

**BIOMASSE DES MAMMIFERES DE FORET PLUVIALE DANS LA RESERVE DE LA LOPE,  
GABON**  
LEE J.T. WHITE

Résumé

1. Les densités de mammifères dans cinq sites de forêt pluviale de plaine semi-décidue de la réserve de la Lopé, dans le centre du Gabon, ont été estimées en utilisant des méthodes de transect linéaire standards. Les biomasses ont été calculées en utilisant des masses tirées de la littérature.

2. La biomasse totale estimée des primates diurnes, des ruminants, des potamochères, des éléphants et des écureuils dans les cinq sites variait entre 998 et 5866 kg.km<sup>-2</sup>. Les éléphants de forêt (*Loxodonta africana cyclotis* Matschie) dominaient la biomasse dans tous les sites, en constituant 52-89%, et les primates en constituaient entre 6 et 30%.

3. Des différences de densité statistiquement significatives ont été trouvées pour la plupart des espèces entre au moins deux des sites. Certaines de ces différences peuvent être liées à la structure et à la composition de la végétation, mais l'explication des autres n'est pas claire.

4. La biomasse totale était élevée. Cela était dû aux fortes densités d'éléphants, et souligne l'importance de cette espèce dans la forêt pluviale africaine. Les biomasses de primates et de céphalophes étaient plus basses que celles connues pour d'autres forêts pluviales africaines.

5. Pour comprendre les raisons des différences de biomasse de mammifères dans les forêts pluviales, il est nécessaire d'avoir des données du type de celles présentées ici pour d'autres sites du monde entier. De telles études doivent être considérées comme prioritaires, étant donné les taux actuels de destruction d'habitat, car la survie de nombreuses espèces de la forêt pluviale dépend de notre faculté à évaluer dans un futur proche les capacités d'accueil d'aires protégées de taille limitée.

Mots-clés: biomasse, forêt pluviale, *Loxodonta a. cyclotis*, primates, exploitation commerciale du bois.

Journal of Animal Ecology (1994) **63**, 499-512

**Introduction**

Les communautés de vertébrés de la forêt pluviale tropicale sont variées et dominées par les frugivores (Gautier-Hion, Emmons et Dubost, 1980; Willis, 1980; Emmons, Gautier-Hion et Dubost, 1983; Terborgh, 1983, 1986; Fleming, Breitwisch et Whitesides, 1987). Les interactions entre les espèces sont complexes, et la compétition importante (Gautier-Hion et al., 1980). Pour comprendre ces interactions, des études détaillées de l'écologie de l'alimentation et de la structure des communautés sont nécessaires. Cependant, peu d'études se sont intéressées simultanément à la biologie de plus d'un groupe d'espèces (par exemple les primates), et il existe peu d'estimations de la biomasse de la communauté animale, surtout en Afrique. Ce type d'estimations constitue pourtant indubitablement la meilleure façon d'effectuer des comparaisons entre différentes zones.

Pour les forêts pluviales de plaine en Afrique, il existe beaucoup d'estimations de densités de population pour une espèce ou un groupe d'espèces, mais il n'y a eu qu'une tentative d'estimation de la biomasse totale de mammifères (Prins et Reitsma, 1989). Prins et Reitsma ont estimé la biomasse totale de mammifères pour une forêt du sud-ouest du Gabon à 1050 kg.km<sup>-2</sup>. Les éléphants de forêt constituaient 52% de cette biomasse, ce qui suggère qu'ils jouent un rôle clé dans le fonctionnement des forêts de plaine d'Afrique (Prins et Reitsma 1989; voir aussi Wing et Buss, 1970; Kortland, 1984; Western, 1989). Cependant, ces données étaient préliminaires et peuvent ne pas être représentatives pour des espèces comme les éléphants, qui effectuent des migrations saisonnières dans la forêt de plaine (Short, 1983, White, sous presse). D'autres données du Gabon suggèrent que dans certaines zones, les céphalophes atteignent une biomasse supérieure à celle des éléphants dans l'étude de Prins et Reitsma (Dubost, 1978, 1979), tandis que dans plusieurs sites africains les primates dominent la biomasse de mammifères et peuvent dépasser à eux seuls une biomasse de 1050 kg.km<sup>-2</sup> (Oates et al., 1990).

Cette étude visait à estimer les contributions relatives des éléphants et des autres espèces à la biomasse totale de mammifères dans la réserve de la Lopé, Gabon, pour: i) estimer si la dominance des éléphants est la norme dans les forêts pluviales d'Afrique centrale; ii) permettre des comparaisons avec d'autres sites africains pour lesquels existent des données; iii) apporter des données de base permettant d'évaluer les causes de variation de biomasse des mammifères de forêt pluviale tropicale, quand des données existeront pour d'autres sites. Les densités de population ont été estimées pour les primates diurnes, les ruminants, les potamochères, les éléphants et les écureuils dans cinq sites d'étude, avec des techniques de recensement par transects linéaires standards. Les recensements ont été faits régulièrement

pendant deux périodes d'étude de 14 mois, de février 1989 à mars 1990 et de juin 1990 à juillet 1991, pour obtenir des résultats représentatifs pour les espèces sujettes à des migrations saisonnières. Les raisons des différences de densité de population entre les sites sont discutées, et les estimations de biomasse comparées avec les données d'autres forêts pluviales africaines.

### Zone d'étude

L'étude a été menée dans la réserve de la Lopé, au centre du Gabon, à la Station d'Etudes des Gorilles et des Chimpanzés (SEGC) à 0°10'S, 11°35'E, et à la concession d'exploitation du bois de la Société Forestière du Gabon (SOFORGA) à 0°25'S, 11°25'E. La Lopé est la plus étendue des aires protégées au Gabon, et la chasse y est interdite (Tutin et Fernandez 1987). La pluviométrie moyenne annuelle à la SEGC est de 1506 mm (1984-92), bien qu'il y ait des variations inter-annuelles considérables d'importance et de répartition des pluies. Une baisse importante de la pluviométrie en juillet et août forme la "grande saison sèche", caractéristique du cycle annuel, mais son point de départ et sa durée varient; les mois de décembre à février sont généralement secs, mais ne permettent pas de définir de réelle deuxième saison sèche. Les températures varient peu au cours de l'année, mais les moyennes mensuelles maximum et minimum sont plus basses durant la grande saison sèche, variant de 20-23°C à 26-33°C sur 7 ans.

