



HAL
open science

Inventaire et suivi de la population de lions (*Panthera leo*) du parc national de Zakouma (Tchad)

Nathalie Vanherle, Tostain Sabine

► **To cite this version:**

Nathalie Vanherle, Tostain Sabine. Inventaire et suivi de la population de lions (*Panthera leo*) du parc national de Zakouma (Tchad). *Revue d'Écologie*, 2011, 66 (4), pp.317-366. hal-03530461

HAL Id: hal-03530461

<https://hal.science/hal-03530461>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

INVENTAIRE ET SUIVI DE LA POPULATION DE LIONS (*PANTHERA LEO*) DU PARC NATIONAL DE ZAKOUMA (TCHAD)

Nathalie VANHERLE*

SUMMARY. — *Census and monitoring of the population of lions (Panthera leo) in Zakouma National Park (Chad).* — The “Zakouma Lion Study” started at the beginning of 2003 with the aim of achieving a better understanding of the hitherto little studied lions (*Panthera leo*) of Central Africa, since they appear more and more threatened by the diminishing natural habitats and the concurrent increase of threat from humans. The zone selected for the study corresponds roughly to the Eastern half of the National Park of Zakouma (NPZ) – a nature reserve situated in the South-East of Chad – and covers an area of approximately 1500 km². It includes most of the permanent bodies of water in the park, and sustains the majority of the fauna in the NPZ during the dry season. The “Zakouma Lion Study” took place in the dry season, from April 2003 to June 2006, and its objectives were as follows : to identify the population of lions, to analyse their diet, to assess their state of health, to study the human-predator conflict on the periphery of the park, and to train local agents in lion monitoring. The size of the NPZ lion population has been calculated by using individual recognition and “call-in” techniques. Estimated at about 140 (with 63 having been recognized individually), the population could be considered as being small, but in all likelihood it forms part of a meta-population within which genetic exchanges are possible. Five lions were equipped with VHF radio transmitter collars, then radio-tracked by air and ground to gather the information on the social structure, the reproduction and the predation of the NPZ lion population. The areas preferred by these five lions during the dry season and their evolution according to time were identified. The rate of female reproduction and the demographic characteristics of the population correspond to that which has been recorded elsewhere. The survival rate of the lion cubs seems moreover most satisfactory. Three coalitions of resident males and one apparently solitary resident male, covering the territory of at least five prides, were identified within the study boundaries between 2003 and 2006. Nonetheless, the organizational behaviour of these lions in the NPZ seems to differ somewhat from that of the classic scheme of leonine organization, as was described by Schaller (1972). The direct observation technique of predation is unanimously considered as the method of choice to determine the lions’ diet with precision. However, due to the density of vegetation limiting visibility and the surveillance by vehicle in the study area, we weren’t able to use that method. In place of this, we made use of the technique of opportunistic observation, which gives a good idea of the dietary habits of the carnivores, but tends to lead to an overrepresentation of the large prey. The elephants (*Loxodonta africana*), buffalo (*Syn- cerus caffer brachyceros*), the hartebeest (*Alcephalus buselaphus lelwel*) and the waterbuck (*Kobus ellip- syprimmus defassa*) are all among the species the predation of which was most observed in the study zone. The first three listed here are equally those species most represented in the park. Blood samples were taken from those lions being anaesthetized in order to collar them, and were then the subject of biological analysis. The viruses associated with canine distemper, feline immunodeficiency virus infection, feline panleukopenia virus infection, feline calicivirus infection, feline peritonitis infection and pleuritis, feline leukaemia virus, and feline viral rhinotracheitis virus infection were all researched. The analyses did not reveal any threats on the health status of the NPZ lion population. Various methods were employed to evaluate the importance of the threat of human/predator conflicts in the periphery of the NPZ study area. Among these, there was an enquiry into the predation of domestic livestock and the means put in place by the transhumant and sedentary breeders belonging to eleven villages and six nomadic encampments on the periphery of the park. If the pre- dation of livestock is seen to be a regular problem in several villages and numerous nomadic encampments, the consulted group of breeders seems to consider the problems linked to predation as slight compared with the problems of illness or theft. The different activities of the “Zakouma Lion Study” were brought together working with “Volet Suiivi Écologique” of the CURESS Project (the European project in charge of the NPZ area at the time of our study) and its different agents were formed through a practical and a theoretic instruc- tion by the different techniques of taking inventory and of following the lions in the park.

* Le Trébiol, 30160 Peyremale. E-mail : natvanherle@yahoo.fr

RÉSUMÉ. — L'« Étude Lion Zakouma » est née au début de l'année 2003 dans le but de participer à mieux connaître les populations de lions (*Panthera leo*) d'Afrique centrale, jusqu'ici peu étudiées, alors qu'elles semblent de plus en plus menacées par la diminution des habitats naturels et l'augmentation parallèle des conflits Homme-prédateurs. La zone d'étude choisie correspond à la moitié est du Parc national de Zakouma (PNZ) – réserve naturelle située dans le Sud-est du Tchad – et couvre une surface d'environ 1.500 km². Elle englobe la majorité des points d'eau permanents du parc et abrite la plus grande part de la faune présente dans le PNZ en saison sèche. Les activités de terrain de l'« Étude Lion Zakouma » se sont déroulées pendant la saison sèche, d'avril 2003 à juin 2006, et se sont concentrées sur les objectifs suivants : l'identification de la population de lions, l'analyse de son régime alimentaire, l'évaluation de son statut sanitaire, l'étude des conflits Homme-prédateurs en périphérie du parc et la formation d'agents locaux aux tâches de suivi de la population de lions. La taille de la population de lions du PNZ a été estimée à l'aide des techniques de « reconnaissance individuelle » et de recensement nocturne par « call-in », à environ 140 individus (dont 63 ont été identifiés individuellement). Elle peut être considérée comme une petite population mais elle fait vraisemblablement partie d'une métapopulation au sein de laquelle des échanges génétiques sont possibles. Cinq lions ont été équipés de colliers émetteurs VHF puis suivis par radio-tracking aérien et terrestre afin de rassembler des informations sur la structure sociale, la reproduction et la prédation de cette population. L'aire de prédilection de ces cinq lions pendant la saison sèche a également été déterminée ainsi que son évolution au fil des campagnes de terrain. Le taux de reproduction des femelles et les caractéristiques démographiques de la population correspondent à ce qui a été observé ailleurs. Le taux de survie des lionceaux semble par ailleurs très satisfaisant. Trois coalitions de mâles résidents et un mâle résident apparemment solitaire, couvrant le territoire d'au moins cinq groupes familiaux, ont été identifiés dans la zone d'étude entre 2003 et 2006. Le mode d'organisation des lions dans le PNZ semble néanmoins différer légèrement du schéma classique tel que décrit par Schaller (1972). Le « suivi continu » de la prédation est unanimement considéré comme la technique de choix pour déterminer avec précision le régime alimentaire des lions. Du fait de la densité du couvert végétal limitant visibilité et déplacements en véhicule dans notre zone d'étude, il ne nous a pas été permis de l'utiliser. À sa place, nous avons choisi la technique du « suivi occasionnel », qui donne un bon aperçu des habitudes alimentaires des carnivores mais tend à entraîner une surreprésentation des proies de grande taille. L'Éléphant (*Loxodonta africana*), le Buffle (*Syncerus caffer brachyceros*), le Bubale (*Alcephalus buselaphus lelwel*) et le Cobe defassa (*Kobus ellipsyrimnus defassa*) font partie des espèces dont la prédation a été la plus observée dans la zone d'étude. Les trois premières sont également les espèces les plus représentées dans le parc. Des prélèvements de sang ont été réalisés sur les lions anesthésiés pour la pose d'un collier émetteur et ont fait l'objet d'analyses biologiques. Les virus associés à la maladie du carré, l'immunodéficience féline (FIV), la panleucopénie féline (typhus du chat), la calcivirose, la péritonite infectieuse féline (PIF), la leucose féline (FeLV) et la rhinotrachéite ont été recherchés. Ces analyses n'ont révélé aucune menace sur la santé des lions du PNZ. Divers moyens ont été utilisés pour évaluer l'importance des conflits Homme-prédateurs dans la zone périphérique du PNZ. Parmi ceux-ci, une enquête portant sur la prédation touchant le bétail domestique et les moyens mis en place pour la prévenir a été menée auprès d'éleveurs transhumants et sédentaires appartenant à onze villages et six campements nomades de la zone périphérique du parc. Si la prédation sur le bétail s'est avérée être un problème régulier dans quelques villages et de nombreux campements nomades, l'ensemble des éleveurs consultés semblent considérer jusqu'à maintenant les dégâts liés à la prédation comme bénins par rapport aux pertes liées à la maladie et au vol. Les différentes activités de l'« Étude Lion Zakouma » ont été menées en synergie avec le « Volet Suivi écologique » du projet CURESS (projet européen en charge de la gestion du PNZ à l'époque de notre étude) et ses différents agents ont été formés à travers une instruction théorique et pratique aux différentes techniques de recensement et de suivi des lions du parc.

Deux enquêtes menées à l'échelle du continent africain ont mis en lumière les menaces pesant à moyen et à long terme sur la survie du Lion africain, *Panthera leo* (Chardonnet, 2002 ; Bauer & Van Der Merwe, 2004). Les conflits opposant ce prédateur aux communautés humaines représentent aujourd'hui l'une des premières causes du déclin de cette espèce. La croissance démographique, le développement parallèle de l'élevage et de l'agriculture, et la diminution consécutive des habitats naturels ont entraîné une augmentation considérable des interactions agressives entre hommes et lions, comme la prédation sur le bétail d'une part, et les actes de braconnage sur les lions d'autre part. Avec des effectifs estimés entre 1800 et 4000 individus, les populations de lions d'Afrique centrale et occidentale sont les plus menacées, mais ont été jusqu'ici très peu étudiées.

Par ailleurs, alors qu'en Afrique orientale et australe l'organisation sociale du Lion africain a fait l'objet de nombreuses recherches (Schaller, 1972 ; Stander, 1991 ; Funston *et al.*, 2001 ; Packer *et al.*, 2005), peu d'études ont été menées sur ce sujet en Afrique occidentale et centrale. Or Bauer *et al.* (2003) émettent l'hypothèse que le schéma d'organisation sociale tel que décrit classiquement pourrait ne pas s'appliquer entièrement aux populations d'Afrique centrale et de l'Ouest, en parallèle avec une différence de régime alimentaire observée entre ces régions.

Fruit de ces constatations, le projet « Étude Lion Zakouma » est né au début de l'année 2003 dans le but de rassembler des données aussi diverses que fiables sur une population de lions d'Afrique centrale, celle du Parc national de Zakouma, réserve naturelle de 305 000 ha située dans le Sud-Est du Tchad. Cette étude s'est inscrite dans le cadre du projet européen CURESS¹, dont l'objectif majeur est la gestion durable des ressources naturelles du Parc national de Zakouma (PNZ) et de sa périphérie. Elle visait à acquérir une meilleure connaissance de la population de lions et de leur chance de survie dans le PNZ, en concentrant ses efforts sur les objectifs suivants : (1) identification de la population de lions dans l'Est du PNZ ; (2) analyse du régime alimentaire des lions du PNZ ; (3) collecte de données sur la population de lions en matière d'état sanitaire ; (4) étude des conflits Homme-prédateurs en périphérie du PNZ ; (5) formation d'agents locaux aux tâches de suivi de la population de lions.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les activités de terrain de l'« Étude Lion Zakouma » (Tab. I) se sont déroulées d'avril 2003 à juin 2006.

TABLEAU I

Activités menées au cours des quatre campagnes de terrain du projet « Étude Lion Zakouma », dans le Parc national de Zakouma au Tchad, entre 2003 et 2006

Résultats attendus	Activités	Méthodes	Campagnes			
			1	2	3	4
La population de lions du Parc national de Zakouma est identifiée	<ul style="list-style-type: none"> Recensement Étude de la structure sociale 	<ul style="list-style-type: none"> Comptage total basé sur la reconnaissance individuelle Recensement par « call-in » Capture et suivi télémétrique de cinq lions 	X	X	X	X
Le régime alimentaire des lions du PNZ est analysé	<ul style="list-style-type: none"> Estimation de l'abondance et de la distribution spatiale des proies Analyse de la prédation 	<ul style="list-style-type: none"> Recensements aériens mis en oeuvre dans le cadre du projet CURESS Suivi « aléatoire » de la prédation 			X	
Des données en matière d'état sanitaire sont disponibles	<ul style="list-style-type: none"> Évaluation du statut sanitaire 	<ul style="list-style-type: none"> Prélèvements de sang et analyse 		X		
L'importance des conflits Homme-prédateurs est évaluée	<ul style="list-style-type: none"> Évaluation des conflits Homme-prédateurs 	<ul style="list-style-type: none"> Enquêtes dans les villages et les campements nomades de la zone périphérique Suivi télémétrique de cinq lions Recensement par « call-in » 		X	X	X
Des agents locaux du PNZ sont formés aux tâches de suivi de la population de lions.	<ul style="list-style-type: none"> Choix des agents Formation des agents 	<ul style="list-style-type: none"> Sélection en fonction de la formation, de la motivation et des aptitudes des candidats Initiation aux techniques de recensement et de suivi 	X			
			X	X	X	X

PRÉSENTATION DU PARC NATIONAL DE ZAKOUMA ET DE LA ZONE D'ÉTUDE

Soumis jusque là à des prélèvements intensifs de la part des chasseurs européens et à une chasse traditionnelle ciblant tout particulièrement la girafe et la menaçant d'extinction, le secteur de Zakouma est protégé par un statut de « réserve de chasse » dès 1958 à l'initiative du Colonel Anna, inspecteur des chasses. Un décret du Président Tombalbaye le classe « parc national » le 7 mai 1963. Protégé par une soixantaine de gardes, le PNZ devient alors un sanctuaire de faune sauvage réputé et très visité. Son avenir semble assuré lorsque s'abattent successivement sur le pays une intense période de sécheresse au début des années 1970, deux épidémies de peste bovine (1969-1970 et 1982-1983) puis douze années de guerre civile. Lorsque, la paix revenue, une mission scientifique revient dans la zone à l'appel du gouvernement tchadien, les dégâts subis par la faune sont dramatiques mais à l'exception du Rhinocéros noir, toutes les

¹ Conservation et Utilisation Rationnelle des Écosystèmes Soudano-Sahéliens.

espèces animales sont encore représentées en effectifs suffisants pour reconstituer des populations viables (Pfeffer & Thomasey, 1986). S'appuyant sur ces observations, le Fonds Européen de Développement entame la réhabilitation du parc en 1989 assurant une régénération efficace des écosystèmes (Pfeffer, 1995).

Situé à cheval sur les préfectures du Salamat et du Guera, le PNZ est localisé à peu près au centre de la cuvette tchadienne. Il couvre une superficie de 305 000 ha, entre 10°34' et 11°03' N, et 19°21' et 20°00' E (Fig. 1) et offre un relief relativement plat, culminant à 415 mètres au niveau du village de Zakouma. Il est traversé dans la partie est par une succession de cours d'eau (Fig. 2), ou « bahrs » en arabe tchadien, s'écoulant du nord au sud, dont les plus importants sont les bahrs Korom, Biheda, Djourf, Rossé, Sagma et Salamat. Le climat, de type soudano-sahélien, se caractérise par des précipitations annuelles variables, réparties sur sept à neuf mois de l'année (de mars à novembre), et évaluées durant la période 1996-1998 à une moyenne annuelle de 853 mm à la station de Zakouma (Dejace, 2002). La partie sud-est du parc repose sur des vertisols² inondés au cours de la saison des pluies, entre juillet et septembre. La végétation se répartit selon un gradient pluviométrique : plus sec au nord avec des savanes à *Acacia*, alors que les parties centrale et méridionale, plus arrosées, sont couvertes de savanes à Combretacées et Caesalpiniciacées (Fig. 3 : Poilecot *et al.*, 2009). Contrairement à de nombreuses autres réserves naturelles d'Afrique occidentale et centrale, le PNZ offre à nouveau aujourd'hui de belles populations de grands mammifères, tels qu'Éléphant (*Loxodonta africana*),

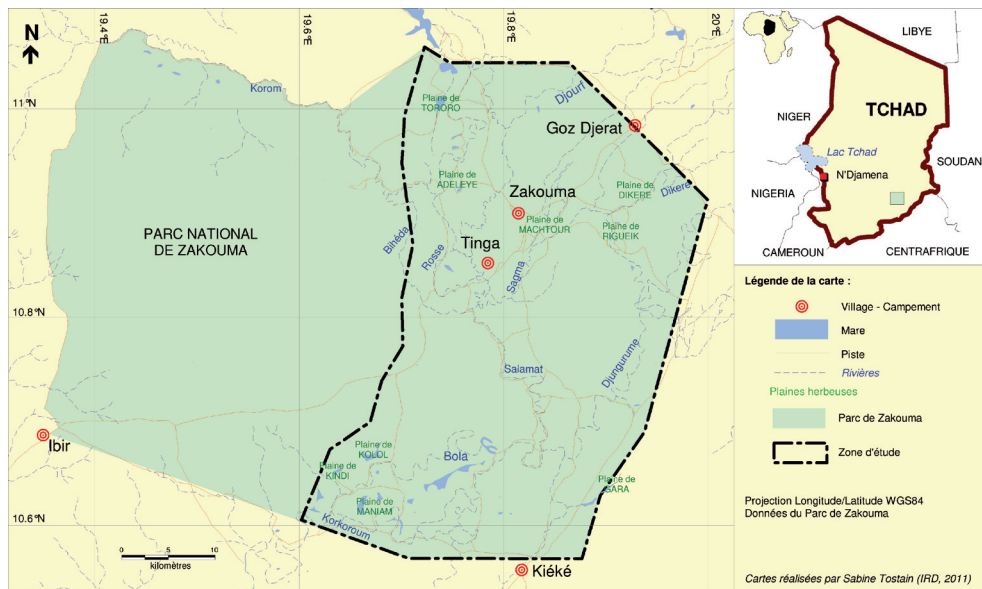


Figure 1. — Localisation et présentation du Parc national de Zakouma (Sud-est du Tchad) ainsi que de la zone d'étude du projet « Étude Lion Zakouma ».

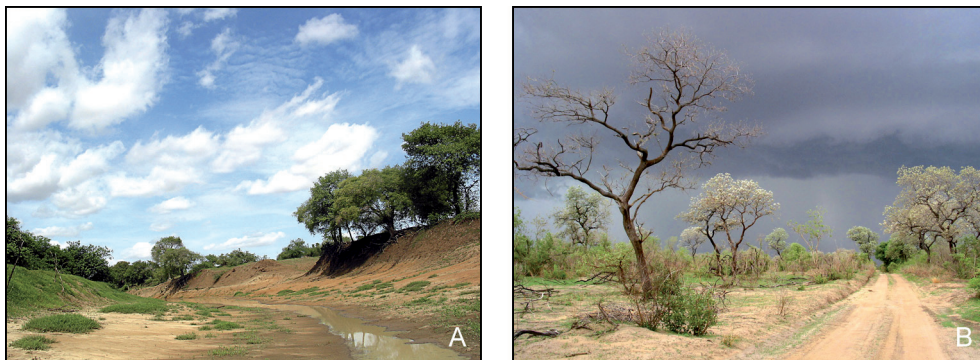
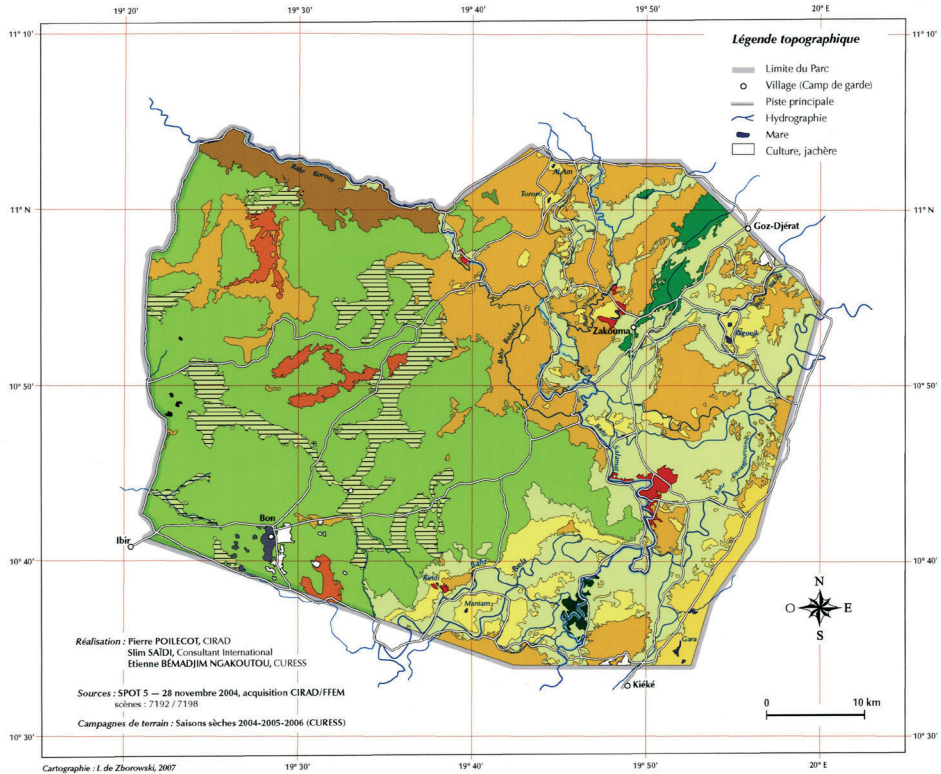


Figure 2. — Paysages typiques du Parc national de Zakouma en fin de saison sèche : sur la piste Zakouma-Tinga lors des premiers orages (b) et portion de cours d'eau (Bahr Tinga) partiellement asséchée (a).

