

L'IMPACT DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LES VARIATIONS DES POPULATIONS DE GRANDS VERTEBRES A LEUR EXTREME LIMITE DE REPARTITION EST-IL FONCTION DE LEURS REGIMES ALIMENTAIRES ?

G. GALAT, ANH GALAT-LUONG, G. NIZINSKI

IRD, Institut de Recherche pour le Développement, UR 060 CLIFA, 911 avenue Agropolis, BP 64501, 34394 Montpellier cedex, France. gerard.galat@ird.fr; anh.luong@ird.fr; georges.nizinski@ird.fr

Résumé: *Le récent changement climatique modifie les équilibres herbacées / ligneux qui entrent dans des proportions variables dans le régime alimentaire des consommateurs primaires. Pour tester son impact différentiel sur la grande faune, nous avons analysé le changement du climat, modélisé l'impact qu'il peut avoir sur la production végétale, mesuré les variations des effectifs de populations de grands vertébrés consommateurs primaires situées à leur extrême limite de répartition en Afrique de l'Ouest, et cherché à relier les résultats à leurs différents régimes alimentaires. Notre modélisation et nos résultats (stabilité relative des omnivores et des brouteurs et régression des pousseurs) permettent de penser que ces populations animales subissent ces changements, au moins en partie, via l'impact du changement du climat sur les productions végétales qui en modifie l'équilibre herbacées / ligneux, pondéré par les spécificités de leurs régimes alimentaires.*

Mots-clés : *changement climatique, production primaire, régime alimentaire, grands vertébrés, diminution de l'abondance des mammifères.*

Abstract : *Is the impact of the climatic change on the kinetics of large vertebrate populations at their geographic range boundary related to their diets? The recent climatic changes modify the herbaceous/woody plants balance which enters in variable proportions in the diet of the primary consumers. To test their differential impact on the wild fauna, we analyzed the change of the climate, modelled its possible impact on the primary production, measured the variations of the kinetics of populations of large primary consumers vertebrates at their extreme limit of distribution in West Africa, and sought to correlate the results to their diets. Our modelling and our results (relative stability of the omnivores and the browsers and regression of the grazers) let us think that these animal populations undergo these changes, at least partly, through their impact on the primary productions which modifies the herbaceous/woody plants balance, weighted by the characteristics in the diets of the primary consumers vertebrates.*

Key words: *climatic change, primary production, diet, large vertebrates, reduction in the abundance of the mammals.*

1. Introduction

Les changements climatiques qui se produisent depuis une trentaine d'années, en particulier l'accroissement de la sécheresse (Le Borgne, 1990; Michel, 1990), ont une influence sur la nature de la production primaire, dont les variations des proportions herbacées-ligneux notamment devraient se répercuter sur les dynamiques des populations des consommateurs primaires qui en dépendent. Pour tester leur impact sur la grande faune, nous avons : - analysé certains aspects majeurs des changements climatiques d'une aire protégée soudanienne ; - évalué les conséquences qu'ils sont susceptibles de provoquer sur la production végétale ; - analysé les variations de densité dans le temps des populations de quatorze espèces de grands vertébrés terrestres consommateurs primaires ; - tenté de déterminer d'éventuelles relations entre ces variations et les stratégies alimentaires, omnivores, pousseurs ou brouteurs, de ces grands vertébrés.

2. Conditions d'étude, méthodologie

Le site test retenu est l'une des plus grandes aires protégées d'Afrique de l'Ouest, le Parc national du Niokolo Koba, qui a été créé au Sénégal oriental en 1954, puis érigé en Réserve de la Biosphère et classé Patrimoine mondial de l'Humanité en 1981. Sa surface est de 8 175 km².

De mai à septembre, la saison des pluies est caractérisée par une importante variabilité dans le temps et dans l'espace. Elle débute par une migration d'air humide et instable (alizés australs, du sud

au nord), avec des précipitations moyennes annuelles de $P_i=1076 \text{ mm an}^{-1}$, une évapotranspiration potentielle (Penman, 1948) de 2114 mm an^{-1} ($E_p=5,2 \text{ mm jour}^{-1}$), un rayonnement global moyen annuel journalier de $20,4 \text{ MJ jour}^{-1}$, une durée d'insolation moyenne journalière de 7,9 heures, une température moyenne de l'air de $28,6 \text{ °C}$ ($t_{\text{max}}=35,2 \text{ °C}$, $t_{\text{min}}=21,9 \text{ °C}$), une humidité relative de l'air de 56,3 %, une vitesse moyenne du vent de $1,4 \text{ m s}^{-1}$ (www.fao.org/landwater/aglw/climat.stn).

