

## CHAPITRE IV.

**La structure des populations.**

Connaitre les densités de peuplement des différentes espèces dans chaque type d'habitat et leurs variations au cours de l'année constitue une étape essentielle de l'étude biologique des populations animales. Mais ces chiffres en eux-mêmes ne permettent pas de prévoir leur évolution ultérieure. Si l'on veut apprécier la tendance à l'accroissement ou, au contraire, au déclin des différentes espèces dans les milieux envisagés, il faut aussi étudier la structure par sexe et par âge de chaque population spécifique, et estimer ensuite leur fécondité et leur taux de mortalité. Ce n'est qu'une fois en possession de tous ces chiffres, qu'il sera possible de prévoir raisonnablement l'évolution de la situation dans les années à venir.

L'étude de la structure et de la dynamique des populations sauvages d'Ongulés se heurte malheureusement à de grandes difficultés pratiques et il n'est donc pas étonnant que l'on ne possède actuellement pas de données satisfaisantes sur aucune espèce tropicale.

Nous avons cependant, au cours de nos recherches, fait un certain nombre d'observations qui, aussi fragmentaires qu'elles soient, apportent quelques faits nouveaux au dossier terriblement incomplet de la biologie des Ongulés africains. Ce sont ces documents dont nous voudrions faire état dans ce chapitre et le suivant, en les comparant le cas échéant avec les constatations d'autres auteurs.

**SEX-RATIO.**

Ce n'est pas dans un parc national qu'il est possible de réunir des documents permettant de connaître le rapport des sexes à la naissance chez les différents Ongulés; cela nécessiterait le sacrifice et la dissection d'un grand nombre de nouveau-nés et de fœtus près du terme. Une telle étude ne peut, à notre avis, être entreprise avec des chances de succès qu'à l'occasion d'une de ces énormes tueries que sont les opérations de « game eradication » dans les régions destinées à être « mises en valeur »; cela paraît malheureusement n'avoir jamais été fait.

Il est, par contre, plus aisé pour les espèces dont les sexes peuvent être facilement reconnus sur le terrain, d'évaluer le sex-ratio des adultes par des observations répétées tout au cours du cycle annuel. Il est alors théoriquement facile de calculer le pourcentage des sexes sur cent ou mille individus par exemple. La chose est néanmoins plus délicate à mener à bien qu'il n'apparaît au premier abord. Beaucoup d'espèces, en effet, tels l'Éléphant, le Buffle, le Topi ou le Cob de Buffon, comptent à la fois des individus vivant en troupeaux et des isolés. Or la proportion des sexes

est généralement très différente dans les deux cas. Les troupeaux comptent la plupart du temps beaucoup plus de femelles que de mâles, alors que ces derniers prédominent chez les solitaires. Si, pour des raisons de facilité, l'on se borne à calculer le sex-ratio sur les troupeaux sans tenir compte des individus isolés, on s'expose à obtenir un pourcentage de mâles beaucoup plus faible que la réalité. Pour obvier à cet inconvénient, nous avons donc tenu compte principalement, dans les pages qui suivent, des chiffres obtenus au cours de nos dénombrements sur itinéraires-échantillons, c'est-à-dire des cas où nous avons compté tous les individus, solitaires ou en troupeaux, présents sur une surface déterminée les jours de comptage.

#### ***Loxodonta africana.***

Comme le souligne fort justement PERRY (1953), il est extrêmement difficile de déterminer avec certitude le sexe d'un Éléphant sur le terrain. Certes, il est des cas où la chose est aisée : mâles avec pénis dévaginé ou femelles allaitantes avec mamelles saillantes et gonflées de lait (fig. 30, Pl. XV), mais dans la plupart des cas le diagnostic reste douteux. On peut, bien entendu, se baser sur la taille des défenses, celles des femelles étant très généralement plus petites et moins lourdes que celles des mâles de même âge, comme le montre la figure 2 du travail de PERRY (1954). Mais dans un troupeau dont la plupart des membres sont de taille différente, un tel critère est d'utilité douteuse. De plus, ce caractère n'est pas absolu. Une femelle du Bas-Uele, capturée en 1903 et morte à Gangala na Bodio en 1946, après 43 ans de captivité (crâne au Musée Royal du Congo Belge, RG 25 691) avait, par exemple, une défense pesant 14 kg alors qu'un mâle de même provenance (RG 25690) portait, après 36 ans de captivité, une défense de 16 kg seulement. La taille au garrot de ces deux animaux était pourtant exactement la même (2,35 m).

La seule méthode satisfaisante serait de déterminer anatomiquement le sexe de tous les animaux lors de l'extermination totale d'une population importante. Un tel travail ne semble pas avoir jamais été fait. PERRY (1953) a bien tué pour étude, en Uganda, 150 Éléphants dont il a déterminé avec certitude le sexe. Il a identifié ainsi 69 mâles (46 %) et 81 femelles. Malheureusement le choix des victimes n'a pas été fait tout à fait au hasard (PERRY, *in litt.*) et ce sex-ratio reste donc douteux. Les chiffres tirés de l'étude des statistiques d'animaux tués par les services de protection des cultures ne peuvent pas non plus être considérés comme représentatifs. Les mâles sont alors toujours plus nombreux que les femelles. C'est ainsi que sur les 2.242 Éléphants abattus entre 1954 et 1957 par le « Game Department » de l'Uganda, il n'y avait que 885 femelles. CORNET D'ELZIUS (1956) a trouvé également, dans la région de Gangala na Bodio, 83 % de mâles sur les 490 animaux tués en protection des cultures. Il remarque au contraire que, dans les troupeaux, les femelles semblent plus nombreuses.

On ne peut donc, dans l'état actuel des choses, que laisser cette question sans réponse. Il ne serait cependant pas très étonnant que le sex-ratio, chez les adultes de *Loxodonta africana*, soit à peu près égal.

#### **Phacocherus aethiopicus.**

La détermination du sexe des adultes est généralement assez aisée, à condition que l'on puisse observer l'animal par derrière, ce qui n'est pas souvent le cas. Sur 68 observations certaines, nous avons ainsi noté 25 mâles et 43 femelles, ce qui plaide en faveur d'une prépondérance importante des femelles. Dans cette espèce, I. DE VORE a, de son côté, trouvé au « Nairobi National Park » 20 mâles pour 28 femelles.

#### **Hippopotamus amphibius.**

Chez l'Hippopotame, comme chez l'Éléphant, le diagnostic du sexe « sur le terrain » est extrêmement malaisé. On peut certes, comme le propose VERHEYEN (1954), se baser sur des critères indirects, taille, façon de déféquer, voix. Mais les causes d'erreur sont alors nombreuses. Les statistiques de LONGHURST (1958) montrent fort bien que le poids des mâles adultes est en moyenne de 1.465,2 kg contre 1.350,9 kg pour les femelles, mais cet auteur fait justement remarquer que ce caractère n'a rien d'absolu, le plus gros animal examiné par lui (2.004 kg) étant précisément une femelle. La technique de défécation prête également à erreur. Certes, la façon de faire du mâle adulte, dirigeant son urine vers l'arrière grâce à son pénis recourbé et dispersant ses excréments autour de lui par un mouvement pendulaire de la queue (fig. 41, Pl. XXI), est bien connue, mais VERHEYEN lui-même fait remarquer que « le jeune mâle impubère et celui dont le rang social est très bas évacuent leurs excréments à la manière des femelles ». Quant à la voix (plus grave chez les mâles adultes, d'après VERHEYEN), elle ne peut être aussi qu'un critère d'appoint. Il est donc nécessaire d'établir les sex-ratio sur le seul examen anatomique des genitalia.

Ceci n'a été fait, à notre connaissance, qu'une seule fois par W. M. LONGHURST (1958) lors des expériences du « Queen Elisabeth National Park ». Sur 500 individus tués, 313 étaient des mâles et 187 des femelles. Ce chiffre ne peut cependant pas être considéré comme représentatif de l'ensemble de la population de la région puisque la population ne fut collectée en entier que sur la Mweya Peninsula, où la proportion des sexes fut de 95 mâles pour 107 femelles. Il semble donc que le sex-ratio soit sensiblement égal dans les populations sauvages d'Hippopotames. Il n'y a, en tout cas, certainement aucune prédominance nette des femelles. A la naissance, le sex-ratio primaire est d'ailleurs égal. Sur 38 fœtus trouvés par LONGHURST, il y avait en effet 17 mâles, 18 femelles et 3 individus de sexe non reconnaissable.

### ***Syncerus caffer.***

La détermination du sexe des Buffles adultes n'est pas difficile, mais les sex-ratio obtenus n'ont de valeur que si l'échantillon choisi respecte la proportion de solitaires et de sujets en troupeaux caractéristique de la population étudiée. Or, cette proportion est difficile à connaître. Pour nous rapprocher au maximum de la réalité, nous avons d'abord pensé ne tenir compte que du sexe des Buffles présents sur nos itinéraires-échantillons au cours de nos dénombrements. Mais là encore le sex-ratio est généralement faussé au bénéfice des mâles, puisqu'il est assez aisé de déterminer les sexes des isolés mais impossible d'en faire autant pour tous les membres dénombrés des troupeaux.

