les variations inter-points d'eau.

Pour chaque espèce, seuls les points d'eau où cette espèce a été vue au moins une fois ont été pris en compte, d'où des valeurs de N différentes selon les espèces. En effet, pour des raisons biogéographiques, il apparaît logique de ne considérer que les zones correspondant aux aires de répartition des espèces. Par ailleurs, le fait de négliger les points d'eau où l'espèce n'a jamais été comptée, permet de réduire le nombre de données nulles. Ceci permet d'accroître la robustesse des modèles mixtes testés étant donné que les modèles correspondant à des distributions de Poisson, ce qui est le cas de données de comptages, sont sensibles aux valeurs nulles.

En ce qui concerne les espèces très peu vues aux points d'eau et à effectif faible (0, 1, 2 voir 3), ce qui est le cas du Céphalophe de Grimm et du Steenbok, des régressions logistiques avec effet aléatoire ont été réalisées sur la présence-absence de ces petites espèces (annexe 1). Elles ont été préférées dans un premier temps aux modèles mixtes à distribution poissonnienne en raison du trop grand nombre de valeurs nulles. Les résultats de ces régressions logistiques avec effet aléatoire sont qualitativement similaires à ceux des modèles mixtes avec distribution de Poisson, ce qui équivaut à dire que les causes de la présence-absence de ces antilopes sont les mêmes que celles qui expliquent leur abondance. Par conséquent, nous ne présenterons dans la suite de ce rapport qu'un type de résultats, et par

souci d'homogénéité des modèles présentés par espèce, nous expliciterons ceux liés à l'abondance.

Le fait de disposer des données des comptages pour trois zones d'étude qui présentent des patterns de pluviométrie et des contextes en terme de points d'eau actifs différents (seul Main Camp semble voir son nombre de points d'eau actifs augmenter lors d'années pluvieuses [fig. 3]), permet une meilleure discrimination des mécanismes écologiques. Lorsque l'effet zone était fortement significatif, des analyses ont été réalisées, dans un second temps, zone par zone afin de vérifier les tendances suggérées et de voir si certains facteurs masqués par l'effet zone apparaissaient alors.

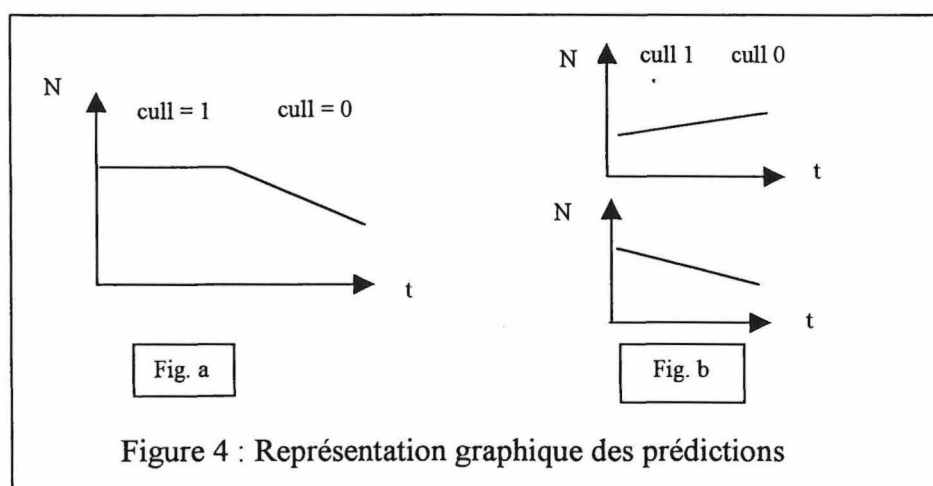
#### **1.4.2 - Présentation des prédictions à tester**

Dans les analyses menées, nous avons pris en compte le facteur à effet aléatoire (point d'eau), deux facteurs à effet fixe (zone et cull), et deux covariables (année et pluie). Pour chaque espèce, nous avons donc testé la pertinence des "variables" et des interactions entre "variables" suivantes : zone, année, pluie, cull, année\*cull, année\*zone, pluie\*zone, zone\*cull, et année\*zone\*cull.

En ce qui concerne les hypothèses de départ sur l'impact des éléphants, nous avons particulièrement attaché de l'importance aux deux prédictions suivantes :

→ Les espèces pour lesquelles l'interaction **année\*cull** est significative avec une pente négative pour  $cull = 0$  (fig. 4a) ont été considérées comme subissant un effet compétitif potentiel de la part des éléphants, puisqu'elles déclinent après l'arrêt de leur régulation. Cela devrait être le cas des mésoherbivores brouteurs.

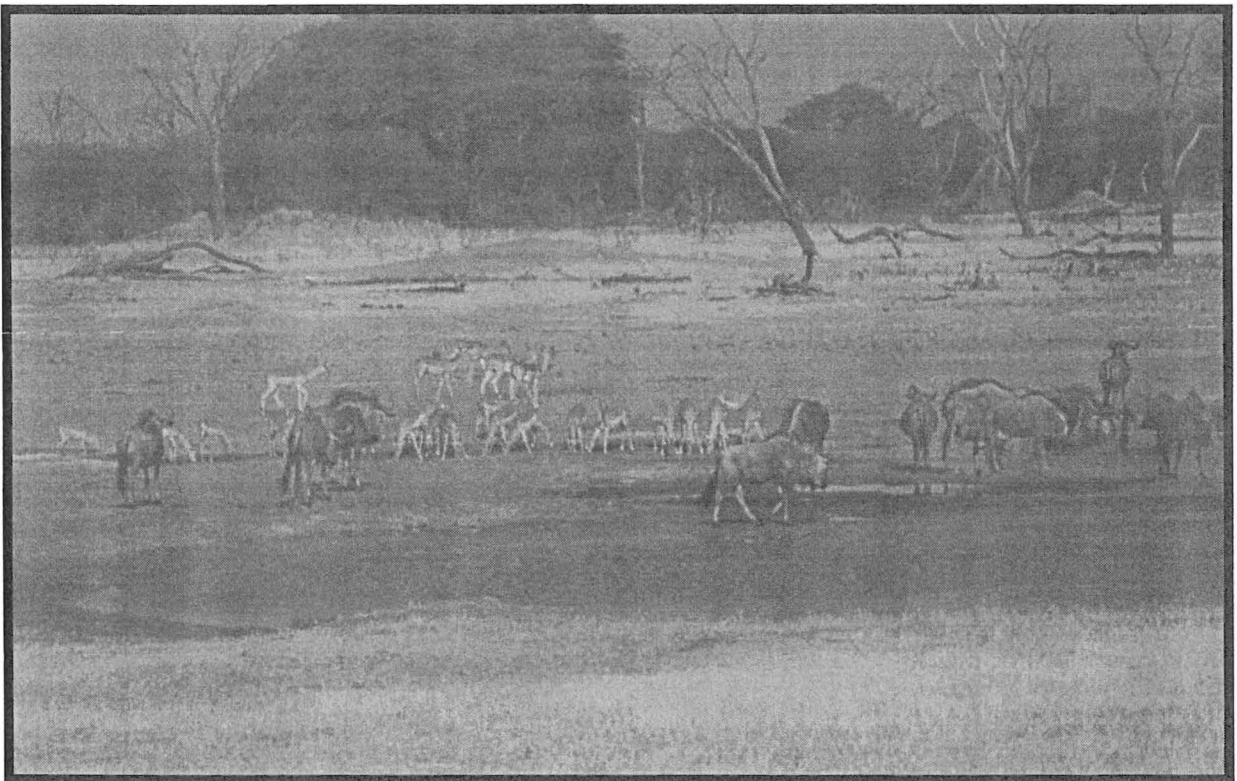
→ Les espèces pour lesquelles ni  $année*cull$ , ni  $cull$  ne sont significatifs mais pour lesquelles la variable  $année$  est significative ont été considérées comme présentant une tendance (positive ou négative) démographique continue et régulière (fig. 4b). Cela devrait être le cas des mésoherbivores pousseurs.



Les tests sur les autres paramètres ont permis d'obtenir des informations complémentaires. Par exemple, les effets zone et  $année*zone$  nous ont renseignés sur les similarités ou les différences de dynamiques entre les trois zones ; respectivement les ordonnées à l'origine et les pentes. Les effets, pluie et  $zone*pluie$ , eux, ont permis de connaître les espèces influencées par les régimes de précipitations, et de mettre en évidence les différences entre zones en terme de régime pluviométrique.

## *Résultats*

---



Dans cette partie, nous allons tout d'abord nous intéresser aux tendances des populations d'éléphants dans les trois zones. Dans un second temps, nous nous attacherons aux autres espèces en distinguant la guilde des brouteurs de la guilde des pisseurs afin de tester les hypothèses présentées en introduction.

## 2.1- Le cas de l'Eléphant

Le nombre total d'éléphants recensés grâce aux comptages aux points d'eau est un indice de l'état des populations d'éléphants. L'évolution de ce nombre (fig. 5) donne une idée des tendances démographiques des éléphants dans le Parc. Il faut cependant être très prudents en ce qui concerne les hausses ou les chutes brutales de ce nombre qui sont souvent des artéfacts liés à la pluviométrie. En effet, l'effet pluie est significatif et négatif (tableau III) : plus il a plu, moins les éléphants ont été comptés. De plus, cet effet pluie est différent selon les zones (tableau III), ce qui s'explique par les différences d'évolution par zone du nombre de points d'eau actifs en fonction de la pluviométrie (fig. 3). Néanmoins, malgré cet effet pluie, des tendances existent sur le long terme. L'effet année\*cull est significatif : lors des années qui précèdent la fin des cullings les populations d'éléphants ont tendance à diminuer (pente = - 0.02), alors qu'après 1986, elles augmentent (pente = 0.01), et cela dans les trois zones (tableau III). L'interaction année\*zone, elle, n'est pas significative ( $p = 0.94$ ) : les trois zones présentent les mêmes pentes et donc des types de dynamiques similaires. En outre, les estimations de l'effet zone, qui est significatif, indiquent que les trois zones ont des ordonnées à l'origine distinctes : le nombre d'éléphants dans la zone 3 (Main Camp) est supérieur à celui des deux autres zones (tableau III).

