

CIRAD-EMVT
Campus de Baillarguet
B.P. 5035
34032 MONTPELLIER Cedex 1

Ecole Nationale Vétérinaire
d'Alfort
7, avenue du Général de Gaulle
94704 MAISONS-ALFORT Cedex

Institut National Agronomique
Paris-Grignon
16, rue Claude Bernard
75005 PARIS

Muséum National d'Histoire Naturelle
57, rue Cuvier
75005 PARIS

**DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES SPECIALISEES
PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES**

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

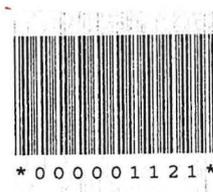
**ECOLOGIE COMPORTEMENTALE DES
BOVIDES AFRICAINS**

par

Gaëlle GOURVENNEC

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

année universitaire 1998-1999



SOMMAIRE

RESUME.....	3
INTRODUCTION.....	4
I. COMPORTEMENT INDIVIDUEL	5
1. Mouvements dans l'espace vital.....	5
2. Locomotion et postures.....	6
3. Habitats et territoires.....	6
<i>a. Habitat</i>	6
<i>b. Territoire</i>	7
4. Alimentation.....	7
<i>a. Influence du comportement alimentaire sur l'organisation sociale des espèces</i>	8
<i>b - Stratégies alimentaires</i>	9
<i>c - Manger en groupe : avantage ou inconvénient ?</i>	9
5 - Grooming et mouvements de confort.....	9
<i>a - Grooming</i>	9
<i>b - Mouvements de confort</i>	10
II - COMPORTEMENT SOCIAL INTRASPECIFIQUE	11
1 - Organisation sociale des bovidés africains.....	11
2 - Interactions sociales.....	12
3 - La communication chez les bovidés.....	12
<i>a - Expressions visuelles et autres signaux visuels</i>	12
<i>b - Signaux de reconnaissance des espèces</i>	13
<i>c - Expressions d'agressivité</i>	13
4 - Un exemple d'interaction comportementale : « l'allogrooming ».....	13
III - COMPORTEMENT INTERSPECIFIQUE	15
1 - Comportement anti-prédateur et comportement de vigilance.....	15
<i>a - Exemples chez la Gazelle de Thomson</i>	15
<i>b - Autres aspects de comportement anti-prédateur</i>	16
<i>c - Vigilance</i>	16
2 - Facilitation.....	17
3 - Manipulation de nourriture.....	17
4 - Compétition interspécifique.....	17

IV - BUDGET-TEMPS	19
1 - Temps passé à s'alimenter.....	19
<i>Plusieurs exemples d'études</i>	19
2 - Variation du budget-temps	20
<i>a - Ajustement en fonction des saisons</i>	20
<i>b - Variations en fonction de la température et du gabarit des animaux</i>	21
<i>c - Différences en fonction du sexe ou « état » de reproduction</i>	22
 CONCLUSION	 23
 BIBLIOGRAPHIE	 24
 Annexe 1	 30
Annexe 2	31
Annexe 3	32
Annexe 4	34
Annexe 5	37

RESUME

L'étude de l'écologie comportementale des bovidés passe d'abord par l'étude détaillée des différents comportements. On peut distinguer les comportements individuels, les comportements intraspécifiques et les comportements interspécifiques. Le comportement individuel est défini par des modèles dans lesquels les individus sont performants en absence d'autres individus de la même espèce, donc pris isolément. Ces modèles incluent les mouvements à l'intérieur de l'espace vital, les postures et la locomotion, le toilettage : « grooming », l'alimentation, le choix de l'habitat et la délimitation d'un territoire. Le comportement alimentaire est particulièrement intéressant à étudier parce que l'écologie de l'alimentation a une influence majeure sur le comportement social. Ce sont les besoins alimentaires des espèces, leur capacité à se nourrir et la nature des ressources qui déterminent la façon dont l'environnement est perçu par les animaux en terme de disponibilités alimentaires. Ils induisent donc le comportement et les stratégies alimentaires des animaux. Le comportement social intraspécifique comprend toutes les interactions entre les individus de la même espèce, les méthodes de communication, la façon dont les différents individus vivent ensemble et comment ces relations jouent un rôle sur les organisations sociales des espèces. Enfin le comportement interspécifique correspond aux interactions comportementales entre les individus d'espèces différentes. Ce comportement fait intervenir la prédation et les comportements anti-prédateurs et de vigilance qui en découlent. Toutes les formes de comportements anti-prédateurs sont corrélées au choix de la proie et aux méthodes de chasse.

L'étude des différents comportements dans la journée d'un animal est très importante en écologie comportementale. Elle permet de définir les besoins et/ou utilisations énergétiques d'une population et leur rôle dans la dynamique d'un écosystème. Un développement détaillé de la répartition journalière des activités d'un animal implique que les budgets-temps soient étudiés par sexe, âge, statut social de même que par habitat, saison et condition climatique. L'alimentation est le facteur le plus important dans la vie d'un animal et le temps passé à se nourrir prime sur celui consacré aux autres activités.

MOTS-CLES : Ecologie comportementale - Bovidés - Alimentation - Prédation - Budget-temps.

INTRODUCTION

Pendant l'Eocène (-58 à -37 millions d'années), alors que les périssodactyles se diversifiaient et devenaient de plus en plus grands, les artiodactyles restaient petits (< 5 kg). Tous étaient omnivores ou frugivores et vivaient dans les forêts. Mais il y a 37 Ma, le climat, alors subtropical se refroidit, entraînant une modification de la production de fruits et de la végétation non fibreuse qui jusqu'alors pérenne devient saisonnière. Dans un processus d'évolution et d'adaptation aux nouvelles ressources, certains artiodactyles grandissent et se spécialisent : ce sont les premiers herbivores. Les ovins, les camélidés et les ruminants étaient donc présents dès l'Oligocène (-37 à -24 Ma). Mais les ruminants d'abord présent en Eurasie n'arrivèrent en Afrique qu'au début du Miocène (-24 à -5 Ma) (38). A cette même époque, les savanes commencent à remplacer certaines forêts favorisant l'extension et la diversification des ruminants ayant la capacité à digérer les fibres. La dernière et plus spectaculaire radiation des ongulés fut celle des bovidés. Actuellement en Afrique, tous les ruminants, à l'exception de 2 espèces de Girafidae et 1 espèce de cerf sont des bovidés. Parmi les 75 bovidés africains, 72 sont des antilopes classées en 9 groupes et représentant comme nulle part ailleurs la diversité des bovidés (21) (cf. Annexe 1).

Les herbivores en général sont séparés en brouteurs et paiseurs en fonction du groupe de plantes qui constituent l'essentiel de leur régime alimentaire (graminées principalement pour les paiseurs et feuilles, fleurs et fruits d'arbres pour les brouteurs) mais ils peuvent aussi avoir un régime alimentaire mixte. Les brouteurs sont habituellement considérés comme des espèces ayant un régime sélectif contrairement aux paiseurs (20, 19, 33).

L'écologie des grands herbivores africains est donc intimement liée à la végétation qui représente la ressource primaire principale de la majeure partie des écosystèmes. L'abondance et la disponibilité de cette ressource sont des facteurs régulant les populations d'herbivores (7, 25, 71, 73) et des mammifères en général au même titre que le climat, la prédation, les inondations, le feu, les maladies, le parasitisme et la compétition interspécifique. Beaucoup de ces facteurs interagissent entre eux (12). Ainsi chez les bovidés une diminution des ressources alimentaires conduit à une quête plus intensive de nourriture qui limite la vigilance vis-à-vis des prédateurs (74).

Cette synthèse traitera de l'écologie comportementale des bovidés africains. Les trois premières parties permettront de définir les différents comportements, individuel, intraspécifique et interspécifique (12). Les comportements alimentaire, anti-prédateur et de vigilance feront l'objet d'une étude plus détaillée dans la suite de cette synthèse. La dernière partie concernera le budget temps des animaux, principalement axée sur le temps alloué à l'activité alimentaire.

I. Comportement individuel

Le comportement individuel est défini par les modèles comportementaux dans lesquels les individus sont performants en l'absence d'autres individus de la même espèce, donc pris isolément. Ces modèles incluent les mouvements à l'intérieur de l'espace vital, les postures et la locomotion, le toilettage « grooming », l'alimentation, le choix de l'habitat et la délimitation d'un territoire (12).

1. Mouvements dans l'espace vital

Le concept d'espace vital est un peu différent de celui de territoire. Il n'y a pas de participation active des individus pour délimiter un espace vital et les autres individus de la même espèce peuvent entrer et utiliser cet espace « individuel ». Il n'y a pas de démonstrations et caractéristiques comportementales spécifiques pour délimiter cet espace vital et d'une façon générale on peut dire qu'il persiste pour toute la vie des individus.

Les espaces vitaux peuvent être de taille très variable en fonction de :

- la taille de l'individu et sa mobilité,
- la quantité et la disponibilité des ressources,
- la constance ou inconstance des ressources,
- les considérations comportementales concernant la territorialité et la densité de population.

L'utilisation de l'espace vital et les mouvements d'animaux à l'intérieur de cet espace varient en fonction des espèces, de la taille de la zone et de la disponibilité spatiale et temporelle des ressources.

On peut distinguer trois grands types de mouvements :

- **Mouvements localisés** : les individus bougent alors sur des petites distances à l'intérieur d'une partie ou de tout l'espace vital pendant une période de temps limitée. Les mouvements journaliers depuis leur « refuge » jusqu'aux aires d'abreuvement et d'alimentation sont localisés et relativement prédictibles.

- **Migrations** : contrairement aux mouvements localisés, les espèces migratrices changent de « refuge », de zones d'alimentation et d'abreuvement au cours de leurs déplacements. Les migrations sont également prédictibles et strictement liées à des modifications de l'environnement. Quand les bonnes conditions réapparaissent, les animaux deviennent sédentaires. Les distances parcourues ne dépassent jamais 10 à 100 km.

- **Nomadisme** : il est irrégulier, non prédictible et se rencontre chez des animaux ayant des habitats très instables. Les distances parcourues à la recherche d'eau et de nourriture peuvent être très grandes. Ce type est plutôt le fait des grands mammifères des zones arides et savanes sèches et il est strictement dépendant des conditions environnementales (12).

2. Locomotion et postures

La locomotion définit la façon dont les animaux se déplacent et s'ils préfèrent marcher, grimper, nager, etc.

Selon les types d'habitat dans lesquels vivent les animaux, on peut noter des différences dans la conformation des animaux et dans la façon dont ils se déplacent. Les bovidés de type céphalophe (avec des membres petits et / ou robustes), vivant principalement dans des milieux fermés ou sur des terrains abrupts ou très irréguliers, ont une démarche caractéristique avec des enjambées en diagonale. Parmi ces bovidés on peut citer le steenbok, le dik-dik de Kirk, l'oréotrague, le guib harnaché et autres Tragelaphinae, ainsi que les bovins, ovins et caprins.

Les espèces à membres longs de type gnous et bubales, vivant plutôt dans des milieux ouverts, se déplacent en bougeant leurs pattes dans la même direction que leur corps. Parmi ces espèces on peut citer l'oryx, le cobe à croissant et les différentes gazelles.

Quelles que soient les espèces, l'ensemble des bovidés ont un trot en « diagonale ». Mais mis à part l'oryx, le gerenuk et l'éland qui se déplacent beaucoup au trot, ce genre de rythme est globalement peu utilisé par les bovidés.