Nous ne disposons que d'un seul chiffre ayant quelque garantie d'exactitude : en août 1957, nous avons compté 85 mâles (45,7 %) pour 101 femelles sur nos itinéraires 1 et 7 (isolés et troupeaux). Ce pourcentage plaiderait donc en faveur d'une légère prédominance des femelles dans cette espèce.

LONGHURST (1958), de son côté, trouve 43 mâles et 49 femelles chez les 92 sujets collectés par lui en Uganda. Par ailleurs, le même auteur, examinant 20 fœtus, trouve 9 mâles et 11 femelles.

Le sex-ratio, primaire ou secondaire, du Buffle semble donc voisin de l'égalité, avec une faible prédominance des femelles. Il faudrait cependant des séries plus nombreuses de sujets pour pouvoir l'affirmer avec certitude.

### ***Kobus defassa.***

Chez cette espèce, il est aisé de distinguer les mâles des femelles, les premiers ayant seuls des cornes. Il faut néanmoins prendre soin de ne pas inclure parmi les femelles les jeunes mâles dont les pointes sortent à peine. Cela est assez aisé quand les animaux sont en groupes nombreux et que les différences de taille sont évidentes. La chose est plus difficile, par contre, quand il s'agit de quelques individus seulement ou d'isolés et quand on ne prend pas soin d'examiner soigneusement tous les animaux douteux à la jumelle.

D'août 1957 à février 1959, nous avons ainsi déterminé le sexe de 1.161 Waterbucks adultes. Ceux-ci se répartissaient en 355 mâles (30,5 %) et 806 femelles. Une nette prédominance de ces dernières ne paraît donc pas faire de doute.

Ceci ressort également des quelques autres chiffres publiés. VERHEYEN (1955) parle ainsi de 195 mâles (21,6 %) sur un total de 901 Waterbucks observés dans la plaine nord du lac Édouard. CORNET D'ELZIUS (1956) compte de son côté 25 % de mâles sur 1.405 adultes de la région de Gangala na Bodio (Uele). DEKEYSER (1956), enfin, trouve 10 mâles (26,3 %) pour 28 femelles au Niokolo-Koba (Sénégal).

**Adenota kob.**

Le calcul du sex-ratio des adultes de cette espèce est également aisé, à condition que l'on prenne les mêmes précautions que pour la précédente.

D'août 1957 à février 1959, le sexe de 5.979 adultes fut déterminé. Nous avons trouvé 2.217 mâles (37,1 %) et 3.762 femelles.

Cette prédominance des femelles est également établie par les observations d'autres auteurs. CORNET D'ELZIUS (1956) parle de 30 % de mâles chez les Cobs de la réserve de chasse de Gangala na Bodio (Uele) et DEKEYSER (1956) trouve 48 mâles (32,6 %) et 99 femelles chez les *Adenota kob kob* du Niokolo Koba (Sénégal).

**Redunca redunca.**

Là encore le diagnostic du sexe est facile chez les adultes. D'août 1957 à juillet 1959, nous avons observé 55 mâles (43,6 %) et 71 femelles.

A titre de comparaison, mentionnons qu'au Parc National de la Kagera, en août 1957, nous avons compté 9 mâles pour 16 femelles. CORNET D'ELZIUS (1956) indique de son côté 40 % de mâles pour la région de Gangala na Bodio (Uele).

**Tragelaphus scriptus.**

Pour cette espèce, également, nos observations sont peu nombreuses et nos chiffres n'ont donc qu'une valeur indicative.

D'août 1957 à juillet 1959, nous avons observé 21 mâles pour 29 femelles adultes.

Au Niokolo Koba (Sénégal), DEKEYSER (1956) a compté 4 mâles pour 11 femelles.

**Damaliscus korrigum.**

La détermination du sexe des Topis adultes demande du temps et de la patience, aussi ne disposons nous que de peu de chiffres. Leur valeur est cependant augmentée par le fait que le diagnostic fut toujours porté après contrôle des genitalia à la jumelle.

D'août 1957 à juillet 1959, nous avons identifié, sur 456 adultes, 163 mâles (35,7 %) et 293 femelles.

Là encore, une prédominance des femelles paraît donc certaine.

### STRUCTURE PAR ÂGE.

La connaissance du pourcentage des immatures et des adultes des deux sexes est fondamentale pour apprécier la dynamique des populations spécifiques. Mais classer les individus observés dans l'une des deux catégories que nous venons de mentionner suppose que l'on peut estimer facilement leur âge par des critères extérieurs tels que la taille ou l'évolution de l'encornure. Or, ceci est loin d'être le cas pour la plupart des espèces d'Ongulés africains, dont la croissance a rarement été étudiée avec soin. Aussi avons-nous estimé utile, avant de rapporter les quelques résultats auxquels nous avons pu aboutir, d'insister sur les méthodes employées pour estimer *in natura* l'âge des animaux observés.

#### **Loxodonta africana.**

L'étude de la croissance des trois Éléphants nés à Gangala na Bodio en 1930 nous fournit d'utiles repères pour la détermination de l'âge de cette espèce. Grâce aux données numériques ainsi obtenues dans les conditions de captivité particulièrement satisfaisantes, il semble désormais acquis que la croissance de l'Éléphant africain est lente et remarquablement prolongée, ce qui permet d'estimer « sur le terrain » l'âge d'un animal d'après sa taille et, comme nous le verrons un peu plus loin, d'après l'aspect de ses défenses. Certes, il ne peut s'agir que d'une estimation grossière, mais qui permet cependant de classer les animaux observés en grandes catégories d'âge suffisantes pour l'écologiste.

Le tableau 12 résume la croissance staturale du mâle et des deux femelles nés en 1930. On remarquera tout de suite que l'une de ces dernières, le n° 77, s'est arrêtée de croître beaucoup plus rapidement que les autres, ayant exactement la même taille en janvier 1958 qu'en décembre 1949. Il s'agit probablement là d'un fait assez exceptionnel, à mettre sur le compte de la pathologie ou de la variabilité individuelle, les observations de PERRY (1953, 1954) tendant à montrer que la croissance se poursuit généralement tout au cours de la vie de l'animal. Chez les deux autres Éléphants, au contraire (n° 68 et 176) la taille continue encore à augmenter 27 ans après la naissance, ce qui confirme les conclusions de l'auteur anglais.

La « sortie » des défenses n'a malheureusement été notée que chez un seul de ces animaux, le mâle n° 68, chez qui elles devinrent extérieurement apparentes à 16 mois et demi. Le 31 janvier 1958, le Commandant R. LEFEBVRE nous informait qu'elles mesuraient « environ 1,25 m chez le mâle n° 68, 78 cm chez la femelle n° 176 et 50 cm chez la femelle n° 177. Là encore ces observations confirment les conclusions de PERRY (1954) qui avait établi, après étude de 150 Éléphants de l'Uganda, que la croissance des

TABLEAU 13.

## Croissance staturale (taille au garrot en mètres) des trois éléphants nés et élevés à Gangala na Bodio.

D'après GRZIMEK (1956 a) et LEFÈVRE (*in litt.*).

♂, n° 68, Pierre Né le 12 février 1930	♀, n° 176, Wando Née le 19 novembre 1930	♀, n° 177, Gangala Née le 19 décembre 1930
Naissance ..... 0,82	Naissance ..... 0,82	Naissance ..... 0,80
1 <sup>er</sup> janvier 1931 ..... 0,98	19 novembre 1931 ... 1,13	19 décembre 1931 ... 1,10
1 <sup>er</sup> janvier 1932 ..... 1,00	1 <sup>er</sup> janvier 1933 ..... 1,27	1 <sup>er</sup> janvier 1933 ..... 1,22
1 <sup>er</sup> janvier 1933 ..... 1,35	1 <sup>er</sup> janvier 1934 ..... 1,39	1 <sup>er</sup> janvier 1934 ..... 1,24
1 <sup>er</sup> juillet 1934 ..... 1,51	1 <sup>er</sup> janvier 1944 ..... 1,95	1 <sup>er</sup> janvier 1944 ..... 1,85
1 <sup>er</sup> juillet 1944 ..... 2,05	1 <sup>er</sup> janvier 1947 ..... 2,10	1 <sup>er</sup> janvier 1947 ..... 2,00
1 <sup>er</sup> janvier 1947 ..... 2,10	31 décembre 1948 ... 2,20	31 décembre 1948 ... 2,08
31 décembre 1948 ... 2,12	31 décembre 1949 ... 2,20	31 décembre 1949 ... 2,10
31 décembre 1949 ... 2,15	31 décembre 1952 ... 2,25	31 janvier 1958 ..... 2,10
31 décembre 1952 ... 2,20	31 décembre 1953 ... 2,28	
31 décembre 1953 ... 2,20	31 janvier 1958 ..... 2,35	
31 janvier 1958 ..... 2,25		

défenses était « presque similaire » dans les deux sexes jusqu'à la puberté, après quoi celles de la femelle cessent généralement de s'allonger <sup>(11)</sup>.

