

29

AG 178545  
BA TH309

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

27 MAI 1999

---

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

---

**SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE**

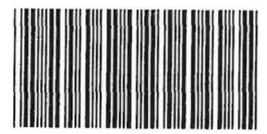
**IMPORTANCE DE L'ORYCTEROPE (*Orycteropus afer*)  
DANS LES ECOSYSTEMES AFRICAINS**

*par*

*Franck ALARY*

**CIRAD-Dist**  
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE  
Baillarguet

année universitaire 1997-1998



\* TH02865 \*

**Alary Frank, 1998. Importance de l'oryctérope (*Orycteropus afer*) dans les écosystèmes africains.** Montpellier, 24 p. + ann. (Synth. bibl., DESS-PARC 1997-98)

L'oryctérope est un animal peu connu mais qui présente de nombreuses particularités faisant de lui une espèce à part. Seul représentant de l'ordre des Tubulidentés (à dents à croissance continue composées de prismes hexagonaux d'ivoire), il semble intervenir à différents niveaux au sein des écosystèmes de l'Afrique au sud du Sahara.

Ses caractéristiques sont décrites (60-100 kg...), en insistant sur les adaptations concernant son mode de vie fouisseur et nocturne et son régime alimentaire composé de fourmis et de termites surtout (myrmécophage), mais aussi d'autres insectes (criquets, larves) et de graines.

C'est une espèce clé de voûte : elle est très importante pour le maintien des espèces végétales et animales. C'est un ingénieur de l'écosystème à deux niveaux : ses productions et son activité modifient l'environnement. Il crée et maintient de nouveaux habitats et rend leurs ressources accessibles à d'autres organismes.

C'est donc un animal dont l'utilité compense les dégâts possibles et qui mérite d'être protégé. Sa disparition aurait des conséquences désastreuses sur l'environnement. Une réelle gestion de l'espèce et de son milieu de vie nécessiterait avant tout des recherches plus approfondies sur cet animal tout à fait unique.

Mots-clés : Oryctérope, faune sauvage, Afrique, fouisseur, écosystème

**CIRAD-Dist**  
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE  
Baillarguet

**CIRAD-Dist**  
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE  
Baillarguet

**AUTEUR :** Franck ALARY

**TITRE :** Importance de l'oryctérope (*Orycteropus afer*) dans les écosystèmes africains .

**RESUME :** L'oryctérope est un animal peu connu mais qui présente de nombreuses particularités faisant de lui une espèce à part. Seul représentant de l'ordre des Tubulidentés, il semble intervenir à différents niveaux au sein des divers écosystèmes africains.

Cette synthèse bibliographique décrit les caractéristiques de l'oryctérope en insistant sur les adaptations concernant son mode de vie fouisseur et son régime alimentaire essentiellement composé de termites et de fourmis. De ces caractéristiques découlent de nombreuses implications de l'animal dans la stabilité et le bon fonctionnement des écosystèmes. Ainsi, il est important pour le maintien de la diversité des espèces végétales et animales : c'est une espèce clé de voûte. A ce titre, l'oryctérope joue un rôle central dans les écosystèmes africains.

Par manque d'informations concernant sa biologie, il est considéré comme vulnérable par l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature). Une réelle gestion de l'espèce et de son milieu de vie nécessiterait avant tout des recherches plus approfondies sur cet animal tout à fait unique.

**MOTS-CLES :** Oryctérope, fouisseur, myrmécophage, espèce clé de voûte, écosystème, Afrique, faune sauvage.

## SOMMAIRE

### Introduction

#### I - Présentation de l'Oryctérope

##### A – Description de l'espèce

- 1-Taxonomie
- 2-Morphologie

##### B – Ecologie

- 1-Habitat et distribution
- 2-Eco-éthologie

##### C - Adaptations spécifiques

- 1-L'oryctérope : un animal fouisseur
- 2-L'oryctérope : le plus grand des myrmécophages

#### II – L'Oryctérope : espèce clé de voûte et ingénieur de l'écosystème

##### A – La notion d'espèce clé de voûte et d'ingénieur de l'écosystème

- 1-Caractéristiques qui font de l'oryctérope une espèce clé de voûte
- 2-Type d'action de l'oryctérope sur son environnement

##### B – L'Oryctérope créateur d'hétérogénéité

- 1-Rôle par rapport à la dynamique des communautés végétales
- 2-Rôle par rapport aux populations animales

##### C – Interactions avec l'homme

- 1-Utilisation de l'oryctérope par l'homme
- 2-Conséquence pour les activités humaines

### Conclusion

### Annexes

### Bibliographie

**CIRAD-Dist**  
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE  
Baillarguet

## INTRODUCTION

Le continent africain compte la plus grande diversité de mammifères au monde, parmi lesquels certains sont bien étudiés alors que d'autres restent encore très méconnus. L'oryctérope (*Orycteropus afer*) fait partie de cette dernière catégorie. La faible quantité de données portant sur cette espèce peut s'expliquer par les difficultés qui caractérisent son étude. En effet cet unique représentant de la famille des Tubulidentés, bien que possédant une taille relativement imposante (équivalente à celle d'un porc), est très difficile à observer à l'état naturel. Malgré son extrême discrétion, sa présence est facilement décelable par le biais des nombreuses modifications qu'il imprime à son environnement.

Ces différents signes sont le reflet d'un mode de vie tout à fait particulier pour lequel il présente des adaptations singulières. Par conséquent, l'étude de cette espèce est indissociable de l'analyse des conséquences des modifications qu'il imprime à son milieu de vie. De même que le castor est indissociable de ses barrages, l'oryctérope est indissociable de ses terriers et excavations diverses. A cela s'ajoute une grande spécificité de son comportement alimentaire. Endémique à l'Afrique subsaharienne, l'oryctérope semble entretenir des relations plus ou moins étroites non seulement avec les espèces animales mais aussi végétales présentes dans son milieu de vie. Ainsi pourrait-il agir de manière directe ou indirecte sur les populations et leur dynamique. Il occuperait par conséquent une place importante dans les écosystèmes africains.

Ces éléments font de l'oryctérope un animal à part tant au niveau de sa phylogénie, de son éthologie que de son rôle écologique.

Quelles sont les adaptations qui rendent cette espèce unique en son genre ? Par quels phénomènes agit-elle sur son environnement ? Quelle importance tient-elle dans le fonctionnement des différents écosystèmes africains ?

# I-PRESENTATION DE L'ORYCTEROPE

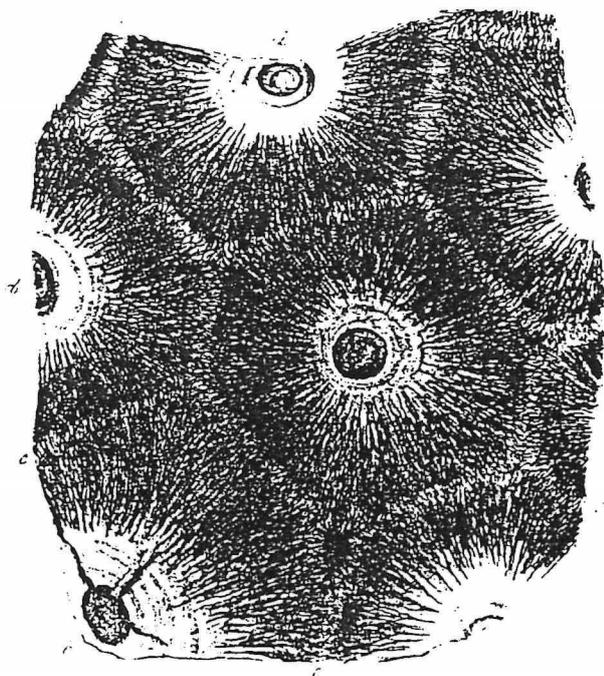
## A-DESCRIPTION DE L'ESPECE

### 1-Taxonomie

L'oryctérope a longtemps constitué une énigme dans la phylogénie des Mammifères. Il fut tout d'abord classé parmi les Edentés (tel que les tamanoirs) ou les Pholidotes (c'est-à-dire les pangolins) (1). Les ressemblances entre ces espèces ne sont en fait dues qu'à un phénomène de convergence évolutive : les adaptations à un même mode alimentaire ont conduit à l'apparition de structures morphologiques et anatomiques semblables au sein de groupes tout à fait distincts (2).

Des recherches paléontologiques ont pu montrer qu'en définitive l'oryctérope est un descendant d'un Protongulé : Condylarthra. De plus, des comparaisons au niveau ostéologique et immunologique corroborent cette conclusion qui fait de l'ordre des Tubulidentés un ordre totalement à part. L'oryctérope est ainsi l'unique représentant de la famille des *Orycteropodidae* qui constitue à elle seule cet ordre. C'est ainsi un animal relique (3).

La caractéristique des Tubulidentés réside dans la structure très particulière des dents. Elles sont sans racines, à croissance continue et se composent de petits tubes innombrables formés de prismes hexagonaux d'ivoire.

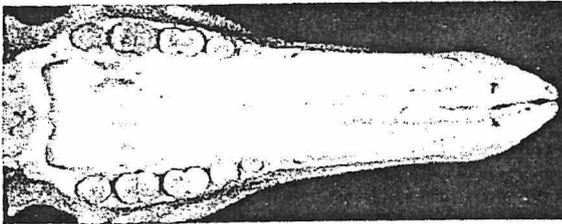


Microstructure of a transverse section of a molar of *O. afer*.  $\times 300$  (after Duvernoy, 1853), showing "tubules" characteristic of Tubulidentata; "c" is a white line that forms at the common limit of two prisms; "cb" is the cavity (bulb) of each dentary prism.

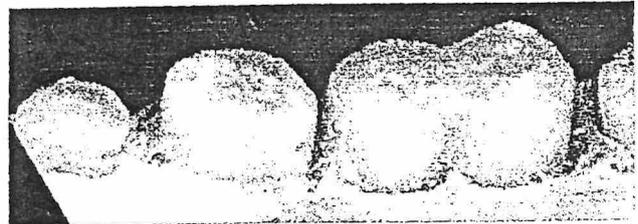
Figure 1 : Coupe transversale de molaire (4)

Il n'y a ni incisives ni canines pour un total de 20 dents à l'âge adulte (formule dentaire : I : 0/0, C : 0/0, P : 2/2, M : 3/3).