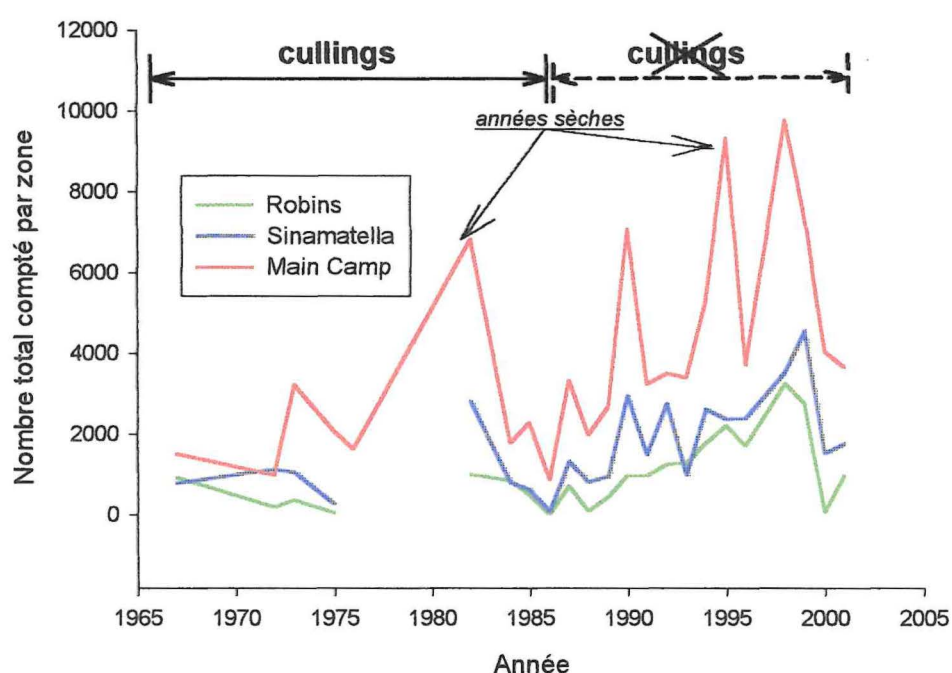


Figure 5 : Evolution du nombre d'éléphants comptés par zone.

Tableau III : Modèle mixte pour l'Eléphant.  
(seuls les facteurs significatifs sont figurés dans les résultats.)

|              | estimation du paramètre | t      | p        |
|--------------|-------------------------|--------|----------|
| intercept    | 60.21                   | 2.77   | 0.0065   |
| zone 1       | - 2.55                  | - 1.89 | 0.0594   |
| zone 2       | - 5.52                  | - 4.35 | < 0.0001 |
| zone 3       | 0.00                    | .      | .        |
| cull 0       | - 60.19                 | -2.17  | 0.0301   |
| cull 1       | 0.00                    | .      | .        |
| année        | - 0.02                  | -2.43  | 0.0153   |
| année*cull 0 | 0.03                    | 2.20   | 0.0284   |
| année*cull 1 | 0.00                    | .      | .        |
| pluie        | - 0.46                  | -3.34  | 0.0009   |
| pluie*zone 1 | 0.30                    | 1.39   | 0.1659   |
| pluie*zone 2 | 0.79                    | 3.97   | < 0.0001 |
| pluie*zone 3 | 0.00                    | .      | .        |

(N = 1059 ; effet aléatoire :  $p < 0.0001$  ; sur-dispersion = 126.5)

Nous arrivons ainsi à bien décrire la dynamique des populations d'éléphants dans le Nord du Parc National de Hwange sur ces quarante dernières années. L'élément essentiel est la rupture de pente en 1987 qui se révèle à travers la significativité de l'interaction année\*cull : l'augmentation du nombre d'éléphants après 1987 est donc bien significative. Cela justifie d'autant plus le choix du facteur cull pour expliquer les dynamiques des autres espèces.

## 2.2 - Les autres espèces

### 2.2.1 - Les herbivores brouteurs

L'interaction année\*cull est significative pour 4 des espèces étudiées (tableau IV). Seule la Girafe ne présente pas de changement lié à l'arrêt des « cullings ». Pour l'Impala et le Grand Koudou, qui sont les deux brouteurs les plus abondants dans le Parc, et pour le Céphalophe et le Steenbok, qui sont les deux plus petites antilopes du Parc, la pente est positive avant 1986 alors qu'elle est négative après 1987 (annexe 2).

Tableau IV : Significativité des paramètres des modèles mixtes pour les brouteurs.  
Les résultats sont détaillés en annexe 2.

|                     | Céphalophe | Girafe  | Koudou     | Impala     | Steenbok  |
|---------------------|------------|---------|------------|------------|-----------|
| nb observations     | 693        | 1024    | 1051       | 997        | 675       |
| p (effet aléatoire) | <0.0001    | <0.0001 | <0.0001    | <0.0001    | 0.0205    |
| Sur-dispersion      | 2.3        | 7.4     | 16.3       | 55.9       | 1.68      |
| zone                | *          | ***     | **         | ***        | *         |
| année               |            | **      | *          | *          | **        |
| cull                | ***        | *       | ***        | ***        | **        |
| année * zone        | *          | ***     |            | ***        | *         |
| <b>année * cull</b> | <b>***</b> |         | <b>***</b> | <b>***</b> | <b>**</b> |
| zone * cull         | **         |         | ***        |            |           |
| pluie               | *          | *       | **         | **         |           |
| pluie * zone        |            |         | **         | *          |           |

(\* pour  $p < 0.05$  ; \*\* pour  $p < 0.01$  ; \*\*\* pour  $p < 0.001$ )

### **2.2.2 - Etude d'un cas : l'Impala**

Au sein de la guildes des brouteurs, il nous a semblé pertinent, pour une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents, d'analyser plus finement le cas d'un brouteur mixte typique et de surcroît abondant dans le Parc : l'Impala. De plus, l'historique de colonisation du Parc National de Hwange par l'Impala est singulier : présent depuis toujours à Robins, cette espèce a très vite colonisé Sinamatella. Son arrivée dans la zone de Main Camp ne s'est faite que beaucoup plus tard, dans la fin des années cinquante.

Les populations d'impalas présentent des tendances à long terme assez différentes selon les zones (fig. 6). En effet, l'interaction année\*zone est significative : la zone 3 (Main Camp) diffère des zones 1 (Robins) et 2 (Sinamatella) en terme de pattern de dynamique des impalas (tableau V) . En outre, les estimations de l'effet zone (tableau V), qui est significatif, suggèrent que les impalas sont plus nombreux à Robins et à Sinamatella qu'à Main Camp. L'effet année\*cull est très significatif. De 1969 à 1986, les populations stagnent à Robins (pente = 0.00), augmentent légèrement à Sinamatella (pente = 0.03) et fortement à Main Camp (pente = 0.09). De 1987 à nos jours, elles chutent partout, de façon plus ou moins prononcée selon les zones (pente Robins = -0.11 ; pente Sinamatella = -0.08 ; pente Main Camp = -0.02). A nouveau, la pluviométrie apparaît liée aux biais des comptages (effet pluie < 0) et ayant un impact différent selon les zones, notamment à Main Camp (tableau V).

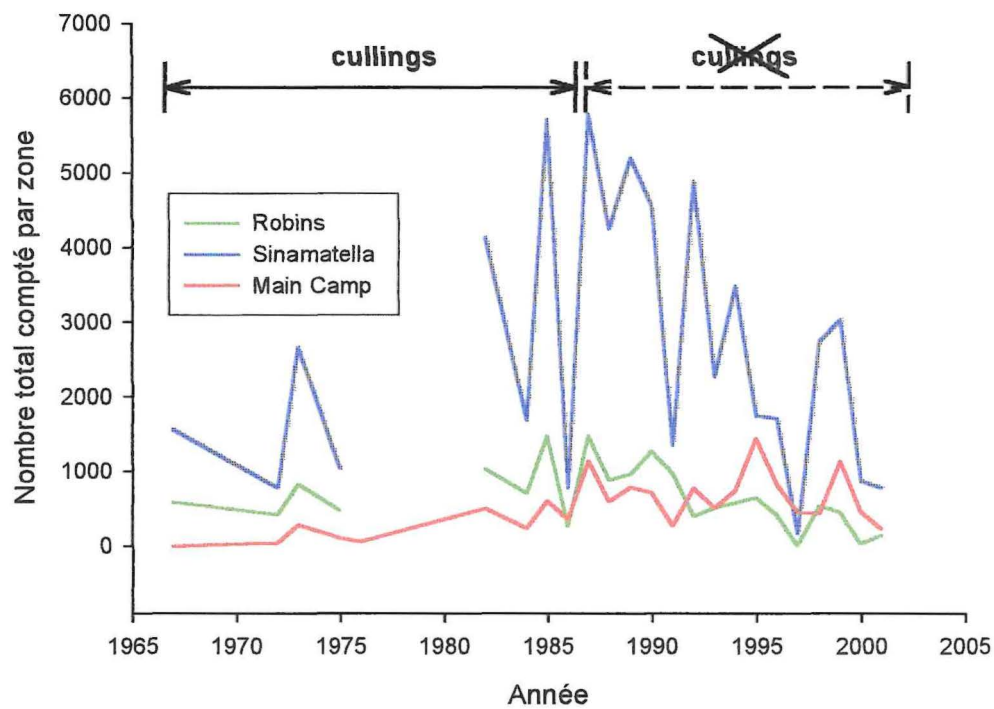


Figure 6 : Evolution du nombre d'impalas comptés par zone.