Les Eléphants de Gangala na Bodio ne nous donnent pas d'indications très précises sur l'âge de la maturité sexuelle. La femelle n° 176 fut saillie pour la première fois le 3 janvier 1954 (sans résultat d'ailleurs) et, à nouveau, les 19 et 22 mars 1955, donc à 23 et 24 ans. Ceci paraît bien tard en comparaison de la puberté à 8-12 ans dont parle PERRY (1953 et 1954). Il est vrai que l'âge réel des Eléphants sauvages étudiés par cet auteur était

(11) A l'appui de cette façon de voir, signalons également que les crânes de trois « vieilles » femelles d'âge connu (à quelques années près) existent au Musée du Congo Belge à Tervuren. Il s'agit de la femelle RG 25682, capturée jeune dans le Bas-Uele en 1906 et morte à Gangala en 1938, après 32 ans de captivité, avec une taille au garrot de 2,09 m; cette femelle ne possédait pas de défenses. La femelle RG 25689, capturée en 1906 et morte en 1946 à Gangala, avec une taille de 2,15 m, possède des défenses qui pèsent chacune 3 kg seulement, après 40 ans de captivité.

inconnu et que son estimation n'est basée que sur la similitude des molaires de la plus petite femelle gestante trouvée par lui avec celles de « Dickie », Éléphant de l'Uganda d'âge approximativement connu vivant au zoo de Londres.

Sur la base de ces divers chiffres, il semble donc que l'on puisse répartir grossièrement les Éléphants africains en trois catégories d'âge principales :

a) les jeunes de moins de 18 mois, animaux mesurant entre 0,80 et 1,20 m au garrot et dont les défenses ne sont pas extérieurement visibles (fig. 30, Pl. XV);

b) les immatures et subadultes, animaux mesurant entre 1,20 et 2 m au garrot <sup>(12)</sup> et à défenses de petite taille (fig. 30, Pl. XV);

c) les adultes, animaux de plus de 2 m au garrot, à défenses bien développées chez les mâles et plus petites chez les femelles.

D'août 1958 à juillet 1959, l'âge fut ainsi estimé sur 1.229 Éléphants dans les secteurs centre et nord du Parc National Albert. Sur ce total, nous avons trouvé :

jeunes de moins de 18 mois	... ..	170 (13,8 %),
immatures et subadultes	... ..	300 (24,1 %),
adultes	. . . . .	759 (62,1 %).

#### **Phacochoerus aethiopicus.**

Plusieurs Phacochères élevés jusqu'à l'âge de 18 mois et de 2 ans, en Afrique occidentale, par J. BIGOURDAN (1948) nous fournissent de précieuses indications sur la vitesse de croissance de cette espèce et permettent d'établir sans trop de difficulté trois catégories d'âge principales.

A la naissance, les petits pèsent de 480 à 850 gr suivant le nombre de jeunes dans la portée et restent « très fragiles » pendant 2 ou 3 semaines, ne perdant leur cordon ombilical qu'au bout d'une huitaine de jours. Gris rosés aussitôt après leur venue au monde, ils se pigmentent lentement et sont gris ardoise au bout d'une semaine.

A un mois, ils pèsent 1,7 kg et 3 kg à deux mois, époque du sevrage. C'est à cet âge seulement qu'ils commencent à sortir du terrier pour suivre leur mère à la pâture. Leur croissance, dès lors, s'accélère.

A 3 mois, le mâle atteint 6 kg et la femelle 4,5 kg.

A 6 mois, le mâle pèse 16 kg et la femelle 13 kg.

A 1 an, le mâle atteint 27 kg et la femelle 22 kg.

(12) La plus jeune femelle gestante (E 147) étudiée par PERRY (1953) mesurait 2,24 m « from scapula to sole of foot », distance mesurée sur l'animal couché, donc un peu plus forte que la hauteur au garrot mesurée sur l'animal debout. Les plus grandes femelles immatures mesuraient 2,13 m (E 7, E 45, E 121, et E 149).

La maturité sexuelle des femelles se situe probablement autour de 17 à 20 mois, les jeunes pesant moins de 40 kg étant fréquemment gestantes. Les mâles quittent leur mère un peu plus tard, semble-t-il, des sujets de ce poids la suivant encore fréquemment.

Les « standards » de poids et de taille donnés par BIGOURDAN (1948) pour les mâles sont les suivants :

Poids (en kg).	Hauteur au garrot (en cm).	Age probable.
30	54	1 an
40-50	59-63	2 ans
60	68	3 ans
70	72	4 ans
80	75	5 ans
90	78	7 ans
100	80	10 ans

A tout âge, les mâles sont toujours plus lourds que les femelles : la plus grosse de ces dernières, pesée par BIGOURDAN, atteignant 80 kg, alors que le mâle le plus grand pesait 101 kg.

Ces chiffres permettent donc de distinguer, sur le terrain, trois catégories d'âge principales (fig. 40, Pl. XX), sur les bases suivantes :

a) les jeunes, ayant moins que 50 cm au garrot et âgés de moins d'un an, représentant donc la dernière portée en date;

b) les immatures et subadultes, hauts de 50 à 70 cm au garrot, accompagnant encore leur mère et représentant probablement l'avant-dernière portée;

c) les adultes, de plus de 70 cm à l'épaule.

De février 1958 à juillet 1959, l'âge fut estimé de cette manière sur 773 Phacochères dans les secteurs centre et nord du Parc National Albert. Sur ce total, nous avons trouvé :

Jeunes ... ..	158 (20,4 %),
Immatures et subadultes ... ..	111 (14,3 %),
Adultes . ... ..	504 (65,3 %).

### **Hippopotamus amphibius.**

Bien que l'Hippopotame se reproduise assez fréquemment dans les parcs zoologiques, aucune étude de sa croissance pondérale et staturale, ni de l'évolution de sa dentition, n'a encore été effectuée en captivité. Une telle lacune est regrettable, car elle nous empêche d'attribuer un âge précis aux catégories qu'il est possible de distinguer d'après l'étude de la taille ou des caractères dentaires.

La taille nous a semblé le seul critère permettant d'établir, dans la nature, de grandes catégories d'âge ayant un intérêt écologique :

Les nouveau-nés et petits jeunes (fig. 43, Pl. XXII) ayant de 0,50 à 0,75 m au garrot et dont la longueur est inférieure à 50 % de celle de l'adulte. Remarquons, en passant, que le poids des Hippopotames nouveau-nés semble très variable. LONGHURST (1958) cite le cas d'un nouveau-né pesant 53,1 kg, alors qu'un fœtus près du terme atteignait 61,6 kg. BROWN (1924) parle de son côté d'un nouveau-né de 27 kg en captivité. Cette catégorie correspondrait, en gros, aux stades dentaires 1 à 3 de LONGHURST (voir p. 143).

Les immatures et subadultes (fig. 44, Pl. XXII) ayant de 0,75 à 1,50 m au garrot et dont la longueur est inférieure à 80 % de celle de l'adulte, pour un poids probable de 300 à 1.000 kg. Cette catégorie correspond probablement aux stades dentaires 4 à 8 de LONGHURST.

Les adultes, enfin, groupant tous les sujets ayant de 1,50 à 1,75 m au garrot, pour une longueur de 3,50 à 4,50 m et un poids de 1.000 à 1.500 kg. Cette catégorie correspond aux stades dentaires 9 à 20 de LONGHURST.

L'âge de la maturité sexuelle de cette espèce reste encore à définir avec précision. PITMAN (1942) dit que le poids d'une tonne est probablement atteint vers 3 ans et que taille adulte et maturité le sont à 8 ans. HOIER (1955), citant le cas de la femelle Maren du Zoo de Copenhague, née le 23 juin 1923 et ayant mis bas son premier jeune en 1930 (soit à l'âge de 7 ans), pense que l'Hippopotame est adulte vers 8-9 ans. Il semble que la reproduction puisse physiologiquement survenir plus tôt, en liberté comme en captivité. LONGHURST (1958) a trouvé 1 femelle gestante sur 7 dans sa catégorie 7, c'est-à-dire chez des animaux pesant en moyenne 873,4 kg. Pour ce qui est des mâles, A. GLUZEN (*in litt.*) nous indique que Gino, arrivé au Zoo d'Anvers le 26 juin 1953 à l'âge estimé de 2 ans et demi (par comparaison avec un jeune, né au Zoo d'Amsterdam) a eu son premier fils 1 an et 4 mois plus tard, ce qui indique une saillie fertile en février 1954, soit à l'âge probable de 3 ans et quelques mois. Ce sujet qui atteignait 85 cm au garrot à la mi-1953, avait atteint une taille tout à fait adulte en fin 1958, soit à  $\pm 7$  ans, ce qui s'accorde fort bien avec les remarques de PITMAN et de HOIER.

Nous avons tenté, sur le terrain, d'estimer la fréquence des trois catégories d'âge ci-dessus définies. Voici deux résultats :

	Petits jeunes.	Immatures et subadultes.	Adultes.
Août 1959. — Semliki ... ..	44	50	41
Décembre 1959. — Basse Rutshuru . . . . .	20	39	57

Il ne faut cependant attacher à ces chiffres qu'une valeur relative; ces comptages sont en effet toujours sélectifs et ne portent jamais sur un échantillon représentatif de l'ensemble de la population. Les individus étudiés au bord de l'eau sont surtout des jeunes et ceux observés loin de la rivière sont généralement des immatures ou des adultes.

#### **Okapia johnstoni.**

Bien que nous n'ayons aucune observation personnelle à rapporter sur l'Okapi, il ne semble pas inutile de rappeler ici quelques chiffres cités par DE LANDSHEERE (1957) et GIJZEN (1958) qui pourront peut-être servir à interpréter des observations ultérieures.

