

SEMINAIRE

Les grands, les gros, les mégaherbivores ! ⁽¹⁾

OWEN-SMITH, R.N., 1988

Megaherbivores : the influence of very large body size on ecology.

[Les Mégaherbivores ou l'influence sur l'écologie d'une très grande taille corporelle].

Cambridge Studies in Ecology. ISBN 0-521-36020-X; relié cartonné; 15 x 22 x 1,9 cm; XIII + 369 pages; le 08.12.88 : £ 40.00.

Cambridge University Press, The Edinburgh Building, Shaftesbury Road, Cambridge CB2 2RU, UK.

L'auteur de cet ouvrage est un spécialiste sud-africain du rhinocéros blanc — il en fit le sujet de sa thèse non publiée — une espèce autrefois prospère et aujourd'hui menacée, qui illustre bien tous les problèmes que rencontrent, sur cette terre envahie par l'homme, tous ceux des animaux qui sont gros ! A partir du rhinocéros blanc, espèce de référence, il aborde le groupe des mégaherbivores, qui englobe les mammifères terrestres dont la masse dépasse une tonne. Cela couvre sept espèces de "pachydermes" : deux éléphants, quatre rhinocéros, un hippopotame, à qui il faut ajouter la girafe, qui se situe à la limite du groupe selon le critère de la masse. Celui-ci n'est pas arbitraire, car il existe un ensemble de caractéristiques et de contraintes liées au fait d'être gros et qui distinguent ces mégaherbivores des espèces de moins grande taille comme le buffle, les élands, les chevaux, les rennes, etc.

Les espèces actuelles, confinées à l'Afrique et à l'Asie tropicale, ne sont qu'un échantillon appauvri de la faune de géants qui peuplaient encore la terre — en ce compris les Amériques, l'Europe et l'Asie du Nord — il y a onze mille ans. A la fin du pléistocène, 21 espèces se répartissaient en effet des steppes et taïgas arctiques aux forêts pluviales et aux régions semi-arides tropicales. Leur disparition des régions nordiques et de toutes les Amériques à la fin de la dernière glaciation correspond à l'expansion dans ces régions d'une humanité prolifique et dynamique. Les besoins de ces animaux pour l'espace et les ressources naturelles sont en effet en compétition directe avec ceux de l'homme et, sans même tenir compte des effets de la chasse intensive, il y a entre eux une compétition d'exclusion : ils ne peuvent coexister durablement. Une démonstration par l'absurde de ce phénomène est l'aptitude des mégaherbivores actuels à reconstituer rapidement leurs effectifs, voire à proliférer, comme les éléphants et les hippopotames, dès que la pression humaine se relâche. Dans les réserves où ils sont effectivement protégés, il leur est arrivé de se multiplier au point de dégrader la végétation et les sols, ce qui a conduit des gestionnaires de la faune à organiser des opérations de réduction drastique de leurs populations, ce qui a mis en pleine lumière des querelles d'options en matière de conservation, l'émergence de réflexions nouvelles sur la déontologie de cette dernière, sur l'éthique de nos relations avec les autres habitants encombrants de la planète Terre. La fragilité comme le potentiel de vitalité des mégaherbivores actuels conduisent à

(1) Ce dossier a été analysé en novembre 1991 dans le cadre des séminaires sur **Les Vertébrés terrestres des zones intertropicales** de la Licence spéciale en Zoologie pour les Pays en Développement de l'Université de Liège.

Institut de Zoologie, Laboratoire d'Ethologie (Prof. J.-Cl. Ruwet), Quai Van Beneden, 22, B4020 Liège. Fax : (32)41.41 52 90; Tél. : 041.43 49 18.

se poser des questions sur les causes de la disparition des espèces plus nombreuses qui vivaient jusqu'à la fin du pléistocène. On s'interroge aussi sur les modifications qu'ont subies les écosystèmes du fait de l'élimination de ces éléments fauniques actifs. Inversement, une meilleure connaissance de la démographie et du comportement des espèces actuelles peut aider les paléontologues, paléo-anthropologues et paléo-écologistes à mieux comprendre l'aspect et les contraintes des milieux où interagissaient les espèces disparues et nos ancêtres au pléistocène.

L'ouvrage se fonde donc d'abord sur la connaissance qu'a l'auteur du rhinocéros blanc; celui-ci est un graminivore strict, caractère de faible spécialisation qu'il partage avec l'hippopotame comme avec diverses espèces disparues. Il côtoie dans son milieu une gamme étendue d'autres ongulés herbivores présentant une large palette de stratégies de vie et de spécialisations anatomiques et alimentaires. C'est donc là, au départ, une occasion idéale de démêler ce qui, dans les caractères écologiques d'une espèce, est attribuable à la taille, de ce qui résulte de lignages ou de restrictions et spécialisations alimentaires. Elargissant le débat, l'auteur rassemble tout ce que l'on sait sur l'origine, la répartition ancienne et présente, l'écophysiologie, la physiologie de la reproduction, les stratégies alimentaires, le comportement, les organisations sociales, les caractères de l'habitat, et sur l'environnement des autres mégaherbivores. Il s'agit, rappelons-le, de l'éléphant d'Afrique, *Loxodonta africana* (♂ 5 à 6 T; ♀ 2,5 à 3,8 T) et de l'éléphant d'Asie *Elephas maximus* (♂ 4 à 5 T; ♀ 2,5 à 3 T); des rhinocéros blanc *Ceratotherium simum* (♂ 2 à 2,5 T; ♀ 1,5 à 2 T), noir *Diceros bicornis* (de 1 à 1,3 T), indien *Rhinoceros unicornis* (♂ 2 T; ♀ 1,5 T) et de la Sonde *Rhinoceros sondaicus* (1 à 1,3 T); de l'hippopotame amphibie *Hippopotamus amphibius* (1,5 à 2,5 T) et de la girafe *Giraffa camelopardalis* (de 0,8 à 1,2 T, max. 1,9 T). Rappelons qu'aux premiers temps historiques chacune de ces espèces avait une répartition continentale. Si la survie de l'éléphant d'Afrique et de l'hippopotame n'est pas immédiatement en danger, si le rhinocéros blanc a recouvré des effectifs intéressants en Afrique du Sud, les autres — rhinocéros noir, indien et javanais, et l'éléphant d'Asie — sont au bord de l'extinction. A partir de ces informations, on examine donc systématiquement les relations qui existent entre leurs caractéristiques écologiques, comparées à celles de la gamme des autres herbivores, et le fait d'être grand et gros. On tente d'établir la façon dont un attribut ou une attitude liés à l'exploitation du milieu devraient varier avec la masse corporelle. L'hypothèse sous-tendant le raisonnement et l'exposé est en effet qu'un caractère écologique est lié d'une manière prévisible, et donc exprimable mathématiquement, à une valeur de la masse. Inversement, toute variation de celle-ci devrait entraîner une variation de ce caractère. L'intérêt est donc de voir par quelles adaptations les mégaherbivores font face aux restrictions et contraintes imposées par leur très grande taille.