La majorité de la réserve est couverte de forêt pluviale tropicale mature semi décidue???, mais il y a 300 km<sup>2</sup> de savane et de mosaïque de forêt-savane sur les bordures est et nord (figure 1; voir aussi les photographies aériennes dans Harrison et Hladik, 1986). La végétation de la savane a été décrite en détail par Descoings (1974). La savane est située sur une bande de 10-15 km environ de large le long de l'Ogooué au nord de la réserve, et à l'ouest de l'Offoué le long de la bordure est (figure 1). Près de l'Ogooué, la savane est pratiquement continue, parsemée de forêts-galeries dans les thalwegs et sur quelques versants de vallées. Plus au sud, la proportion savane/forêt diminue, et à plus de 15 km au sud de l'Ogooué, les parcelles de savanes sont en général isolées dans la forêt.

Cinq sites d'étude ont été choisis (figure 1), sur la base de leur exploitation passée, pendant une étude des effets de l'exploitation commerciale mécanisée du bois sur la végétation de la forêt et la faune à la réserve de la Lopé (White, 1992). Dans le site 1, un transect de 1 km établi précédemment pour un recensement botanique (Williamson 1988) a été étendu à 5 km. Dans les autres sites, des rectangles de 5 x 1 km ont été dessinés sur la carte, suivant une direction perpendiculaire aux cours d'eau???, de façon à obtenir un échantillon représentatif de tous les types de végétation (Norton-Griffiths 1978). Un transect linéaire de 1 m de large et 5 km de long suivant le cap compas a été placé au hasard dans le rectangle d'étude (en utilisant un tableau de nombres au hasard pour sélectionner un nombre entre 0 et 1000 permettant de placer le point de départ le long de la limite de 1 km du site d'étude) (figure 1).

Quatre types de végétation principaux existent dans les sites d'étude:

1. Forêt colonisatrice, dans laquelle deux espèces, *Aucoumea klaineana* Pierre (Burséracées) et *Lophira alata* Banks ex Gaertn. (Ochnacées) représentent jusqu'à 80% des individus. Ces espèces, avec *Sacoglottis gabonensis* (Baill.) Urb. (Humiriacées) sont les colonisateurs de savane les plus communs à la Lopé, et ce type de forêt reflète la recolonisation récente des savanes. La végétation au sol est assez éparse, avec quelques espèces de Poacées et des bouquets de Marantacées et de Zingibéracées. La canopée est discontinue au départ???, puis s'épaissit avec le vieillissement de la forêt.

2. Forêt à Marantacées, qui tend à être associée avec la forêt colonisatrice et représente la deuxième phase de succession dans la transition entre la savane et la forêt mature (Letouzey, 1968; De Foresta, 1990). La diversité spécifique est supérieure à celle de la forêt colonisatrice, et est dominée par des Burséracées, Sterculiacées, Mimosacées, Ochnacées et Césalpiniacées, dont une espèce récemment décrite, *Cola lizae* N. Hallé (Sterculiacées), qui constitue jusqu'à un quart de tous les individus de plus de 10 m de dbh (Hallé, 1987). Les espèces dominantes en termes d'aire de base sont (par ordre décroissant) *Aucoumea klaineana*, *Cola lizae*, *Lophira alata*, *Pentaclethra macrophylla* Benth. (Mimosacées) et *Dacryodes buettneri* (Engl.) H.J. Lam (Burséracées). La végétation au sol est abondante et dominée par *Haumania liebrechtsiana* (De Wild et Th. Dur.) J. Léon (Marantacées), *Megaphrynium* spp. (Marantacées) et *Aframomum* sp.? nov. (J. Lock, comm. pers.) (Zingibéracées), qui, combinés, atteignent des densités de tige de presque 80 000 ha<sup>-1</sup> (Rogers et Williamson, 1987), et forment des fourrés qui peuvent atteindre 10 m de hauteur autour des arbres. La couverture de la canopée est d'environ 85%.

3. Forêt à canopée fermée, qui a une diversité spécifique encore plus importante, et une composition spécifique différente de celle de la forêt à Marantacées. Les familles dominantes sont les Burséracées, Césalpiniacées, Olacacées, Myristicacées et Euphorbiacées, et les espèces les plus importantes en termes d'aire de base sont *Aucoumea klaineana*, *Dacryodes buettneri*, *Scyphocephalum ocochoa* Warb. (Myristicacées), *Santiria trimera* (Oliv.) Aubr. (Burséracées) et *Coula edulis* Baill. (Olacacées). La végétation au sol est éparse et dominée par des buissons de la famille des Rubiacées. Les comptages de

tiges de Marantacées et Zingibéracées combinées donnent moins de 10 000 ha<sup>-1</sup>. La couverture de la canopée est d'environ 95%.

4. Forêt à *Sacoglottis*, similaire à la forêt à canopée fermée, mais *Sacoglottis gabonensis*, qui est absent de celle-ci, est une des espèces dominantes. Comme nous l'avons précisé plus haut, cette espèce est une colonisatrice de savane à la Lopé, et par endroits elle colonise les savanes en peuplements purs, mais ne se régénère pas sous une canopée fermée. Dans les forêts à *Sacoglottis*, on ne trouve que de grands individus de cette espèce, et cela semble refléter la colonisation des savanes dans le passé (White 1992). Ce type de forêt est décrit en détail par Reitsma (1988).

Figure 1: localisation de la réserve de la Lopé et des transects.

Rivières

Savanes

Limites de la réserve/transects (TR)

La végétation le long du transect 1 était dominée par la forêt à Marantacées, mais la forêt colonisatrice constituait jusqu'à 10% de la surface de la zone. Les 3700 m du début du transect 2 étaient de la forêt à *Sacoglottis*, le reste du transect de la forêt à canopée fermée. Les transects 3 et 4 étaient de la forêt à canopée fermée. Le transect 5 était environ à moitié dans la forêt colonisatrice, à moitié dans la forêt à Marantacées.

Les sites 1, 2 et 4 avaient été exploités mécaniquement pour le bois il y a environ 25, 3 et 15 ans respectivement avant cette étude. Cependant, l'exploitation forestière au Gabon est de faible intensité, détruisant 5-10% de la forêt (Wilks, 1990), et la composition spécifique de ces sites était peu altérée.