A la naissance, l'Okapi mesure entre 72 et 83 cm au garrot, pèse de 20 à 24 kg et possède déjà 4 dents de lait; les couronnes des molaires supérieures et inférieures percent la gencive vers les 11<sup>e</sup>-12<sup>e</sup> jours.

A 5 mois, l'animal atteint 1 m, à un an il mesure 1,20 à 1,25 m et 1,50 m à 5-6 ans. Les cornes n'apparaissent qu'après un an, sous forme de deux petites bosses de 2 cm environ; à deux ans, elles ont 5 à 6 cm; à 3 ans, la corne perce pour atteindre 8 à 12 cm de long vers la 4<sup>e</sup> année. La première saillie d'un mâle en captivité a été observée à l'âge de 4 ans.

#### **Syncerus caffer.**

Les données sur la croissance du Buffle africain ne sont pas non plus très nombreuses, bien que plusieurs veaux aient été élevés en captivité, avec succès, par différents auteurs. VAN DEN BERGH (1955) mentionne, dans une courte note, que cette espèce atteint sa maturité sexuelle à l'âge de 4 ans environ et sa pleine taille vers 5 et 6 ans. LONGHURST (1958), de son côté, publie une courbe de croissance pondérale d'un veau élevé au biberon de l'âge de 5 jours (environ) à celui de 154 jours. Il en ressort que le poids est passé assez régulièrement, en 5 mois, de 31,5 à 121,5 kg. Dans la nature, et d'après un échantillon de 92 individus ugandais dont l'âge a été estimé d'après les critères dentaires établis pour le Buffle domestique, le Buffle de savane atteint en moyenne :

- 290 kg pour les mâles et 342 kg pour les femelles entre 1 et 2 ans;
- 372,1 kg pour les mâles et 362,7 kg pour les femelles entre 2 et 3 ans;
- 449,5 kg pour les mâles et 403,2 kg pour les femelles entre 3 et 4 ans.

A cet âge, les femelles sont matures, 3 sur 6 de celles âgées de 3-4 ans récoltées par LONGHURST étant pleines. Par la suite, le poids ne fait qu'augmenter légèrement et oscille entre 450 et 600 kg (le plus gros mâle adulte pesait 673,6 kg).

Sur le terrain, trois catégories d'âge peuvent donc être reconnues (fig. 53 et 54, Pl. XXVII) chez les Buffles de savane :

a) les veaux de moins d'un an environ, à cornes absentes ou rudimentaires (toujours droites en ce cas) et de taille générale très petite (fig. 54);

b) les subadultes, âgés de moins de 4 ans, dont les cornes, vues de face, dépassent les oreilles, sont nettement recourbées et ont ainsi l'allure d'une double parenthèse; taille encore nettement inférieure à celle de l'adulte;

c) les adultes, enfin, de 5 ans et plus, mesurant  $\pm 1,50$  m au garrot, pesant  $\pm 500$  kg et à encornure en accolade horizontale  bien développée chez les mâles.

En août 1959, nous avons estimé l'âge, selon ces critères, de 492 Buffles de la plaine sud du lac Édouard, en prenant bien soin de compter à la fois les individus isolés et ceux en troupeaux. Dans ce total, il y avait :

361 adultes;  
82 subadultes;  
49 veaux, soit 10 %.

Le même mois, nous avons dénombré de la même façon dans la plaine de la Haute-Semliki :

89 adultes;  
29 subadultes;  
9 veaux, soit 7 %.

#### **Kobus defassa.**

La croissance staturale du Waterbuck semble rapide. F. L. JACKSON (in LYDEKKER, 1926) raconte qu'un jeune mâle, élevé par lui en captivité, avait dépassé la moitié de la taille d'un adulte à l'âge de 8 mois et que ses cornes commençaient déjà à poindre. Ces dernières ont également une pousse rapide; elles atteindraient en effet 25 cm de longueur environ à l'âge de 2 ans et de 40 à 50 cm au bout de la troisième année, d'après HUBERT (Rapport Rwindi, I, 1940). L'encornure de ces mâles subadultes reste cependant toujours facile à distinguer de celle des adultes. Les cornes des premiers, quand l'animal est vu de face, sont en forme d'U ou de V, leurs pointes

restant plus ou moins parallèles (fig. 69, Pl. XXXV); celles des seconds (fig. 65, Pl. XXXIII), au contraire, ont la forme typique de lyre, leurs parties distales s'infléchissant vers l'intérieur, ce qui tend à rapprocher les deux pointes.

Grâce à ces différents caractères de taille et d'encornure, il est donc possible de distinguer sur le terrain les trois catégories d'âge suivantes :

a) les jeunes, ayant moins des 2/3 de la taille des adultes au garrot et dont les cornes sont encore invisibles, ou ne dépassent pas les oreilles;

b) les mâles subadultes, mesurant généralement  $\pm 1$  m au garrot et dont les cornes ont entre 20 et 50 cm de long;

c) les mâles adultes, ayant entre 110 et 145 cm au garrot, à cornes mesurant entre 60 et 90 cm de long.

Femelles subadultes et adultes ne semblent pas susceptibles d'être distinguées avec certitude sur le terrain; tout au plus, faut-il retenir que les femelles adultes, d'après F. L. JACKSON (in LYDEKKER, 1926), sont toujours un peu moins grandes que les mâles (110 cm contre 127 cm au garrot).

En appliquant ces critères, nous avons trouvé sur 75 mâles observés en août 1959 :

41 adultes;  
18 subadultes;  
16 jeunes.

La proportion de jeunes mâles de l'année est certainement plus forte, puisque notre dernier chiffre n'inclut pas les jeunes mâles à cornes non encore apparentes.

#### **Adenota kob.**

Le Kob de Buffon est également une espèce à croissance staturale rapide, les jeunes femelles de l'année précédente se distinguant mal des adultes dans un troupeau de quelque importance. Les seules observations faites sur l'augmentation de taille de cette Antilope sont celles effectuées au « Makerere College, Veterinary Department » d'Entebbe et dont A. C. BROOKS (*in litt.*) nous a aimablement communiqué quelques résultats. D'après ces observations, les cornes apparaissent, chez les mâles, à l'âge de 6 mois, atteignant 8 à 10 cm de long à 13-14 mois. La taille adulte est probablement atteinte à 22 mois et l'encornure pleinement développée vers 30 à 33 mois. La chronologie du développement de cette espèce serait donc parallèle à celle de la Gazelle de Thomson, avec un retard de 2 mois.

L'évolution de l'encornure des mâles permet donc — pour ce sexe au moins — d'établir les catégories d'âges suivantes, aisément reconnaissables sur le terrain.

a) Jeunes de moins de 6 mois. Petite taille, sans cornes apparentes.

b) Mâles juvéniles (de 6 à 18 mois), à cornes petites (moins de 15 cm), approximativement parallèles entre elles (ou légèrement divergentes) quand on les voit de face;

c) Mâles subadultes (de 18 à 30 mois), à cornes déjà bien développées, mais n'ayant encore, vues de profil, qu'une seule courbure à peine perceptible (fig. 72, Pl. XXXVI, l'avant-dernier animal à gauche); de face, les cornes paraissent «en double parenthèse »;

d) Mâles adultes (de plus de 30 mois), à cornes typiques, à double courbure, vers l'arrière d'abord et vers l'avant ensuite. Leur longueur paraît varier généralement entre 55 et 65 cm. Hauteur au garrot entre 90 et 97 cm.

De novembre 1957 à décembre 1958, nous avons essayé d'estimer, sur ces bases, l'âge de 999 mâles d'*Adenota kob*. Ces individus se répartissaient ainsi :

Mâles juvéniles	... ..	216 (21,6 %);
Mâles subadultes	... ..	181 (18,1 %);
Mâles adultes	... ..	602 (60,3 %).

#### **Damaliscus korrigum.**

Le Topi est une autre espèce à croissance rapide. En février 1958, les cornes des jeunes nés en août 1957 sur l'itinéraire-échantillon n° 1 dépassaient déjà 12 cm. De son côté, VESEY-FITZGERALD (1955) remarque qu'en 3 mois les cornes ont déjà quelques pouces de long et qu'à la fin de l'année, les jeunes (nés en septembre) ont déjà la moitié de la taille adulte. Ceci concorde fort bien aussi avec l'observation de HOER (Rapport Rwindi, XII.1943) qui indique qu'en décembre il est difficile de reconnaître les Topis nés en février-mars des adultes. Il est donc tout à fait impossible, dans cette espèce, de distinguer avec certitude autre chose que les jeunes de moins de 6-8 mois des adultes. Le résultat de nos observations sera donc exposé dans le chapitre suivant, où nous discuterons de la productivité annuelle des troupeaux.

### STRUCTURE SOCIALE.

Toutes les espèces d'Ongulés de savane communes au Parc National Albert ont des mœurs plus ou moins grégaires. Seuls, le Sylvicapre de Grimm, très rare dans notre région, et l'Antilope harnachée vivent en solitaires. Le Cob des roseaux (*Redunca redunca*), également peu fréquent, est souvent aussi rencontré isolé ou par petits groupes.