Le comportement de « stotting » qui consiste à se déplacer par sauts répétés « jambes » tendues est très répandu parmi les antilopes de plaine. Il exprime l'excitation des animaux et sert surtout à donner le signal d'alerte ou de mise en garde face à un éventuel danger (cf. comportement anti-prédateur p.16). Pour la course, de nombreux comportements existent suivant les espèces. D'une façon générale, on remarque qu'ils dépendent de la taille et de la conformation des espèces ainsi que de la longueur des pattes.

Les postures, non détaillées dans cette synthèse, correspondent aux différentes attitudes que les animaux peuvent prendre lorsqu'ils sont couchés, se nourrissent, dorment, etc. (21).

3. Habitats et territoires

a. Habitat

Différents facteurs comme le climat (13), la présence de prédateurs ou encore le disponible alimentaire (12, 71, 84) peuvent influencer la préférence pour un habitat donné. Un même habitat peut avoir de grandes variations saisonnières dans sa biomasse végétale. Un habitat relativement stable tel qu'une forêt humide abritera des espèces animales relativement sédentaires. Des habitats instables avec des changements saisonniers comme dans les régions arides ou semi-arides (savanes et steppes) renferment des espèces plus mobiles. Là où les ressources sont concentrées, qu'elles soient permanentes ou saisonnières, la distribution des espèces animales est groupée et non aléatoire (12).

La plupart des adaptations morphologiques et comportementales des bovidés sont liées au type d'habitat. En effet, les espèces vivant dans des habitats fermés sont généralement solitaires, petites, sédentaires, à cornes réduites et se cachent face au danger. Les espèces de milieux ouverts sont plus grégaires, souvent de type pisseur, de taille plus importante, avec des cornes plus développées, plus mobiles et s'enfuient en cas de menace. Les 32 espèces solitaires se retrouvent dans différents types d'habitats fermés qui peuvent être des forêts de montagne, mosaïques forêts - savanes, zones arides très arbustives et prairies à très hautes herbes. Sur les 43 espèces grégaires, neuf se rencontrent dans des forêts, savanes boisées denses ou bosquets parmi lesquelles cinq fréquentent les écotones (impala, cobe à croissant, hippotrague noir, antilope cheval, bubale). Seules trois espèces vivent vraiment en milieu fermé (petit koudou, bongo, nyala). Enfin, le gerenuk est inféodé aux formations épineuses des habitats arides. L'éland du Cap, l'éland de Derby et le buffle, bien que grégaires, s'observent dans des habitats variés (20, 21), (cf. Annexe 2).

b. Territoire

Dans la délimitation d'un territoire, il y a une participation active des individus. Un territoire est exclusif à l'individu ou à un groupe particulier d'individus et les autres représentants de la même espèce ne sont pas acceptés au sein de ce territoire. Il y a des démonstrations et caractéristiques comportementales spécifiques qui établissent et maintiennent un territoire. La plupart du temps, le territoire est une petite zone à l'intérieur de l'espace vital et il est très rare que les deux étendues soient égales. De plus, un territoire est généralement défini pour une raison spécifique pendant une courte période de la vie des individus (12).

4. Alimentation

Les besoins alimentaires des bovidés, leur capacité à s'alimenter et la nature des ressources alimentaires sont les trois caractéristiques qui déterminent la façon dont l'environnement est perçu par les animaux en terme de disponibilités alimentaires. Elles induisent donc le comportement et les stratégies alimentaires des animaux (65, 78).

Parmi les 75 espèces de bovidés, 52 espèces (21 grégaires et 31 solitaires) sont du type brouteur ou mixte (plus brouteur que pisseur) et 23 espèces (3 solitaires et 20 grégaires) sont du type pisseur ou mixte (plus pisseur que brouteur) (21) (cf. Annexe 2).

Les facteurs qui régissent cette séparation sont de deux ordres. D'une part, les diverses espèces d'herbivores ont des régimes différents : la part des ligneux et de la strate herbacée varie considérablement d'une espèce à l'autre et, pour une même catégorie de plantes consommées, les espèces (39) et les parties de plantes prélevées sont variables (4, 72). D'autre part, elles diffèrent par leur taille et

n'ont donc pas accès aux mêmes strates verticales de la végétation (46). Pour les pousseurs, les différences de tailles induiraient un partage des ressources en fonction de leur qualité nutritionnelle (50). Pour les brouteurs, la coexistence de différentes espèces dans un même écosystème s'expliquerait par une stratification de l'utilisation de la végétation : selon leur taille, les herbivores mangent à des hauteurs différentes et réduisent ainsi le chevauchement des niches alimentaires (16, 46).

Ainsi le régime alimentaire des herbivores dépend de leurs caractéristiques physiologiques et anatomiques. D'une façon générale, les espèces consomment des plantes ou parties de plantes différentes, mais ceci n'est possible que si les organes de l'alimentation (telles que la bouche) sont assez mobiles pour manipuler et récupérer des items alimentaires variés (19). En effet, les variations de régime sont liées à l'anatomie du tractus digestif des animaux (34) et à d'autres éléments d'ordre comportemental ou physiologique comme la taille et la conformation de la bouche (36, 61), ces deux derniers points étant les principaux facteurs limitant l'ingestion (30).

La satisfaction des besoins énergétiques est un autre facteur qui oriente le comportement alimentaire des ongulés en général (61). Cet aspect de l'écologie alimentaire est en fait très lié à la corpulence des animaux, la taille ayant une influence dans la sélection alimentaire (5, 40, 78). Les besoins métaboliques spécifiques diminuent avec l'augmentation de la taille (44, 63), alors que la capacité digestive est, elle, en relation isométrique avec la taille. Les petits ongulés sont plus sélectifs (haut niveau métabolique et grand besoin protéique) ce qui les oblige à consommer les parties les plus nutritives des plantes (19).

a. Influence du comportement alimentaire sur l'organisation sociale des espèces

Le comportement alimentaire est intéressant à étudier car l'écologie de l'alimentation a une influence majeure sur le comportement social (78). Il y a en effet une relation entre le comportement alimentaire et l'organisation sociale des bovidés (40). Une analyse approfondie des stratégies alimentaires et de l'organisation sociale des bovidés montre que les animaux présentant un comportement alimentaire similaire forment une classe sociale reconnaissable. Il est ainsi possible de reconnaître 5 classes qui mettent en évidence un accroissement général dans la taille des groupes couplé à une sélectivité décroissante. Cependant, les plantes alimentaires intéressantes ne sont pas distribuées uniformément dans l'habitat, ce qui oblige les petites antilopes à connaître très précisément leur espace vital afin de trouver les ressources en nourriture. C'est pourquoi cet espace ainsi que la taille des groupes sont limités. Les petites espèces, sélectives sur de la nourriture de haute qualité, ne réussissent jamais à atteindre la biomasse des grandes antilopes non sélectives (19, 20, 21 40) (cf. Annexe 3).

b - Stratégies alimentaires

Deux hypothèses existent sur les stratégies alimentaires. La première dépend de l'abondance de nourriture (Forage Abundance Hypothesis - FAH) et montre que les stratégies alimentaires mises en œuvre par les bovidés changent en fonction de l'augmentation ou de la diminution de l'abondance des aliments. Quand les ressources sont abondantes, les animaux sont plus sélectifs et peuvent alors optimiser un mélange nutritionnel grâce à l'augmentation de l'efficacité alimentaire (temps consacré à l'activité alimentaire). Quand les ressources alimentaires sont faibles, les animaux deviennent moins sélectifs dans leur régime et sont plus influencés par la quantité de fourrage (82). Le buffle en est un bon exemple (2).

La deuxième, décrite pour la première fois au cours d'une étude sur le Damalisque (43) est liée à la qualité des aliments (Selective Quality Hypothesis - SQH). Contrairement à la précédente, pour manger efficacement, les animaux sont moins sélectifs pendant les périodes de grande abondance car les ressources alimentaires hautement nutritives sont en stock plus important, tout en ayant une distribution plus homogène. Puisque la sélectivité est plus élevée pendant la période où le disponible alimentaire est le plus bas, une plus petite portion des ressources alimentaires disponibles totales est appétante. En conséquence de quoi les ressources alimentaires de haute qualité représentent la variable la plus importante (82). Les stratégies alimentaires des koudous illustrent parfaitement cette deuxième hypothèse (23).

c - Manger en groupe : avantage ou inconvénient ?

Bien que plusieurs études sur le comportement alimentaire des espèces sociales aient montré le bénéfique pour un individu de manger en groupe, elles ont aussi montré qu'il y avait un coût. En effet, bien qu'il y ait une amélioration du taux de découverte de la nourriture avec la taille du groupe, la ressource trouvée doit être partagée (64).

Une étude sur le comportement de broutage des impalas au Zimbabwe a démontré que la taille du groupe a une influence majeure sur les décisions alimentaires. Le nombre de coup de dents potentiel donné par un individu sur un arbuste de faible biomasse décroît plus vite avec l'augmentation de la taille du groupe qu'avec celle de la biomasse de l'arbuste. En effet les impalas prennent en compte la taille du groupe quand ils ont à choisir un arbuste, le coût de l'alimentation en groupe étant plus élevé quand il s'agit de petits arbustes (24).

5 - Grooming et mouvements de confort

a - Grooming

Pratiquement tous les bovidés pratiquent le « grooming » (toiletage) (21). Le grooming est le comportement de défense contre les parasites le plus

performant et le plus efficace pour enlever les tiques (53, 56, 57). Les animaux doivent se « groomer » davantage quand la menace en ectoparasites est plus importante (56). Récemment, des études menées au Kenya sur les impalas ont montré que dans une zone sans tiques (parc zoologique) les animaux se « grooment » de façon significativement moins importante que dans une zone infestée (32). De même, les cervidés Nord américains (élan, cerf élaphe, mule deer, cerf de Virginie) infestés expérimentalement par des tiques vont se toiletter beaucoup plus fréquemment que les animaux non infestés. (67, 83).

La plupart des bovidés se « grooment » grâce à leurs incisives inférieures et leurs lèvres (21). Chez les impalas, les incisives ainsi que les canines inférieures semblent être morphologiquement faites pour enlever les tiques. Elles agissent comme un peigne (48,49).

D'autres études du grooming conduites sur l'impala ont montré que :

- Le taux de grooming peut varier en fonction de la taille du groupe ou de la distance entre les individus. Les grands groupes peuvent être stimulés à pratiquer le grooming sous l'effet de la « facilitation » sociale alors que les petits groupes peuvent être obligés de passer plus de temps à la vigilance ce qui diminue celui pour se « groomer » (53).

- Les males impalas territoriaux, pendant la saison de reproduction au Zimbabwe, passent moins de temps à se « groomer » que les femelles : ceci est certainement dû au besoin de rester vigilant face aux troupeaux de femelles et à la nécessité de repousser leurs adversaires célibataires (56, 58).

b - Mouvements de confort

Le léchage n'est pas un comportement très fréquent chez les bovidés (céphalophe, guib harnaché et bovins) bien que tous utilisent leur langue pour se nettoyer les narines. Parfois, le côté d'une corne et une joue servent à frotter le dessus des épaules avec un mouvement de balayage. Chez certaines espèces à grandes cornes, l'extrémité des cornes est utilisée pour gratter le dos et les hanches. Pour se débarrasser des insectes volant autour d'eux, les animaux remuent ou font claquer la queue, redressent et secouent vigoureusement la tête, bougent rapidement les oreilles, se frappent les épaules et les flancs avec la tête... De nombreux autres comportements de confort existent chez les bovidés comme celui propre au gnou par exemple, qui consiste à se rouler dans la boue ou la poussière (21).