Tableau V : Modèle mixte pour l'Impala.

|              | estimation du paramètre | t      | p        |
|--------------|-------------------------|--------|----------|
| intercept    | - 168.37                | - 5.42 | < 0.0001 |
| zone 1       | 170.12                  | 5.56   | < 0.0001 |
| zone 2       | 124.37                  | 4.61   | < 0.0001 |
| zone 3       | 0                       | .      | .        |
| cull 0       | 218.76                  | 8.94   | <0.0001  |
| cull 1       | 0                       | .      | .        |
| année        | 0.09                    | 5.65   | < 0.0001 |
| année*cull 0 | - 0.11                  | - 8.93 | < 0.0001 |
| année*cull 1 | 0                       | .      | .        |
| année*zone 1 | - 0.09                  | - 5.69 | < 0.0001 |
| année*zone 2 | - 0.06                  | - 4.70 | < 0.0001 |
| année*zone 3 | 0                       | .      | .        |
| pluie        | - 0.83                  | - 3.39 | 0.0007   |
| pluie*zone 1 | 0.84                    | 2.99   | 0.0028   |
| pluie*zone 2 | 0.79                    | 3.14   | 0.0018   |
| pluie*zone 3 | 0                       | .      | .        |

(N = 997 ; effet aléatoire :  $p < 0.0001$  ; sur-dispersion = 55.9)

### 2.2.3 - Les herbivores paisseurs

Des modèles mixtes ont également été effectués pour chaque espèce de la guilde des paisseurs (tableau VI et annexe 3). Le Buffle n'est pas présenté ici en raison de la non-significativité de toutes les variables.

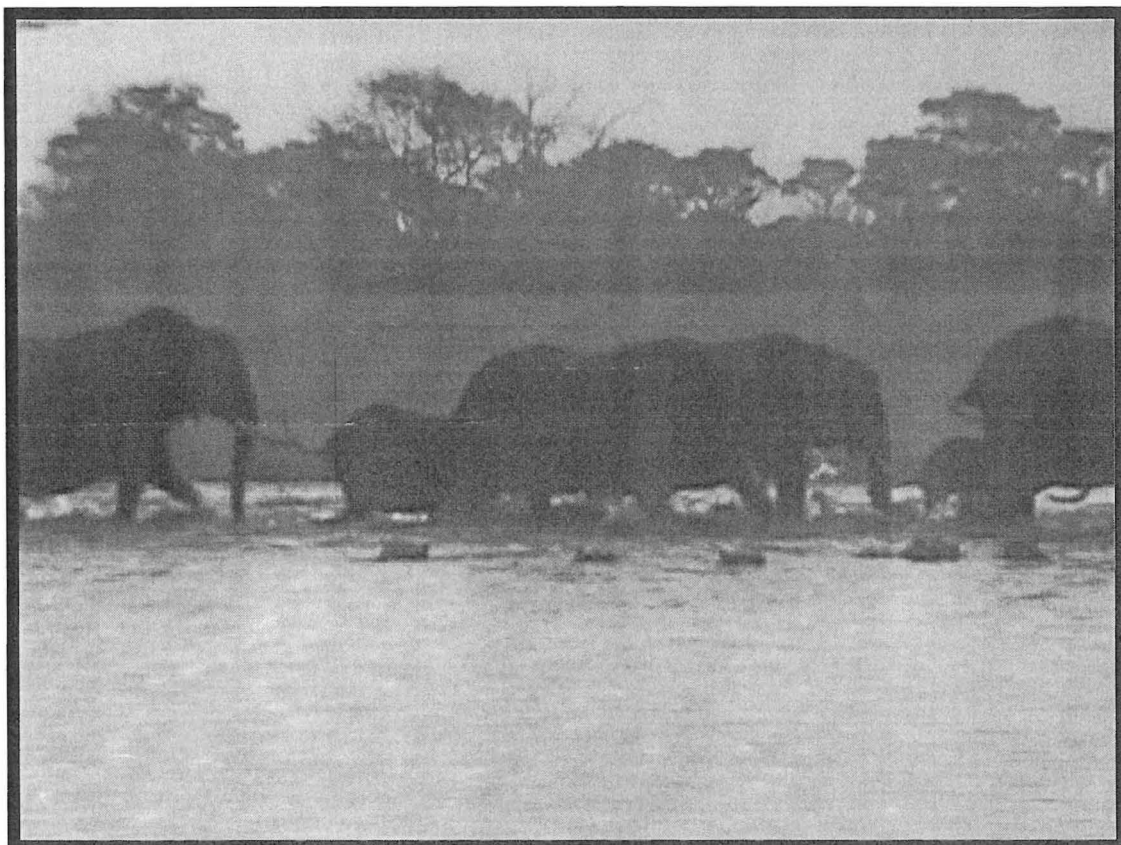
Tableau VI : Significativité des paramètres des modèles mixtes pour les paisseurs.  
Les résultats sont détaillés en annexe 3.

|                     | Antilope<br>rouanne | Cobe à<br>croissant | Cobe des<br>roseaux | Gnou<br>bleu | Hippotrague<br>noir | Phacochère | Zèbre de<br>Burchell |
|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|--------------|---------------------|------------|----------------------|
| nb observations     | 802                 | 679                 | 537                 | 595          | 984                 | 1044       | 1046                 |
| p (effet aléatoire) | < 0.0001            | < 0.0001            | 0.0004              | 0.0003       | < 0.0001            | < 0.0001   | < 0.0001             |
| sur-dispersion      | 7.5                 | 4.8                 | 4.3                 | 26.1         | 13.3                | 7.0        | 33.1                 |
| zone                | **                  | **                  | *                   | **           | ***                 | **         | **                   |
| année               | ***                 | ***                 |                     | **           | ***                 | *          |                      |
| cull                |                     | **                  | ***                 |              | *                   | ***        |                      |
| année * zone        | **                  | **                  | *                   |              | ***                 |            |                      |
| <b>année * cull</b> |                     | **                  | ***                 |              | *                   | ***        |                      |
| zone * cull         |                     | **                  |                     |              |                     | **         |                      |
| pluie               | ***                 | *                   | *                   |              | **                  | ***        | **                   |
| pluie * zone        | **                  |                     | *                   |              |                     | **         | **                   |

D'après les hypothèses de départ, nous nous attendions à ce qu'il n'y ait pas d'effet de l'interaction année\*cull sur les populations de paisseurs. Ceci est en effet le cas pour certains d'entre eux : Antilope rouanne, Buffle, Gnou bleu et Zèbre de Burchell. Ces espèces ne présentent pas de différence de tendance entre les périodes pré et post 1987 et semblent donc ne pas subir une quelconque influence de la part des éléphants. Cependant, quatre espèces vont à l'encontre des prédictions : le Cobe à croissant, le Cobe des roseaux, l'Hippotrague noir et le Phacochère.

## *Discussion*

---



L'objectif de cette étude était de tester l'hypothèse selon laquelle il existerait un impact négatif de l'augmentation des densités d'éléphants sur les populations de mésoherbivores brouteurs et mixtes, et un impact faible voire nul sur les populations de mésoherbivores paiseurs. Cette hypothèse est basée sur l'idée que le principal mécanisme sous-jacent à cet impact différentiel entre guildes alimentaires est une compétition interspécifique par exploitation liée au comportement alimentaire des éléphants. En effet, ceux-ci adoptent un comportement plutôt brouteur en saison sèche, période critique durant laquelle la ressource végétale est limitante (du Toit 1995), et entre donc, à cette époque de l'année, en compétition avec les brouteurs et pas avec les paiseurs.

Ces prédictions ont été testées grâce aux données de quarante années de comptages aux points d'eau. L'approche utilisée présente quelques biais liés aux techniques de comptages et aux méthodes d'analyses statistiques. En ce qui concerne les biais méthodologiques liés aux comptages, en plus du biais lié à la pluviométrie déjà souligné au cours de ce rapport, nous avons conscience du fait qu'un individu peut être compté plus d'une fois en 24 heures. L'existence de populations marquées facilitant l'identification des individus devrait, par la suite, nous permettre d'estimer ce biais. Par ailleurs, Ayeni (1975), dans son étude sur le Parc National de Tsavo, souligne que les comptages aux points d'eau présentent un biais positif envers les espèces très dépendantes à l'eau (éléphants, zèbres, cobes) qui ont tendance à fréquenter de façon très régulière les points d'eau et qui, par conséquent, sont plus souvent observées que les espèces moins dépendantes à l'eau (hippotragues, steenboks). Dans notre étude, cela ne semble pas avoir de réelles conséquences car des tendances ont pu être détectées chez les deux types d'espèces. Au niveau statistique, nous avons conscience de la non-indépendance des individus puisque les herbivores fonctionnent souvent en troupeaux. Or, nous avons essentiellement travaillé sur des sommes d'individus et non sur des moyennes, ce qui minimise le biais lié à cette non-indépendance des individus. Par ailleurs, Hastings publie en 1987 un article intitulé « Can competition be detected using species co-occurrence data ? ». Il y préconise des approches expérimentales et insiste sur la difficulté d'utiliser des observations de distribution et d'abondance pour dégager des informations quant aux mécanismes de compétition interspécifique. Or, si l'approche utilisée pour cette étude est corrélationnelle, l'existence d'hypothèses fortes à tester et l'aspect semi-expérimental lié à l'historique bien particulier du Parc National de Hwange permettent d'explorer les mécanismes écologiques derrière les corrélations mises en évidence et confèrent à cette approche une certaine robustesse. Même si rien ne remplacera une véritable expérimentation, l'approche utilisée ici est ce qui s'en rapproche le plus.

Il est à rappeler que les prédictions de cette étude ne concernent pas la Girafe qui n'est pas un mésoherbivore mais un mégaherbivore. Pour cette espèce, nos résultats corroborent ceux obtenus par les analyses transversales de Fritz *et al.* (2002) qui décrivaient déjà la Girafe comme non sensible à l'augmentation des populations d'éléphants. Nous ne détaillerons pas ce cas étant donné que notre étude porte sur l'impact de l'Eléphant sur les peuplements d'ongulés mésoherbivores.

A la suite des analyses statistiques menées, nous pouvons dresser le bilan suivant : 8 des 12 espèces mésoherbivores étudiées confirment les prédictions de départ (Tableau VII). Le Céphalophe de Grimm, l'Impala, le Grand Koudou et le Steenbok semblent bien souffrir d'une certaine compétition avec l'Eléphant, alors qu'Antilope rouanne, Buffle, Gnou bleu et Zèbre de Burchell semblent indifférents à l'augmentation marquée des populations d'éléphants. Ces résultats vont dans le sens des prédictions faites. En revanche, Cobe à croissant, Cobe des roseaux, Hippotrague noir et Phacochère vont à l'encontre de ce que nous aurions pu prédire. Nous allons maintenant nous attacher aux interprétations écologiques possibles de ces résultats.