Les questions partout présentes dans le corps de l'ouvrage sont donc :

- dans quelle mesure et jusqu'où l'écologie des mégaherbivores diffère-t-elle — en amplitude et dans sa nature — de celle des plus petites espèces ?
- les caractéristiques écologiques des mégaherbivores sont-elles simplement des extrapolations de celles des espèces qui leur sont immédiatement inférieures par la taille et la masse ?
- quelles sont les contraintes écologiques qui fixent une limite à la taille que peuvent atteindre les mégaherbivores ?
- quelles sont enfin les influences particulières que les mégaherbivores exercent sur l'environnement ?

Les **chapitres 2 à 6** envisagent les relations entre les caractéristiques écologiques et la masse et la taille corporelles, au sein de chaque **espèce**, du point de vue de l'**individu**. Le **chapitre 2** examine les relations entre les traits écologiques, notamment le régime alimentaire — herbivore, folivore ou mixte — et les traits

anatomophysiologiques, en particulier la nature et la structure de l'appareil de préhension et de sélection de la nourriture, la dentition, la complexité du tractus digestif et l'importance relative des poches de fermentation où le transit de nourriture est ralenti pour permettre le traitement des parois cellulaires cellulosiques par les bactéries. Le **chapitre 3** examine les **besoins alimentaires** des mégaherbivores. L'éléphant, comme le rhinocéros indien, est mangeur d'herbes vertes, en saison des pluies; en saison sèche, il mange de plus en plus, puis quasi exclusivement, des feuilles, branches et écorces. Le rhinocéros blanc et l'hippopotame sont de purs herbivores, mangeurs d'herbes; les rhinocéros noirs et de la Sonde, comme la girafe, sont mangeurs de feuilles. Les éléphants, le rhino indien et l'hippopotame sont très dépendants des plans d'eau; les rhinocéros blanc et noir et la girafe peuvent se passer de boire plusieurs jours de suite. Tous, sauf la girafe, ont besoin d'ombrages pour se protéger des ardeurs du soleil pendant les heures les plus chaudes. Les "gros" présentent donc les mêmes catégories de spécialisation alimentaire, les mêmes besoins que les autres ongulés; comme ces derniers, ils sélectionnent des herbages de haute qualité nutritive en saison des pluies, et incorporent une plus grande proportion de matériaux fibreux en saison sèche. Le **chapitre 4** envisage l'**utilisation spatio-temporelle de l'habitat**. Le fait le plus marquant est que les mégaherbivores consacrent un temps considérable à la recherche et à la récolte de nourriture; si le patron diurne de cette activité ne diffère pas de celui des autres ongulés, il se prolonge davantage sur le cycle de 24 heures. Le domaine vital n'excède pas celui des ongulés de plus petite taille sauf pour l'éléphant, qui peut effectuer de grands déplacements d'une zone favorable à l'autre de son domaine. Il reste qu'un animal de grande taille est moins sélectif, et exige davantage de nourriture qu'un animal de petite taille, même si cette nourriture peut être proportionnellement de moins haute valeur nutritive. Le **chapitre 5** examine ce genre de contraintes anatomiques et physiologiques — telles que les exigences métaboliques et la structure et les fonctions du tube digestif — qu'une très grande taille fait peser sur la **physiologie de la nutrition**. Il cherche à établir si une relation allométrique permet de prévoir la quantité de nourriture qui doit être ingérée, relativement à la taille, et cherche à savoir si certaines espèces peuvent s'écarter de la tendance qu'indiquerait cette relation, et par quelles astuces. Les éléphants ont un rythme de digestion relativement élevé, permettant un taux de remplacement rapide des aliments dans le tube digestif, et ont une efficacité digestive comparable à celle des équidés, pour une masse ingérée relativement moins importante, car ils sont, grâce à leur trompe et à leurs défenses, beaucoup plus sélectifs. Les rhinocéros, par rapport aux autres artiodactyles, tirent avantage de leur taille en assurant une rétention plus longue des aliments dans le tractus digestif, permettant d'en tirer un meilleur parti. Les hippopotames présentent la plus grande durée de rétention des aliments; ils tirent donc un parti élevé des aliments ingérés, même si cela freine le remplacement de ceux-ci; leur efficacité, malgré ce taux d'ingestion relativement plus faible, reste élevé car leurs besoins sont plus faibles en matière de thermorégulation, grâce à leur refuge aquatique diurne et à leur recherche de nourriture nocturne. La moins performante est la girafe qui, tout en étant très sélective, éprouve des difficultés à amasser ce qui est disponible, et à en tirer le meilleur parti digestif. Le **chapitre 6** passe à l'analyse de l'influence de la taille sur l'**écologie de la nutrition**. Le temps passé à la recherche de nourriture tend à s'accroître avec la taille et le taux de prélèvement est fonction de la nature, de la structure et de la répartition de la végétation. Les gros animaux compensent leur handicap de taille en développant des organes de préhension quantitativement, mais aussi qualitativement efficaces : grande bouche, lèvres préhensiles (rhinos noirs), trompe. Ils passent aussi plus de temps à rechercher leur nourriture et se déplacent plus d'un endroit à l'autre. La stratégie de recherche de nourriture change donc selon la répartition de la végétation, mais aussi selon le type de nourriture, car la vitesse de déplacement est plus élevée pour les folivores que pour les herbivores, et selon le statut reproducteur puisqu'une femelle gestante ou lactante est plus exigeante. Enfin, les mégaherbivores requièrent des mécanismes de dissipation de l'énergie corporelle liée à l'effort de déplacement, de façon à être à même de poursuivre leurs activités pendant les

