

SOMMAIRE

SOMMAIRE.....	1
INTRODUCTION.....	2
MATERIEL ET METHODES.....	4
<i>I – L'IMPALA.....</i>	<i>4</i>
<i>II – ESTIMATION DES POPULATIONS.....</i>	<i>4</i>
II. 1 – Les comptages	4
II. 2 – Estimation des densités.....	6
<i>III – MODELE DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS.....</i>	<i>8</i>
<i>IV – VARIATION DE LA CONDITION CORPORELLE.....</i>	<i>10</i>
RESULTATS.....	15
<i>I – ESTIMATION DES POPULATIONS.....</i>	<i>15</i>
<i>II – MODELE DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS.....</i>	<i>17</i>
<i>III – VARIATION DE LA CONDITION CORPORELLE</i>	<i>20</i>
III. 1 – Variabilité entre les classes pour la zone « rives du lac ».....	20
III. 2 – Analyse de variance multifactorielle pour la zone « Intérieur des terres »	21
III. 3 – Comparaisons des gains moyens de poids.....	22
DISCUSSION - CONCLUSION.....	22
<i>I – ESTIMATION DES POPULATIONS.....</i>	<i>22</i>
<i>II – MODELE DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS.....</i>	<i>24</i>
<i>III – VARIATION DE LA CONDITION CORPORELLE</i>	<i>26</i>
BIBLIOGRAPHIE.....	30

INTRODUCTION

La dynamique des populations est l'étude des forces en interaction dans des systèmes appelés populations (Robert, 1979 *in* Lebreton, 1981). Partie intégrante de la biologie des populations, elle a pour principal objectif de décrire et d'expliquer les variations d'abondance des populations (niveaux d'organisation intermédiaires entre l'individu et l'écosystème, correspondant à l'ensemble des individus en interaction d'une même espèce) dans le temps et dans l'espace (Gaillard, 1988).

La dynamique des populations des grands mammifères est beaucoup moins bien connue que celle des oiseaux, des insectes et des petits mammifères (Bourlière, 1975 ; Gaillard, 1988). En effet, les grands mammifères, de par leur biologie (fécondité faible, portées peu nombreuses, intervalle entre deux portées pouvant être de plusieurs années et mortalité à l'âge adulte relativement basse), ont un taux de renouvellement très faible (Bourlière, 1975 ; Laws, 1981) et sont donc difficiles à étudier, car la collecte de données est très longue. D'autre part, les grands mammifères n'ont jamais constitué de menace pour l'homme comme peuvent l'être les insectes ou les rongeurs (Fowler & Smith, 1981 *in* Gaillard, 1988).

En dynamique des populations, il faut distinguer trois niveaux d'étude du fonctionnement d'une population (Gaillard, 1988) :

- l'effectif de la population qui est la résultante des processus dynamiques ;
- les flux d'entrée (naissances et immigration) et de sortie (mortalité et émigration) dont une modification entraîne une variation des effectifs de la population ;
- les facteurs agissant sur les flux dont l'étude représente la seule façon de comprendre le fonctionnement d'une population.

Mais à l'heure actuelle, la majorité des études de dynamique des populations des espèces tropicales est encore assez large en général, analysant essentiellement les paramètres démographiques et les flux d'entrée et de sortie, alors que les études des espèces tempérées, plus précises, s'attardent de plus en plus sur les mécanismes intrinsèques et extrinsèques.

Au Zimbabwe et plus particulièrement le district de Nyaminyami, les conditions de travail pour développer une étude approfondie de la dynamique des populations d'une espèce d'ongulé africain sont réunies : (i) l'Impala (*Aepyceros melampus*) est l'espèce sauvage la plus intéressante en Afrique australe du point de vue élevage (Jarman, 1979), elle présente une croissance corporelle rapide et un taux de fécondité élevé (Fairall, 1983). (ii) C'est donc une espèce qui a un fort intérêt pour la recherche appliquée : de nombreuses études zootechniques ont été faites afin de développer des plans de gestion adaptative des troupeaux. (iii) Le district (canton) de Nyaminyami, situé sur les rives du lac Kariba présente une forte densité d'impalas. (iiii) Cette population constitue une ressource en protéines animales importante pour les populations rurales locales qui sont en constante augmentation depuis l'éradication de la mouche tsé-tsé, et qui présentent de manière continue une situation nutritionnelle alarmante. La population d'Impala est exploitée depuis 1993, à la suite de la mise en place du projet « Faune et Village » du CIRAD EMVT, qui s'inscrit dans le cadre du programme CAMPFIRE¹. Il a pour objectif de valoriser la faune au profit des populations locales dans un souci de conservation de la biodiversité dans les zones communales. C'est un projet, avec une approche participative, qui a adapté aux conditions du district le droit d'usage absolu et exclusif de la faune des communautés locales obtenue après la décentralisation des responsabilités de la sauvegarde de la biodiversité hors des aires protégées au niveau des institutions régionales. Il utilise la faune comme alternative économique de développement rural.

¹ Communal Areas Management Program for Indigenous Resources

Ce projet « Faune et Village » a développé un système de production de viande d'Impala. Chaque année, les impalas sont chassés, généralement de mai à novembre, selon un quota qui était établi à partir de comptages aériens assurés par le WWF de 1993 à 1996 et qui est établi, depuis 1997, à partir des comptages terrestres effectués par les parcs nationaux zimbabwéens.

Depuis 1993, plus de 3 000 impalas ont été chassés et près de 50 tonnes de viande de brousse répondant aux normes de qualité zimbabwéennes ont été produites et distribuées dans le district à prix coûtant 3 à 4 fois moins chère que la viande bovine.

A l'heure actuelle, le projet géré par les autorités locales est autonome d'un point de vue production et distribution, mais reste entièrement dépendant des parcs nationaux ou du WWF pour les estimations annuelles de la population et les calculs des quotas qui ne tiennent pas compte de la dynamique des populations de l'Impala (750 femelles et 750 mâles). Afin de pérenniser cette exploitation, il est nécessaire de développer une gestion qui s'adapte aux variations des conditions environnementales. Pour cela, il est nécessaire de connaître la biologie des populations de l'Impala sur les berges du lac Kariba. Dans ce rapport, des aspects des différents niveaux d'étude de la dynamique des populations de cette population d'Impala sont abordés.

La première approche est l'estimation, en début de saison sèche froide, de l'effectif de la population. Jusqu'à l'année dernière (1996), les comptages d'impalas étaient effectués en avion par le WWF en même temps que le dénombrement de tous les grands mammifères. Ils montraient une diminution assez importante des effectifs (de 20 000 en 1988 à 2 500 en 1995). Par contre, le comptage terrestre réalisé en 1997 estimait la population à 22 000 individus. Une nouvelle campagne de comptage a donc eu lieu juste avant le début des chasses pour confirmer l'absence de diminution de la population des impalas enregistrée en 1997.

Après cette estimation qui est une image ponctuelle de la dynamique de la population à un instant " t ", on va s'attarder sur les variations de la dynamique de population d'Impala à partir d'un premier modèle basé sur le modèle matriciel de Leslie (Leslie, 1945) et sur les paramètres démographiques issus de la bibliographie. Plusieurs scénarios (variation du nombre de femelles prélevées dans les différentes classes d'âge) seront expérimentés afin de déterminer à les taux de prélèvement entraînant une décroissance de la population et de déterminer si la démographie est plus sensible au taux de survie des adultes qu'au taux de survie des juvéniles et sub-adultes.

Le troisième aspect abordé dans ce rapport est la variation de la condition corporelle des individus des deux sexes pour les trois classes d'âge (adultes, sub-adultes et juvéniles). Cet indice de la condition physique des animaux, est étudié à partir de la base de données issue du projet de développement « Faune et Village ». Les effets de facteurs qui agissent sur la condition corporelle des individus des différentes classes « sexe – âge », tels que la saison, la qualité de la saison des pluies (précipitations totales et la répartition des pluies) et le type de milieu, seront analysés avec 4 ans de données : de 1993 à 1996. On s'attend à ce que les individus présentent des conditions corporelles ou des états nutritionnels plus faibles les années où la production primaire est relativement faible et que l'état corporel des individus soit maximum pendant la saison des pluies. On s'attend aussi à ce que se soit dans les meilleurs habitats que les animaux présentent la plus forte sensibilité aux variations annuelles des précipitations, et que les juvéniles soient plus susceptibles que les adultes au manque de nourriture.

MATERIEL ET METHODES

I – L'IMPALA

L'Impala (*Aepyceros melampus*), décrit par Lichtenstein en 1848, fait parti de la famille des Bovidés, de la sous-famille des Aepycerotinés et du genre *Aepyceros* (Gubb, 1993 ; Stuart & Stuart, 1997).

Cette espèce présente une répartition vaste en Afrique de l'Est et en Afrique australe. Au Zimbabwe, elle est présente sur la quasi-totalité du territoire parfois en très forte densité. D'un point de vue comportement alimentaire, l'Impala est un herbivore mixte (brouteur et paisseur) mais très sélectif (Jarman, 1971 ; Jarman, 1979). Son spectre alimentaire est large et varié. On le rencontre donc dans une grande variété de formations végétales (de la savane herbacée à la forêt claire), de préférence à côté des points d'eau car c'est une espèce qui est strictement dépendante de l'eau libre.

L'Impala présente un dimorphisme sexuel marqué : les femelles adultes pèsent en moyenne 40 kg alors que les mâles ont un poids moyen de 55 kg (Smithers, 1983) et sont caractérisés par la présence de cornes. La maturité sexuelle est atteinte entre 12 et 18 mois chez la femelle et 18 mois chez les mâles. La période de rut est en général avril – juin (Jarman, 1979 ; Estes, 1995). La période de mise bas se situe entre octobre et janvier, avec un pic en novembre, après une gestation de 194 à 200 jours (Estes, 1995). Il y a un petit par portée. On observe une sex-ratio équilibrée à la naissance alors que chez les adultes il est en faveur des femelles : 60% (Jarman, 1979).

Au niveau comportemental, c'est une espèce grégaire et polygyne. Pendant la saison du rut, les mâles dominants, sont territoriaux et se battent pour la défense de leur harem constitué de femelles et de juvéniles. Les mâles non dominants forment des groupes de célibataires qui gravitent autour des territoires détenus par les mâles dominants. A la fin de la saison du rut, les mâles dominants rejoignent les troupes de célibataires (Jarman, 1979 ; Estes, 1995).

II – ESTIMATION DES POPULATIONS

II. 1 – Les comptages

Les comptages se sont déroulés selon le protocole mis en place par le responsable des comptages, le Dr F. Murindagomo¹, lors de la première campagne de comptage en septembre 1997 qui s'est effectuée avec des *strip transects* (dénombrement sur bande avec comptage exhaustif sur une surface prédéterminée (Gaillard et *al.*, 1993).

La zone étudiée d'une surface globale de 1785 km², est stratifiée selon le type d'habitat : les critères de discrimination utilisés ont été le type de végétation et l'eau libre disponible. Ce qui permet d'avoir des variances plus faibles que lorsque les strates sont regroupées car la répartition des grands mammifères dans l'espace n'est qu'exceptionnellement aléatoire et dès lors la densité n'a plus de relation générale avec l'effectif (Waser & Wiley, 1980 in Gaillard et *al.*, 1993).

Trois strates distinctes sont retenues : (1) les rives du lac Kariba (plaines inondables) caractérisées par une strate dominante d'herbacées (*Digitaria eriantha*, *Panicum maximum*...) présentant une visibilité moyenne de 250 m de part et d'autre des transects. Il s'agit de la distance moyenne entre la berge du lac et la limite de la zone boisée. (2) les vallées adjacentes du lac caractérisées par de la savane arbustive et des fourrés denses, et (3) les zones à l'intérieur des terres caractérisées par des forêts de Miombo (*Julbernardia globiflora*, *Brachystegia boehmii* et

¹ Chief Ecologist du Parc National de Hwange, Zimbabwe

Br. Spiciformis) et de Mopane (*Colophospermum mopane*). Ces deux dernières strates offrent une visibilité moyenne de 100 m de part et d'autre des transects. Dans ces 2 cas, il s'agit de la distance moyenne de visibilité observée sur l'ensemble des transects de ces zones.

Même si les transects ne doivent pas être délibérément placés le long des routes car la probabilité qu'ils ne soient pas représentatifs est très forte (Buckland et *al.*, 1993), les conditions rencontrées et la surface de la zone à étudier nous obligent à utiliser les routes comme *line transects*. Les 29 routes choisies, sont plus exactement des pistes créées par les compagnies de chasse et l'organisme de contrôle des mouches tsé-tsé, qui traversent l'ensemble de la zone (Murindagomo, 1997). Elles sont donc représentatives des différentes strates de la zone. Il s'agit de 29 transects parcourus en voiture, tôt le matin et en fin d'après midi, lorsque l'activité des impalas est maximum, avec toujours la même équipe d'observateurs (Tableau 1).

L'intensité d'échantillonnage basée sur la taille des strates n'est appropriée que si les renseignements sur les différents milieux sont très pauvres. Ici, l'intensité d'échantillonnage est basée sur la densité et la répartition des impalas dans chaque strate, observés lors des différents comptages effectués dans la zone (Taylor, 1993 ; Murindagomo, 1997). L'intensité d'échantillonnage est fonction de la densité. Les rives du lac, qui présentent la plus forte densité ($\approx 120 \text{ ind/km}^2$) sont échantillonnées avec une plus forte intensité (45 %), la zone adjacente avec une densité observée moyenne ($\approx 30 \text{ ind/km}^2$) a une intensité d'échantillonnage moyenne (10 %), et la zone à l'intérieur des terres qui est caractérisée par une faible densité ($\approx 4 \text{ ind/km}^2$) est échantillonnée avec une faible intensité (3 %).

La taille des échantillons des strates qui présentent de faibles densités (strates 2 et 3), doit être plus importante pour augmenter la précision des estimations. Pour cela, on peut soit augmenter le nombre de transects, soit augmenter la taille des transects, soit effectuer les mêmes transects plusieurs fois.