² Sols noirs à forte teneur en argile gonflante, sujets à de grandes variations saisonnières (grande sécheresse puis extrême humidité).

Buffle (*Syncerus caffer brachyceros*), Girafe (*Giraffa camelopardalis peralta*), Hippotrague (*Hippotragus equinus*), Bubale (*Busephalus alcelaphus lelwel*) et Damalisque (*Damaliscus korrigum*). La population de lions du parc a été précédemment estimée dans la littérature à un effectif moyen compris entre 50 (Bauer & Van Der Merwe, 2004) et 80 individus (Chardonnet, 2002).

La zone d'étude choisie dans le cadre de cette recherche couvre une superficie d'environ 150 000 ha, équivalant à la moitié est du PNZ. La piste périmétrale du parc constitue ses limites nord, est et sud. Elle est limitée à l'ouest par une ligne imaginaire passant, du nord au sud, à l'ouest des plaines de Al-Am, Tororo et Adeleye, le long du bahr



Unités de végétation

Savanes à Combretaceae

- U1 Savane arborée à arbustive (présence de termitières boisées ou nues) à *Combretum nigricans*, *Combretum glutinosum* et *Combretum collinum* sur sols ferrugineux tropicaux, lessivés, à concrétions ferrugineuses et cuirasse
- U2 Savane arborée à arbustive à *Combretum glutinosum*, *Piliostigma reticulatum* et *Anogeissus leiocarpa* sur sols hydromorphes, minéraux, à pseudo-gley, juxtaposés à des vertisols hydromorphes et des sols halomorphes
- U2a Savane arborée à arbustive à *Combretum glutinosum*, *Piliostigma reticulatum* et *Anogeissus leiocarpa* sur vertisols hydromorphes à effondrements et nodules calcaires sur matériau fluvio-lacustre argilo-sableux à argileux
- U3 Savane arborée à *Terminalia avicennioides*, *Stereospermum kunthianum* et *Cuiera senegalensis* sur sols ferrugineux tropicaux, lessivés, sablo-argileux
- U4 Savane arborée à *Borassus aethiopicum* sur sols hydromorphes, minéraux, à pseudo-gley, juxtaposés à des vertisols hydromorphes et des sols halomorphes
- U5 Végétation sur inselberg (dôme granitique) à *Bosswellia papyriphera* et *Terminalia brownii* sur sols minéraux bruts juxtaposés à des sols peu évolués (sur roche granitique) et des sols ferrallitiques
- U6 Végétation sur inselberg (éboulis granitique) à *Ficus populifolia* sur sols minéraux bruts juxtaposés à des sols peu évolués (roche granitique)

Savanes à *Acacia seyal*

- U7 Savane arborée à arbustive à *Acacia seyal*, *Anogeissus leiocarpa* et *Piliostigma reticulatum* sur vertisols hydromorphes, sur matériau fluvio-lacustre argileux (argile noire tropicale)
- U7a Savane arborée à arbustive à *Acacia seyal*, *Anogeissus leiocarpa* et *Piliostigma reticulatum* sur vertisols hydromorphes, minéraux, à pseudo-gley, sur alluvions récentes argilo-limoneuses
- U8 Savane arborée à boisée à *Anogeissus leiocarpa* et *Acacia seyal* sur vertisols hydromorphes à effondrements et nodules calcaires, sur matériau fluvio-lacustre argilo-sableux à argileux
- U9 Savane arborée à *Acacia sieberiana* et *Acacia seyal* sur sols hydromorphes, minéraux, à pseudo-gley (bourrelet de fleuve), juxtaposés à des vertisols hydromorphes et des sols halomorphes

Savanes herbeuses

- U10 Savane herbeuse (avec ou sans mare permanente) sur sols hydromorphes, minéraux, à gley de profondeur sur matériau argilo-sableux à argileux
- U10a Savane herbeuse (avec ou sans mare permanente) sur sols hydromorphes, minéraux, à pseudo-gley, sur alluvions récentes argilo-limoneuses

Forêts galeries

- U11 Forêt galerie à *Mitragyna inermis* et *Acacia nilotica* sur sols hydromorphes, minéraux, à pseudo-gley (bourrelet de fleuve), juxtaposés à des vertisols hydromorphes et des sols halomorphes

Figure 3. — Carte de végétation du Parc national de Zakouma (Réalisation : Pierre Poilecot, Slim Saïdi et Etienne Bemadjim Ngakoutou ; Cartographie : I. de Zborowski, 2007).

Bihéda, à l'ouest de la piste de Bone et d'Ibir, et enfin à l'ouest des plaines de Kolol, Kindi et Maniam. Choisie pour son accessibilité en saison sèche (réseau développé de pistes alors que la moitié ouest du parc ne présente durant la période 2003-2006 que quelques rares pistes carrossables), la zone d'étude englobe également la majorité des mares et cours d'eau du PNZ, et abrite l'essentiel de la faune présente dans le parc en saison sèche.

Partiellement inondée pendant la saison des pluies, la zone n'est pas accessible aux véhicules terrestres de la mi-juillet jusqu'en octobre. Nos activités de terrain ont dès lors été concentrées sur les mois de saison sèche et de début et fin de saison des pluies.

IDENTIFICATION DE LA POPULATION DE LIONS DU PARC NATIONAL DE ZAKOUMA

Recensement de la population de lions dans la zone d'étude

Les techniques de recensements par transects³ terrestres ou aériens, utilisées pour les grands mammifères herbivores africains ne sont pas adaptées au recensement des grands carnivores, comme le Lion ou l'Hyène. La densité de ces espèces est trop faible et leur distribution spatiale trop irrégulière pour permettre ce type de comptage. Elles sont par ailleurs principalement nocturnes et tendent à se cacher pendant la journée rendant leur localisation très aléatoire. Des méthodes de recensements spécifiques aux grands carnivores ont dès lors été développées en tenant compte de ces différents facteurs.

Trois techniques sont aujourd'hui principalement utilisées pour évaluer la taille d'une population de lions, et/ou les variations de celle-ci au cours du temps. Parmi ces méthodes, le comptage total par le biais de la technique de « reconnaissance individuelle » est aujourd'hui considéré comme la seule méthode réellement fiable (Pennycuik & Rudnai, 1970 ; Stander, 1991), chaque lion étant identifié individuellement. Elle pêche cependant par le temps nécessaire à sa réalisation. La technique du « call-in » permet de son côté une bonne appréciation de la taille d'une population en un temps assez réduit à condition que la technique soit « calibrée » sur la zone de recensement (Smuts *et al.*, 1977 ; Ogotu & Dublin, 1998 ; Mills *et al.*, 2001). Enfin, la technique de « comptage des traces » (Standar, 1998) est principalement utilisée pour suivre l'évolution de la taille d'une population au cours du temps. Cette méthode est particulièrement adaptée aux substrats sablonneux (visualisation aisée des traces), est peu onéreuse mais ne permet pas une estimation précise de la population à l'instant « t ».

Dans le cadre du présent travail, une combinaison des techniques de reconnaissance individuelle et de call-in a été choisie, en tenant compte du temps dévolu à l'étude (quatre campagnes de terrain de trois à sept mois chacune), des écosystèmes présents au sein du PNZ et de la précision souhaitée pour l'évaluation de la taille de la population de lions.

(a) La technique de reconnaissance individuelle

Décrite pour la première fois par Pennycuik & Rudnai (1970), elle a été utilisée quotidiennement dans le Parc national de Zakouma entre 2003 et 2006. Elle se base sur l'existence de signes physiques distinctifs permettant de différencier un individu d'un autre. Ces caractéristiques physiques ont été classées ici en plusieurs catégories selon l'ordre croissant de précision apportée :

(i) Caractéristiques liées au sexe :

La crinière apparaît chez le lion mâle vers l'âge d'un an et demi, sous la forme de quelques poils plus longs sur le côté des joues et dans le cou. Elle se développe ensuite progressivement en épaisseur et gagne d'autres zones du corps, de façon plus ou moins marquée selon l'origine géographique de l'individu. Le lion d'Afrique de l'Est présente généralement à l'âge adulte une crinière abondante qui s'étend largement sur le poitrail et le dos tandis que la crinière des lions d'Afrique occidentale tend à se limiter à la tête et au cou. Patterson *et al.* (2006) ont ainsi mis en évidence un rapport inversement proportionnel entre densité / longueur de la crinière et température atmosphérique, avec une réponse plus intense au froid qu'à la chaleur. La crinière est originellement de la même couleur que le pelage de l'animal et fonce avec l'âge pour devenir presque uniformément noire chez les très vieux lions.

(ii) Caractéristiques liées à l'âge

Les lions peuvent être répartis en quatre classes d'âge successives selon la classification de Schaller (1972) : « lionceau » de la naissance à un an, « juvénile » entre un et deux ans, « sub-adulte » entre deux et quatre ans et « adultes » au-delà de quatre ans.

Diverses techniques permettent d'estimer l'âge d'un lion, les plus précises nécessitent la manipulation de l'animal (examen des dents, mesure du crâne) et ne peuvent être menées que lors du décès de l'animal ou sous anesthésie. L'examen à distance permet néanmoins de déterminer avec une relative précision la classe d'âge à laquelle appartient l'animal. La taille corporelle évolue principalement au cours de la première année de vie (Fig. 4). Whitman *et al.* (2004) ont également mis en évidence l'existence d'une relation directe entre l'âge d'un lion et le pourcentage de pigmentation noirâtre de son nez. Enfin, le développement de la crinière est aussi un critère de choix pour estimer l'âge d'un lion mâle dans ses premières années de vie. Pour exemple, la figure 5 illustre le développement de la crinière en fonction de l'âge chez les lions du PNZ.

(iii) Caractéristiques morphologiques générales et signes distinctifs au niveau de la tête

Les lions peuvent être différenciés à un niveau relativement basique par leur apparence physique générale : hauteur au garrot, longueur du corps, forme du corps et de la tête, existence éventuelle d'anomalies physiques (d'origine accidentelle ou génétique).

³ Itinéraire rectiligne de prospection et/ou d'échantillonnage recouvrant une diversité maximale de situations topographiques, géologiques, géomorphologiques et végétales (Delpéch *et al.*, 1985).

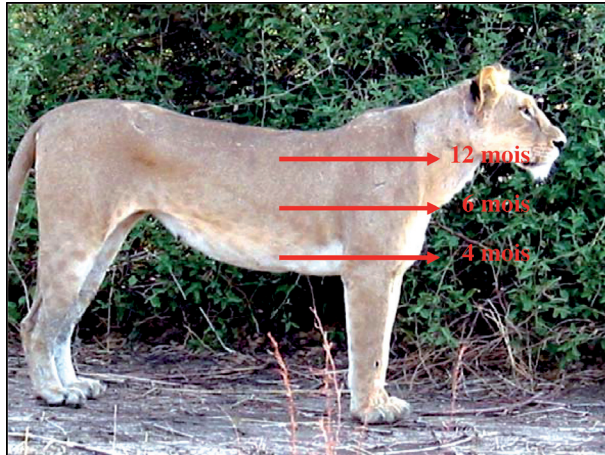


Figure 4. — Représentation schématique de l'évolution de la taille d'un lionceau en fonction du temps, par rapport à la taille d'une lionne adulte (adapté d'après Smuts *et al.*, 1970).

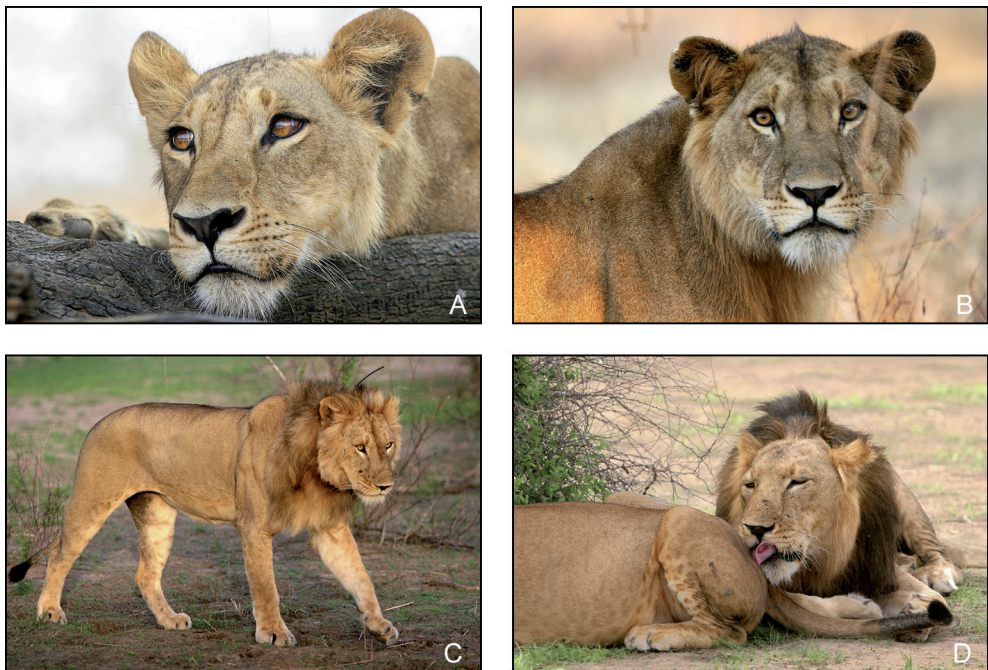


Figure 5. — Développement de la crinière en fonction de l'âge chez le lion mâle du PNZ : juvénile (a), sub-adulte (b), jeune adulte (c) et adulte d'âge mûr (d).

Interagissant régulièrement entre eux de manière agressive, lors du partage d'une carcasse ou pour la défense d'un territoire par exemple, les lions présentent souvent des déchirures de l'oreille (Fig. 6) et des cicatrices au niveau de la tête (Fig. 7). Plus rarement, certains d'entre eux présentent des taches sur l'iris de l'œil (Fig. 8). De taille et de forme variées, ces différents types de marques suffisent parfois à identifier un individu.

D'autres caractéristiques physiques au niveau de la tête offrent cependant un moyen de reconnaissance bien plus précis. Le Lion, comme le Chat domestique, présente de part et d'autre du nez une série de poils très sensibles, les moustaches ou vibrisses. Une petite tache noire signale sur la peau la zone d'implantation de chacune d'elles. Ces taches, que nous appellerons de type « a » (points noirs sur la figure 9), se répartissent en quatre à cinq lignes continues, grossièrement parallèles. Elles sont généralement surmontées par une ou plusieurs autres taches (que nous appellerons

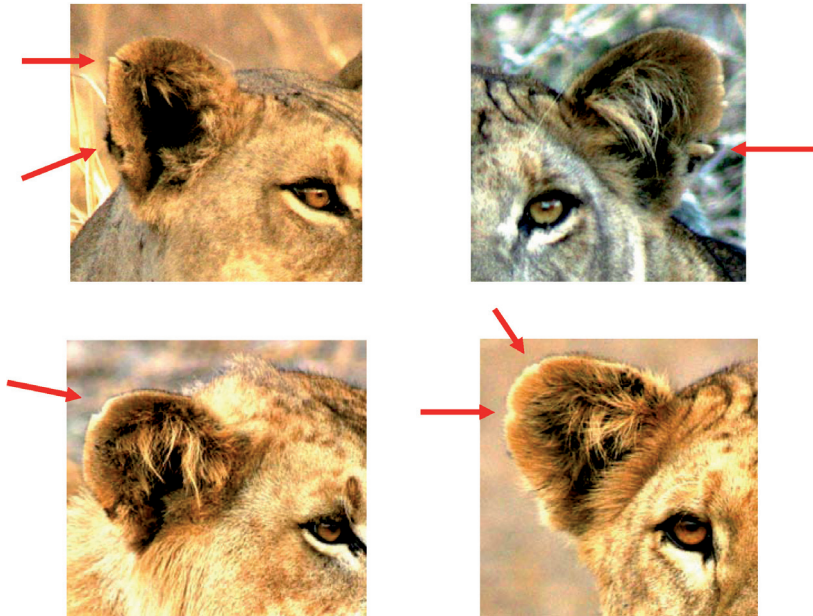


Figure 6. — Technique de reconnaissance individuelle des lions, exemple pratique : déchirures au niveau des oreilles observées chez quatre lions du PNZ.

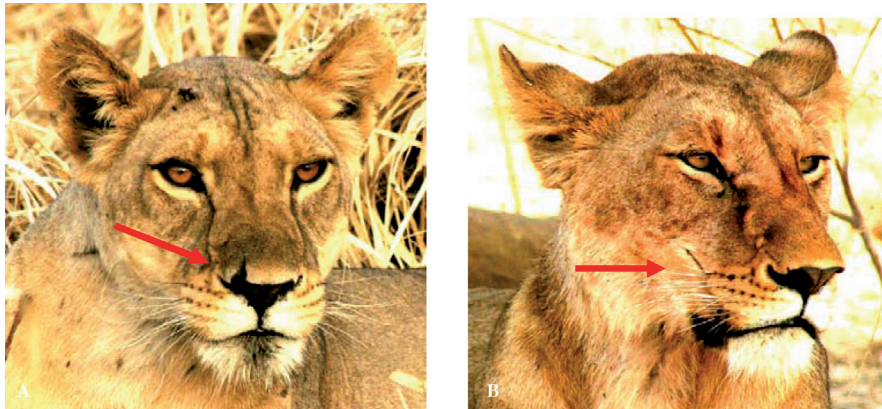


Figure 7. — Technique de reconnaissance individuelle des lions, exemple pratique : cicatrices au niveau de la tête observées chez deux lions du PNZ, définitive (a) ou temporaire (b).

de type « b ») ne portant que rarement une vibrisse et dont le nombre et la disposition diffèrent d'un côté à l'autre de la tête (points rouges sur la Fig. 9). Le nombre de taches « b » et leur disposition par rapport aux taches de type « a » sont propres à chaque individu, de la même façon que les empreintes digitales chez l'homme. Pour illustration, la figure 10 présente la face droite d'une femelle adulte et un agrandissement de la zone d'implantation des moustaches sur cette même face.

(b) Le recensement par la méthode de l'appel ou « call-in »

La technique du « call-in » a été décrite pour la première fois par Smuts *et al.* en 1977, et est aujourd'hui l'une des plus utilisées pour le recensement des grands carnivores africains. Elle consiste à attirer l'espèce à recenser en diffusant des enregistrements sonores ayant sur elle un effet attractif. Les séances d'appel s'effectuent de nuit (idéalement à l'aube ou au crépuscule, quand les carnivores sont les plus actifs) et en plusieurs points géographiques, appelés « calling stations » ou stations d'appel, distribués de façon homogène dans chaque écosystème de la zone à recenser.

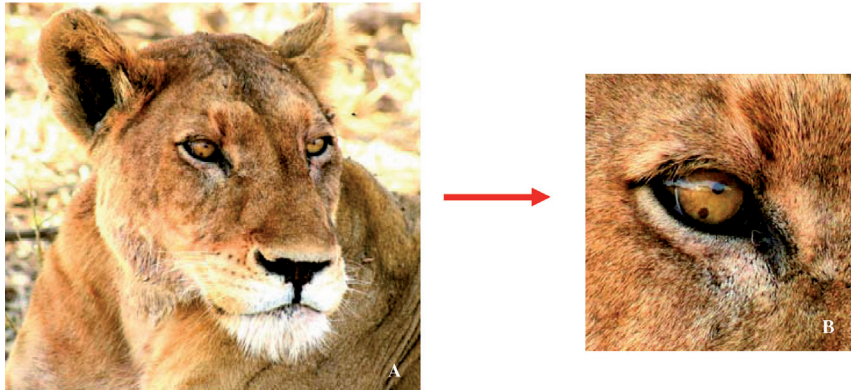


Figure 8. — Technique de reconnaissance individuelle des lions, exemple pratique : portrait d'une lionne du PNZ présentant une tache au niveau de l'iris de l'œil droit (a) et agrandissement de la zone oculaire droite (b).

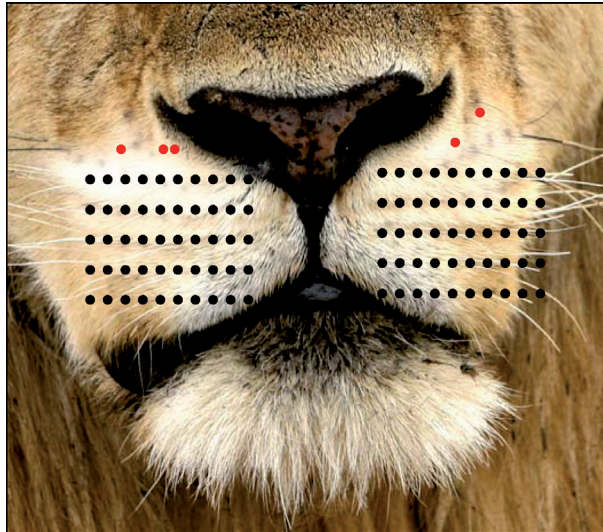


Figure 9. — Technique de reconnaissance individuelle des lions : représentation schématique de l'agencement des taches de type « a » (•) et « b » (◦) qui forme un dessin propre à chaque individu.

Entre les mois de février et d'avril 2005, 43 séances d'appel ont été réalisées dans la zone d'étude, en garantissant une distance minimale de cinq kilomètres entre chaque station d'appel (Fig. 11). Le matériel de diffusion sonore était constitué d'un lecteur de disques compacts, d'un amplificateur (12V – 2 x 320W) ainsi que de deux haut-parleurs (16Ω – 40W). La bande son utilisée, mise au point par l'African Lion Working Group, a consisté en appels de détresse d'un jeune buffle et en diverses vocalisations de lions, d'hyènes et de chacals. Les diffusions ont été effectuées à partir d'une voiture (à l'aide de deux haut-parleurs disposés sur le toit et orientés dans des directions opposées), à la tombée de la nuit et dans les trois heures suivant le crépuscule. Le protocole d'appel, identique pour chaque station, a consisté en une succession de périodes d'appel et de silence.