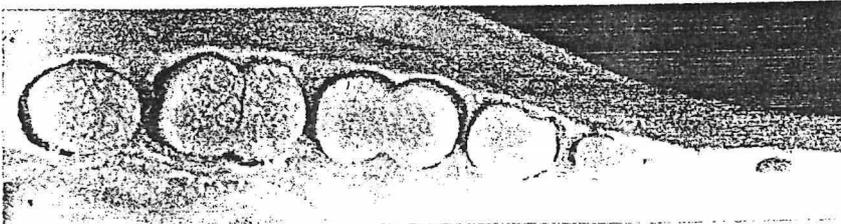
**Bony Closeups (Stills)**



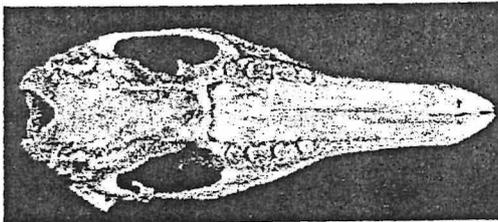
Palate



Upper Molars



Upper Tooth Row



Ventral

**Spinning Skulls (QTVR)**

Figure 2 : Vues anatomiques de la dentition (5)

Enfin, l'oryctérope semble être apparenté avec les Siréniens (lamantins et dugong), les Hyracoïdés (damans) et les Proboscien (éléphants). C'est ce qu'indique la comparaison des séquences codant pour une protéine : l'alpha-cristalline (6).



## B - ECOLOGIE

### **1-Habitat et distribution**

Surnommé « cochon-terre » (traduction du nom anglais *aardvark* dérivé du néerlandais), l'oryctérope est inféodé au sol. Terrestre, bon marcheur et fouisseur excellent, il exploite le sol en profondeur. Sa présence est donc conditionnée par un sol meuble de type argileux ou sableux, facile à creuser.

Myrmécophage (alimentation essentiellement composée de termites et de fourmis), il semble que son aire de répartition soit également dépendante de la quantité de proies disponibles et se superpose donc à celle d'espèces de termites telles que *Macrotermes* (2). Ceci explique une distribution sporadique et en général des densités assez faibles, un animal ayant besoin d'un espace vital important pour y trouver assez de nourriture (9).

Ces conditions remplies, l'oryctérope n'est pas très exigeant quant à son habitat : on le retrouve aussi bien dans les zones semi-arides de type steppique, savanes herbeuses et boisées que dans les forêts. Il est cependant absent des régions à collines escarpées, des hauts plateaux, des zones marécageuses et désertiques (8).

Il occupe la partie subsaharienne de l'Afrique et on distingue de nombreuses sous-espèces.

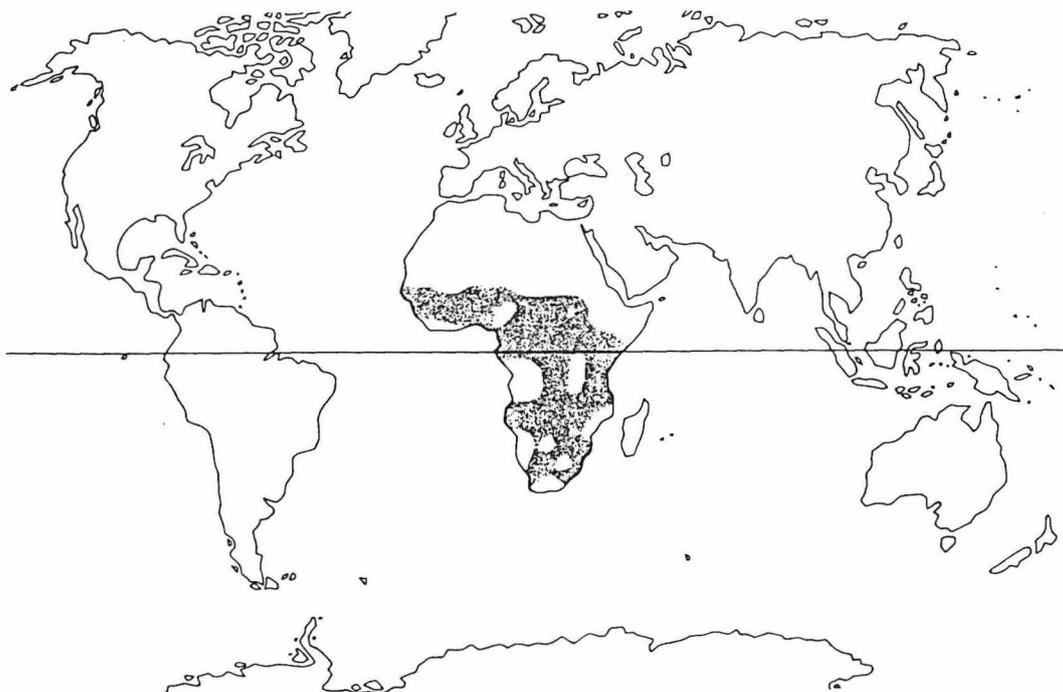


Figure 4 : Carte de répartition (2)

## 2-Eco-ethologie

L'oryctérope est un animal presque exclusivement nocturne. Il reste la journée terré dans son terrier mais sort parfois le matin pour se réchauffer au soleil.

Il possède une vue médiocre et se sert donc essentiellement de l'ouïe et de l'odorat pour explorer son environnement (2). Ainsi son odorat très performant semble jouer un rôle majeur dans la vie de l'animal, tant pour la recherche de nourriture que pour les relations intraspécifiques. En effet, mâles comme femelles possèdent des glandes annales produisant une sécrétion jaune à l'odeur puissante. Ce « musc » servirait pour l'identification des terriers, la reconnaissance entre les individus, le comportement sexuel et les interactions mère /enfant (10).

L'utilisation de l'espace est déterminée par différents facteurs. Une étude menée dans la Umgeni Valley of Natal en Afrique du Sud (11) tente de les mettre en évidence.

Tout d'abord interviennent des facteurs abiotiques : la présence de l'oryctérope paraît plus importante dans les zones ouvertes dépourvues de rocailles telles que les prairies. L'altitude est un facteur limitant, mais c'est une conséquence de la raréfaction des termites sur les hauts plateaux.

En effet, des facteurs biotiques interviennent également : l'existence de proies en forte concentration est déterminante. De manière indirecte, les zones de pâturage sont favorables à l'oryctérope : le bétail ouvre de nouvelles régions et permet une prolifération des termites.

Il faut cependant remarquer que l'oryctérope consomme plus de fourmis que de termites. Ainsi, si l'existence de grandes termitières épigées correspond à une forte densité d'oryctéropes c'est que le milieu est également riche en proies potentielles autres que les termites.

En ce qui concerne les distances parcourues lors de ses sorties nocturnes, certains auteurs affirment que l'oryctérope couvre jusqu'à 30 km (9).

Des études plus récentes menées par radio-tracking dans le Karoo en Afrique du Sud (12) tendent à montrer qu'en général les animaux effectuent des trajets beaucoup plus courts, avec des maxima de 8 km par nuit.

On peut toutefois se demander dans quelle mesure ces données peuvent varier en fonction des individus et des conditions du milieu. En effet, l'activité nocturne change selon les saisons : moins actifs et plus lents pendant la saison sèche et froide, l'exploration du milieu se fait sur de plus courtes durées qu'en saison humide et chaude.

S'il ne semble pas y avoir véritablement de territorialité, les individus exploitent de façon préférentielle une partie réduite de leur domaine vital qui correspondrait aux environs de leur terrier principal. Ils peuvent également occuper divers terriers secondaires voire en creuser de nouveaux s'ils se trouvent trop loin du terrier principal.

Lors de ses sorties, l'animal visite les différentes termitières de son domaine à intervalles de 5 à 8 jours, empruntant à chaque fois un chemin différent. Il fouille également le sol à la recherche d'insectes en effectuant des zigzags et retourne de temps en temps la terre pour trouver les nids hypogés de fourmis et de termites (8).

On sait peu de chose sur les interactions entre individus. Solitaire, l'oryctérope semble accepter dans les zones à forte densité la cohabitation avec d'autres individus et peut partager terriers et termitières. De plus en captivité plusieurs animaux peuvent être gardés en groupe sans que cela ne pose de problèmes. Cependant, des indices de conflits mortels ont été relevés (8).

L'oryctérope est supposé polygame. La femelle donne naissance à un seul petit (très rarement deux) après 7 mois de gestation. Il pèse alors entre 1 700 et 1 900 g. Le jeune commence à sortir du terrier au bout de 2 semaines. Il suit sa mère et devient autonome vers 8 semaines, pour être sevré à 4 mois. En général les mâles restent 6 mois auprès de leur mère tandis que les femelles ne la quittent qu'à un an. L'espérance de vie dépasse les 20 ans. Même si l'animal a presque sa taille adulte à un an, la maturité sexuelle n'est atteinte qu'à l'âge de deux ans. Les oryctéropes rencontrés en groupe correspondent donc à des associations mère/ enfant (1, 2, 13).

Les prédateurs de l'oryctérope sont nombreux : lion (*Panthera leo*), léopard (*Panthera pardus*), guépard (*Acinonyx jubatus*), lycaon (*Lycaon pictus*), python (*Python sebae*), et surtout hyène (*Crocuta crocuta*). Le comportement anti-prédateur consiste soit à se réfugier dans le terrier le plus proche, soit à s'enterrer à une vitesse fulgurante tout en projetant de la terre vers l'agresseur, ou bien encore à faire face en se mettant sur le dos et se protégeant par de violents coups de griffes (9). L'animal est également victime de nombreux parasites (2).

En ce qui concerne les relations interspécifiques, on peut enfin noter que l'oryctérope occupe une niche écologique très proche mais non superposée à celle des pangolins avec lesquels il partage souvent le même milieu de vie.