Les formations végétales les plus répandues sont la steppe et la savane boisées (arbustives et arborées), la steppe non boisée et la forêt claire et sèche. Prairies et forêts y sont rares. Les prairies de décrue situées au cœur du parc sont irriguées par des cours d'eau quasi permanents (fleuve Gambie et rivière Koulountou) ou semi-permanents (rivière Niokolo Koba). Une tendance à « l'embroussaillage » est visible sur certaines mares et prairies.

Nous avons testé notre modèle sur la savane arborée à strate herbacée continue et à 5 à 25 % de recouvrement du sol par les couronnes d'arbres, qui est le type de savane dominante en surface (Tappan *et al.* 2004 ; Wiegand *et al.* 2005). Nous avons estimé l'évolution de la production de Masse Sèche (M.S.) de la strate herbacée et des feuilles de la strate ligneuse à partir de l'analyse de l'évolution des précipitations incidentes (P_i). Nous avons calculé les productions de matière sèche (M.S.) à partir des précipitations incidentes annuelles (P_i) et de l'efficacité d'utilisation de l'eau des strates herbacée et ligneuse (k). Celle-ci est issue du modèle de De Wit (1958) $Y_d/E_t = k/E_p$ (où Y_d = production de M.S., en kg M.S. ha^{-1} ; E_t = transpiration du couvert, en mm ; E_p = évapotranspiration potentielle, en mm ; k = paramètre propre aux espèces, $\text{kg M.S. ha}^{-1} \text{ mm}^{-1}$). En zone soudano-sahélienne, pour la strate herbacée, k se situe dans la fourchette de 0,88 à 1,73 $\text{kg M.S. ha}^{-1} \text{ mm}^{-1}$ (Jones, 1992) ; pour la strate ligneuse, k est de 0,3 $\text{m}^3 \text{ bois ha}^{-1} \text{ an}^{-1} \text{ mm}^{-1}$ (Nizinski *et al.* 1994 ; on a donc obtenu une production moyenne en volume du bois des arbres). Nous avons estimé la production de M.S. des feuilles des arbres de la strate ligneuse, qui nécessite de connaître : (a) le nombre d'arbres par hectare caractéristique de cette savane et (b) la biomasse des feuilles présente sur un individu. Le nombre d'arbres par hectare a été calculé en reprenant les relations allométriques d'Arbonnier (2000) entre le recouvrement du sol par les couronnes d'arbres, le volume de bois sur pied et le diamètre à la base du tronc (Anonyme, 1986). La biomasse des feuilles présente sur un individu a été estimée d'après les travaux de Cissé (1980) et Seghieri *et al.* (2005) : $(BM_{\text{feuilles}}=1,09*(C)^{1,89})$; où BM = biomasse des feuilles, en g ; C = circonférence du tronc à 1,30 m du sol, en cm .

Nous avons utilisé la méthode du *line transect*, standard commun des dénombrements terrestres de grande faune (Leopold, 1933 ; Lamprey, 1964 ; Hirst, 1969 ; Van Lavieren & Bosch, 1977 ; Sinsin *et al.*, 2002 ; voir aussi Bourlière, 1969 ; Montfort, 1975 ; Robinette *et al.*, 1974 ; Rodgers & Sale, 1976 ; Seber, 1986). Sa validité en milieux boisés est reconnue (Eberhardt, 1979 ; Bousquet, 1984 ; Gaillard *et al.*, 1993 ; Plumtree, 2000 ; Brugière *et al.*, 2005). Les dénombrements de faune ont lieu en saison sèche (absence d'aléas climatiques) aux horaires où les animaux sont aisés à détecter (7h15-11h, 16h-18h45). Les transects sont distribués sur l'ensemble du Parc. Les relevés, effectués par des observateurs spécialement formés, suivent le protocole recommandé par Laake *et al.* (1996), Burnham *et al.* (1980) et Buckland *et al.* (1993) et sont analysés à l'aide du logiciel *DISTANCE* (Laake *et al.*, 1996), dont la validité au Parc national du Niokolo Koba a été démontrée par Varailon (1997). Les définitions des stratégies alimentaires pousseurs-brouteurs-omnivores suivent Estes (1991) et (Hofmann (1969, 1989). Nous avons comparé la campagne de dénombrements 1990-1993 à 1994-1998 en appliquant les mêmes méthodes aux deux périodes. L'analyse des données climatiques porte sur les périodes pluvieuses précédant les dénombrements : 1989-1992 et 1993-1997.