II - Comportement social intraspécifique

Le comportement social intraspécifique comprend toutes les interactions comportementales entre les individus de la même espèce, les méthodes de communication, la façon dont les différents individus vivent ensemble et comment ces interactions jouent un rôle sur les organisations sociales des espèces (12).

1 - Organisation sociale des bovidés africains

On peut classer l'ensemble des bovidés africains selon 4 niveaux d'organisation sociale : les solitaires territoriaux (Cephalophinae, Neotraginae), les solitaires non territoriaux (2 espèces de Tragelaphinae : guib harnaché, sitatunga), les grégaires territoriaux (beaucoup d'espèces) et les grégaires non territoriaux (les autres Tragelaphinae, Bovinae). Près la moitié des bovidés africains sont grégaires et territoriaux. Trois classes sociales sont généralement reconnues chez les bovidés grégaires : les troupes de femelles (avec ou sans jeunes), les célibataires (mâles n'ayant pas encore atteint la maturité sexuelle) et les mâles adultes solitaires ou en troupes (moins de 20 % de la population). La classe des mâles solitaires fait la différence entre les systèmes territoriaux et non territoriaux à cause du comportement et du rôle biologique de ces animaux. Chez les espèces territoriales, tous les mâles en âge de se reproduire appartiennent à cette classe et ces mâles sont souvent solitaires tant qu'il n'y a pas de femelles dans le territoire.

Les territoires sont donc défendus par des mâles adultes dont les comportements sexuels et agressifs à certains moments de l'année jouent un rôle primordial dans la distribution de ces territoires.

Parmi la diversité des antilopes, la grande majorité des espèces grégaires montrent un même type d'organisation territoriale. Les Tragelaphinae, qui comptent 7 espèces parmi les 43 existantes, font cependant l'exception. Deux d'entre elles, les élands, sont les seules antilopes sociales connues pour avoir une organisation de type boviné, dans laquelle les mâles adultes sont associés selon une hiérarchie de dominance et vivent dans des troupes mixtes avec des femelles et des jeunes (20, 21).

Les plans d'organisation sociale peuvent subir de grandes variations. En effet, la structure du groupe social chez les bovidés est étroitement reliée à des facteurs écologiques tels que le type d'habitat, la disponibilité en ressources alimentaires, le climat, la saison et la densité de population (20, 40, 66), cette dernière pouvant entraîner une compétition intraspécifique (85). La probabilité de rencontre des individus peut également être considérée comme un facteur ayant un rôle dans la structure du groupe social. Ainsi la taille et la composition des groupes varient dans le temps, sous l'influence de ces différents facteurs et à cause des arrivées et des départs d'individus et des éventuelles fusions ou scissions des groupes (26).

Des données concernant la taille des groupes chez l'ourébi ont été collectées sur les plaines élevées du Natal en Afrique du Sud et comparées avec des observations faites dans les prairies de montagne (Drakensberg) et tropicales (Afrique de l'Est). La moyenne de la taille des groupes est plus faible dans les prairies de montagne et plus élevée en milieu tropical. Des individus seuls ou par deux se rencontrent dans les prairies de montagne alors que des petits troupeaux de type harem sont fréquents dans les prairies tropicales et une organisation intermédiaire apparaît dans les plaines élevées du Natal (66).

2 - Interactions sociales

Les animaux sociaux échangent des informations durant les interactions sociales. Les taux d'interaction et surtout le taux d'échange varient nettement avec la densité, qui est strictement liée à la taille du groupe. Une décision individuelle sur la tâche à réaliser dépend à la fois des stimuli environnementaux et des relations entre les individus. Si les interactions sociales par individu augmentent avec la taille du groupe, les grands groupes sont plus efficaces que les petits pour déceler un changement dans l'environnement.

Une caractéristique importante des groupes sociaux est que les individus sont engagés dans des tâches variées. La diversité des activités est aussi grande que la diversité des espèces (sociales), mais certaines grandes catégories de tâches sont communes à toutes les espèces, telles que l'alimentation, la vigilance face aux prédateurs, les interactions territoriales avec les autres individus de la même espèce et le soin des jeunes. Chaque individu ne mène qu'une seule tâche à la fois mais il en change en réponse aux interactions avec son environnement et aux interactions avec les autres individus. Le comportement d'un groupe est déterminé par un équilibre entre deux types de forces : les activités découlant des interactions de chaque individu avec son environnement, et celles découlant des interactions sociales (62).

3 - La communication chez les bovidés

a - Expressions visuelles et autres signaux visuels

On entend par expression visuelle un type de signal particulier qui sert à transmettre un message afin d'obtenir une réponse sociale et qui généralement, met en jeu un certain nombre de modèles comportementaux distincts (75). Cependant, ces comportements n'impliquent pas tous une réponse facilement identifiable ce qui rend difficile l'interprétation des messages. Dans certains cas, on peut se demander si des comportements tels que le grooming ou certains déplacements sont à interpréter comme des expressions ou non. Dans le catalogue des expressions propres aux bovidés (cf. Annexe 4), la liste inclut aussi différentes postures et actes fréquents et parfaitement adaptés à des situations particulières.

En comparaison avec les grands carnivores, primates ou même les zèbres, les bovidés sont limités dans leurs mimiques. Les bovins et les impalas uniquement peuvent ouvrir la bouche et tirer la langue. En revanche les postures et mouvements du cou, de la tête, des cornes, des oreilles, des jambes et de la queue ou encore l'horripilation sont autant de comportements utilisés par les espèces afin de transmettre des messages variés (sexe, statut social, état de reproduction, état émotionnel, intentions) aux autres individus de la même espèce (21).

b - Signaux de reconnaissance des espèces

Bien que non classés comme des expressions, les particularités qui servent aux espèces à se reconnaître sont extrêmement importantes et sont en général la configuration du corps ou des cornes souvent uniques, le manteau et aussi chez certaines espèces (gazelle de Thomson, oryx, éland) des mouvements stéréotypiques de la queue (21).

c - Expressions d'agressivité

L'agressivité est impliquée dans pratiquement tous les aspects de la vie sociale des bovidés ainsi que dans les comportements sexuels. La plupart du temps, ces comportements d'agressivité sont symboliques et s'expriment au travers d'attitudes de domination/soumission ou de menace. Dans certains cas, les animaux se livrent à de véritables combats (21).

4 - Un exemple d'interaction comportementale : « l'allogrooming »

L'allogrooming consiste en un grooming réciproque entre deux individus de la même espèce. Chez les impalas, la fréquence et le haut degré de réciprocité dans le grooming entre les partenaires fait de l'allogrooming un comportement unique parmi les bovidés (31, 41, 54, 55). L'allogrooming semble permettre d'enlever les tiques dans les régions inaccessibles au grooming individuel (53).

L'allogrooming est très fréquent chez l'impala dans les troupes de femelles reproductrices (31, 41). Les mâles territoriaux ne se toilettent pas. Les résultats concernant les mâles célibataires sont différents suivant les zones d'études. Une étude au Zimbabwe a montré qu'ils ne « s'allogrooment » que très peu de sorte que ce n'est pas significativement différent du résultat trouvé chez les mâles territoriaux (58). D'autres résultats montrent au contraire des périodes d'allogrooming relativement fréquentes (31).

L'importance de l'allogrooming chez l'impala et la tendance à former des groupes assez « compacts » invitent à la comparaison de l'allogrooming existant chez certains primates où la position sociale et l'apparemment influencent le choix du partenaire pour le grooming et la distribution du toilettage entre les partenaires (55). Parmi les différentes espèces de macaques, l'allogrooming se produit le plus fréquemment entre les individus apparentés (47, 51, 69). Il y a très peu

d'informations sur l'influence du rôle social de l'allogrooming chez les espèces non primates. Une influence de la parenté et/ou de la dominance pour le choix du partenaire et pour la distribution du grooming suggérerait que l'allogrooming a un rôle social chez l'impala. Le contraire définirait l'allogrooming comme une activité utilitaire indispensable pour enlever les tiques et pour prendre soin des parties du corps que les animaux ne peuvent atteindre par eux-mêmes. Une telle explication fournirait un bon exemple de coopération suivant le modèle de « tit for tat ». (31, 55).

Ainsi un troupeau de 35 impalas en captivité au San Diego Wild Animal Park (SDWAP) a été étudié afin de répondre aux différentes questions telles que le degré de réciprocité dans les échanges d'allogrooming, l'influence de l'apparentement, les relations de dominance, de l'âge et de l'association dans les préférences de partenaires, ainsi que la distribution du grooming entre les partenaires. Les résultats ont montré, comme chez les impalas sauvages, que les périodes d'allogrooming sont hautement réciproques et ne tiennent pas compte des partenaires. La parenté et la dominance n'ont pas d'influence sur le choix du partenaire ou sur la distribution du grooming entre les individus. Bien que les mères montrent une nette préférence à « groomer » leurs jeunes non sevrés, celle-ci disparaît dès que les jeunes grandissent. En ce qui concerne l'âge, il y a visiblement une préférence à l'allogrooming au sein d'une même classe d'âges (55). Une précédente étude dans ce même parc avait déjà montré que les jeunes nés à une même saison avaient tendance à n'interagir qu'entre eux et à rester groupés. Les mêmes modèles d'association avaient déjà été notés chez des individus sauvages au Zimbabwe (59) et dans le Parc du Serengeti (41). Mais on ne sait pas si les impalas pratiquent plus l'allogrooming et donc s'ils s'associent préférentiellement avec d'autres individus du même âge ou s'ils s'associent selon la classe d'âge pour d'autres raisons et donc pratiquent l'allogrooming de façon aléatoire avec les individus de leur entourage proche (53, 55).

III - Comportement interspécifique

Le comportement interspécifique correspond aux interactions comportementales entre les individus d'espèces différentes. Il implique aussi les prédateurs et les comportements anti-prédateurs et de vigilance qui en découlent (11, 12).

1 - Comportement anti-prédateur et comportement de vigilance

Le comportement anti-prédateur, hormis le fait de s'enfuir ou de se cacher, est généralement peu prononcé chez les petits mammifères. Par contre les proies des grands prédateurs (lion, léopard, lycaon, guépard et hyène) montrent plusieurs formes de comportement anti-prédateur comme la dissimulation, l'immobilisation, la fuite, l'attirance vers le prédateur et l'agression douce (12, 21). Chez les espèces sociales, il est en général accompagné de différents signaux d'alertes (cf. Annexe 4). De plus, les comportements anti-prédateurs sont corrélés au choix de la proie et aux méthodes de chasse (45). Ils ont beaucoup été étudiés chez les herbivores des écosystèmes de savane (12).

a - Exemples chez la Gazelle de Thomson

La distance de fuite des gazelles de Thomson augmente proportionnellement au nombre d'individus constituant une proie potentielle. Les prédateurs principaux et les distances de fuite obtenues chez les gazelles en cas d'alerte sont le chacal (moins de 50 m), la hyène (50 - 100 m), le lion (10 - 300 m), le guépard (10 - 500 m) et le lycaon (plus de 500 m) (79). De même la distance de fuite augmente quand plusieurs prédateurs sont observés ensemble et la distance maximale fut enregistrée en présence d'une bande de lycaons. Le comportement des prédateurs influe également sur la distance de fuite, l'allure, la vitesse de réaction et le nombre d'individus susceptibles d'alerter les autres proies éventuelles. Quand les prédateurs ne sont pas en chasse, les gazelles de Thomson présentent un étrange comportement anti-prédateur. Au lieu de s'enfuir, elles semblent fascinées par la cause du danger, surtout due aux guépards ou léopards qu'elles observent fixement. Parfois même, le prédateur est suivi par les gazelles, s'il traverse le troupeau, bien qu'un cercle vide se forme autour de lui comme si les gazelles maintenaient une distance seuil. Les plus grandes « fascinations » apparaissent avec les prédateurs potentiellement les plus dangereux, à l'exception des bandes de lycaons qui provoquent toujours une fuite immédiate. Quand le (ou les) prédateur(s) a (ont) été repéré(s) de loin, les gazelles se déplacent par sauts répétés « stotting » en bondissant plusieurs fois avec les quatre pattes bien raides. Ce comportement se produit le plus fréquemment au début et à la fin de la fuite quand les animaux sont en état d'excitation et correspond vraisemblablement à un signal entre eux. Si un prédateur apparaît soudainement dans un groupe de gazelles,

les individus «explorent» dans toutes les directions pour faire diversion, l'empêchant ainsi de se focaliser sur un seul individu.