fortes chaleurs. Quelles sont finalement ces adaptations trophiques des mégaherbivores ? Il faut souligner qu'une grande taille confère un avantage en termes d'aptitude à dégrader et assimiler la cellulose via la fermentation bactérienne, du fait d'une rétention prolongée des aliments dans le tractus digestif. Cette grande taille des mégaherbivores constitue ainsi une alternative efficace à l'utilisation de la cellulose via la spécialisation des compartiments du tube digestif, où se réalise la fermentation, comme c'est le cas chez les ruminants artiodactyles. Les mégaherbivores n'atteignent toutefois pas l'efficacité de certains ruminants, dans la mesure où ils ne peuvent pas remastiquer les aliments et ainsi augmenter la surface de contact entre ceux-ci et les bactéries. Cette efficacité accrue de la dégradation de la cellulose par retardement du transit des aliments dans le tube digestif est sans doute l'explication de base à la tendance à la grande taille. L'hippopotame, herbivore strict, est un exemple d'espèce où la fermentation prend place dans une zone du tube digestif antérieure à l'estomac. Les autres herbivores stricts que sont les rhinos blanc et indien relèvent, eux, de lignées où la fermentation se fait dans la zone du tube digestif postérieure à l'estomac. Une autre solution pour des animaux de ce type est, non pas d'allonger le temps de traitement par accroissement de la taille corporelle, mais d'assurer un taux rapide de remplacement du bol alimentaire dans le tractus digestif : ce qui est digéré rapidement est assimilé; ce qui n'est pas digéré est éliminé et est rapidement remplacé. C'est la stratégie utilisée par les équidés, dont le zèbre, mais aussi par les éléphants. La lenteur du transit du bol alimentaire chez le rhino limite évidemment le rythme d'ingestion de nourriture; ces animaux dépendent donc d'un type de nourriture devant contenir une proportion suffisamment élevée de fibres digestives pour couvrir les besoins énergétiques tout en libérant le plus rapidement possible le transit. Le résultat est que, bien que les besoins métaboliques par unité de masse corporelle soient moindre chez une espèce de grande taille, elle dépend d'une nourriture dont la qualité ne peut pas être tellement inférieure à celle d'espèces plus petites. Cela fait à ces animaux l'obligation d'occuper pendant la saison sèche des zones choisies dans leur domaine vital. Pendant la période de quiescence de la végétation, les espèces de grande taille, qui n'arrivent pas à couvrir leurs besoins de maintenance, peuvent toutefois vivre sur leurs réserves plus longtemps que ne le pourrait une petite espèce.

Les **chapitres 7 à 10** envisagent les mégaherbivores sous l'angle de la vie sociale et des comportements. Les **organisations sociales (ch. 7)**, reflètent des interactions coopératives ou compétitives survenant au sein des populations locales dans la recherche de nourriture, d'un partenaire, l'évitement d'un prédateur ou la défense contre celui-ci. Les comportements qui y prennent place varient évidemment selon les classes d'âge et de sexe et les statuts sociaux. Les éléphants des deux espèces sont hautement sociables, montrant différents stades de groupements dont l'unité de base est le groupe matriarcal d'une mère et de ses filles, passant au groupement de 2 à 4 familles, et enfin à des agrégations de plusieurs centaines de sujets; les mâles sont tantôt solitaires, tantôt regroupés, tantôt encore associés à un clan de femelles. Les hippos se ménagent un territoire dans un pâturage nocturne, mais se rassemblent en groupes multifamiliaux dans leur refuge aquatique diurne; leur intolérance est plus forte sur terre — sur l'aire de pâturage et spécialement sur le chemin qui y mène — que dans l'eau. Les rhinos sont solitaires, l'unité de base étant la mère et son enfant, les subadultes et les femelles sans jeune pouvant former des associations durables. Il existe chez la girafe et chez les éléphants une hiérarchie de rang. Les éléphants présentent une courte période d'agressivité et de mobilité accrues, liée à la période d'activité sexuelle. Les rhinos ne montrent pas d'exclusion spatiale, si ce n'est à l'égard des étrangers. Tous les mâles pratiquent la recherche et la surveillance de la partenaire; il existe des pics saisonniers de conception et de naissances. Sauf chez l'hippo, la gestation excède une année. Sauf la girafe, les mégaherbivores sont indifférents aux prédateurs, dont ils n'ont pas grand-chose à craindre : des lions ou des tigres tentant de s'attaquer à des jeunes peuvent être tués. La plupart finissent par attaquer l'homme, lorsqu'ils sont harcelés, sauf la girafe et

le rhinocéros blanc, qui sont inoffensifs. Les rhinos comme les éléphants peuvent s'organiser en groupes de défense.