Afin de pouvoir extrapoler les résultats obtenus au niveau des stations d'appel à l'ensemble de la zone d'étude, diverses mesures de calibrage ont été réalisées entre les mois de mars et de juin 2006. Tous les lions qui entendent les appels ne se déplacent pas vers la station émettrice, ceci amène un biais dans le calcul du nombre de lions présents sur la zone recensée. Le « taux de réponse » des lions, qui correspond au pourcentage d'individus qui ont entendu l'appel et rejoint en conséquence la station émettrice par rapport au nombre total d'individus qui ont entendu l'appel (qu'ils se déplacent ou non), a été mesuré ainsi : lorsqu'un individu n'ayant pas encore subi le test était localisé en fin d'après-midi, une séance d'appel était mise en place dès le coucher du soleil, à une distance d'un à trois kilomètres de l'animal, en suivant un protocole identique à celui utilisé au cours des recensements nocturnes de 2005. La « portée maximale efficace » du matériel de diffusion sonore, c'est-à-dire la distance maximale à laquelle les lions peuvent entendre les appels et prennent la peine de se déplacer vers la source sonore, se devait également d'être évaluée dans les différents habitats du parc, afin d'estimer la surface moyenne recensée au niveau de chaque station d'appel. Pour ce faire, la

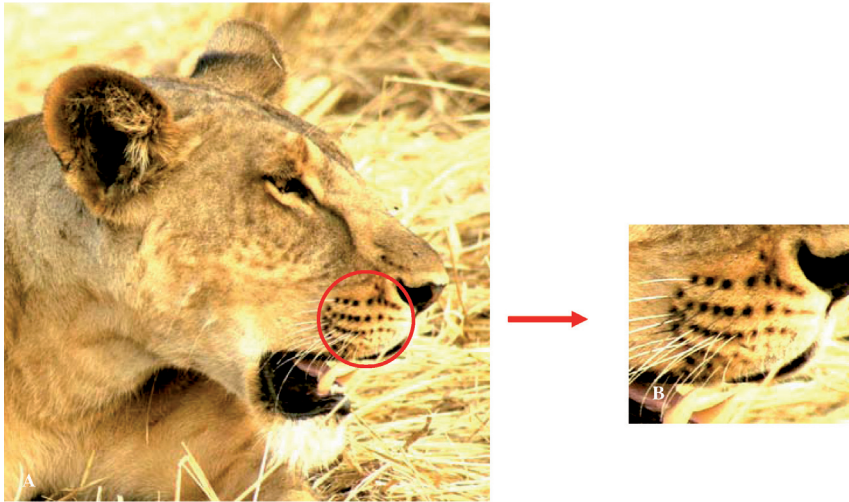


Figure 10.—Technique de reconnaissance individuelle des lions, exemple pratique : face droite d'une femelle (a) et agrandissement de la zone d'implantation des vibrisses à droite (b).

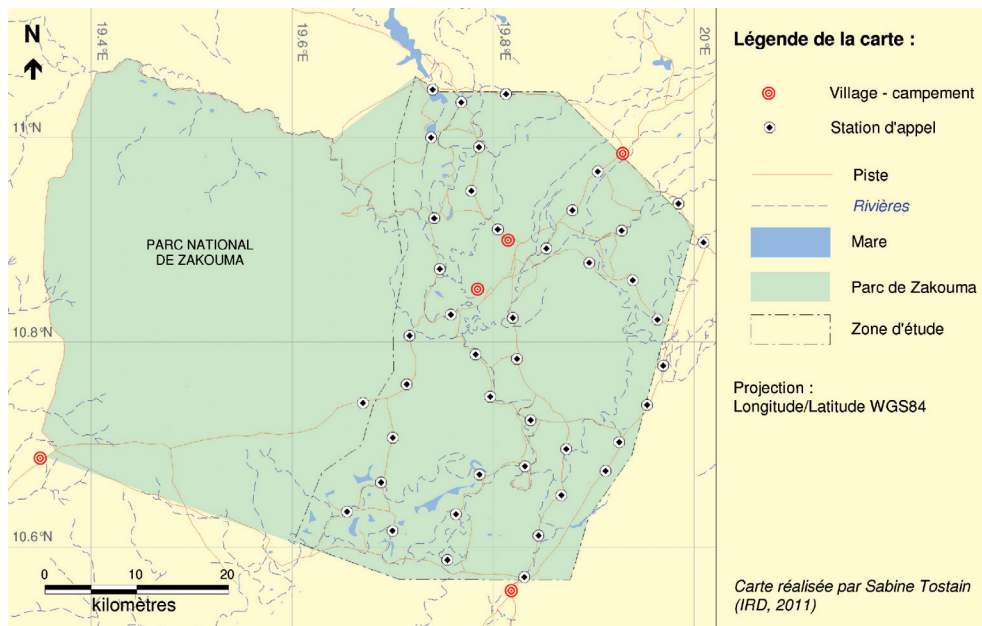


Figure 11. — Répartition des 43 stations d'appel ou « calling stations » couvertes au cours des recensements nocturnes menés en 2005 dans la zone d'étude.

distance jusqu'à laquelle nos diffusions sonores pouvaient être perçues par l'oreille humaine a été mesurée en savane arborée et en savane herbeuse (trois tests), puis a été modulée au regard des résultats obtenus en fonction de la distance d'appel dans le test du « taux de réponse ».

La formule suivante a été utilisée pour estimer le nombre de lions présents dans la zone d'étude à partir des comptages réalisés au niveau des points d'appel et des résultats des tests de calibrage :

$$N_{\text{total}} = N_{\text{recensé}} \times \text{surface totale} / \text{surface recensée} \times \text{taux de réponse}$$

Avec N_{total} = nombre de lions estimés sur la surface totale à recenser ; $N_{\text{recensé}}$ = nombre de lions effectivement recensés sur le terrain ; Surface totale = surface totale à recenser ; Surface recensée = surface effectivement recensée = nombre de stations d'appel x surface couverte au niveau de chaque station d'appel ; Taux de réponse = pourcentage de lions ayant entendu l'enregistrement sonore qui rejoignent effectivement la station d'appel.

Capture et suivi télémétrique de cinq lions

Entre le 30 avril et le 14 mai 2004, cinq lions adultes (deux mâles et trois femelles) ont été capturés dans la zone d'étude et munis de colliers émetteurs VHF. Cette opération constituait la deuxième en son genre en Afrique francophone.

Le matériel de télé-anesthésie a consisté en un fusil de capture (projecteur au CO₂ Dan-Inject®) et de fléchettes (seringues à air comprimé Dan-Inject®) équipées d'aiguilles de 30 mm x 2 mm à barbillon. L'immobilisation des lions a été assurée par l'injection de Zoletil®100 : combinaison d'un anesthésique dissociatif (la tilétamine) et d'un agent sédatif (le zolazepam) qui permet une induction rapide de l'anesthésie et une bonne relaxation musculaire. Ses effets secondaires sont minimes mais il présente l'inconvénient de ne pas présenter d'antidote spécifique permettant un réveil rapide de l'animal anesthésié.

Toutes les captures ont été initiées avant la tombée de la nuit afin d'éviter la perte d'un animal pendant la phase d'induction de l'anesthésie. Laissé à lui-même, un lion immobilisé encourt effectivement un risque vital lié aux aléas de la procédure anesthésique et à la possibilité d'agression par d'autres prédateurs. Des fléchettes contenant des doses standard d'anesthésique ont été préparées à l'avance, correspondant à 500 mg de Zoletil® pour les femelles et à 600 mg pour les mâles. La propulsion de la fléchette d'anesthésique s'est faite à une distance de 10 à 25 mètres. La réaction à l'impact s'est généralement limitée à un court déplacement de l'animal et aucune réaction agressive n'a été enregistrée. L'induction de l'anesthésie s'est dans la majorité des cas révélée rapide (quatre à cinq minutes) et calme. Des comportements d'alotriophagie⁴, typiques de la phase d'induction et consistant ici à prendre en bouche et à mâchonner des végétaux, ont été notés à plusieurs reprises.

Une fois profondément endormis, les lions ont été approchés à pied. Après retrait de la fléchette anesthésique, le site d'injection a été traité avec un antibiotique local, un insecticide a été appliqué sur les bords de la plaie, et un antibiotique à longue action a été administré par voie intramusculaire. Les yeux de l'animal immobilisé ont été enduits d'un onguent destiné à les préserver du dessèchement et, lorsque nécessaire, protégés du soleil à l'aide d'une bande de tissu. Le suivi des fonctions vitales de l'animal (fréquence respiratoire, fréquence cardiaque, taux d'oxygène dans le sang) a été assuré tout au long de la présence de l'équipe à ses côtés. Des échantillons de sang ont été prélevés sur les individus capturés en vue d'analyses biologiques ultérieures, et l'âge de chaque lion immobilisé a été estimé. Avant leur mise en place sur le cou de l'animal, la fonction émettrice des colliers émetteurs VHF a été testée. Suite à la perte d'un premier collier⁵ (système de fermeture inadapté à la taille de l'encolure de l'animal), le matériel fourni par le fabricant a été modifié et adapté à la morphologie des individus capturés.

Une fois les colliers posés, les lions immobilisés ont été veillés par l'équipe de capture jusqu'à ce qu'ils soient capables de se déplacer normalement. La récupération de la conscience et de la coordination musculaire s'est révélée progressive et plus ou moins longue selon les individus. L'intervalle de temps moyen entre la première injection de Zoletil® et l'heure de réveil a été de deux heures et quatre minutes (min : 1h – max : 3h05). Le retour en position debout stable a été noté après quatre heures et 46 minutes en moyenne (min : 2h15 – max : 8h10). Les lions dont l'immobilisation s'est prolongée après le coucher du soleil ont présenté un réveil complet plus tardif. Tous les lions capturés ont retrouvé une condition physique normale après l'immobilisation.

Les cinq lions équipés de colliers émetteurs VHF ont été suivis par télémétrie à partir de la mi-mai 2004. Le suivi télémétrique s'est effectué soit depuis le sol (à partir d'un véhicule 4 x 4) ou depuis les airs (à partir de l'ULM du PNZ). À chaque localisation de lion, un point GPS a été enregistré au plus près de l'animal. Comme dans le cas des rencontres aléatoires, les informations concernant le lieu, l'heure, le milieu écologique, le comportement et l'activité du lion, tout comme la présence éventuelle d'autres individus à ses côtés ont systématiquement été notées. La méthode du « Minimum Convex Polygon » (MCP) a ensuite été utilisée pour calculer l'aire de présence observée de chacun des lions ainsi que l'évolution de ces surfaces en fonction du temps.

Étude de la structure sociale de la population de lions du PNZ

L'organisation sociale des lions, telle qu'elle a été étudiée en Afrique orientale et australe, est typiquement décrite comme suit (Schaller, 1972 ; Bertram, 1973 ; Van Orsdol *et al.*, 1985) : à sa base, le « groupe familial » (on parle de « pride » en anglais) est constitué de femelles apparentées dites « résidentes », de leur progéniture et d'un ou plusieurs mâles adultes « résidents », qui partagent un territoire et interagissent pacifiquement. C'est une unité sociale stable qui persiste dans le temps sur plusieurs générations, la plupart des femelles demeurant dans leur groupe familial de naissance tout au long de leur vie. Au quotidien, le groupe familial se divise en « sous-groupes » (« groups » en anglais), dont la composition varie fréquemment (concept de fusion – fission). Certains individus d'un même groupe familial se rencontrent rarement, d'autres forment des associations régulières, on peut alors parler de « sous-groupe familial » (« sub-pride » en anglais). Ceux-ci sont généralement composés d'individus de même âge, sexe et statut reproducteur. L'émigration de certaines femelles sub-adultes (entre deux et quatre ans), permet au groupe familial de conserver une taille relativement constante. De leur côté, tous les jeunes mâles sont expulsés du groupe familial avant l'âge adulte, généralement vers l'âge de trois ans, et entament une vie nomade, seuls ou associés à d'autres mâles du même âge, apparentés ou non. On parle dans ce cas de « coalition » de mâles. Plus grande est la coalition, meilleures sont ses chances de s'emparer ultérieurement d'un territoire en chassant les mâles « résidents » qui en assureraient la défense jusque là, de prendre la main sur le (ou les) groupe(s) de femelles qui y demeurent et de rester en place le plus longtemps

⁴ Dépravation de l'appétit qui porte à manger des substances non alimentaires.

⁵ Le collier de la femelle F17-04, capturée le 30 avril 2004, a été retrouvé dans les jours suivants sur le site de capture. Après adaptation et réparation, ce même collier a été reposé avec succès sur la femelle F16-04.

possible. Certains lions des deux sexes demeurent nomades après avoir quitté leur groupe familial mais leur succès reproducteur est limité.

Afin de mieux comprendre le schéma d'organisation sociale des lions dans le PNZ, et de le comparer à celui mis en évidence en Afrique orientale et australe, chaque lion rencontré au cours de notre étude a été géolocalisé et dans la mesure du possible photographié, de manière à établir (ou confirmer) son identité et déterminer son aire de présence. Toutes les interactions entre lions dont nous avons pu être témoins ont par ailleurs été enregistrées et analysées afin de mettre en lumière le type de lien social existant entre les individus, d'identifier d'éventuels « groupes familiaux » tels que décrits par Schaller et le cas échéant de déterminer leur composition.

Lors des prospections sur le terrain, la zone d'étude a été découpée en cinq unités géographiques distinctes (« Nord-Salamat », « Bordure Est », « Bahr Rossé », « Bahr Djourf » et « Maniam ») en fonction du réseau de pistes disponibles et de premières observations concernant l'organisation sociale des lions dans l'aire d'étude (Fig. 12).

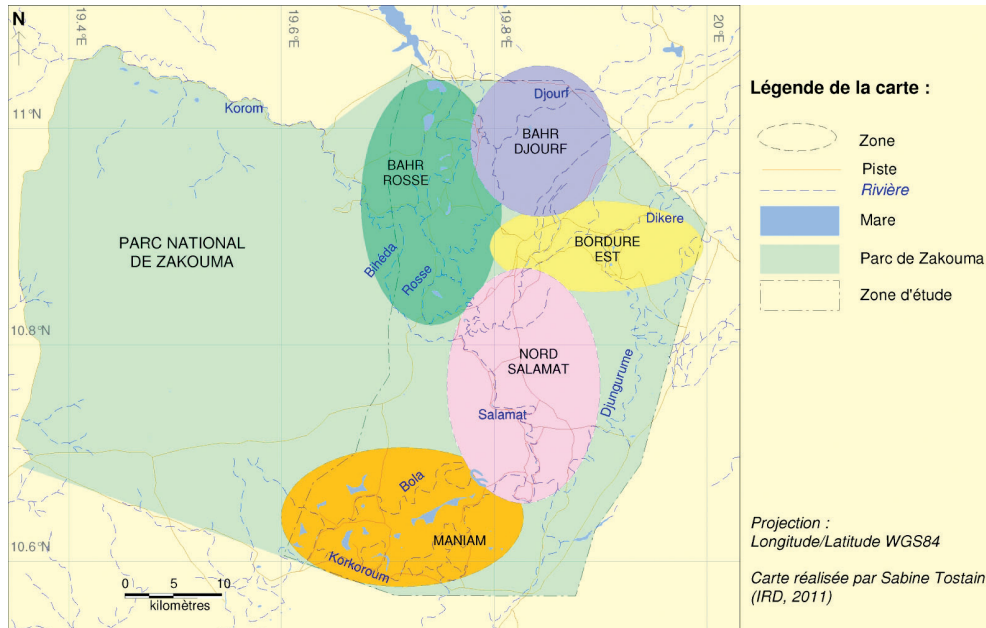


Figure 12. — Répartition schématique des cinq aires de prospection délimitées au sein de la zone d'étude.

La zone appelée « Nord Salamat » couvre les deux tiers nord de la rivière Salamat. La « Bordure Est » englobe les plaines de Machtour, Rigueik et Dikere. La zone « Bahr Rossé » correspond au tracé de la rivière Rossé et comprend les plaines d'Adeleye et de Tororo. Le « Bahr Djourf » comprend la portion nord de ce cours d'eau et la zone comprise entre celle-ci et les limites nord et est du PNZ. Enfin la zone de « Maniam » couvre les plaines de Kindi, Kolol et Maniam ainsi que le tiers sud de la rivière Salamat.

Analyse de la prédation des lions du PNZ

Diverses méthodes sont utilisées pour étudier le régime alimentaire des carnivores, dont le suivi continu de la prédation, le suivi occasionnel de la prédation et l'analyse des matières fécales.

L'analyse des restes trouvés dans les matières fécales est la méthode la plus utilisée pour étudier les habitudes alimentaires des carnivores. Elle permet de décrire basiquement le régime alimentaire (analyse qualitative mais non quantitative) et est principalement adaptée aux espèces qui déféquent régulièrement aux mêmes endroits (terriers ou latrines), ce qui n'est pas le cas du Lion.

Le suivi continu de la prédation est unanimement considéré comme la meilleure méthode pour déterminer avec précision le régime alimentaire des lions (Bertram, 1979 ; Mills, 1992), à condition que l'observateur n'interfère pas dans la chasse (proies approchées trop près durant le jour ou aveuglées par les phares pendant la nuit, lion utilisant le véhicule d'observation pour se cacher). Elle demande cependant beaucoup de temps et ne peut être menée que dans des milieux relativement ouverts et plats.

Le suivi occasionnel de la prédation donne quant à lui un bon aperçu des habitudes alimentaires des carnivores mais tend à entraîner une surreprésentation des proies de grande taille (> 100 kg) qui persistent plus longtemps et sont plus facilement détectées à distance (Mills, 1992). Ce biais pourrait être compensé en partie par le fait que les proies

de grande taille sont généralement consommées simultanément par plusieurs lions, ce qui accélère le processus de disparition de la carcasse (Ruggiero, 1991).

Du fait de l'importance du couvert végétal (principalement savanes arbustives à arborées, à Combretacées et *Acacia seyal*), limitant visibilité et déplacements en véhicule, il ne nous a pas été permis de suivre de manière continue la prédation des lions sur notre zone d'étude. La méthode d'analyse fécale étant peu appropriée aux lions (Schaller, 1972), nous avons choisi la méthode du suivi occasionnel pour étudier leur régime alimentaire dans le PNZ.

Analyses sanguines réalisées dans le cadre de l'« Étude Lion Zakouma »

Lors de la capture de cinq lions en vue de la pose de colliers émetteurs, des prélèvements de sang ont été effectués sur chaque individu anesthésié en vue d'analyses biologiques ultérieures.

Les maladies suivantes ont été recherchées : maladie du carré, immunodéficience féline (FIV), panleucopénie féline (typhus du chat), calicivirus, péritonite infectieuse féline (PIF), leucose féline (FeLV) et rhinotrachéite.

Enquêtes menées dans les villages et campements de la zone périphérique du PNZ

Au courant de l'année 2005, des enquêtes concernant la prédation des carnivores sauvages sur le bétail domestique ont été menées auprès des éleveurs de différents villages et campements nomades situés dans la zone périphérique du parc. Celles-ci ont été réalisées en partenariat avec le volet « Éco-développement » du projet CURESS et son réseau d'animateurs locaux travaillant au quotidien avec les populations locales de la zone.

Onze villages et six campements nomades (ou groupes de campements) ont été visités au cours de cette enquête. Dans chacun d'eux, rendez-vous a été pris avec les notables du village ou du campement (sélectionnés avec l'aide de l'animateur local familier de la zone), une visite du village ou du campement a été organisée, et une discussion ouverte a été menée, avec l'aide d'un interprète, autour des sujets suivants : la faune sauvage présente dans la zone et les éventuels problèmes qu'elle occasionne pour les populations locales, les différentes causes de mortalité du bétail ainsi que les moyens de protection mis en œuvre pour protéger le bétail de ces différentes menaces.

Au cours de cette discussion, le sujet plus précis des carnivores sauvages a été systématiquement abordé et les questions suivantes ont été posées : quelle est la principale cause de perte de bétail dans votre village / ferrick dans le cas des petits ruminants, des bovins et des chameaux ? (choix proposés : maladie, prédation ou vol) ; quel est le carnivore sauvage qui cause le plus de perte de bétail dans votre village / ferrick dans le cas des petits ruminants, des bovins et des chameaux ? (choix proposés : Hyène, Lion, autre).

RÉSULTATS

DÉNOMBREMENT DE LA POPULATION DE LIONS DU PARC NATIONAL DE ZAKOUMA

Application de la méthode de reconnaissance individuelle

La première campagne d'activités de l'« Étude Lion Zakouma » (avril 2003 à juin 2003), a permis l'identification par la technique de reconnaissance individuelle de onze lions, cinq mâles et six femelles.

Vingt-six nouveaux lions ont été identifiés dans la zone d'étude au cours de la campagne 2003-2004, donnant un total de 37 lions individualisés (lionceaux non compris⁶) : 20 femelles et 17 mâles. Trois femelles identifiées ont été rencontrées en présence de petits, dont deux femelles avec trois et une femelle avec quatre lionceaux⁷.

Onze nouvelles femelles et huit nouveaux mâles ont été identifiés pendant la campagne 2004-2005. Vingt-deux lionceaux et un juvénile non identifiable ont également été rencontrés dans le parc pendant cette période. Un jeune lion mâle, d'environ un an et demi (M19-05, fils de la femelle F16-04), a été retrouvé mort dans le courant du mois d'avril 2005. Deux lions identifiés au cours des saisons précédentes (F03-03 et M09-04) ont par ailleurs été retirés de la classification, les éléments disponibles à leur sujet ne permettant pas leur identification certaine. À ce stade de l'étude, la population de lions dans l'Est du parc était ainsi estimée à au moins 76 lions : 53 individus identifiés (31 femelles et 22 mâles), un juvénile non identifié et 22 lionceaux.