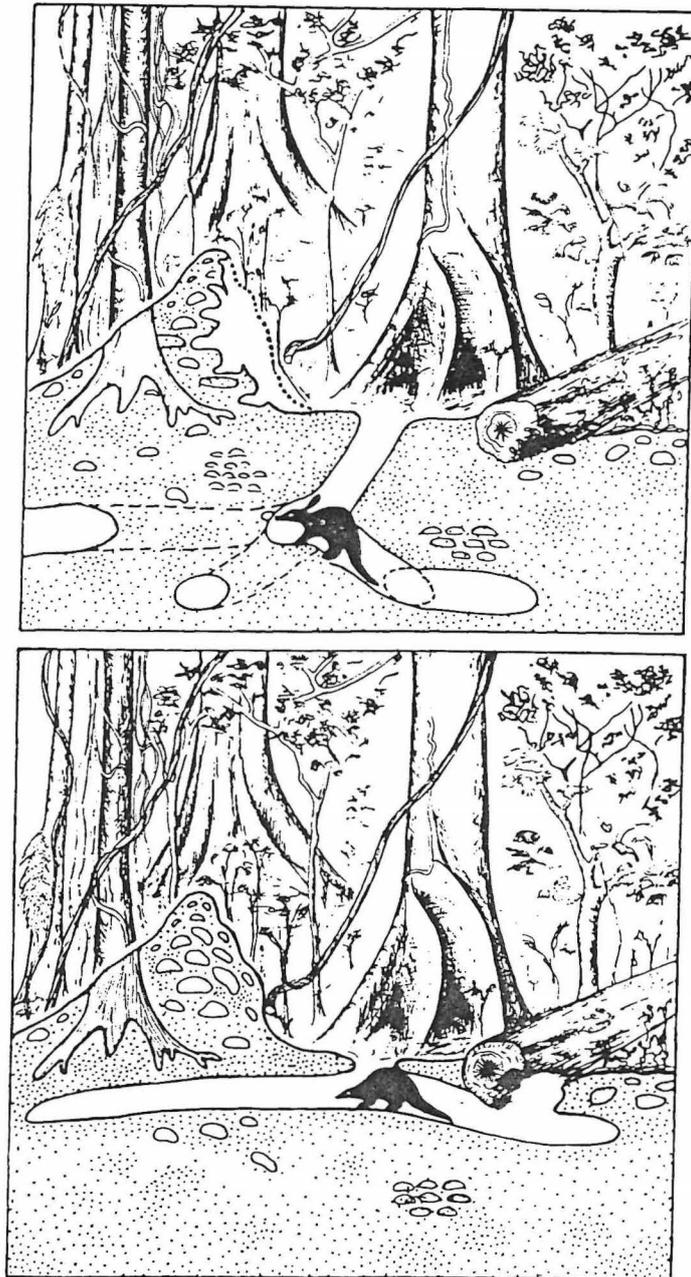


Figure 5 : Exploitation du sous-sol par l'oryctérope et le pangolin géant (*Manis gigantea*) ; niches écologiques non superposées (9)

## C- ADAPTATIONS SPECIFIQUES

### **1-L'oryctérope : un animal fouisseur**

L'oryctérope se caractérise non seulement par une morphologie ramassée et une anatomie générale tout à fait adaptée à l'activité de fouisseur (musculature développée, squelette robuste), mais il présente aussi diverses particularités qui font de lui un mammifère très performant, spécialisé pour creuser (cf annexe 2).

Grand excavateur, il se sert de ses quatre membres puissamment armés de griffes pour gratter le sol mais également de sa queue afin d'évacuer la terre déblayée. Il est d'une impressionnante efficacité et peut creuser des trous de 20 à 40 cm de profondeur en 20 secondes et une galerie de 1 m en 5 minutes (4, 8) !

Pendant qu'il creuse, ses narines s'obstruent grâce aux muscles du groin et à des poils servant à filtrer les résidus de terre qui auraient pu y rentrer. De même, les conduits auditifs sont protégés par des poils et les oreilles se plaquent parfaitement sur le corps de l'animal. De plus, il possède de longues vibrisses autour des yeux qui lui servent à s'orienter dans ses évolutions souterraines (14).

Il creuse différents types de cavités : (1, 4, 8, 9, 13, 14) :

-des trous d'exploration alimentaire, qui occasionnent parfois des dégâts importants dans les termitières et les fourmilières. Il s'attaque tant aux nids épigés qu'hypogés. De plus, il retourne fréquemment le sol pour trouver toutes sortes de larves et d'insectes ;

-des refuges temporaires, qui sont généralement assez sommaires, occupés sporadiquement puis abandonnés ;

-des terriers principaux, qui peuvent être plus ou moins complexes. Certains sont organisés en de nombreuses ramifications composant de véritables labyrinthes. On y trouve ainsi jusqu'à une trentaine de tunnels différents qui se croisent, finissent en cul-de-sac, ou débouchent sur la chambre principale. Ils font en moyenne une quarantaine de centimètres de diamètre. L'animal en modifie souvent la structure en obturant ou créant de nouveaux passages. Ces terriers possèdent le plus souvent une seule sortie, mais il en existe à quatre ou cinq. Reliés à d'autres cavités par un réseau de galeries, ces terriers peuvent couvrir près de 500 m<sup>2</sup> pour des profondeurs de 6 m. Il est de ce fait très difficile de déloger un oryctérope de son refuge (d'autant plus qu'il résiste bien à l'enfumage).

De nombreuses interrogations restent encore sans réponses, en particulier en ce qui concerne ses adaptations physiologiques (respiration sous terre d'un animal de la taille d'un homme, thermorégulation alors que fourrure et couche grasseuse hypodermique font défaut).

## **2-L'oryctérope : le plus grand des myrmécophages**

L'oryctérope se distingue non seulement par son mode de vie fouisseur mais aussi par son régime alimentaire hautement spécialisé. Il se nourrit presque exclusivement de fourmis et de termites : c'est un myrmécophage. A ce titre il présente diverses adaptations (cf annexe 3).

Mis à part ses qualités de fouisseur qui lui permettent d'éventrer sans problèmes les termitières épigées les plus robustes, il capture ses proies grâce à sa langue très particulière. Longue d'une trentaine de centimètre, d'aspect vermiforme, elle est surtout enduite d'une salive gluante qui piège un nombre important d'insectes à chaque prise. Cette salive est produite dans des glandes salivaires hypertrophiées qui enserrant le cou jusqu'aux clavicules à la manière d'un fer à cheval (2).

Sa tête allongée facilite l'exploration des parties profondes du nid attaqué où se réfugient les proies.

La recherche des insectes s'effectue grâce à son odorat extrêmement sensible. Ainsi, l'oryctérope possède plus de bulbes olfactifs que n'importe quel autre mammifère. Ils sont au nombre de 10, associés à une cavité nasale élargie et à des excroissances du septum nasal. Les lobes olfactifs cérébraux sont très importants (2, 8, 14).

L'ouïe, très fine, intervient aussi, en particulier pour repérer le mouvement des proies dans le sol et les déplacements des colonnes de termites et de fourmis. Les oreilles, à large pavillon, sont très mobiles.

Lorsqu'il chasse, l'oryctérope se déplace en zigzag le groin au sol, en reniflant bruyamment. Il s'arrête de temps en temps, silencieux, les oreilles orientées vers le sol et balayant différentes zones avant de se mettre à creuser ou à reprendre sa marche (13).

Comme les autres myrmécophages, il possède un grand estomac pourvu de structures pyloriques à la musculature développée dont l'action pallie le manque d'efficacité de la dentition simplifiée. Lors de l'ingestion de proies, il absorbe également de la terre et d'autres résidus qui se collent à sa langue, ce qui aiderait à l'altération des cuticules et donc à la digestion (15).

Du fait de la faiblesse énergétique de son alimentation, l'oryctérope a, comme les autres myrmécophages, un métabolisme bas. Ses proies se caractérisent par une faible valeur nutritive (à l'exception des larves et des individus ailés plus riches en graisses), une petite taille et une capacité à se défendre par des moyens chimiques qui les rendent peu intéressantes qualitativement parlant. Par contre, les insectes sociaux sont facilement disponibles en grandes quantités du fait des grands rassemblements qu'ils constituent au sein des termitières ou des fourmilières (16). C'est donc l'abondance de proies qui guide les choix alimentaires de l'oryctérope.

En effet, on observe des variations saisonnières des proportions entre les différentes proies qui composent l'alimentation des animaux. C'est ce que montrent différentes études menées en particulier en Afrique du Sud (11, 15). De manière générale, les fourmis représentent la part la plus importante de l'alimentation de l'oryctérope. Les proportions enregistrées par la biais de l'analyse de fécès recueillies dans le Karoo sont les suivantes : 71 % de fourmis et 21 % de termites. Les 8 % restant comprennent des larves, d'autres insectes et des graines variées (cf annexe 4).

Ces variations sont une fois de plus le reflet de l'abondance des proies disponibles. Par ailleurs, l'oryctérope consomme parfois d'autres insectes tels que des criquets et surtout des larves de scarabées bousiers dont il déterre les boulettes fécales (1, 14).

Toutes ces données insistent sur le fait que l'oryctérope optimise sa recherche de nourriture par son comportement alimentaire : à une ingestion maximale de nourriture correspond un effort minimal. De la même manière peut-on remarquer que lors des attaques des termitières épigées, l'oryctérope ouvre des brèches dans les parties les plus réchauffées par le soleil du soir (les façades ouest) c'est-à-dire dans les zones du nid où les termites sont les plus concentrés (17).

Ainsi, l'oryctérope est bien un animal très particulier, que ce soit au niveau de son aspect général que de son écologie. Seul représentant de son ordre, il occupe une niche hautement spécialisée au sein des écosystèmes africains et en particulier les milieux semi-arides. Les nombreuses adaptations et spécificités qui le caractérisent font de lui un animal dont l'activité semble avoir de nombreuses conséquences sur son environnement. Il peut à ce titre être important pour l'homme et la gestion des écosystèmes.

## **II – L'ORYCTEROPE : ESPECE CLE DE VÔTE ET INGENIEUR DE L'ECOSYSTEME**

### **A-LA NOTION D'ESPECE CLE DE VÔTE ET D'INGENIEUR DE L'ECOSYSTEME**

#### **1- Caractéristiques qui font de l'oryctérope une espèce clé de vôte**

La biodiversité correspond à trois niveaux de diversité biologique : la diversité des ressources génétiques, la diversité des espèces et la diversité des écosystèmes (18). Ces trois notions sont intimement liées et dépendantes les unes des autres. Ainsi, la richesse spécifique a une influence importante sur le bon fonctionnement, la stabilité et la pérennité des écosystèmes.

Parmi les espèces vivant dans un environnement donné, certaines entretiennent des relations de prédation, de commensalisme ou de symbiose plus ou moins intenses (19). Il apparaît alors que ces espèces occupent une place fondamentale au sein des écosystèmes. Quand elles sont amenées à disparaître, c'est le fonctionnement de l'écosystème entier qui, par une cascade de déséquilibres, se retrouve bouleversé. Sans ces espèces dites clés de vôte, l'écosystème est menacé (20).