Beaucoup d'espèces chez les Antilopinae et les Neotraginae présentent ces comportements de « stotting » et de « fascination » qui varient avec le type de prédateur (12).

b - Autres aspects de comportement anti-prédateur

Le comportement de dissimulation déjà évoqué précédemment est facilité par la petite taille des espèces et par un système social dispersé (espèce solitaire) (17, 19). En effet, les espèces de grande taille sont beaucoup plus visibles, ce qui réduit les avantages éventuels d'un système dispersé. Ainsi le guib harnaché, le sitatunga et le cobe des roseaux (espèces solitaires) fréquentent peut-être une végétation très dense pour compenser leur taille relativement importante (20).

L'association de différentes espèces peut également permettre une détection plus facile des prédateurs. Une étude menée dans le Parc National du Lac Manyara en Tanzanie a montré que les zèbres, buffles et gnous vivaient en parfaite symbiose sur une période de 24 heures (11, 68).

c - Vigilance

Il a été prouvé que l'intensité du comportement de vigilance dont le principal objectif est de détecter les dangers, est proportionnelle au nombre de prédateurs (35).

Des études menées sur différentes espèces (impala, gnous, gazelle de Thomson, gazelle de Grant, buffle, damalisques, bubales et springbok) montrent que la vie en groupe contribue largement aux bénéfices anti-prédateurs. En effet, chez toutes ces espèces le niveau individuel de vigilance diminue quand la taille des troupeaux augmente (1, 35, 68).

La vigilance dépend aussi du milieu dans lequel les animaux vivent. Dans un habitat ouvert, qui abrite des groupes plus importants, elle sera moins importante que dans un habitat fermé (52, 68).

Plus les espèces sont petites, plus elles doivent être vigilantes. Une étude menée sur plusieurs espèces de bovidés a montré que les espèces suivantes, classées par ordre croissant de taille sont de moins en moins vigilantes : cobe d'Ouganda, impala, cobe defassa, gnou et buffle (10).

La vigilance a un coût directement lié à l'alimentation et au gain énergétique. Chez les bovidés, le temps de vigilance pris sur le temps passé à se nourrir peut varier de 2 à 95 % (77). Bien que le temps nécessaire à la vigilance soit inversement proportionnel à la taille des espèces, les petites antilopes étant plus exposées à la prédation, le coût de la vigilance est plus important chez les grandes

espèces qui doivent consacrer plus de temps à la recherche et prise de nourriture (22, 37, 77).

Le sexe, la position des individus au sein d'un troupeau et le moment de la journée entraînent des variations dans le comportement de vigilance. Chez les impala, gnous, cobe d'Ouganda, cobe Defassa, springbok et buffle, les individus au centre du troupeau sont moins vigilants que ceux de la périphérie (1, 10, 35). Les femelles (impalas, cobes d'Ouganda, cobes Defassa, buffles) accompagnées de jeunes sont moins vigilantes que les femelles seules ou que les jeunes seuls (10, 35). Chez les springboks, les mâles territoriaux sont moins vigilants que les femelles (1) et, quel que soit le sexe, ils sont plus vigilants en fin de matinée que très tôt le matin ou dans l'après midi (1).

2 - Facilitation

Les herbivores pousseurs ont un rôle important dans la structure et la composition botanique des savanes africaines et la sélection de certaines espèces de plantes influence leur succession dans les prairies (9).

Ainsi la « facilitation » correspond au fait qu'il y a parfois un avantage pour les herbivores à se succéder sur une même zone de végétation. Par exemple, en pâturant le premier, le zèbre « ouvre » la végétation aux gnous et aux gazelles de Thomson. Par contre, d'après une étude menée en Tanzanie, cette relation n'existerait pas avec les éléphants, buffles, zèbres et gnous (11, 29).

3 - Manipulation de nourriture

La manipulation de nourriture correspond à l'utilisation par une espèce de stratégies alimentaires mises en place par une autre.

Les grands troupeaux de buffles semblent avoir une stratégie alimentaire caractérisée par un retour périodique sur des zones de végétation précises. En choisissant une date de retour sur un lieu bien approprié, il est possible que les animaux arrivent à optimiser la qualité de la nourriture qu'ils consomment. Les zèbres et les gnous, plus petits consommateurs, ne sont pas capables de mettre en œuvre une telle stratégie mais ils peuvent cependant bénéficier de celle des buffles en suivant les troupeaux (11).

4 - Compétition interspécifique

Une des affirmations les plus fréquentes concernant les herbivores africains est que leur très grande biomasse ainsi que la diversité des espèces sont rendues possibles en évitant la compétition par des habitudes alimentaires différées (27).

Cependant la compétition interspécifique pour la nourriture existe. Elle a été étudiée chez les éléphants, zèbres, buffles et gnous en Tanzanie. Les buffles ont une relation de supériorité sur les éléphants quand ils arrivent en premier sur lieu de pâturage et la consommation des éléphants est alors plus faible. Par contre, ils se concurrencent si ils arrivent en même temps. Une étude sur le recouvrement des

différentes zones de nourriture montre que quand plusieurs espèces utilisent la même zone, il y a une compétition intraspécifique qui n'existe pas dans le cas contraire (11).

IV - Budget-temps

Le temps total qu'un animal consacre chaque jour aux différentes activités est un élément important pour les études d'écologie comportementale, indispensable pour expliquer la répartition journalière des dépenses énergétiques. Cette répartition est un outil utile pour les écologistes qui essaient de définir les besoins et/ou utilisation énergétiques d'une population et leur rôle dans la dynamique d'un écosystème. Un développement détaillé des dépenses énergétiques implique que les budgets-temps soient étudiés par sexe, âge, statut social ainsi que par habitat, saison et condition climatique (3, 8).

Pour satisfaire leurs besoins, les animaux allouent leur temps à l'alimentation (consommation et recherche), la rumination, les déplacements, le repos (debout ou couché), la vigilance, le grooming, les interactions sociales, etc (3, 8, 42). L'ensemble de ces activités correspond à des comportements actifs comme l'alimentation, les déplacements, la vigilance, le grooming et les interactions sociales et inactifs tels le repos et la rumination (8).

L'alimentation est le facteur le plus important dans la vie d'un animal, et chez beaucoup d'espèces le temps passé à se nourrir est très supérieur à celui consacré aux autres activités. La nature de l'aliment (végétal ou animal) a des conséquences très importantes sur l'écologie et le comportement des espèces concernées. En effet, la plupart des plantes, en particulier l'herbe, ne sont pas très nutritives (par rapport aux tissus animaux) et les herbivores doivent manger en plus grande quantité et donc passer plus de temps à se nourrir que les carnivores (19).

Globalement, le temps passé à s'alimenter dépend : (i) des besoins en nutriments et en énergie des animaux, (ii) de la somme d'aliment digestible disponible et (iii) du taux d'ingestion des aliments qui est lié à leur distribution (2). Les animaux, dans un processus d'optimisation, cherchent à maximiser ce temps tout en minimisant les risques tels que la prédation (6).

1 - Temps passé à s'alimenter

Le pourcentage de temps actif passé à s'alimenter correspond à l'efficacité alimentaire (52) et peut être mesuré à partir de 2 indices. Le premier est exprimé en temps consacré à l'alimentation par unité de couvert végétal et correspond à la quantité d'aliment acceptée par les animaux. Le deuxième correspond à la proportion de temps passé à manger sur l'ensemble du temps consacré à l'alimentation et traduit la quantité d'aliments ingérés (60).

Plusieurs exemples d'études

Bien que les animaux consacrent la majeure partie de leur temps à se nourrir, peu d'études ont été faites pour estimer précisément, sur 24 heures, la proportion consacrée à la recherche de nourriture.

Une des premières études concerne l'activité journalière du cobe Defassa. L'échantillonnage était faible avec seulement des données pour 6 animaux,

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

3 femelles adultes, 1 jeune et 2 mâles adultes parmi lesquels seul 1 a pu être observé la nuit. Ce dernier a utilisé 5,3 heures (44,1 %) sur 12 h de jour et 3,7 heures (30,8 %) de la nuit pour se nourrir ce qui donne au total 9 heures sur 24, soit 37,5 % du temps (76).

L'activité journalière de l'impala, dans le Serengeti, montre une activité alimentaire en majorité diurne. A peu près la moitié de la nuit est passée à se reposer et surtout à ruminer. Il y a des variations saisonnières considérables mais globalement 9,6 heures sur 24 sont utilisées pour l'alimentation, soit 40 % (42).

L'activité de 2 mâles territoriaux de gazelle de Thomson conduit à une moyenne de 7,5 heures sur 24 (80).

Le comportement du guib harnaché a été suivi dans le Parc National du Ruwenzori au Zaïre. Cette espèce réserve à l'alimentation 38 % du temps de la journée et 25 % de la nuit soit un total de 7,6 heures sur 24 ou 31,7 % du temps disponible (81).

Dans ce même parc, un troupeau de buffles a également fait l'objet d'une étude qui aboutit à un temps moyen passé à s'alimenter de 9,1 heures. En parallèle une étude conduite sur les habitudes alimentaires de buffles domestiqués montre que le temps alloué à s'alimenter est toujours inférieur au temps trouvé chez les animaux sauvages (28). Dans le Serengeti il avait déjà été prouvé que l'activité alimentaire de deux buffles célibataires variait entre 9,7 et 10,1 heures sur 24 heures (70).

Le temps de pâturage des animaux sauvages des régions tempérées a été peu étudié mais des comparaisons intéressantes peuvent cependant être faites chez des pronghorns domestiqués : il est de 10,8 heures sur 24 ce qui correspond à 1,5 heures de plus que la moyenne des ruminants africains. Une relation entre ce temps supplémentaire et une plus pauvre qualité fourragère ou un pâturage inadéquat n'a pas pu être mise en évidence (18).

Un tableau (cf. Annexe 5) résume l'ensemble des données qui existaient en 1979.

2 - Variation du budget-temps

a - Ajustement en fonction des saisons

La possibilité d'ajuster son budget-temps en période de pénurie des ressources alimentaires permet à l'animal de maintenir l'apport des besoins (2).

L'analyse des différentes données publiées montre que la plupart des espèces africaines ont tendance à passer plus de temps à s'alimenter (recherche de nourriture et ingestion) pendant la saison sèche (19). Mais cette constatation ne signifie pas forcément que les animaux mangent plus pendant la saison sèche. En fait ils mangent sûrement moins et la valeur nutritive des aliments est plus faible.