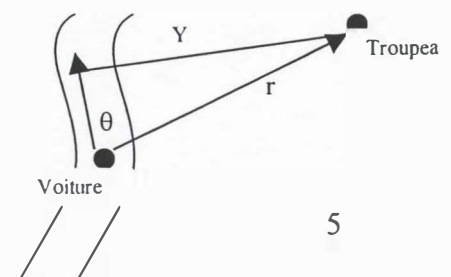
Tableau 1 : Protocole de comptage mis en place dans la zone communale d'Omay dans le district de Nyaminyami par Dr F. Murindagomo

	Nb. de transects	Longueur des Transects (km)	Kilomètres parcourus dans la strate	Surface de la strate en km^2
Rives du lac	9	50	100	109
Vallées adjacentes	10	62	199	433
Intérieur des terres	10	141	198	1243
Total	29	277	521	1785

Dans cette étude, le *line transect* est utilisé car il a une meilleure efficacité et moins de biais que le *strip transect* (Gaillard et *al.*, 1993). Il s'agit en fait d'une généralisation du *strip transect* : on ne fait pas l'hypothèse, excepté les abords proches du transect, que tous les individus présents dans la bande de visibilité sont détectés (Buckland et *al.*, 1993). Il est nécessaire d'avoir la distance perpendiculaire entre l'objet détecté et la ligne du transect.

Les transects sont donc parcourus en 4x4 *pick up*, à une vitesse moyenne de 25 km/h, avec quatre observateurs : trois situés à l'arrière du véhicule, plus le chauffeur. Une cinquième personne, assise à côté du chauffeur a pour seul rôle de noter les informations observées :

- le nombre de groupes d'impalas et le nombre d'individus à l'intérieur de ces groupes ;
- la distance (r) de l'animal ou du troupeau par rapport à la voiture et l'angle (θ) formé



- par la trajectoire de la voiture et la direction dans laquelle se trouve l'animal ;
- le kilométrage depuis le début du transect ;

Le manque de moyens n'a pas permis l'utilisation d'un télémètre. Les mesures ont été effectuées au jugé. Pour les distances inférieures à 50 mètres on peut considérer la mesure comme relativement précise, mais au-delà de ces 50 mètres, l'imprécision augmente rapidement avec la distance. Durant le comptage, on n'a pas fait de distinction des différentes classes d'âge et de sexe car pour la majorité des données, la classification, rendue très difficile (surtout en ce qui concerne les femelles) par une distance de fuite assez élevée des animaux dans les zones soumises à une pression de chasse élevée n'a pu être assurée. L'estimation des densités ne pourra se faire que globalement.

II. 2 – Estimation des densités

Distance sampling regroupe toute une catégorie de méthodes permettant l'estimation de densité (D = nombre par unité de surface) de populations biologiques. La théorie de *Distance sampling* est centrée sur le concept de fonction de détection $g(y)$. $g(y)$ est la probabilité de détection d'un objet en fonction de la distance perpendiculaire y qui le sépare du transect qui a été choisi au hasard. Généralement, la fonction de détection $g(y)$ décroît quand la distance augmente, mais elle est toujours comprise entre 0 et 1 (Buckland et al., 1993). Les raisons pour lesquelles un individu n'est pas détecté n'ont par ailleurs aucune importance.

Pour utiliser *distance sampling*, des conditions de travail doivent être observées :

- les individus doivent être distribués dans la zone, de telle manière qu'ils puissent être échantillonnés de façon stochastique ;
- les transects doivent être positionnés aléatoirement dans la zone à étudier, avec respect de la distribution des objets étudiés.

Mais il y a aussi des hypothèses de travail qui doivent être vérifiées. Dans un degré décroissant d'importance, il faut que :

- $g(0) = 1$: les objets placés sur le transects sont tous détectés avec certitude ;
- les objets individus doivent être détectés à leur position initiale, avant le moindre mouvement en réponse à l'observateur ;
- les distances et les angles doivent être mesurés de façon précise ;
- il existe d'autres hypothèses telle que l'indépendance statistique des réplifications des transects et des détections, mais leur violation n'est pas vraiment problématique (Buckland et al., 1993).

Pour le *line transect*, le modèle de calcul de la densité est le suivant : $\hat{D} = \frac{n}{2wLP_a}$

avec n : nombre d'individus observés ; w : distance de visibilité de part et d'autre du transect
 L : distance total des transects parcourus ;
 P_a : proportion des objets détectés dans la zone a ; a : surface surveillée = $2wL$.

Distance sampling utilise l'estimateur de densité suivant : $\hat{D} = \frac{n}{2L\hat{\mu}}$ avec

$\mu = \int_0^w g(y)dy$ où $g(y)$ est la fonction de détection. La véritable fonction de détection est inconnue, mais l'important est d'éviter que la fonction $g(y)$ présente une diminution rapide juste après la distance 0.

La stratégie de *distance sampling* est de choisir, à priori, quelques modèles pour $g(y)$ répondant aux propriétés voulues : modèles robustes, avec des formes adéquates et de bons estimateurs. Car l'estimation de la densité est très étroitement liée à la fonction de détection.

Un modèle $g(y)$ est robuste si l'estimation moyenne de la densité, calculée à partir des densités de chaque strate existante (végétation ou observateur), est égale à l'estimation de la densité calculée en regroupant toutes les données, sans tenir compte des stratifications (Buckland et al., 1993).

La forme de courbe idéale de $g(y)$ doit présenter une « épaule » pour les faibles valeurs de y . Les modèles doivent fournir des estimateurs relativement précis (faible variance). Mais si les estimateurs sont précis et que la courbe ne présente pas « l'épaule », les estimateurs sont alors biaisés. Généralement, plus le nombre de paramètres du modèle est important, plus le biais diminue, mais plus la variance de l'échantillonnage augmente. Un bon modèle doit donc avoir assez de paramètres pour éviter un fort biais, mais pas trop pour ne pas perdre trop de précision.

Plusieurs modèles de $g(y)$ sont généralement recommandés pour l'analyse des données issues de transects en ligne (Buckland et al., 1993). La modélisation s'effectue en deux étapes :

➤ le choix de la fonction clé qui est la base de l'analyse, fondée sur la forme des histogrammes des distances, après avoir éliminé les individus très éloignés. Ce sont en général des fonctions simples : la fonction clé *Uniforme* qui n'a pas de paramètres et la fonction clé *Half-Normale* avec un paramètre inconnu qui doit être estimé à partir des distances. Parfois, le modèle *Hazard-rate* est utilisé comme fonction clé, même s'il nécessite l'estimation de deux paramètres (Tableau 2);

➤ le choix de la flexibilité de la forme *series expansion* qui est utilisée pour ajuster la forme du modèle aux distances des observations. Elle nécessite l'estimation d'un ou deux paramètres. Généralement on distingue trois *series expansion* qui sont les *series cosinus*, *polynomiales simples* et *hermite polynomiales* (Buckland et al., 1993).

La fonction de détection est de la forme générale :

$$g(y) = \text{clé}(y) [1 + \text{series}(y)]$$

Tableau 2 : Modèles de $g(y)$ généralement utilisés

Fonction clé	Series expansion
Half-Normale : $\exp(-y^2/2\sigma^2)$	Cosinus : $\sum_{j=2}^m a_j \cos\left(\frac{j\pi y}{w}\right)$
	Hermite polynomial : $\sum_{j=2}^m a_j H_{2j}(y_s)$ avec $y_s = y/\sigma$
Uniforme : $1/w$	Cosinus : $\sum_{j=1}^m a_j \cos\left(\frac{j\pi y}{w}\right)$
	Polynomiale simple : $\sum_{j=1}^m a_j \left(\frac{y}{w}\right)^{2j}$
Hazard – rate : $1 - \exp(-(y/\sigma)^b)$	Cosinus : $\sum_{j=2}^m a_j \cos\left(\frac{j\pi y}{w}\right)$
	Polynomiale simple : $\sum_{j=1}^m a_j \left(\frac{y}{w}\right)^{2j}$

Pour sélectionner le modèle le plus approprié au jeu de données, on utilise :

➤ le test du taux de probabilité (Lehmann, 1959 & Hogg and Craig, 1970 *in* Buckland et al., 1993) pour déterminer le nombre adéquat de paramètres. La statistique teste l'hypothèse H_0 : le modèle 1 avec m_1 termes d'ajustement est le bon modèle, contre l'hypothèse alternative H_1 : le bon modèle est le modèle 2 avec $m_1 + m_2$ termes d'ajustement.

$$\chi^2 = -2 \log_e (L_1 / L_2)$$

avec L_1 et L_2 qui sont les valeurs maximales des fonctions de probabilité des modèles 1 et 2. Si le modèle 1 est le bon modèle, le test statistique suit la distribution du χ^2 avec un nombre de degrés de liberté égale à m_2 (Buckland et al., 1993).

➤ le « critère d'information d'Akaike » (AIC) (Akaike, 1973 *in* Buckland et al., 1993) qui procure une méthode quantitative et objective pour la sélection du modèle. Le modèle sélectionné est celui qui présentera le plus petit AIC.

$$AIC = -2 \log_e (L) + 2q$$

avec $\log_e (L)$ qui est le logarithme du maximum de la fonction de probabilité estimée du modèle paramétré et q qui est le nombre de paramètres du modèle.

Comme la plupart des impalas observés étaient en général regroupés en troupeaux plus ou moins grands, l'analyse se fera avec des groupes. Le n (taille de l'échantillon) est le nombre de groupes d'impalas détectés pendant le comptage. A partir du nombre d'individus (s) de chaque groupe on estimera une moyenne d'individus par groupe $E(s)$. La densité de groupes (Ds) va être estimée avec la fonction de probabilité de détection des groupes. La densité D en Impala de la strate étudiée sera alors égale à $D = Ds \cdot E(s)$ (Buckland et al., 1993).

III – MODELE DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS

L'utilisation des impalas en temps que ressource renouvelable pose un certain nombre de questions sur les ratios des sexes et des âges des quotas. Jusqu'à maintenant, le quota attribué au projet « faune et village » présente une sex-ratio équilibrée alors qu'il est conseillé de prélever moins de femelles et de jeunes individus pour augmenter le taux de reproduction (Fairall, 1985) et qu'il a été montré que différentes politiques de prélèvement peuvent avoir des effets divergents (bénéfiques ou nocifs) sur la croissance de la population d'un ongulé (Ginsberg & Milner-Gulland, 1994).

Afin de mettre en place une politique des quotas qui cadre avec le potentiel de la population d'impalas du district de Nyaminyami, nous allons utiliser la modèle matriciel de Leslie (Leslie, 1945). Pour cela, nous allons considérer que les individus de la population se répartissent à un instant donné dans différentes classes d'âge et que les cycles temporels sont de durée égale à la durée des stades (année).

Dans le modèle matriciel de Leslie, le nombre d'animaux de la classe d'âge « i » au temps « t » est calculé à partir du nombre d'individus de la classe d'âge « $i - 1$ » au temps « $t - 1$ », auxquels sont soustraits les individus morts de manière naturelle ou chassés. Par contre, le nombre d'animaux de la première classe d'âge est calculé à partir du nombre de petits auxquels la population femelle aurait du donner naissance l'année précédente. Ce modèle permet de comparer l'évolution à moyen terme de deux populations d'une même espèce ou d'espèces différentes et d'analyser le rôle respectif des différents paramètres en étudiant les variations obtenues sur le taux de multiplication annuel et sur la structure d'âge associée (Gaillard, 1988).

L'utilisation de ce modèle nécessite de faire à priori des hypothèses de travail (Caswell, 1989) :

➤ il existe une « femelle – dominance » dans la dynamique globale de la population. Seule la population des femelles est représentée. Cette hypothèse s'appuie sur deux postulats : (1) le nombre de mâles ne modifie pas les potentialités de reproduction des femelles au cours de

leur carrière reproductrice et n'est jamais limitant pour la reproduction. (2) Le nombre de mâles n'influe pas sur les paramètres de survie des femelles. C'est à dire qu'il n'y a pas de régulation des paramètres de survie des femelles (par des phénomènes de densité – dépendance) faisant intervenir le nombre de mâles.

➤ La population est fermée : il n'y a aucun phénomène d'échange avec l'extérieur (migration). La population se renouvelle du fait de l'accroissement naturel, bilan de la fécondité et de la mortalité.

➤ La population est observée à intervalle de temps régulier $\Delta : \{t_0, t_0 + \Delta, t_0 + 2\Delta, \dots\}$. Ici Δ correspond aux années.

➤ Les mises bas se concentrent dans une période relativement courte par rapport à l'intervalle Δ .

➤ Les phénomènes de densité – dépendance, de variabilité environnementale et de variabilité individuelle sont ignorés.

Le modèle est construit à partir des probabilités de survie (Tableau 3) et de la fertilité des femelles pour chaque classe d'âge issues de diverses publications : Les taux de fécondité des femelles sont de 0,7 pour la première année de reproduction et de 0,9 pour les années suivantes. Les femelles se reproduisent pour la première fois pendant leur deuxième année (Ginsberg & Milner-Gulland, 1994 ; Fairall, 1983 ; Smithers, 1983 ; Bothma, 1989 ; Estes, 1995)

Tableau 3 : Probabilités de survie pour chaque âge et pour chaque sexe d'après Ginsberg & Milner-Gulland (1994).

Age en année	Probabilité de survie ¹ Mâles	Probabilité de survie Femelles
0	0.60	0.60
1	0.80	0.90
2	0.95	0.95
3	1	0.97
4	1	0.97
5	1	0.95
6	1	0.95
7	0.75	0.95
8	0.34	0.70
9	0	0.80
10	0	0.50
11	0	0

Les prélèvements débutent en général à la fin du rut et se prolongent jusqu'au début de la période de mise bas. On considère que les prélèvements ne font pas de discrimination entre les femelles et qu'ils peuvent être assimilés à la mortalité naturelle. Il a été montré qu'avec une proportion constante de mortalité due à la chasse, la structure de la population et le taux de croissance atteignent un équilibre qui dépend du taux de chasse et de la sélection des individus tirés (Getz & Haigh, 1989 in Ginsberg & Milner-Gulland, 1994).