## Méthodes

### Méthodes de recensement

Des méthodes de transect linéaire (Burnham, Anderson et Laake 1980) ont été utilisées pour estimer les densités de mammifères. Les recensements d'animaux commençaient entre 06h30 et 09h30. S'il pleuvait sans discontinuer pendant plus de 15 minutes, le recensement était abandonné, car le bruit de l'eau sur les feuilles et les réponses comportementales des mammifères à la pluie auraient pu altérer la probabilité de les détecter. Sur le site 1, les recensements successifs étaient faits dans des sens opposés, mais dans les autres sites cela n'était pas possible. Les recensements étaient faits dans chaque site au moins une fois par mois à des intervalles d'un mois et, lorsqu'il y avait suffisamment de temps, des recensements supplémentaires étaient faits. Des recensements successifs sur le même site n'étaient jamais effectués à moins de 3 jours d'intervalle. Pendant les recensements mensuels réguliers, les données étaient prises pour toutes les observations de mammifères (la collecte de données était identique à celle décrite pour les recensements à un seul observateur par Whitesides et al., 1988), et de plus, des comptages standards de crottes d'éléphants et de céphalophes (Barnes et Jensen, 1987; Koster et Hart, 1988) et de nids de grands singes (Tutin et Fernandez, 1984) étaient effectués simultanément. Pendant ces recensements, la vitesse de déplacement moyenne était de 0,5-0,75 km.h<sup>-1</sup>. Pendant les autres recensements, seules des données sur les observations de mammifères étaient prises, et la vitesse moyenne de déplacement était de 1,0-1,2 km.h<sup>-1</sup>. Le tableau 1 liste le nombre de recensements effectués pour chaque site. Le tableau 2 liste toutes les espèces rencontrées pendant ces recensements.

Tableau 1: nombre de recensements effectués par site d'étude

Nombre de recensement au

### Estimations de densité et de biomasse d'après les données des recensements

Les densités ont été estimées par la méthode de distance d'observation effective de Whitesides et al. (1988). Beaucoup des espèces étudiées vivent en groupes, ce sont donc des groupes qui étaient détectés par l'observateur, et pour lesquels les données ont été prises. Il n'a pas été possible d'estimer de façon fiable la position du centre du groupe, car seuls quelques individus étaient visibles, et les membres du groupe étaient souvent répartis sur une grande surface. Quand la dispersion du groupe pouvait être déterminée de façon fiable, elle était notée, et d'après ces données et l'expérience d'autres chercheurs de la SEG, la dispersion typique du groupe a été estimée pour chaque espèce. Les mesures individuelles de distance perpendiculaire par rapport au transect ont été converties en estimations pour des groupes en suivant le protocole de Whitesides et al. (1988). Les céphalophes étaient souvent "levés" et détectés par les cris d'alarme et le bruit qu'ils faisaient en courant. Il était généralement possible d'estimer la localisation de l'endroit d'où ils avaient été levés, mais pas toujours d'identifier l'espèce, donc les données

de recensement pour les observations et les fuites de céphalophes ont été groupées, et un chiffre global calculé.

La disparition des nids et des crottes a été suivie pour déterminer s'il était nécessaire d'ajuster les données pour des comptages mensuels. Des 57 et 84 sites de nids frais de gorilles et de chimpanzés suivis depuis les transects, trois et deux respectivement ont disparu en un mois. Tout site de nids frais rencontré sur un transect entre les recensements mensuels était noté et cartographié; un site de nids de chimpanzés trouvé entre des recensements mensuels sur le transect 1 avait disparu au moment où le comptage mensuel des nids devait être réalisé, mais cette disparition a été exceptionnelle, et il était supposé que tous les sites de nids visibles construits pendant le mois précédent étaient détectés pendant les recensements. Les gorilles et les chimpanzés construisent chaque nuit un nid par individu indépendant (Tutin et Fernandez, 1984). La densité des groupes de grands singes a été donnée par:

$$D = N_d/T \quad \text{eqn 1}$$

avec  $D$  la densité d'animaux (groupes.km<sup>-2</sup>),  $N_d$  la densité de groupes de nids (sites de nids.km<sup>-2</sup>) et  $T$  le temps entre les recensements en jours.

Sur les 1164 crottes d'éléphants suivies toutes les 2 semaines jusqu'à ce qu'elles disparaissent, 1151 (99%) ont duré 3 semaines et 1025 (88%) 5 semaines. Il a donc été supposé que toutes les crottes d'éléphants déposées chaque mois dureraient assez longtemps pour être comptées, car le nombre qui disparaissait était faible. Les crottes de céphalophes petits, moyens (appelés ici céphalophes rouges, d'après leur couleur) et grands peuvent être distinguées sur le terrain (Koster et Hart 1988). Sur 15 tas de crottes de céphalophes rouges suivis quotidiennement pendant la saison des pluies, la durée moyenne était de 4,3 jours. Pendant la saison sèche, de nombreuses crottes dureraient 2 mois ou même plus, et à cause de cette grande variation, les comptages de crottes de céphalophes pendant la saison sèche ont été exclus de l'analyse.

Pour calculer les densités d'animaux d'après les comptages de crottes, le taux de défécation et la vitesse de disparition des crottes de chaque espèce doivent être connus. Dans la végétation de la forêt pluviale, les conditions d'observation sont mauvaises, et il est rarement possible d'avoir des estimations fiables des taux de défécation, qui de plus peuvent varier avec l'alimentation (Barnes, 1982; Koster et Hart, 1988), et donc avec la localité et la saison. La vitesse de disparition des crottes varie également avec la saison (Wing et Buss, 1970; Wiles, 1980; Jachmann et Bell, 1984). Les comptages de crottes ont donc été utilisés comme indices d'abondance pour vérifier la fiabilité des densités calculées d'après les observations, et pour tester les différences statistiquement significatives entre les sites, plutôt que pour calculer directement des densités.

Tableau 2: taille moyenne des groupes et masse des individus. La taille des groupes est soit calculée d'après les données de la Lopé, soit estimée (e)

\* les observations de ces trois espèces ont été groupées pour le calcul des tailles de groupe, car les espèces n'ont pas toujours pu être identifiées.

\*\* Estimation, car aucun chiffre disponible.

Masses de: Gautier-Hion et Gautier (1974); Haltenorth et Diller (1977); Jungers et Susman (1984); Harrison (1988); Koster et Hart (1988). Voir le texte pour le protocole du calcul de la masse moyenne.