La raison la plus probable pour expliquer cette différence est que la végétation en saison sèche est plus éparse et que le temps passé à rechercher la nourriture est plus long (8, 19). Une deuxième explication réside dans la quantité d'aliments ingérés pendant la saison sèche, certainement plus importante, de façon à compenser leur faible valeur nutritive (14, 19, 42), car les réserves corporelles ne sont pas suffisantes pour pallier le manque (2).

Pendant la longue saison sèche en Tanzanie, les gnous passent en moyenne 70 à 80 % de leur temps diurne à manger et à ruminer. Un résultat similaire a été trouvé chez le buffle (2). Une précédente étude menée sur le buffle dans le Parc National de Ruwenzori au Zaïre a montré que le temps consacré à s'alimenter sur 24 h (hors rumination) varie de 8,9 h pendant la saison des pluies à 9,1 h pendant la saison sèche, soit 37,5 % du temps disponible (28). Chez des koudous et impalas, dans le nord-ouest du Zimbabwe, la proportion de temps passé à se déplacer pendant l'activité alimentaire augmente considérablement pendant la saison sèche (15, 60). Des résultats concernant des impalas dans le Parc national du Serengeti en Tanzanie montrent que le temps le plus court passé à se nourrir est de 7,95 heures en janvier (pendant la saison des pluies) et le plus long de 10,68 heures au milieu de la saison sèche. Le ratio du temps passé à manger sur le temps consacré à la rumination change énormément (1,07 en saison des pluies contre 4,08 en saison sèche). Le changement saisonnier de ce ratio est nettement plus marqué pendant les 12 h de jour. Par contre la proportion globale de temps passé aux trois activités majeures (alimentation, rumination et repos) ne changent pas au cours des saisons. En effet, pendant la saison sèche l'augmentation du temps passé à manger est compensée par la diminution du temps passé à ruminer du fait de la plus faible qualité de la nourriture : la « re-mastication » sera moins longue (42).

b - Variations en fonction de la température et du gabarit des animaux

Quelques études ont essayé de mettre en relation le budget-temps et la température extérieure. Si la température extérieure est susceptible de modifier un budget-temps, tout comme les saisons, on peut en déduire que la taille du corps joue un rôle dans ce budget-temps du fait du rapport entre cette température et la régulation thermique des animaux qui dépend de leur taille.

Les premières études concernant l'influence de la taille sur le budget-temps et leurs limitations potentielles par les conditions thermiques extérieures ont été faites par observations comportementales sur 14 herbivores généralistes habitant les mêmes prairies. Il en résulte que le temps actif augmente significativement avec la taille des animaux du fait des différences de régulation thermique des herbivores. De même, toutes les espèces montrent que leurs activités diminuent quand la température journalière moyenne augmente. Plus les

espèces sont grandes et utilisent des habitats variés, plus le temps passé à être actif est grand. Le temps consacré à s'alimenter, sans compter celui utilisé pour rechercher la nourriture, est moins important pour les grands herbivores que pour les petits car les grandes espèces se déplacent davantage en quête de nourriture pour satisfaire leurs besoins énergétiques (8).

c - Différences en fonction du sexe ou « état » de reproduction

Des différences d'activité entre les sexes ont été relevées chez plusieurs espèces de bovidés. Les femelles passent globalement plus de temps à se nourrir que les mâles. Un exemple est donné par une étude menée sur les cobes Defassa : les mâles utilisent 43,7 % du temps diurne à manger contre 64,1 % chez les femelles (76). Une différence de 1 à 2 heures a également été remarquée entre les mâles et les femelles chez la gazelle de Thomson (3, 80). De même, la femelle chez le cobe à croissant alloue plus de temps en activité alimentaire que le mâle (3). Ces différences peuvent avoir une explication physiologique et être encore plus importantes si les femelles sont gestantes ou en lactation. Une autre explication est donnée par les activités de recherche de territoire des mâles, notamment pendant la période de rut, qui diminuent le temps disponible pour s'alimenter (19). Chez les impalas en effet, le fait de marquer un territoire, activement en déposant des signaux olfactifs ou passivement en observant de façon statique, modifie le modèle d'activité de base des mâles territoriaux. De plus, la présence de femelles sur le territoire d'un mâle perturbe son activité basique, en réduisant le temps qu'il passe à manger et à ruminer. Dans certaines situations, et c'est le cas chez les femelles d'impala, le temps consacré à l'activité alimentaire peut diminuer pendant les quelques jours qui suivent la parturition. De même, la perte d'un jeune affecte plus les activités de la mère qui va passer du temps à le chercher pendant plusieurs jours. Enfin, l'œstrus modifie également son comportement puisqu'elle est harcelée par les mâles de façon répétée pendant 1 ou 2 jours (42).

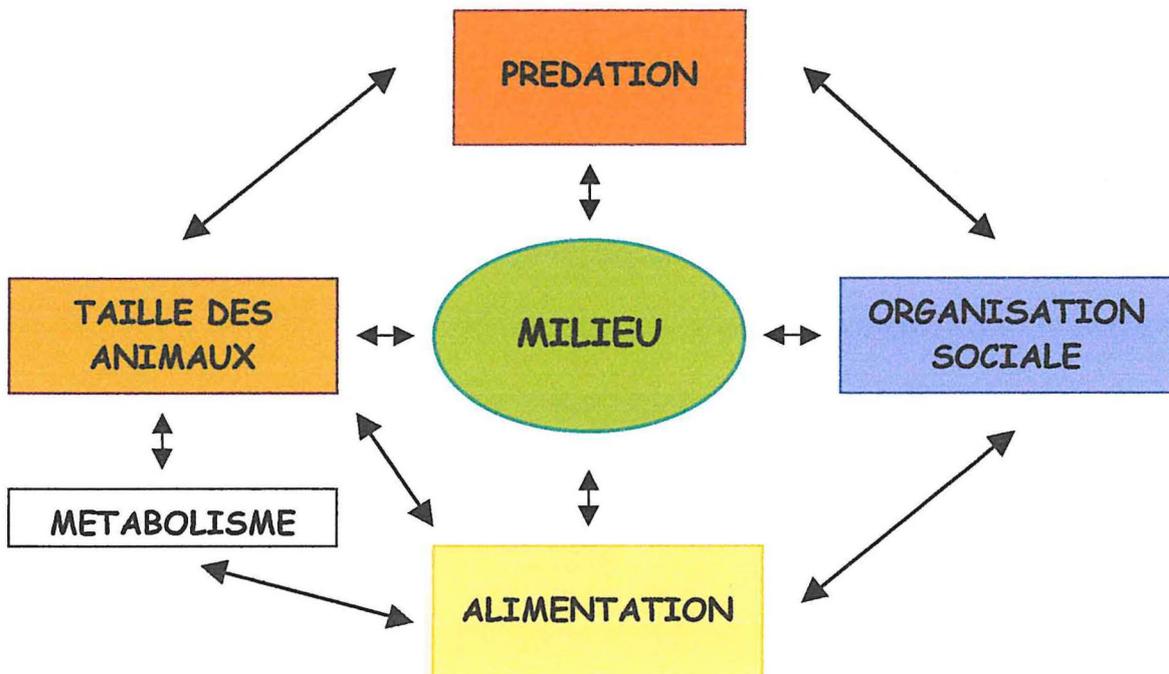
CONCLUSION

L'étude de l'écologie comportementale des bovidés africains fait intervenir un ensemble de facteurs complexes qui, depuis le comportement individuel jusqu'au comportement interspécifique, sont liés au temps que les animaux consacrent à leurs différentes activités.

Dans ce budget-temps, l'alimentation (recherche et consommation de la nourriture) apparaît comme un élément majeur. Elle dépend de l'habitat, l'abondance et la qualité nutritionnelle des aliments et varie en fonction des saisons, de la taille et du sexe des animaux et des relations qui existent entre les individus d'une même espèce ou entre les différentes espèces.

D'autres facteurs influent sur le budget-temps. La vigilance par exemple, qui peut représenter de 2 à 95 % du temps pris sur le temps à se nourrir et qui a donc un coût directement lié à l'alimentation. La vigilance peut aussi pénaliser d'autres activités comme le « grooming ».

Aucun facteur ne peut donc être pris isolément et ce sont les interactions, complexes dans les systèmes naturels, simplement illustrées par le diagramme suivant, qui permettent de répondre aux questions liées à l'écologie comportementale des bovidés.



L'action des animaux sur le milieu, la réaction des plantes aux herbivores tels que les moyens de défense physiques ou chimiques (cf synthèse bibliographique d'Audrey Ipavec - DESS P.A.R.C., 1999) sont autant d'éléments importants à considérer pour compléter cette étude.

BIBLIOGRAPHIE

1. **BEDNEKOFF P.A. and RITTER R.**, 1994. Vigilance in Nxai Pan Springbok, *Antidorcas marsupialis*. *Behaviour*, **129**, pp. 1-2.
2. **BEEKMAN J.H. and PRINS H.H.T.**, 1989. Feeding strategies of sedentary large herbivores in East Africa, with emphasis on the African buffalo, (*Syncerus caffer*). *Afr.J.Ecol.*, **27**, pp. 129-147.
3. **BEIER P. and McCULLOUGH D.R.**, 1989. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildl.Monogr.*, **109**, pp. 1-51.
4. **BELL R.H.V.**, 1970. The use of the herb layer by grazing ungulates in the Serengeti. *In*: Watson A., Ed, Animal populations in relation to their food resources. *Symp.Brit.Ecol.Soc.*, **10**, pp. 111-124.
5. **BELL R.H.V.**, 1971. A grazing ecosystem in the Serengeti. *Sci.Am.*, **224**, pp. 86-93.
6. **BELOVSKY G.E.**, 1981. Optimal activity times and habitat choice of moose. *Oecologia*, **48**, pp. 22-30.
7. **BELOVSKY G.E.**, 1986. Optimal foraging and community structure : implications for a guild of generalist grassland herbivores. *Oecologia*, **70**, pp. 35-52.
8. **BELOVSKY G.E. and SLADE J.B.**, 1986. Time budgets of grassland herbivores : body size similarities. *Oecologia*, **70**, pp. 53-62.
9. **BEN-SAHAR R.**, 1991. Selectivity in large generalist herbivores : feeding patterns of African ungulates in a semi-arid habitat. *Afr.J.Ecol.*, **29** pp. 302-315.
10. **BURGER and GOCHFELD .**, 1994. Vigilance in African mammals : differences among mothers, other females and males. *Behaviour*, **129**.
11. **DE BOER W.F. and PRINS H.H.T.**, 1990. Large herbivores that strive mightly but eat and drink as friends. *Oecologia*, pp. 264-274.
12. **DELANY M.J. and HAPPOLD D.C.D.**, 1979. Ecology of African mammals. Longman, London and New York.
13. **DUNCAN P.**, 1983. Determinants of the habitat by horses in a Mediterranean wetland. *J.An.Ecol.*, **18** pp. 253-257.
14. **DUNHAM K.M.**, 1980. The diet of impala (*Aepyceros melampus*) in the Sengwa Wildlife Research Area, Rhodesia. *J.Zool., Lond.*, **192**, pp. 41-57.