On distingue plusieurs stades de développement ou classes d'âge (**ch. 8 : le cycle de vie**) : les enfants et juvéniles dépendant de la mère; les adolescents et subadultes qui s'en sont détachés et qui restent dans le groupe maternel chez les hippos et les éléphants, tandis que chez les girafes et les rhinos, les jeunes précédents s'écartent quand survient la naissance suivante; les subadultes, qui commencent par se grouper entre paires; enfin, les adultes ayant acquis leur pleine maturité sociale et sexuelle. Le calendrier propre à chaque espèce et les comportements associés à chaque stade sont détaillés. Les femelles atteignent la puberté à 2-3 ans chez la girafe, à 4-7 ans chez les rhinos, à 7-14 ans chez l'éléphant. Les mâles sont pubères 1 à 4 ans après les femelles, mais ils n'atteignent leur taille maximum et leur pleine maturité sociale et sexuelle que bien après la puberté, chez l'éléphant, par exemple, vers l'âge de trente ans. Les intervalles de naissances sont de 2 ans chez la girafe et l'hippo, de 2 à 4 ans chez le rhino, de 4 à 5 ans chez l'éléphant. Le bébé-girafe est laissé au sol pendant un mois ou deux; chez les autres, la femelle est immédiatement suitée; les soins parentaux intenses durent 1-2 ans. La mortalité naturelle des adultes est faible (de 2 à 5 % annuellement); elle est plus forte chez les mâles, des suites des affrontements territoriaux ou hiérarchiques et des blessures qui peuvent en résulter. Les causes les plus fréquentes sont les enlèvements dans la vase, les éboulements. Seules, les girafes sont sujettes à la prédation. Les jeunes de toutes les espèces sont vulnérables face aux lions, tigres, hyènes, spécialement pendant les deux premiers mois. La mortalité peut être accrue pendant les saisons sèches sévères, mais elles affectent surtout les jeunes et les juvéniles. La longévité est de 25 ans pour les girafes, de 35 ans à 60 ans pour les autres.

Le **chapitre 9** considère l'effet d'une très grande taille sur les **patrons sociaux**. Contrairement à la théorie de Jarman selon laquelle la taille des groupements sociaux augmente avec la taille de l'ongulé, les mégaherbivores sont moins grégaires que les espèces moins grandes, en raison de leur relative invulnérabilité aux prédateurs. Le groupement des éléphants est sans doute un système de gestion de la mémoire collective quant à la disponibilité des ressources locales saisonnières et dispersées. Les systèmes de dominance sont tels que chez les espèces sédentaires, il y a marginalisation sociale des mâles en surnombre, ce qui réduit les dangers de blessures liés aux affrontements, tandis que chez les éléphants, qui sont plus nomades et vivent plus groupés, c'est temporellement et non spatialement que l'agressivité des mâles est concentrée et limitée. L'invulnérabilité aux prédateurs et la position de dominance sont liées à la grande taille. La rivalité entre individus est basée sur des comportements faisant appel davantage à la force fondée sur la masse que sur l'agilité. Ce potentiel ne se marque dans le **dimorphisme** que s'il est sélectionné par les femelles. Les mécanismes sous-tendant le **choix du partenaire** par la femelle sont communs à tous les mégaherbivores. Ils impliquent d'abord l'attraction des mâles; mais la réceptivité n'est généralement atteinte qu'après que ces femelles ont été stimulées par plusieurs prétendants, ce qui leur offre un choix, généralement tranché en faveur de la force la plus évidente, ou en faveur de la classe d'âge la plus élevée; les jeunes et subadultes, les sujets inexpérimentés, les mâles manquant de force physique sont généralement écartés. Il est difficile de mesurer ces phénomènes sociaux d'une manière allométrique; on s'exprime plutôt en termes de coûts et de bénéfices, de succès reproducteur, de chances de survie. Le **chapitre 10** enchaîne sur les relations entre la masse corporelle et les **patrons reproducteurs**. De ce point de vue, les mégaherbivores se distinguent par les points suivants. La période précédant la puberté est longue et elle se révèle variable en fonction des conditions nutritionnelles. La maturité sociale des mâles est nettement retardée par rapport à la maturité physiologique. La gestation dépasse un an, de sorte que les écarts de naissance excèdent deux ans. Les périodes sensibles de reproduction étant réparties sur le cycle saisonnier, il n'y a pas de saison de reproduction stricte. Le cycle des femelles répond avant tout aux conditions

nutritionnelles qui prévalent, ce qui implique une certaine saisonnalité. L'investissement total des mégaherbivores dans la reproduction est du même ordre de grandeur que celui des ongulés de taille moyenne : si les mégaherbivores montrent une flexibilité quant au moment d'une nouvelle conception qui suit une parturition, les espèces de taille moyenne montrent une plus grande variabilité dans la mortalité périnatale selon les conditions écologiques prévalant à cette période. Enfin, du fait de la flexibilité des intervalles des naissances et de la faible saisonnalité, la marge de variation du rapport des sexes de la progéniture, en relation avec des facteurs tels que l'âge de la mère ou les conditions écologiques, est plus grande que chez les plus petites espèces.