Réunion de données et tests statistiques des différences de densités d'animaux entre les sites

Le critère de différence statistiquement significative était  $P < 0,05$  dans tous les cas, et les tests étaient two tailed???. Avant de réunir des données de recensements effectués à des vitesses différentes, ces données ont été testées pour voir les différences de nombre d'observation pour chaque espèce. Il n'y avait pas d'effet détectable de la vitesse de recensement (test de Wilcoxon matched-pairs signed-ranks???,  $P < 0,05$  dans tous les cas). Les distances de détection du premier individu vu ont été comparées pour les espèces pour lesquelles il y avait suffisamment de données pour les deux vitesses de recensement, pour vérifier si l'efficacité de l'observateur était constante (ANOVA Kruskal-Wallis one way???,  $P < 0,05$  dans tous les cas). Pour tester l'effet de la période de la journée, la distribution attendue des observations pendant les recensements aux deux vitesses a été évaluée, en supposant que le nombre d'observations par intervalle d'une heure était directement proportionnel au temps total d'échantillonnage pendant cet intervalle. La taille des échantillons n'était pas suffisante pour faire cela pour toutes les espèces sur chaque transect, donc les données pour tous les primates et pour toutes les espèces ont été groupées et testées pour chaque transect (Kolmogorov-Smirnov one-sample test???,  $P < 0,05$  pour toutes les espèces sur le transect 2 à 1,0-1,2 km.h<sup>-1</sup> et pour les primates sur le transect 4 à 1,0-1,2 km.h<sup>-1</sup>,  $P > 0,05$  pour tous les autres). Les

données des deux types de transects ont donc été groupées, et aucune correction pour prendre en compte la période de la journée n'a été estimée nécessaire.

La distance de détection au premier individu observé et au centre des groupes de nids de grands singes a été comparée selon les sites, quand la taille de l'échantillon le permettait. Une ANOVA de Kruskal-Wallis one-way a donné  $P < 0,05$  dans tous les cas; les observations de tous les transects ont donc été combinées pour calculer des distances d'observation effectives spécifiques de chaque espèce. Comme il n'y avait pas de différence significative dans les distances d'observation des groupes, des individus et des nids selon les sites, les taux de rencontre bruts ont été utilisés pour tester les différences statistiques entre les sites. Comme la végétation au sol variait selon les sites, les comptages de crottes dans les sites ayant une bonne visibilité ont été ajustés vers le bas pour être comparables avec les sites ayant une moins bonne visibilité, en utilisant des distances d'observation effectives calculées par la méthode de Whitesides. Le tableau 3 donne les distances de détection calculées par la méthode de Whitesides et al. (1988).

Des échantillonnages répétés sur transects doivent suivre une distribution de Poisson (Burnham et al., 1980). Les taux de rencontre (observation) pour chaque espèce, pour les crottes et pour les groupes de nids ont été testés pour voir s'ils différaient significativement d'une distribution de Poisson, en utilisant un test du *chicarré goodness-of-fit* (Ludwig et Reynolds, 1988). Les observations d'animaux, de groupes et de groupes de nids suivant une distribution de Poisson, on a effectué des tests de statistiques paramétriques sur la racine carrée des données. Les crottes étaient distribuées de façon éparse dans le temps et dans l'espace et ne suivaient pas une distribution de Poisson, elles ont donc été testées selon des tests non paramétriques. Une one-way ANOVA with Tuskegee multiple comparisons (Sokal et Rohlf, 1981) a permis de tester les différences de taux de rencontre pour chaque espèce selon les sites, sauf pour les comptages de crottes qui ont été testés en utilisant une ANOVA one-way Kruskal-Wallis (Siege et Castellan, 1988).

Tableau 3: estimations de la dispersion moyenne des groupes et de la distance de détection en mètres

#### Calcul de la biomasse

Pour calculer les densités des individus des espèces vivant en groupes, et donc leur biomasse, on doit connaître la taille moyenne des groupes et la masse d'un individu "moyen". Les comptages de groupes de petits singes ayant rarement été possibles, les données collectées pendant cette étude ont été combinées avec des comptages de groupes effectués dans la zone d'étude principale de la SEGC par d'autres chercheurs (R. Ham, et C.E.G. Tutin, données non publiées). Les comptages de groupes inclus dans cette analyse sont ceux pour lesquels l'observateur était sûr que tous les individus du groupe avaient été détectés, et pour lesquels le lieu était suffisamment éloigné de groupes ayant été comptés auparavant, pour être certain qu'un groupe donné n'était pas représenté plus d'une fois. Pour les grands singes, la taille du groupe était estimée égale à la taille moyenne des groupes de nids. Cela signifie que les individus trop jeunes pour construire un nid et qui dorment avec leur mère ont été oubliés (Tutin et Fernandez, 1984), mais ces individus ne représentent qu'une faible partie de la biomasse. De bonnes données sur la taille des groupes d'éléphants étaient disponibles pour la Lopé (White et al., 1993). Pour les céphalophes et les écureuils, les observations concernaient généralement un (parfois deux) individus, et les données des recensements étaient utilisées pour calculer le nombre moyen d'individus rencontrés chaque fois. Pour les buffles, la moyenne d'un nombre limité de rencontres dans la forêt a été utilisée.

Les masses corporelles ont été tirées de la littérature. La masse d'un individu moyen a été calculée comme suit. Pour *Cercopithecus* spp. et *Cercocebus albigena*, un individu moyen était supposé peser 75% de la masse d'une femelle adulte (Oates et al., 1990). Pour *Colobus satanus*, la composition des groupes était supposée identique à celle de *Colobus polykomos*, rapportée par Oates et al. (1990), et la masse d'un individu a été calculée en suivant leur protocole. Pour *Mandrillus sphinx*, la composition du groupe suit celle donnée par Hoshino et al. (1984) au Cameroun, les mâles subadultes supposés peser la masse des femelles adultes, et les juvéniles supposés peser la moitié de la masse des femelles (Oates et al., 1990). Pour les grands singes, il était supposé qu'il y avait deux juvéniles de la moitié de la masse d'une femelle pour chaque mâle et femelle. Pour les éléphants, le rapport était supposé être un mâle, une femelle et deux juvéniles et demi de la moitié de la masse d'une femelle (White et al., 1993). Pour les ongulés, le rapport était d'un juvénile de la moitié de la masse d'un adulte pour deux adultes. Pour *Potamochoerus porcus* et pour les écureuils, le rapport était supposé être d'un juvénile pour un adulte. La masse moyenne des mâles et des femelles était utilisée quand elle était disponible, et quand on n'a trouvé dans la littérature que des limites inférieures et supérieures, la moyenne des limites était supposée représentative. Le tableau 2 présente les données de taille moyenne des groupes et de masse utilisées.