15. DUNHAM K.M., 1982. The foraging behaviour of impala *Aepyceros melampus*. *S.Afr.J.Wildl.Res.*, 12, pp. 36-40.
16. DU TOIT J.T., 1990. Feeding-height stratification among African browsing ruminants *Af.J.Ecol.*, 28, pp. 55-61.
17. EISENBERG J. F., 1966. The social organization of mammals. *Hdb.d.Zool.*, 8(26), pp. 1-92.
18. ELLIS and TREVIS ., 1975.
19. ELTRINGHAM S.K., 1979. The ecology and conservation of large African mammals. *Unwin Brothers Ltd, The Gresham Press, Great Britain*. 286 p.
20. ESTES R.D., 1974. Social organisation of the African Bovidae. I.U.C.N. Publ. N.S., 24, 166-205.
21. ESTES R.D., 1991. The behaviour guide to African mammals. Russel Friedman Books. South Africa. 611 p.
22. FITZGIBBON C.D., 1989. A cost to individuals with reduced vigilance in groups of Thomson's gazelles hunted by cheetahs. *Anim.Behav.*, 37, pp. 508-510.
23. FRITZ H., 1995. Etude des systèmes mixtes d'herbivores sauvages et domestiques en savane africaine : structure des peuplements et partage de la ressource. Thèse doct., Université Paris VI, 86 p. + ann.
24. FRITZ H. and DE GARINE-WICHATITSKY M., 1996. Foraging in a social antelope : effects of group size on foraging and resource perception in impala. *J.Wildl.Ecol.*, 65 pp. 736-742.
25. FRYXELL J.M. and SINCLAIR A.R.E., 1988. Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends Ecol.Evol.*, 9, pp. 237-241.
26. GERARD J.F., POULLE M.L., BIDEAU E., MAUBLANC M.L. and VINCENT J.P., ?. Influence of season and habitat openness on european Roe Deer (*Capreolus capreolus* L.) groupe size. *Eco-Ethology : " Ongulés " / Ungulates*, 91 pp. 279-281.
27. GORDON I.J. and ILLIUS A.W., 1989. Resource partitioning by ungulates on the Isle of Rhum. *Oecologia*, 79, pp. 383-389.
28. GRIMSDELL J.J.R. and FIELD C.R., 1976. Grazing patterns of buffaloes in the Ruwenzori National Park, Uganda. *E.Afr.Wildl.J.*, 14, pp. 339-344.
29. GWYNE M.D. and BELL R.H.V., 1968. Selection of vegetation components by grazing ungulates in the Serengeti National Park. *Nature*, 220, pp. 390-393.

30. HANLEY T.A., 1990. Is there a relation between habitat preference and carrying capacity for large, mammalian herbivores? *Trans.19th International Union of Gama Biologists Congress*, Trondheim 1989, pp. 40-43. In: Chardonnet P.,1995. Faune sauvage africaine : la ressource oubliée (Tome I). Edition Européenne. pp. 53-55.
31. HART B.L. and HART L.A., 1992. Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus*. *Anim.Behav.*, **44**, pp. 1073-1083.
32. HART B.L., HART L.A., MOORING M.S., and OLUBAYO R., 1992. Biological basis of grooming behaviour in antelope : the body size, vigilance and habitat principles. *Anim.Behav.*, **44**, pp. 615-631.
33. HOFMANN R.R., 1973. The ruminant stomach : Stomach structure and feeding habits of East African game ruminants. East African Literature Bureau, Nairobi.
34. HOFMANN R.R and STEWART D.R.M., 1972. Grazer or browser : a classification based on the stomach structure and feeding habits of East African ruminants. *Mammalia*, **36**, pp. 226-240.
35. HUNTER L.T.B. and SKINNER J.D., 1998. Vigilance behaviour in African ungulates : the role of predation pressure. *Behaviour*, **135**, pp. 195-211.
36. ILLIUS A.W., 1989. Allometry food intake and grazing behaviour with body size in cattle. *J.Agric. Sci.*, **113**, pp. 259-266.
37. ILLIUS A.W. and FITZGIBBON C., 1994. Costs of vigilance in foraging ungulates. *Anim.Behav.*, **47**, pp. 481-484.
38. JANIS C. and JARMAN P.J., 1984. The hoofed mammals : even-toed ungulates. In: Mc DONALD D.W., The encyclopedia of mammals. New York : Facts on file, pp 468-479, 498-499.
39. JARMAN P.J., 1971. Diets of large mammals in the woodlands around Lake Kariba, Rhodesia. *Oecologia*, **8**, pp. 157-178.
40. JARMAN P.J., 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, **48**, pp. 215-267.
41. JARMAN M.V., 1979. Impala social behaviour : territory, hierarchy, mating and the use of space. *Adv.Ethol.*, **21**, pp. 1-92.
42. JARMAN M.V. and JARMAN P.J., 1973. Daily activity of impala. *E.Afr.Wildl.J.*, **11**, pp 75-92.

43. JARMAN P.J. and SINCLAIR A.R.E.,1979. Feeding strategy and the pattern of resource-partitioning in Ungulates. *In Serengeti : dynamics of an ecosystem. Edited by A.R.E. Sinclair and M. Norton-Griffiths. University of Chicago Press, Chicago, pp. 130-163.*
44. KLEIBER M., 1961. The fire of life. Jonh Wiley, New York. *In : Chardonnet P.,1995. Faune sauvage africaine : la ressource oubliée (Tome I). Edition Européenne. pp. 53-55.*
45. KRUIK H., 1972. The spotted hyaena. University of Chicago Press, Chicago.
46. LEUTHOLD W., 1978. Ecological separation among browsing ungulates in Tsavo East National Park, Kenya. *Oecologia*, **35**, pp. 241-252.
47. MASSEY A., 1977. Agonistic aids and kinship in a group of pigtail macaques. *Behav.Ecol.Sociobiol.*, **2**, pp. 31-40.
48. MCKENZIE A.A., 1990. The ruminant dental grooming apparatus. *Zool.J.Linn.Soc.*, **99**, pp. 117-128.
49. MCKENZIE A.A. and WEBER A., 1993. Loose front teeth : radiological and histological correlation with grooming function in the impala *Aepyceros melampus*. *J.Zool., Lond.*, **231**, pp. 167-174.
50. McNAUGHTON S.J. and GEORGIADIS N J., 1986. Ecology of African grazing and browsing mammals. *Ann.Rev.Ecol.Syst.*, **17**, pp.39-65.
51. MISSAKIAN E.A., 1974. Mother-offspring grooming relations in rhesus monkeys. *Arch.Sex.Behav.*, **3**, pp. 135-141.
52. MOLVAR E.M. and BOWYER R.T., 1994. Costs and benefits of group living in a recently social ungulate : the Alaskan Moose. *J.Mamm.*, **75(3)**, pp. 621-630.
53. MOORING M.S., 1995. The effect of tick challenge on grooming rate by impala. *Anim.Behav.*, **50**, pp. 377-392.
54. MOORING M.S. and HART B.L., 1992. Reciprocal allogrooming in dam-reared and hand-reared impala fawns. *Ethology*, **90**, pp. 37-51.
55. MOORING M.S. and HART B.L., 1993. Effects of relatedness, dominance, age and association on reciprocal allogrooming by captive impala. *Ethology*, **94**, pp. 207-220.
56. MOORING M.S. and HART B.L., 1995. Differential grooming rate and tick load of territorial male and female impala, *Aepyceros melampus*. *Behav.Ecol.*, **6(1)**, pp. 94-101.
57. MOORING M.S. and HART B.L., 1997. Self grooming in impala mothers and lambs : testing the body size and tick challenge principles. *Anim.Behav.*, **53**, pp. 925-934.

58. **MOORING M.S., MCKENZIE A.A. and HART B.L.**, 1996. Role of sex and breeding status in grooming and total tick load of impala. *Behav.Ecol.Sociobiol.*, **39**, pp. 259-266.
59. **MURRAY M .G.**, 1981. Structure of association in impala *Aepyceros melampus*. *Behav.Ecol.Sociobiol.*, **9**, pp. 23-33.
60. **OWEN-SMITH N.**, 1979. Assessing the foraging efficiency of a large herbivore, the kudu. *S.Afr.J.Wildl.Res.*, **9**, pp. 102-110.
61. **OWEN-SMITH N.**, 1982. Factors influencing thr consumption of plant products by large herbivores. *In* : Huntley B.J. & Walker B. (eds), The ecology of tropical savannas, Springer-Verlag, Berlin, pp. 359-404.
62. **PACALA S.W., GORDON D.M. and GODFRAY H.C.J.**, 1996. Effects of social group size on information transfer and task allocation. *Evolutionary Ecology*, **10**, pp. 127-165.
63. **PETERS R.H.**, 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge. *In* : Chardonnet P.,1995. Faune sauvage Africaine : la ressource oubliée (Tome I). Edition Européenne. pp. 53-55.
64. **RITA H., RANTA E. and PEUHKURI N.**, 1996. Competition in foraging groups. *Oikos*, **76**, pp. 583-586.
65. **ROBBINS C.T.**, 1983. Wildlife feeding and nutrition. Academic Press, New York.
66. **ROWE-ROWE D.T., EVERETT P.S. and PERRIN M.R.**, 1992. Groups sizes of oribis in different habitats. *S.Afr.Tydskr.dierk.*, **27(3)**, pp. 140-143.
67. **SAMUEL W.M.**, 1991.Grooming by moose (*Alces alces*) infested with the winter tick, *Dermacentor albipictus* (Acari) : a mechanism for premature loss of winter hair. *Can.J.Zool.*, **69**, pp. 1255-1260.
68. **SCHEEL D.**, 1993. Watching for lions in the grass : the usefulness of scanning and its effcts during hunts. *Anim.Behav.*, **46**, pp. 695-704.
69. **SILK J.B.**, 1982. Altruism among female *Macaca radiata* : explanations and analysis of patterns grooming and coalition formation. *Behaviour*, **79**, pp. 162-188.
70. **SINCLAIR A.R.E.**, 1970. Studies on the ecology of the East African buffalo. D.Phil.thesis, University of Oxford.
71. **SINCLAIR A.R.E.**, 1975. The resource limitation of trophic levels in tropical grassland ecosystems. *J.An.Ecol.*, **54**, pp. 497-520.
72. **SINCLAIR A.R.E.**, 1977. The African Buffalo. A study of resource limitation of populations. University of Chicago Press, Chicago.

73. SINCLAIR A.R.E., 1995 Population limitation of resident herbivores. *In* : Sinclair A.R.E. and Arcese P. (eds) Serengeti II : dynamics, management, and conservation of an ecosystem. Chicago, U.S.A., the University of Chicago, pp. 194-219.
74. SINCLAIR A.R.E. and ARCESE P., 1995. Population consequences of predation-sensitive foraging : the Serengeti Wildebeest. *Ecology*, **76(3)**, pp. 882-891.
75. SMITH W.J., 1978. The behaviour of communicating. Cambridge. Harvard Univ. Press.
76. SPINAGE C.A., 1968. A quantitative study of the daily activity of the Uganda defassa waterbuck. *E.Afr.Wildl.J.*, **6**, pp 89-93.
77. UNDERWOOD R., 1982. Vigilance behaviour in grazing African antelopes. *Behaviour*, **79**, pp. 79-107.
78. UNDERWOOD R., 1983. The feeding behaviour of grazing African ungulates. *Behaviour*, **84**, pp. 195-243.
79. WALTHER F., 1969. Flight behaviour and avoidance of predator in Thomson's gazelle (*Gazella thomsoni*, Günther, 1884). *Behaviour*, **34**, pp. 348-403.
80. WALTHER F.R., 1973. Round-the-clock activity of Thomson's gazelle (*Gazella thomsonii* Günther 1884) in the Serengeti National Park. *Z.Tierpsychol.*, **32**, pp 75-105.
81. WASER P., 1975. Diurnal and nocturnal strategies of the bushbuck *Tragelaphus scriptus* (Pallas). *E.Afr.Wildl.J.*, **13**, pp. 49-63.
82. WECKERLY F.W. and KENNEDY M.L., 1992. Examining hypotheses about feeding strategies of white-tailed deer. *Can.J.Zool.*, **70**, pp. 432-439.
83. WELCH D.A., SAMUEL W.M. and WILKIE C.J., 1991. Suitability of moose, elk, mule deer and white-tailed deer as hosts for winter ticks (*Dermacentor albipictus*). *Can.J.Zool.*, **69**, pp. 2300-2305.
84. WHITE T.C.R., 1978. Importance of relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia*, **33**, pp. 71-86.
85. WILLIAMSON D.T., 1994. Social behaviour and organization of red lechwe in the Linyanti Swamp. *Afr.J.Ecol.*, **32**, pp. 130-141.