Après le calcul du taux de multiplication λ (valeur propre dominante de la matrice de projection) de la population sans prélèvement, nous allons calculer l'élasticité de la survie et de la reproduction pour chaque classe d'âge car c'est un paramètre qui permet de décrire la variation relative du taux de multiplication λ en fonction de la variation relative des composantes de la matrice (Caswell, 1989). Dans un troisième temps, plusieurs scénarios vont être testés avec l'aide d'un logiciel Win-Mod (Vassal & Lesnoff, 1996) basé sur le modèle de Leslie mais qui

¹ On appelle probabilité de survie à l'âge 0, la probabilité d'atteindre l'âge de 1 an.

tient aussi compte de la survie des mâles pour la structure de la population. Il permet d'avoir l'évolution de la population (effectifs et structure) des mâles et des femelles au cours du temps.

La population d'impalas observée en avril 1998 est utilisée comme population origine : 30 000 individus. Pour visualiser les variations théoriques des effectifs, on va utiliser comme structure de base, la structure stable obtenue après une première simulation utilisant une population imaginaire (Tableau 4). Afin de déterminer la sensibilité du modèle aux survies des femelles des différentes classes d'âge, on a fait varier le pourcentage de prélèvements de chaque classe d'âge jusqu'à atteindre une valeur de $\lambda < 1$. Les classes d'âge utilisées sont juvéniles, sub-adultes et adultes car on ne peut faire la distinction entre les individus adultes d'âge différent lors des chasses. On va donc faire varier les taux de prélèvement de femelles afin de déterminer les classes d'âge pour lesquelles la croissance de la population est le plus sensible. Ce qui permettra de mettre en place une politique de prélèvement durable qui optimisera la ressource.

Bien que le prélèvement des mâles n'intervient pas dans le calcul du taux d'accroissement, le prélèvement des mâles a été fixé à 10 % des individus de chaque classe (ce qui correspond dans tous les scénarios testés à 1 400 mâles la première année) pour estimer la variation du nombre de mâles par rapport au nombre de femelles. L'analyse de sensibilité consiste à quantifier l'effet de variation des composantes (survie et fécondité) de la matrice A sur le taux de multiplication λ .

Tableau 4 : Proportion de mâles et de femelles pour chaque âge (en pourcentage)

Age	Mâles	Femelles
0	12,9	12,9
1	7,1	7,1
2	5,2	5,9
3	4,6	5,1
4	4,2	4,6
5	3,8	4,6
6	3,5	3,5
7	3,2	3,6
8	2,3	2,7
9	0,7	1,7
10	0	1,3
11	0	0,5
12	0	0
TOTAL	47,5	52,5

IV – VARIATION DE LA CONDITION CORPORELLE

Sur les rives du lac Kariba, dans la zone communale d'Omay du district de Nyaminyami, la population d'impala présente une des plus fortes densités du Zimbabwe. Le projet « Faune et Village » consiste à organiser durant une partie de l'année, généralement entre mai et novembre, de petites chasses régulières. A chaque sortie environ 20 impalas sont tués. Les animaux sont dépecés à l'endroit même où ils ont été abattus et sont placés sur un abattoir mobile. La préparation de la carcasse consiste à enlever la partie inférieure des membres jusqu'aux genoux ou jarret, la tête, le petit et gros intestin, les organes génitaux, le foie, le rumen, le cœur, et les poumons (Féron et *al.* , 1998). C'est pendant cette phase que la majorité des informations sont relevées par l'inspecteur des services vétérinaires zimbabwéens.

La base de données comprend, entre autre, les informations suivantes :

- la date ;
- le sexe ;
- l'âge (adulte, sub-adulte, juvénile) ;
- le poids carcasse ;
- la zone de chasse ;
- l'endroit où l'animal a été chassé (rives du lac Kariba ou intérieur des terres) ;
- la « végétation » (brousse ou forêts) ;
- la qualité des herbes (hautes ou courtes) ;

Cette base comprend 2593 individus dont 63 ne sont pas sexés, et 265 n'ont pas de poids. Cela fait donc 2265 individus dont 661 femelles adultes, 359 femelles sub-adultes, 185 femelles juvéniles, 582 mâles adultes, 272 mâles sub-adultes et 206 mâles juvéniles qui se répartissent de la manière suivante : Figure 1

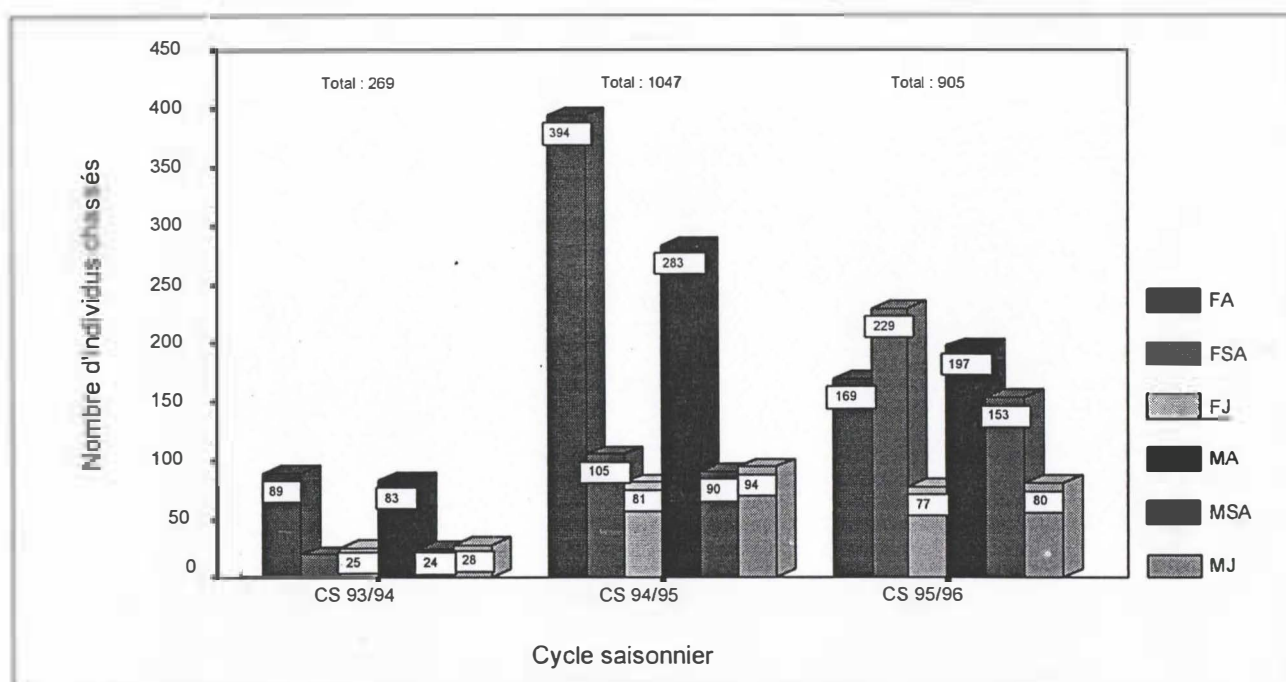


Figure 1 : Nombre d'animaux chassés pour chaque classe pendant les trois cycles saisonniers.

Toutes les zones de chasse ont été classées en fonction de leur position par rapport au lac. Il existe globalement un gradient entre la présence de ligneux, d'herbacées et la distance du lac : plus on s'éloigne du lac moins les herbacées sont présentes et plus les ligneux sont nombreux. Deux classes ont été définies : la première zone « Rives du lac » regroupe toutes les zones de chasse qui sont au bord du lac et où la végétation herbacée est très présente et les ligneux relativement rares, et la deuxième zone « Intérieur des terres » regroupe toutes les zones qui se trouvent à l'intérieur des terres et où les ligneux sont présents en grande quantité.

Pour mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème des savanes africaines, il semble indispensable de définir la notion de cycle saisonnier comme étant la saison des pluies et les deux saisons sèches qui suivent : la saison sèche froide et la saison sèche chaude (parfois le terme année 93/94 est utilisé pour parler du cycle saisonnier 93/94). Un cycle saisonnier est à cheval sur 2 années civiles. Sur le plan climatique, le Zimbabwe est caractérisé par 3 saisons distinctes qui se répartissent en moyenne de la manière suivante (Fritz et al, 1996) : une saison

des pluies de novembre à avril, une saison sèche froide de mai à juillet et une saison sèche chaude d'août à octobre. Pour les trois ans qu'on se propose d'étudier, on connaît la quantité de pluies tombées chaque mois à Siakobvu (chef lieu du district).

On peut remarquer que la répartition des individus est loin d'être homogène quelles que soient la classe et l'année considérées. D'autre part, les individus du cycle saisonnier 93/94 ont été chassés uniquement pendant la saison sèche froide. Ils ne sont donc pas représentatifs du cycle saisonnier. Le cycle saisonnier 93/94 ne sera pas pris en compte pour la comparaison des cycles saisonniers.

L'étude qui suit a pour objectif de déterminer quelles variables ont un effet sur le poids carcasse qui est utilisé comme indicateur de la condition corporelle des impalas de la zone d'Omay du district de Nyaminyami. Pour cela on se base sur le fait que les grands mammifères sont limités par les ressources primaires : l'insuffisance de fourrage (déterminé dans les zones tropicales par l'équilibre entre la capacité d'accumuler des réserves pendant la saison des pluies et la mesure dans laquelle elles s'épuisent pendant la saison sèche) est le principal facteur de limitation des herbivores africains (Sinclair, 1995). En effet, de récentes études ont suggéré que la dynamique des populations de grands herbivores pouvait être fortement affectée par une combinaison de la variation stochastique de l'environnement et de la densité-dépendance (Gaillard *et al.*, 1998(a)).

Pour cela, on va étudier la relation entre les herbivores et la production primaire : on s'attend à ce qu'une mauvaise saison des pluies et par conséquent une faible production primaire entraîne un état nutritionnel et une condition corporelle plus faible des individus. Cette relation est abordée de plusieurs manières :

- Par rapport à la qualification de la saison des pluies : à partir de quel moment détecte-t-on l'effet d'une mauvaise ou moyenne saison des pluies ?
- Sur quelle partie de la population l'effet de la saison des pluies est-il visible : quelles sont les classes les plus sensibles ?
- S'il existe des variations corporelles et des cinétiques de croissances différentes selon la physionomie de l'habitat où les animaux ont été chassés : les rives du lac qui proposent une strate herbacée dominante et l'intérieur des terres qui offrent une très forte proportion de ligneux.

Les précipitations sont donc utilisées comme indicateur de la production primaire. En Afrique, la production primaire et donc la capacité de charge, sont globalement corrélées aux précipitations totales annuelles (Fritz & Duncan, 1993). Mais le disponible alimentaire (quantité de fourrage disponible) et la dynamique des herbivores dépend de la productivité qui est elle-même conditionnée par la répartition des précipitations et de la durée de la saison des pluies. En effet, plusieurs auteurs suggèrent qu'il est indispensable de prendre en compte la distribution des pluies si on veut utiliser les pluies comme indicateurs de la qualité du fourrage (Aidoud, 1991 ; Friedel, 1991 ; Caughley & Gunn, 1993 ; Cairns & Grigg, 1993). D'ailleurs, dans l'étude de la dynamique de la savane au Kenya, Ellis *et al.* (1993) considèrent que si le coefficient de variation des pluies est supérieur à 30 % alors le système dépend plus de la variance que de la moyenne des pluies.

Dans le cas du Zimbabwe la moyenne absolue et la distribution des pluies jouent un rôle important sur la variation du disponible alimentaire pour les herbivores. Afin de donner un indice de qualité du disponible alimentaire en fonction de la saison des pluies précédente, on utilise l'équitabilité « **R** » (ou régularité) qui permet de comparer l'étalement de deux distributions

ayant des richesses (nombre de catégories dans lesquelles se répartissent les éléments de l'échantillon) différentes. Cela consiste à comparer la diversité mesurée sur la distribution de la population (Scherrer, 1984). La diversité quant à elle, indique la façon dont les éléments sont répartis entre les différentes catégories représentées dans l'échantillon. Plus la distribution de fréquence est étalée (c'est-à-dire la répartition des éléments est équitable dans les différentes catégories représentées), plus la diversité s'avère grande (Scherrer, 1984). L'équitabilité est calculé à partir de l'indice de Shannon « H' » (Shannon, 1948 *in* Scherrer, 1984) qui est le plus utilisé pour mesurer la diversité :

$$R = \frac{H'}{H_{\max}} = \frac{H}{\log r} \quad \text{avec} \quad H' = - \sum_{k=1}^r p_k \log p_k$$

r : nombre total de catégories représentées par au moins un élément

k : indice caractérisant les classe ou catégories

p_k : probabilité de sortir de la k^{e} classe ou proportion d'éléments appartenant à la k^{e} catégorie quand l'effectif tend vers l'infini

A partir des précipitations observées entre 1993 et 1997 (Figure 2) et au calcul de l'équitabilité, on peut estimer de manière subjective la qualité du disponible alimentaire pour chacun des trois cycles saisonniers (Tableau 5).