### **Les brouteurs qui répondent aux prédictions**

En ce qui concerne l'Impala, l'hypothèse de la compétition alimentaire par exploitation avec l'Eléphant est à examiner car la littérature est divisée à ce sujet. En effet, deux études différentes ont présenté des résultats opposés. Dans l'une, menée par Hansen *et al.* (1985) dans le Serengeti, en Tanzanie, le régime alimentaire de l'Impala en saison sèche présente 59 % de similarité avec celui de l'Eléphant. Dans l'autre, menée par Jarman (1971) autour du Lac Kariba, au Zimbabwe, le chevauchement des niches alimentaires de l'Impala et de l'Eléphant est estimé à 3.6 % en début de saison sèche et à 9.4 % en fin de saison sèche. Ainsi, Hansen *et al.* (1985) suggèrent l'existence d'une compétition alimentaire entre les deux espèces alors que Jarman (1971) montre que ces deux espèces n'interagissent pas à ce niveau. Deux hypothèses se posent alors pour expliquer les résultats obtenus.

La première hypothèse repose sur l'existence de cette compétition alimentaire et explique, grâce à elle, l'impact de l'augmentation de la densité des éléphants sur les populations d'impalas. Lorsque les éléphants sont plus nombreux, la compétition alimentaire, due au chevauchement partiel des niches trophiques, devient plus prononcée pour les impalas. Or, étant donné qu'il s'agit d'une compétition asymétrique, ce sont les impalas qui doivent tendre à occuper une partie réduite de leur niche potentielle. Ce processus, qui correspond à un glissement ou à un resserrement de niche, peut expliquer le fait que les impalas de la zone de Robins ont vu leur effectif diminuer après l'arrêt des "cullings" en 1987. Par ailleurs, l'intervention de phénomènes de densité-dépendance peut expliquer la stabilité des populations d'impalas à Robins jusqu'en 1986 (pente = 0 [tableau V]). Les populations d'impalas de Robins et de Sinamatella semblent converger vers des valeurs similaires qui pourraient correspondre à une nouvelle capacité d'accueil de ces écosystèmes pour les impalas. Ne disposant plus de toute leur niche alimentaire, les impalas seraient contraints à n'utiliser qu'une partie de leur niche optimale sur laquelle les éléphants n'entreraient pas en compétition. Cette portion de niche pourrait constituer leur refuge écologique. Le cas de l'Impala dans le Parc National de Hwange semble suggérer l'existence possible d'un seuil de densité-dépendance en période de forte compétition avec les éléphants différent du seuil de densité-dépendance sans cette compétition. Ce cas est donc particulièrement intéressant et peut appuyer l'hypothèse de l'existence d'une compétition alimentaire entre éléphants et impalas. Il ne s'agit pas d'une adaptation définitive mais d'un ajustement immédiat, imposé par la compétition actuelle, qui consiste en une réduction du spectre des ressources utilisables par l'Impala. Cet ajustement est susceptible de disparaître aussitôt que cessera la pression de compétition.

La seconde hypothèse tient compte de la possible absence de compétition alimentaire entre éléphants et impalas. Pour expliquer l'impact de l'augmentation des densités d'éléphants sur les populations d'impalas, il faut donc explorer d'autres mécanismes. Etant donné que les ressources clés, c'est-à-dire les ressources déterminant la taille des populations animales en période limitante (Illius & O'Connor 2000), ne se réduisent pas à la ressource végétale, la compétition pour une autre ressource clé, l'eau, se pose comme une hypothèse explicative intéressante à prendre en considération. Dans le Parc National de Hwange, les éléphants, lorsqu'ils se regroupent en fortes densités autour des points d'eau en saison sèche, tendent à monopoliser ceux-ci au détriment des autres espèces. La possible monopolisation de la ressource eau par les éléphants en saison sèche est donc à explorer. Cette autre hypothèse basée sur la compétition pour la ressource en eau est appuyée par un constat simple en Afrique australe. Dans les parcs nationaux de Mana Pools (Zimbabwe) et de Chobe (Botswana), où les densités d'éléphants sont aussi élevées qu'à Hwange, les populations d'impalas connaissent de fortes densités qui sont stables (Dunham 1994). Or, ces deux parcs sont chacun parcourus par un grand cours d'eau : le fleuve Zambèze à Mana Pools et la rivière Chobe dans le parc du même nom. Ainsi, dans ces deux écosystèmes, la ressource clé qu'est l'eau est disponible le long de la rivière en quantité suffisante toute l'année. La comparaison de ces deux écosystèmes avec celui de Hwange semble indiquer que la compétition pour la ressource en eau est donc peut-être la principale ressource clé à prendre en compte pour le Parc National de Hwange où les impalas chutent lorsque les densités en éléphants sont élevées. Cette approche par la ressource en eau, qui a été soulignée depuis longtemps (Lamprey 1963), n'a été que peu étudiée jusqu'à présent (Western 1975, Ayeni 1975, 1979). Dans le Parc National de Hwange, où l'eau est une ressource limitée en saison sèche, la compétition pour l'eau risque de jouer un rôle non négligeable dans la structuration des peuplements. Cette compétition semble exister principalement à travers des phénomènes d'interférence dans lesquels les comportements d'agressivité ou de dominance jouent un rôle important. En effet, aux points d'eau, les espèces de taille petite et moyenne cèdent généralement la place aux espèces de plus grande taille (Ayeni 1975).

Les deux mêmes mécanismes écologiques sont susceptibles de jouer dans le cas du Grand Koudou qui est connu pour être régulé par la ressource végétale ligneuse disponible (Owen-Smith 1990, 1994) et qui est également une espèce dépendante à l'eau.

En ce qui concerne les petites espèces, Céphalophe et Steenbok, la grande différence de taille entre ces deux espèces et l'Eléphant autorise à émettre l'hypothèse que ces petites espèces très sélectives (principe de Bell-Jarman) ont accès à des parties de plantes inaccessibles à d'autres espèces et ne devraient donc pas souffrir outre mesure de la compétition alimentaire par les éléphants. En effet, l'idée selon laquelle un certain espacement des tailles corporelles réduit les chevauchements de niches et permet ainsi une certaine coexistence des ongulés n'est plus à démontrer (Illius et Gordon 1987). Or, l'Eléphant et les deux espèces qui sont le Céphalophe et le Steenbok sont aux deux extrémités de cette échelle des tailles et ne devraient donc pas subir de chevauchement de niches. De plus, ces petites antilopes ayant besoin de faibles quantités végétales, il devrait toujours rester assez de plantes éparses pour les satisfaire. Si tel est le cas, étant donné que la compétition pour l'eau est peu probable car ces deux espèces ne sont pas dépendantes à l'eau, l'ouverture des milieux par les éléphants est peut-être alors à mettre en cause. Cette ouverture des milieux

pourrait jouer à deux niveaux. D'une part, la suppression partielle des buissons accessibles aux petits ongulés peut entraîner une diminution des zones de ressources. D'autre part, cela peut également engendrer une diminution des zones de couvert nécessaires à l'évitement de la prédation. C'est la fonction de modificateur-clé, d'espèce structurelle de l'Eléphant qui est peut-être à mettre en cause pour les chutes de populations de céphalophes et de steenboks.

### **Les paisseurs qui répondent aux prédictions**

Une partie des ongulés paisseurs ne semble pas concernée par la compétition avec les éléphants. Cela est conforme à nos prédictions puisqu'en saison sèche, il n'y aurait pas de compétition sur la ressource herbacée de la part des éléphants. Néanmoins, si nous prenons en considération l'hypothèse de la compétition pour la ressource eau, il est alors étonnant de ne pas voir les zèbres, les gnous et les buffles, espèces dépendantes à l'eau, affectés par cette compétition. Afin d'expliquer cette apparente contradiction, nous pouvons émettre une hypothèse fondée sur l'importance de la distance qui sépare les zones d'alimentation aux zones d'abreuvement. Cette importance de la distance "eau-nourriture" pour la survie des espèces a déjà été étudiée pour des moutons par Squires & Wilson (1971). Elle n'a cependant pas encore été étudiée pour les peuplements d'ongulés africains.

Explicitons notre hypothèse dans le cas des trois espèces concernées. Pendant la saison sèche, les éléphants se concentrent et atteignent de fortes densités autour des points d'eau où leur alimentation est essentiellement basée sur la végétation ligneuse. Les zèbres, les gnous et les buffles étant des paisseurs, ils ne souffrent pas ou peu d'une compétition alimentaire avec les éléphants. En saison sèche, ils peuvent donc rester se nourrir aux abords des points d'eau. Or, dans le Parc National de Hwange, la compétition pour l'eau semble se faire principalement par interférence. Ainsi, en séjournant continuellement autour des points d'eau, les zèbres, les gnous et les buffles augmentent leurs possibilités de boire. Par conséquent, ces trois espèces qui se trouvent très souvent aux alentours des points d'eau ont plus de chances de ne pas souffrir de cette compétition que les espèces de type brouteur contraintes à quitter les alentours des points d'eau pour aller se nourrir plus loin. Cette hypothèse pourrait expliquer le fait que les zèbres, les gnous et les buffles ne chutent pas malgré leur dépendance à l'eau.

En ce qui concerne l'Antilope rouanne, le fait qu'il n'y ait pas de compétition apparente avec les éléphants est logique car il s'agit d'une espèce paisseur et de surcroît faiblement dépendante à l'eau. Néanmoins, il existe une tendance générale à la diminution des populations d'antilopes rouannes dans le Parc National de Hwange, surtout dans la zone de Sinamatella. Cette diminution n'est pas surprenante car les effectifs d'antilopes rouannes diminuent sur l'ensemble de l'Afrique australe. A la suite d'un suivi mené dans le Parc National du Kruger, en Afrique du sud, Harrington *et al.* (1999) invoquent, pour expliquer cette baisse, l'augmentation de la prédation par les lions et l'augmentation de la compétition avec les zèbres et les gnous qui se sont installés de plus en plus nombreux après la création de points d'eau artificiels.