De plus, une autre caractéristique des espèces clés de vôte est la faiblesse de leur biomasse disproportionnée par rapport à l'impact de leur activité sur le milieu. Leur impact dépend de facteurs qualitatifs et non quantitatifs (cf annexe 5).

On peut alors remarquer que l'oryctérope correspond totalement à la définition d'espèce clé de vôte :

-il est représenté par des populations à faible densité et donc à biomasse limitée.

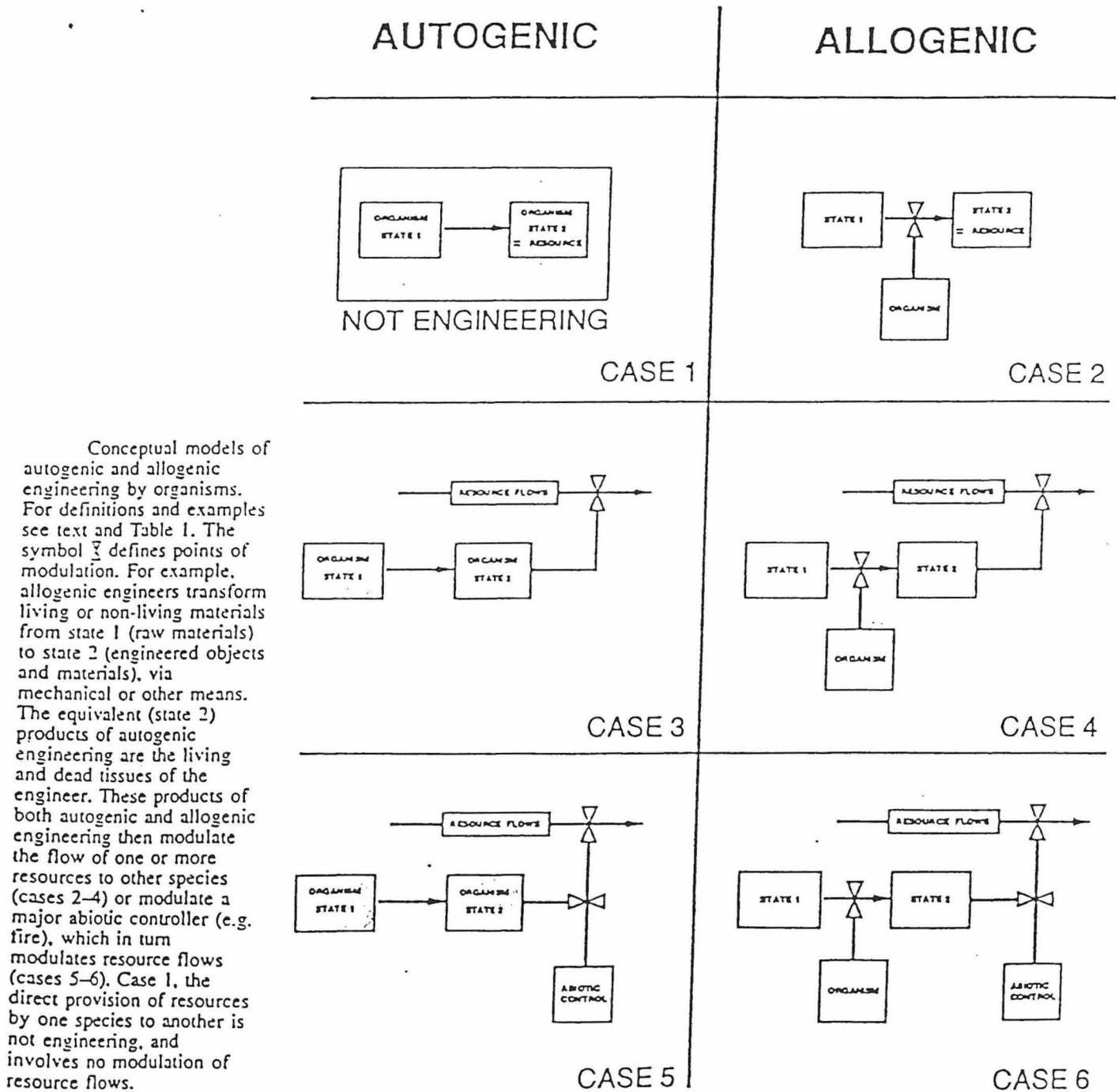
-il agit de manière très forte sur son milieu de vie par l'intermédiaire bien évidemment de ses qualités de fousseur mais aussi de relation prédateur / proies, de commensalisme et même semble-t-il de symbiose.

Ce sont donc les aptitudes liées au mode de vie fousseur et à son alimentation spécialisée qui l'apparentent à une espèce clé de vôte.

#### **2-Type d'action de l'oryctérope sur le milieu**

Si l'oryctérope peut-être considéré comme une espèce clé de vôte c'est qu'il joue un rôle particulier dans l'écosystème : il est ingénieur de l'écosystème. En effet comme d'autres espèces, il régule directement ou indirectement les ressources disponibles (autres que lui même). De cette façon, en transformant les ressources, il les rend accessibles à d'autres organismes. En définitive, il crée et maintient de nouveaux habitats (21).

Il existe deux grands types d'ingénieurs de l'écosystème : autogénique (leur production de matière modifie l'environnement) et allogénique (leur activité transforme l'environnement). Ces deux catégories sont subdivisées en différentes classes :



Conceptual models of autogenic and allogenic engineering by organisms. For definitions and examples see text and Table 1. The symbol  $\nabla$  defines points of modulation. For example, allogenic engineers transform living or non-living materials from state 1 (raw materials) to state 2 (engineered objects and materials), via mechanical or other means. The equivalent (state 2) products of autogenic engineering are the living and dead tissues of the engineer. These products of both autogenic and allogenic engineering then modulate the flow of one or more resources to other species (cases 2-4) or modulate a major abiotic controller (e.g. fire), which in turn modulates resource flows (cases 5-6). Case 1, the direct provision of resources by one species to another is not engineering, and involves no modulation of resource flows.

Figure 6 : Typologie des ingénieurs de l'écosystème (21)

L'oryctérope correspond à la catégorie des ingénieurs allogéniques de type 2 (action directe de l'animal créatrice de nouvelle ressource : l'exemple des lapins) et de type 4 (action qui indirectement est créatrice de nouvelle ressource : l'exemple du porc-épic) (cf annexe 6).

L'oryctérope intervient donc à différents niveaux de l'écosystème.

## **B- L'ORYCTEROPE CREATEUR D'HETEROGENEITE**

### **1-Rôle par rapport à la dynamique des communautés végétales**

C'est en tant qu'ingénieur de l'écosystème de type 4 que l'oryctérope joue le rôle le plus important pour les communautés végétales.

Cet aspect a surtout été étudié dans les régions semi-arides et arides (Karoo et désert du Néguev en Israël). Les animaux fouisseurs tels que le porc-épic (*Hystrix indica*), de la même manière que l'oryctérope, entraînent des modifications à petite échelle qui ont un impact sur la dynamique temporelle et spatiale de la végétation (22, 23).

Les zones où les animaux creusent et dérangent le sol, donc créent de l'hétérogénéité locale, correspondent à des zones où les succès de germination sont plus importants. Ils agissent ainsi sur la survie, la dispersion des graines, mais aussi sur la compétition entre les plantes. En effet, les végétaux ne réagissent pas tous de la même façon aux différentes perturbations du milieu. C'est alors que les rapports de force entre les espèces dominantes et secondaires peuvent être modifiés. Si une espèce dominante se retrouve fragilisée (terre retournée et racines arrachées par exemple), il peut y avoir levée d'inhibition de germination pour une autre espèce. Des plantes pionnières peuvent réinvestir ces espaces libérés, permettant une meilleure régénération de la végétation. De manière analogue aux chablis des forêts tropicales, l'oryctérope relance les cycles de succession végétal et procure des niches de régénération. Par la modification physique du sol et l'altération de certaines plantes, il participe à la stabilité des écosystèmes. La création d'hétérogénéité aide à perpétuer les petites populations, ce qui augmente la diversité des espèces qui forment le couvert végétal.

Les animaux fouisseurs comme l'oryctérope, au cours de leurs prospections creusent régulièrement le sol et forment ainsi des cuvettes où peuvent s'accumuler matière organique, sels minéraux, eau et graines. Se créent alors de nouveaux micro-habitats significativement plus propices à la germination (22, 24).

De plus, l'oryctérope aide à la dispersion et à la germination des graines par le biais d'autres mécanismes. Comme nous l'avons vu en première partie, il se nourrit

entre autre de différentes espèces de fourmis dont les fourmis moissonneuses (*Messor capensis*). Or ces fourmis ont la particularité de constituer dans leurs nids des réserves qui renferment d'importantes quantités de graines. Lors des attaques de ces nids, l'oryctérope dérange, disperse et enterre ces graines qui se retrouvent ainsi dans des conditions favorables qui augmentent leur chance de survie. Ceci se traduit par l'apparition d'îlots où la germination se fait beaucoup plus facilement (25).

De plus, pendant la capture des proies, l'oryctérope absorbe accidentellement un nombre important de graines. Celles-ci passent dans le tractus digestif de l'animal et sont alors transportées sur de grandes distances. Non altérées au cours de la digestion, elles sont évacuées dans les fèces loin du lieu de leur production et peuvent ainsi coloniser de nouvelles zones. Effectivement, fertilisées par les excréments elles se développent plus facilement. De cette manière, l'oryctérope provoque des perturbations sources d'hétérogénéité et crée des parcelles favorables à la germination à petite et grande échelle.

Il existerait même une relation assimilable à une symbiose entre l'oryctérope et un concombre sauvage (*Cucumis humifructus*) (26, 27).

Cette plante, après la floraison, met en place des vrilles qui pénètrent dans le sol où se développe le fruit. Ce fruit à la pulpe gorgée d'eau est apprécié de l'oryctérope en région semi-aride. Il semble par ailleurs que cette espèce soit le plus souvent présente à proximité des terriers de l'oryctérope à tel point que son aire de distribution coïncide avec celle de l'animal. Or, l'oryctérope enterre souvent ses excréments à la sortie de son terrier. Il apparaît donc qu'il y a bénéfice réciproque avec un certain degré d'interdépendance entre le végétal et l'animal : l'oryctérope qui peut sans problème déterrer le fruit, bénéficie d'une source d'eau non négligeable tandis que le concombre est assuré de la dissémination, la survie et le bon développement de ses graines.