Les **chapitres 11 à 14** traitent des problèmes des populations et de leurs relations avec l'habitat. Le **chapitre 11 — démographie** — couvre des attributs écologiques caractéristiques des populations plutôt que des individus. L'écologie des populations est généralement envisagée en termes d'un modèle logique de croissance intégrant le taux intrinsèque maximum de croissance de la population quand la densité est faible, et la densité d'équilibre éventuellement atteinte : la capacité de charge. Il faut bien entendu connaître le recrutement déterminé par les naissances et l'immigration, et les pertes résultant des décès et de l'émigration. Ces paramètres varient avec l'âge et le sexe, le taux de croissance de la population est influencé par la structure de cette dernière. Une population est en fait rarement en équilibre quant aux rapports d'âge et de sexe, en raison de l'hétérogénéité et des fluctuations de l'habitat. Le présent chapitre fournit toutes les données utiles sur la composition des populations des mégaherbivores, en termes de structure par âge et par sexe, de taux de changement, de densité atteinte. Retenons ici que la proportion d'adultes socio-sexuellement matures est de 60-70 % et 45-55 % respectivement pour des populations stables et des populations en croissance. Ces chiffres ne sont pas différents de ceux connus pour des ongulés de taille moyenne, où ils sont respectivement de 60 et 50 %. Les populations d'éléphants et celles d'hippos peuvent comprendre une plus grande proportion, respectivement, d'immatures et d'adultes que les autres espèces de mégaherbivores. Le rapport des sexes est équilibré chez les éléphants et le rhinocéros blanc. Le rhino noir montre un léger excédent de mâles, tandis que le rapport est biaisé en faveur des femelles chez la girafe et l'hippo. Chez ce dernier et chez le rhino blanc, il arrive que des mâles adultes se dispersent, laissant un rapport de sexe en faveur des femelles dans les populations demeurant dans les localités favorites. Rappelons que la plupart des ongulés de taille moyenne ont un rapport de sexe favorable aux femelles. D'après les données disponibles, le taux de croissance annuel maximum est évalué à 6,5 % chez l'éléphant, 9 % chez les rhinos, 11 % chez l'hippo, 12 % chez la girafe. Les taux plus élevés peuvent être observés lorsqu'aux naissances s'ajoute l'immigration et lorsque le rapport des sexes n'est pas stabilisé. Le taux de croissance des mégaherbivores, qui peut se maintenir à un taux soutenu de 6 à 12 % par an, est inférieur à celui des ongulés de taille moyenne, où il est de 25 à 30 % mais chez ces derniers, la prédation freine l'accroissement de la population, alors que chez les mégaherbivores la population n'est guère limitée que par les disponibilités alimentaires. Dans les habitats favorables où leurs populations n'ont pas encore atteint l'équilibre, les éléphants africains et les rhinocéros blancs atteignent des densités de 5 individus par km². La biomasse des éléphants d'Afrique peut atteindre 6T/km² à une échelle régionale, et 10T/km² à une échelle locale. Ces chiffres sont respectivement de 4 et 7,5 T/km² pour les rhinos blancs et indiens. L'hippo atteint des biomasses de 20 à 25 T/km², niveaux où leurs populations paraissent stables. Les biomasses qu'atteignent les mangeurs de feuilles stricts — girafes et rhinocéros noirs — plafonnent à 1,5 T/km². Sous des conditions favorables, les ongulés de taille moyenne peuvent atteindre des biomasses élevées : 7T/km² pour les gnous au Serengeti; 9 T/km² pour les cobes à croissant et 10 T/km² pour les buffles à Manyara; toutefois, les biomasses dépassant 2 T/km² sont exceptionnelles pour les ongulés de taille moyenne, alors qu'elles sont typiques des populations de mégaherbivores non décimées ou perturbées. Il est clair

qu'en termes de productivité, le taux de remplacement des populations d'herbivores de moyenne et de petite taille est beaucoup plus élevé que celui des mégaherbivores.

Le chapitre 12 envisage des relations entre les mégaherbivores et les **communautés** de plantes et d'animaux. Quelles en seraient la composition, la physionomie, la productivité si les premiers en étaient absents ? Quel est l'impact des mégaherbivores sur la composition de l'habitat ? Quelles sont les interactions de compétition ou de facilitation des mégaherbivores avec les autres espèces ? Quels sont les effets sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes d'un changement dans la représentativité des espèces utilisatrices ? Ce sont les éléphants qui sont les plus impliqués dans la dégradation de la végétation. En saison sèche, ils jettent bas les arbres, en cassent les branches, les déracinent, enlèvent l'écorce, et freinent la régénération forestière. Sous des conditions extrêmes, lorsque leurs populations se concentrent sur de faibles espaces, ils peuvent transformer une forêt en savane herbeuse, qui se révèle alors plus susceptible aux feux de brousse. Des pressions soutenues d'hippopotames et de rhinocéros blancs peuvent transformer des savanes herbeuses en pelouses à gazon ras; il peut s'ensuivre une réduction des feux, l'implantation d'épineux, parfois aussi un accroissement de l'érosion. Les mangeurs de feuilles — girafes et rhinocéros noirs — ralentissent ou suppriment la régénération des arbres et arbustes. Tous ces effets apparemment désavantageux des fortes densités locales de mégaherbivores doivent être envisagés en regard du caractère critique de certaines saisons sèches et de l'action des feux de brousse, souvent d'origine anthropique. Les mégaherbivores sont évidemment des espèces dominantes, dont les effets sur la végétation se répercutent, d'une manière jugée tantôt positivement, tantôt négativement, sur les autres espèces. Vue à long terme et à grande échelle, l'action des mégaherbivores maintient en fait la diversité des habitats, et de ce fait est favorable à l'ensemble de la communauté des herbivores de plus petite taille. Pour juger du rôle d'animaux dont le cycle de vie égale ou dépasse celui d'une vie humaine, et excède largement la durée moyenne d'un programme de recherche, j'ajouterais qu'il faut se montrer prudent; des décisions de gestion hâtives recommandant des réductions drastiques de populations là où on les juge excessives se sont en effet traduites par des modifications de l'habitat dans un sens excédant ce qui était espéré. Les mégaherbivores ne peuvent être compris que dans le long terme. Comparativement, les populations d'herbivores de taille moyenne ne sont généralement cause de dégâts à la végétation et du changement durable de celle-ci que dans des circonstances exceptionnelles, telles l'élimination des prédateurs ou la restriction des mouvements et déplacements naturels.