### **Les paiseurs qui ne répondent pas aux prédictions**

Plusieurs facteurs peuvent jouer pour expliquer la diminution des effectifs de cobes de roseaux dans le Parc National de Hwange depuis 1987 et sa quasi disparition de la zone de Main Camp. Tout d'abord, l'hypothèse de la compétition pour l'eau présentée ci-dessus peut constituer une hypothèse explicative à cette chute, le Cobe des roseaux étant très dépendant de la ressource en eau. De plus, le Cobe des roseaux étant une espèce très inféodée aux milieux riches en eau, l'assèchement progressif du Parc et la modification des alentours des points d'eau, en partie due à l'activité des éléphants, pourraient aussi expliquer la chute des cobes des roseaux à Hwange. Par ailleurs, il se trouve que cette espèce, peu endurante à la course, est très sensible à la prédation (guépards, lycaons, léopards, lions) et profite généralement des zones fermées, des hautes herbes et des buissons denses pour se mettre à couvert et échapper ainsi à ses prédateurs (Ventner 1979). L'ouverture des milieux par les éléphants entraîne la disparition des zones de couvert et peut donc fournir une explication plausible à la diminution des effectifs de cobes des roseaux. Enfin, les effectifs devenant de plus en plus petits, les populations de cobes ont été de plus en plus sensibles à des événements de type catastrophique (sécheresse par exemple) ; c'est le phénomène de stochasticité démographique. L'explication de la chute des cobes des roseaux est sûrement à rechercher dans la combinaison de ces quatre phénomènes. Les mêmes mécanismes écologiques sont susceptibles de jouer dans le cas du Cobe à croissant.

La diminution des effectifs après 1987 est difficile à expliquer pour deux espèces : le Phacochère et l'Hippotrague noir. Il est possible que les aspects de compétition alimentaire, compétition pour l'eau et modifications des milieux combinés à la répétition de sécheresses puissent jouer. Toutefois, d'autres hypothèses peuvent être émises. Pour ce qui est du Phacochère, il s'agit, d'une part, d'une espèce dépendante de l'eau, d'autre part, d'une espèce dépendante de milieux liés à l'eau. En effet, elle a la particularité de se nourrir de rhizomes de riz sauvage qui poussent dans les points d'eau partiellement asséchés (Cumming 1975). C'est cette caractéristique alimentaire qui peut rendre le Phacochère potentiellement vulnérable à l'augmentation des densités d'éléphants car ces derniers prennent très régulièrement des bains de boue dans les mares presque asséchées, détruisant ainsi les zones d'alimentation en riz sauvage des phacochères. En ce qui concerne les hippotragues noirs, il se peut que cette espèce plutôt farouche évite les zones trop fréquentées par d'autres espèces. Il se peut aussi que, comme l'Antilope rouanne, cette espèce souffre d'une augmentation de la pression de prédation, voire d'une compétition avec d'autres paiseurs. Une autre piste qui pourrait être étudiée a été formulée par Owen-Smith (1988). Il explique que les hippotragues noirs étant des espèces inféodées aux forêts claires et se nourrissant essentiellement d'herbes hautes, peuvent souffrir du nombre d'arbres et de taillis déracinés par les éléphants, arbres et taillis qui recouvrent des zones herbeuses devenant inaccessibles aux hippotragues.

### **Bilan et hypothèses explicatives complémentaires**

L'hypothèse émise à partir des résultats de Fritz *et al.* (2002) concernant l'impact négatif des éléphants sur les mésoherbivores brouteurs et l'impact nul sur les mésoherbivores paiseurs est partiellement confirmée puisque 8 des 12 espèces mésoherbivores étudiées

répondent aux prédictions. En effet, quatre mésoherbivores à régime alimentaire brouteur ou mixte semblent souffrir de la compétition avec les éléphants de plus en plus nombreux, alors que quatre des paisseurs étudiés n'ont pas l'air influencés par cette compétition. Ces résultats corroborent partiellement les observations effectuées dans le Parc National de Tsavo au Kenya (Parker 1983) et dans la réserve de Hluhluwe en Afrique du Sud (Owen-Smith 1989). A Tsavo, la croissance des populations d'éléphants qui a eu lieu dans les années 60 a été suivie d'une augmentation de l'abondance des paisseurs (oryx, zèbres) et d'une chute des populations de brouteurs (gerenuks, petits koudous). A Hluhluwe, le déclin des espèces de type paisseur et la croissance des brouteurs ont été attribués à l'extermination des éléphants. Si nos résultats corroborent les observations pour les brouteurs, ils sont différents pour les paisseurs. Les résultats de notre étude signalent une indifférence de la dynamique des populations de paisseurs à l'augmentation des densités d'éléphants, alors que les observations de Parker (1983) et Owen-Smith (1989) vont dans le sens de l'existence de mécanismes de facilitation entre les éléphants et les paisseurs.

L'hypothèse formulée dans ce travail est basée sur les mécanismes de compétition alimentaire. Or, la prédation est un mécanisme secondaire important (Sinclair 1985, Gasaway *et al.* 1996) qui peut représenter un facteur confondant lorsqu'on cherche à détecter des effets de la compétition (Arsenault & Owen-Smith 2002). En effet, dans l'hypothèse d'une augmentation concomitante des populations d'éléphants et de prédateurs, des résultats interprétés comme la résultante d'une pression de compétition peuvent être dus, en fait, à une pression de prédation croissante. Dans le Parc National de Hwange, il est possible d'envisager une augmentation des grands prédateurs par les abattages massifs d'éléphants avant 1987. Cependant, Wilson en 1975 et Jones en 1989 ont estimé la population de lions à 500 individus (Wilson 1997) et Andy Loveridge (Carnivore Research Unit of Hwange National Park) estime la population actuelle à 540 lions. La pression de prédation par les lions ne semble donc pas avoir significativement augmentée ces dernières décennies. Il en est de même pour la population par les hyènes tachetées selon Julia Salnicki (Carnivore Research Unit of Hwange National Park) qui estime à un millier les hyènes vivant dans le Parc. Par ailleurs, impalas et koudous, qui chutent à Hwange depuis 1987, ne sont pas les proies principales des grands prédateurs. Dans le cas du Parc National de Hwange, la pression de prédation ne semble pas avoir augmenté et n'a donc probablement pas d'effet sur la diminution de certaines populations d'herbivores depuis 1987. Le fait d'attribuer la chute de certaines espèces à une compétition avec les éléphants de plus en plus nombreux paraît donc légitime. Cependant, pour certaines espèces de petits herbivores (Céphalophe, Steenbok et Cobe des roseaux) qui utilisent les milieux fermés pour échapper aux prédateurs et qui voient leurs zones de couvert diminuer sous la pression des éléphants, l'impact d'une certaine prédation n'est pas à exclure. C'est ici l'aspect modificateur-clé (Scott-Mills *et al.* 1993) de l'Eléphant qui est souligné.

Si l'hypothèse de notre étude, fondée sur la notion de compétition alimentaire par exploitation, n'est que partiellement confirmée, cela semble suggérer la nécessité d'affiner nos hypothèses et d'explorer d'autres mécanismes écologiques explicatifs additionnels. Dans le cas de l'Impala et du Grand Koudou, si la compétition peut s'exercer par exploitation sur la ressource végétale ligneuse en saison sèche, l'existence d'une compétition pour la ressource clé qu'est l'eau en milieu semi-aride est à envisager. C'est, en effet, la principale hypothèse explicative complémentaire que semblent suggérer les résultats de notre étude. Il est donc possible que les peuplements d'ongulés des milieux semi-arides africains soient structurés

entre autre par les possibilités d'accès à la ressource clé qu'est l'eau. Le facteur de dépendance à l'eau est donc à prendre en compte. Une autre hypothèse que suggère cette étude est l'importance de la distance qui sépare l'eau des zones d'alimentation. Cette hypothèse est née du constat de la non diminution des populations de pisseurs dépendants de l'eau. A la lumière des résultats obtenus, la caractérisation de l'Eléphant d'Afrique en tant que compétiteur-clé (Scott-Mills *et al.* 1993) est justifiée dans la mesure où, non seulement à travers une compétition alimentaire par exploitation mais aussi à travers une compétition par interférence pour l'eau, il influe sur certaines espèces et donc sur la structuration des peuplements.

La prédation n'ayant pas d'effet sur les fortes tendances des populations herbivores du Parc National de Hwange, ce sont très probablement les mécanismes de compétition pour la ressource végétale et pour l'eau en saison sèche qui, combinés aux effets sécheresse, permettent la compréhension de la structuration des peuplements d'ongulés. Ces pressions de compétition sont d'autant plus importantes qu'il s'agit d'une compétition asymétrique avec un mégaherbivore, l'Eléphant. Les résultats de cette étude contribuent aussi à la réflexion sur l'importance de la compréhension de mécanismes écologiques qui régissent les peuplements pour la gestion des aires protégées, notamment dans les régions où les éléphants atteignent de très fortes densités (Cumming 1981, Van Aarde 1999) et sont sources de divers problèmes pour les pays africains concernés (Caughley 1976, Hoare 2000).

### **Perspectives**

Pour aller plus loin dans la compréhension des forces structurant les peuplements d'ongulés sauvages des savanes africaines, l'exploration des mécanismes écologiques qui sous-tendent les compétitions interspécifiques suggérées apparaît fondamentale. Ainsi, nous pourrions, par la suite, chercher à tester les hypothèses qui ressortent de cette étude par des travaux de terrain. A l'instar de certaines études déjà menées (Jarman 1971, Hansen *et al.* 1985), il semble nécessaire de chercher à mieux connaître le chevauchement des niches alimentaires. La comparaison de plantes consommées par des observations fines lors des phases d'alimentation des ongulés, l'analyse de faeces ou la mesure de contenus stomacaux sur les brouteurs du Parc National de Hwange permettraient de préciser les espèces végétales communes aux régimes alimentaires de l'Eléphant et des autres brouteurs.

Par ailleurs, afin d'étudier les éventuels mécanismes de la compétition pour l'eau, des transects de distance à l'eau et un travail de suivi des temps passés par chaque espèce aux points d'eau afin d'évaluer les bilans hydriques peuvent s'avérer fort utile. Ces suivis pourront être inspirés des études d'Ayeni (1975, 1979).