L'oryctérope apparaît donc important voire essentiel pour la survie de certains végétaux : c'est une espèce clé de voûte.

## **2-Rôle par rapport aux populations animales**

C'est ici en tant qu'ingénieur de l'écosystème de type 2 que l'oryctérope a une action bénéfique pour les populations animales. Il est à l'origine de très nombreux terriers qui, une fois abandonnés servent à beaucoup d'espèces animales. Ainsi Vertébrés mais aussi Invertébrés (tels que certaines araignées) profitent du travail de l'oryctérope et s'en servent comme habitat et refuge en particulier contre les feux de brousse (28).

L'oryctérope construit ainsi des terriers pour de nombreuses espèces incapables de creuser. Leur survie est donc intimement liée à la présence du « cochon-terre ».

Effectivement, un des facteurs limitant pour la présence d'une espèce dans un milieu donné est la disponibilité d'habitats. Pour les animaux plus ou moins inféodés au milieu souterrain, l'existence en quantité et en qualité des terriers limite la densité et la diversité des populations (29).

Parmi les différents animaux susceptibles d'occuper ces terriers, on peut citer pour exemple le phacochère (*Phacochoerus aethiopicus*) dont l'aire de répartition paraît liée à la présence de l'oryctérope. Ce Suidé ne pourrait coloniser de nouvelles régions que si l'oryctérope l'y a précédé (13).

Il existerait de cette manière une véritable relation de commensalisme entre les deux espèces.

Un dénombrement effectué au Botswana donne un total de 17 espèces de Mammifères, 1 d'Oiseaux et 2 de Reptiles vivant dans les terriers creusés par des oryctéropes (8). Sans être une liste exhaustive, protèles (*Proteles cristatus*), otocyon (*Otocyon megalotis*), chacals (*genre Canis*), lycaons (*Lycaon pictus*), hyènes (*Crocuta crocuta*), servals (*Felis serval*), et autres petits carnivores mais aussi chauves-souris et rongeurs pour les Mammifères, varans et serpents pour les Reptiles et de nombreux Oiseaux investissent ces galeries laissées à l'abandon (1, 2, 13, 29).

L'oryctérope, par l'intermédiaire de ses excavations, a un impact important sur la diversité des espèces animales. Il agit également en tant que prédateur. On ne sait pas grand chose de la relation prédateur / proie qui existe entre l'oryctérope et les insectes sociaux que sont termites et fourmis. Toutefois, certains éléments semblent montrer que l'oryctérope est un des principaux régulateur de leurs populations.

De façon directe, il consomme de grandes quantités d'individus et perturbe énormément les nids épigés et hypogés. La pression de prédation exercée paraît intense car répétée dans le temps, un nid subissant des visites régulières. De plus, il peut anéantir une colonie s'il tue la reine et donc entraîne la dégénérescence de la société.

De manière indirecte, il laisse en particulier les termitières épigées vulnérables à d'autres prédateurs. En effet, il le seul animal à pouvoir aussi facilement ouvrir des brèches dans les murailles des forteresses que sont les termitières d'espèces comme *Hodotermes*. Après son passage, il laisse la voie libre pour les attaques de fourmis qui représentent la première cause de mortalité chez les termites (30).

De même, des animaux tels que les protèles, qui consomment beaucoup de termites, repèrent les oryctéropes et les suivent afin de profiter de la fragilisation des nids qu'ils impliquent. D'autres animaux opportunistes (Primates par exemple) utilisent cet accès à une source de nourriture facile (14,15).

Le rôle de l'oryctérope semble ainsi primordial non seulement pour le contrôle des populations de fourmis et de termites mais aussi pour le maintien de la biodiversité animale. En ce sens, c'est bien une espèce clé de voûte.

## **C-INTERACTIONS AVEC L'HOMME**

### **1-Utilisation de l'oryctérope par l'homme**

Comme le prouvent des peintures rupestres représentant des parties de chasse de Bushmen, l'oryctérope est depuis longtemps chassé par l'homme (31). Il fut apprécié par de nombreuses ethnies et les colons, et le reste toujours, pour sa viande, sa peau épaisse et résistante (4). Sa chair serait bonne et se rapprocherait du porc.

De plus, du fait de son aspect et de ses mœurs étranges, il est souvent divinisé et on lui prête de nombreux pouvoirs (14) :

- les dents montées en bracelet luttent contre la maladie et le mauvais œil ;
- les griffes mises dans les paniers de récolte aident à la récolte de termites et autres insectes et permettent de fertiliser la terre des champs où on les a enterrées ;
- les poils, raides sont utilisés pour empoisonner la nourriture et l'ensemble de l'animal peut-être utilisé en sorcellerie.

Enfin, les égyptiens le vénéraient sous l'apparence du dieu Set.

### **2-Conséquences pour les activités humaines**

Selon un dictionnaire d'économie et zoologie (32), l'oryctérope est défini comme utile en tant que consommateur de termites, fertilisateur du sol et animal comestible. Il peut donc représenter un intérêt économique.

Ainsi, dans des zones agricoles sud-africaines où il avait disparu, on a observé une prolifération des termites favorisée par le bétail. Ce phénomène a entraîné des pertes atteignant les 60% pour les récoltes céréalières (4). L'oryctérope a donc une action bénéfique pour les activités humaines.

En revanche, il occasionne des dégâts aux cultures et aux clôtures en creusant ses terriers. Il peut même devenir un danger pour le bétail dans les endroits où il prolifère : le terrain, truffé de galeries, s'effondre sous le poids des bêtes qui risquent de se casser les membres en y tombant.

Bien que l'on ne sache pas grand chose sur son statut dans la nature, il est classé « vulnérable » par l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature). Cependant, il semble en déclin et doit bénéficier de mesures de gestion sérieuses. Ainsi est-il considéré comme prioritaire dans les programmes de conservation menés en Afrique du Sud (33).

Effectivement, dans le cadre d'une stratégie de conservation, il est plus intéressant de focaliser ses efforts sur des espèces clés de voûte dont la disparition aurait des conséquences désastreuses (18). Mais pour mener à bien ces programmes on doit avant tout continuer à récolter des données sur cet animal encore méconnu.

## CONCLUSION

L'oryctérope est comme nous l'avons vu un animal hors du commun. Il se distingue par des adaptations liées à son mode de vie fouisseur et son régime alimentaire myrmécophage. Il possède de ce fait une biologie tout à fait particulière et occupe une place privilégiée dans les différents écosystèmes africains.

L'étude de son impact sur l'écosystème en tant qu'espèce clé de voûte, est à ce jour mal documentée et ne concerne essentiellement que les zones semi-arides. Dans ces régions, son rôle semble primordial pour l'équilibre de l'écosystème, la régulation des populations animales et la diversité végétale.

Sa présence est plutôt bénéfique au développement des activités humaines. De plus, son action sur l'environnement peut servir d'exemple pour la mise en place de modèles utilisables en gestion des écosystèmes. De cette manière, en reproduisant un type précis de modification du milieu, pourrait-on favoriser la survie d'espèces utiles à l'homme (plantes comestibles par exemple).

Pour toutes ces caractéristiques, l'oryctérope doit bénéficier d'une attention spéciale. Vraisemblablement vulnérable, il doit faire l'objet d'une recherche accrue afin de mieux en comprendre la biologie.

## ANNEXES

I - MORPHOLOGIE DE L'ORYCTEROPE (14)

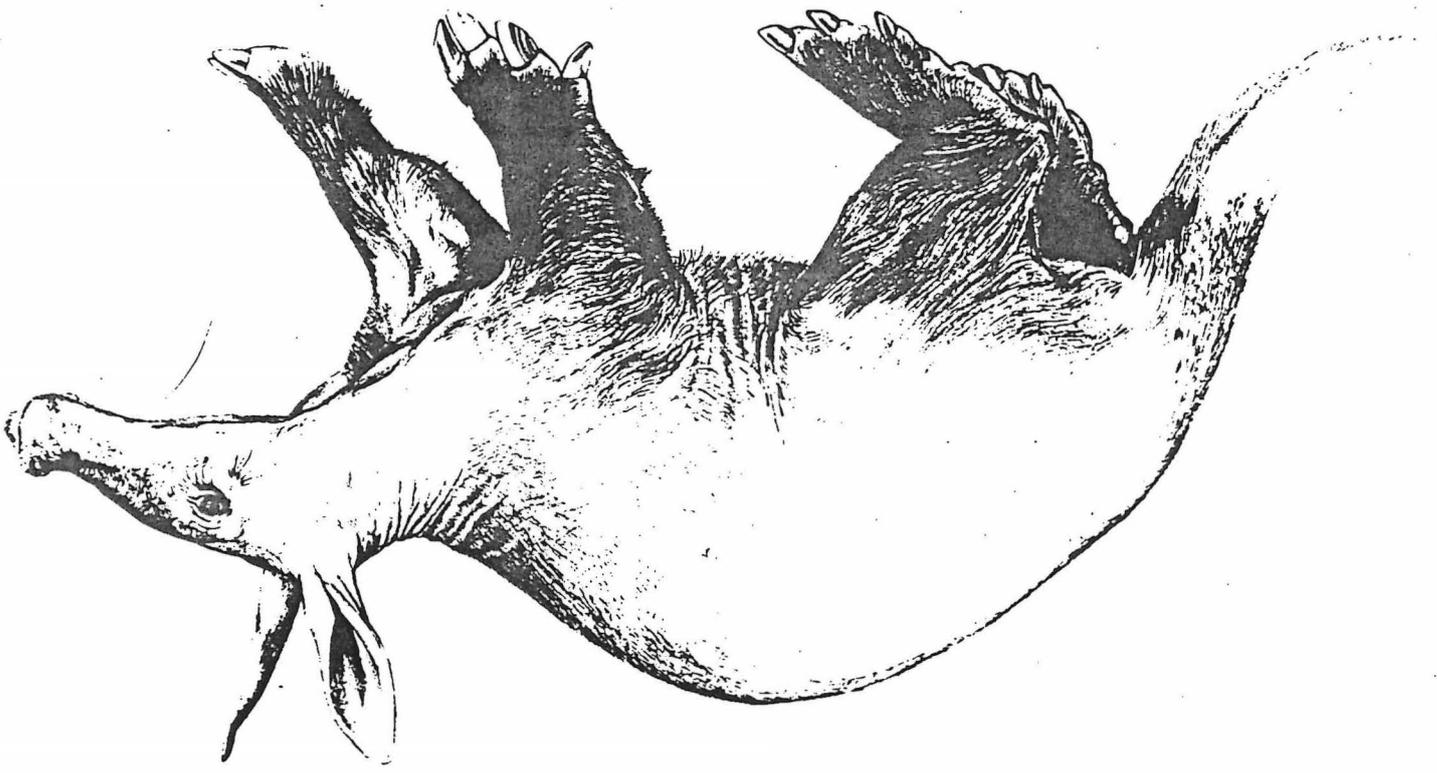
II - ADAPTATIONS AU MODE DE VIE FOUISSEUR (9, 14)