⁶ La technique de reconnaissance individuelle est peu fiable pour les lionceaux.

⁷ Les classes d'âge utilisées ici correspondent à l'âge de l'individu en fin de campagne de terrain.

La saison de terrain 2005-2006 a permis l'identification de 13 nouveaux lions : quatre femelles et neuf mâles. Les carcasses de trois lions identifiés ont été retrouvées au cours de la saison. Deux d'entre eux, d'âge avancé, étaient équipés de colliers émetteurs VHF qui ont permis la localisation des corps (F16-04 et M04-03). Le troisième lion (F01-03) a probablement succombé après s'être abreuvé à une mare empoisonnée par des braconniers à la recherche de pintades (technique de chasse qui ne serait malheureusement pas exceptionnelle dans le PNZ et sa périphérie).

En résumé, 67 lions ont été identifiés individuellement dans la zone d'étude au cours de l'« Étude Lion Zakouma ». Le décès de quatre d'entre eux a été constaté pendant cette période, réduisant le nombre d'identifications à 63 (33 femelles et 30 mâles) ; 52 % (33) des ces individus ont été observés au moins une fois au cours de la dernière saison de terrain. Chaque lion identifié s'est vu attribuer un nom de code indiquant son sexe (M ou F) et l'année de son identification (03 à 06).

Quinze jeunes lions de moins de deux ans, non identifiés mais très vraisemblablement distincts, ont par ailleurs été observés en compagnie d'une ou plusieurs femelles adultes au cours de la saison 2005-2006. À l'issue de celle-ci, le nombre d'individus différents, observés dans la zone d'étude, est ainsi estimé à au moins 78 individus.

Application de la méthode du « call-in »

Au cours des recensements nocturnes réalisés par « call-in » au niveau de 43 points d'appel répartis de façon homogène dans la zone d'étude, 42 lions ont répondu positivement aux diffusions sonores en se manifestant à 13 stations différentes (Tab. II). La technique de reconnaissance individuelle a permis de constater que certains individus se sont présentés à plusieurs stations, ils n'ont été comptabilisés qu'une seule fois, nous amenant à un total de 35 lions différents pour l'ensemble de notre recensement ; 87 hyènes ont également répondu positivement à nos appels en se manifestant au niveau de 28 stations distinctes. De nombreux buffles (probablement alertés par la diffusion de cris de bufflon en détresse) ainsi que deux hippopotames (plaine de Tororo) se sont aussi présentés aux stations d'appel.

TABLEAU II

Dénombrement de la population de lions du PNZ : résultats des recensements nocturnes par la méthode du « call-in », menés dans la zone d'étude en 2005

Espèce recensée	Nombre de stations d'appel (CS)		% de SA positives	Nombre total d'individus venus à la CS	Nombre total d'individus différents recensés	Nombre de nouveaux individus identifiés
	positives	négatives				
Lion	13	30	30	42	35	5
Hyène	28	15	65	87	–	–
Toutes espèces confondues	32	11	74	–	–	–

Au cours des différents tests de calibrage de la méthode de « call-in » dans le PNZ, il est apparu que le « taux de réponse » des lions (Tab. III) semblait relativement constant jusqu'à une distance de deux kilomètres puis connaissait une brusque diminution entre deux et trois kilomètres. Bien que le faible échantillonnage à trois kilomètres ne permette pas d'être catégorique, le taux de réponse nul à cette distance illustre probablement la diminution progressive de l'intérêt des lions pour nos diffusions sonores entre deux et trois kilomètres de distance.

Lors des mesures tests de la « portée maximale du matériel de diffusion sonore », la personne en charge de l'écoute a pu entendre nos appels jusqu'à une distance de 3 km en savane arborée et de 4,5 km en savane herbeuse. Ces résultats nous permettent d'affirmer que les lions du PNZ ont pu entendre nos diffusions sonores à une distance d'au moins 3 km. En combinant

TABLEAU III

Dénombrement de la population de lions du PNZ : résultats des mesures-tests du « taux de réponse » des lions, en fonction de la distance entre le point d'appel et l'individu ciblé, réalisées dans le cadre du calibrage de la méthode de « call-in » dans la zone d'étude

Distance (Km)	Nombre total de tests	Nombre de réponses +	% de réponses +
1	10	5	50
2	5	3	60
3	4	0	0

cette mesure avec les résultats obtenus lors du test du taux de réponse, nous estimons que la distance maximale à laquelle les lions du PNZ entendent l'appel produit par notre équipement de diffusion sonore et sont susceptibles de se déplacer en conséquence vers le point d'appel, c'est-à-dire la « portée maximale efficace », est d'environ 2,5 km.

D'après ces résultats, l'aire couverte par le recensement nocturne de 2005 était de 844 km². Avec un taux de réponse de 50 %, le nombre total de lions présents dans la zone d'étude (1500 km²) est ainsi estimé à 124. Ce qui correspond à une densité de 8,2 lions par 100 km² dans notre zone d'étude.

Pour rappel, cette zone couvre la moitié est du PNZ, englobe la plupart des cours d'eau et des mares permanentes du parc et abrite la majeure partie de la grande faune pendant la saison sèche (période durant laquelle ont été menées les activités de terrain de l'« Étude Lion Zakouma »). Elle est de plus partiellement inondée pendant la saison des pluies, obligeant une partie de la faune résidante à migrer pendant cette période vers des zones moins humides (dont la moitié ouest du parc). Pour ces différentes raisons, nous estimons que le nombre total de lions présents dans l'ensemble du PNZ n'excède probablement pas de beaucoup le nombre de lions présents dans la zone recensée. Nous émettons cependant l'hypothèse de l'existence d'au moins un groupe familial supplémentaire de lions le long du bahr Korom (Nord-Ouest du PNZ).

Ainsi, en tablant sur une population de lions d'environ 140 individus sur l'ensemble du PNZ, nous estimons la densité moyenne de lions dans le parc à environ 4,5 lions par 100 km².

SUIVI TÉLÉMÉTRIQUE DES CINQ LIONS ÉQUIPÉS DE COLLIER ÉMETTEURS VHF

Le suivi télémétrique des lions équipés de colliers émetteurs a débuté le 18 mai 2004, soit quelques jours après la fin des opérations de capture, et s'est prolongé pendant deux semaines dans le cadre de cette campagne de terrain. Tous les lions, à l'exception de M04-03, ont été localisés au moins une fois pendant cette période.

Les recherches par télémétrie ont repris dès le début de la campagne de terrain suivante (décembre 2004). M04-03, M16-04, F02-03 et F16-04 ont été suivis régulièrement à partir de cette date et jusqu'à la fin de cette campagne de terrain. F05-03 n'est relocalisé qu'à partir du mois de mars 2005. Seuls F02-03 et M16-04 seront suivis pendant la campagne suivante (2006).

Le tableau IV présente le nombre de localisations réalisées, par campagne de terrain, avec ou sans l'aide de la télémétrie pour chaque lion équipé d'un collier émetteur, ainsi que les résultats des calculs par la méthode du « Minimum Convex Polygon » de leurs aires de présence observées pour la période 2004-2006. La figure 13 expose la localisation dans la zone d'étude de ces mêmes aires de présence ainsi que leur évolution au fil des campagnes de terrain.

On remarque ainsi que les aires de présence observées des cinq lions varient au fil des campagnes, que les aires de présence des individus de même sexe ne se chevauchent jamais et que – pendant la campagne de télémétrie qui a permis le suivi le plus long et le plus régulier des lions (2004-2005) – celles des mâles sont au moins deux fois plus grandes que celles des femelles.

TABLEAU IV

Suivi télémétrique et aléatoire de cinq lions du PNZ équipés de colliers émetteurs VHF : calcul des aires de présence observées pour chaque individu, au regard du nombre de localisations réalisées, avec ou sans l'aide de la télémétrie, pendant les saisons sèches de 2003 à 2006

Campagne	Période	Temps dévolu radio-tracking	Aire de présence en Km ²					Nombre de localisations totales (par télémétrie)				
			F02-03	F05-03	F16-04	M04-03	M16-04	F02-03	F05-03	F16-04	M04-03	M16-04
1	Avr - Juin 2003	/	/	/	/	/	/	1 (/)	1 (/)	/	1 (/)	/
2	Déc 2003 - Juin 2004	2 sem	24,3	1,2	3,6	1,0	22,6	8 (1)	5 (2)	6 (2)	3	5 (2)
3	Déc 2004 - Juin 2005	5,5 mois	25,7	4,6	38,1	96,7	100	15 (13)	8 (7)	33 (29)	9 (8)	28 (22)
4	Fév - Juin 2006	3 mois	9,7	/	/	/	5,3	9 (6)	/	/	/	4 (3)
1 à 4	2003-2006	9 mois	73,3	39,2	38,4	140,3	118,5	33 (20)	14 (9)	39 (31)	13	37 (26)

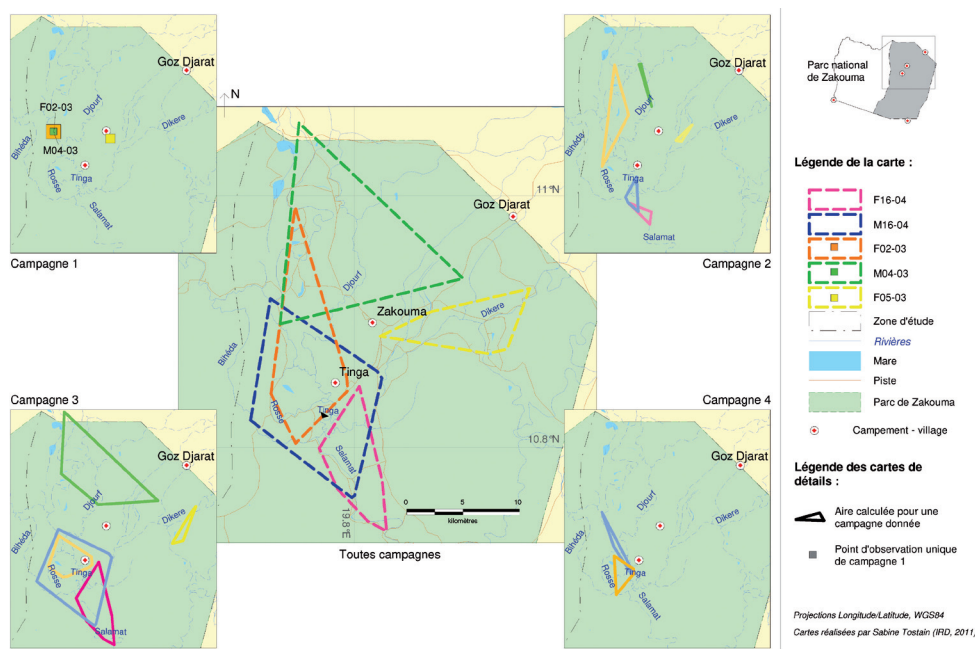


Figure 13. — Représentation par la méthode du « Minimum Convex Polygon » des aires de présence observées entre 2003 et 2006 des cinq lions équipés de colliers émetteurs, ainsi que de l'évolution de ces surfaces d'une campagne de terrain à l'autre.

F02-03 (Fig. 14)

La lionne est observée une fois en 2003 avant la pose de son collier émetteur. Dans les premiers temps du suivi télémétrique, elle se révèle plus craintive que les autres lions – s'éloignant souvent au fur et à mesure de notre approche en véhicule – ce qui ne limitera cependant pas sa localisation. Elle est régulièrement observée en compagnie de trois jeunes mâles (deux juvéniles et un grand lionceau) au cours de la saison 2006. Son collier lui est retiré le 21 mai 2006.

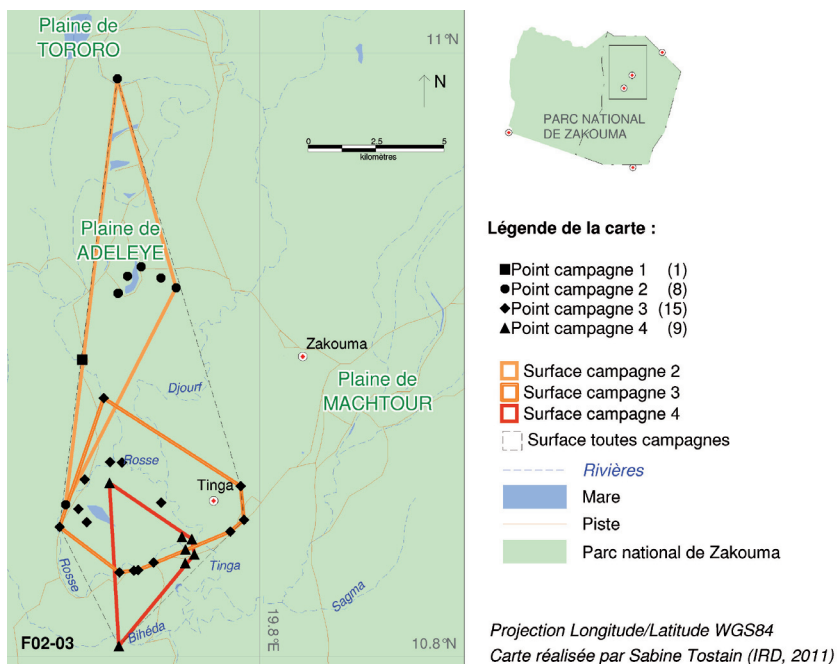


Figure 14. — Suivi télémétrique et aléatoire de la femelle F02-03 : localisations et aire de présence observées entre 2003 et 2006.

F05-03 (Fig. 15)

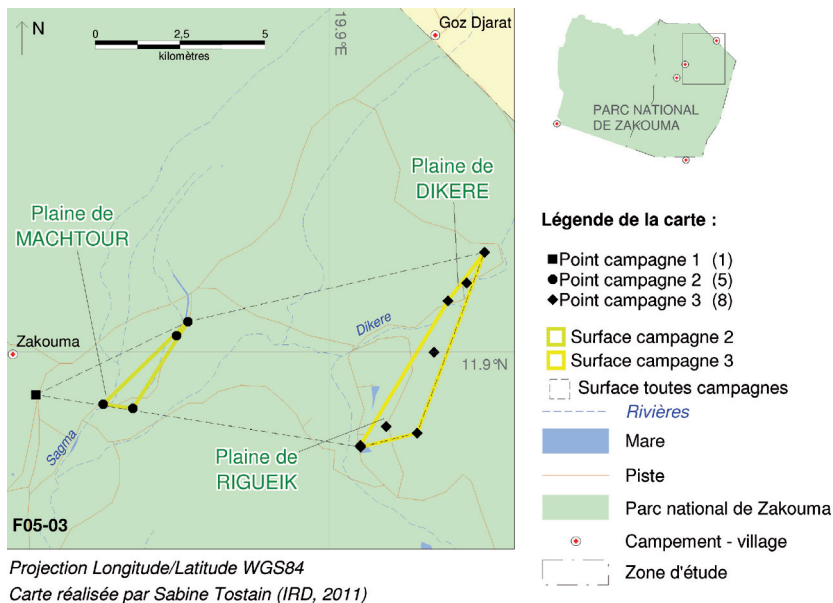


Figure 15. — Suivi télémétrique et aléatoire de la femelle F05-03 : localisations et aire de présence observées entre 2003 et 2005.

La lionne est localisée à une occasion au cours de l'année 2003. Après sa capture en mai 2004, son collier émetteur s'avère rapidement défectueux, bien qu'il ne présentait pas de défauts apparents à sa mise en fonction. La portée de son signal est limitée à moins d'un kilomètre, réduisant significativement les possibilités de localisation. La femelle est cependant localisée régulièrement au courant du mois suivant la mise en place de son collier, et entre les mois de mars et de mai 2005, alors que plusieurs fois en chaleur, elle limite ses déplacements aux alentours de la plaine de Rigueik.

F16-04 (Fig. 16)

La lionne est localisée pour la première fois au début 2004. Après la pose de son collier émetteur, elle est suivie et observée de façon quasi quotidienne avec sa progéniture (F22-05, M19-05, M20-05 et M21-05 nés peu avant le début du suivi télémétrique) jusqu'au début de la saison des pluies 2005. Sa carcasse est retrouvée au début de l'année 2006.

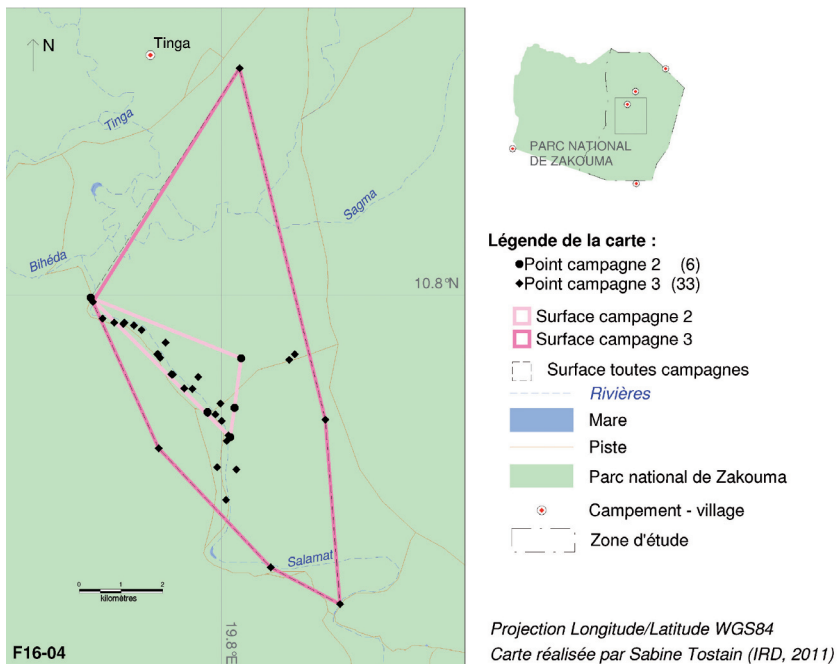


Figure 16.—Suivi télémétrique et aléatoire de la femelle F16-04 : localisations et aire de présence observées de 2004 à 2005.

M04-03 (Fig. 17)

Le lion est observé une première fois en 2003. Après la pose de son collier émetteur, il est essentiellement suivi via un radio-tracking à distance, permettant une localisation précise mais sans observation directe. À partir de la saison sèche 2004-2005, ce mâle concentre en effet ses déplacements au niveau de la zone riveraine du Bahr Djourf, à la végétation dense, et partiellement inondée ce qui la rend inaccessible en véhicule jusque tard dans la saison sèche. La carcasse de M04-03 est retrouvée au début de la saison de terrain 2006, son collier émetteur paraît avoir été coupé avec un objet tranchant. La présence à proximité d'une carcasse d'éléphantéau dépourvue de défenses laisse envisager un acte de braconnage.

M16-04 (Fig. 18)

Le lion est observé pour la première fois dans le mois qui précède sa capture, en mai 2004. Il est ensuite suivi régulièrement par télémétrie jusqu'à la saison des pluies 2005. En 2006, le signal de son collier devient de plus en plus faible, limitant progressivement sa localisation.

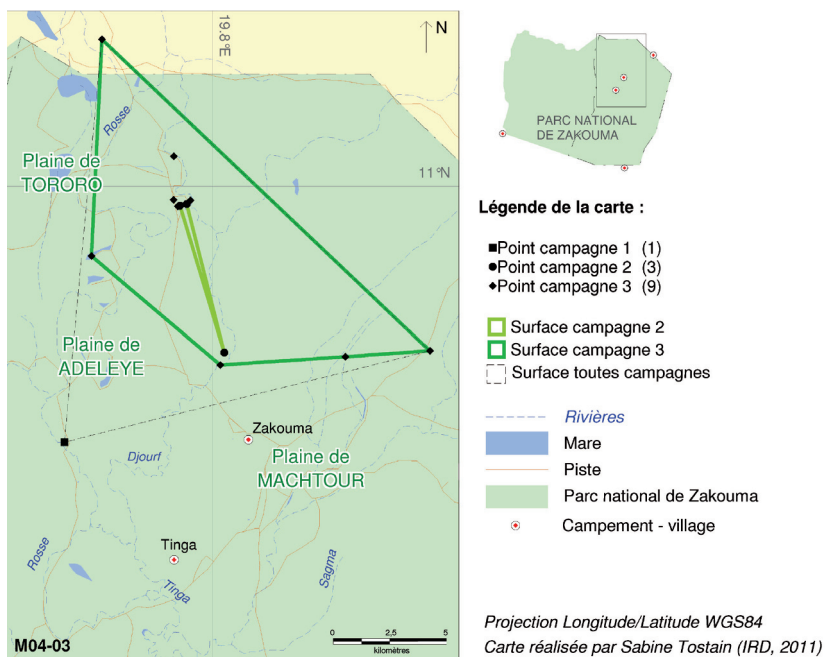


Figure 17. — Suivi télémétrique et aléatoire du mâle M04-03 : localisations et aire de présence observées entre 2003 et 2005.