Les Ongulés de forêt, au contraire, sont solitaires dans la grande majorité des cas. Le fait est patent chez les Céphalophes. L'espèce la plus abondante dans notre zone, le *Cephalophus nigrifrons*, paraît avoir des mœurs relativement sédentaires, chaque individu occupant une zone où l'on peut le retrouver un jour après l'autre. Sur ce domaine vital (aucune observation certaine d'intolérance intra-spécifique ne nous permet de parler à ce propos de véritable territoire), on rencontre un abri nocturne (fig. 62, Pl. XXXI) et des points de défécation localisée. Solitaires sont également l'Okapi, le Bongo et l'*Hylarnus*. Les populations forestières d'espèces sociables, comme le Buffle, forment, de leur côté, en milieu « fermé », des rassemblements toujours beaucoup moins nombreux qu'en savane.

La vie en sociétés nombreuses et mobiles est donc incontestablement un caractère propre aux Ongulés d'espaces « ouverts » et une meilleure connaissance de la structure sociale de leurs troupeaux et de ses éventuelles variations saisonnières devient donc indispensable à l'écologiste. Cette structure est-elle rigide au point de ne s'accommoder que de conditions de milieu bien définies ? Est-elle au contraire assez souple pour permettre à l'espèce de s'adapter à des biotopes divers ? Dans quelle mesure le comportement social peut-il constituer un facteur limitant, de nature purement psychologique, dans la répartition des Ongulés africains ? Telles sont les questions qui viennent immédiatement à l'esprit. Nous n'avons certes pas la prétention de leur apporter ici une réponse et nous nous bornerons à consigner les observations — partielles et incomplètes — que nous avons faites incidemment sur certaines espèces.

#### ***Loxodonta africana.***

L'étude éthologique du plus gros Vertébré terrestre actuellement vivant reste encore à faire et aucune observation méthodique portant sur la composition, la pérennité et les déplacements de troupeaux vivant dans des conditions naturelles n'a encore été tentée. Une telle étude serait pourtant relativement aisée dans une région comme la nôtre où les animaux jouissent d'une tranquillité absolue et peuvent être suivis jour après jour sans difficulté particulière. Espérons qu'elle sera entreprise avant qu'il ne soit trop tard.

Le groupement social le plus fréquemment observé chez l'Éléphant est le troupeau. Celui-ci semble bien être, dans la majorité des cas, constitué par des femelles adultes accompagnées de leurs jeunes des deux sexes, y compris des subadultes d'assez grande taille. Dans le cas le plus simple, il s'agira évidemment d'un groupe familial composé d'une seule mère avec son (ou ses) derniers jeunes. C'est ainsi que VERHEYEN (1954) a observé, en plusieurs occasions, une femelle suivie de 4 jeunes. MILLS (1954 ?), de son côté, a vu au « Queen Elisabeth National Park » une femelle suivie de 5 jeunes, d'âges différents; le plus petit pouvait avoir quelques mois et le plus âgé peut-être 16 ans. Dans certains cas, le troupeau est constitué par la cohabitation de plusieurs femelles accompagnées de leur progéniture. VERHEYEN (1954) cite ainsi des rassemblements de ce type atteignant 40 têtes, sans mâles adultes dans les parages. OFFERMANN (1953) donne pour dimension habituelle de ces groupes familiaux 3 à 20 individus; le même auteur (1949) a rencontré, à quatre reprises, des rassemblements saisonniers et temporaires (en saison sèche et en Uele) qui approchaient du millier.

Les mâles adultes ne s'intègrent, semble-t-il, aux troupes qu'à certaines périodes de l'année, probablement au moment du rut des femelles. Le reste du temps, ils vivraient solitaires ou en petits groupes unisexués (STEVENSON-HAMILTON, 1947; PERRY, 1953; VERHEYEN, 1954; MILLS, 1954). Ces solitaires seraient souvent moins nomades que les groupes familiaux. MILLS cite le cas d'un troupeau de 6 mâles qui resta près d'un an de suite dans la petite Mweya peninsula, au « Queen Elisabeth National Park ». VERHEYEN (1951 et 1954) parle même de « territoires » à propos du sédentarisme des mâles adultes; en l'absence de toute preuve d'intolérance intra-spécifique à la limite de ces zones, il nous semble préférable de ne pas employer ce terme. Dans le secteur central du Parc National Albert, ces solitaires sont en tous cas très mobiles et il est exceptionnel de rencontrer un de ces animaux plus d'une semaine dans le même secteur.

D'août 1958 à juillet 1959, nous avons noté le comportement social de tous les Éléphants observés. Sur 1.107 animaux, 125 (11,3 %) étaient solitaires. La composition des 141 groupes de 2 et plus fut la suivante :

	Observations.
2 Éléphants ensemble	37
3 Éléphants ensemble	16
4 Éléphants ensemble	11
5 Éléphants ensemble	11
6 Éléphants ensemble	6
7 Éléphants ensemble	11
8 Éléphants ensemble	5
9 Éléphants ensemble	4
10 Éléphants ensemble	4
11 Éléphants ensemble	3
12 Éléphants ensemble	4
13 Éléphants ensemble	3
14 Éléphants ensemble	4

	Observations.
15 Eléphants ensemble	3
16 Eléphants ensemble	4
19 Eléphants ensemble	2
20 Eléphants ensemble	2
21 Eléphants ensemble	2
22 Eléphants ensemble	1
23 Eléphants ensemble	1
24 Eléphants ensemble	1
28 Eléphants ensemble	2
38 Eléphants ensemble	1
50 Eléphants ensemble	1

Le fait le plus surprenant qui ressort de ces chiffres est la grande fréquence des Eléphants rencontrés par paires (nous ne disons pas par couples, le sexe n'ayant pu être déterminé généralement avec certitude). Les petits groupes de 3 à 7 têtes sont fréquents, les troupeaux de 8 à 16 animaux assez communs et les bandes de 20 à 50 plus rares.

#### **Phacochoerus aethiopicus.**

Au Parc National Albert, comme ailleurs en Afrique, le Phacochère se rencontre soit solitaire, soit en groupes d'individus d'âge généralement différent. A titre d'indication sur la fréquence respective de ces divers types de groupement, voici comment se répartissent 21 observations faites en août 1959 :

	Observations.
Mâle adulte isolé	3
Femelle isolée	1
Couple sans jeune	1
Couple avec jeune	1
Mâle avec plusieurs femelles suitées ou non	3
Femelle avec jeunes	5
Femelles sans jeunes	3
Femelle avec 2 mâles adultes	2
Groupes plurisexués	2

#### **Hippopotamus amphibius.**

Les données sur la structure des groupements d'Hippopotames apparaissent assez contradictoires. Pour HEDIGER (1951), « l'organisation sociale est patriarcale, c'est-à-dire qu'un mâle est responsable pour le groupe. C'est à lui qu'incombe la défense du territoire et surtout de l'abri ». Pour VERHEYEN (1954), au contraire, « l'organisation de la communauté hippopotamiennne est matriarcale. Les relations que les femelles entretiennent avec les mâles sont uniquement d'ordre sexuel. C'est pendant le rut qu'elles sont poussées à se choisir un partenaire qu'elles suivront alors sans pres-

sion aucune. Après la fécondation, les deux sexes se séparent à nouveau; la femelle rejoignant la crèche et le mâle recherchant l'isolement. La crèche est le noyau de la société autour duquel se rangent les éléments suivant leur rang social. Elle consiste en un nombre indéfini de mères accompagnées de leurs jeunes disciplinés... Aux échelons inférieurs de la communauté hippopotamienne se trouvent dans l'ordre : les mâles adultes vivant en couple avec un autre mâle plus jeune, les mâles adultes vivant isolément, les femelles avec un nouveau-né à charge et ensuite les mâles subadultes qui, tous, n'aspirent qu'à se rapprocher le plus près possible de la crèche ».

Pour HEDIGER (loc. cit.), chaque famille « sous la conduite d'un mâle » occuperait un territoire piriforme, marqué par des dépôts d'excréments et d'urine jalonnant les passées. « Le marquage typique ne se fait que sur terre, et spécifiquement par les mâles ». Des descriptions que VERHEYEN (loc. cit.) a données de ces systèmes de pistes il ressort, au contraire, que l'un de ceux-ci peut être fréquenté par « une quarantaine d'Hippopotames de tous âges », ce qui semble exclure son utilisation par un seul groupe familial.

En l'absence de l'étude suivie d'un groupe déterminé d'individus marqués pendant plusieurs saisons consécutives, il est bien difficile de prendre partie en faveur de l'une ou de l'autre thèse. Nous nous bornerons donc ici à signaler quelques observations à verser au dossier de cette question controversée.

1. Il est certain que plusieurs mâles peuvent venir déposer leurs excréments à un même « dépotoir ». L'observation en a été faite par GRZIMEK (1956 *b*) à Ishango, où plusieurs mâles adultes vinrent déféquer, l'un après l'autre, au même endroit. Cette observation nous semble exclure absolument l'hypothèse de HEDIGER du « marquage olfactif » du territoire hippopotamien par le mâle « chef de troupeau ». Nous avons pu la confirmer nous-mêmes. Les dépotoirs ne sont peut-être après tout que des points de défécation localisés situés — et pour cause — le long des itinéraires les plus fréquentés, et dénués de toute signification territoriale. La grande densité de ces dépotoirs en certains endroits cadre d'ailleurs également fort mal avec cette interprétation.