III - ADAPTATIONS AU REGIME ALIMENTAIRE MYRMECOPHAGE (2, 14)

IV - ANALYSE DE FECES (15)

V - NOTION D'ESPECE CLE DE VOÛTE (20)

VI - EXEMPLES D'INGENIEURS DE L'ECOSYSTEME (21)



ANNEXE I : MORPHOLOGIE DE L'ORYCTEROPÉ

ANNEXE II : ADAPTATIONS AU MODE DE VIE FOUISSEUR

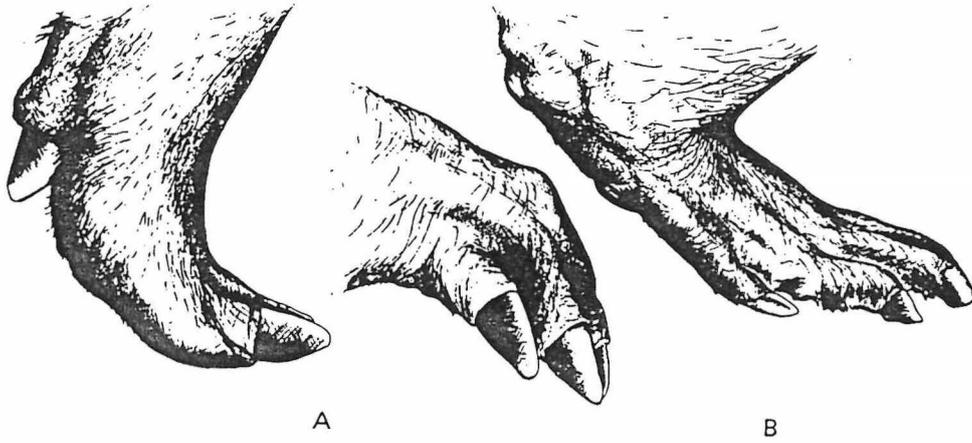
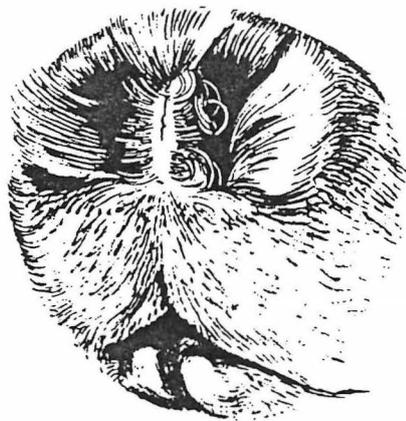
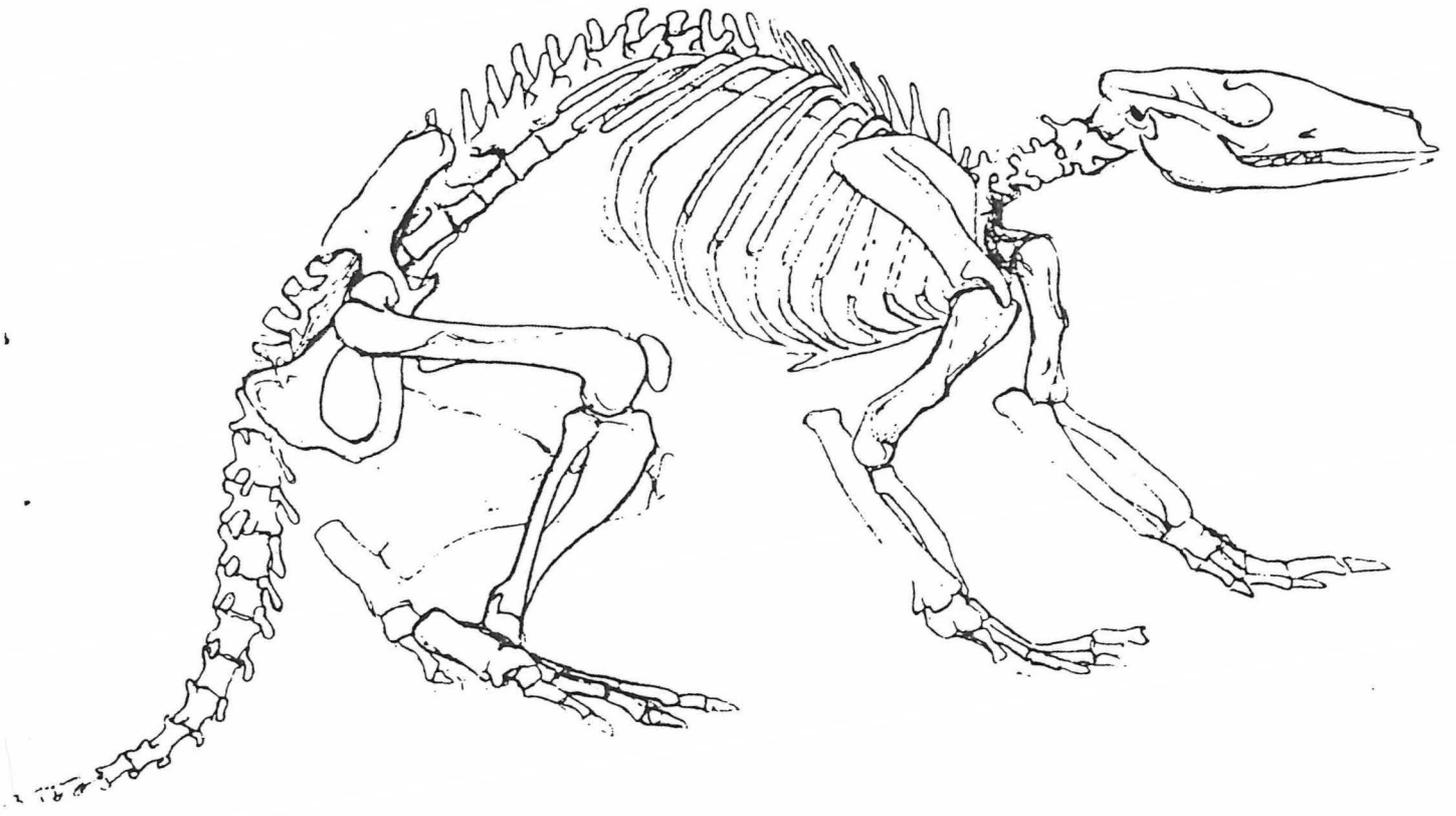
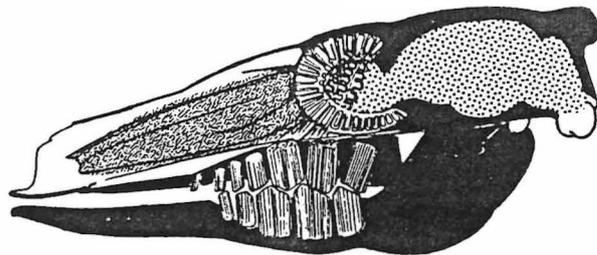
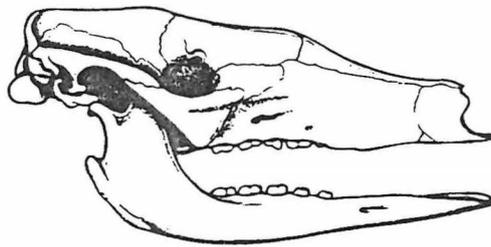
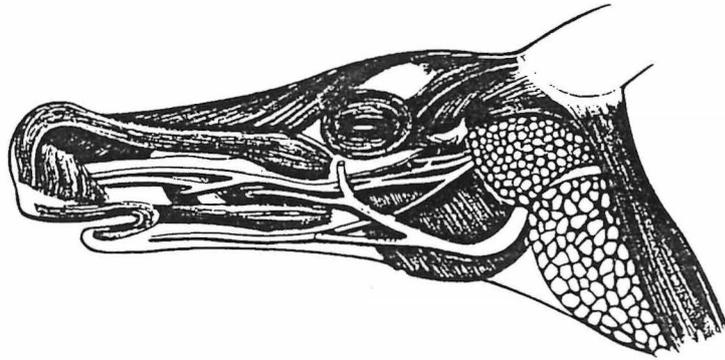


Fig. 13. — Pattes de l'Oryctérope. A, antérieure ; B, postérieure.  
Echelle : 300/1.000.