Le chapitre 13 analyse les relations entre la taille corporelle et la **régulation des populations**. La difficulté d'observer les mégaherbivores dans le long terme conduit à essayer, à partir de données objectives chiffrées et de quelques hypothèses de travail, de construire des modèles et d'en simuler le fonctionnement selon différents scénarios d'interactions entre les populations et leur environnement : fluctuation des biomasses animales et végétales sous différents régimes de pluie, avec ou sans possibilité d'émigration, etc..., et on confronte les courbes avec les données historiques. Pour qu'une population en expansion se stabilise, il faut qu'il y ait des mécanismes, dépendant de la densité, qui freinent cette expansion, par diminution du recrutement et/ou augmentation des pertes, et qui ajustent la population aux possibilités du milieu. L'observation et l'expérience vécue en divers lieux semblent montrer que les mégaherbivores en expansion, et singulièrement l'éléphant, ont tendance à dépasser les capacités de charge de leur habitat, entraînant ainsi sa dégradation et l'entrée du couple population-habitat dans une série d'oscillations... En fait, les populations des mégaherbivores tendent à atteindre des densités de saturation où les limitations alimentaires réduisent tout accroissement supplémentaire, essentiellement par le retardement de la période de maturité sexuelle des subadultes, et l'espacement des conceptions et naissance chez les reproducteurs. Ces mécanismes sont généralement

suffisants sans qu'on doive constater une mortalité accrue. Les mégaherbivores peuvent parfois déjà induire des changements de la végétation à des densités inférieures à la saturation; cela peut stimuler un taux plus rapide de renouvellement de la végétation, mais aussi une réduction de la masse végétale disponible en période de sécheresse accrue. L'image que l'on se fait des scénarios catastrophiques tient le plus souvent à une vision trop locale des phénomènes. La dispersion des animaux localement excédentaires peut en effet ajuster leurs densités aux ressources du moment, en jouant sur l'hétérogénéité régionale liée à la variabilité des patrons de répartition des pluies. Là où des établissements humains empêchent la dispersion et contraignent les animaux à se concentrer autour des ressources locales limitées, les mégaherbivores peuvent détruire la végétation au point d'entraîner un effondrement de leurs propres populations. À qui la faute ? Les mécanismes régulateurs de densité des mégaherbivores ne peuvent jouer qu'à des échelles régionales et non locales, et ne peuvent se comprendre que dans des perspectives à long terme. Le problème est que le principe d'exclusion réciproque de l'homme et des mégaherbivores restreint ceux-ci dans des espaces localisés bien en-deçà de leur aire spatiale normale d'évolution et de révolution de leurs populations.

Le chapitre 14 analyse les relations entre la biomasse des herbivores et les processus propres à l'écosystème : dans quelle mesure la biomasse supportée, le flux d'énergie et le cycle des nutriments évoluent-ils en fonction de la masse des animaux concernés ? Quelle est la stabilité de leur interaction dans le temps ? Combien différents ces processus seraient-ils si les mégaherbivores n'étaient pas là ? Les mégaherbivores utilisent beaucoup plus complètement la production primaire disponible que les petites espèces. Ils peuvent en effet tolérer une nourriture qualitativement moindre; la mosaïque des parcelles utilisables est répartie d'une manière beaucoup plus homogène et continue pour une grande espèce que pour une petite. On a établi que les ressources végétales disponibles pour un herbivore croissent rapidement en fonction de sa biomasse. On calcule ainsi que la nourriture disponible pour un rhino blanc avec une unité de masse corporelle de 1.350 kg est 7 fois plus importante que celle disponible pour une gazelle de Thomson d'une unité de masse de 13 kg. Elle est ainsi 20 fois plus importante pour un gnou de 200 kg que pour une ourébie de 10 kg. En-dessous de 100 kg, un herbivore est tout de suite beaucoup plus dépendant des parties vertes des feuilles des graminées. Les mégaherbivores apparaissent ainsi, relativement aux petites espèces, comme de redoutables généralistes, au point que dans la plupart des parcs nationaux africains, ils représentent 40 à 70 % de la biomasse des herbivores. Une relation existe entre la biomasse des herbivores et l'abondance des pluies, via la production primaire. En plusieurs endroits, leur biomasse est toutefois encore plus élevée que ne le prédit la relation; ce serait attribuable à la richesse minérale des sols volcaniques (Virunga et Queen Elizabeth NP) et à l'abondance des eaux de surface (Manyara et Amboseli). Les mégaherbivores sont responsables de 30 à 60 % des flux d'énergie à travers la communauté des herbivores. Si le succès est mesuré en fonction de la fraction de la production transformée en masse animale, les éléphants, rhinos et hippos, sur l'ensemble de leur domaine vital, métabolisent plus d'énergie végétale que n'importe quel ruminant physiologiquement plus spécialisé; ceux-ci se montrent toutefois plus performants sur des sites locaux de haute valeur nutritive. La richesse des sols en nutriments (azote et sels minéraux) est en proportion inverse de l'abondance des pluies, car celles-ci lessivent les sols. Les mégaherbivores maintiennent élevée la richesse locale en nutriments, en les thésaurisant dans leur forte biomasse, les soustrayant ainsi au risque d'élimination par lessivage. La restitution des fèces et de l'urine, jointe à la déstructuration des sols par le piétinement et le martelage, les rendent rapidement disponibles pour de nouvelles plantes. Les mégaherbivores contribuent ainsi pour 40 à 80 % à leur flux dans la masse totale de la communauté d'herbivores. En leur absence, c'est le feu qui est responsable de la remise en circuit, sous forme de cendres, des nutriments emprisonnés dans les végétaux, mais beaucoup d'azote est perdue par volatilisation. En réduisant la masse végétale, les mégaherbivores diminuent ainsi ces effets néfastes des feux !