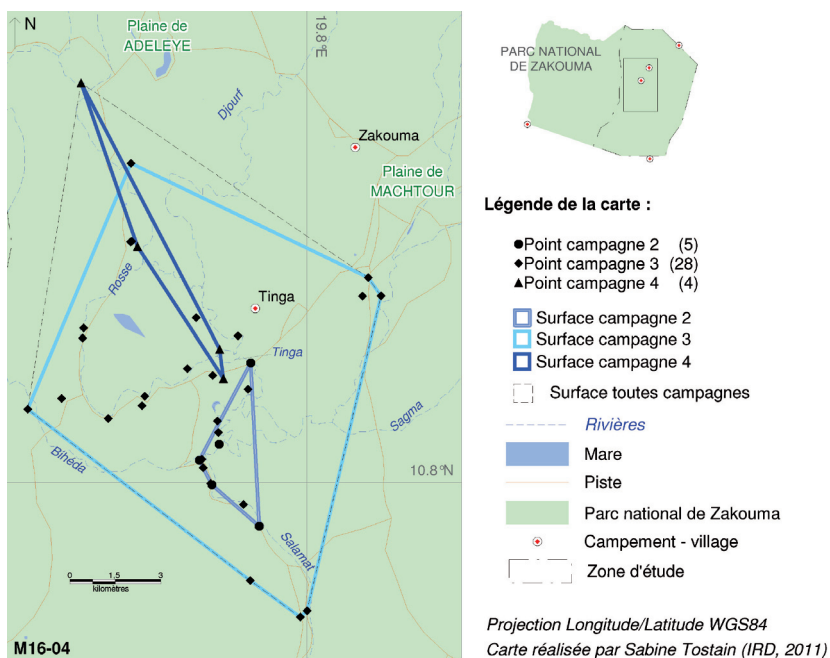


Figure 18. — Suivi télémétrique et aléatoire du mâle M16-04 : localisations et aire de présence observées entre 2004 et 2006.

Identification de mâles résidents et de groupes familiaux dans la zone d'étude

Les zones « Nord-Salamat », « Bordure Est » et « Bahr Rossé » aisément accessibles en véhicule ont été parcourues de façon régulière tout au long de notre étude, à raison de deux visites hebdomadaires au minimum pendant la saison de terrain, et de nombreuses informations concernant les lions résidents ont pu y être récoltées. La zone du « Bahr Djourf » demeurant partiellement inondée jusque tard dans la saison sèche et présentant une végétation plus dense n'a pu faire l'objet d'un suivi aussi intensif et les données qui y ont été récoltées sont parcellaires. La zone de « Maniam », située à l'extrême Sud de la zone d'étude, et habitée par une faune très farouche car soumise à une plus forte pression de braconnage, n'a pas fait l'objet d'un suivi régulier et les informations récoltées proviennent essentiellement des recensements nocturnes par « call-in » menés sur l'ensemble de la zone d'étude en 2005.

Mâles résidents

Trois coalitions de mâles résidents, constituées respectivement de deux, deux et trois individus, ont été identifiées et suivies de manière régulière au cours de notre étude. Un huitième mâle, M24-05, résidant dans la zone de « Maniam » a pu être identifié lors d'une station d'appel menée dans cette zone mais les informations à son sujet provenant de cette seule observation, le cas de ce mâle résidant ne sera pas abordé plus en détail.

(a) M04-03 et M05-03 (Fig. 19)

Les deux mâles, d'âge respectable, sont observés pour la première fois à la fin du mois d'avril 2003 dans la partie médiane de la zone appelée « Bahr Rossé », en compagnie d'une femelle résidente de la zone (F02-03). Ils ne sont ensuite plus observés sur les lieux mais sont à nouveau identifiés un an plus tard (mai 2004) dans la zone du « Bahr Djourf ». M04-03 est capturé peu après cette rencontre et équipé d'un collier émetteur. Jusqu'au mois de juin 2005, les deux mâles seront localisés à plusieurs reprises, parfois en compagnie d'une ou plusieurs femelles, le long de cette même rivière ou dans la zone comprise entre le Djourf et les limites nord et est du PNZ, mais aussi dans la partie septentrionale de la zone du Bahr Rossé. Ils ne franchiront jamais la piste Zakouma – Goz Djerat qui sépare les zones du « Bahr Djourf » et de la « Bordure Est ». La carcasse de M04-03 est retrouvée au début de la saison de terrain 2006. De son côté, M05-03 ne sera plus observé ensuite.

(b) M14-04 et M16-04 (Fig. 20)

Les deux mâles, accompagnés d'une femelle suitée (F16-04), sont aperçus pour la première fois en avril 2004 dans la zone appelée « Nord Salamat ». M16-04 est équipé d'un collier émetteur VHF au courant du mois de mai 2004 et est ensuite localisé à plusieurs reprises sur cette même zone. Dès le mois de décembre 2004, M14-04 et M16-04 sont observés à la fois dans la partie méridionale de la zone appelée « Bahr Rossé » et sur le « Nord Salamat », en compagnie ou non de femelles de la zone. Au cours de la dernière saison de terrain (février à juin 2006), les deux mâles ne sont plus localisés que sur la zone du « Bahr Rossé ».

(c) M01-03, M02-03 et M03-03 (Fig. 21 & 22)

Les trois mâles sont observés pour la première fois en avril 2003 dans la zone « Nord Salamat », alors qu'ils sont encore sub-adultes et nomades. Ils sont revus à deux reprises au courant du mois de février 2004, dans la zone appelée « Bordure Est ». C'est dans cette zone qu'ils seront observés régulièrement ensuite à partir de février 2005 jusqu'à la fin de notre étude en juin 2006, en compagnie ou non de femelles de la zone.

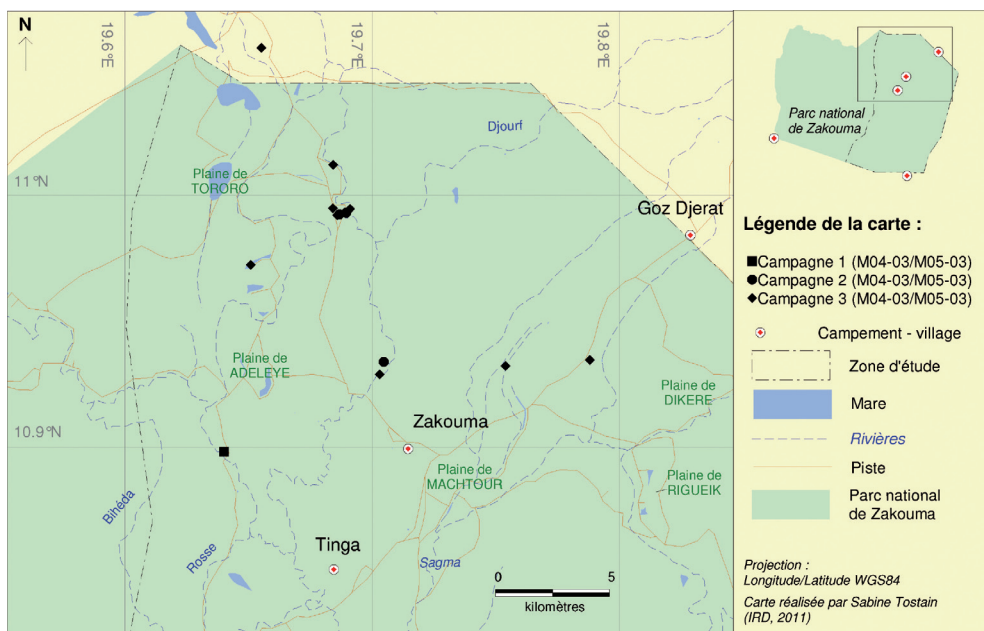


Figure 19. — Localisations des mâles résidents M04-03 et M05-03 sur les zones « Bahr Rossé » et « Bahr Djouf » entre 2003 et 2005.

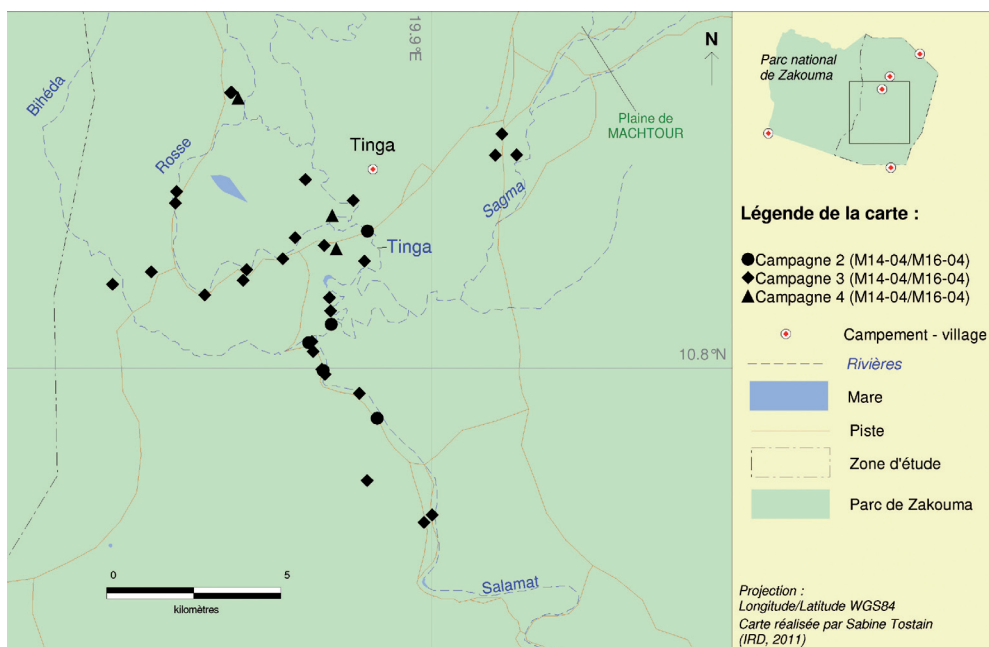


Figure 20. — Localisations des mâles résidents M14-04 et M16-04 sur les zones « Nord Salamat » et « Bahr Rossé » entre 2004 et 2006.

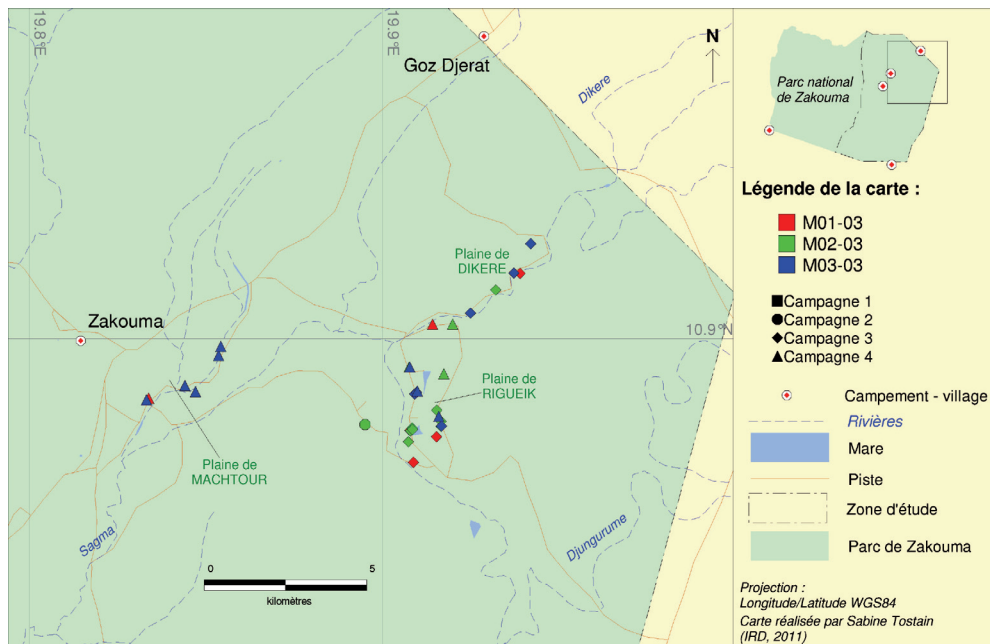


Figure 21. — Localisations des mâles résidents M01-03, M02-03 et M03-03 sur la zone « Bordure est » entre 2004 et 2006.

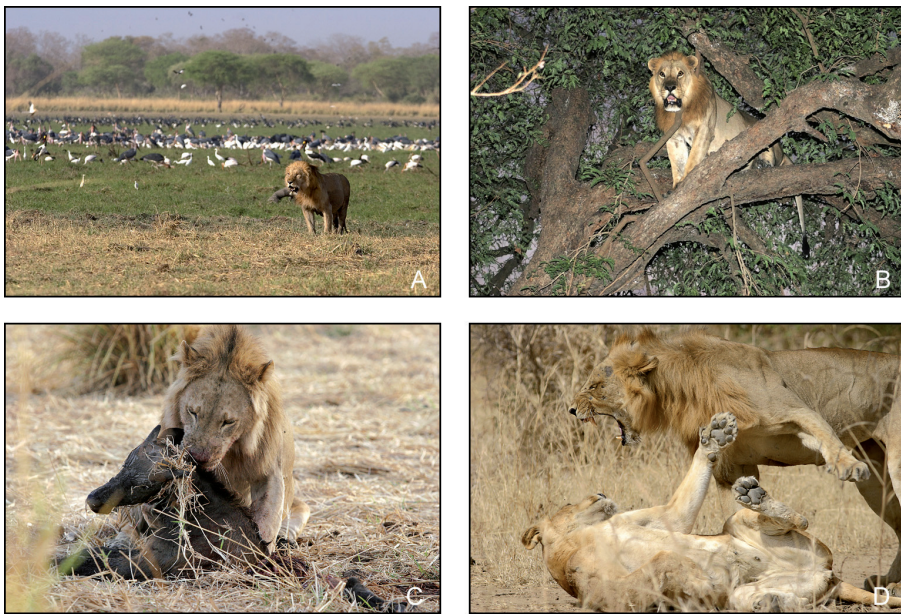


Figure 22. — Mâles résidents de la zone « bordure Est » : M03-03 sur la plaine de Rigueik à proximité d'une carcasse d'éléphant (a) ; M02-03 posté dans un arbre à plusieurs mètres du sol (b) ; M03-03 jouant avec un bufflon (*Syncerus caffer brachyceros*) qu'il vient de mettre à mort (c) ; et M01-03 après un accouplement avec la femelle résidente F06-03 (d).

Groupes familiaux

(a) Nord Salamat (Fig. 23)

Un noyau de quatre femelles adultes, ayant des échanges pacifiques réguliers les unes avec les autres, a été identifié dans cette zone entre 2003 et 2006. Il s'agit de F07-03, F09-04 (Fig. 24a), F13-04 et F16-04. Toutes ont été vues au moins une fois en compagnie des mâles résidents M14-04 et M16-04. Au cours de cette période, chacune d'elles a élevé deux à quatre petits (au total 10 individus nés entre 2001-2002 et 2004-2005 : M10-04, F12-04, M19-05, M20-05, M21-06, F22-05, M25-06, M26-06, M27-06, M33-06). La carcasse de M19-04, alors âgé d'un an et demi, a été retrouvée sur une rive du bahr Salamat en avril 2005. Diverses observations réalisées dans les jours précédents son décès laissent à penser que le juvénile a été tué par l'un des deux mâles résidents de la zone (attitudes de menace répétées, Fig. 24b). Sa mère, la femelle F16-04 (équipée d'un collier émetteur VHF) est décédée au cours de la saison des pluies 2005.

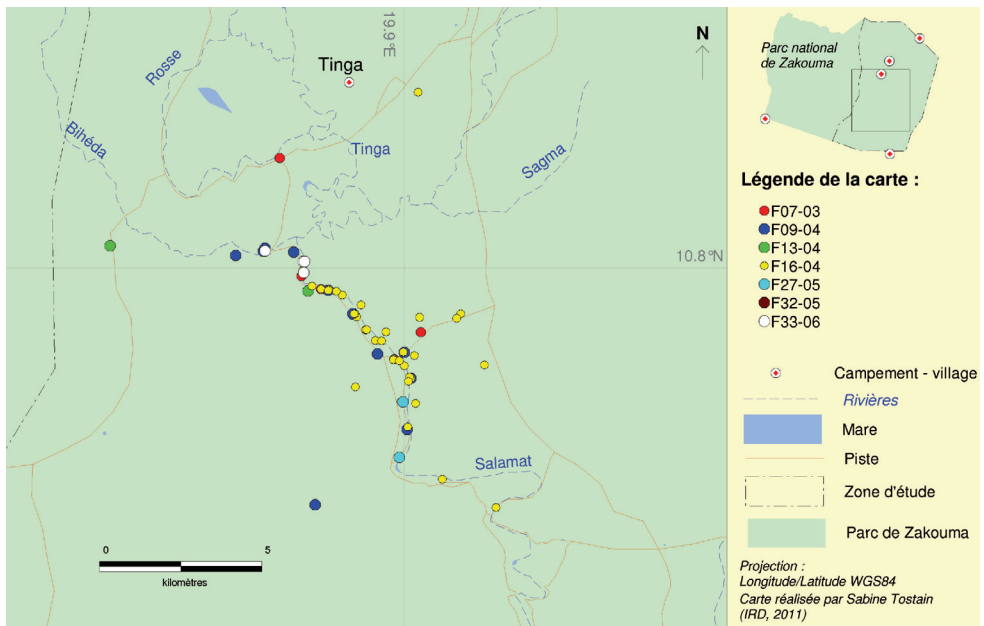


Figure 23. — Groupes familiaux dans la zone « Nord Salamat » : localisations des femelles adultes identifiées dans la zone entre 2003 et 2006.

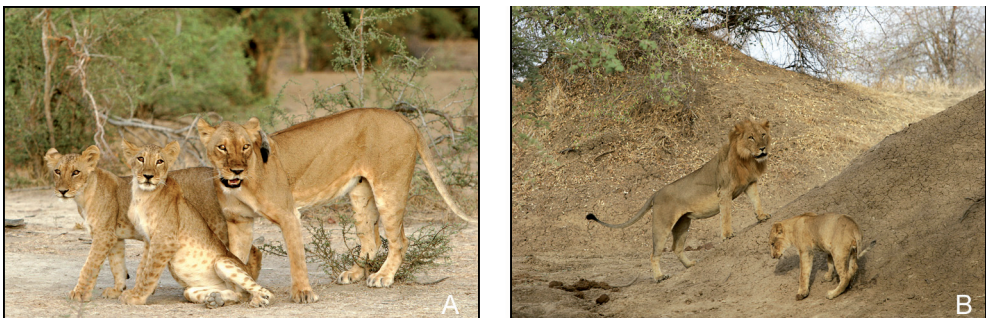


Figure 24. — Groupes familiaux dans la zone « Nord Salamat » : La femelle adulte F09-04 accompagnée de deux lionceaux en mai 2005 (a) et le mâle adulte M14-04, dans une attitude de menace vis-à-vis du jeune mâle M19-04 qui se soumet, peu de temps avant la mort de ce dernier en avril 2005 (b).

Sept autres femelles, formant trois groupes de deux et une femelle solitaire, ont également été observées à plusieurs reprises sur le même territoire. Il s'agit de F14-04 et F15-04 (encore sub-adultes à l'issue de notre étude), F26-05 et F27-05 (sub-adulte et adulte), F32-05 et F33-05 (toutes deux adultes), et enfin F28-05 (limite sub-adulte / adulte). Les femelles F32-05 et F33-05 ont chacune donné naissance à trois lionceaux en 2004-2005, et ont été suivies sur la zone « Nord Salamat » avec leur progéniture tout au long de la saison 2005-2006. F28-05 a été observée en compagnie de M16-04, nous permettant d'envisager qu'elle était alors en chaleur. Il ne nous a pas été permis d'observer des contacts directs entre ces sept femelles et le noyau de quatre femelles précédemment citées.

(b) « Bordure Est » (Fig. 25 & 26)

Un noyau de trois femelles, ayant entre elles des contacts pacifiques, est régulièrement observé sur la zone de 2003 à 2006. Il s'agit de F04-03, F05-03 et F06-03. F04-03 élève trois petits pendant cette période (F35-06, F36-06 et F37-06 nées en 2003-2004). F05-03 (équipée d'un collier émetteur VHF) est observée avec un juvénile en 2003-2004 mais le petit n'est plus vu ensuite. Elle est en chaleur en 2004-2005 puis n'est plus observée. F06-03 élève un jeune mâle (M17-04 né en 2002-2003) et est à nouveau observée avec deux lionceaux en 2005-2006.

La femelle F01-03 est également observée très régulièrement dans la zone mais semble restreindre ses mouvements à la plaine de Machtour et ses environs. Elle meurt empoisonnée par des braconniers en avril 2006 peu après avoir donné naissance à trois lionceaux. Aucune interaction n'a jamais été observée entre elle et les trois femelles précédentes.

Les femelles F30-05 et F31-05 sont aussi fréquemment observées sur la « Bordure Est » à partir de 2005. F31-05 élève deux petits mâles (M29-06 et M30-06) nés en 2004-2005 et F30-05 est vue avec un lionceau en 2006. Nous n'avons été témoin d'aucun contact entre ces lionnes et le groupe des trois femelles F04-03, F05-03 et F06-03 ou F01-03.

Quatre autres lions (M06-04, F08-04, F17-04 et F20-04, tous probablement issus de la même portée née pendant la saison sèche 2001-2002) sont également aperçus très régulièrement sur la zone dès 2003-2004 (ils sont alors âgés d'environ deux ans). Les femelles continueront à y être observées jusque la fin de notre étude, tandis que le jeune mâle M06-04 n'est plus remarqué après 2005.

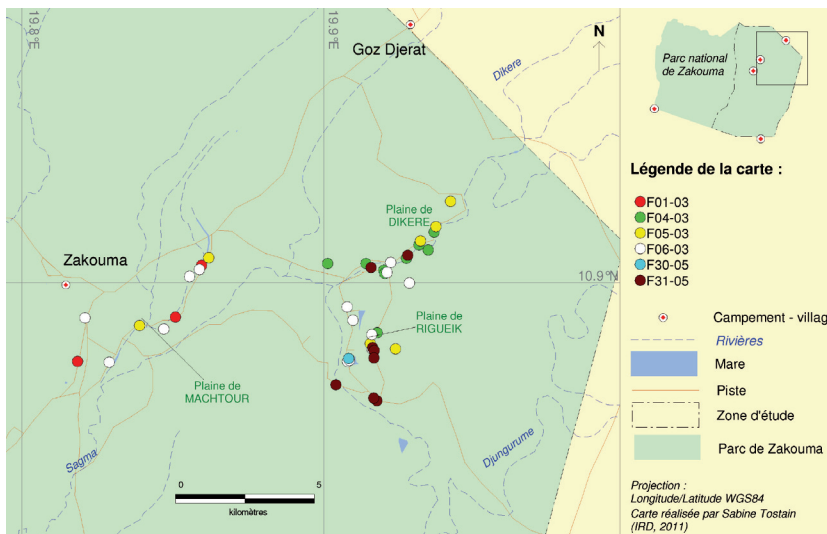


Figure 25. — Groupes familiaux dans la zone « Bordure Est » : localisations des femelles adultes identifiées dans la zone entre 2003 et 2006.