Il a été impossible d'avoir un intervalle de confiance de 95% pour les densités de groupes en utilisant la méthode tirée de Whitesides et al. (1988), car les variances de la dispersion des groupes et des distances de détection n'ont pas pu être calculées. Nous n'avons pas pu non plus calculer d'intervalle de confiance de 95% pour la masse d'un individu "moyen" d'après la littérature. La densité d'individus selon la méthode de Whitesides a été calculée comme un chiffre unique, et les biomasses étaient le produit des densités individuelles par les poids d'un individu moyen. Pour les céphalophes, la densité globale calculée par les données de fréquence d'observation et de fuite ont été converties en densités par espèce en supposant que le rapport réel *Cephalophus monticola* : céphalophes rouges : *Cephalophus sylvicultor* : *Hyemoschus aquaticus* était équivalent à celui des individus identifiés.

## Résultats

### Estimations de densité

Le tableau 4 donne le taux de rencontre moyen de groupes ou d'individus, de nids et de crottes (corrigés d'après les différences de visibilité selon les sites) pour chaque espèce et chaque site. Les espèces (ou groupes) pour lesquelles des différences statistiques de taux de rencontre ont été détectées sont mises en gras. Des différences statistiques ont été détectées entre deux sites au moins pour la majorité des espèces. Les taux de rencontre étaient généralement élevés dans les sites 1 et 5, élevés pour les petits singes dans le site 4, et généralement bas dans les sites 2 et 3.

Le tableau 5 donne les densités de groupes (quand cela est approprié) et d'individus pour chaque espèce et chaque site, calculées d'après les données du tableau 4 et les valeurs des tableaux 2 et 3. Le tableau 6 donne les valeurs de biomasse calculées d'après les densités du tableau 5. Il y avait beaucoup de variation entre les sites, à la fois en termes de biomasse de chaque espèce, et en termes de biomasse totale. Les éléphants dominaient la biomasse, comptant pour 89, 74, 52, 66 et 82% de la biomasse totale dans les sites 1 à 5 respectivement. Les primates représentaient 6, 10, 30, 13 et 9% du total dans les cinq sites.

## Discussion

### Fiabilité des estimations de biomasse

Les méthodes de recensement par transect linaires utilisées dans cette étude ont donné des estimations de densités de primates (Whitesides et al., 1988) et d'ongulés ((Koster et Hart, 1988) raisonnables pour une forêt pluviale tropicale d'Afrique. Cependant, d'après certaines études, cela n'est pas toujours le cas, car on a démontré qu'il y a des sur- ou sous-estimations constantes pour certaines espèces ou groupes d'espèces (par exemple, Anon, 1981; Butynski, 1990; Defler et Pintor, 1985). L'échec de cette technique peut résulter du fait que l'espèce étudiée ne suit pas les diverses hypothèses (Burnham, Anderson et Laake, 1980) fondamentales au recensement par transect linéaire (par exemple, Defler et Pintor, 1985), ou du fait que la surface recensée est mal estimée (par exemple, Whitesides et al., 1988). Whitesides et al. (1988) ont discuté l'application de l'échantillonnage par transects linéaires pour les estimations de densité de primates en Afrique de l'Ouest, et ont comparé diverses méthodes pour calculer la surface échantillonnée (voir aussi Burnham et al., 1980; Janson??? et Terborgh, 1980; Heyes et Buckland, 1983; Buckland, 1985; Brockelman et Ali, 1987).

Le recensement par transect linéaire est une technique d'échantillonnage et, comme pour tout échantillonnage, il y aura une certaine variabilité dans les résultats. La précision, et donc la résolution de l'échantillon dépendront de l'intensité??? de l'échantillonnage et du degré de variabilité entre les recensements; la résolution de différences de moins de 25-50% environ est généralement impossible si on ne fait pas un nombre de recensements répétés très élevé, et donc irréaliste, (par exemple, Janson et Terborgh, 1980; Anon, 1980; Skorupa, 1988). Ainsi, les différences de densité estimée entre des sites qui n'étaient pas statistiquement significatives dans cette étude peuvent ne pas avoir de sens biologiquement. Quand des recensements ne se basent que sur l'estimation des traces laissées par les animaux pour calculer des densités, plutôt que sur les observations des animaux eux-mêmes, d'autres sources d'erreur sont introduites, bien que la taille des échantillons augmente généralement, ce qui améliore la résolution statistique, voire même la précision des estimations de densité. Pour calculer les densités, il est préférable d'entreprendre des études de long terme qui permettent de déterminer des densités véritables en identifiant tous les individus qui utilisent une surface donnée (par exemple, Anon, 1981; Johns, 1985; Butynski, 1990), mais lorsque cela n'est pas possible, les recensements par transects linéaires sont la meilleure alternative dans un environnement de forêt tropicale, tant que l'on garde leurs limites à l'esprit.

L'intensité des échantillonnages dans cette étude a été suffisante pour montrer des différences statistiques entre deux sites ou plus pour l'abondance des *Cercopithecus* spp. et de *Cercocebus albigena*, mais les taux de rencontre de *Mandrillus sphinx* ont été bas, donc les densités pour cette espèce doivent être considérées comme provisoires (ainsi que pour *Potamochoerus porcus*). Le taux de rencontres pour

*Gorilla gorilla* et *Pan troglodytes* a été bas, donc les comptages de nids, pour lesquels la taille de l'échantillon était plus grande, ont été utilisés pour calculer les densités, et sont considérés comme plus précis pour détecter des différences statistiques entre les sites. Pour les éléphants et les céphalophes, les densités ont été calculées d'après les fréquences d'observation, mais les comptages de crottes qui représentaient de plus grands échantillons ont été très utiles pour détecter des différences statistiques. Les comptages de céphalophes effectués la nuit à l'aide d'une lampe frontale donnent de plus hautes fréquences d'observation, car la réflexion de la lumière par les yeux facilite la détection, et parce que les céphalophes s'immobilisent dans la lumière (S. Lahm, comm. pers.), donc les chiffres obtenus dans cette étude peuvent être des sous-estimations pour ces espèces, bien que l'inclusion de tous les individus levés doive contrebalancer ce problème. Les écureuils, qui passent peut-être plus de temps cachés que les grands mammifères recensés ont sans aucun doute été sous-estimés dans cette étude.