3. Résultats

La moyenne annuelle des précipitations de 1940 à 1998 est de 1076 mm ($P_{i1940-98}$). A l'exception de 1994, les périodes d'étude ont été l'objet d'un déficit pluviométrique continu (figure 1) : 1024 mm pour 1989-1992 (24% de $P_{i1940-98}$) avec un déficit annuel moyen de 256 mm et 468 mm (10% de $P_{i1940-98}$) pour 1993-1997 avec un déficit annuel moyen de 167 mm, soit un déficit cumulé total de 1640 mm (17% de $P_{i1940-98}$).

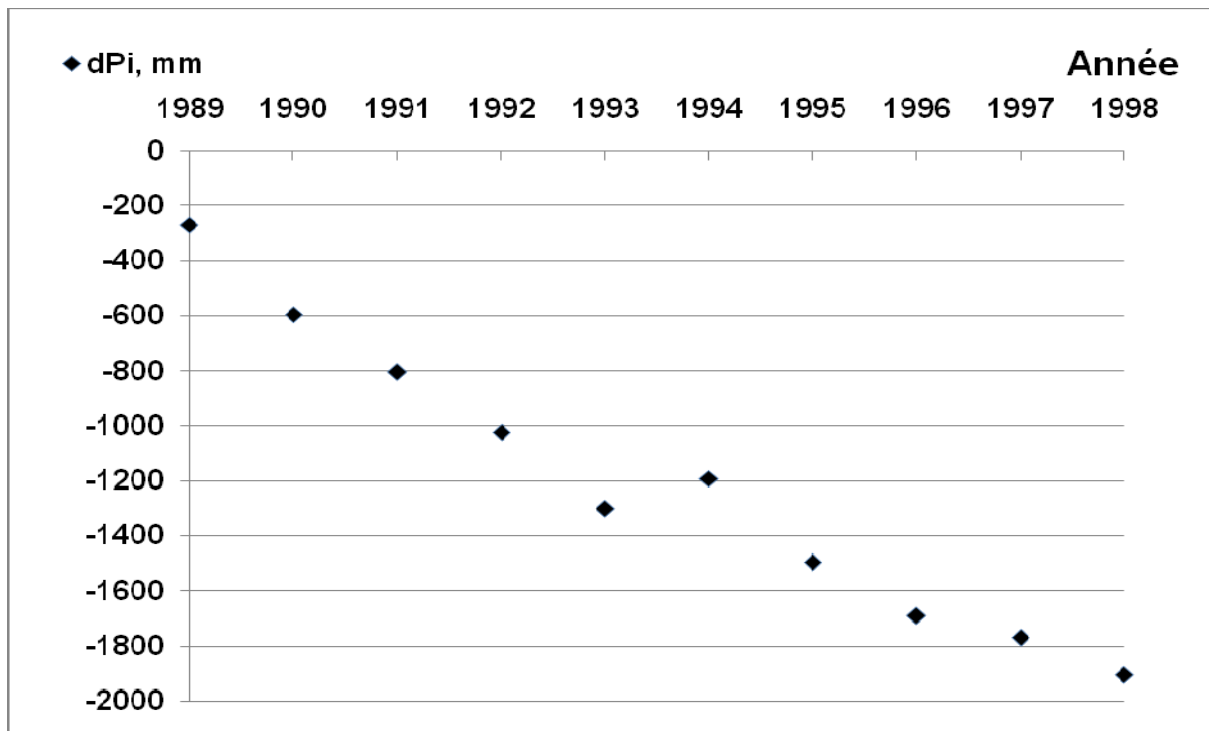


Figure 1. Déficit cumulé des précipitations incidentes annuelles (dPi) pour la période 1989-1998 au Parc national du Niokolo Koba. Stations de référence Kedougou (12°34' N; longitude: 12°13' O) et Tambacounda (latitude: 13°46' N; longitude: 13°41' O)

La production annuelle de M.S. des herbacées de notre type de savane (recouvrement des ligneux de 5 à 25%) est estimée de 1057 à 1339 kg M.S. ha⁻¹ an⁻¹ et la production de M.S. annuelle des feuilles de ligneux se situe de 178 à 335 kg M.S. ha⁻¹ an⁻¹, valeurs proches de celles citées par Lake *et al.* (2003).