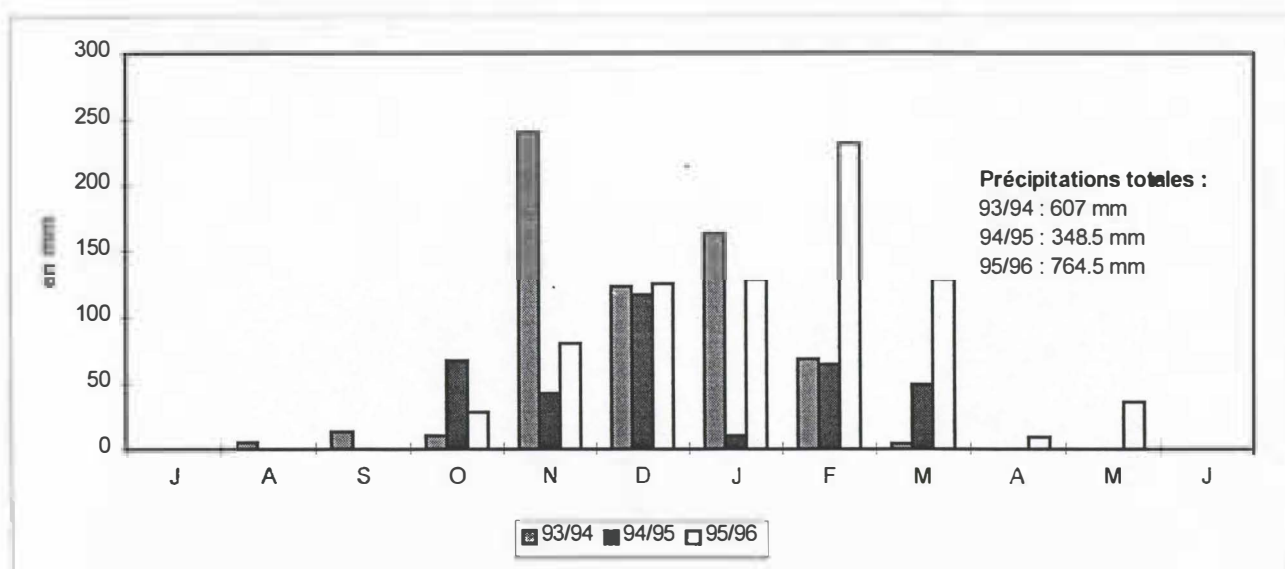


Figure 2 : Précipitations à Siakobvu (district de Nyaminyami) entre 1993 et 1996.

La production primaire a été plus abondante pendant les cycles saisonniers 93/94 et 95/96 que pendant le cycle saisonnier 94/95 car la quantité d'eau tombée a été plus importante (607 et 764,5 contre 348.5 mm). Mais la disponibilité en matériel végétal vert, renfermant des matières azotées digestibles, a été plus longue pendant les années 94/95 et 95/96 car les pluies ont été mieux réparties pendant la saison ($R = 0.68$ et 0.87 contre 0.27 pour l'année 93/94 où 86 % des pluies sont tombées en 3 mois). On peut donc qualifier les disponibilités alimentaires des cycles saisonniers 93/94 et 94/95 de moyennes et celle de 95/96 de bonne (Tableau 5).

Tableau 5 : Classification subjective de la qualité du disponible alimentaire pendant les trois cycles saisonniers.

Cycle saisonnier	Précipitations Totales annuelles (mm)	Nombre de mois de pluie	Equitabilité R	Qualité du disponible alimentaire
93/94	607	8	0.27	Moyenne
94/95	348.5	5	0.68	Moyenne
95/96	764.5	8	0.87	Bonne

Maintenant que les cycles saisonniers sont qualifiés de manière relative en fonction du disponible alimentaire, la problématique est en fait un plan d'expérience avec une variable (le poids carcasse¹) et cinq facteurs qui se présentent sous plusieurs modalités. Les facteurs sont le sexe, l'âge (adulte, sub-adulte, juvénile), le cycle saisonnier, la saison (saison des pluies, saison sèche froide et saison sèche chaude) et le lieu de chasse (rives du lac et intérieur des terres). C'est un plan d'expérience assez simple : différents échantillons d'une même population statistique sont soumis à l'action concomitante de 5 facteurs. Dans ce cas l'analyse de variance multifactorielle simple est la meilleure méthode d'analyse car elle met en évidence l'action isolée de chaque facteur et l'effet interactif de ces derniers. Elle a l'avantage de pouvoir réaliser ce traitement sur un nombre extrêmement petit d'individus (Scherrer, 1984). Mais cette analyse ne peut s'effectuer que si l'hypothèse d'homoscédasticité (une hypothèse forte) est respectée. Cette hypothèse sera vérifiée avec l'utilisation du test de Levene qui calcule pour chaque unité statistique l'écart absolu entre la valeur de l'unité statistique et la moyenne de sa case, puis exécute une analyse de la variance à 1 facteur sur ces écarts. Il est plus robuste à la non-normalité des observations que le test de Barlett.

Si l'homogénéité des variances n'est pas respectée, on se propose d'étudier la variation de la condition corporelle par une analyse basée sur des comparaisons de la variabilité (cette variabilité reflète l'hétérogénéité des individus à l'intérieur d'une classe donnée) observée dans les différentes classes avec des tests des rangs de Wilcoxon pour séries appariées, plus puissant que le test des signes (Scherrer, 1984). En abordant le problème de cette manière on fait les hypothèses biologiques suivantes : chez les ongulés, il existe une variabilité différente selon le sexe et l'âge des individus. On s'attend à ce que les mâles présentent une variabilité plus importante que les femelles car la mortalité est sélective en faveur des femelles chez les espèces territoriales (Atwell, 1982) et sexuellement dimorphiques (Clutton-Brock *et al.*, 1984 ; Clutton-Brock & Albon, 1985 ; Owen-Smith, 1993). D'autre part, cette variabilité est amplifiée par de mauvaises conditions du milieu. Cette disparité devrait aussi se retrouver entre les classes d'âge : les adultes qui ont un coût de reproduction, devraient présenter une variabilité plus importante que les juvéniles.

La cinétique de croissance va être étudiée en calculant le gain de poids moyen à partir du poids minimum observé pendant la saison sèche chaude précédente pour chaque classe d'âge. Pour chaque mois, on va soustraire le poids minimum observé en saison sèche chaude au poids moyen de la classe considérée. Les moyennes seront comparées à l'aide du test-t pour échantillons indépendants.

L'analyse va être développée essentiellement autour des adultes et des juvéniles pour des raisons de fiabilité des résultats. En effet, l'âge des individus a été estimé à vue d'œil par les chasseurs et l'inspecteur des services vétérinaires. Ils n'ont utilisé aucune technique de mesure précise. Si cela ne pose pas de trop de problèmes pour ce qui est de la classification des juvéniles (mâles et femelles) et des mâles adultes et sub-adultes, grâce aux cornes qui permettent une estimation assez précise, cela est moins évident pour les femelles adultes et sub-adultes qui ne

¹ Pour la suite, on utilisera le terme poids pour parler du poids carcasse

présentent pas de cornes. L'âge est alors estimé à partir de la taille corporelle. Mais une femelle adulte en fin de saison sèche chaude peut présenter une corpulence moins importante qu'une femelle sub-adulte en début saison sèche froide.

RESULTATS

I – ESTIMATION DES POPULATIONS

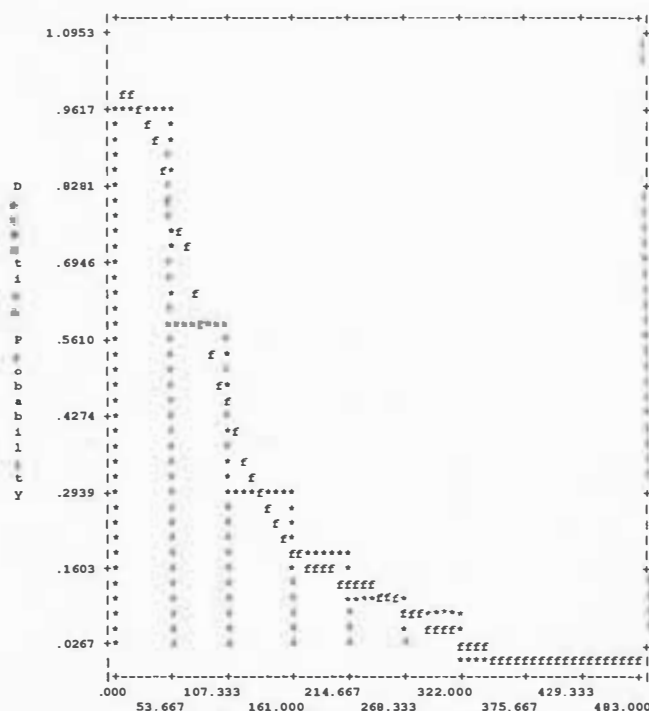


Figure 3 : Exemple de fonction de probabilité de détection (f f f) en fonction de la distance : les rives du lac.

Que ce soit pour les rives du lac, les vallées adjacentes ou l'intérieur des terres, on a testé plusieurs modèles avec l'aide du logiciel *Distance sampling*. Pour les zones « vallées adjacentes » et « Intérieur des terres » des troncations ont été effectuées pour éliminer les rares groupes éloignés qui compliquent la modélisation de $g(y)$ et qui n'apportent que très peu d'information pour estimer la fonction de probabilité de détection (Buckland et al, 1993). Elles sont respectivement de 250 m et 130 mètres.

Donc, les modèles ont été calculés à partir de :

- > 16 transects d'une distance totale L de 100 km et d'une visibilité de 433 m et 225 observations (groupes) pour les « rives du lac » ;
- > 29 transects d'une distance L de 199 km, d'une visibilité de 250 m et 110 observations pour les « vallées adjacentes » ;
- > 13 transects d'une distance L de 198 km, d'une visibilité de 130 m et de 13 observations pour « l'intérieur des terres ».

Le modèle présentant l'AIC le plus petit a été dans les trois cas retenu (Tableau 6).

On remarque que pour les « vallées adjacentes » deux modèles présentes le AIC le plus petit. On peut, au choix, utiliser l'un ou l'autre des modèles. Les estimations et leurs précisions sont équivalentes.

Dans les trois cas, on a testé si le modèle s'ajustait bien aux données grâce à un test du χ^2 entre les valeurs observées et les valeurs estimées par le modèle choisi. Que ce soit pour le modèle *Uniform / cosine* de la strate « rives du lac » ($\chi^2=4,367$; ddl=3 ; P=0,2244), pour le modèle *Half-normal / cosine* ($\chi^2=4,7550$; ddl=4 ; P=0,3134) de la strate « vallées adjacentes » ou pour le modèle *Uniform / cosine* de la strate « intérieur des terres » ($\chi^2=9,3986$; ddl=8 ; P=0,30979), le test du χ^2 n'est pas significatif. Il n'y a donc pas de différence significative entre le nombre de groupes aperçus et le nombre de groupes estimés en fonction de la distance par le modèle de probabilité de détection.

Tableau 6 : Valeur des AIC pour les modèles testés pour chaque strate.

Modèle	AIC		
	Rives du lac	Vallées adjacentes	Intérieur des terres
<i>Half-Normal / Cosine</i>	2473,88	1061,2	124,05
<i>Half-Normal / Hermite polynomial</i>	2475,84	1061,2	124,05
<i>Uniform / Cosine</i>	2461,35	1064,9	123,97
<i>Uniform / simple polynomial</i>	2474,145	1077,5	125,14

A partir de ces trois modèles retenus, on estime la population d'impalas dans la zone d'Omay du district de Nyaminyami à 31 788 individus avec un intervalle de confiance à 95 % [19 669 à 54 352] ; les densités observées sont de 135,46 [88,86 ; 206,60] pour la zone « rives du lac », 26,57 [18,47 ; 38,24] pour la zone « Vallées adjacentes » et 4,44 [1,60 ; 12,29] pour la zone « Intérieur des terres » (Tableau 7).

Tableau 7 : Tableau récapitulatif des estimations de la population d'impalas dans la zone d'Omay

	Paramètres	Estimation	Coefficient de variation (%)	Intervalle de confiance (95 %)	
Rives du lac	Densité des groupes (Ds) (gr /km²)	9,5483	17,87	6,6040	13,805
	Taille moy. Des groupes	14,187	11,26	11,386	17,676
	Densité (ind. /km²)	135,46	21,12	88,816	206,60
	Nombre d'impalas	14 765	21,12	9 680	22 519
Vallées adjacentes	Densité des groupes (Ds) (gr /km²)	3,6953	13,77	2,8048	4,8686
	Taille moy. Des groupes	7,1909	12,69	5,6128	9,2127
	Densité (ind. /km²)	26,573	18,73	18,467	38,235
	Nombre d'impalas	11 506	18,73	7 996	16 556
Intérieur des terres	Densité des groupes (Ds) (gr /km²)	0,43715	40,92	0,18983	1,0067
	Taille moy. Des groupes	10,154	33,45	4,9938	20,646
	Densité (ind. /km²)	4,4387	52,85	1,6030	12,291
	Nombre d'impalas	5 517	52,85	1 993	15 277
Zone d'Omay	Densité (ind. /km²)	17,80		11,02	30,45
	Nombre d'impalas	31788		19 669	54 352

Les intervalles de confiance des estimations de densité sont asymétriques car ils sont calculés en supposant que l'estimation de la densité D présente une distribution log-normale. Cela donne une meilleure mesure de la précision de l'estimation lorsque la distribution de l'échantillonnage est asymétrique (Buckland *et al.*, 1993). Pour calculer les limites de l'intervalle de confiance, on utilise les formules suivantes :

- Limite inférieure : $D_{\text{inf}} = D / C$ avec $C = e^{\{1.96\sqrt{\ln(1+[cv(D)]^2)}\}}$
- Limite supérieure : $D_{\text{sup}} = D \times C$ et $cv(D) = (\text{coefficient de variation de } D)/100$

Chaque strate présente des variabilités des densités estimées différentes. Ces variabilités dépendent de trois composantes : la probabilité de détection (variabilité due à l'estimation de la fonction de probabilité de détection), la fréquence de rencontre (variabilité due au nombre d'individus rencontrés n sur la longueur totale des transects L) et la taille des groupes (variabilité due au nombre moyen d'individus par groupe). L'importance de chaque composante varie selon les cas :

- Pour les « rives du lac », la variabilité dépend pour 10,8 % de la probabilité de détection, 60,8 % de la fréquence de rencontre et 28,4 % de la taille des groupes ;
- Pour les « vallées adjacentes » la variabilité est due pour 12,9 % à la probabilité de détection, 41,2 % à la fréquence de rencontre et 45,9 % à la taille des groupes ;
- Pour « l'intérieur des terres », elle est composée pour 7,9 % de la probabilité de détection, 52 % de la fréquence de rencontre et 40,1 % du nombre d'individus par groupe.

Dans la première et la dernière strate, c'est la fréquence de rencontre qui apporte le plus de variation, alors que dans la deuxième strate, c'est la taille des groupes qui est le composant le plus important de la variation.