Ordre des ruminants (21)

Familles	Centres de distributions	Espèces africaines
Tragulidae (chevrotains)	Sud-Est asiatique	1
Girafidae (girafe, okapi)	Afrique	2
Cervidae (cerfs)	Vieux et Nouveau Mondes Zone tempérée	1 (Afrique du Nord)
Bovidae (antilopes, ovins, caprins, bovins)	Afrique et Asie	75

Les bovidés africains (21)

Sous-familles	Genres africains	Espèces africaines
Cephalophinae : cephalophes	2	16
Neotraginae : antilopes pygmées (dik-dik, suni, antilope royale, oréotrague, ourébi)	6	13
Antilopinae : gazelles, springbok, gerenuk	4	12
Reduncinae : cobe de roseau, cobes, lechwe	2	8
Peleinae : pelea	1	1
Hippotraginae : antilopes cheval (hippotragues, oryx, addax)	3	5
Alcelaphinae : bubales, hirola, damalisque (topi), blesbok, gnous	3	7
Aepycerotinae : impala	1	1
Tragelaphinae : antilopes à cornes spiralées (guib, sitatunga, nyala, koudous, bongo, élands)	1	9
Bovinae : buffle, bovins	1	1
Caprinae : bouquetins, mouflons	2	2
Total	26	75

Relation entre l'organisation sociale et certaines caractéristiques des 75 bovidés africains (21)

	Solitaires	Grégaires	Chi- 2
Nombre total d'espèces	32	43	
Habitat			
• fermé	30	9	
• ouvert	2	34	38,98
Régime alimentaire			
• brouteur ou mixte	31*	21	
• paisseur principalement	3*	20	10,98
Taille			
• petit à moyen (1,5 - 45 kg)	28	10	
• moyen à grand (45 - 950 kg)	4	33	30,29
Morphologie			
• dos arrondi, arrière train massif, membres courts	31	12	
• dos plat, épaules hautes, membres longs	1	31	32,91
Couleur de la robe			
• discrète ou adaptée au milieu	31	12	
• couleurs contrastées et / ou marques	1	31	32,91
Cornes chez les mâles			
• réduites : courtes, droites ou en crochets	30	3	
• développées : taille moyenne à grande ou formes compliquées	2	40	52,60
Dimorphisme sexuel (dans la taille, cornes, couleur de la robe ou autres caractères secondaires mâles)			
• minime	29	13	
• prononcé	3	30	27,16
Stratégies anti-prédateur des adultes			
• dissimulation ou fuite vers le couvert	32	13	
• évitement du couvert et fuite en milieu ouvert	0	30	32,16

Note : toutes les valeurs de chi-2 sont hautement significatives ($P < ,010 - 1 \text{ ddl}$)

* inclut les espèces grégaires les moins sociales : gerenuk, dibatag, cobe des roseaux (montagne) et sitatunga

Influence du comportement alimentaire sur l'organisation sociale des antilopes (19)

Classe A

Cette classe comporte les petites antilopes telles que les céphalophes, dikdiks, oréotragues, steenboks et tous les autres membres des Neotraginae à l'exception de l'ourébi. Les antilopes de cette classe sont des brouteurs hautement sélectifs se nourrissant en particulier de fleurs, extrémités des ramilles et fruits. Les items alimentaires sont très divers avec typiquement une haute valeur nutritive. La plupart des espèces sont solitaires ou forment des couples ou un couple de famille, lesquels ne varient pas selon la saison. L'espace vital correspond en général au territoire qui est petit et ne renferme qu'un seul type de végétation.

Classe B

Les antilopes de taille moyenne telles le cobe des roseaux, l'ourébi, le gerenuk et le petit koudou constituent la deuxième classe. Ces animaux sont pousseurs ou brouteurs et très sélectifs. Les items alimentaires ont une haute valeur nutritive et présentent des variations saisonnières. L'espace vital ne change pas durant l'année et peut contenir plus d'un type de végétation. Les groupes sont généralement constitués de 3 à 6 animaux mais peuvent varier entre 1 et 12. Les femelles sont le plus souvent accompagnées d'autres femelles. Les mâles seuls sont probablement toujours territoriaux.

Classe C

La taille des groupes est dans ce cas relativement importante comme chez les cobes, gazelles, impalas, nyalas et grands koudous. Ce sont des brouteurs et des pousseurs moins sélectifs que ceux de la classe précédente. Ils occupent équitablement un large espace contenant plusieurs types de végétation. Il y a des changements saisonniers dans le régime alimentaire résultant probablement des préférences pour les différents types de végétation. La répartition des items alimentaires est large. La taille des groupes varie en fonction des espèces et de la saison mais est généralement comprise entre 6 et 60 individus avec une limite supérieure égale à 200. Ce sont généralement des troupeaux d'un seul sexe avec une faible cohésion sociale. Les mâles solitaires sont en général territoriaux.

Classe D

Les antilopes de cette classe sont grandes et appartiennent toutes à la sous-famille des Alcelaphinae (bubale, gnou et damalisque). Elles sont du type pousseur et semblent plus intéressées par la phase de croissance et certains organes des plantes herbacées que par les espèces végétales elles-mêmes. Ces antilopes ne

restent généralement pas sur un territoire unique mais migrent souvent afin de trouver des pâturages en bonne phase de croissance. Il y a une petite variation dans le régime alimentaire au cours de l'année. La valeur nutritive des aliments est plus faible que celle de la classe précédente. L'agrégation en troupeaux énormes est une caractéristique de cette classe. Ils peuvent se maintenir ou se scinder en groupes plus petits mais très cohésifs à certaines période de l'année. Des mâles solitaires territoriaux peuvent exister.

Classe E

Cette classe comporte les buffles et les très grosses antilopes telles que les élands et oryx. Ce sont soit des pousseurs, soit des brouteurs mais ils ne sont pas sélectifs et consomment un large spectre d'espèces de plantes dans différents types de formation végétale. L'espace qu'ils occupent est par conséquent très grand. Les items alimentaires ont souvent une faible valeur nutritive. Ces herbivores vivent typiquement en troupeaux mixtes permanents incluant toutes les classes d'âge et pouvant varier de 10 à plusieurs centaines voir (exceptionnellement) milliers d'individus. Les variations saisonnières du groupe sont très faibles.

Category/Display	Description	Examples	Category/Display	Description	Examples
ADVERTISING SOCIAL STATUS	Includes postures and movements that advertise presence, status, and motivational state. Performed primarily by territorial males and alpha males in rank-hierarchy systems.		ORIENTATION TO OPPONENT		
<i>Static-optic advertising</i>	Visual advertising of position/status by standing or lying apart from conspecifics, often in conspicuous place and pose (e.g. <i>erect posture</i>).	Topi on mound.	<i>Lateral presentation</i>	Standing sideways to opponent, either parallel (head-to-head) or reverse-parallel (head-to-tail) while performing dominance or threat displays.	Almost as widespread as, and typically combined with, the <i>erect posture</i> .
<i>Scent-marking</i>	1) Urination and/or defecation in visually distinctive way; 2) marking objects or conspecifics with facial glands.	Most territorial species.	Facing	Facing opponent head-on (more threatening than presenting side).	
<i>Object-horning</i>	Fighting movements directed to the substrate (ground, vegetation, or other objects), when not addressed to any specific individual (cf. <i>horning as Offensive Threat</i>).	Universal.	<i>Supplanting</i>	Displacing a subordinate simply by walking toward it.	All gregarious species.
<i>Herdling and chasing</i>	Rounding up females and driving out males.	Most gregarious bovids.		Given in combination with dominance or threat displays.	Bushbuck, nyala, kob, topi.
<i>Rocking canter</i>	A special gait of active territorial males.	Wildebeest, topi, hartebeest.	Offensive Threat	Actions that signal readiness to attack, usually performed in facing orientation.	
<i>High-stepping, nodding, horn-sweeping, swinging tail, etc.</i>	Special movements that call attention to the performer.	Alcelaphini, oryx, various other species.	<i>Medial-horn presentation</i>	Neck at about shoulder level, horns pointing upward.	A display posture common to possibly all bovids.
<i>Urine-testing</i>	Checking female reproductive status (see under <i>Courtship Displays</i>).	Nearly universal, mainly by dominant males.	<i>Low-horn presentation</i> (standing on all fours) Kneeling	Head lowered, chin in, horns pointing at opponent. Species that fight on knees.	Comparatively rare: eland, ibex. Alcelaphini, sable, roan.
AGONISTIC BEHAVIOR			<i>High-horn presentation</i>	Neck raised, nose level or angled downward.	Thomson's and other small gazelles, <i>Kobus</i> spp., oryx, sable, roan.
Dominance Displays	Intimidating as opposed to threatening acts.		<i>Angle-horn</i>	Head and horns tilted toward opponent, often from <i>lateral presentation</i> .	Wildebeest, roan, sable, oryx, waterbuck, Grant's gazelle.
<i>Erect posture</i> (also called <i>head-up</i> or <i>proud posture</i>)	Neck raised above horizontal. Numerous species-specific variations in position and movements of head and neck:	A universal bovid display.	<i>Staring</i>	Looking directly at opponent.	Widespread.
Nose level	Muzzle horizontal	Gerenuk, <i>Tragelaphus</i> , <i>Damaliscus</i> , <i>Kobus</i> , <i>Gazella</i> .	<i>Symbolic butting</i>	Pronounced, rhythmic nodding and head-throwing (exaggerated nodding).	Medial-to-low of gazelles, kob; medial-to-high of topi.
Nose lifted (chin-up)	Muzzle above horizontal	Gerenuk, impala, oryx.	<i>Head-shaking or -twisting</i>	Side-to-side head movements used in fighting by some species (often seen during cavorting).	Wildebeest, topi, waterbuck, impala.
Nose lowered (chin-in)	Neck moderately erect, muzzle pointing forward-downward. (Cf. <i>high-horn presentation</i> .)	Impala, kob, wildebeest, hartebeest, sable, etc.	<i>Horn-sweeping</i>	Abrupt sideward gesture to shoulder or flank (cf. <i>fly-shooing</i> under <i>Displacement</i>).	Alcelaphini, Hippotragini.
<i>Head-turned-away</i>	The static pose, not the movement of <i>looking away</i> , which may signify submission.	Impala, kob, gerenuk, oryx, wildebeest, topi.	<i>Threat jump</i>	Jumping forward with forelegs, in combat attitude, feinting an attack.	Gazelles, Alcelaphini.
Head movements	<i>Head-shaking and nodding</i> when performed in lateral orientation (see under <i>Offensive Threat</i>).	Common in Alcelaphini, widespread but less common in other bovids.	Rushing/charging	Despotic aggression of superior against inferior opponent.	Universal.
<i>Humped-back posture</i>	Head lowered, hunched posture, in <i>lateral presentation</i> .	Bushbuck, nyala, greater kudu.	<i>Chasing</i>	Typical response of dominant to low-ranking opponent which takes flight.	Territorial male chasing an adolescent male; winner of a fight.
			<i>Cavorting</i>	Jumping, bucking, spinning, and similar antics signifying defiance or threat (often with head-shaking). Seen in high-intensity interactions.	Alcelaphini, especially wildebeests and topi.