Tableau 4: taux de rencontre moyen pour les cinq transects

\* Solitaires; (d)= comptages de crottes; (n) = comptages de nids; P = présent mais non observé pendant les recensements; MER = taux moyen de rencontre; n = nombre total d'observations; SE = Erreur Standard

Les espèces en gras sont celles qui montrent une différence significative de taux de rencontre entre deux sites au moins.

\*\* Chaque paire indique une différence statistique entre ces deux sites.

Tableau 5: densités des individus et des groupes pour les cinq sites à la Lopé

\* Solitaires; (n) = comptages de nids; P = présent à moins de 0,05 individus.km<sup>-2</sup>; MER = taux moyen de rencontre; n = nombre total d'observations; SE = Erreur Standard

\*\* Pas d'observation notée - la densité est équivalente au rapport entre le nombre de crottes comptées sur ce transect et celui du transect 1.

Tableau 6: biomasse estimée pour chaque espèce pour chaque site d'étude

P = présent mais non observé pendant les recensements

#### Comparaison entre les sites

Les éléphants dominaient la biomasse, et les différences de biomasse totale entre les sites étaient largement dues aux différences de densités d'éléphants. Les densités d'éléphants de forêt à la Lopé changent de manière marquée au cours de l'année (White, sous presse), mais les biomasses données ici ont été basées sur au moins 17 mois de données, et ne sont donc probablement pas biaisées par ces mouvements. Les densités étaient les plus hautes dans les sites 1 et 5. Dans ces sites, la forêt à Marantacées a beaucoup de Marantacées et de Zingibéracées, qui sont des sources de nourriture importantes pour les éléphants (White et al., 1993), et représentent une ressource disponible toute l'année, contrairement aux fruits, et qui jouent probablement un rôle clé (sensu Leighton et Leighton, 1983) dans leur régime alimentaire (White et al., 1993). Les éléphants utilisent les zones de savane proches, mais celles-ci ne semblent pas constituer un habitat recherché, avec des densités moyennes de 0,02 individus.km<sup>-2</sup> (White et al., 1993). Les différences entre les sites 1 et 5 sont dues aux différences de proportion de forêt colonisatrice, qui contient peu de nourriture pour les éléphants. Dans le site 2, les densités d'éléphants dépassaient 4 individus.km<sup>-2</sup> dans la forêt à *Sacoglottis* pendant les trois mois durant lesquels les fruits murs de l'espèce la plus importante, *Sacoglottis gabonensis*, aliment très recherché (White et al., 1993) étaient disponibles, mais pendant le reste de l'année, les densités étaient comparables à celles des forêts à canopée fermée dans le site 3 adjacent (White, sous presse). Les densités dans la forêt à canopée fermée du site 4 étaient élevées, comparées à celles du site 3 (bien que de manière non statistiquement significative), peut-être à cause de la proximité de ce site par rapport à des zones de forêt à Marantacées.

La biomasse de primates était dominée par *Colobus satanus*, *Cercopithecus nictitans*, *Mandrillus sphinx* et *Gorilla gorilla*. L'écologie alimentaire des gorilles a été étudiée pendant les dix dernières années à la Lopé (par exemple, Williamson et al., 1990; Tutin et al., 1991). Les plantes herbacées de la famille des Marantacées et des Zingibéracées forment une partie importante de leur régime alimentaire et, comme pour les éléphants, certaines de ces espèces jouent un rôle clé dans leur alimentation (Tutin et al., 1991). Les sites 1 et 5 ont été placés dans la forêt à Marantacées, où les densités de ces plantes sont élevées (Rogers et Williamson, 1987; Williamson, 1988; White, 1992), ce qui explique sans doute la plus grande biomasse de gorilles dans ces deux sites. De plus, les arbres du genre *Uapaca*, qui se trouvent à des

densités inhabituellement élevées près des rivières qui coulent dans le site 5, sont la cause de densités de gorilles élevées aux périodes où ils ont des fruits murs.

Il n'y a pas encore suffisamment de données sur l'écologie des autres espèces de primates recensées pour expliquer les différences de populations entre les sites (cf. Skorupa, 1988), mais de telles données sont collectées actuellement (R. Ham, comm. pers.), et cela sera possible dans le futur. *Mandrillus sphinx* est généralement rencontré en grands groupes qui dépassent parfois 400 individus (SEGC, données non publiées), mais ces rencontres sont rares, et les données de recensements ne sont basées que sur 10 groupes et neuf mâles solitaires. Dans le site 5, aucun groupe n'a été vu pendant les recensements, mais en plusieurs occasions des groupes ont été rencontrés en revenant d'un recensement ou en effectuant d'autres travaux sur le transect. Des données préliminaires de la SEGC suggèrent que *Mandrillus sphinx* a un grand domaine vital, et donc que des différences de taux de rencontre dans une aire restreinte n'ont sans doute pas de sens (SEGC, données non publiées; voir aussi Harrison, 1988).

White (1992) a entrepris des recensements de faune pendant un an avant et après l'exploitation commerciale du bois sur le site 3. Seuls les chimpanzés ont montré un changement d'abondance statistiquement significatif après l'exploitation, les densités déclinant de façon nette. Dans le site 2 adjacent, qui avait été exploité trois ans auparavant, les densités de chimpanzés étaient particulièrement basses, et cela était probablement dû à l'exploitation, plutôt qu'à des différences de composition de la forêt (voir aussi Tutin et Fernandez, 1984; Skorupa, 1988).