II – MODELE DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS

Le modèle de Leslie permet de voir comment évolue la population dans le temps lorsqu'on fait varier les probabilités de survie. Ce modèle est caractérisé, si les valeurs démographiques restent constantes, par une stabilisation des paramètres au niveau d'une asymptote qui ne dépend pas de la structure initiale de la population : il y a en effet indépendance du taux de multiplication asymptotique λ (qui est la valeur propre dominante de la matrice de projection) aux conditions initiales (propriété d'ergodicité du modèle). Il en est de même de la structure stable (vecteur à droite de la matrice de projection) et de la valeur reproductive (vecteur propre à gauche) qui correspond à la capacité des différents stades à générer des produits dans les générations futures par combinaison de la mortalité et de la fécondité (Caswell, 1989). En fait, lorsque le modèle atteint son régime stable, toute partie de la population croît avec le taux de multiplication λ constant.

Tableau 8 : Valeurs des élasticités de la survie et de la fécondité pour tous les âges mais aussi pour les trois classes d'âge : juvéniles, sub-adultes et adultes.

Age (année)	Elasticité de la survie	Elasticité de la fécondité
0	0.2306	0.0566
1	0.1738	0.0501
2	0.1237	0.0364
3	0.0874	0.0270
4	0.0604	0.0200
5	0.0403	0.0146
6	0.0258	0.0106
7	0.0153	0.0077
8	0.0076	0.0041
9	0.0035	0.0025
10	0.0010	0.0010
11	0	0
Total	0.7694	0.2306
Juvéniles	0.2306	0.0566
Sub-adultes	0.1738	0.0501
Adultes	0.3650	0.1239

Pour un prélèvement nul, le taux de multiplication asymptotique de la population d'impalas sur les rives du lac Kariba est $\lambda = 1,308$ soit un accroissement exponentiel égal à 0,27 alors que le taux d'accroissement exponentiel d'une population en pleine expansion est de 0,35 (Gaillard, 1988). Ce qui représente une croissance de 30,7 % par an.

Les élasticités obtenues à partir de la matrice de Leslie sont les suivantes pour la survie et la fécondité des femelles :

La survie adulte est la plus importante car elle contribue globalement à 36 % du taux de multiplication λ , alors que la survie juvénile et la survie sub-adulte contribuent respectivement à 23 % et 17 %. Pour la reproduction, c'est encore une fois la reproduction adulte qui contribue le plus au taux de multiplication (Tableau 8).

Le premier scénario testé est basé sur les prélèvements effectués en 1996 et qui sont encore appliqués par le projet « Faune et Village » : 1500 individus répartis dans les classes sexe – âge de la manière suivante :

Tableau 9 : Scénario 1 : prélèvements effectués actuellement par le projet en 1996

	mâles adultes	mâles sub-adultes	mâles juvéniles	femelles adultes	femelles sub-adultes	femelles juvéniles
Nombre	270	360	120	345	270	135
Pourcentage de la population	3.10	16.90	3.28	3.50	12.68	3.52

On obtient un taux d'accroissement $r = 0,01186$ après une phase de stabilisation (Figure 4) et donc un taux de multiplication asymptotique λ égal à 1,0118. La population présente une croissance de 1,2 % par an. Si la population n'est pas limitée par des facteurs environnementaux ou de densité – dépendance, la population d'impalas du district de Nyaminyami passerait de 30 000 individus en 1998 à plus de 35 000 en moins de 20 ans (Figure 5).

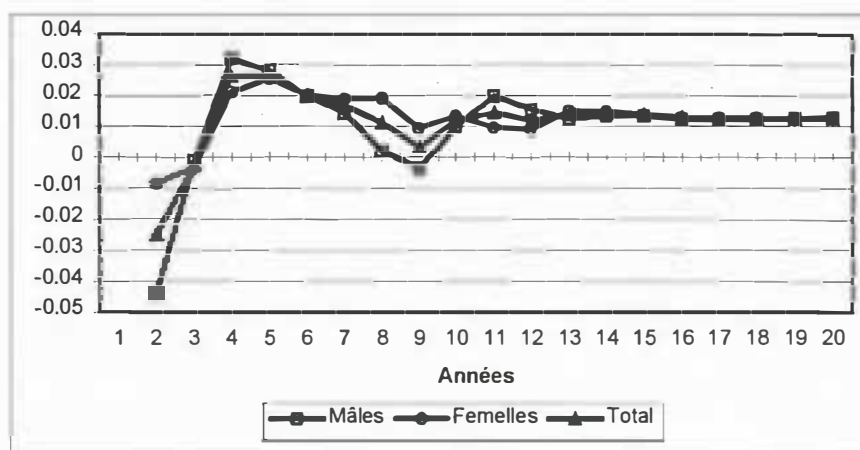


Figure 4 : Variation du taux d'accroissement « r » dans le temps lorsque le prélèvement est comparable à celui effectué en 1996.

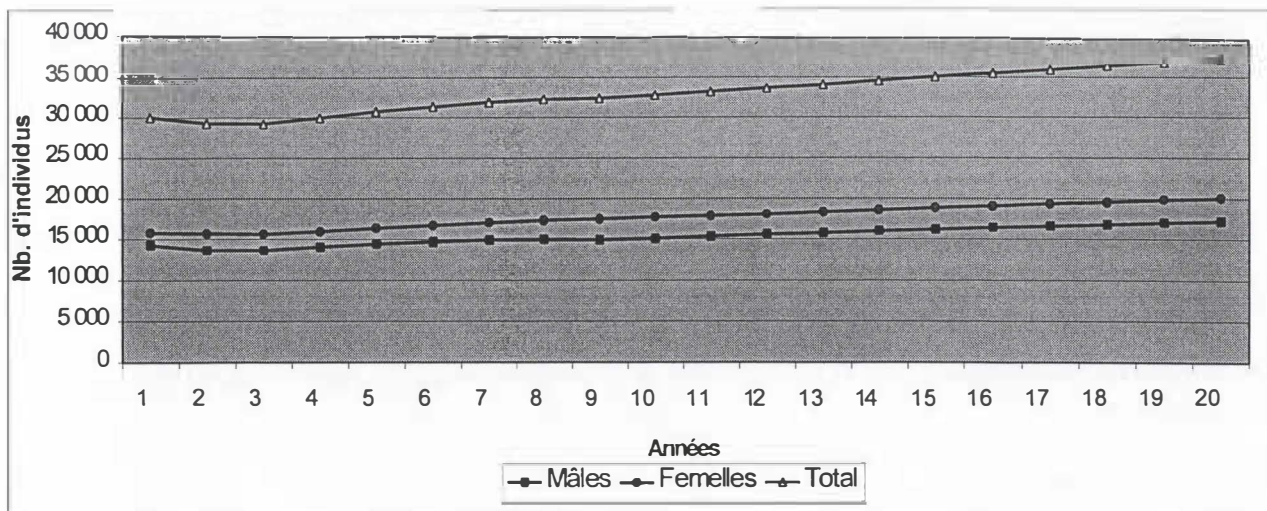


Figure 5 : Evolution des effectifs de la population d'impala lorsque le prélèvement, comparable à celui réalisé en 1996, est répété pendant toute la période.

Par contre, si on fait un prélèvement de 10 % dans toutes les classes d'individus (10 % mâles adultes, 10 % mâles sub-adultes, 10 % de mâles juvéniles, 10 % femelles adultes, 10 % femelles sub-adultes et 10 % femelles juvéniles), on obtient un taux de multiplication $\lambda = 0,9720$ et une diminution de 3 % de la population par an (on atteindrait une population de 17 000 individus en 20 ans).

Mais si on chasse uniquement des femelles juvéniles (âge < 1 an), avec un prélèvement de 10 % qui correspond à 387 femelles la première année, on obtient un $\lambda = 1,04843$ et une population de 65 000 individus au bout de 20 ans (dont 40 % de mâles alors qu'à l'origine il y en avait 47,5 %). Le taux d'accroissement ne devient supérieur à 1 ($\lambda = 0,9996$) qu'avec une prise supérieure à 30 % (environ 1 200 individus prélevés la première année) de femelles juvéniles.

Dans le cas des femelles sub-adultes ($1 < \text{âge} < 2$ ans), on obtient avec 10 % de prélèvement (213 femelles la première année), un taux de multiplication $\lambda = 1,04961$ et une population de 95 000 individus après 20 ans (dont 40 % de mâles). La population ne décroît ($\lambda = 0,99916$) que si le taux de prise est égal ou supérieur à 33 % (703 individus la première année).

Par contre, pour les femelles adultes (âge > 2 ans), avec une exploitation de 10 % (970 femelles), la population augmente avec un taux $\lambda = 1,0112$ et on obtient après 20 ans une population de 33 400 individus (dont 43 % de mâles). Le crash de la population ($\lambda = 0,9997$) apparaît dès que le prélèvement est supérieur ou égal à 12 % (1 173 individus la première année) (Figure 6).

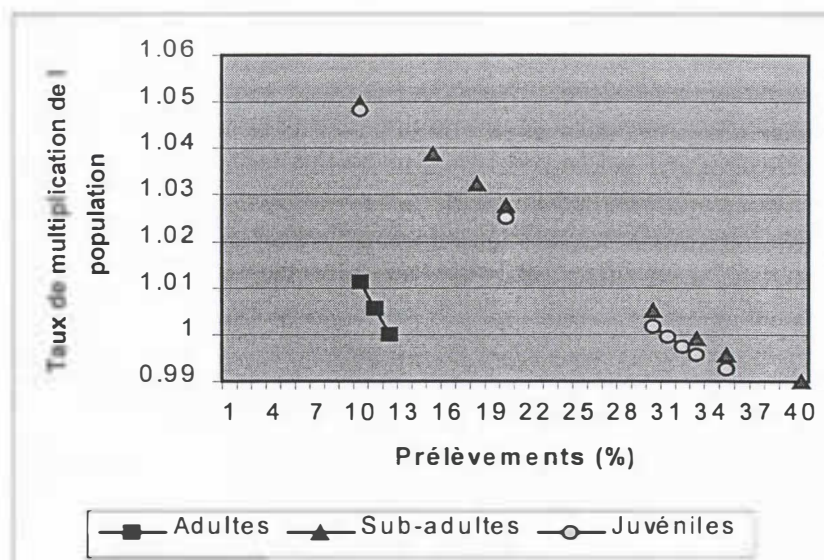


Figure 6 : Variation du taux de multiplication en fonction du prélèvement effectué sur les femelles pour les trois classes d'âge.

III – VARIATION DE LA CONDITION CORPORELLE

Il n'y a pas d'homogénéité des variances dans le milieu « rives du lac » ($F = 4,189$; $ddl_1 = 43$; $ddl_2 = 1361$; $P = 0,000$) alors que l'homoscédasticité existe pour le milieu « intérieur des terres » ($F = 1,303$; $ddl_1 = 33$; $ddl_2 = 357$; $P = 0,128$). On va donc effectuer une comparaison des variabilités entre les classes sur le premier milieu « rives du lac » et une analyse de variance multifactorielle simple avec 4 facteurs (sexe, âge, année, saison) pour le milieu « intérieur des terres ».

III. 1 – Variabilité entre les classes pour la zone « rives du lac »

L'hypothèse de variabilité plus forte chez les mâles adultes que chez les femelles adultes est confirmée ($Z = -2,366$; $P = 0,018$). Par contre la différence entre les adultes et les juvéniles n'est pas observée de manière significative que ce soit pour les femelles ($Z = -1.153$; $P = 0,249$) ou pour les mâles ($Z = 0,944$; $P = 0,173$).

D'autre part, il n'y a pas d'effet cycles saisonniers sur la variabilité pour la zone « rives du lac » ($Z = -0,968$; $P = 0,333$). Les classes présentent la même variabilité durant les cycles saisonniers 94/95 et 95/96.

L'effet saison n'est présent que chez les individus adultes, alors qu'il n'existe pas chez les juvéniles. Chez les adultes, des différences sont observées aussi bien entre saisons d'un même cycle saisonnier qu'entre saisons semblables de cycles saisonniers différents. En effet, chez les adultes on trouve des différences significatives entre les saisons du cycle saisonnier 95/96 : la variabilité est plus importante en saison des pluies qu'en saison sèche chaude ($Z = -2,023$; $P = 0,043$), mais elle est aussi plus importante en saison sèche froide qu'en saison sèche chaude ($Z = -2,023$; $P = 0,043$).

Mais globalement, pour les saisons identiques des cycles saisonniers 94/95 et 95/96, on ne retrouve de différence de variabilité qu'entre les saisons sèches chaudes ($Z = -2,023$; $P =$

0,043). La variabilité en saison sèche chaude est plus importante pendant le cycle saisonnier 94/95.

Mais en fait, les différences de variabilité entre les saisons apparaissent chez les femelles et pas chez les mâles. Les différences intra – cycle chez les femelles ne ressortent qu’entre la saison sèche froide et la saison sèche chaude du cycle saisonnier 95/96 ($Z = - 2,023$; $P = 0,043$), tandis que pour les saisons identiques de cycles saisonniers différents, il existe une différence significative qu’entre les saisons sèches chaudes ($Z = -2,023$; $P = 0,043$) des cycles saisonniers 94/95 et 95/96 et entre les saisons sèches froides ($Z = - 2,201$; $P = 0,028$) des cycles saisonniers 93/94 et 95/96.

Tableau 10 : Tableau récapitulatif des principaux résultats de l’analyse de la variabilité

Différences de variabilité		Significativité
Entre mâles et femelles	adultes	Oui
	juvéniles	Non
Entre cycles saisonniers	94/95 – 95/96	Non
Entre saisons intra-cycle	adultes	Oui
	juvéniles	Non
Entre saisons inter-cycle	adultes	Oui
	juvéniles	Non
Entre Saisons sèches chaudes des cycles 94/95 – 95/96	femelles	Oui
Entre saisons sèches froides des cycles 93/94 – 95/96	femelles	oui

III. 2 – Analyse de variance multifactorielle pour la zone « Intérieur des terres »

Les effets des facteurs sexe, âge, cycles saisonniers et saisons sur la variable poids ont été testés par une analyse de variance multifactorielle simple. Le tableau des résultats de l’analyse est le suivant :

Tableau 11 : Tableau des résultats de l’ANOVA multifactorielle.