2. La séparation du mâle adulte et du groupe de femelles et de jeunes appelé « crèche » par VERHEYEN (1954) n'est peut-être pas aussi générale et durable que l'affirme cet auteur. Les observations de KINT citées au chapitre suivant (voir p. 119) semblent le prouver. MOLLOY (1957) cite, de son côté, le cas d'un mâle facilement reconnaissable ayant cohabité pendant plusieurs années de suite avec 3 ou 4 femelles. GRZIMEK (1956 *b*) rapporte enfin avoir observé à Ishango 4 mâles adultes au moins dans un troupeau de plus de 50 têtes.

3. Les « isolés » rencontrés, seuls ou par petits groupes, sont généralement des mâles. Nous avons cependant observé à trois reprises des femelles

ainsi isolées loin de la rivière. Dans un cas (2.IX.1957) il s'agissait d'une mère, avec un tout petit jeune, réfugiée dans une mare minuscule à un bon kilomètre à vol d'oiseau à l'Ouest de la Rutshuru. Dans un second cas (12.IX.1957), c'était une femelle qui broutait solitairement à 18 h; elle portait au flanc droit une plaie fraîche de 15 x 15 cm qui laissait apparaître l'aponévrose; sa patte arrière droite montrait, par ailleurs, un volumineux cal, séquelle de fracture ancienne, qui faisait boiter l'animal. La troisième observation (27.XI.1957) concerne une vieille femelle, apparemment malade et présentant plusieurs blessures, qui séjournait en permanence près du gué de la Lula, sur l'ancienne piste de Kamande, en compagnie de deux autres vieilles femelles dont l'état semblait également médiocre. Sur 298 animaux tués dans les bauges loin du Kazinga Channel, LONGHURST (1958) a identifié, de son côté, 218 mâles (dont 188 adultes) et 80 femelles (dont 70 adultes).

### **Tragelaphus scriptus.**

L'Antilope harnachée est généralement rencontrée isolée au Parc National Albert; plus rarement, c'est une paire (pas forcément un couple) que l'on voit. A titre d'exemple, voici comment se répartissent 44 observations de cette espèce :

	Observations.
Mâle isolé . . . . .	15
Femelle isolée . . . . .	20
Femelle avec son jeune . . . . .	3
Jeune isolé . . . . .	1
Couple (♂ et ♀) . . . . .	4
2 mâles ensemble . . . . .	1

VERHEYEN (1955) estime que les adultes des deux sexes occupent un territoire défini, tout en fréquentant certains lieux de nourriture qui sont « terrains neutres » et où il a pu observer à la même heure jusqu'à 7 mâles et 3 femelles. Ce même auteur a bien décrit les combats où les deux antagonistes, membres antérieurs pliés, entremêlent leurs cornes et se tordent le cou avec violence.

### **Syncerus caffer.**

Le Buffle est rencontré, dans les savanes du Parc National Albert, soit isolé ou en petits groupes, soit en grands troupeaux dont certains dépassent plusieurs centaines de têtes.

Les « solitaires » sont toujours des mâles adultes; jamais nous n'avons observé de femelle isolée loin d'un troupeau. Certains présentent des anomalies qui les font généralement qualifier de vieux mâles, de malades, d'infirmes, d'expulsés, etc. En réalité, ce fait est loin d'être général et les sujets ayant perdu une corne ou présentant des séquelles évidentes de blessure ancienne ne forment qu'une minorité parmi les « solitaires ». Un

de ces mâles facilement reconnaissable par une particularité morphologique frappante est le mâle J à volumineuse hernie scrotale (fig. 56, Pl. XXVIII) que nous avons observé pour la première fois le 9 août 1957, avec 4 autres mâles, à 1 km environ à l'Ouest du camp de la Rwindi, au Sud de la route, non loin du début de notre itinéraire-échantillon n° 1. Cet animal fut, par la suite, suivi plus ou moins régulièrement pendant deux ans dans les conditions suivantes :

Date	Observateur	Troupeau	Localité
9.VIII.1957 .....	F.B. et J.V.	5 ♂	1 km à l'Ouest du camp de la Rwindi.
19.VIII.1957 ....	F.B. et J.V.	—	Idem.
25.VIII.1957 ....	F.B. et J.V.	—	Idem.
1.IX.1957 .....	F.B. et J.V.	—	A 500 m de l'endroit habituel, mais au Nord de la route.
3.IX.1957 .....	F.B. et J.V.	—	Au Sud de la route, emplacement habituel.
4.IX.1957 .....	CORNET D'ELZIUS	15 ♂	3 km à l'Ouest du camp de la Rwindi.
X et XI.1957 ...	CORNET D'ELZIUS	12-17 ♂	Même endroit, au Nord ou au Sud de la route.
15.I.1958 .....	J.V. et CORNET D'ELZIUS	12 ♂	Idem.
3.II.1958 .....	J.V.	—	Idem.
11.III.1958 .....	CORNET D'ELZIUS	9 ♂	Plaine de football du camp de la Rwindi.
26.III.1958 .....	CORNET D'ELZIUS	2 ♂	Vallée de la Rwindi, près du camp.
24.IV.1958 .....	J.V.	Plusieurs	150 m à l'Ouest du camp.
VI et VII.1958 .	Disparition	—	—
28.VIII.1958 ....	CORNET D'ELZIUS	± 12 ♂	Environs du camp de la Rwindi.
25.XII.1958 .....	J.V.	Plusieurs	600 m à l'Ouest du camp.
3.I.1959 .....	J.V.	Plusieurs	100 m au Nord du camp.
29.IV.1959 .....	J.V.	Plusieurs	Près du camp.
V à VII.1959 ..	Disparition	—	—
9.VIII.1959 .....	F.B. et J.V.	6 ♂	100 m à l'Ouest du camp de la Rwindi.

De ces observations, il apparaît clairement que de tels « solitaires » peuvent n'être vraiment isolés que tout à fait temporairement, alors qu'ils cohabitent le reste du temps avec un nombre variable d'autres mâles adultes (de 2 à 17 dans le cas présent). Leur fidélité à une zone déterminée (ici d'un diamètre de 4 à 5 km) est également relative puisqu'ils peuvent, au cours d'une année, s'en absenter pendant plus de deux mois. Par ailleurs, nous n'avons jamais remarqué de signes d'hostilité de ces mâles vis-à-vis d'autres mâles. Il paraît donc difficile dans ce cas de parler de territoire comme le fait VERHEYEN (1951 et 1954 b), ce qui impliquerait un isolement absolu et une défense active de cette zone contre des compétiteurs

de même sexe. Les combats sérieux entre Buffles mâles ne semblent d'ailleurs pas fréquents. HUBERT (Rapport Rwindi, XI.1938) en cite un survenant dans un troupeau de 5 mâles et les gardes de la Rwindi en signalèrent un autre le 10 décembre 1955. VERHEYEN (1954 b) a décrit des combats où, remarque-t-il, il n'a « jamais observé que le vainqueur usât de son droit naturel en assénant le coup de grâce ». HUBERT (1947) remarque, de son côté, qu'« il semble que chez ces Bovidés, l'animal qui a le dessous rompt généralement le combat ». Nous en avons photographié un le 4 août 1959 (fig. 59, Pl. XXX).

A l'inverse des petits groupements de mâles (généralement des adultes), le grand troupeau est toujours bisexué. A titre d'illustration, voici la composition (partielle) de deux troupeaux observés à loisir le 18 août 1957 sur notre itinéraire-échantillon n° 1. Dans un premier troupeau de 166 têtes, nous avons compté (sur 97 animaux) : 10 mâles, 65 femelles et 32 jeunes de toutes tailles. Dans un second troupeau de 158 têtes, nous avons dénombré (sur 59 animaux) 15 mâles, 26 femelles et 18 jeunes. A plusieurs reprises, nous avons remarqué, comme bien d'autres auteurs, que les Buffles « couvrant » l'arrière-garde des troupeaux étaient généralement des mâles. Bien entendu, la composition des grands troupeaux fluctue considérablement d'un jour à l'autre, les groupes se divisant ou confluant au gré des déplacements alimentaires.

Outre ces deux groupements sociaux très caractéristiques, mâles solitaires ou en petits groupes et grands troupeaux bisexués, l'on rencontre parfois des formations bisexuées atypiques qui représentent peut-être l'ébauche de la formation de nouveaux troupeaux. C'est ainsi qu'HUBERT (Rapport Rwindi, VI.1939) a observé, près de Vitshumbi, la cohabitation d'un mâle et de deux génisses. Le même auteur (Rapport Rwindi, VIII.1939), par ailleurs, vit une femelle et son jeune âgé de quelques semaines, venir se joindre à une bande de 5 mâles qui fréquentait depuis deux ans les alentours du camp. HOIER (1950) donne, de son côté, quelques exemples de petits troupeaux de composition bizarre (9 ♂ adultes et 3 génisses; 12 ♂ et 4 génisses; 4 ♂ et 1 génisse). En janvier 1959, nous avons observé, ensemble, 2 mâles adultes et un petit jeune; en février 1959, 8 mâles adultes, 1 femelle et 1 nouveau-né et le 28 juillet 1959, 2 mâles adultes, 1 femelle adulte, 1 grand jeune et 1 petit veau. De tels groupements semblent assez transitoires (et sont peut-être accidentels).