L'état d'équilibre entre les populations animales et leur habitat est une vue de l'esprit qui relève davantage de la théorie écologique que de la réalité. Cet état n'est en effet le plus souvent que transitoire car tôt ou tard surviennent des facteurs de changements tels une modifications climatique, le passage d'une épidémie, un événement géologique — effondrement de terrain, éruption volcanique — qui modifient fondamentalement la structure et la dynamique des populations. Les états écologiques transitoires sont donc les plus fréquents. Nos considérations sur le surpâturage par des herbivores "excédentaires" ou sur la destruction du couvert boisé par les éléphants se fondent sur un changement récent par rapport à une situation jugée comme reflétant l'équilibre, alors que bien souvent celle-ci n'était elle-même qu'un état récent et transitoire. Ces "destructions" surviennent aussi le plus souvent pendant des périodes de forte sécheresse, entraînant des mortalités importantes chez les ongulés de moyenne et petite taille; les mégaherbivores y seraient moins sujets, et il leur incombe, pour survivre, d'exploiter ce qui reste, ce qui fait d'eux les responsables des modifications parfois durables de la structure de la végétation, qui se répercuteront sur la structure et la composition des communautés d'herbivores en reconstitution. En l'absence des mégaherbivores, c'est le feu qui joue ce rôle restructurant. Avant l'arrivée de l'homme moderne et de son cortège de massacres, les mégaherbivores jouaient sans doute un rôle essentiel dans la structuration et la dynamique des écosystèmes. Ce qu'ils nous apprennent aujourd'hui peut permettre de mieux comprendre le rôle que leurs cousins ou ancêtres pachydermes beaucoup plus nombreux au pléistocène, ont pu jouer alors.

Les trois derniers **chapitres, 15 à 17**, sont des chapitres de synthèse et de prospectives.

Le chapitre 15 essaie de comprendre les causes de l'**extinction en masse des mégaherbivores**, encore nombreux et sur tout les continents à la fin du pléistocène, alors qu'ils ne subsistent aujourd'hui que dans les régions tropicales d'Afrique et d'Asie. On incrimine généralement les changements du milieu associés aux changements climatiques à la fin de la dernière glaciation. Il a dû y avoir un déséquilibre dans la co-évolution des herbivores et des plantes. On a suggéré aussi que la mosaïque d'habitats (que l'on songe à l'amplitude écologique actuelle de l'éléphant) prévalant pendant le glaciaire a été remplacée par une zonation plus marquée de la végétation à l'holocène; ce déclin de la diversité aurait gêné les mégaherbivores dans la couverture de leurs besoins annuels. L'holocène aurait aussi été marqué par une saisonnalité plus prononcée des ressources. Les difficultés accrues rencontrées de ce fait par les mégaherbivores à ce moment s'expriment dans le fait qu'à la fin du pléistocène plusieurs espèces manifestent une tendance à la réduction de leur taille... Ces perturbations dans les périodes de transition entre périodes glaciaires et interglaciaires ne sont pas neuves toutefois, mais si, précédemment, de tels changements avaient présidé à des extinctions, ils s'étaient accompagnés du remplacement des espèces éteintes par d'autres, sans appauvrissement de la diversité des mégaherbivores. Ce qui est neuf au pléistocène final, ce sont les extinctions en masse, que les changements climatiques et de milieu ne peuvent expliquer seuls, notamment en Amérique arctique, tempérée et tropicale. Qu'est-ce qui a pu frapper aussi rapidement — le rideau tombe entre 12.000 et 10.000 ans — des espèces qui avaient une énorme aire de répartition ? le mammoth de Colombie se rencontrait de l'Alaska à l'Amérique centrale, le mammoth laineux vivait en Eurasie, de Gibraltar à l'extrême Sibérie. Or, il n'y a aucun argument pour laisser croire que les changements ont été plus importants entre la dernière glaciation et l'holocène que lors des précédents interglaciaires. Qu'y a-t-il donc de neuf ? L'Homme ! qui remonte en Eurasie avec le recul des glaciers et qui s'est répandu dans les Amériques, du Nord au Sud. En Europe, l'homme atteint la latitude 50°N il y a 50.000 ans. Les preuves les plus anciennes de la chasse au mammoth remontent à 70.000 ans, et les plus anciennes représentations de cette chasse remontent à 20.000 ans. On connaît aussi ces cultures d'Ukraine associées au mammoth où on voit les hommes vivre dans des cabanes de peaux

soutenues par des ossements de cet animal. Il y a 12.000 ans, les mammouths ont disparu de la péninsule ibérique, du sud de la Russie, et de la Chine. Leur présence est encore attestée en Suisse et en Ukraine il y a 12-13000 ans, mais à ce moment, le mammouth a disparu de ses derniers refuges en Sibérie, les prélèvements effectués par l'homme ayant dépassé les capacités de remplacement. En Amérique du Nord, l'essaimage des Amérindiens remonte à 13.500 ans et il progresse rapidement de l'Alaska vers le Sud, atteignant la Patagonie il y a 12.600 ans. D'emblée, en chasseurs expérimentés dont les techniques dérivent de la chasse pratiquée immémorialement aux mégaherbivores en Asie, ils s'attaquent aux mammouths, mastodontes et autres mégaherbivores complètement naïfs vis-à-vis de l'homme. Dès 11.500 ans avant maintenant, les restes de ces géants ne font déjà plus partie des assemblages d'ossements retrouvés dans les campements des chasseurs d'une culture d'Amérique du Nord associée à un nouveau type de pointes de pierres; ces hommes chassent désormais des animaux de plus petite taille, car c'en est fini des mégaherbivores. Dans ce continent où il n'y avait jamais eu coexistence de ces géants et de l'homme, on a pu aller jusqu'à parler d'une véritable "blitzkrieg". Finalement, en Amérique du Sud jusqu'en Patagonie, les mégaherbivores ont disparu de la scène il y a 10500 ans. Ainsi, là où l'homme et les mégaherbivores entrent en contact pour la première fois après avoir été séparés géographiquement, le premier triomphe et élimine rapidement les seconds. C'est pourtant en Asie tropicale et en Afrique, lieux d'une coexistence remontant à l'époque où l'homme en devenir n'était pas encore capable de chasser ces géants et s'est spécialisé dans l'exploitation d'espèces de plus petite taille mieux à sa mesure, que les mégaherbivores se sont maintenus jusqu'à nos jours. Il aura fallu les colonisateurs et leur avidité pour les terres, et la cupidité universelle pour l'ivoire et les soi-disant vertus aphrodisiaques des cornes de rhinocéros, et qui ont donné naissance à un braconnage "industriel", pour que ces survivants soient, à leur tour, amenés au bord de l'extinction. Avant les extinctions de la fin du pléistocène, les populations de mégaherbivores devaient avoir développé des densités à saturation, limitées seulement pas les disponibilités alimentaires; l'action conjuguée des mangeurs d'herbes et des mangeurs de feuilles devait maintenir la végétation dans un état permanent de diversité de stades de transition. Leur extinction a permis ici la fermeture des zones boisées, là la croissance des graminées plus sensibles dès lors au feu, et une modification du cycle des nutriments. Ces changements ne sont sans doute pas étrangers aux extinctions de nombreuses espèces de moyenne taille, à la même époque, d'autant plus que l'homme, privé alors de mégaherbivores, a dû reporter sur celles-ci sa pression de chasse.