L'analyse des variations des densités des populations animales porte sur le relevé de 5 562 contacts enregistrés de chaque côté le long de 12 450 km de transects. Le tableau 1 présente les estimations de densité pour les périodes 1990-1993 et 1994-1998 pour treize espèces de mammifères et une espèce d'oiseau. Les résultats sont accompagnés de leurs intervalles de confiance à 95%.

4. Discussion

L'analyse de l'impact des variations du climat sur la production végétale des herbacées et des feuilles de ligneux montre que les pousseurs devraient être plus affectés que les brouteurs et, a fortiori, que les omnivores.

Les différences de densité des espèces entre les deux périodes montrent : - une tendance à l'augmentation (>+10 %) pour le Phacochère et le Babouin ; - une relative stabilité (-10%+20%) pour le Singe vert, le Patas, l'Hippotrague, l'Ourébi, le Calao d'Abyssinie, le Céphalophe à flancs roux ; - une forte tendance à la diminution (-20-50%) pour le Bubale, le Cobe defassa, le Sylvicapre, le Guib harnaché ; - une tendance nette à la diminution pour le Cobe de Buffon et le Buffle (<-50%).

Il apparaît ainsi que : - les espèces stables ou en augmentation sont essentiellement des espèces « généralistes », de régime alimentaire omnivore (Phacochère, Babouin, Singe vert, Patas, Calao d'Abyssinie), ainsi que celles qui peuvent se contenter d'aliments relativement peu nutritifs, mais ingérés en grandes quantités (Hippotrague ; Hofmann, 1968), et celles qui, de par leur aptitude à sélectionner les regains après le passage du Buffle, sont capables de survivre avec des ressources limitées (Ourebi), - les espèces en forte régression (Bubale, Cobe defassa, Guib harnaché, Cobe de Buffon, Buffle) sont les pousseurs (hormis le Guib harnaché) les plus exigeants sur la qualité des prairies.

Variation des densités 1990-1993 et 1994-1998 de treize espèces de mammifères et d'une espèce d'oiseau du Parc national du Niokolo Koba (voir Adie *et al.*, 1997, pour la liste des mammifères du Parc). (1) *Papio papio*, (2) *Alcelaphus buselaphus*, (3) *Syncerus caffer*, (4) *Bucorvus abyssinicus*, (5) *Cephalophus rufilatus*, (6) *Kobus kob*, (7) *Kobus ellipsiprymnus defassa*, (8) *Tragelaphus scriptus*, (9) *Hippotragus equinus*, (10) *Ourebia ourebi*, (11) *Erythrocebus patas*, (12) *Phacochoerus aethiopicus*, (13) *Cercopithecus aethiops*, (14) *Sylvicapra grimmia*

Tableau 1

Campagne de dénombrement	1990-1993				1994-1998				Variation
	Densité (individus /km ²)	min	max	Nombre de rencontres	Densité (individus /km ²)	min	max	Nombre de rencontres	
Babouin ⁽¹⁾	6,3	5,2	7,8	305	7,3	5,7	9,3	237	15,0%
Bubale ⁽²⁾	0,3	0,2	0,5	73	0,1	0,1	0,3	30	-49,4%
Buffle ⁽³⁾	0,5	0,2	1,2	67	0,1	0,0	0,4	10	-72,5%
Calao d'Abyssinie ⁽⁴⁾	0,4	0,3	0,5	101	0,3	0,2	0,5	58	-13,0%
Céphalophe à flancs roux ⁽⁵⁾	1,2	1,0	1,4	422	1,0	0,7	1,3	154	-19,9%
Cobe de Buffon ⁽⁶⁾	2,2	1,8	2,5	692	0,8	0,6	1,1	222	-61,9%
Cobe defassa ⁽⁷⁾	0,3	0,2	0,4	100	0,2	0,1	0,3	48	-24,9%
Guib harnaché ⁽⁸⁾	1,9	1,7	2,1	668	1,4	1,2	1,7	306	-26,2%
Hippotrague ⁽⁹⁾	0,3	0,2	0,4	89	0,3	0,2	0,5	32	-3,0%
Ourebi ⁽¹⁰⁾	0,8	0,7	1,0	295	0,9	0,7	1,1	144	2,9%
Patas ⁽¹¹⁾	0,4	0,2	0,6	98	0,4	0,2	0,6	55	-8,0%
Phacochère ⁽¹²⁾	1,4	1,2	1,6	401	2,6	2,2	3,2	312	85,4%
Singe vert ⁽¹³⁾	1,6	1,2	2,1	210	1,7	1,3	2,3	144	8,6%
Sylvicapre ⁽¹⁴⁾	0,5	0,4	0,5	209	0,3	0,2	0,4	80	-42,7%
Nombre total de rencontres				3 730				1 848	