ANNEXE III : ADAPTATION AU REGIME ALIMENTAIRE MYRMECOPHAGE



## ANNEXE IV : ANALYSE DES FEQUES

Analysis of aardvark *Orycteropus afer* faeces sampled during summer

Food item	No. items	% of samples	Proportion (% by no.)	I.V.*
<b>Formicidae</b>				
<i>Aenictus eugenii</i>	578	10	22.15	2.22
<i>Anoplolepis custodiens</i>	617	100	23.65	23.65
<i>Camponotus</i> sp.	1	10	0.038	0.0038
<i>Crematogaster</i> sp.	58	10	2.22	0.22
<i>Dorylus helvolus</i>	271	20	10.39	2.08
<i>Messor capensis</i>	88	80	3.37	2.70
<i>Monomorium alhopilosum</i>	39	70	1.50	1.05
<i>Monomorium havilandi</i>	13	20	0.50	0.10
<i>Monomorium</i> sp.	1	10	0.038	0.0038
<i>Pheidole</i> spp.	12	10	0.46	0.046
<i>Solenopsis</i> sp.	2	10	0.077	0.0077
<i>Tetramorium</i> sp.	1	10	0.038	0.0038
<b>Isoptera</b>				
<i>Hodotermes mossambicus</i>	121	90	4.64	4.18
<i>Trinervitermes trinervoides</i>	637	40	24.42	9.77
Muscoid fly puparia	12	20	0.46	0.092
<b>Seeds</b>				
Aizoaceae	9	10	0.35	0.035
<i>Amaranthus</i> sp.	2	20	0.077	0.015
<i>Anagallis arvensis</i>	1	10	0.038	0.0038
<i>Argemone subfusiformis</i>	1	10	0.038	0.0038
<i>Bulbostylis zeyheri</i>	2	20	0.077	0.015
<i>Celosia</i> sp.	5	10	0.19	0.019
<i>Chenopodium album</i>	114	90	4.37	3.93
<i>Digitaria</i> sp.	1	10	0.038	0.0038
<i>Erodium</i> sp.	12	20	0.46	0.092
<i>Lippia</i> sp.	1	10	0.038	0.0038
<i>Plectranthus</i> sp.	2	10	0.077	0.0077
<i>Portulaca oleracea</i>	1	10	0.038	0.0038
<i>Sherardia arvensis</i>	1	10	0.038	0.0038
<i>Stachys</i> sp.	6	10	0.23	0.023

**Table 6.** Analysis of aardvark faeces collected during winter

Food item	Number of items	Frequency of occurrence (%)	Proportion (% by no.)	I.V.*
<b>Formicidae</b>				
<i>Anoplolepis custodiens</i>	1601	100	65.67	65.67
<i>Camponotus</i> sp. 9	1	10	0.041	0.0041
<i>Dorylus helvolus</i>	207	30	8.49	2.55
<i>Messor capensis</i>	43	60	1.76	1.06
<i>Monomorium alhopilosum</i>	55	40	2.26	0.90
<i>Monomorium havilandi</i>	2	20	0.08	0.016
<b>Isoptera</b>				
<i>Hodotermes mossambicus</i>	269	100	11.03	11.03
<i>Trinervitermes trinervoides</i>	59	20	2.42	0.48
<b>Seeds</b>				
Aizoaceae	8	20	0.33	0.066
<i>Amaranthus deflexus</i>	28	60	1.15	0.69
<i>Bulbostylis zeyheri</i>	1	10	0.041	0.0041
<i>Chenopodium album</i>	136	90	5.58	5.02
<i>Erodium</i> sp.	8	30	0.33	0.099
<i>Mesembryanthemum</i> sp.	1	10	0.041	0.0041
<i>Polygonum aviculare</i>	2	10	0.082	0.0082
<i>Portulaca oleracea</i>	17	30	0.70	0.21

\*I.V. = Importance value.

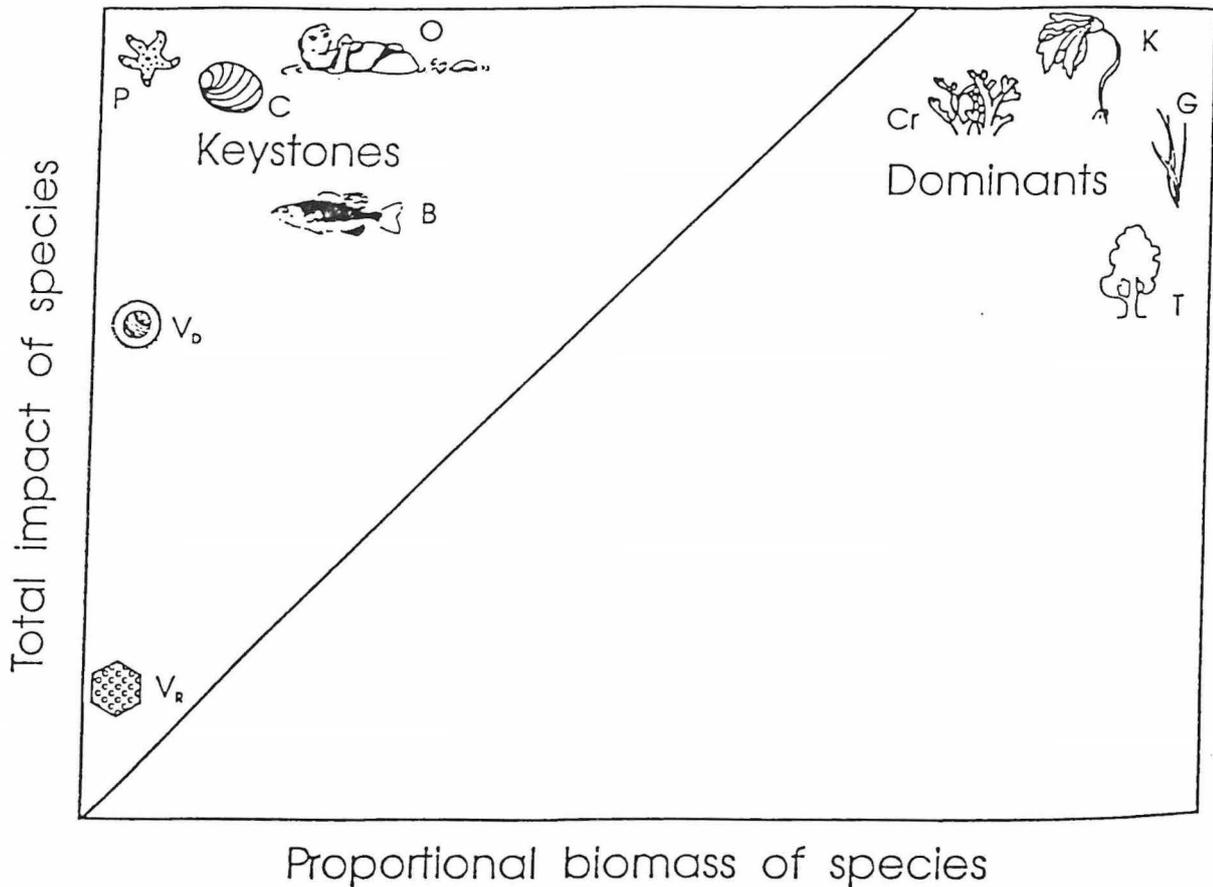
% Sand, unidentified broken fragments, grass stalks (of dry mass): 83.44.

*Trinervitermes trinervoides* soldier: worker ratio = 57:43.

*Hodotermes mossambicus* soldier: worker ratio = 7:93.

% Unidentified individuals from formicid mandibles: 0.65.

## ANNEXE V : NOTION D'ESPECE CLE DE VOÛTE



Total (collective) impact of a species (absolute value of community impact  $\times$  proportional abundance) of species versus their proportional abundance. Points representing a species whose total impact is proportional to its abundance would fall along the diagonal line ( $X = Y$ ). Keystones are species whose effects exceed their proportional abundances by some large factor and whose total effect exceeds some threshold. Dominants are species which dominate community biomass and whose ecosystem impacts are large, but not disproportionate to their biomass. Letters represent examples of particular species described in the text (Power and Mills 1995).

## ANNEXE VI : EXEMPLES D'INGENIEUR DE L'ECOSYSTEME

Examples of organisms acting as ecosystem engineers. Classification according to Fig. 1. Additional examples are discussed in the text

Organism	Habitat	Activity	Impact	Refs.
<b>Case 2 (allogenic)</b>				
American alligators, <i>Alligator mississippiensis</i>	Everglades National Park	create wallows	retain water in droughts; provide refuges for fish, fish-eating birds, etc.	Finlayson & Moser (1991)
Rabbits, <i>Oryctolagus cuniculus</i> , badgers, <i>Meles meles</i>	Europe	dig extensive burrows (rabbit warrens, badger setts)	burrows occupied by other species, e.g. fox, <i>Vulpes vulpes</i> , and by many invertebrates	Southern (1964); Neal & Roper (1991)
<b>Case 3 (autogenic)</b>				
Marine phytoplankton	Gulf of Maine	blooms of phytoplankton particles scatter and absorb light in upper layers of water column	enhance warming of surface waters that may initiate development of thermocline	Townsend et al. (1992)
Microalgae in sea ice	Antarctica	scatter and absorb light within ice and underlying seawater; reduce strength of ice	enhance melting and break up of ice	Buyntskiy (1986); Arrigo et al. (1991)
Freshwater phytoplankton	Lake St. George, Ontario	intercept light in upper water column; small algal spp. more effective than large spp.	light interception leads to shallower mixing depth, lower metalimnetic temperatures and lower heat content of water column	Mazumder et al. (1990)
Cyanobacteria and other nonvascular plants	desert and semi-desert soils	exude mucilaginous organic compounds	glue the organisms, organic matter and soil particles together to form a microphytic crust; change infiltration, percolation, retention and evaporation of water; reduce soil erosion; affect seedling emergence	West (1990)
Bog moss, <i>Sphagnum</i> spp.	Northern and western Britain	build 'blanket' and 'raised' bogs via accumulated peat	major changes in hydrology, pH, and topography	Tansley (1949)
Submerged macrophytes	freshwater lakes, ponds and rivers	grow to create weed beds	attenuate light; steepen vertical temperature gradient; retard flow; enhance sedimentation; oxygenate rhizosphere	Carpenter & Lodge (1986)
Forest trees (broad-leaved and coniferous)	Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire	shed branches and trunks into streams	create debris dams; alter morphology and stability of stream channels, storage and transport of dissolved organic matter and sediments; different tree species may create dams which differ in persistence	Likens & Bilby (1982); Hedin et al. (1988)
Higher plants	ubiquitous	dead leaves etc. accumulate as litter	alter microenvironment of soil; change surface structure, affecting drainage, and transfer of heat and gasses; act as physical barrier for seeds and seedlings; numerous impacts on structure and composition of plant communities	Facelli & Pickett (1991)
Terrestrial plants in 29 families, with >1,500 species	ubiquitous	grow structures (modified leaves, leaf axils etc.) that impound water	create small aquatic habitats, supporting a highly specialised insect fauna	Fish (1983)
<b>Case 4 (allogenic)</b>				
Marine meiofauna (Protozoa and representatives of many invertebrate phyla)	ubiquitous	biodeposition, bioturbation, porewater circulation, and faecal pellet production	change physical, chemical and biological properties of sediments; change direction and magnitude of nutrient fluxes; increase oxygenation of sediments	Reichelt (1991)
Marine burrowing macrofauna	ubiquitous	burrow into and redistribute sediments; bioturbation; burrow ventilation	create dynamic sediment mosaics; actively transport solutes into burrows; increase oxygenation of sediments; stimulate microflora; increase decomposition rates	Anderson & Kristensen (1991); de Wilde (1991); Meadows & Meadows (1991b)

(cont.)