Les densités de céphalophes étaient généralement basses, et il n'y avait pas de différence statistiquement significative dans les fréquences d'observation entre les sites. Pour les céphalophes rouges, les comptages de crottes suggèrent des différences statistiques, mais elles étaient contraires aux tendances indiquées par les observations, et les nombres élevés de crottes dans les sites 1 et 5 peuvent être dus au fait que les céphalophes avaient tendance à emprunter les transects quand ils passaient dans des fourrés denses de Marantacées. Les densités de *Cephalophus sylvicultor* étaient élevées dans les sites 1, 4 et 5. Cette espèce est souvent vue en savane, et les densités sont élevées dans la mosaïque de forêt-savane par rapport à celles de la forêt continue (SEGC, données non publiées), ce qui suggère que pour cette espèce la proximité par rapport à la savane est le déterminant majeur de la biomasse en forêt. Cela est probablement vrai aussi pour les buffles, bien qu'à cause de la faible taille de l'échantillon aucune différence statistique n'ait été détectée. Les buffles ne semblent pénétrer profondément en forêt qu'à la faveur des grands cours d'eau (obs. pers.) ou des pistes d'exploitation forestières (Prans et Reitsma, 1988; obs. pers.).

Comme pour *Mandrillus sphinx*, les densités de *Potamochoerus porcus* sont basées sur un nombre limité d'observations, et les différences dues peut-être à une intensité d'échantillonnage insuffisante. Sur le site 4, les rencontres avec *Potamochoerus porcus* étaient particulièrement fréquentes quand les noix d'une espèce d'arbre commune, *Coula edulis*, sont mures et sont consommées en grandes quantités, mais cela ne se voit pas dans les données de recensement, car les auditions et les rencontres n'ont généralement pas été faites pendant les recensements.

#### Comparaisons avec d'autres zones

Les densités d'éléphants dans les forêts africaines sont en moyenne de 0,2-0,4 km<sup>-2</sup>, bien que par endroits elles soient plus élevées (Short, 1983; Roth, Merz et Steinhauer, 1984; Merz, 1986a, b; Fay, 1991; Barnes et al., 1993). Même avec ces densités comparativement peu élevées, les éléphants représentent une partie majeure de la biomasse de mammifères (Prins et Reitsma, 1989). La densité trouvée pour le site 1 était plus haute que celle obtenue dans de nombreuses zones de savane (voir Douglas-Hamilton, 1972), où la biomasse de mammifères est généralement plus haute que dans la forêt pluviale. Des densités d'éléphants similairement élevées ont été notées dans d'autres zones ayant beaucoup de Marantacées et de Zingibéracées (Carroll, 1986), ce qui suggère que ces forêts sont particulièrement favorables.

Les densités de primates trouvées dans cette étude étaient plus basses que celles du nord-est du Gabon (Gautier et Gautier-Hion, 1969; Gautier-Hion et Gautier, 1974; Sourd, 1983, résumé dans Harrison et Hladik, 1986), et pour un autre site de la Lopé, situé à environ 5 km au nord-est du site 4 (Harrison et Hladik, 1986), où la biomasse totale de primates estimée atteignait 445-615 et 575-875 kg.km<sup>-2</sup> respectivement. Cependant, ces sites ont été sélectionnés pour des recherches sur les primates, sans doute car ils y étaient abondants, et cela peut conduire à une surestimation de leur abondance représentative (Butynski, 1990). Oates et al. (1990) ont passé en revue les données existantes et discuté des raisons des différences de biomasse de primates pour des sites en Afrique et ailleurs. Ils ont conclu que la composition spécifique, le comportement saisonnier et l'hétérogénéité structurelle de la végétation interagissent avec la pédologie, d'autres éléments de la faune et des facteurs historiques pour influencer la



structure et le fonctionnement des communautés de primates. En Afrique et ailleurs, la majorité de la variation de la biomasse des primates est due à la différence d'abondance des espèces de Colobinés (Oates et al., 1990), qui atteignent une biomasse de 1875-2948 kg.km<sup>-2</sup> à Kibale en Ouganda (Struhsaker, 1975). A la Lopé, on ne trouve que *Colobus satanus*, et les densités de cette espèce n'approchent pas celles d'autres Colobinés dans certaines forêts africaines (Struhsaker, 1975; Oates et al., 1990; Bourlière, 1985).

Butynski (1990) a étudié deux populations de *Cercopithecus mitis* Wolf à Kibale et en a conclu que les différences marquées de densités de population dans deux zones distantes de 10-15 km étaient probablement dues à un événement historique inconnu (tel qu'une maladie), car une population semblait limitée par la nourriture, tandis que l'autre était bien au-dessous de la capacité d'accueil. La capacité d'accueil elle-même est difficile à estimer car les plantes de la forêt pluviale tropicale ont des changements saisonniers marqués de la production (voir par exemple Frankie, Baker et Opler, 1974), et la production varie selon les années (par exemple Tutin et al., 1991; pour un exemple extrême voir Foster, 1982). Des études détaillées et à long terme des communautés sont nécessaires pour pouvoir expliquer les différences observées.

Les densités de gorilles calculées dans cette étude sont comparables à celles d'autres régions de l'aire de répartition de la sous-espèce de plaine de l'ouest (par exemple Tutin et Fernandez, 1984; Carroll, 1986), et aux densités des sous-espèces de plaine de l'est et de montagne (voir Plumptre, 1991). C'est également le cas des chimpanzés (Tutin et Fernandez, 1984).

Les densités de céphalophes étaient basses: dans le nord-est du Gabon *Hyemoschus aquaticus* avait une densité de 7,7-28,0 km<sup>-2</sup> (Dubost, 1978) et *Cephalophus callipygus*, *C. dorsalis* et *C. monticola* avaient des densités de 25, 19 et 62-78 km<sup>-2</sup> respectivement (Dubost, 1979), bien au-dessus des densités de la Lopé. Wilkie et Finn (1991) ont noté des densités similairement élevées à Ituri, Zaïre, où *Cephalophus monticola* et les céphalophes rouges avaient des densités de 61 et 81 km<sup>-2</sup> en forêt mature, bien que Koster et Hart (1988), également pour Ituri, aient trouvé des densités de 10-16 et de 5-10 pour les petits et les grands céphalophes respectivement, dans des forêts où la pression de chasse était basse. D'autres chercheurs dans des forêts pluviales africaines ont trouvé des densités encore plus basses que celles de la Lopé: Collins (cité dans Delaney et Happold, 1979) donne un résultat de 5 kg.km<sup>-2</sup> pour le Ghana, et Prins et Reitsma (1989) ont noté 17 kg.km<sup>-2</sup>. Il est possible que les faibles densités de la Lopé soient dues à la compétition avec les éléphants, qui mangent beaucoup de fruits tombés (White et al., 1993), qui seraient autrement consommés par les céphalophes (Feer, 1989). Les densités d'éléphants étaient basses dans le site d'étude de Dubost (Gautier-Hion et al., 1985) et à Ituri (J. et T. Hart, comm. pers.), et la biomasse de céphalophes dans ces zones serait équivalente à celle des éléphants dans certains sites de la Lopé. Cependant, les densités citées par Koster et Hart (1988) et par Wilkie et Finn (1990) pour Ituri diffèrent d'un facteur 5-10, et aucune explication de cette différence n'est donnée par ces derniers auteurs, en dépit de références au premier travail. L'expérience de la Lopé suggère que le chiffre de 21 jours pour la durée des crottes de céphalophes pendant la saison sèche utilisé par Wilkie et Finn peut être une sous-estimation, ce qui donnerait une surestimation du nombre de céphalophes.