En outre, il serait intéressant de tester les hypothèses de chevauchement de niches à plusieurs échelles. Pour ce faire, il s'avèrerait nécessaire, par exemple, d'étudier plus finement les zones où les diminutions sont les plus fortes, notamment pour le cas de l'Impala. Sachant que nous disposons d'un suivi spatialisé par point d'eau et pour certaines années de coordonnées GPS prises lors des comptages par transects routiers, il est possible de travailler à de plus petites échelles que celles des trois grandes zones et d'affiner les corrélations spatio-temporelles. L'existence d'une population d'impalas marqués (plus d'une centaine

d'individus) dans le Parc National de Hwange peut permettre de vérifier ces contraintes à l'échelle individuelle.

De plus, afin de pallier le manque d'information en ce qui concerne l'impact de la prédation dans le Parc National de Hwange, il serait pertinent de collecter les données déjà existantes sur les populations de lions, de hyènes tachetées, et de lycaons, puis de les intégrer dans de prochaines analyses afin de valider les hypothèses. Pour ce faire, une collaboration avec le CRU (Carnivore Research Unit) de Hwange est déjà en place.

Le fait de posséder des jeux de données sur du long terme, permet également d'envisager l'utilisation de méthodes de modélisation afin d'étudier différents scénarios du devenir des populations d'herbivores du Parc.

Enfin, le suivi des grands herbivores dans le Parc National de Hwange va s'avérer crucial lors de la prochaine saison sèche, en septembre-octobre 2002, car il s'agit d'une année extrêmement sèche (393 mm de pluie à Main Camp), rappelant les grandes sécheresses de 1982, 1987 et 1995. Ces phénomènes de type catastrophique, dépendant de l'ENSO (El Niño Southern Oscillations), sont idéaux pour tester les hypothèses de restriction alimentaire et de compétition. Les événements de sécheresse et leurs effets instantanés et retardés sont à mieux prendre en compte par la suite car ils sont cruciaux pour la compréhension de l'évolution de la structuration des peuplements d'ongulés dans l'espace et dans le temps.

## *Bibliographie*

---

- Arsenault, R. and N. Owen-Smith (2002). "Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages." *Oikos* **97**: 313-318.
- Ayeni, J. S. O. (1975). "Utilization of waterholes in Tsavo National Park (East)." *E. Afr. Wildl. J.* **13**: 305-323.
- Ayeni, J. S. O. (1979). Distribution of wildlife in relation to the water-holes in Tsavo National Park (East), Kenya. *Wildlife Management in savanna woodland*. S. S. Ajayi and L. B. Halstead. London, Taylor and Francis. **1**: 67-83.
- Barbault, R. (1981). *Ecologie des populations et des peuplements : des théories aux faits*. Paris New York Barcelone Milan Mexico Rio de Janeiro, Masson.
- Barbault, R. and S. Stearns (1991). "Towards an evolutionary ecology linking species interactions, life-history strategies and community dynamics : an introduction." *Acta Oecologica* **12**(1): 3-10.
- Bell, R. H. V. (1970). The use of the herb layer by grazing ungulates in the Serengeti. *Animal populations in relation to their food resources*. A. Watson, Symp. Brit. Ecol. Soc.: 11-124.
- Ben-Shahar, R. (1996). "Do elephants over-utilize mopane woodlands in northern Botswana?" *Journal of Tropical Ecology* **12**(4): 505-515.
- Ben-Shahar, R. (1998). "Changes in structure of savanna woodlands in northern Botswana following the impacts of elephants and fire." *Plant Ecology* **136**(2): 189-194.
- Ben-Shahar, R. (1999). "Elephants and their woodland habitats in northern Botswana." *Pachyderm* **27**: 101-104.
- Birch, L. C. (1957). "The meanings of competition." *Am. Nat.* **91**: 5-18.
- Bothma, J. d. P. (1989). *Game ranch management*. Pretoria, Van Schaik J.L.
- Bourgarel, M., H. Fritz, et al. (2000). Large Mammal Counts Hwange National Park Main Camp Area. Harare, CIRAD EMVT: 62.
- Brockmann, H. J. and C. J. Barnard (1979). "Kleptoparasitism in birds." *Anim. Behav.* **27**: 487-514.
- Brown, J. H. (1971). "Mechanisms of competitive exclusion between two species of chipmunks." *Ecology* **52**: 305-311.
- Brown, J. S. (1989). "Coexistence on a seasonal resource." *Am. Nat.* **133**(2): 168-182.
- Caughley, G. (1976). "The elephant problem - an alternative hypothesis." *East African Wildlife Journal* **14**: 265-283.
- Coe, M. J., D. H. Cumming, et al. (1976). "Biomass and production of large african herbivores in relation to rainfall and primary production." *Oecologia* **22**: 341-354.
- Conybeare, A. M. (1991). Elephant occupancy and vegetation change in relation to artificial water points in a Kalahari sand area of Hwange National Park. *Department of Biological Sciences, University of Zimbabwe*: 209.
- Crawley, M. J. (1983). *Herbivory : the dynamics of animal-plant interactions*. Oxford London Edinburgh Boston Melbourne, Blackwell Scientific Publications.
- Cumming, D. H. M. (1975). *A Field Study of the Ecology and Behaviour of Warthog*. Museum Memoir 7, Trustees of the National Museums and Monuments of Rhodesia, Salisbury.
- Cumming, D. H. M. (1981). The management of elephant and other large mammals in Zimbabwe. Harare, Department of National Parks and Wildlife Management: 91-118.
- Cumming, D. H. M. (1982). The influence of Large Herbivores on Savanna Structure in Africa. *Ecology of Tropical savannas*. B. J. Huntley and B. H. Walker. Berlin, Springer-Verlag: 217-244.

- Cumming, D. H. M. (1983). The decision-making framework with regard to the culling of large mammals in Zimbabwe. Pretoria: 173-186.
- Cumming, D. H. M., M. Brock Fenton, et al. (1997). "Elephants, woodlands and biodiversity in southern Africa." *South African Journal of Science* **93**: 231-236.
- Darwin, C. (1859). *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, London.
- Diamond, J. and T. J. Case (1986). *Community Ecology*. New York Cambridge Philadelphia San Francisco London Mexico city Sao Paulo Singapore Sydney, Harper & Row.
- Drent, R. H. and H. H. T. Prins (1987). The herbivore as prisoner of its food supply. *Disturbance in grasslands*. J. Van Andel, Junk, W.: 131-147.
- Dublin, H. T., A. R. E. Sinclair, et al. (1990). "Does competition regulate ungulate populations? Further evidence from Serengeti, Tanzania." *Oecologia* **82**: 283-288.
- Dudley, J. P., G. C. Crag, et al. (2001). "Drought mortality of bush elephants in Hwange National Park, Zimbabwe." *African Journal of Ecology* **39**: 187-194.
- Dunham, K. M. (1994). "The effect of drought on the large mammal populations of Zambezi riverine woodlands." *J. Zool. Lond.* **234** : 489-526.
- du Toit, J. T. (1990). "Feeding-height stratification among African browsing ruminants." *African Journal of Ecology* **28**: 55-61.
- du Toit, J. T. (1995). "Determinants of the composition and distribution of wildlife communities in southern Africa." *Ambio* **24**: 2-6.
- East, R. (1984). "Rainfall, soil nutrient and biomass of large African savanna mammals." *African Journal of Ecology* **22**: 245-270.
- East, R. (1998). *African Antelope Database 1998*. IUCN/SSC Antelope Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 434.
- Elton, C. S. (1927). *Animal ecology*. Londres, Sidgwick & Jackson.
- Estes, R. D. (1991). *The behavior guide to african mammals*. Berkeley Los Angeles Oxford, University of California Press.
- Fenton, B. M., D. H. M. Cumming, et al. (1998). "Bats and the loss of tree canopy in African woodlands." *Conservation Biology* **12**(2): 399-407.
- Fritz, H. and P. Duncan (1994). "On the carrying capacity for large ungulates of African savanna ecosystems." *Proc. R. Soc. Lond.* **256**: 77-82.
- Fritz, H. (1997). "Low ungulate biomass in West African savannas : primary production or missing megaherbivores or large predator species?" *Ecography* **20**(4): 417-421.
- Fritz, H., P. Duncan, et al. (2002). "The influence of megaherbivores on the abundance of the trophic guilds in African ungulate communities." *Oecologia* **131**: 620-625.
- Gasaway, W. C., K. T. Gasaway, et al. (1996). "Persistent low densities of plains ungulates in Etosha National Park, Namibia : testing the food-regulating hypothesis." *Can. J. Zool.* **74**: 1556-1572.
- Geist, V. (1974). "On the relationship of social evolution and ecology in ungulates." *Am. Zool.* **14**: 205-220.
- Gordon, I. J. and A. W. Illius (1994). "The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants." *Oecologia* **98**: 167-175.
- Goss-Custard, J. D. (1980). "Competition for food and interference among waders." *Ardea* **68**: 31-52.
- Grobler, J. H. (1981). "Parasites and mortality of the sable *Hippotragus niger niger* (Harris 1938) in the Matopos, Zimbabwe." *Koedoe* **24**: 119-123.