Conclusion

Les fluctuations des effectifs des populations animales apparaissent ainsi comme la résultante de l'impact du climat sur la végétation modulé par leurs stratégies alimentaires, pisseurs / brouteurs, spécialistes / généralistes. Ajoutée à l'influence de la sécheresse, la diminution de l'impact des pisseurs sur la strate herbacée pourrait accentuer l'embroussaillage et la régression des prairies des plaines inondations, réduisant ainsi davantage les ressources alimentaires des pisseurs. Pour les grands vertébrés consommateurs primaires du Parc National du Niokolo Koba, le changement climatique, en particulier l'accroissement de la sécheresse, apparaît, au moins en partie, comme un paramètre important du succès ou de l'échec des populations.

Remerciements

Nous remercions la Direction des Parcs Nationaux du Sénégal, les Conservateurs du Parc national du Niokolo Koba, et tous les agents et partenaires des opérations de terrain et de saisie. Financements Orstom/IRD, Fonds de contrepartie canado-sénégalais, Fonds Français d'Aide et de Coopération (FAC), Fonds Français pour l'Environnement Mondial (FFEM), 7e Fonds Européen de Développement (FED), Agence Française de Développement (AFD).

Bibliographie

- Adie F., Galat-Luong A. & Galat G., 1997 : *Les grands Mammifères du Niokolo-Badiar*. Fonds Européen de Développement régional 4213/REG & Anh Galat-Luong, Paris, France.
- Anonyme, 1986 : *Barème de cubage*, 7th ed., CIRAD-Forêt, Montpellier, France.
- Arbonnier M., 2000 : *Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest*. CIRAD-MNHN, UICN, France.
- Bourlière F., 1969 : L'échantillonnage des populations de grands mammifères. In *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres* (eds M. Lamotte & F. Bourlière), pp. 189-206. Masson et Cie, Paris, France
- Bousquet B., 1984 : *Méthodes et techniques de dénombrement des ongulés sauvages en savane*. ENGREF, Montpellier, France.
- Brugière D., Dia M., Diakité S., Gbansara M., Mamy M., Saliou B. & Magassouba B., 2005 : Large- and medium-sized ungulates in the Haut Niger National Park, Republic of Guinea: population changes 1997–2002. *Oryx*, **39**, 50-55.
- Buckland S.T., Anderson D.R., Burnham K.P. & Laake J.L., 1993 : *Estimating abundance of biological populations*. Chapman & Hall, London, UK.
- Burnham K.P., Anderson D.R. & Laake J.L., 1980 : Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monographs*, **72**, 1-202.
- Cissé M.I., 1980 : Production fourragère de quelques arbres sahéliens: relations entre la biomasse foliaire maximale et divers paramètres physiques. In: *Les fourrages ligneux en Afrique, état actuel des connaissances* (Le Houérou H.N., ed.), CIPEA, Addis Abeba, 203-208.
- Eberhardt L.L., 1979 : Line transect based on right angle distances. *Journal of Wildlife Management*, **43**, 768-774.
- Estes R.D., 1991 : *The Behavior Guide to African Mammals. Including Hoofed Mammals, Carnivores, Primates*. The University of California Press. London.
- Gaillard J.-M., Boutin J.-M. & Van Laere G., 1993 : Dénombrer les populations de chevreuils par l'utilisation du line transect. Etude de faisabilité. *Revue d'Ecologie (Terre vie)*, **48**, 73-85.
- Hirst S. M., 1969 : Road-strip census techniques for Wild ungulates in African Woodland. *Journal of Wildlife Management*, **33**, 40-48.
- Hofmann R.R., 1968 : Comparisons of rumen and omasum structure in East African game ruminants in relation to their feeding habits. *Comparative nutrition of wild animals*, **21**, 79-94.
- Hofmann R.R., 1989 : Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, **78**, 443-457.
- Jones H.G., 1992 : *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*, 2nd edition, University Press, Cambridge, U.K.
- Laake J.L., Buckland S.T., Anderson D.R. & Burnham K.O., 1996 : *DISTANCE user's guide, V2.2*. Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit Colorado State University, Fort Collins, CO, USA.
- Lake L.-A., Ndour N., Thiobane M. & Ba A., 2003 : Evolution de la production végétale des parcours naturels au Sahel: le nord-ouest sénégalais durant les années 1990. *Sécheresse*, **1E**(1), 1-5.
- Lamprey H. F., 1964 : Estimation of the large mammals densities, biomass and energy exchange in the Tarangire Game Reserve and the Masai steppe in Tanganyika. *East African Wildlife Journal*, **2**, 1-45.
- Le Borgne J., 1990 : The current degradation of the climate in Africa, between the Sahara and Ecuador. In: *The degradation of the landscapes in West Africa. Seminars of Dakar*, University Presses of Dakar, Dakar, pp. 17-36.
- Leopold A., 1933 : *Game Management*. Charles Scribner's Sons, New York, USA.
- Michel P., 1990 : The degradation of the landscapes in Senegal. In: *The degradation of the landscapes in West Africa. Seminars of Dakar*, University Presses of Dakar, Dakar, pp. 37-53.
- Montfort A., 1975 : Les techniques de dénombrement adaptées à l'étude quantitative des populations d'Ongulés sauvages. *La Terre et la Vie*, **29**, 3-19.