Il y a peu de données comparables à celles de notre étude pour la biomasse totale de communautés de mammifères de la forêt pluviale. Dans une forêt de plaine du sud-ouest du Gabon, Prins et Reitsma (1989) ont estimé la biomasse des mammifères pesant plus de 500 g environ à 1050 kg.km<sup>-2</sup>, dont les éléphants et les primates constituaient 52 et 24% respectivement (NB: ces auteurs ont pris 800 kg comme masse corporelle moyenne des éléphants; si le chiffre utilisé dans cet article était utilisé, la biomasse deviendrait 1680 kg.km<sup>-2</sup>). Cependant, leur étude a été courte, et les méthodes étaient basées en grande partie sur l'intuition et sur des extrapolations depuis d'autres zones, leurs données doivent donc être considérées comme préliminaires. Thomas (1991) a estimé la biomasse de primates à Ituri à 709,6 kg.km<sup>-2</sup>, ce qui indique que la biomasse pour ce site devrait être plus élevée (voir plus haut).

Plumptre (1991) a trouvé une biomasse dans le parc des volcans au Rwanda variant entre 1000 et 5100 kg.km<sup>-2</sup>, selon le type d'habitat, avec une moyenne de 3100 kg.km<sup>-2</sup>, ce qui est inférieur à celles des mammifères terrestres dans la forêt à Marantacées des sites 1 et 5 de la Lopé. Les guibs harnachés et les buffles constituaient 85% du total. La zone était une mosaïque de forêt de montagne et de bambous, avec des clairières plus ouvertes et une végétation herbacée dense. La biomasse dans les écosystèmes de savane africains tend à être significativement plus élevée qu'en forêt pluviale (voir Coe, Cumming et Phillipson, 1976; Bell, 1982; Owen-Smith, 1988) et la biomasse de grands herbivores peut dépasser 20 000 kg.km<sup>-2</sup> (Laws, Parker et Johnstone, 1975; Prins et Douglas-Hamilton, 1990). Cependant, la biomasse à la Lopé est plus élevée que celle trouvée dans de nombreuses zones de savane (Owen-Smith, 1988). La biomasse élevée en forêt à Marantacées à la Lopé pourrait refléter une productivité des plantes au niveau du sol accrue, ainsi qu'une complexité structurelle de la végétation de la forêt. La biomasse sur le site 1 de la Lopé est la plus forte connue dans toute forêt pluviale tropicale.

Les données de cette étude montrent que certaines zones de forêt pluviale tropicale peuvent supporter de fortes biomasses de mammifères. Si on ajoutait 100-120 kg à la biomasse des espèces recensées durant cette étude, pour tenir compte des espèces pour lesquelles aucune donnée n'a été collectée, comme les carnivores, les primates nocturnes et les rongeurs (Happold, 1977; Bourlière, 1985; Prins et Reitsma, 1989), la biomasse au site 1 serait presque de 6000 kg.km<sup>-2</sup>. Comme les sites ont été choisis sur la base de leur histoire d'exploitation, et non parce qu'ils possédaient une faune riche, les résultats sont certainement représentatifs de la forêt à la Lopé (Butynski, 1990). Ils démontrent la variabilité qui existe dans les faunes de forêt pluviale tropicale, même dans des zones assez localisées (voir aussi Emmons, 1984), et vont dans le sens de Prins et Reitsma (1989), qui disent que les éléphants jouent un rôle clé dans le fonctionnement des forêts pluviales en Afrique (voir aussi Wing et Buss, 1870; Kortland, 1984; Western, 1989).

Une partie de la variabilité entre les sites décrite ici peut être expliquée par des différences de structure et de composition de la forêt, mais de nombreuses questions restent en suspens. Avant de pouvoir comprendre les raisons des différences entre les zones, il est nécessaire d'effectuer plus d'études à long terme des communautés animales, et plus d'estimations des biomasse d'animaux dans les forêts pluviales tropicales du monde entier. De telles études doivent être considérées comme des priorités, étant donné le contexte actuel de perte d'habitat, car la survie de nombreuses espèces de la forêt pluviale pourrait dépendre de notre faculté d'évaluation de la capacité d'accueil d'aires protégées limitées dans un futur proche.

#### Remerciements

Je remercie le Leverhulme Trust, la NYZS-Wildlife Conservation Society (autrefois Wildlife Conservation International, section conservation de la New York Zoological Society), la Royal Society (Londres), le Conder Conservation Trust, le Richard Brown Scholarship (University of Edinburgh), le Conrad Zweig Trust, la Société Forestière du Gabon (SOFORGA), M. Sébastien Clairmonte, M. Ralph Fischer, Dr Liz Rogers, et le Centre International de Recherche Médicale de Franceville pour l'assistance financière et logistique; je remercie aussi Alphonse Mackanga-Missandzou, Joseph Maroga-Mbina et la Direction de la Faune pour l'autorisation de travailler à la Lopé. Je remercie Gordon McPherson, Liz Williamson, Chris Wilks, Caroline Tutin, Frank White et Davis Harris pour leur aide pour les identifications botaniques, et Karen McDonald, Richard Parnell, Chris Wilks, Liz Williamson, Dorothea Wrogemann, Ben Voysey et particulièrement Caroline Tutin et Michel Fernandez pour leur aide sur le terrain. Richard Barnes a conseillé pour les techniques de recensement et Madan Oli a aidé pour l'analyse des données. Rebecca Ham et Caroline Tutin ont fourni des données non publiées, pour lesquelles je leur suis reconnaissant. David Hill, Liz Rogers, Caroline Tutin et deux critiques anonymes ont commenté le manuscrit.

#### Références