			Méthode unique				
			Somme des carrés	ddl	Carré moyen	F	Sig.
POIDS	Effets principaux	(Combinés)	4380.810	6	730.135	51.295	0.000
		SEXE	750.795	1	750.795	52.747	0.000
		CYCLE S.	16.328	1	16.328	1.147	0.285
		AGE	3615.805	2	1807.902	127.014	0.000
		SAISONS	9.283	2	4.641	0.326	0.722
	Modèle		4380.810	6	730.135	51.295	0.000
	Résidu		5323.481	374	14.234		
	Total		9704.291	380	25.538		

(Tous les effets sont introduits simultanément)

(Du fait de cellules vides, ou d’une matrice singulière, les interactions d’ordre supérieur ont été éliminées)

Dans la zone « Intérieur des terres » les cycles saisonniers et les saisons n’ont pas d’effet significatif sur la variable poids. Il n’y a pas de différence significative du poids moyen des individus quel que soit le cycle saisonnier ou quelle que soit la saison à l’intérieur d’un cycle saisonnier. Par contre, il existe des différences significatives du poids moyens entre les individus des différentes classes d’âge et de sexe.

III. 3 – Comparaisons des gains moyens de poids

On a testé s'il existait une différence significative du gain moyen de poids entre les cycles saisonniers. Les tests-t pour échantillons indépendants ont donné les résultats suivants :

Tableau 12 : Tableau récapitulatif des résultats des comparaisons de gain de poids moyen.

	Statistique T	ddl	P
Mâles adultes	- 4.9816	14	0.0002
Femelles adultes	- 20.264	14	0.0001
Mâles juvéniles	- 3.3189	13	0.0055
Femelles juvéniles	- 0.2173	13	0.8314

Il y a donc une différence significative de gain de poids entre les cycles saisonniers 94/95 et 95/96 pour les mâles et les femelles adultes ainsi que pour les mâles juvéniles. Par contre on n'observe pas de différence significative pour les femelles juvéniles.

DISCUSSION - CONCLUSION

I – ESTIMATION DES POPULATIONS

Les estimations des densités d'impalas des 3 strates de la zone ne présentent pas la même précision : les coefficients de variations sont compris entre 18,73 et 52,85 %. Cette disparité est due tout d'abord à la différence d'intensité d'échantillonnage qu'il existe entre ces 3 strates. L'augmentation du nombre de répétitions ou du nombre de transects dans les strates « Vallées adjacentes » et « Intérieur des terres », aurait permis d'avoir une meilleure précision (Murindagomo, 1997). La taille de l'échantillon de chaque strate peut être arrêtée en estimant la longueur L totale des transects surveillés, qui dépend de la précision voulue du comptage et des connaissances (fréquence de rencontre (n/L)) issue des estimations précédentes (Buckland et al., 1993). Malheureusement un manque de temps et de moyens financiers a limité l'intensité d'échantillonnage. Cependant il serait intéressant de mettre au point, à partir de ces données et de ces résultats, une stratégie d'échantillonnage et de calculer le nombre de transects et de répétitions nécessaires dans chaque strate, afin d'obtenir les meilleures précisions pour un coût équivalent. Il faudrait aussi augmenter la précision des mesures. Toutefois, ce problème est mineur car une estimation de densité peut être relativement sûre même si les mesures sont assez imprécises. Mais il faut que les mesures des distances entre les animaux proches du transect et l'observateur soient exactes, que l'erreur de mesure soit faite de manière aléatoire et que la taille de l'échantillon soit importante (Gates et al., 1985 in Buckland et al., 1993).

Bien que l'intensité d'échantillonnage dans la strate « rives du lac » soit la plus importante, ce n'est pas la strate qui présente l'estimation la plus précise car la fonction de probabilité de détection ne présente pas nettement « l'épaule » pour les faibles valeurs de y , contrairement au modèle de la strate « Vallées adjacentes » qui donne la meilleure précision des estimations. La présence de « l'épaule » sur la fonction de détectabilité près du transect est indispensable pour que la théorie de *Distance sampling* soit performante (Buckland et al., 1993). La strate « Intérieur des terres » présente la plus grande imprécision car c'est la strate qui est caractérisée par la plus faible intensité d'échantillonnage et par un modèle qui a le plus de mal à s'ajuster aux données. Cela tient sûrement au fait que dans cette strate les impalas ne présentent pas une distribution très homogène. En effet, certaines zones de cette strate présentent des densités importantes, supérieures à 25 ind/km², alors que la densité moyenne de la majorité de la strate, caractérisée par des forêts de miombo, est de l'ordre de 3 ind/km² (Murindagomo, 1997).

Pour les strates « rives du lac » et « vallées adjacentes » on obtient des estimations avec des coefficients de variation de 21,12 et 18,75 %. Ce qui est une précision très correcte car le dénombrement n'est pas une opération de haute précision et une certitude de 20 % est une marge minimale. Ce minimum de précision est dû aux nombreuses hétérogénéités dans la population (classes et sexes d'âge), dans l'habitat (hétérogénéité spatiale) et dans le temps (effet de la température, de la luminosité ou des précipitations sur les comptages) (Gaillard et *al.*, 1993).

Le nombre d'impalas estimé en avril 1998 (début de saison sèche froide) est de 32 000 individus avec un IC¹ [19 669 – 54 352] et des densités estimées de 135 ind/km² dans la strate « Rives du lac », 22 ind/km² dans la strate « Vallées adjacentes » et 4,6 ind/km² dans la strate « Intérieur des terres » alors qu'en septembre 1997 (fin de saison sèche chaude) la population était estimée à 22 000 avec un IC [13 940 – 29 894] avec des densités respectives pour chacune des trois strates de 120,14 ; 4,25 et 5,25 (Murindagomo, 1997) et que les comptages aériens effectués par le WWF montraient une forte diminution de la population entre les années 1989 et 1995 avec une estimation de 2500 individus en 1995 avec un coefficient de variation de 55 % (WWF, 1995). Les estimations des deux comptages effectués au sol montrent une tendance à une légère croissance de la population, contrairement aux comptages aériens. Il semble donc que les comptages aériens ne soient pas adaptés à l'Impala. La forte diminution observée par ces comptages peut s'expliquer par le fait que les impalas, en réponse aux prélèvements (1500 individus par an entre 1993 et 1996 et 500 en 1997), ont modifié leur comportement en augmentant la distance de fuite par rapport à l'avion, et en évitant les zones découvertes où la pression cynégétique est très forte (Murindagomo, 1997). Effectivement, on a remarqué lors des comptages que les densités sont plus faibles dans les zones de chasse du projet « Faune et Village » et plus particulièrement dans les zones ouvertes du bord du lac que dans les zones qui ne font pas partie des terres de chasse et qui présentent les mêmes conditions de milieu. Il y a donc un effet chasse : adaptation comportementale des impalas, changement de la structure des troupes et diminution des effectifs.

Mais il existe aussi une différence de densité entre les saisons pour les mêmes zones : les densités sur les rives du lac sont plus fortes à la fin de la saison des pluies, alors que les densités à l'intérieur des terres ont tendance à être légèrement supérieures en fin de saison sèche. En effet, il a été montré que dans les zones qui sont inondées une partie de l'année (cas des rives du lac où le niveau de l'eau est très variable au cours de l'année) la densité en Impala augmentait entre avril et juillet et diminuait avant le mois d'octobre lorsque les pluies avaient été relativement faibles (Dunham, 1994).

Entre les trois strates, il existe un gradient de végétation : plus on s'éloigne du lac, moins la strate herbacée est importante et plus les ligneux sont nombreux. En fin de saison sèche la disponibilité de fourrage est limitée sur les rives du lac. Certaines zones sont totalement dénudées et les troupes présents sont en mauvaises conditions physiques à cause d'une compétition interspécifique (buffle *Syncaerus caffer*, Cobe à croissant *Kobus ellipsiprymnus*, Zèbre *Equus burchellii*) (Murindagomo, 1997) très dure liée en particulier à la dépendance de l'eau libre des individus (Western, 1975). L'impala qui est un herbivore mixte (brouteur et paisseur) et sélectif (Estes, 1997) a tendance à plus utiliser, en saison sèche chaude, les ligneux qui offrent un fourrage de qualité moyenne mais qui contiennent plus d'azote disponible que les fourrages d'herbacées desséchées (Monro, 1980).

L'activité du projet « Faune et Village » a donc un effet sur la population d'impalas. Il devient urgent de mettre en place un calendrier d'utilisation des zones de chasses, avec des rotations afin de diminuer la pression de certaines zones de chasse, car l'utilisation systématique de ces zones diminue la rentabilité des sorties de chasse (plus d'animaux blessés non récupérés à cause de tirs lointains...). Il conviendrait d'utiliser toutes les zones de chasse et en particulier les

¹ Intervalle de confiance

zones au bord du lac tout au long de la saison de chasse avec une rotation assez longue et de diminuer la pression cynégétique des zones en bordure du lac au profit de celle des zones adjacentes en fin de saison sèche chaude surtout lorsque la saison des pluies a été bonne, car c'est à cette période que les zones « vallées adjacentes » et « intérieur des terres » présentent une végétation minimale qui offrent une visibilité maximale. Par contre, les rives du lac doivent être utilisées avec une plus forte intensité les années de faible pluies, car les densités en impala sont plus importantes ces années là que les années où la pluie a été abondante.

II – MODELE DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS

Si on fait l'hypothèse que tous les mâles ont une capacité illimitée à féconder les femelles, la taille de la population n'est pas affectée par une politique de prélèvements importants (16 % de la population) avec une sex-ratio fortement en faveur des mâles (> 90 %) (Ginsberg & Milner-Gulland, 1994). Par contre, des prélèvements de femelles peuvent très fortement affecter la population et même entraîner un crash de la population. Effectivement, si on regarde les résultats obtenus à partir du modèle, l'Impala est une espèce qui semble être plus sensible à la mortalité des femelles adultes qu'à la mortalité des femelles juvéniles et sub-adultes. En effet, si on regarde l'élasticité, qui est un outil puissant pour évaluer les conséquences de différentes stratégies bio-démographiques sur la dynamique de cette population, c'est la survie des femelles adultes qui influence le plus le taux de multiplication. Cela est confirmé par les différents scénarios de prélèvements testés : un prélèvement de 12 % des femelles adultes entraîne une décroissance de la population, alors que le prélèvement peut atteindre 30 % des femelles sub-adultes ou des juvéniles avant de voir la population diminuer.

La première réaction face à ces résultats est que les quotas du projet « Faune et Village » ne sont pas adaptés à la biologie de l'Impala. Il serait préférable d'augmenter la pression de chasse sur les mâles et de privilégier l'exploitation des femelles sub-adultes (ou les juvéniles mais le rendement des chasses serait dans ce cas plus faible) plutôt que les femelles adultes. Les taux de prélèvements utilisés dans les différents scénarios ne sont bien évidemment pas à appliquer car ils ne tiennent pas compte de la fertilité des mâles et de la densité-dépendance qui ont un effet contraire sur l'accroissement de la population lorsqu'ils augmentent.

Donc l'hypothèse de travail que le nombre de mâles n'est jamais limitant pour la reproduction, est remise en cause surtout lorsqu'il s'agit de populations animales sauvages. Dans le cas de l'Impala, les mâles ont en général la possibilité de féconder des femelles qu'entre l'âge de 5 et 9 ans et le nombre de femelles fécondées par un mâle dépend de son âge (Jarman, 1979 ; Ginsberg & Milner-Gulland, 1994). D'autre part, Ginsberg & Milner-Gulland (1994) ont montré que lorsque le quota dépasse 8 % de la population, l'équilibre de la population est très sensible à la proportion de mâles (et plus particulièrement de mâles âgés de 7 à 9 ans – lorsqu'ils présentent le succès d'appariement plus important –) et qu'une exploitation trop intensive des mâles peut entraîner un effondrement de la population.

Mais une sex-ratio fortement biaisée en faveur des mâles même si elle permet une diminution des combats, de la mortalité des mâles et de l'harassement des mâles sur les femelles, peut avoir des effets négatifs : sélection artificielle des mâles et un nombre insuffisant de mâles pour féconder les femelles. Les probabilités de rencontre d'animaux de sexes différents (et donc les probabilités de fécondation) diminuent, ce qui peut entraîner une chute artificielle de la « fécondité » des femelles. L'effet négatif est d'autant plus important si les chasses ou les prélèvements caractérisés par une sex-ratio déséquilibrée en faveur des mâles, s'effectuent pendant la période de reproduction. Cela peut perturber la structure des territoires, réduire le nombre de femelles fécondées dans l'année et diminuer la synchronisation des naissances chez

les espèces d'ongulés présentant une saisonnalité de la reproduction (Ginsberg & Milner-Gulland, 1994).

Quant à l'hypothèse que le nombre de mâles n'influe pas sur les paramètres de survie des femelles, elle est encore plus difficile à valider pour les animaux sauvages : les phénomènes de densité – dépendance existent chez les ongulés sauvages. Des exemples de densité – dépendance du taux de survie des adultes ont été observés chez 9 espèces d'ongulés, dont le buffle (*Syncerus caffer*) (Fowler, 1987) et le grand koudou (*Tragelaphus strepsiceros*) (Owen-Smith, 1990). Mais la densité peut aussi affecter la fécondité des femelles : on observe chez certaines espèces d'ongulés, une variation significative du taux de reproduction chez la femelle adulte quand la densité augmente. Cette baisse du taux de reproduction s'accompagne généralement d'une diminution rapide du taux de fécondité chez les jeunes quand la densité de la population augmente (Clutton-Brock, 1987 ; Fowler, 1987 ; Sinclair, 1989).

Il faut donc rester prudent sur les résultats obtenus car le modèle matriciel utilisé en plus des deux hypothèses qui ne sont pas vérifiées, ne prend pas en compte les effets négatifs potentiels d'un prélèvement présentant une sex-ratio déséquilibrée, mais aussi parce que les informations sur la biologie des impalas des rives de Kariba actuellement à notre disposition sont insuffisantes pour mettre en place une politique fine d'utilisation de la population.