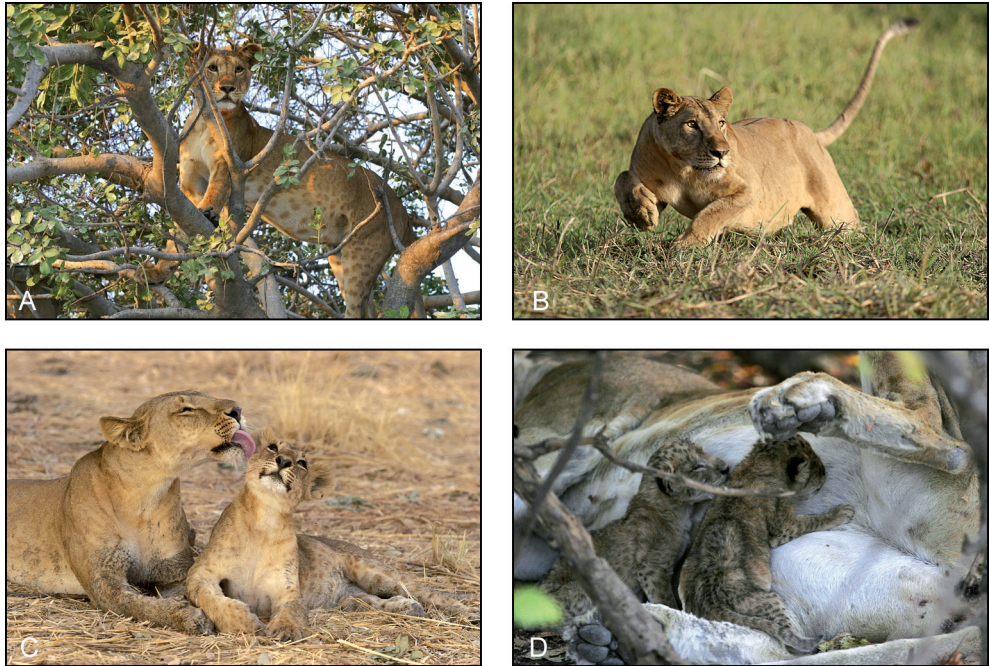


Figure 26. — Groupes familiaux dans la zone « Bordure Est » : la femelle sub-adulte F17-04 dans un arbre en bordure de la plaine de Machtour (a) ; la femelle adulte F06-03 s'élance vers un vautour (b) ; F06-03 et un de ses lionceaux pendant la saison 2005-2006 (c) ; la femelle adulte F01-03 allaitant deux lionceaux nouveaux-nés peu avant sa disparition en avril 2006 (d).

(c) « Bahr Rossé » (Fig. 27)

Trois femelles adultes, ayant entre elles des contacts pacifiques réguliers, sont identifiées dans la zone entre 2003-2006 : F02-03 (équipée d'un collier émetteur), F11-04 et F21-04. F11-04 élève deux jeunes pendant la période (F10-04 et M08-04 nés vers le début 2002). F02-03 est vue en chaleur début 2005 et est observée avec un grand lionceau et deux juvéniles en 2006. L'intervalle entre deux naissances étant généralement d'au moins deux ans chez les lionnes, des doutes concernant sa parenté avec les trois petits, appartenant à deux classes d'âge différentes, demeurent. F21-06 donne, quant à elle, naissance à au moins deux lionceaux en 2006.

Deux autres femelles sont identifiées sur la zone en 2005 : F18-04 près de la plaine de Tororo et F19-04 – accompagnée de quatre lionceaux – sur la portion sud du bahr Rossé. En 2004, ces mêmes femelles ont été observées en dehors du « Bahr Rossé » : F18-04 est vue en compagnie de trois lionceaux et du mâle M04-03 le long du bahr Djourf et F19-04 est identifiée près du village de Zakouma, point de rencontre entre les zones « Bahr Djourf » et « Bordure Est ».

(d) « Bahr Djourf »

Deux femelles adultes (F18-04 aussi observée sur la portion Nord du « Bahr Rossé » et une lionne non identifiée), accompagnées de trois lionceaux, ont été rencontrées le long du bahr Djourf en 2004. F19-04 (aussi vue sur la portion Sud du « Bahr Rossé ») est également identifiée à la limite de la zone près du village de Zakouma à la même période. Les trois stations d'appel menées le long du bahr Djourf dans le cadre des recensements nocturnes de 2005 se sont quant à elles révélées négatives.

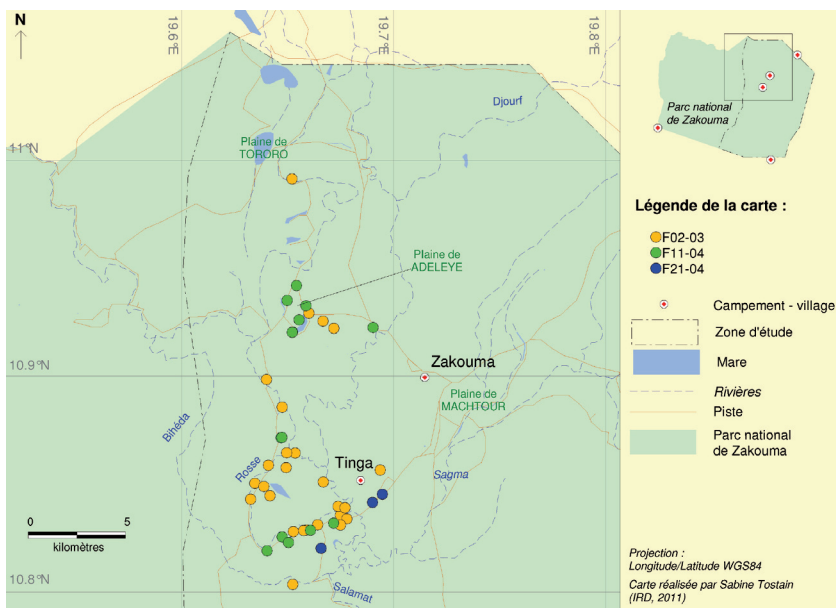


Figure 27. — Groupes familiaux dans la zone « Bahr Rossé » : localisations des femelles adultes identifiées dans la zone entre 2003 et 2006.

(e) « Maniam » (Fig. 28)

Quatre femelles adultes (dont F23-05, F24-05 et F25-05) accompagnées de six lionceaux ont été observées lors des recensements nocturnes de 2005. Une autre lionne (F29-05) a été rencontrée dans le courant du mois de mai 2005.

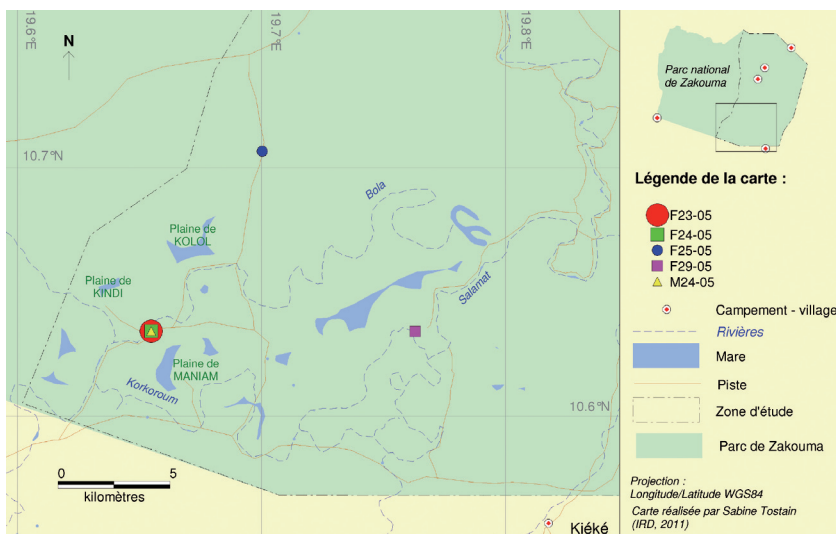


Figure 28. — Groupes familiaux dans la zone de « Maniam » : localisations des lions adultes identifiés dans la zone en 2005.

Caractéristiques démographiques (Tab. V)

Les lions adultes constituent environ la moitié de la population totale des lions répertoriés dans le PNZ entre 2003-2006. Les individus de moins de deux ans (lionceaux et juvéniles) représentent 1/4 à 1/3 de cette même population. On observe une diminution importante du nombre de lionceaux répertoriés dans la zone d'étude entre la campagne 2004-2005 et celle de 2005-2006 alors que la taille de la population totale identifiée demeure similaire. On remarque également entre 2003 et 2006 une diminution significative du pourcentage des sub-adultes par rapport à la population totale répertoriée.

Le sex-ratio ♀ / ♂ de l'ensemble de la population répertoriée penche en faveur des femelles au cours des saisons 2003-2004 et 2004-2005. La situation s'inverse au cours de la saison

TABLEAU V

Étude de la structure sociale de la population de lions du PNZ : caractéristiques démographiques principales de la population répertoriée dans la zone d'étude à l'issue des campagnes 2003-2004, 2004-2005 et 2005-2006

Période	Individus	Total	Mâles	Femelles	Sexe ?	Ratio ♀ / ♂	% de la population	Ratio SA/ A et J / AF	
Déc 2003 à Juin 2004	Adultes (A) > 4 ans	23	11	12 (AF)	/	1,09	49	0,52	
	Sub-adultes (SA) 2 – 4 ans	12	5	7	/	1,4	25,5		1
	Jeunes (J) < 2 ans	12	1	1	10		25,5		
	Population totale	47	17	20	10	1,18	100		
Déc 2004 à Juin 2005	Adultes (A) > 4 ans	35	13	22 (AF)	/	1,7	46	0,4	
	Sub-adultes (SA) 2 – 4 ans	14	6	8	/	1,3	18,5		1,22
	Jeunes (J)	27	3	1	23	0,3	35,5		
	- JUVENILES (1-2 ans)	5	3	1	1		6,6		
	- LIONCEAUX (< 12 mois)	/	/	/	22		28,9		
	Population Totale	76	22	31	23	1,4	100		
Fév 2005 à Juin 2006	Adultes (A) > 4 ans	48	19	29 (AF)	/	1.5	61,5	0.16	
	Sub-adultes (SA) 2 – 4 ans	8	4	4	/	1	10,3		0.75
	Jeunes (J)	22	13	0	9	/	28,2		
	- JUVENILES (1-2 ans)	15	9	0	6		19		
	- LIONCEAUX (< 12 mois)	7	4	0	3		9		
	Population Totale	78	36	33	9	0.9	100		

2005-2006 avec l'observation exceptionnelle de 13 jeunes lions de moins de deux ans appartenant au sexe mâle, alors qu'aucune femelle du même âge n'est répertoriée. Plusieurs jeunes de sexe inconnu sont cependant observés au cours de la campagne. Le sex-ratio ♀ / ♂ des adultes penche quant à lui systématiquement en faveur des femelles au cours de notre étude.

Accouplements et mises-bas

Comme il a été noté ailleurs en Afrique, les lionnes du PNZ cherchent activement un partenaire lorsqu'elles sont en chaleur. Le plus souvent il s'agira d'un ou des mâle(s) résidant(s) de sa zone mais elle peut également s'accoupler avec un mâle nomade ou un mâle résidant d'un territoire voisin. La période d'œstrus dure en moyenne deux à cinq jours, au cours desquels femelle et mâle peuvent s'accoupler toutes les 30 minutes. Tant que la lionne n'est pas gravide, les périodes de chaleur se succèdent à intervalles irréguliers, allant de quelques semaines à plusieurs mois (Fig. 29).

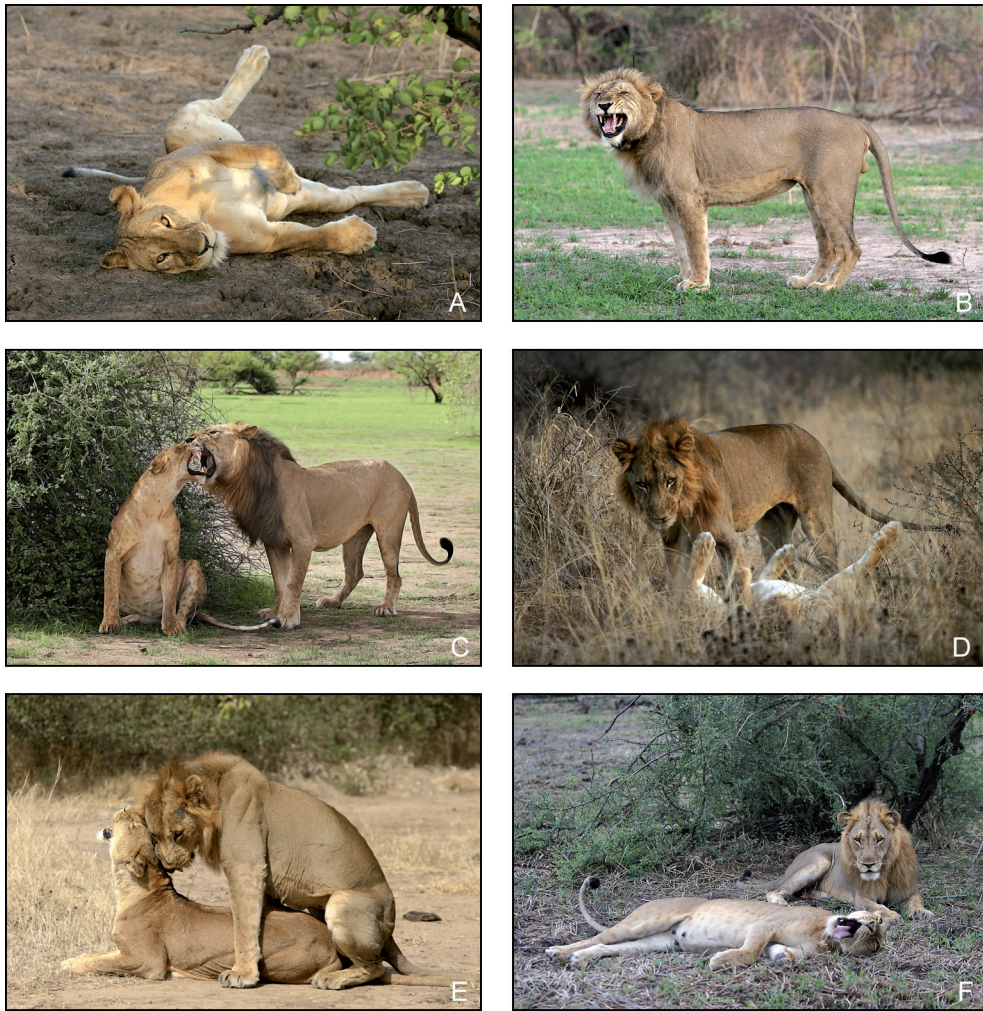


Figure 29. — Reproduction des lions dans le PNZ. Différentes phases du jeu amoureux entre une lionne adulte en chaleur et un lion mâle adulte : femelle en chaleur (a) ; mâle adulte présentant l'attitude typique du flehmen : bouche ouverte, nez froncé et yeux presque fermés (b) ; interactions diverses (c et d) ; accouplement (e) ; et repos entre deux accouplements (f).

Sept des 22 femelles adultes identifiées dans la zone d'étude ont été observées au cours de la saison 2004-2005 en compagnie prolongée d'un mâle adulte, laissant supposer qu'elles étaient en chaleur. Des accouplements ont été observés dans le cas de trois d'entre elles. Le tableau VI résume les différentes interactions observées.

TABLEAU VI

Reproduction des lions dans le PNZ : observations réalisées au cours de la saison de terrain 2004-2005 démontrant ou permettant d'envisager une période de reproduction (accouplement, déplacement ou repos en commun)

Identité ♀	Identité ♂	Date de l'obs.	Activité observée	Zone d'observation
F02-03	M07-04	08/01/2005	repos	Adeleye
F05-03	M 03-03	20/03/2005	repos	Dikere
	M 03-03	21/03/2005	repos	Dikere
	M 02-03	18/04/2005	repos	Rigueik
	M 02-03	22/04/2005	accouplements	Rigueik
F06-03	M 02-03	10/05/2005	accouplements	Rigueik
	M 02-03	11/05/2005	repos	Rigueik
F11-04	M 14-04	03/01/2005	déplacement	route Tinga-Adeleye
	M 16-04	05/01/2005	repos	route Tinga-Adeleye
	M 16-04	07/01/2005	accouplements	route Tinga-Adeleye
	M 14-04	10/01/2005	accouplements	route Tinga-Adeleye
	M 16-04	14/06/2005	repos	route Tinga-Adeleye
F14-04	M 22-05	09/02/2005	déplacement	route de Kieke
	M 22-05	11/02/2005	déplacement	Bahr Salamat
	M 22-05	22/02/2005	déplacement	Bahr Salamat
F20-04	M 05-03	13/05/2005	repos	route de Goz Djerat
F28-05	M 16-04	16/05/2005	repos	Bahr Bihéda

Au cours de la même période, neuf femelles identifiées ont été observées en compagnie de jeunes lions de moins de deux ans (Tab. VII). La taille moyenne des portées était de $2,7 \pm 0,82$ petits ($P = 0,05$). On compte à cette période 1,2 jeune de moins de deux ans par femelle adulte identifiée.

TABLEAU VII

Reproduction des lions dans le PNZ : femelles suitées et leur progéniture observées pendant la campagne 2004-2005

Identité de la mère	Nombre de petits	Classe d'âge des petits en juin 2005	Zone Observation	Remarque
F 07-04	1	lionceau	Bahr Salamat	
F 09-04	3	lionceau	Bahr Salamat	
F 16-04	3	juvénile	Bahr Salamat	Portée de quatre, Un décès observé au cours de la campagne 2004-2005.
F18-04	2	juvénile	Adeleye-Tororo	
F19-04	4	lionceau	Tinga	L'identité de la mère n'est pas certaine
F 23-05	3	lionceau	Maniam	
F24-05	3	lionceau	Maniam	
F 31-05	2	lionceau	Rigueik	
F32-05	3	lionceau	Bahr Salamat	
F33-05	3	lionceau	Bahr Salamat	

Au cours de la dernière saison de terrain (février à juin 2006), deux des 33 femelles adultes identifiées dans la zone d'étude (F04-03 et F27-05) ont été observées en la présence prolongée d'un mâle adulte, laissant à penser qu'elles étaient en chaleur mais aucun accouplement n'a pu être observé.

Dix femelles identifiées ont été vues pendant cette même période en compagnie de jeunes lions de moins de deux ans (Tab. VIII). La taille moyenne des portées observées était de $2,2 \pm 0,66$ ($P = 0,05$). On ne dénombre plus pendant cette saison que 0,75 jeune de moins de deux ans par femelle adulte identifiée. On compte, parmi les femelles accompagnées de jeunes en 2005-2006, cinq des huit femelles observées avec des lionceaux en 2004-2005. Dans le cas de ces portées, aucune mortalité n'est notée entre les deux campagnes de terrain. F07-03 est cependant observée avec un lionceau en 2004-2005 puis avec deux juvéniles l'année suivante.

TABLEAU VIII

Reproduction des lions dans le PNZ : femelles suitées et leur progéniture observées pendant la campagne 2005-2006

Identité de la mère	Nombre de petits	Classe d'âge des petits en juin 2006	Zone observation	Remarque
F 01-03	3	lionceau	Machtour	La carcasse de la ♀ est retrouvée en avril 2006. Ses petits ne survivront pas.
F 02-03	3	juvénile/lionceau	Bahr Rossé	La portée comprend deux juvéniles et un petit de la taille d'un lionceau. Ce dernier aurait-il une mère différente ?
F 06-03	2	lionceau	Rigueik	
F 07-03	2	juvéniles	Bahr Salamat	
F 09-04	3	juvéniles	Bahr Salamat	
F 21-05	3	lionceau	Bahr Rossé	
F 30-05	1	lionceau	Rigueik	
F31-05	2	juvéniles	Rigueik	
F 32-06	3	juvéniles	Bahr Salamat	
F33-06	3	juvéniles	Bahr Salamat	

ANALYSE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DES LIONS DANS LE PNZ

Estimation de l'abondance et distribution des proies potentielles des lions du PNZ

Un comptage aérien total des grands mammifères du PNZ a été mené par le projet CURESS au cours de la saison sèche 2005 (Dolmia *et al.*, 2005). Axé principalement sur les espèces Buffle, Éléphant, Girafe et Damalisque, il a également permis une estimation des effectifs de la plupart des autres grands ongulés. On remarque à travers ce recensement que la faune sauvage se rassemble globalement dans la moitié est du parc où l'eau reste disponible tout au long de la saison sèche. Les buffles et bubales semblent se concentrer au niveau des pâturages encore verts des grandes plaines marécageuses dans le nord-est et le sud du parc, tandis qu'on retrouve plus généralement les Cobes defassa le long des grandes rivières, et principalement le long des bahrs Salamat, Djourf et Rossé. Les éléphants se retrouvent, quant à eux, indifféremment le long des cours d'eau ou des mares mais paraissent éviter les zones adjacentes aux limites du parc où la pression de braconnage est plus élevée (Fig. 30).