### Les Céphalophes.

Rien n'était connu, jusqu'à une date très récente, sur la vie sociale de ce groupe essentiellement solitaire et forestier. Dans les conditions naturelles, les diverses espèces sont invariablement rencontrées seules; rarement on voit un couple ensemble, ou encore une femelle et son jeune. Les observations de SIKES (1958), faites sur *Sylvicapra grimmia*, en captivité, montrent néanmoins que les comportements sociaux de cette espèce sont plus complexes qu'on pouvait se l'imaginer et il nous semble opportun de résumer ici les constatations de cet auteur.

Un mâle adulte captif vit parfaitement groupé avec trois femelles. En présence d'une de ces dernières en chaleur, un mâle ne supporte pas, par contre, la présence d'un congénère. SIKES a ainsi observé une bataille dans laquelle l'individu dominant livrait à son compétiteur un combat qui aurait pu mal finir : agenouillé sur les membres antérieurs, il frappait à coups de pointes son abdomen. La femelle en œstrus est poursuivie assidûment par le mâle, qui lui mordille de temps à autre le pelage du cou ou de l'épaule et lèche sa région génitale. Ce manège dure 2 à 3 jours, puis il se pavane devant elle, dansant « en crabe » sur la pointe des pieds et lui tend le cou en montrant ses cornes; très excité, il se dirige alors vers sa partenaire et frotte ses glandes ante-orbitaires sur ses joues. L'odeur de la sécrétion, « sucrée » et pas désagréable d'après SIKES, semble « droguer » la femelle qui résiste de moins en moins. L'accouplement suit au bout d'une demi-heure environ. La gestation serait de 170 jours et la mère dévore le placenta. Le nouveau-né mesure 30 centimètres au garrot. La maturité est atteinte à l'âge de 2 ans et demi.

Sur les Céphalophes de forêt, aucune observation de ce genre n'a encore été faite. Il semble cependant que certaines espèces peuvent, à l'occasion, former de petits groupes. C'est ainsi qu'il a été signalé à MALBRANT et MACLATCHY (1949) que *Cephalophus sylvicultor* avait été une fois observé en groupe de 6 et que *C. coeruleus* avait été vu une fois en harde, « sans doute », ajoutent ces auteurs, « s'agissait-il de bêtes rassemblées à l'époque du rut ». LYDEKKER (1926), de son côté, écrit qu'il n'est pas rare de trouver de petits groupes de 5 ou 6 *Cephalophus natalensis* « mangeant en compagnie ».

### Kobus defassa.

Le Waterbuck est observé, dans notre région, soit isolément, soit (le plus souvent) en groupes. Le détail des 242 observations de comportement social faites de 1957 à 1959 est donné dans le tableau 14.

On voit que le harem, simple ou avec 1 ou 2 mâles subadultes, est le groupe social le plus fréquemment rencontré (67 fois). Il est probable que, dans le second cas, le mâle dominant ne tolère le ou les subadultes que dans la mesure où ils ne mettent pas ouvertement en cause son rang social. Le 22 août 1957, nous avons par exemple observé à Ishango un petit groupe

composé d'un mâle adulte, d'un subadulte à cornes ne dépassant pas 30 cm et de 4 femelles. Soudain, le mâle adulte se mit à menacer le subadulte qui s'enfuit aussitôt, poursuivi par le dominant sur près d'un kilomètre.

Quelle est la pérennité de ces harems ? Certes, il ne doit s'agir dans bien des cas que de groupements fortuits dus à la rencontre d'un groupe de femelles suitées par un mâle adulte (ou subadulte) en chaleur (ou plusieurs). Mais il semble que, dans d'autres cas, le harem puisse persister pendant des années quand il est contrôlé par un mâle dominant très combattif. Ce fut certainement le cas du « harem de l'Unicorne » dont HOIER (1950) a raconté l'histoire. Formé au début d'un seul mâle et de 5 femelles, il arriva à compter une bonne vingtaine de têtes, y compris plusieurs mâles subadultes, dont l'un n'était accepté sans combat qu'en dehors des périodes de rut. Seul un grand mâle très agressif peut espérer garder un certain temps autour de lui un groupe de 19 à 25 femelles.

TABLEAU 14.

Structure sociale des populations de Waterbuck aux différentes saisons.  
Nombre d'observations.

	Janvier à mars	Avril à juin	Juillet à septembre	Octobre à décembre
Mâle adulte isolé .. .. .	18	7	9	18
Femelle adulte isolée ... .. .	6	4	4	4
Femelle adulte isolée suitée (1 ou 2 jeunes)	—	—	4	1
Jeune isolé ... .. .	—	1	—	—
Groupe de mâles (2 à 12) ... .. .	6	—	8	9
Groupe de femelles non suitées (2 à 19) ...	7	3	5	13
Groupe de femelles (2 à 11) avec jeunes (1 à 4) . ... .. .	6	4	4	6
Groupes de jeunes (2) .. .. .	—	—	—	1
Couple (♂ et ♀) sans jeunes . ... .. .	—	2	4	2
Couple (♂ et ♀) avec jeunes . ... .. .	—	—	—	1
Groupes bisexués :				
Harem (1 ♂ ad., 2 à 25 ♀, 0 à 19 jeunes)	11	11	16	12
Harem avec mâles subadultes (1 ♂ ad., 1 à 2 ♂ sub., 2 à 19 ♀, 2 à 5 juv.) ...	2	1	12	2
Plusieurs (2 à 25) mâles adultes et sub- adultes, plusieurs (2 à 10) femelles suitées ou non ... .. .	4	3	2	9

Les diverses catégories sociales que nous venons de décrire ont également été mentionnées par d'autres auteurs. Les observations faites au Sénégal par DEKEYSER (1956), dans la région du Niokolo Koba, montrent, par exemple, l'existence de mâles isolés, de femelles isolées, de groupes de mâles ou de femelles (ces dernières suitées ou non), ainsi que de groupes bisexués. F. J. JACKSON (in LYDEKKE, 1926) note, au Kenya, l'existence de mâles adultes isolés, de bandes de 4 ou 5 individus (dont presque toujours un mâle) et de troupeaux de 20 à 30 têtes renfermant 5 à 6 jeunes mâles chassés, lors du rut des femelles, par les adultes plus vieux et plus forts. *Kobus ellipsiprymnus* d'autre part (STEVENSON-HAMILTON, 1947) semble présenter le même type d'organisation sociale : mâles solitaires, bandes de jeunes mâles, harems comportant jusqu'à 35 femelles (suitées ou non) par mâle adulte.

#### **Adenota kob.**

Le Cob de Buffon s'observe, au Parc National Albert, soit isolément (le mâle adulte isolé étant plus fréquent chez lui que chez le Waterbuck et le Topi), soit en groupes de taille variable. Le détail des 774 observations de comportement social faites de 1957 à 1959 est donné dans le tableau 15.

Là encore le harem, simple ou avec mâles subadultes, est le groupement bisexué le plus fréquemment rencontré. Les couples, comme chez le Waterbuck et le Topi, ne traduisent probablement que la rencontre transitoire d'une femelle en œstrus par un mâle adulte isolé. Nous avons fréquemment observé des accouplements (fig. 4, Pl. I et fig. 73, Pl. XXXVII) dans ces conditions.

L'existence de ces différentes catégories sociales a déjà été remarquée par de nombreux auteurs. PITMAN (1942) écrit que chaque mâle complètement adulte possède d'habitude un grand harem. D'après HOIER (1950), mâles et femelles vivent en troupeaux en dehors des périodes de rut, « le chef attiré du groupe » restant seul à ce moment avec ses femelles, après avoir dû souvent « gagner sa maîtrise par de durs combats avec les prétendants plus jeunes ». MALBRANT (1957), parlant du Cob de Buffon du Tchad, écrit que les troupeaux « sont presque uniquement constitués de femelles et de jeunes de l'année qui vivent sous la garde d'un mâle »; il ajoute « ce n'est que si le troupeau est important que l'on y rencontre plusieurs mâles. Parfois, la femelle vit en solitaire avec son petit. Les mâles qui ne trouvent pas place dans les troupeaux de femelles vivent soit en solitaires, soit en hardes plus ou moins importantes qui comprennent des jeunes et des adultes ». DEKEYSER (1956), de son côté, observe chez les Cobs de Buffon du Niokolo-Koba (Sénégal) à la fois des mâles isolés (20 %), des femelles isolées seules (9 %) ou suitées (9 %), des jeunes isolés (1 %), des couples (3 %), des groupes de mâles (6 %), des groupes de femelles avec ou sans jeunes (28 %) et des harems comprenant 1 mâle et 2 à 15 femelles (24 %). Parlant enfin de l'*Adenota kob leucotis* du Sud du Soudan ex Anglo-égyptien, MOLLOY (1957) écrit que les femelles et immatures vivent généralement

TABLEAU 15.

Structure sociale des populations de *Cob de Buffon* aux différentes saisons.  
Nombre d'observations.