Rassemblant les données exposées dans les chapitres précédents, le **chapitre 16** expose la problématique de la **conservation** des mégaherbivores aujourd'hui. Au cours de ce siècle, ils ont été conduits au bord de l'extinction; seuls l'hippopotame et l'éléphant d'Afrique ne sont pas en danger immédiat, et le rhinocéros blanc montre une belle aptitude à profiter des mesures de protection locale en Afrique du Sud. La survie de ces animaux n'a été possible que par la création de réserves. Mais cette protection même crée de nouveaux problèmes car dans leurs refuges, dans l'impossibilité où ils sont d'assurer la dispersion des effectifs excédentaires, les mégaherbivores développent des densités qui dégradent la végétation et mettent en danger l'équilibre de la communauté d'herbivores et de plantes. Les éléphants peuvent détruire le couvert boisé, les hippos et rhinocéros peuvent débarrasser le sol de la couverture herbacée et favoriser l'érosion. Cela a conduit les conservationnistes à proposer et à faire exécuter des réductions drastiques de la densité... Aujourd'hui, on envisage plutôt d'assurer la dispersion des excédents de population vers d'autres sites d'accueil en recréant un réseau de "vases communicants" que les installations humaines ne permettent plus naturellement. Mais quoi qu'il en soit, tout ces efforts seront vains s'ils sont périodiquement réduits à néant par les opérations de braconnage, qui prélèvent plus que les mégaherbivores ne peuvent remplacer et supporter. La conservation des mégaherbivores coûte et coûtera toujours plus cher : il

faut réserver des espaces à ces animaux, les surveiller, les gérer, et indemniser les Etats qui acceptent ce genre d'effort.

Le **chapitre 17** enfin, en guise d'épilogue, définit le **syndrome du méga-herbivore**, c'est-à-dire l'ensemble des caractéristiques et manifestations liées à cet état : animaux de plus d'une tonne; pratiquement invulnérables aux prédateurs; au taux de recrutement annuel de 6 à 12 %; n'atteignant la maturité socio-sexuelle que tardivement, celle-ci pouvant être reculée si les conditions alimentaires sont défavorables; capables de métaboliser une abondante nourriture de médiocre qualité et de développer de fortes biomasses s'élevant à 10 à 20 tonnes par km², et qui jouent un rôle considérable dans le flux d'énergie et le recyclage des nutriments dans l'écosystème. Leurs besoins pour l'espace et la végétation en font des concurrents directs de l'homme. Ce dernier, responsable de l'élimination de nombreuses espèces de mégaherbivores à la fin du pléistocène, a entre ses mains la survie des espèces actuelles. Il peut y réussir à condition d'y consentir le prix.

L'ouvrage se termine par une annexe détaillant les données sur la masse corporelle de tous les herbivores cités dans le texte, et une annexe fournissant toutes les données chiffrées intervenant dans le modèle de simulation de la population du rhinocéros blanc. Suivent un index et une bibliographie de 772 références, dont 16 en allemand, 5 en français et une en afrikaans. Nous nous réjouissons d'y trouver la *Monographie éthologique de l'Hippopotame* de René Verheyen et le *Recensement des Ongulés au Parc National Albert* de Bourlière et Verschueren. Nous regrettons par contre l'absence de toute référence aux introductions de l'éléphant, du rhinocéros noir et de la girafe au Parc National de l'Akagera au Rwanda.

En conclusion, ce livre est un document remarquable qui s'impose à l'attention des botanistes autant qu'à celle des zoologistes et zootechniciens, aux physiologistes, écologistes et éthologistes, aux conservateurs et gestionnaires de la faune, aux naturalistes de toutes tendances ainsi qu'aux paléontologues, paléo-anthropologues et paléo-écologistes, tant il est vrai que l'étude des mégaherbivores actuels nous éclaire sur ce qu'étaient le monde et le milieu de vie de nos ancêtres lointains.

J.-Cl. RUWET



Rhinocéros noir, Parc de l'Amboseli, Kenya, juin 1972. Photo J.C. Ruwet



Hippopotame surpris en plein jour loin de son refuge aquatique. Presqu'île de Lulama, Parc National de l'Akagera, Rwanda, 1973. Photo L. Hanon



Au détour d'un buisson, face à face avec un éléphant. Parc de l'Amboseli, Kenya, juin 1972. Photo J.-Cl. Ruwet