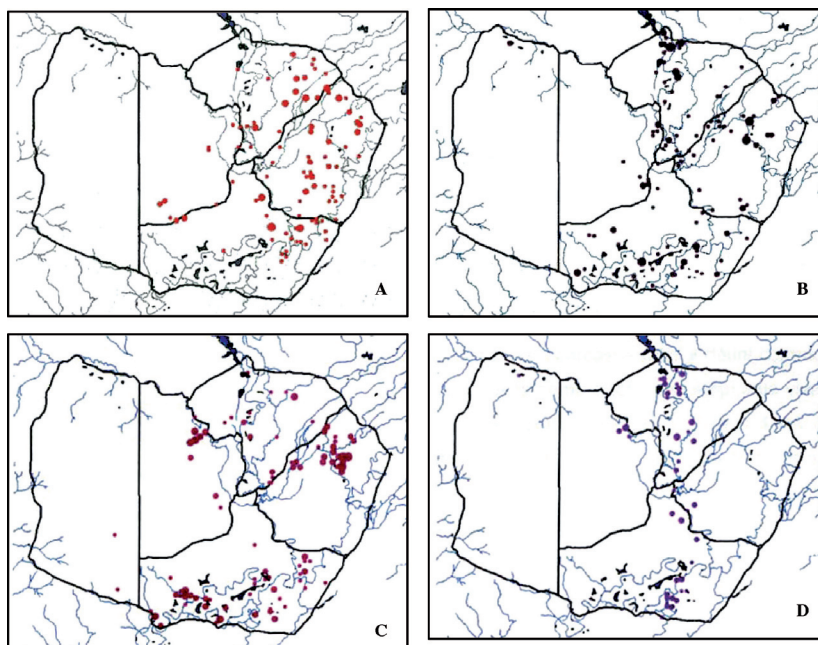


Figure 30. — Distribution des éléphants (a), des buffles (b), des bubales (c) et des cobes defassa (d) dans le PNZ telle qu'elle a été mise en évidence par les recensements aériens de mars 2005 (données du projet CURESS, Parc national de Zakouma, Tchad).

Les résultats de ce comptage, du recensement aérien précédent conduit par échantillonnage (Mackie, 2002), ainsi qu'une estimation, par le volet « Suivi Écologique » (VSE) du projet CURESS, des effectifs de grands mammifères présents dans le parc pendant la saison sèche, sont présentés dans le tableau IX.

La figure 31 présente les principales espèces de grands mammifères résidant dans le PNZ de 2003 à 2006.

TABLEAU IX

Estimations des effectifs des principaux grands mammifères présents dans le PNZ (données du projet CURESS, Parc national de Zakouma, Tchad)

Espèce	Nom scientifique	Recensement aérien 2002	Recensement aérien 2005	Estimation Volet Suivi Ecologique 2005
Buffle	<i>Syncerus caffer brachyceros</i>	4020	5082	5000
Éléphant	<i>Loxodonta africana</i>	4351	3885	4000
Bubale	<i>Alcephalus buselaphus lelwel</i>	2549	945	2000-2500
Damalisque	<i>Damaliscus korrigum</i>	1310	1335	1300
Hippotrague	<i>Hippotragus equinus</i>	1256	264	1000-1200
Girafe	<i>Giraffa camelopardalis peralta</i>	942	292	350
Cobe defassa	<i>Kobus ellipsyprimnus defassa</i>	567	224	400
Cobe de Buffon	<i>Kobus kob</i>	300	/	300
Redunca	<i>Redunca redunca</i>	242	/	300-400

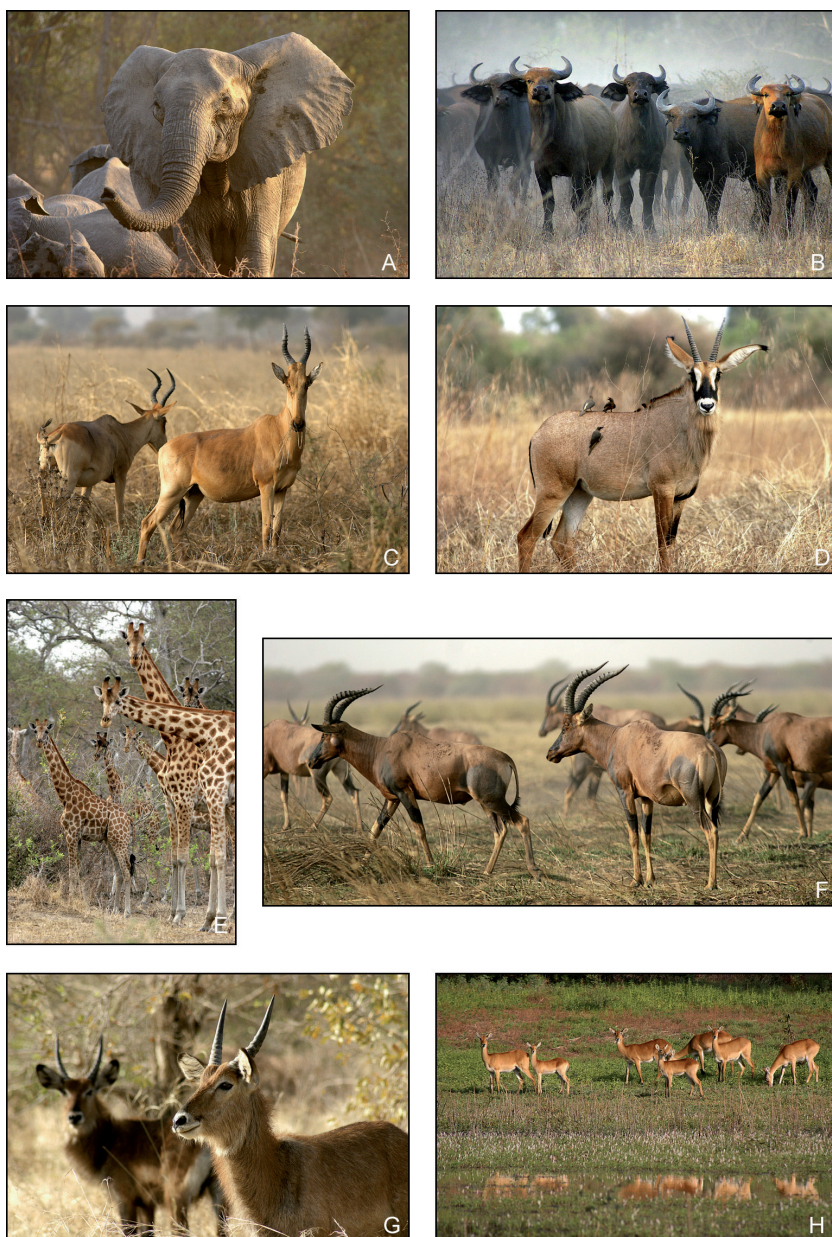


Figure 31. — Principales espèces de grands mammifères présentes dans le PNZ de 2003 à 2006 : Éléphant (a), Buffle (b), Bubale (c), Hippotrague (d), Girafe (e), Damalisque (f), Cobe defassa (g) et Cobe de Buffon (h).

Analyse de la prédation des lions du PNZ

Cinquante-trois cas de prédation ont été observés par la méthode du suivi occasionnel au cours des quatre saisons de terrain de l'« Étude Lion Zakouma » (Fig. 32).

Le Buffle, l'Éléphant et le Bubale sont les trois espèces les plus représentées dans le PNZ, elles sont aussi celles dont la prédation a été la plus observée (respectivement 18, 26 et 15 % des cas observés), avec celle du Cobe defassa (17 % des observations). La prédation sur les

Prédation 2003-2006

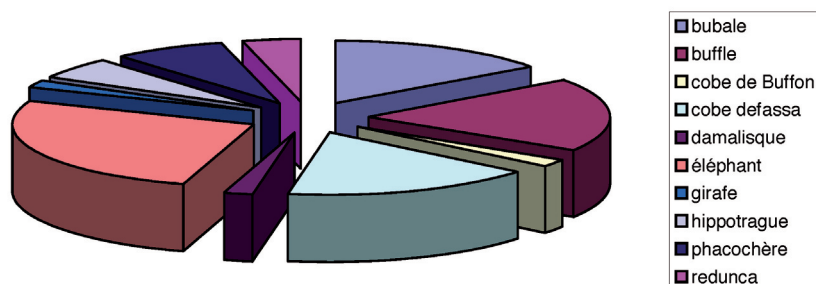


Figure 32. — Proportion des différentes espèces-proies dans le régime alimentaire des lions du PNZ, tel qu'il a été observé dans le cadre de l'« Étude Lion Zakouma » entre 2003 et 2006.

éléphants vise essentiellement les éléphanteaux et est le fait presque exclusif de lions mâles adultes regroupés en coalition. Les attaques sur le Cobe defassa, espèce dépendante de l'eau, ont principalement été observées à la fin de la saison sèche (mai – juin) quand les points d'eau se raréfient.

Hippotrague, Redunca, Phacochère (*Phacochoerus africanus*), Cobe de Buffon et Damalisque font également partie du régime alimentaire des lions du PNZ, correspondant respectivement à 7, 7, 4, 2 et 2 % des observations de prédation. Enfin deux cas de prédation sur la Girafe ont aussi été observés dans notre zone d'étude : l'un concernait un girafon, l'autre un individu adulte malade. Seules les entrailles de ce dernier ont été consommées par les lions.

ÉVALUATION DU STATUT SANITAIRE DES LIONS DU PNZ

Les analyses sérologiques réalisées sur les échantillons de sang, appartenant aux cinq lions capturés pour la pose d'un collier émetteur, n'ont pas révélé de titres d'anticorps significatifs, susceptibles d'être corrélés avec une affection, à l'exception d'un résultat positif pour la coronavirus (impliquée dans la péritonite infectieuse féline ou PIF). Ce résultat est cependant insuffisant pour poser le diagnostic de PIF car des réactions croisées avec d'autres coronavirus digestives sont possibles. Pour être validé, ce diagnostic devrait être étayé par un examen clinique, et par l'analyse d'autres paramètres sanguins.

ÉTUDE DES CONFLITS HOMME-PRÉDATEURS EN PÉRIPHÉRIE DU PARC

Informations collectées par le projet IEFSE

Dans le cadre du projet IEFSE⁸ Tchad, une étude de la perception et de l'utilisation des ressources naturelles a été menée, dans la zone périphérique est du PNZ, auprès des populations sédentaires du village de Kach-Kacha et d'éleveurs transhumants séjournant dans la plaine de Gara (Fig. 33) pendant la saison sèche (Ouadougou, M.C. & Bemadjim Ngakoutou, E., 2003). Les populations interrogées au cours de ces enquêtes ont affirmé avoir perçu une diminution significative du nombre de lions présents dans les zones précitées. Les populations sédentaires expliquent cette diminution par une arrivée massive d'éleveurs transhumants et la création de nouveaux villages dans la zone. De leur côté, les populations nomades ne voient aucune raison rationnelle à cette diminution (« Le lion n'est même pas chassé ! ») et invoquent plutôt une raison divine.

⁸ Interaction Élevage – Faune Sauvage – Environnement : projet de recherche-développement piloté par la Banque Mondiale et la FAO.

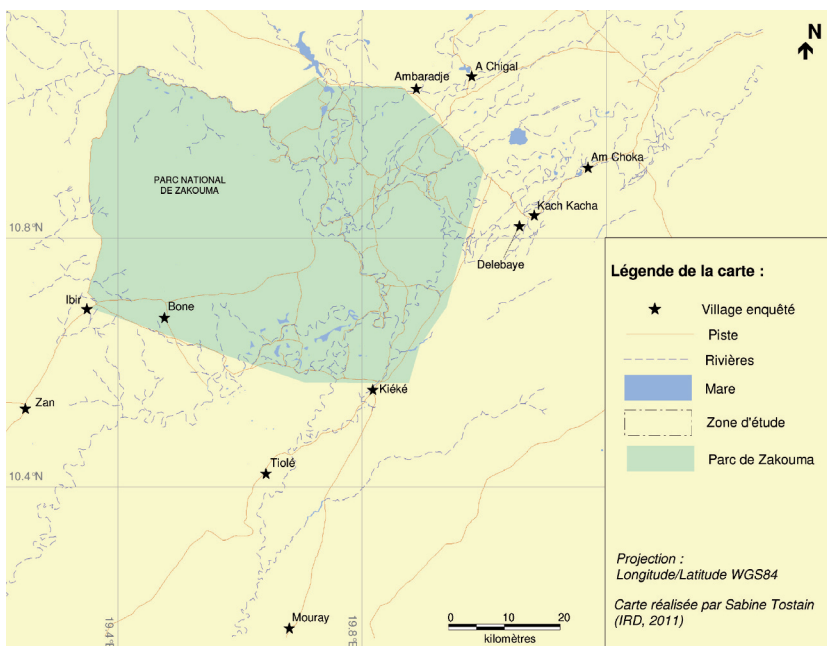


Figure 33. — Étude des conflits homme-prédateurs en périphérie du PNZ : localisations des zones cibles du projet IEFSE et distribution des différents villages consultés lors de l'enquête menée dans le cadre de l'« Étude Lion Zakouma ».

Cette étude met par ailleurs en évidence la persistance d'une chasse « circonstancielle » visant les prédateurs (principalement hyènes et lions) lorsque ceux-ci s'attaquent au bétail. Le cœur et les vibrisses des lions seraient par ailleurs utilisés dans la pharmacopée traditionnelle locale en tant que poison utilisé en mélange à la nourriture.

Informations collectées dans le cadre de l'« Étude Lion Zakouma »

Recensements nocturnes 2005

Parmi les 43 stations d'appels couvertes pendant les recensements nocturnes organisés dans la moitié est du PNZ, neuf étaient situées sur la piste périmétrale du parc, dont deux sur la piste périmétrale nord, six sur la piste périmétrale est et une sur la piste périmétrale sud (voir Fig. 11). Aucun lion ne s'est présenté à ces stations d'appel tandis que sept stations sur neuf (78 %) se sont révélées positives pour les hyènes.

Suivi télémétrique des lions équipés de colliers émetteurs VHF

Au cours du suivi télémétrique aérien et terrestre 2004-2006 des cinq lions équipés de collier émetteur VHF, seul le mâle M04-03 a été localisé à une occasion en bordure nord du parc (voir Fig. 17).

Enquêtes menées dans les villages et campements de la zone périphérique du PNZ

(a) Intensité de la prédation sur le bétail

La prédation par les hyènes est un problème régulier dans dix des onze villages consultés pendant l'enquête, mais seuls trois connaissent des problèmes réguliers de prédation par les lions (au moins une fois par an). Le village d'Ambaradje, haut lieu de concentration du bétail

sédentaire et transhumant, est le plus touché. Les éleveurs locaux affirment que les lions qui attaquent le bétail viennent directement du parc et y retournent sitôt leur repas terminé. Parmi les huit autres villages interrogés, deux subissent de temps en temps (moins d'une fois par an) des attaques de lions tandis que, dans les six autres, le bétail n'est jamais attaqué par les lions (Tab. X).

TABLEAU X

Étude des conflits homme-prédateurs en périphérie du PNZ – enquête du projet « Étude Lion Zakouma » : informations collectées dans les villages concernant l'intensité de prédation sur le bétail des éleveurs sédentaires

Villages	Prédation par les lions		Prédation par les hyènes		Prédateur principal
	Intensité	Période	Intensité	Période	
A Chigaf	2	saison des pluies	2	saison des pluies	Hyène
Ambaradje	2 à 3	toute l'année	2	saison des pluies	Lion
Am Choka	1	saison des pluies	2 à 3	toute l'année	Hyène
Déléba 1 et 2	0	/	2 à 3	toute l'année	Hyène
Déléba 3	2	toute l'année	3	toute l'année	Hyène
Kach Kacha	0	/	3	toute l'année	Hyène
Kièké	1	saison des pluies	2	saison des pluies	Hyène
Tiolé	0	/	2	saison des pluies	Hyène
Bone	0	/	2	saison des pluies	Babouin
Mouray	0	/	1 à 3	surtout saison des pluies	Hyène
Ibir	0	/	1	toute l'année	Hyène
Zan	0	/	1 à 2	surtout saison des pluies	Hyène

Intensité : 0 = pas d'attaque ; 1 = moins d'une attaque par an ; 2 = au moins une attaque par an ; 3 = très fréquent

La prédation est considérée dans la majorité des villages consultés comme un risque mineur de perte de bétail en comparaison avec les maladies.

La prédation des lions sur le bétail transhumant est un problème régulier dans cinq des six campements (ou groupes de campements) consultés dans le cadre de notre enquête. Les zones d'Ambaradje et de Zan, où les éleveurs nomades se rassemblent en grand nombre pendant la saison sèche, sont les plus affectées. Tous les campements, à l'exception d'un seul situé dans la zone de Zan, déplorent des attaques d'hyènes (Tab. XI).

Bien que les prédateurs causent de nombreuses pertes dans les campements, les éleveurs nomades interrogés lors de notre enquête semblent jusqu'à maintenant craindre davantage les maladies et le vol de bétail que la prédation.

(b) Moyens de défense

Dans les villages, le bétail pâture sans gardien la journée durant la saison sèche. Les bovins sont généralement rentrés au village dans la soirée. Les habitations des villageois sont typiquement disposées en cercle et les bovins sont rassemblés au centre pour la nuit. Moutons et chèvres ne sont pas systématiquement rentrés au village dans la soirée. Dans le village d'Ibir par exemple, les chèvres grimpent en haut des collines en fin d'après-midi et y demeurent jusqu'au petit matin. À Am Choka, moutons et chèvres sont souvent laissés dehors jour et nuit.

TABLEAU XI

Étude des conflits homme-prédateurs en périphérie du PNZ – enquête du projet « Étude Lion Zakouma » : informations collectées dans les campements nomades concernant l'intensité de prédation sur le bétail des éleveurs transhumants

Lieu du campement	Intensité de prédation		Principal prédateur
	Lion	Hyène	
Ambaradje	3	3	Lion / Hyène
Tiolé 1	1	2	Hyène
Tiolé 2	2	3	Hyène
Mouray	2	3	Hyène
Ibir	2	3	Hyène
Zan	3	0	Lion

Intensité : 0 = pas d'attaque ; 1 = moins d'une attaque par an ; 2 = au moins une attaque par an ; 3 = très fréquent

Les chiens de garde sont largement utilisés dans les villages consultés, excepté à Bone où les éleveurs affirment qu'ils sont inefficaces car ils se feraient généralement tuer par les hyènes.

Dans certains villages, comme à Ambaradje, le bétail est confié aux éleveurs nomades pour la saison des pluies. Les quelques têtes qui restent – gardées pour la production laitière – pâturent pendant la journée sous la surveillance de jeunes gardiens (généralement des enfants ou des adolescents). Pendant la nuit, le bétail résident est enfermé dans des huttes construites à son intention. Dans la zone périphérique est, la plupart des huttes sont construites en paille. Un feu est allumé en leur centre pendant la nuit afin d'éloigner les moustiques très présents dans la zone. Ailleurs, les huttes sont généralement construites en briques de terre mais les portes sont de qualité variable (tôle, bois, rondins empilés ou paille). Certains abris sont particulièrement sommaires, comme dans le village d'Am Choka où le petit bétail est fréquemment parqué pendant la nuit sous une simple bâche plastique. Les chiens de garde sont aussi utilisés pendant la saison des pluies mais se révéleraient peu efficaces quand il pleut.

Le bétail des éleveurs nomades est quant à lui surveillé de manière continue par des gardiens adultes aidés de chiens de garde, le jour au pâturage et la nuit au campement. Dans le campement, les tentes sont disposées en cercle. Le bétail est rassemblé en son centre pendant la nuit. Chèvres, moutons et veaux sont généralement rassemblés dans des enclos d'épineux pour la nuit tandis que les très jeunes animaux sont attachés à des piquets à l'aide de cordes ou aux tentes elles-mêmes.

(c) Circonstances de prédation

Les lions attaquent habituellement le bétail des éleveurs sédentaires au pâturage pendant la journée et plus rarement pendant la nuit lorsque le bétail n'est pas rentré. La plupart des gardiens sont des enfants dont le rôle consiste essentiellement à empêcher le bétail de pâturer les champs. Ils ne sont généralement pas en mesure de chasser un grand prédateur venu roder autour du bétail.

Les cas de prédation par les hyènes surviennent le plus souvent au cours de la nuit pendant la saison des pluies lorsque le bétail est enfermé dans des huttes ou des enclos d'épineux. De l'avis des villageois, paille et épineux ne constituent pas une barrière efficace contre les hyènes. Elles parviennent souvent à se faufiler à travers les portes en paille, et si la porte résiste, creusent parfois le sol sous celle-ci pour pénétrer à l'intérieur de la hutte.

Les attaques de lions sur le bétail transhumant surviennent soit le jour au pâturage, soit la nuit au campement. Les attaques d'hyènes ont surtout lieu la nuit, au campement ou au pâturage lorsque les animaux n'ont pas été rentrés.

FORMATION D'AGENTS LOCAUX AUX TECHNIQUES DE RECENSEMENT ET DE SUIVI DES LIONS

Les écogardes du volet « Suivi Écologique » du Projet CURESS ont été associés de 2003 à 2006 aux différentes activités de l'« Étude Lion Zakouma » et ont été formés aux techniques de reconnaissance individuelle des lions, de radio-tracking et de recensement nocturne des grands carnivores à travers une instruction théorique et pratique.

Par ailleurs, fin 2004, un jeune pisteur, Ramadan Ali n'Goté, a été recruté dans le village de Zakouma pour être formé aux techniques de recensement et de suivi des grands carnivores. Il a participé à l'ensemble des activités de terrain de l'« Étude Lion Zakouma » jusqu'à la fin du projet en juin 2006.