On peut cependant émettre quelques recommandations : en modifiant les quotas et surtout les sexe et âge ratios il est possible d'augmenter le nombre d'impalas prélevés sans pour autant faire diminuer le taux de multiplication de la population. Il serait préférable d'augmenter le nombre de mâles adultes par rapport au nombre de femelles prélevées tout en évitant des quotas fortement déséquilibrés que ce soit pour l'âge ou le sexe car cela peut avoir des effets catastrophiques sur la population d'ongulés exploitée, d'autant plus si la pression de chasse est forte (Ginsberg & Milner-Gulland, 1994). La sélection des mâles adultes doit préférentiellement se faire sur les classes d'âge qui présentent un succès d'appariement faible (avant 5 ans et après 9 ans), alors que la sélection des femelles peut se faire sur les individus juvéniles et sub-adultes tant que les prélèvements ne dépassent pas 30 % des effectifs mais aussi sur les femelles adultes dans des proportions moins importantes. La sélection des femelles adultes doit aussi privilégier les classes de plus de 4 ans car elles présentent les élasticités de survie les plus faibles. Quelle que soit la politique observée, il est préférable que le taux de multiplication de la population soit supérieur à 1 car si dans un milieu constant la gestion optimale de la population est obtenue lorsque λ est égal à 1, dans un milieu qui présente des conditions variables selon les années (bonnes ou mauvaises saisons des pluies), il est préférable d'avoir un λ supérieur à 1 pour éviter de fortes diminutions de la population.

Malheureusement le modèle de Leslie ne prend pas en compte la stochasticité de l'environnement. Il est donc indispensable de pousser plus loin cette étude de la dynamique des populations d'impalas en identifiant les variables (facteurs abiotiques et biotiques) qui agissent sur la dynamique de populations d'impalas dans cette région en mettant en place des campagnes de Captures – Marquages – Recaptures pour obtenir des informations biologiques sur la population mais aussi sur les cohortes et même l'individu. Ces différentes échelles d'étude permettront de calculer les paramètres démographiques nécessaires à la mise au point d'un modèle de dynamique de populations qui tiendra compte de la stochasticité de l'environnement et de la densité-dépendance. Ainsi le calcul des quotas pourra se faire sur des bases scientifiques grâce à un modèle qui prendra tous ces facteurs en compte et permettra de tester plusieurs scénarios qui pourront différer aussi bien au niveau du nombre d'animaux présents sur la zone, que du nombre d'animaux prélevés, que de la sex-ratio, de la date du début de la chasse...

III – VARIATION DE LA CONDITION CORPORELLE

Globalement, des variations de poids intra - annuelles sont observées chez les adultes et plus particulièrement chez les mâles où on observe, chaque année, une forte diminution du poids moyen pendant la saison sèche froide (entre avril et juin) pendant laquelle se déroule le rut. Pour les mâles adultes territoriaux le coût d'entretien du harem et de la défense du territoire est très élevé (Van Rooyen, 1993) : durant cette période ils réduisent le temps passé à s'alimenter et à ruminer (Jarman & Jarman, 1973). En fait, en fin de saison sèche chaude, tous les mâles adultes (territoriaux ou prétendants) présentent de mauvaises conditions physiques. Mais il est intéressant de remarquer que si les mâles adultes territoriaux présentaient des conditions corporelles pré-rut supérieures à celle des prétendants célibataires ils présentent des états corporels inférieurs à celui des célibataires à la fin de la saison du rut (Van Rooyen, 1993).

Par contre, les femelles adultes présentent un poids moyen relativement stable au cours des cycles saisonniers, mais qui est légèrement plus important en 1996. On s'attendait à une diminution de l'état corporel et donc du poids moyen après le pic de naissance de novembre jusqu'à avril (fin de la lactation). Cette absence de décroissance alors que les femelles adultes sont allaitantes peut s'expliquer par le fait que les chasseurs du projet « Faune et Village » ont pour instruction de ne pas tirer les femelles suitées. L'absence de diminution de la condition corporelle serait donc expliquée par le fait que les femelles prélevées en avril – mai (saison sèche froide) sont en grande majorité des femelles non allaitantes qui n'ont pas de coût de reproduction. Mais si la diminution de la condition corporelle chez les femelles adultes n'est pas observée au niveau des moyennes des poids, l'étude de la variabilité montre très bien qu'entre la saison sèche froide et la saison sèche chaude, on remarque une augmentation de l'hétérogénéité des individus due entre autre aux femelles en lactation et à la disponibilité en fourrage. On remarque aussi que la variabilité chez les femelles adultes est plus importante lorsque, pour une quantité d'eau tombée, les pluies sont mal réparties : quand les fourrages de qualité (matériel vert présentant de l'azote digestible) sont limités en saison sèche chaude, l'accès à la ressource est lié au statut social des individus (Van Rooyen, 1993).

Il y a donc un effet « pluies » important sur les adultes, mais l'effet de la variabilité de la production primaire devrait être marqué plus tôt dans l'année chez les femelles adultes, car pendant la saison sèche froide les femelles adultes ont un coût physiologique lié à l'allaitement, alors que chez les mâles adultes l'effet devrait être marqué qu'à partir de la saison sèche chaude car ils rentrent en période de rut pendant la saison sèche froide et en sortent qu'en début de saison sèche chaude. Les mâles adultes semblent être susceptibles à la répartition comme les femelles adultes, car leur condition corporelle dépend beaucoup de la qualité des fourrages au moment où ils sortent de la période de rut. En revanche, les femelles adultes semblent être légèrement plus sensibles que les mâles à la quantité d'eau tombée et à la production primaire en saison sèche froide.

Dans le cas des juvéniles, il n'y a pas de tendance marquée à une croissance pondérale régulière au cours de l'année, mais une différence apparaît tout de même entre les mâles et les femelles à un moment particulier du cycle saisonnier. En saison des pluies, il n'y a pas de différence significative de poids entre les mâles et les femelles, car ce sont tous de très jeunes individus (les naissances ont lieu pendant la saison des pluies). Mais en saison sèche froide une différence de poids apparaît lorsque les pluies de la saison des pluies précédente ont été importantes : la croissance des mâles comme des femelles est limitée pendant la saison sèche froide et le dimorphisme sexuel n'apparaît pendant la saison sèche froide que lorsque la saison des pluies précédente a été bonne (fortes précipitations bien réparties dans le temps). En effet, on peut remarquer que la croissance des juvéniles pendant la saison sèche froide 96 est moins limitée

que pendant la saison sèche froide 95 : on observe une croissance des mâles juvéniles plus rapide.

Par contre, en saison sèche chaude la différence reste alors que les animaux sont en mauvais état. Il est possible qu'en saison sèche chaude les juvéniles qui ont survécu, sont les individus les plus forts, qui ont présenté pendant la saison des pluies et la saison sèche froide précédentes les croissances les plus importantes. Ce qui pourrait expliquer l'absence de différence de variabilité entre les juvéniles entre les saisons d'un même cycle saisonnier. La différence acquise entre mâles et femelles pendant la saison des pluies et la saison sèche froide, reste observable pendant la saison sèche chaude.

Cette idée semble effectivement se confirmer car que ce soit pour les mâles juvéniles ou les femelles juvéniles, le poids en saison sèche chaude est supérieur au poids en saison sèche froide alors que les conditions environnementales sont beaucoup plus limitantes. Ceci s'explique tout d'abord par le fait que les juvéniles poursuivent leur croissance qui est rapide chez l'Impala (Fairall, 1983) mais aussi parce que la qualité de la saison des pluies, et en particulier la répartition, a un effet recrutement sur les juvéniles sur la première partie de la saison sèche : il existe chez les ongulés, une corrélation entre la survie des juvéniles et la masse corporelle (Festa-bianchet et al., 1997). Les individus qui restent en fin de saison sèche chaude étaient les individus les plus forts qui ont présenté des croissances corporelles les plus importantes, et qui ont le mieux survécus à la mauvaise période.

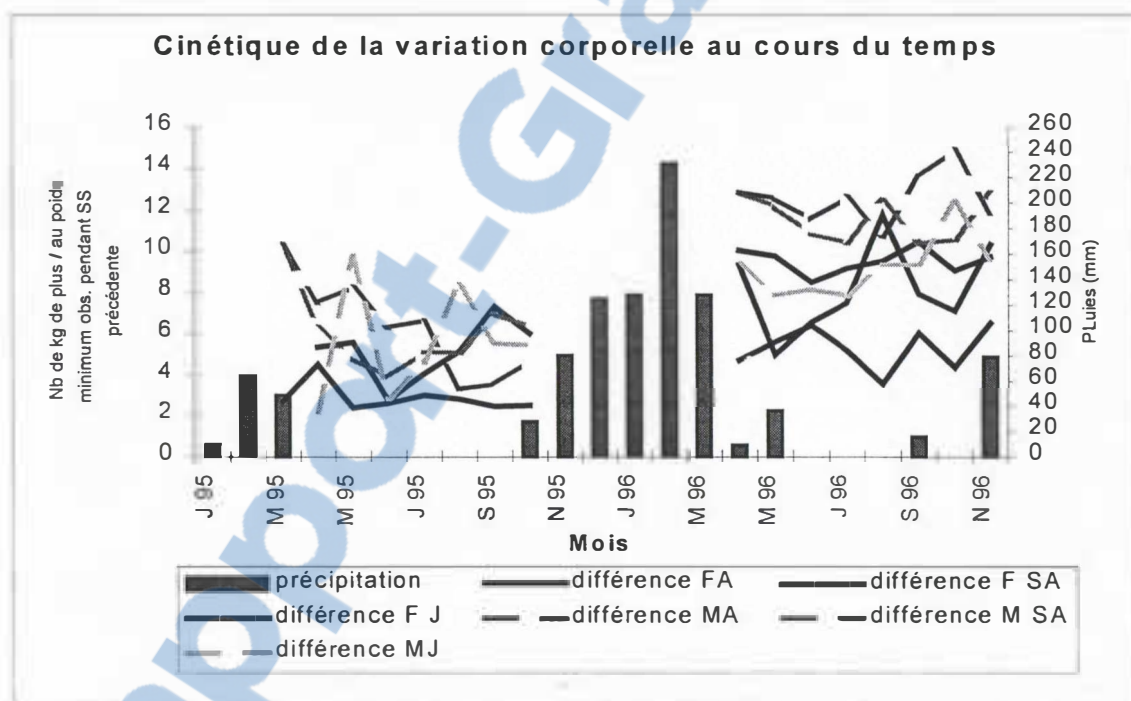


Figure 7 : Cinétique de la variation corporelle au cours du temps pour chaque classe « sexe – âge »

Il est aussi intéressant d'aborder le problème de la cinétique du gain de poids. On remarque qu'après la mauvaise période (saison sèche chaude) pendant laquelle les individus présentent les conditions corporelles les plus faibles, il y a une différence de gain moyen de poids entre les cycles saisonniers 94/95 et 95/96 pour les mâles et les femelles adultes, mais aussi pour les mâles juvéniles, qui présentent une croissance supérieure pendant l'année 95/96 (Figure 7). Le gain moyen est bien supérieur pendant l'année 95/96. Deux hypothèses existent pour expliquer cette différence : soit le gain de poids est supérieur pendant le début du cycle saisonnier 95/96, soit les individus ont abordé l'année 95/96 dans un état corporel moyen beaucoup plus faible que celui avec lequel ils sont rentrés dans l'année 94/95. Mais si on regarde

les données et la qualité des saisons des pluies, la saison des pluies 93/94 est caractérisée par une mauvaise répartition des pluies, donc par une production primaire herbacée très limitée dans le temps, ce qui a obligé les impalas à utiliser leurs réserves beaucoup plus tôt dans la saison et à présenter en fin de saison sèche chaude 94 un état corporel beaucoup plus bas qu'en saison sèche chaude 95. Cette différence de condition physique « initiale » est confirmée par les poids moyens des individus qui sont plus faibles en fin de cycle saisonnier 93/94 qu'en fin de cycle saisonnier 94/95. L'Impala présente donc un gain de poids plus rapide et plus long lorsque la saison des pluies présente une bonne répartition des pluies.

On remarque aussi que l'effet du rut sur la condition des mâles adultes est confirmé si on regarde la cinétique des gain de poids moyens (Figure 7) : la diminution du gain de poids est plus importante en saison sèche froide 95 qu'en saison sèche froide 96. Ceci semble confirmer que l'effet rut sur l'état corporel des mâles, est amplifié par la qualité de la saison des pluies

Le facteur habitat a aussi un effet sur la variation de la condition corporelle des individus au cours du temps. En effet, on observe un milieu dans lequel les variances sont très hétérogènes (rives du lac) et un milieu qui présente des variances homogènes (intérieur des terres). Cette non homoscedasticité peut avoir deux origines : soit elle est la résultante d'un problème d'échantillonnage, soit elle correspond à un fait biologique. La deuxième hypothèse semble la plus probable car le protocole de prélèvement est exactement le même dans les deux milieux.

L'effet milieu est en fait une variation de la sensibilité à la qualité des précipitations. En effet, les variations pluviométriques n'ont pas la même influence sur la dynamique des populations d'impalas (qui sont des herbivores mixtes) dans les milieux herbacés et les milieux ligneux. Les très bonnes années d'un point de vue précipitation, la différence entre les milieux (rives du lac et intérieur des terres) est beaucoup plus faible : les mâles adultes ne présentent pas de différence significative entre les deux milieux durant l'année 95/96 alors que cette différence, en faveur du milieu « rives du lac » existe durant l'année 94/95. Lorsque les précipitations ne sont pas bonnes, c'est dans les habitats clés que ce fait la différence et plus la saison des pluies est bonne, plus l'écart entre les mauvais et bons milieux est restreint. Il est probable que l'écart soit plus important entre les deux milieux en saison sèche froide, qui est la continuité de la saison des pluies, surtout si la saison des pluies est moyenne : sur les rives du lac qui présentent une qualité d'habitat supérieur, la dynamique de gain de poids est plus forte que dans le milieu « intérieur des terres » où le gain de poids est tamponné par la qualité de la saison des pluies. La différence entre les habitats serait donc due à une croissance du poids sur les rives du lac pendant les saisons sèches et pas dans l'intérieur des terres. Cette différence est en fait le reflet de la différence qui existe au niveau de la productivité primaire des deux milieux. Les rives du lac, qui sont caractérisées par une forte productivité primaire en saison des pluies, est un habitat où les animaux présentent la plus forte sensibilité aux variations annuelles de précipitations. Les différences de poids sont beaucoup plus marquées qu'à l'intérieur des terres où il existe, pour l'Impala, une possibilité d'utiliser les ligneux comme complément. Les mâles adultes et les femelles adultes sur les rives du lac présentent une sensibilité à la production primaire marquée.