Organism	Habitat	Activity	Impact	Refs.
Marine zooplankton	ubiquitous	filter living, dead organic and inorganic (e.g. clay) particles, and concentrate into faecal pellets	sinking faecal pellets important in vertical transport and exchange of elements and organic compounds in oceans	Dunbar & Berger (1981); Wallace et al. (1981); Fowler & Knauer (1986)
Fiddler crab, <i>Uca pugnax</i> .	New England salt marsh	dig burrows	increase soil drainage and oxidation-reduction potential; increase decomposition rates; increase primary production at intermediate tidal heights	Bertness (1985)
European periwinkle, <i>Littorina littorea</i>	New England rocky beach	bulldoze sediments from hard substrates	prevent sediment accumulation and hence growth and establishment of algal canopy; algae are case 3 engineers and further increase sedimentation rates; faunal composition markedly different with and without snails	Bertness (1984a)
Snails, <i>Euchondrus</i> spp.	Negev desert	eat endolithic lichens and the rock they grow in	increase rate of nitrogen cycling, soil formation and rock erosion	Shachak et al. (1987); Jones & Shachak (1990)
Bagworm caterpillars, <i>Penestoglossa</i> sp.	Golden Gate Highlands, South Africa	eat endolithic lichens and construct larval shelters ('bags') from quartz crystals	small increase in erosion rate, nutrient cycling and soil formation	Wessels & Wessels (1991)
Mound-building termites, Isoptera	widespread in tropics and subtropics	mound and subterranean gallery construction; redistribution of soil particles	change mineral and organic composition of soils; alter hydrology and drainage	Wood & Sands (1978); Lal (1991)
Ants, Formicidae	ubiquitous	nest and subterranean gallery construction; redistribution of soil particles	change local structure and composition of soils; alter 'above nest' vegetation; produce microsite enrichment	Elmes (1991)
Earthworms, Lumbricidae, Megascolecidae	ubiquitous	burrowing, mixing and casting	change mineral and organic composition of soils; affect nutrient cycling; alter hydrology and drainage; affect plant population dynamics and community composition	Lal (1991); Thompson et al. (1993)
Blind mole rats, <i>Spalax ehrenbergi</i>	Israel	digging and tunnelling	move large quantities of soil; increase aeration; create distinctive ecosystem	Heth (1991)
Mole rats, Bathyergidae (several genera)	South African lowland fynbos	digging and tunnelling	create impressive, cratered landscapes, with effects on soil formation, plant productivity and species composition	Richardson et al. (in press)
Prairie dogs, <i>Cynomys</i> spp.	North American short and mixed grass prairie	continual intense disruption by burrowing, creating soil mounds	change physical and chemical properties of soil persisting for 100–1000s of years	Whicker & Detling (1988)
Pocket gophers, <i>Geomys bursarius</i>	North American grasslands and arid shrublands	construct tunnels and move soil to surface mounds	alter patterns and rates of soil development, nutrient availability and microtopography; change plant demography, diversity and primary productivity; affect behaviour and abundance of other herbivores	Huntly & Inouye (1988); Moloney et al. (1992)
Indian crested porcupine, <i>Hystrix indica</i>	Negev desert	digging for food	dig up to 2–3 holes m <sup>-2</sup> ; diggings accumulate organic matter, runoff water; create favourable sites for seed germination	Yair & Rutin (1981); Gutterman (1982)
Elephants, <i>Loxodonta africana</i>	East African woodland and savannah	physical disturbance and destruction of trees and shrubs	widespread vegetation changes; alteration of fire regime; effects on food supply and population dynamics of other animals; ultimately changes in soil formation, riparian zones, and biogeochemical cycling	Naiman (1988)

(cont.)

(cont.)

Organism	Habitat	Activity	Impact	Refs.
Case 5 (autogenic) and case 6 (allogenic) (examples combining elements of both)				
Calcareous coralline algae, <i>Porolithon</i> , <i>Lithophyllum</i>	coral reefs	overgrow and cement together detritus on outer algal ridge of barrier reef	break force of water and protect corals against major wave action; effect via own bodies (case 5) and secretion of 'cement' (case 6)	Anderson (1992)
Green mussels, <i>Mytilus edulis</i>	Rhode Island <i>Spartina</i> salt marsh	secrete byssal threads, and form dense mussel beds	on marsh edge, dense beds of mussels (case 5) and byssal threads (case 6) bind and protect sediments and prevent physical erosion and disturbance, e.g. by storms	Bertness (1984b)



## BIBLIOGRAPHIE

1-BREUIL M., THILLE F., MAYEUR P., 1993. Animaux du Kenya et de Tanzanie. Paris, L'Harmattan, 296 p.

2-RAHM U., 1988. Grzimek's encyclopedia, Mammals, Vol. 4. Zurich, Mac Graw-Hill publishing company, 506 p.

3-BOURLOTON D., VIALET F., 1980. Grande Encyclopédie Atlas des Animaux, Vol. 1. Paris, Atlas, 297 p.

4-SHOSHANI J., GOLDMAN C.A., THEWISEN J.G.M., 1981. *Orycteropus afer*. *Mammalian Species*, 300 : 1-8.

5-FOX D.L., 1996. *Orycteropus afer*. <http://www.oit.itd.umich.edu/bio/doc.cgi/>

6-DE JONG W.W., ZWEERS A., GOODMAN M., 1981. Relationship of aadvark to elephants, hyraxes and sea cows from alpha-crystallin sequences. *Nature*, 292 : 538-540.

7-DORST J., DANDELLOT P., 1976. Guide des grands mammifères d'Afrique. Paris, Delachaux et Niestlé eds., 286 p. (coll. Les guides du naturaliste).

8-SKINNER J.D., SMITHERS R.H.N., 1990. The Mammals of the southern african subregion. Pretoria, university of Pretoria ed., 736 p.

9-PAGES E., 1970. Sur l'écologie et les adaptations de l'Oryctérope et des Pangolins sympatriques du Gabon. *Biol. Gabonica*, 6 : 27-92.

10-BROWN R.E., 1985. The primitive ungulates : orders *Tubulidentata*, *Proboscidea*, and *Hyracoidea*. In : Social odours in mammals. Oxford Science Publications, BROWN R. E. and MAC DONALD D. W. eds., p. 235-236

11-MELTON D.A., DANIELS C., 1986. A note on the ecology of the aardvark. *Orycteropus afer*. *S.-Afr. Tydskr. Natuurnav.*, 16(3) : 112-114.

12-VAN AARDE R. J., WILLIS C.K., SKINNER J.D., HAUPT M.A., 1992. Range utilisation by the aardvark, *Orycteropus afer* (Pallas, 1766) in the Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments*, 22 : 387-394.

13-VERHEYEN R., 1951. Exploration du Parc National de l'Upemba. Contribution à l'étude éthologique des mammifères du Parc National de l'Upemba. Brussels, Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge, 161 p.

14-KINGDOM J., 1971. East African mammals : an atlas of evolution in Africa, vol. 1. Academic Press, New-York, 446 p.

15-WILLIS C.K., SKINNER J.D., ROBERTSON H.G., 1992. Abundance of ants and termites in the False Karoo and their importance in the diet of the aardvark *Orycteropus afer*. *African Journal of Ecology*, 30 : 322-334.

16-REDFORD K.H., DOREA J.G., 1984. The nutritional value of invertebrates with emphasis on ants and termites as food for mammals. *Journal of Zoology*, London, 203 : 385-395.

17-DEAN W.R.J., SIEGFRIED W.R., 1991. Orientation of diggings of the aardvark. *Journal of Mammalogy*, 72 (4) : 823-824.

18-MEFFE G.K., CARROLL C.R., 1994. Principles of Conservation Biology. Sinaur associates, inc., Publishers Sunderland, Massachusetts, 556 p.

19-BARBAULT R., 1981. Ecologie des populations et des peuplements. Paris, Masson, 200 p.

20-POWER M.E., MILLS L. S., 1995. The Keystone cops meet in Hilo. *Tree*, 10 (5) : 182-184.

21-JONES C.G., LAWTON J.H., SHACHAK M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69 : 373-386

22-GUTTERMAN Y., HERR N., 1981. Influences of porcupine (*Hystrix indica*) activity on the slopes of the Northern Negev Mountains- germination and vegetation renewal in different geomorphological types and slopes directions. *Oecologia*, 51 : 332-334.

23-WIEGAND T., DEAN W.R.J., MILTON S.J., 1997. Simulated plant population responses to small-scale disturbances in semi-arid shrublands. *Journal of Vegetation Science*, 8 : 163-176.

24-DEAN W.R.J., MILTON S. J., 1991. Disturbances in semi-arid shrubland and arid grassland in the Karoo, South Africa : mammal diggings as germination sites. *African Journal of Ecology*, 29 : 11-16.

25-DEAN W.R.J., YEATON R.I., 1992. The importance of harvester ant *Messor capensis* nest-mounds as germination sites in the southern Karoo, South Africa. *African Journal of Ecology*, 30 : 335-345.

26-MEEUSE A.D.J., 1958. A possible case of interdependence between a mammal and a higher plant. *Archives néerlandaises de zoologie*, 13 (1) : 314-318.

27-MITCHELL B.L., 1965. An unexpected association between a plant and an insectivorous mammal. *The Puku*, 3 : 178.

28-HEIDGER C., 1988. Ecology of spiders inhabiting abandoned mammal burrows in South African savanna. *Oecologia*, 76 : 303-306.

29-EDROMA E.L., 1988. Soil mammals of Eastern Africa. In : GHABBOUR S.I. & DAVIS R.C. (eds). Proceedings of the Seminar on Resources of Soil Fauna in Egypt and Africa. Cairo, 16-17 April 1986. *Revue de Zoologie Africaine*, 102 : 313-321.

30-GRASSE P.P., 1986. Prédateurs et parasites des termites. In : *Termitologia*, Tome II. Paris, Masson, p. 153, 226.

31-WOODHOUSE B., 1982. The aardvark in rock paintings. *African Wildlife*, 36 (2) : 43-46.

32-JANGI B.S., 1991. Economic zoology : a dictionary of useful and destructive animals. Rotterdam, Balkema, 216 p.

33-FREITAG S., JAARSVELD A.S.V., 1997. Relative occupancy, endemism, taxonomic distinctiveness and vulnerability : prioritizing regional conservation actions. *Biodiversity and Conservation*, 6 : 211-232.