	Janvier à mars	Avril à juin	Juillet à septembre	Octobre à décembre
Mâle adulte isolé .. ... ..	68	46	205	118
Mâle adulte isolé avec un jeune .. ...	1	—	—	3
Femelle adulte isolée ... ..	9	2	7	11
Femelle adulte isolée suivée (1 à 4 jeunes).	3	8	7	7
Jeune isolé ... ..	2	—	3	7
Groupe de mâles (de 2 à 123) ... ..	6	4	9	7
Groupe de femelles non suivées (de 2 à 24)	10	8	11	9
Groupe de femelles avec jeunes .. ...	10	3	8	7
Groupe de jeunes (2 à 4) ... ..	—	—	—	2
Couple (♂ et ♀) sans jeunes . ... ..	7	3	9	4
Couple (♂ et ♀) avec jeunes (1 à 2) ... ..	1	1	—	3
Groupes bisexués :				
Harem (1 ♂ ad., 2 à 47 ♀, 0 à 10 jeunes)	17	8	28	13
Harem avec mâles subadultes (1 ♂ ad., 1 à 15 ♂ sub., 1 à 60 ♀, n. juv.) . ...	4	3	15	9
Plusieurs (2 à 82) mâles adultes et sub- adultes, plusieurs (2 à 122) femelles suivées ou non ... ..	8	3	15	22

en troupeaux, alors que les mâles sont surtout solitaires, se tenant toute la journée sur le même emplacement au centre d'un territoire de quelque mille mètres carrés. *Adenota kob alurae* de la Garamba a un comportement social analogue : harems, troupeaux de mâles subadultes et juvéniles (VERSCHUREN, 1958).

Tout ceci est assez concordant et il semble bien que dans toutes les races d'*Adenota kob* le mâle pleinement adulte s'assure la possession d'un harem plus ou moins nombreux de femelles suivées ou non, dans lequel il admet la présence temporaire de mâles subadultes hiérarchiquement inférieurs. Les jeunes mâles forment d'abord des « groupes d'inemployés »,

faisant bande à part, d'où ils sortiront ultérieurement pour tenter de s'infiltrer à la périphérie des harems constitués. Les mâles adultes non en possession d'un groupe de femelles s'isolent sur des emplacements définis et assez régulièrement espacés dans la plaine, où ils tentent d'attirer des femelles isolées ou non et où ils s'accouplent (fig. 73, Pl. XXXVII). Les femelles adultes paraissent s'isoler du troupeau pour mettre bas.

### *Redunca redunca.*

Dans la plaine sud du lac Édouard, où il est d'ailleurs peu fréquent, le Cob des roseaux est rencontré seul, par couples (fig. 77 et 78, Pl. XXXIX), par groupes familiaux, ou par groupes monosexués. Voici, à titre d'exemple, comment se répartissent 52 observations faites sur cette espèce au Parc Albert :

	Observations.
Mâle isolé ... ..	16
Femelle isolée ... ..	4
Femelle avec son jeune ... ..	1
Couple (♂ et ♀) ... ..	5
Couple avec 1 jeune ... ..	1
Harems :	
1 ♂, 2 à 7 ♀ et 0 à 1 jeune ... ..	5
1 ♂ ad., 1-2 ♂ sub., 1-11 ♀ et 0 à 1 jeune ... ..	3
Groupes de mâles (2 à 3) ... ..	9
Groupes de femelles (2 à 4) ... ..	8

VESEY-FITZGERALD (1959) l'a également observé seul ou en couple dans la vallée de Rukwa (Tanganyika), mais il a assisté une fois à un énorme rassemblement de 255 têtes.

L'espèce *Redunca arundinum* paraît avoir, d'après VERHEYEN (1951) et STEVENSON-HAMILTON (1947) un comportement social très similaire.

### *Damaliscus korrigum.*

On retrouve chez le Topi les mêmes types de groupement social que chez les espèces précédentes et ceci à toute saison de l'année dans notre région, comme on peut le constater sur le tableau 16.

Là aussi, le harem paraît le groupement bisexué le plus fréquent, mais il faut insister, chez cette espèce, sur l'importance des groupes complexes pouvant comporter plusieurs centaines de têtes; ceux-ci représentent probablement la confluence temporaire de nombreux groupes familiaux en des secteurs privilégiés au point de vue alimentaire.

L'accouplement peut s'observer, soit à l'intérieur de petits harems, soit à leur périphérie. Il est précédé d'un « courtship » pendant lequel le mâle (fig. 84, Pl. XLI), cou tendu, nez « au vent », queue légèrement redressée, adopte une démarche cérémonieuse, levant alternativement et lentement les

TABLEAU 16.

## Structure sociale des populations de Topis aux différentes saisons.

Nombre d'observations.

	Janvier à mars	Avril à juin	Juillet à septembre	Octobre à décembre
Mâle adulte isolé .. ... .. .	8	8	9	19
Femelle adulte isolée ... .. .	—	—	1	13
Femelle adulte isolée suivée (1 jeune) ...	—	6	—	4
Jeune isolé .. ... .. .	—	—	—	1
Groupe de mâles (2 à >37) , ... .. .	1	—	5	8
Groupe de femelles non suivées .. ... .. .	2	—	—	1
Groupe de femelles avec jeunes .. ... .. .	2	3	1	10
Groupe de jeunes (2 à 50) ... .. .	—	—	2	2
Couple (♂ et ♀) sans jeune . ... .. .	—	1	1	—
Couple (♂ et ♀) avec jeune .. ... .. .	1	—	2	2
Groupes bisexués :				
Harem (1 ♂ ad., 2 à 16 ♀, 0 à 8 jeunes).	6	8	11	18
Groupes bisexués complexes (de 5 à 897 têtes) ... .. .	2	1	2	—

pattes antérieures. Les deux sexes se flairent aussi mutuellement la région anale. Signalons que nous avons également constaté un cas d'homosexualité chez ces animaux, deux mâles (d'un an ?) essayant de se monter sous nos yeux le 8 septembre 1957.

Les différents types d'association que nous avons observés ont été, plus ou moins explicitement, reconnus par les anciens auteurs. Dès 1933, HOJER (Rapport Rwindi, III.1933) écrit : « j'ai observé que les femelles qui ont mis bas ne restent pas dans les troupeaux, mais en forment d'autres composés exclusivement de femelles et de jeunes ». HUBERT (Rapport Rwindi, IV.1947) parle d'une « bande de 6 Topis mâles qui se disputaient 2 par 2. Lorsque deux de ces bêtes en avaient assez de se cogner la tête, elles se quittaient et allaient faire la même chose contre d'autres membres de la troupe. Aucune femelle n'était visible ». VESEY-FITZGERALD (1955) écrit, de son côté, qu'au Tanganyika (vallée de Rukwa) les mâles s'isolent sur

certains emplacements définis où l'herbe arrive à être raccourcie du fait de leur piélinement continu. Ces points constituent leur véritable « home » et ils se plaisent à s'y opposer à coup de cornes avec leurs congénères; les mâles y auraient leur point de défécation (nous n'avons rien constaté de semblable au Parc National Albert), voire une petite bauge. Les femelles suitées évolueraient entre ces « points fixes » où l'accouplement aurait lieu. La structure des troupeaux de Bubale lelwel paraît très semblable, d'après les observations de BACKHAUS (1959) : harems avec parfois mâles subadultes, bandes de jeunes.

\*  
\*\*

La polygamie semble donc la règle chez la grande majorité des Ongulés de savane du Parc National Albert. Un point cependant reste à résoudre : quelle est la durée des harems ? Si, dans certains cas, il semble qu'un mâle particulièrement dominateur ait pu « contrôler » un groupe de femelles pendant plusieurs mois (cf. le harem du Waterbuck unicolore, p. 111), il est fort probable que dans bien d'autres cas, il s'agit plutôt de groupements transitoires, les mâles adultes (ayant tendance à vivre isolés) ne s'intéressant aux femelles d'un troupeau que lorsque celles-ci sont en œstrus. On aurait alors quelque chose de comparable à ce qu'INNIS (1958) a décrit chez la Girafe du Transvaal. Seule l'observation suivie d'animaux individuellement marqués permettra de clarifier ce point important.

### GROUPEMENTS PLURI-SPÉCIFIQUES.

Les véritables troupeaux mixtes d'Antilopes, où les représentants de deux espèces sont intimement mélangés, sont rares dans notre région. En cela, la situation au Parc National Albert diffère nettement de celle qui est la règle en d'autres régions d'Afrique. Au « Nairobi National Park », par exemple, il est usuel d'observer un véritable mélange de Gnous, de Zèbres et de Gazelles de Thomson. Le même phénomène se retrouve, à un moindre degré, à Amboseli. Au Parc National de la Garamba, Waterbucks et Cobs de Buffon sont parfois observés ensemble (VERSCHUREN, 1958), ce qui est exceptionnel dans les plaines du lac Édouard.

Le cas le plus net de groupement pluri-spécifique que nous ayons observé est un grand troupeau mixte de Topis et de Cobs de Buffon, atteignant plusieurs centaines de têtes, sur le plateau de Kamuhorora, en janvier et août 1958. Comme un tel rassemblement n'est pas constant au cours de l'année en ce lieu, il est probable qu'il faut l'attribuer à l'attraction exercée par certains pâturages en certaines saisons.

La présence simultanée dans une même bauge de Buffles et d'Hippopotames, ou de Buffles et de Phacochères, est vraisemblablement due au même phénomène d'attraction d'un emplacement privilégié.