Par contre, les différences observées pour les mêmes saisons de cycle saisonnier différents pour les rives du lac sont sûrement dues à l'hétérogénéité des prélèvements : en saisons des pluies, les abattages ne sont pas homogènes, ils ont lieu uniquement en tout début de saison, alors que pour les saisons sèches froides et les saisons sèches chaudes les abattages sont, en général, répartis sur l'ensemble de la saison.

Mais dans cette étude des variations de la condition corporelle, la disponibilité alimentaire n'est globalement estimée qu'à partir des précipitations, alors que les densités des animaux jouent aussi un rôle important sur la disponibilité des ressources. En effet, la limitation en ressource (surtout en saison sèche) est souvent considérée comme le mécanisme créant les effets de densité-dépendance chez les ongulés (Merrill & Boyce, 1991). Mais l'absence de

données précises sur les densités ne nous permet pas d'aborder l'effet de la densité-dépendance sur la variation de la condition corporelle. WWF a fait des comptages ces années là, mais il s'agit uniquement d'une estimation globale du nombre d'individus dans la zone d'Omay. Il faudrait donc pousser plus loin cette analyse en intégrant les effets dus à la densité des individus dans les différents milieux.

En conclusion, il existe un effet production primaire lié à la qualité de la saison des pluies précédentes (quantité et équitabilité) sur la condition des femelles adultes, qui est d'autant plus important sur les rives du lac. En effet, une production primaire régulière permet aux femelles d'avoir une ressource fourragère de qualité pendant la période où les femelles adultes sont allaitantes (fin de saison des pluies et saison sèche froide). La différence entre le milieu « rives du lac » et « intérieur des terres » semble être plus importante pour les mâles adultes que pour les femelles adultes pour les bonnes et mauvaises années. Les mâles territoriaux sont plus susceptibles aux disponibilités de fourrages que les femelles pendant la période de rut.

Chez les juvéniles, l'effet de la qualité de la saison des pluies semble être plus important pour les mâles juvéniles : on ne retrouve en saison sèche chaude que les individus très lourds, les mieux adaptés au milieu. Les mâles sont les seuls à présenter une différence de poids entre les saisons sèches chaudes et les saisons sèches froides et une différence significative du gain de poids entre les années.

Il serait judicieux de pousser plus loin cette étude de variation du poids des impalas, afin d'avoir des informations complémentaires sur la croissance corporelle en fonction des années et de la typologie de la végétation, d'analyser les phénomènes de densité-dépendance observés etc., mais pour cela il est indispensable d'apporter des modifications à la fiche de relevé afin d'augmenter la précision et d'obtenir des informations complémentaires sur la biologie de l'espèce. Le projet « Faune et Village » avait, à son origine, une vocation unique de développement et de production de viande et la fiche de relevé a été créée de manière à pouvoir estimer facilement le rendement de chaque chasse. Pour pousser plus loin l'analyse des variations de la condition corporelle, il est indispensable d'avoir des informations plus précises sur le poids (pesée de l'animal juste après sa mort, l'estomac vide afin d'éviter les biais engendrés par la quantité de végétaux ingérés et le dessèchement de la carcasse) et l'âge des individus (utilisation de la dentition) mais aussi sur d'autres variables biologiques telles que la longueur du métatarse qui est une bonne indication de la croissance de l'individu, le poids et la taille des fœtus, mais aussi des facteurs et de leurs effets tels que l'état physiologique des femelles (gravidité), le statut social des individus (mâles territoriaux ou appartenant à un groupe de mâles célibataires...).

BIBLIOGRAPHIE

- AIDOUD, A., 1991. *Les parcours à alpha des hautes plaines algériennes. Variation interannuelle et productivité* In : Quatrième Congrès International des Terres de Parcours, Montpellier, France, 22-26 avril 1992. Association française de Pastoralisme, p. 198-199.
- ANON., 1995. *Aide-mémoire Statistique*. Saint-Mandé, France, CISIA-CERESTA Éditeur, 285 p.
- ATTWELL C.A.M., 1982. *Population ecology of the blue wildebeest *Connochaetes taurinus* taurinus in Zululand, South Africa*, *Afri. J. Ecol.*, N° 20 : pp. 147-68.
- BAR-HEN, A., 1996. *Quelques méthodes statistiques pour l'analyse des dispositifs forestiers*. Support de cours., 118 p.
- BELEMSOBGO, U., 1994. *Gestion de la faune en propriété commune au Zimbabwe. Cas de la production de viande dans le cadre du programme CAMPFIRE..* Montpellier, France ENGREF. 31 p.
- BOTHMA J. du P., 1989. *Game ranch management* : Pretoria, Southern Africa, J. du P. Bothma, 639 p.
- BOURLIERE F. and LAMOTTE M., 1975. *La démographie des populations de vertébrés* PARIS-VI^e France, Masson et Cie, 442 p.
- BUCKLAND, S.T., D.R. ANDERSON, K.P. BURNHAM and J.L. LAAKE, 1993. *DISTANCE SAMPLING : Estimation abundance of biological populations*, London, U.K., Chapman & Hall, 445 p.
- BUCKLAND, S.T., D.R. ANDERSON, K.P. BURNHAM and J.L. LAAKE, 1994. *DISTANCE SAMPLING : Estimation abundance of biological populations. Distance user's guide* Version 2,1, London, U.K., Chapman & Hall, 82 p.
- CAIRNS, S.C. & G.C. GRIGG, 1993. *Population dynamics of red kangaroos (*Macropus rufus*) in relation to rainfall in the South Australia pastoral zone*, *J. Appl.Ecol.*, N° 50 : pp. 444-458.
- CASWELL, H., 1989. *Matrix population models : construction, analysis and interpretation*, Massachusetts, USA, Sinauer Associates, Inc. Publishers, 328 p.
- CAUGHLEY, G. & A. GUNN, 1993. *Dynamics of large herbivores in deserts : kangaroos and caribou*, *Oikos*, N° 67 : pp. 47-55.
- CLUTTON-BROCK T.H. & ALBON S.D., 1985. *Competition and population regulation in social mammals*. In : Ecological Consequences of Adaptive Behaviour Symposium 25 of the British Ecological Society. Oxford, Blackwell Scientific Publications, (eds R.M. SIBLY & R.H. SMITH), pp. 557-575.
- CLUTTON-BROCK T.H., ALBON S.D. & GUINNESS F.E., 1984. *Maternal dominance, breeding success and birth ratios in red deer*, *Nature*, N° 308 : pp. 358-360.
- CLUTTON-BROCK, T.H. et al., 1987. *Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer*, *J. Anim. Ecol.*, N° 56 : pp. 857-871.
- DUNHAM, K.M., 1994. *The effect of drought on the mammal populations of Zambezi riverine woodlands*, *J. Zool., Lond.*, N° 234 : pp. 489-526.
- ELLIS, J.E., M.B. COUGHENOUR & D.M. SWIFT, 1993. *Climate variability, ecosystem stability and the implications for range and livestock development*. In : Behnke R.H., I. Scoones & C. Kerven.. *Range ecology at disequilibrium*. Londre UK ODI, pp..
- ESTES, R.D., 1995. *The behavior Guide tu African Mammals*, Halfway House 1685, South Africa, Russel Friedman Books CC, 611 p.
- FAIRALL, N., 1983. *Production parameters of the impala *Aepyceros melampus**, *Sth Afr. J. Anim. Sc.*, N° 13 : pp. 176-179.
- FERON, E., J.K. TAFIRA, U. BELEMSOBGO, S. BLOMME & M. DE GARINE WICHATITSKY, 1998. *Transforming wild african herbivores into edible meat for local communities. A community owned mechanism for the sustainable use of impala (*Aepyceros melampus*) in the CAMPFIRE Programme, Zimbabwe*, *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop. (FRA)*, N° in press
- FESTA-BIANCHET, M., J.T. JORGENSEN, C.H. BERUBE, C. PORTIER & W. WISHART, 1997. *Body mass and survival of bighorn sheep*, *Can. J. Zool.*, N° 75 : pp. 1372-1379.
- FOWLER, C.W., 1987. *A review of density - dependance in populations of large mammals*. In : Genoways Hugh H. (eds). *Current Mammalogy*. Plenum press, pp. 401-441.

- FRIEDEL, M.H., 1991. *Variability in space and time and the nature of vegetation change in arid rangelands* In : Quatrième Congrès International des Terres de Parcours, Montpellier, France, 22-26 avril 1991. Association française de Pastoralisme, p. 114-118.
- FRITZ, H. & P. DUNCAN, 1993. *Large herbivores in rangelands*. *Nature*, N° 364 : pp. 292-293.
- FRITZ, H., M. DE GARINE - WICHATITSKY and G. LETESSIER, 1996. *Habitats use by sympatric wild and domestic herbivores in an African savanna woodland : the influence of cattle spatial behaviour*, *J. Appl. Ecol.*, N° 33 : pp. 589-598.
- GAILLARD J. M., 1988. *Contribution à la dynamique des populations de grands mammifères : l'exemple du chevreuil (capreolus capreolus*. Thèse doct., UNIVERSITE, Lyon I, 320 p.
- GAILLARD J-M. et al, 1998 (a). *Early survival in roe deer : causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations*, *Oecologia (in press)* N° in press.
- GAILLARD J-M., J.M. BOUTIN & G. VAN LAERE, 1993. *Dénombrer les populations de chevreuil par l'utilisation du Line transect. Etude de faisabilité*, *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, N° 48 : pp. 73-85.
- GINSBERG, J.R., E.J. MILNER-GULLAND, 1994. *Sex-biased Harvseting and Population Dynamics in Ungulates : Implications for conservation and sustainable use*, *Conservation Biology*, N° 8 (1) : pp.
- GUBB, P., 1993. *Order Artiodactyla. In mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference*. Second édition,,,,, 890 p.
- JARMAN, M.V., 1979. *Impala Social Behaviour Territory, Hierarchy, Mating and the Use of Space* Berlin, Hamburg, Germany, V. P. Parey, 92 p.
- JARMAN, M.V. & P.J. JARMAN, 1973. *Daily activity of Impala*, *E. Afr. Wildl. J.*, N° 11 : pp. 75-92.
- JARMAN, P.J., 1971. *Diets of large mammals in the woodland around lake Kariba, Rhodesia*, *Oecologia (Berlin)*, N° 8 : pp. 157-178.
- LAWS, R.M., 1981. *Experience in a study of large mammals*. In : Fowler, C.W. and Smith, T.D. (Eds). *Dynamics of large mammal populations.*, pp. 19 -45.
- LEBRETON J.D., 1981. *Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret*. Thèse doct. es Sciences, UNIVERSITE, Lyon I, 211 p.
- LESLIE, P.H., 1945. *on the use of matrices in certain populationmathematics*, *Biometrika*, N° 33 : pp. 183-212.
- MERRILL E.H. & BOYCE M.S., 1991. *Summer range and elk population dynamics in Yellow-stone National Park*. In : R.B. Keiter and M.S. Boyce (eds) *The greater Yellowstone ecosystem : redefining America's wilderness heritage*. New Haven, Yale Univ. Press., pp. 263-273.
- MONRO, R.H., 1980. *Observations on the feeding ecology of impala*, *Sth Afr. Tydskr. Dierk.*, N° 15 : pp. 107-110.
- MURINDAGOMO, F, 1997. *A ground survey of impala in Omay communal lands*. Harare, Zimbabwe DNPWM & CIRAD. 28 p.
- OWEN-SMITH N., 1990. *Demography of large herbivore, the greater kudu Tragelaphus strepsiceros, in relation to rainfall*, *J. Anim. Ecol.*, N° 59 : pp. 893-913.
- OWEN-SMITH N., 1993. *Comparative mortality rates of mâle and female kudus : the costs of sexual size dimorphism*, *J. Anim. Ecol.*, N° 62 : pp. 428-440.
- SCHERRER, B., 1984. *Biostatistique*, Paris, France, Gaëtan Morin Editeur, 857 p.
- SINCLAIR, A.R.E., 1995. *Population limitation of resident herbivores*. In : Sinclair A.R.E. and Arcese P. (eds). *Serengeti II : dynamics, managment, and conservation of an ecosystem*. Chicago, USA, The University of Chicago, pp. 194-219.
- SINCLAIR, A.R.E., 1989. *Population regulation*. In : Cherrets J.M.. *Ecological Concepts*. Blackwell Scientific Publications, pp. 197_241.
- STUART C. and STUART T., 1997. *Field guide to the larger mammals of Africa*, Cape town, South Africa, J. Spencer-Jones and M. Mouton, 320 p.
- TAYLOR, R.D., 1993. *Wildlife management and utilisation in a zimbabwean communal land : a preliminary evaluation in Nyaminyami district, Kariba*. Zimbabwe WWF. p.
- TOMASSONE, R., DERVIN, C. & MASSON, J.P., 1993. *Biométrie : Modélisation de phénomènes biologiques*. Paris, France, Masson, 553 p.
- VAN ROOYEN, A.F., 1993. *Variation in body condition of impala and nyala in relation to social status and reproduction*, *Sth Afr. Tydskr. Natuurnav.*, N° 23 (2) : pp. 36-38.
- VASSAL, C & M. LESNOFF, 1996. *Win-Mod Software*. Montpellier, France CIRAD-EMVT.
- WESTERN, D., 1975. *Water availability and its influence on the structure and dynamics of a savannah large mammal community*, *E. Afr. Wildl. J.*, N° 13 : pp. 265-286.