- Hansen, R. M., M. M. Mugambi, et al. (1985). "Diets and trophic ranking of ungulates of the northern Serengeti." *J. Wildl. Management* **49**(3): 823-829.
- Hardin, G. (1960). "The competitive exclusion principle." *Science* **131**: 1291-1297.
- Harrington, R., N. Owen-Smith, et al. (1999). "Establishing the causes of the roan antelope decline in the Kruger National Park, South Africa." *Biological Conservation* **90**: 69-78.
- Hastings, A. (1987). "Can competition be detected using species co-occurrence data?" *Ecology* **68**(1): 117-123.
- Herremans, M. (1995). "Effects of woodland modification by African elephant *Loxodonta africana* on bird diversity in Northern Botswana." *Ecography* **18**: 440-454.
- Hoare, R. (2000). "African elephants and humans in conflict: the outlook for coexistence." *Oryx* **34**(1): 34-38.
- Hofmann, R. R. and D. R. M. Stewart (1972). "Grazer or browser : a classification based on the stomach-structure and feeding habits of East African ruminants." *Mammalia* **36**: 226-240.
- Holt, R. D. (1977). "Predation, apparent competition, and the structure of prey communities." *Theor. Pop. Biol.* **12**: 197-229.
- Huey, R. B. and E. R. Pianka (1974). "Ecological character displacement in a lizard." *Am. Zool.* **14**: 1127-1136.
- Huston, M. (1994). *Biological diversity. The coexistence of species in changing landscapes*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Hutchinson, G. E. (1959). "Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?" *Am. Nat.* **93**(870): 145-159.
- Illius, A. W. and T. G. O'Connor (2000). "Resource heterogeneity and ungulate population dynamics." *Oikos* **89**: 283-294.
- Illius, A. W. and I. J. Gordon (1987). "The allometry of food intake in grazing ruminants." *Journal of Animal Ecology* **56**: 989-999.
- Jarman, P. J. (1971). "Diets of large mammals in the woodlands around Lake Kariba, Rhodesia." *Oecologia* **8**: 157-178.
- Jarman, P. J. (1974). "The social organisation of antelope in relation to their ecology." *Behaviour* **48**: 215-267.
- Jarman, P. J. and A. R. E. Sinclair (1979). Feeding strategy and the pattern of resource partitioning in Ungulates. *Serengeti : dynamics of an ecosystem*. A. R. E. Sinclair and M. Norton-Griffiths. Chicago London, The university of Chicago Press. **1**: 130-163.
- Kotler, B. P., J. S. Brown, et al. (1993). "Mechanisms of species coexistence of optimal foragers : temporal partitioning by two species of sand dune gerbils." *Oikos* **67**: 548-556.
- Krackow, S. and E. Tkadlec (2001). "Analysis of brood sex ratios : implications of offspring clustering." *Behav. Ecol. Sociobiol.* **50**: 293-301.
- Kruuk, H. (1972). *The Spotted Hyena*. Chicago, University of Chicago Press.
- Lack, D. (1971). *Ecological isolation in birds*, Blackwell
- Lamprey, H. F. (1963). *Ecological separation of the large mammal species in the Tarangire Game Reserve, Tanganyika*, Oxford.
- Laws, R. M., I. S. C. Parker, et al. (1975). *Elephants and their habitats. The ecology of elephants in North Bunyoro, Uganda*. Oxford, Clarendon Press.

- Laws, R. M. (1981). Experiences in the study of large mammals. *Dynamics of large mammal populations*. C. W. Fowler and T. D. Smith. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, John Wiley and sons. 1: 25-33.
- Leibold, M. A. (1995). "The niche concept revisited : mechanistic models and community context." *Ecology* 76(5): 1371-1382.
- Leuthold, W. and J. B. Sale (1973). "Movements and patterns of habitat utilisation of elephants in Tsavo National Park, Kenya." *E. Afr. Wildl. J.* 11: 369-384.
- Loreau, M. (1995). "Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems." *Am. Nat.* 145: 22-42.
- Mapaure, I. and L. Mhlanga (1998). "Elephants and woodlands: the impact of elephant damage to *Colophospermum mopane* on Namembere Island, Lake Kariba, Zimbabwe." *Zimbabwe Science News* 32(1): 15-19.
- Martin, P. S. (1984). Prehistoric overkill: the global model. *Quaternary extinctions: a prehistoric revolution*. P. S. Martin & R. G. Klien. Tucson, University of Arizona Press. 354-403.
- Mduma, S. A. R., A. R. E. Sinclair, et al. (1999). "Food regulates the Serengeti wildebeest : a 40-year record." *Journal of Animal Ecology* 68: 1101-1122.
- Menge, B. A. and J. P. Sutherland (1987). "Community regulation : variation en disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment." *Am. Nat.* 130: 730-757.
- Milinski, M. and G. A. Parker (1991). Competition for resources. *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. J. R. Krebs and N. B. Davies. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Mills, M. G. L. and T. M. Shenk (1992). "Predator-prey relationships : the impact of lion predation on wildebeest and zebra populations." *Journal of Animal Ecology* 61: 693-702.
- Murray, M. G. (1993). "Niche separation of grazing ungulates in the Serengeti : an experimental test." *Journal of Animal Ecology* 62: 380-389.
- National Parks (1999). Hwange National Park : Management Plan 1999-2003. Harare, National Parks: 190.
- Newton, I. (1998). *Population limitation in birds*. London, Academic Press.
- Nicholson, A. J. (1954). "An outline of the dynamics of animal populations." *Australian Journal of Zoology* 2: 9-65.
- Owen-Smith, N. (1988). *Megaherbivores : the influence of very large body size on ecology*. Cambridge London New York New Rochelle Melbourne Sydney, Cambridge University Press.
- Owen-Smith, N. (1989). Morphological factors and their consequences for resource partitioning among african savanna ungulates : a simulation modelling approach. *Patterns in the structure of Mammalian communities*. D. W. Morris, Z. Abramsky, B. J. Fox and M. R. Williz. Lubbock, Texas Tech University Press.
- Owen-Smith, N. (1990). "Demography of a large herbivore, the greater kudu *Tragelaphus strepsiceros*, in relation to rainfall." *Journal of Animal Ecology* 59: 893-913.
- Owen-Smith, N. (1994). "Foraging responses of kudus to seasonal changes in food resources : elasticity in constraints." *Ecology* 75(4): 1050-1062.
- Paine, R. T. (1966). "Food web complexity and species diversity." *Am. Nat.* 100: 65-75.
- Park, T. (1962). "Beetles, competition and populations." *Science* 138: 1369-1375.
- Parker, I. S. C. (1983). The Tsavo story : an ecological case history. *Mammals in African conservation areas*. N. Owen-Smith. Haun Pretoria: 37-50.

- Peters, R. H. and K. Wassenberg (1983). "The effect of body size on animal abundance." *Oecologia* **60**: 89-96.
- Pianka, E. R. (1978). *Evolutionary ecology*. New York, Harper & Row.
- Schoener, T. W. (1983). "Field experiments on interspecific competition." *Am. Nat.* **122**: 240-285.
- Scott-Mills, L., M. E., Soulé et al. (1993). "The keystone-species concept in ecology and conservation." *BioScience* **43** (4): 219-224.
- Sinclair, A. R. E. (1985). "Does interspecific competition or predation shape the african ungulate community?" *Journal of Animal Ecology* **54**: 899-918.
- Squires, V. R. and A. D. Wilson (1971). "Distance between food and water supply and its effects on drinking frequency, food and water intake of Merino and Border Leicester sheep." *Aust. J. Agric. Res.* **22**: 283-290.
- Styles, C. V. and J. D. Skinner (2000). "The influence of large mammalian herbivores on growth form and utilization of mopane trees, *Colophospermum mopane*, in Botswana's Northern Tuli Game Reserve." *African Journal of Ecology* **38**: 95-101.
- Sutherland, J. W. (1996). *From individual behaviour to population ecology*. Oxford, Oxford University Press.
- Swanepoel, C. M. (1993). "Baobab damage in Mana Pools National Park, Zimbabwe." *African Journal of Ecology* **31**: 220-225.
- Tilman, D. (1987). "The importance of the mechanisms of interspecific competition." *Am. Nat.* **5**: 769-774.
- Tokeshi, M. (1999). *Species coexistence : ecological and evolutionary perspectives*, Blackwell Science.
- Trochain, J. L. (1957). *Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique Tropicale*. Extra. Bull. Inst. d'Etudes centrafricaines, Brazzaville. 55-93.
- Van Aarde, R., I. Whyte, et al. (1999). "Culling and the dynamics of the Kruger National Park African elephant population." *Animal Conservation* **2**: 287-294.
- Ventner, J. (1979). *The ecology of the southern reedbucks (Redunca arundinum) on the eastern shores of Lake St. Lucia, Zululand*. M. Sc. Thesis, Univ of Natal.
- Vesey-FitzGerald, D. F. (1960). "Grazing succession among east african game animals." *Journal of Mammalogy* **41**(2): 161-172.
- Walker, B. H., R. H. Emslie, et al. (1987). "To cull or not to cull : lessons from a southern african drought." *Journal of Applied Ecology* **24**(2): 381-401.
- Western, D. (1975). "Water availability and its influence on the structure and dynamics of a savannah large mammal community." *E. Afr. Wildl. J.* **13**: 254-286.
- Williamson, B. R. (1975). "Seasonal distribution of elephant in Wankie National Park". *Arnoldia (Rhodesia)* **7**(11): 1-16.
- Wilson, V. (1997). "Biodiversity of Hwange National Park. Large mammals and carnivores". Chipangali Wildlife Trust, Harare.
- Young, T. P. (1994). "Natural die-offs of large mammals : implications for conservation." *Conservation Biology* **8**(2): 410-418.
- Zwarts, L. (1976). "Density-related processes in feeding dispersion and feeding activity of teal (*Anas crecca*)." *Ardea* **64**: 192-209.

## *Annexes*

---

**Annexe 1 : Résultats des régressions logistiques avec facteur aléatoire pour le  
Céphalophe de Grimm et le Steenbok.**

|                     | Céphalophe                                               | Steenbok                                                |
|---------------------|----------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|
| nb observations     | 693                                                      | 675                                                     |
| p (effet aléatoire) | 0.0249                                                   | 0.0205                                                  |
| Sur-dispersion      | 0.94                                                     | 1.03                                                    |
| intercept           | - 120.71                                                 | - 50.12                                                 |
| zone                | **<br>zone 1 : - 0.09<br>zone 2 : - 0.23<br>zone 3 : 0   | *<br>zone 1: 15.49<br>zone 2 : - 6.52<br>zone 3 : 0     |
| année               | 0.06                                                     | 0.03                                                    |
| pluie               | **<br>- 0.67                                             | **<br>- 0.82                                            |
| cull                | **<br>cull 0 : 273.47<br>cull 1 : 0                      | *<br>cull 0 : 208.87<br>cull 1 : 0                      |
| <b>année*cull</b>   | **<br>cull 0 : - 0.14<br>cull 1 : 0                      | *<br>cull 0 : - 0.10<br>cull 1 : 0                      |
| zone*cull           | **<br>z1*c0 : - 1.75<br>z2*c0 : - 1.22<br>les autres : 0 | *<br>z1*c0 : - 2.75<br>z2*c0 : - 0.85<br>les autres : 0 |

(\* pour  $p < 0.05$  ; \*\* pour  $p < 0.01$  ; \*\*\* pour  $p < 0.001$ )

année\*zone et pluie\*zone ne sont pas significatifs.