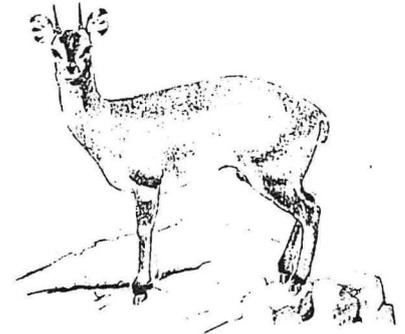
Category/Display	Description	Examples
<i>Pursuit march</i>	Driving inferior opponent at a walk, while displaying dominance.	Occurs in perhaps all gregarious species.
<i>Object-horning</i>	A threat when addressed to a specific individual.	Sable, Grant's gazelle, springbok, buffalo, etc.
Defensive Threat	Displays associated with self-defense (can include responding in kind to offensive threats).	
<i>Head-low posture</i>	Chin drawn in more or less, depending on the direction of anticipated attack, with horns usually pointing upward.	Nearly universal.
Mainly females of hornless-female species:		Tragelaphini (inc. eland), Reduncini.
<i>Symbolic biting</i>	Snapping, usually while facing away from opponent.	Waterbuck, Tragelaphini, duikers, klipspringer.
<i>Pushing with snout</i>	Usually without contact.	Tragelaphini.
<i>Neck-winding</i>	Writhing movements with neck raised.	Tragelaphini.
Submissive Behavior	Behavior given in response to dominance and threat displays, or sexual harassment, that functions to appease aggressor.	
<i>Head-low/chin-out posture</i>	Horns point backward as chin is lifted, to varying degree by different species.	Practically universal.
<i>Lying-out^a</i>	Lying prone like a hiding calf, in response to aggression or sexual harassment.	Wildebeest, sable.
<i>Kneeling</i>	As a preliminary to <i>lying out</i> .	Wildebeest, sable.
<i>Head-in posture</i>	Posture of immature and other low-ranking individuals intimidated by dominants.	Hartebeest and topi.
ACTIVE AVOIDANCE	In response to aggressive displays by dominants.	Universal.
<i>Passing behind</i>	When a dominant animal stands in <i>lateral presentation</i> blocking the way.	Alcelaphini, Hippotragini.
<i>Turning tail</i>	Withdrawal (walk or run away).	Universal?
<i>Looking away</i>	The act of turning the head aside.	Widespread.
<i>Turning aside</i>	Moving out of the way—being supplanted.	Universal.
DISPLACEMENT ACTIVITIES^b	Maintenance activities performed in stressful situations. Walther (36) subdivides these into <i>excitement activities</i> and <i>space-claim displays</i> .	

Category/Display	Description	Examples
Grazing	Especially during encounters of territorial males. <i>Space claim</i> of (36), <i>agonistic grazing</i> (7).	Alcelaphini, <i>grazing duels</i> of Thomson's gazelle.
Grooming	Species-typical movements.	Universal.
Fly-shooing	Abrupt, sweeping head-to-shoulder or -flank movements, perhaps identical to <i>horn-sweeping</i> .	
Alerting/Alarm signals	See under Antipredator Behavior.	Alcelaphini in particular.
COURTSHIP BEHAVIOR		
Lowstretch (neck-stretch of (36))	Male approach/herding posture to females, with neck and chin outstretched in line.	Very widespread.
Responsive urination	Common female response to <i>lowstretch</i> .	Widespread.
Urine-testing	The posture and grimace adopted after sampling urine (termed <i>flehmen</i>).	All bovids (?) but <i>Alcelaphus</i> and <i>Damaliscus</i> .
Pursuit	Early stages of courtship, when female attempts to escape.	Widespread; most pronounced in solitary species.
Mating march	Male following female closely in pre-mating and mating stage, usually at a walk, driving her like an inferior male while performing other displays.	Universal courtship behavior?
Foreleg-lifting (Ger. <i>Laufschlag</i>; foreleg-kick of (36))	Performed by males during the <i>mating march</i> .	Reduncini, Hippotragini, some Neotragini and Antilopini.
Genital-licking	By male while following female closely.	Especially duikers and Neotragines; impala, <i>Kobus</i> .
Empty or Symbolic licking	Licking performed without contacting the female.	Impala, goats and sheep.
Prancing	Quick-stepping, high-stepping, or goose-stepping during <i>mating march</i> .	Kob, Grant's gazelle, topi.
Dominance Displays	<i>Erect posture</i> , etc. (listed under Agonistic Displays).	
Nose-lifting	Abrupt raising of the muzzle by male following female in <i>erect posture</i> .	Thomson's gazelle, kob.
ESTROUS BEHAVIOR		
Coquettish behavior	Playful or skittish response.	
Mounting	Mounting or being mounted by other females.	
Token avoidance	Slowly moving away, especially with tail extended or deflected.	Widespread.
Full estrus	Barely moving, standing or backing when male attempts to mount, holding tail out up or to one side.	Universal.

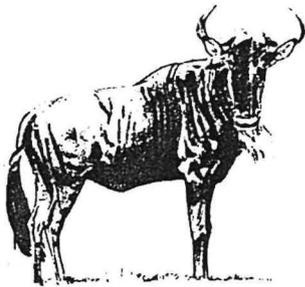
(suite)

(suite)

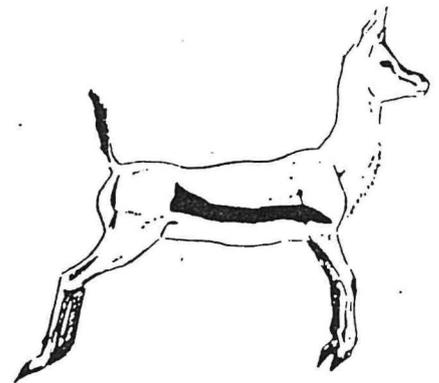
Category/Display	Description	Examples
ALERTING AND ALARM SIGNALS		
<i>Alert posture</i>	Standing with head high and staring intently (sometimes combined with approach or circling, at sight of predator).	Universal.
<i>Stamping</i>	With forefoot.	Most bovids.
<i>Stotting or pronking</i>	Stiff-legged bounding, typically with white rump patch or scut displayed.	Antilopini, Reduncini, hartebeest, topi.
<i>Style-trotting</i>	High-stepping, springy trot.	Alcelaphini, Hippotragini.
<i>High-jumping</i>	Leaping and scattering flight.	Impala, lechwe, eland, kudu.
<i>Freezing</i>	Arrested movement, often with one leg raised.	Forest bovids: duikers, tragelaphines, gerenuk.



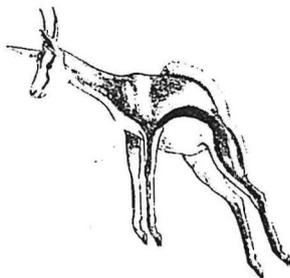
Klipspringer male standing sentinel while advertising his own presence. Note truncated hooves adapted for rock-climbing.



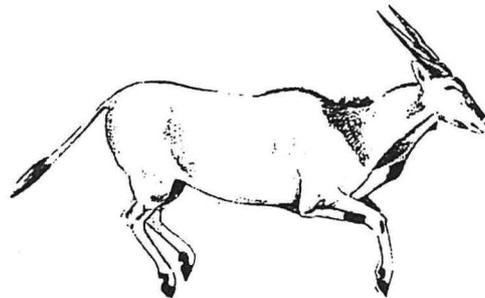
Displacement alarm, performed during wildebeest challenge ritual, reduces the risk of predators approaching undetected.



The stotting gait of a Thomson's gazelle (from Walther 1984).



Springbok *pronking*.



Eland high-jumping.

Temps alloué à l'alimentation et durée de la rumination chez plusieurs ruminants africains sur 24 h. (19)

Espèces	Régions	Temps total passé à se nourrir (en heures)	Durée totale de rumination (en heures)
Antilopes :			
Guib harnaché	P.N. Ruwenzori	7,6	
Impala	P.N. Serengeti	9,6 (8,0-10,7)	
Gazelle de Thomson	P.N. Serengeti	(7,0 - 8,0)	
mâle territorial	P.N. Serengeti	9,25	
femelle non gestante			
Cobe à croissant mâle	P.N. Ruwenzori	9,0	8,6
Buffles :			
Troupeau	P.N. Ruwenzori	9,1 (8,9 - 9,5)	6,5 (4,0 - 8,8)
Femelle domestiquée	P.N. Ruwenzori	5,7 (5,0 - 6,2)	(1,9 - 3,5)
Mâle célibataire	P.N. Serengeti	(9,7 - 10,1)	(7,5 - 9,0)
Bovins :			
Bos taurus	Tropical	9,5	
Bos taurus	Tempéré	7,0 (4,0 - 12,0)	6,0 (4,0 - 9,0)
Bison américain	U.S.A.	12,0	
Mouton	Tempéré	9,0 (8,0 - 14,0)	8,0 (5,0 - 11,0)
Pronghorn captif	U.S.A.	10,8	

RESUME

L'étude de l'écologie comportementale des bovidés passe d'abord par l'étude détaillée des différents comportements. On peut distinguer les comportements individuels, les comportements intraspécifiques et les comportements interspécifiques. Le comportement individuel est défini par des modèles dans lesquels les individus sont performants en absence d'autres individus de la même espèce, donc pris isolément. Ces modèles incluent les mouvements à l'intérieur de l'espace vital, les postures et la locomotion, le toilettage : « grooming », l'alimentation, le choix de l'habitat et la délimitation d'un territoire. Le comportement alimentaire est particulièrement intéressant à étudier parce que l'écologie de l'alimentation a une influence majeure sur le comportement social. Ce sont les besoins alimentaires des espèces, leur capacité à se nourrir et la nature des ressources qui déterminent la façon dont l'environnement est perçu par les animaux en terme de disponibilités alimentaires. Ils induisent donc le comportement et les stratégies alimentaires des animaux. Le comportement social intraspécifique comprend toutes les interactions entre les individus de la même espèce, les méthodes de communication, la façon dont les différents individus vivent ensemble et comment ces relations jouent un rôle sur les organisations sociales des espèces. Enfin le comportement interspécifique correspond aux interactions comportementales entre les individus d'espèces différentes. Ce comportement fait intervenir la prédation et les comportements anti-prédateurs et de vigilance qui en découlent. Toutes les formes de comportements anti-prédateurs sont corrélées au choix de la proie et aux méthodes de chasse.

L'étude des différents comportements dans la journée d'un animal est très importante en écologie comportementale. Elle permet de définir les besoins et/ou utilisations énergétiques d'une population et leur rôle dans la dynamique d'un écosystème. Un développement détaillé de la répartition journalière des activités d'un animal implique que les budgets-temps soient étudiés par sexe, âge, statut social de même que par habitat, saison et condition climatique. L'alimentation est le facteur le plus important dans la vie d'un animal et le temps passé à se nourrir prime sur celui consacré aux autres activités.

MOTS-CLES : Ecologie comportementale - Bovidés - Alimentation - Prédation - Budget-temps.