- Nizinski J.J. Morand D. & Fournier Ch., 1994 : Actual evapotranspiration of a thorn scrub with *Acacia tortilis* and *Balanites aegyptiaca* (North Senegal). *Agricultural and Forest Meteorology*, **69**(5), 93-111.
- Penman H.L., 1948 : Natural evaporation from open water balance bare soil, and grass. Proceedings of the Royal Society, London, Series A **193**, 120-145.
- Plumtree A., 2000 : Monitoring mammal populations with line transect techniques in African forests. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 356-368.
- Robinette W.L., Loveless C.M. & Jones J.B., 1974 : Field tests of strip census methods. *Journal of Wildlife Management*, **38**, 81-96.
- Rodgers W.A. & Sales J.B., 1976 : *Ground census techniques for wildlife management in woodland areas*. Proceedings of the Ibadan-Garoua. International Symposium on Wildlife Management, 23-26 Sept. 1975, Ibadan, Nigeria.
- Seber G.A.G., 1986 : A review of estimating animal abundance. *Biometrics*, **42**, 267-292.
- Seghieri J., Simier M., Mahamane A., Hiernaux P. & Rambal S., 2005 : Adaptive above-ground biomass, stand density and leaf water potential to droughts and clearing in *Guiera senegalensis*, a dominant shrub in Sahelian fallows (Niger). *Journal of Tropical Ecology*, **21**, 203-213.
- Sinsin B., Tehou A.C., Daouda I. & Saidou A., 2002 : Abundance and species richness of larger mammals in Pendjari National Park in Benin. *Mammalia*, **66**, 369-380.
- Tappan G.G., Sall M., Wood E.C. & Cushing M., 2004 : Ecoregions and land cover trends in Senegal. *Journal of Arid Environments*, **59**, 427-462.
- Van Lavieren L.P. & Bosch M.L., 1977 : Evaluation des densités de grands mammifères dans le parc national de Bouba Ndjida, Cameroun. *La Terre et la Vie*, **31**, 3-32.
- Varaillon T., 1997 : *Approche multi-agents des problèmes de dénombrement de la faune et d'estimation de la biodiversité. Application sur la grande faune du Parc national du Niokolo Koba, Sénégal*. DEA Biomathématiques. Université Paris VI - Paris VII, Paris, France.
- Wiegand K., Saltz D. & Ward D., 2005 : A patch-dynamics approach to savanna dynamics and woody plant encroachment – Insights from an arid savanna. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1-14.
- Wit C.T., 1958 : Transpiration and crop yields. *Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen*, **64**, 1-88.