## Annexe 2 : Résultats des modèles mixtes pour les brouteurs.

|                     | Céphalophe                                                | Girafe                                                  | Koudou                                                    | Impala                                                  | Steenbok                                                 |
|---------------------|-----------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| nb observations     | 693                                                       | 1024                                                    | 1051                                                      | 997                                                     | 675                                                      |
| p (effet aléatoire) | <0.0001                                                   | <0.0001                                                 | <0.0001                                                   | <0.0001                                                 | 0.0205                                                   |
| Sur-dispersion      | 2.3                                                       | 7.4                                                     | 16.3                                                      | 55.9                                                    | 1.68                                                     |
| intercept           | - 13.62                                                   | - 19.97                                                 | - 46.20                                                   | - 168.37                                                | - 37.45                                                  |
| zone                | *<br>zone 1 : - 430.27<br>zone 2 : - 149.94<br>zone 3 : 0 | ***<br>zone 1 : 146.88<br>zone 2 : 106.96<br>zone 3 : 0 | **<br>zone 1 : - 4.39<br>zone 2 : - 3.18<br>zone 3 : 0    | ***<br>zone 1 : 170.12<br>zone 2 : 124.37<br>zone 3 : 0 | *<br>zone 1 : - 46.98<br>zone 2 : - 193.23<br>zone 3 : 0 |
| année               | 0.01                                                      | 0.01                                                    | 0.03                                                      | 0.09                                                    | 0.02                                                     |
| cull                | ***<br>cull 0 : 376.67<br>cull 1 : 0                      | *<br>cull 0 : 0.25<br>cull 1 : 0                        | ***<br>cull 0 : 160.60<br>cull 1 : 0                      | ***<br>cull 0 : 218.76<br>cull 1 : 0                    | **<br>cull 0 : 241.43<br>cull 1 : 0                      |
| année*cull          | ***<br>cull 0 : - 0.19<br>cull 1 : 0                      |                                                         | ***<br>cull 0 : - 0.08<br>cull 1 : 0                      | ***<br>cull 0 : - 0.11<br>cull 1 : 0                    | **<br>cull 0 : - 0.12<br>cull 1 : 0                      |
| année*zone          | *<br>zone 1 : 0.22<br>zone 2 : 0.08<br>zone 3 : 0         | ***<br>zone 1 : - 0.07<br>zone 2 : - 0.05<br>zone 3 : 0 |                                                           | ***<br>zone 1 : - 0.09<br>zone 2 : - 0.06<br>zone 3 : 0 | *<br>zone 1 : - 0.02<br>zone 2 : - 0.10<br>zone 3 : 0    |
| zone*cull           | **<br>z1*c0 : - 3.53<br>z2*c0 : - 2.63<br>les autres : 0  |                                                         | ***<br>z1*c0 : - 0.96<br>z2*c0 : - 0.46<br>les autres : 0 |                                                         |                                                          |
| pluie               | *<br>- 0.36                                               | *<br>- 0.16                                             | **<br>- 0.63                                              | **<br>- 0.83                                            |                                                          |
| pluie*zone          |                                                           |                                                         | **<br>zone 1 : 0.68<br>zone 2 : 0.60<br>zone 3 : 0        | *<br>zone 1 : 0.84<br>zone 2 : 0.79<br>zone 3 : 0       |                                                          |

(\* pour  $p < 0.05$  ; \*\* pour  $p < 0.01$  ; \*\*\* pour  $p < 0.001$ )

### Annexe 3 : Résultats des modèles mixtes pour les paiseurs.

|                        | Antilope<br>rouanne                                    | Cobe à<br>croissant                                      | Cobe des<br>roseaux                                      | Gnou<br>bleu                                           | Hippotrague<br>noir                                     | Phacochère                                               | Zèbre de<br>Burchell                                   |
|------------------------|--------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|
| nb<br>observations     | 802                                                    | 679                                                      | 537                                                      | 595                                                    | 984                                                     | 1044                                                     | 1046                                                   |
| p (effet<br>aléatoire) | < 0.0001                                               | < 0.0001                                                 | 0.0004                                                   | 0.0003                                                 | < 0.0001                                                | < 0.0001                                                 | < 0.0001                                               |
| sur-<br>dispersion     | 7.5                                                    | 4.8                                                      | 4.3                                                      | 26.1                                                   | 13.3                                                    | 7.0                                                      | 33.1                                                   |
| intercept              | - 5.48                                                 | - 72.24                                                  | - 102.60                                                 | 62.79                                                  | - 14.47                                                 | - 121.53                                                 | 7.88                                                   |
| zone                   | **<br>zone 1 : 64.80<br>zone 2 : 116.25<br>zone 3 : 0  | **<br>zone 1 : - 202.1<br>zone 2 : - 83.71<br>zone 3 : 0 | *<br>zone 1 : - 117.16<br>zone 2 : - 20.54<br>zone 3 : 0 | **<br>zone 1 : - 1.01<br>zone 2 : - 2.09<br>zone 3 : 0 | ***<br>zone 1 : 101.89<br>zone 2 : 144.88<br>zone 3 : 0 | **<br>zone 1 : - 3.54<br>zone 2 : - 2.51<br>zone 3 : 0   | **<br>zone 1 : - 5.17<br>zone 2 : - 3.91<br>zone 3 : 0 |
| année                  | ***<br>0.01                                            | ***<br>0.04                                              | 0.06                                                     | **<br>- 0.03                                           | ***<br>0.01                                             | *<br>0.06                                                |                                                        |
| cull                   |                                                        | **<br>cull 0 : 125.52<br>cull 1 : 0                      | ***<br>cull 0 : 346.37<br>cull 1 : 0                     |                                                        | *<br>cull 0 : 94.97<br>cull 1 : 0                       | ***<br>cull 0 : 197.30<br>cull 1 : 0                     |                                                        |
| <b>Année*cull</b>      |                                                        | **<br>cull 0 : - 0.06<br>cull 1 : 0                      | ***<br>cull 0 : - 0.17<br>cull 1 : 0                     |                                                        | *<br>cull 0 : - 0.04<br>cull 1 : 0                      | ***<br>cull 0 : - 0.09<br>cull 1 : 0                     |                                                        |
| année *<br>zone        | **<br>zone 1 : - 0.04<br>zone 2 : - 0.06<br>zone 3 : 0 | **<br>zone 1 : 0.10<br>zone 2 : 0.04<br>zone 3 : 0       | *<br>zone 1 : 0.05<br>zone 2 : - 0.02<br>zone 3 : 0      |                                                        | ***<br>zone 1 : - 0.05<br>zone 2 : - 0.07<br>zone 3 : 0 |                                                          |                                                        |
| zone* cull             |                                                        | **<br>z1*c0 : - 1.47<br>z2*c0 : - 0.01<br>les autres : 0 |                                                          |                                                        |                                                         | **<br>z1*c0 : - 0.25<br>z2*c0 : - 0.43<br>les autres : 0 |                                                        |
| pluie                  | ***<br>- 1.00                                          | *<br>0.33                                                | *<br>- 1.81                                              |                                                        | **<br>- 0.29                                            | ***<br>- 0.67                                            | **<br>- 0.76                                           |
| pluie*<br>zone         | **<br>zone 1 : 0.93<br>zone 2 : - 0.62<br>zone 3 : 0   |                                                          | *<br>zone 1 : 1.81<br>zone 2 : 1.80<br>zone 3 : 0        |                                                        |                                                         | **<br>zone 1 : 0.66<br>zone 2 : 0.49<br>zone 3 : 0       | **<br>zone 1 : 0.78<br>zone 2 : 0.64<br>zone 3 : 0     |

(\* pour  $p < 0.05$  ; \*\* pour  $p < 0.01$  ; \*\*\* pour  $p < 0.001$ )

## Résumé :

Grâce à une rupture du mode de gestion des populations d'éléphants (abattages massifs jusqu'en 1986), le Parc National de Hwange au Zimbabwe, fournit une « expérience » semi-naturelle pertinente pour tester le rôle de la compétition interspécifique dans la structuration des peuplements d'ongulés. L'objectif de la présente étude est de tester les hypothèses émises à partir des résultats obtenus par Fritz *et al.* (2002) : il existerait un impact négatif de l'augmentation des densités d'éléphants sur les populations de mésoherbivores brouteurs et mixtes, et un impact faible voire nul sur les populations de mésoherbivores pisseurs. Le principal mécanisme mis en cause est la compétition interspécifique par exploitation des ressources végétales en saison sèche.

Grâce à différentes analyses statistiques (modèles mixtes) menées sur quarante années de données de comptages aux points d'eau, nous avons pu tester ces prédictions. Les résultats obtenus confirment partiellement les hypothèses : 8 des 12 espèces de mésoherbivores étudiées répondent aux prédictions. La compétition alimentaire, sous-jacente aux hypothèses, est en partie suggérée par les résultats, d'autant plus que la pression de prédation n'est pas un facteur confondant important pour l'analyse. Néanmoins, elle doit être affinée par la prise en compte de la possible monopolisation par les éléphants d'une autre ressource-clé, l'eau. Cette monopolisation peut affecter les mésoherbivores dépendants de l'eau ou inféodés aux milieux liés à l'eau. C'est dans la combinaison de ces divers types de compétition associés aux effets sécheresse, que se trouve sûrement la clé à la compréhension de la structuration des peuplements d'ongulés de savane. Cette analyse met en avant les rôles de compétiteur-clé et de modificateur-clé des éléphants dans la structuration des peuplements d'ongulés.

**Mots clés :** *Brouteurs-Pisseurs, Compétition interspécifique, Mégaherbivores, Ongulés africains, Peuplements, Tendances à long terme.*