DISCUSSION

DÉNOMBREMENT DE LA POPULATION DE LIONS DU PARC NATIONAL DE ZAKOUMA

Comptant environ 140 individus, la population de lions du PNZ peut être considérée comme une petite population. En comparaison, les populations des écosystèmes de la Pendjari (Bénin), du Niokolo Koba (Sénégal), du Krüger (Afrique du Sud) et du Serengeti (Tanzanie) sont estimées respectivement à environ 45 ; 60 ; 2200 et 2500 lions (Bauer & Vander Merwe, 2004).

Estimée à environ 4,5 individus / 100 km², la densité moyenne des lions dans le PNZ est supérieure à celle mesurée dans la plupart des autres réserves d'Afrique centrale et occidentale, telles que les parcs nationaux du Niokolo Koba au Sénégal, de la Pendjari au Bénin, de Waza au Cameroun, ou encore du W au Niger (0,3 à 3,7 lions / 100 km²) mais demeure dans la catégorie des densités dites « faibles » (Tab. XII, adapté d'après Chardonnet, 2002 et Bauer *et al*, 2008). La densité mesurée dans notre zone d'étude (8,2 ind./100 km²) se rapproche de l'estimation faite dans la plaine de Gounda en République centrafricaine (9,1 ind. / 100 km²) et entre dans la catégorie des densités dites « moyennes ».

TABLEAU XII

Estimations de densité des populations de lions dans différentes aires protégées africaines (adapté d'après Chardonnet, 2002 et Bauer et al., 2008)

Catégorie de densité de lions	Nom de la zone	Pays	Densité de lions / 100 km ²	Sources
Très haute densité	PN de Manyara	Tanzanie	40	Makacha & Schaller, 1969
	PN du Masaï-Mara	Tanzanie	30	Schaller, 1972
	Lupande GMA	Zambie	24,7	Jachmann, 2001
	Cratère du Ngorongoro	Tanzanie	20	Elliot & Mc Taggart Cowan, 1978
Haute densité	Delta de l'Okavango	Botswana	18	Sechele & Winterbach, 2001
	PN du Queen Elyabeth	Ouganda	12	Dricuru, 1999
	PN de Kafue	Zambie	12	Mitchell, Shenton & Uys, 1965
Densité moyenne	PN de Krüger	Afrique du Sud	9,3	Funston & Mills, 2001
	Plaine de Gounda	Centrafrique	9,1	Ruggiero, 1991
	PN de Serengeti	Tanzanie	8,63	Schaller, 1972
Densité faible	PN du W	Niger	3,7	Di Silvestre, 2005 (non pub.)
	PN de Waza	Cameroun	3,5	Scholte, 2005
	Z. de ch. de l'Aouk	Tchad	1,6	Chardonnet, 2002
Densité très faible	PN de la Pendjari	Bénin	0,7	Di Silvestre, 2004 (non pub.)
	PN du Niokolo Koba	Sénégal	0,3	Di Silvestre, 2000

PN = parc national ; GMA = game management area ; Z. de ch. = zone de chasse.

SUIVI TÉLÉMÉTRIQUE DES CINQ LIONS ÉQUIPÉS DE COLLIERS ÉMETTEURS VHF

Afin de calculer avec précision l'aire de distribution (« home range ») d'un animal, il est convenu qu'un minimum de 60 localisations est nécessaire. Ce nombre n'a pas pu être atteint dans le cadre de notre étude, le lion le plus régulièrement suivi (F16-04) n'a ainsi été localisé que 39 fois pendant les six mois qu'a comptés son suivi au total. Ce nombre de localisations relativement faible – qui correspond à un effort maximal en rapport avec les moyens disponibles (temps, télémétrie VHF, performance des colliers, accessibilité des animaux) et avec les circonstances (décès de deux lions en cours d'étude) – nous a néanmoins permis de déterminer avec précision la zone de prédilection de chaque individu pendant la saison sèche et de tracer dans les grandes lignes l'évolution de celle-ci au fil des campagnes.

Le réseau de pistes de la zone d'étude – bien que relativement développé – ne permet par ailleurs pas de couvrir par la télémétrie VHF terrestre l'entièreté de la surface de l'aire d'étude. On estime en effet à cinq kilomètres la portée maximale du signal VHF au niveau du sol. Et le coût élevé du radio-tracking aérien en a malheureusement limité l'usage.

On se rappellera aussi que notre suivi télémétrique ne couvre que la saison sèche et que la zone d'étude est partiellement inondée pendant la saison des pluies, poussant une partie de la faune résidente à migrer vers des zones moins humides, telle que la moitié ouest du PNZ. Ces migrations saisonnières touchent probablement certains, voire tous les lions qui ont été suivis par télémétrie dans le cadre de notre étude.

Pour ces différentes raisons, nous parlerons donc ici d'« aire de présence » (sous-entendant « aire de présence observée », c'est-à-dire la surface équivalant au polygone convexe minimum englobant tous les points d'observation pendant la saison sèche) et non d'aire de distribution.

On a constaté que l'aire de présence des cinq lions équipés de colliers émetteurs varie notablement dans le temps, ceci est particulièrement marqué dans le cas du mâle M16-04. Des artefacts – tels que des variations dans la durée des différentes campagnes de télémétrie et dans la qualité du signal émis par les colliers VHF – expliquent sans doute en partie ce phénomène, principalement dans le cas de F05-03 (collier défectueux). Nous estimons cependant que cette variabilité observée exprime également des variations temporaires dans l'utilisation du territoire chez les individus des deux sexes, et dans certains cas – chez les mâles – des modifications concrètes de la localisation et de l'étendue du territoire (abandon ou annexion de certaines zones).

On a remarqué par ailleurs que les aires de présence des individus de même sexe ne se chevauchent jamais à une période donnée. Ceci nous conforte dans l'idée que les deux mâles M04-03 et M16-04, tous deux « résidents », n'appartiennent pas à la même coalition, et que les trois femelles (F02-03, F05-03 et F16-04) font partie de trois groupes familiaux différents.

Pendant la campagne de terrain qui a permis le suivi télémétrique le plus complet de chacun des lions (saison 2004-2005), on a noté également que l'aire de présence des mâles (100 km² environ) était considérablement plus grande que celle des femelles (inférieure à 40 km²). Cette même constatation a été faite – à propos des aires de distribution – sur la plupart des autres sites d'étude du Lion.

F02-03

L'aire de présence de la femelle, située typiquement dans la zone du « Bahr Rossé », observe un glissement progressif vers le sud au fil des campagnes de terrain. Une variation dans la distribution des espèces-proies peut être à l'origine de ce phénomène. On note néanmoins, en parallèle, des modifications significatives dans l'aire de présence des deux mâles équipés de colliers émetteurs (M04-03 et M16-04) qui gravitent dans la zone. Ce dernier point nous pousse à émettre l'hypothèse que des changements dans l'organisation sociale de plusieurs groupes familiaux – impliquant les mâles résidents – peuvent aussi avoir influencé le mouvement de la lionne depuis la moitié septentrionale du bahr Rossé vers sa moitié méridionale.

La surface couverte par F02-03, constante pendant les saisons II et III, se resserre également pendant la saison IV, sans que ceci puisse s'expliquer par des différences dans le nombre

de localisations ou dans la durée des campagnes. La femelle est alors accompagnée par un grand lionceau et deux juvéniles mais la présence de ces petits ne peut pas non plus – à elle seule – expliquer cette restriction de mouvements (la saison III aurait subi le même rétrécissement dans ce cas), à moins que les deux juvéniles n'aient pour mère une autre femelle qui les a pris en charge lors de la saison sèche précédente.

À son apogée en 2004-2005, l'aire de présence de F02-03 atteint 25 km². Elle avoisine les 75 km² lorsque l'ensemble des saisons de terrain sont combinées. En comparaison, Hemson (2003) – compilant les données bibliographiques disponibles à ce sujet – rapporte des aires de distribution de 22 à 226 km² pour le Lion en Afrique de l'Est (avec des densités de population de 10 à 40 lions par 100 km²) et de 69 à 2823 km² en Afrique australe (avec des densités de 0,74 à 18,8 ind. / 100 km²).

F05-03

L'aire de présence globale de la femelle, proche de 40 km², correspond en grande partie à la zone que nous avons appelée « Bordure Est ». Le mauvais fonctionnement de son collier, et le très faible nombre de ses localisations, ne nous permettent pas d'analyser sereinement les variations observées dans son aire de présence entre les différentes campagnes de terrain. Cependant, comme dans le cas de F02-03, un glissement de la zone utilisée au sein du territoire, qui pourrait être lié à des facteurs écologiques, n'est pas à exclure. Ainsi lorsque la femelle est identifiée pour la première fois près du village de Zakouma en 2003, le PNZ connaît une saison sèche plus rude que les autres années et nombre d'animaux se regroupent autour du campement où l'eau est encore disponible du fait de la présence de plusieurs forages.

F16-04

La femelle, résidente de la zone « Nord Salamat », nous a permis le suivi le plus régulier des cinq lions équipés de colliers émetteurs. Son aire de présence, mise en évidence lors de la première saison de suivi télémétrique (mai 2004), diffère de par sa taille mais non de par sa localisation avec celle constatée lors de la campagne suivante, laissant entrevoir une utilisation très homogène et régulière de son territoire. On remarque de plus que l'aire de présence globale de la femelle est environ deux fois moins grande que celle de F02-03 alors que le nombre total de localisations des deux lionnes est proche. Packer (1986) a mis en évidence la corrélation négative existant entre la taille de l'aire de distribution d'un lion et l'abondance de proies. Hemson (2003) suggère de son côté que la taille de l'aire de distribution est inversement et exponentiellement corrélée avec la densité des proies pendant la saison « mineure » (la plus rude). Or bien que s'asséchant progressivement par endroits, le bahr Salamat reste plus abondamment en eau au cours de la saison sèche que le bahr Rossé. Au point d'origine du bahr Salamat, le lieu dit « Tim Mallam » (littéralement « là où les deux [eaux] se rejoignent ») constitue ainsi une mare profonde qui ne s'assèche que lors de graves sécheresses. Ceci pourrait expliquer simplement la moindre taille de l'aire de présence de F16-04, les espèces-proies demeurant présentes en grand nombre tout au long de la saison sèche sur le « Nord Salamat », alors qu'elles ont tendance à quitter les rives du bahr Rossé et à rejoindre les grandes plaines marécageuses de cette zone (Adeleye et Tororo principalement) lorsque la saison sèche avance.

M04-03

L'aire de présence de ce lion, bien qu'affichant une grande variation de surface au fil des campagnes de terrain, semble relativement constante dans sa localisation. On observe cependant un abandon apparent de la portion sud-ouest de son territoire (partie médiane du « Bahr Rossé ») où il a été aperçu avec F02-03 dès la mi-2005. Nous lions cette observation avec l'arrivée de deux nouveaux mâles résidents (M14-04 et M16-04) dans la portion méridionale du « Bahr Rossé ». Cette hypothèse sera décrite plus en détail ci-dessous.

M16-04

L'aire de présence de ce lion, très régulièrement suivi au cours de notre étude, subit des variations particulièrement marquées au fil des campagnes de terrain. A nouveau, des artefacts – tels que la durée variable des campagnes de télémétrie et la perte de puissance du collier émetteur de M16-04 en 2006 – peuvent être à l'origine en tout ou en partie des changements observés. Nous émettons cependant ici l'hypothèse que le mâle, associé à M14-04, annexe au début de la saison sèche 2004-2005 une nouvelle portion de territoire (partie méridionale du « Bahr Rossé ») et qu'il abandonne la partie la plus ancienne de son territoire au début de la saison sèche 2005-2006 (« Nord Salamat »).

En 2004-2005, on observe ainsi que l'aire de présence de M16-04 – qui est alors à son apogée – couvre en partie l'aire de présence des deux femelles F02-03 (vue en 2003 avec M04-03) et F16-04, équipées de colliers émetteurs et appartenant très vraisemblablement à deux groupes familiaux distincts. Ceci nous conforte dans l'idée que les variations de l'aire de présence de ce mâle se sont accompagnées de changements concrets dans l'organisation sociale des groupes familiaux des zones concernés. Nous détaillerons ceux-ci plus précisément dans le chapitre qui suit.

ÉTUDE DE LA STRUCTURE SOCIALE DE LA POPULATION DE LIONS DU PNZ

Identification de mâles résidents et de groupes familiaux dans la zone d'étude

Mâles résidents

Nous avons identifié des coalitions de deux à trois mâles résidents, ainsi qu'un mâle résident apparemment solitaire dans notre zone d'étude. En comparaison, on observe ailleurs des coalitions comptant en moyenne deux à trois mâles, et s'échelonnant généralement de un à sept (Bygott *et al.*, 1979).

(a) M04-03 et M05-03

Plusieurs scénarios hypothétiques pourraient expliquer l'évolution observée de la distribution des deux mâles entre 2003 et 2005. Première hypothèse : le territoire de saison sèche du duo est en réalité resté identique au fil des campagnes de terrain et correspondrait à peu près à l'aire de présence observée en 2005. L'association des deux lions avec F02-03 en 2003 a été opportuniste et temporaire et serait le résultat d'une incursion en territoire étranger, les deux lions profitant d'une vacance de mâles résidents sur la zone. Deuxième hypothèse : le territoire du duo s'est déplacé au cours du temps. Les deux lions dominaient l'entièreté du « Bahr Rossé » jusqu'à ce que les jeunes mâles M14-04 et M16-04 ne les chassent de sa portion sud. M04-03 et M05-03 abandonnent alors le groupe familial de F02-03, se replient sur le tiers nord du « Bahr Rossé » et s'emparent d'un nouveau territoire : la zone du « Bahr Djourf ». Troisième hypothèse : le territoire du duo s'est réduit au cours du temps. Les deux lions dominaient les zones du « Bahr Djourf » et du « Bahr Rossé » jusqu'à ce que les jeunes mâles M14-04 et M16-04 ne les chassent d'une partie de leur territoire (sud du « Bahr Rossé »), s'emparant en même temps du groupe familial de F02-03.

Les deux lions étant d'âge conséquent, une extension de leur territoire est peu envisageable. Par ailleurs aucun autre mâle adulte n'ayant été observé de façon régulière sur la zone du « Bahr Rossé » en 2003 et 2004, et une vacance de mâles résidents aussi longue étant peu probable, la dernière hypothèse nous paraît la plus vraisemblable.

(b) M14-04 et M16-04

Les différents éléments réunis au cours de notre étude nous amènent à penser que les deux lions deviennent les mâles résidents de la zone « Nord Salamat » au plus tard dans le courant de la saison sèche 2003-2004. Au début de la saison sèche 2004-2005, ils étendent leur territoire à la zone sud du « Bahr Rossé ». Chassés du « Nord Salamat » au début de la saison sèche 2005-2006, ils se replient alors sur le « Bahr Rossé ». Plusieurs nouveaux mâles adultes sont vus sur le « Nord Salamat » à partir de cette période.

(c) M01-03, M02-03 et M03-03

Les trois mâles s'emparent vraisemblablement de la zone « Bordure Est » au courant de la saison sèche 2003-2004 et y demeurent les mâles résidents jusqu'à la fin de notre étude en juin 2006.

Groupes familiaux

(a) Nord Salamat

D'après nos observations, F07-03, F09-04, F13-04 et F16-04 appartiennent à un même groupe familial – tel qu'il a été défini par Schaller (1972) – accompagné jusqu'à la saison des pluies 2005 par le duo M14-04 et M16-04.

F28-05, rencontrée avec M16-04 en 2005, n'a été observée qu'à cette seule occasion et pourrait être nomade.

Nous émettons l'hypothèse que les six autres femelles (trois adultes et trois sub-adultes), vues à plusieurs reprises dans la même zone, sont apparentées plus ou moins directement aux quatre premières lionnes. Cependant aucun contact direct n'ayant été observé entre elles, le doute demeure sur leur appartenance à un même groupe familial, tel que décrit classiquement. Le cas échéant, elles pourraient appartenir à des « sous-groupes familiaux » différents et le groupe familial compterait sept femelles adultes. En comparaison, la taille moyenne des groupes familiaux en Afrique orientale et australe varie selon les sites d'étude de quatre (Parc national de Krüger, Smuts, 1976 ; Parc national du Kalahari Gemsbok, Mills *et al.*, 1978 ; et Parc national d'Etosha, Stander, 1990) à neuf lionnes adultes (Masai Mara, Ogutu & Dublin, 2002). Dans le Serengeti, Schaller (1972) évoque des groupes familiaux comptant deux à onze femelles adultes tandis que Packer *et al.* (2005) – trente ans plus tard – notent des groupes familiaux comprenant jusqu'à 18 femelles adultes mais comptant en parallèle jusqu'à neuf mâles résidents.

(b) « Bordure Est »

Les informations collectées au cours de notre étude nous permettent d'affirmer que les trois femelles F04-03, F05-03 et F06-03 appartiennent à un même groupe familial, accompagné à partir de la saison sèche 2003-2004 par les mâles résidents M01-03, M02-03 et M03-03.

La lionne F01-03 et le duo de femelles F30-05 et F31-05, ayant chacune mis bas au moins une fois, résident également dans la zone mais aucun contact n'est observé entre ces trois groupes d'individus et leur lien de parenté n'est pas certain. S'il était avéré, le groupe familial compterait ainsi six femelles adultes.

M06-04, F08-04, F17-04 et F20-04, tous probablement issus de la même portée, correspondent à l'image du « sous-groupe familial » classique. M06-04 n'est plus remarqué après 2005. Âgé alors de plus de trois ans, il a sans doute quitté définitivement le territoire de son groupe familial d'origine comme tous les mâles de cet âge.

(c) « Bahr Rossé »

D'après nos observations, F02-03, F11-04 et F21-04 appartiennent à un même groupe familial. Les femelles F18-04 et F19-04 naviguant entre les zones du « Bahr Djourf » et du « Bahr Rossé » sont probablement nomades.

(d) « Bahr Djourf »

Les données récoltées dans la zone sont trop parcellaires pour permettre une analyse de l'organisation sociale des lions y demeurant.

(e) « Maniam »

F23-05 et F24-05, observées en compagnie de six lionceaux lors des recensements nocturnes de 2005, sont certainement apparentées. L'existence d'un groupe familial, tel que décrit

par Schaller, regroupant ces deux femelles ainsi que les deux autres femelles identifiées lors des recensements nocturnes n'est pas prouvé. Le lien de parenté avec F29-05 ne peut pas non plus être affirmé.

En conclusion, l'organisation sociale des lions du Parc national de Zakouma semble globalement correspondre au schéma classique décrit ailleurs en Afrique, avec quelques particularités cependant. Comme ailleurs les mâles du PNZ se regroupent en coalitions pour défendre un territoire et garder la mainmise sur la reproduction des femelles qui y résident. Les femelles adultes de leur côté vaquent généralement à leurs activités quotidiennes en solitaire ou accompagnées par leur progéniture et se rassemblent parfois – à l'occasion d'un repas par exemple – avec d'autres femelles résidentes de la zone. Le partage d'une carcasse est aussi souvent l'occasion pour les mâles et les femelles de se rencontrer en dehors des périodes de reproduction. Les individus issus d'une même portée, une fois arrivés à l'âge sub-adulte, tendent à former des sous-groupes familiaux indépendants et à la composition stable.

Cependant si plusieurs sous-groupes familiaux semblent partager de manière pacifique un même territoire, parfois particulièrement restreint comme c'est le cas sur les rives du bahr Salamat, les interactions entre sous-groupes semblent exceptionnellement rares dans notre zone d'étude, nous poussant à émettre deux hypothèses : (1) la notion de « groupe familial » (« pride ») s'applique également à la population de lions du PNZ mais les liens entre « sous-groupes familiaux » (« sub-prides ») y sont significativement plus lâches que ce qui a été observé sur d'autres sites d'étude ou (2) la notion de « groupe familial » n'est pas réellement appropriée à la structure sociale des lions de Zakouma, dont l'unité de base serait le « sous-groupe familial », plusieurs sous-groupes étant susceptibles de partager pacifiquement un même territoire. Une hypothèse similaire a été émise par Bauer (2003) dans le cas de la population de lions du Parc national de Waza au Cameroun.

Caractéristiques démographiques

La proportion d'adultes et de jeunes de moins de deux ans dans la population de lions du PNZ correspond à ce qui est observé ailleurs en Afrique. Schaller (1972) note ainsi 40 à 57 % d'adultes et 17 à 31 % de jeunes dans la population de lions du Parc national du Serengeti en Tanzanie, quand de son côté Dricuru (1999) décrit une population de lions composée à 41,4 % d'adultes et à 38,8 % de jeunes dans le Parc national Queen Elysaabeth en Ouganda.

Dans notre étude, on observe une chute importante du nombre de lionceaux répertoriés entre la campagne 2004-2005 et celle de 2005-2006. Comme le rappellent Kissui & Packer (2004), une telle diminution peut être observée suite à une baisse de la fertilité des lionnes (maladie infectieuse, manque de nourriture) ou suite à une mortalité accrue des lionceaux (prédation, infanticide). Le manque de nourriture ou la présence dans la population d'une maladie infectieuse ayant un effet (direct ou indirect) sur la reproduction peuvent être très probablement écartés dans le cas du Parc national de Zakouma, au vu du résultat des recensements des espèces-proies présentes dans le parc ainsi que du résultat des analyses sanguines effectuées sur plusieurs lions lors de la mise en place de colliers émetteurs. Une « surprédation » d'autres espèces de grands carnivores sur les jeunes lions n'apparaît pas non plus comme une explication satisfaisante sur notre site d'étude. Explication plus probable du phénomène, le nombre peu élevé de lionceaux observés en 2006 serait en grande partie lié au remplacement de mâles « résidents » dans deux zones de l'aire d'étude (disparition de M14-04 et M16-04 sur le « Nord Salamat » et décès de M04-03 sur le « Bahr Djourf »), parmi lesquelles une des deux zones les plus régulièrement parcourues – pour des raisons d'accessibilité – au cours de cette étude (« Nord-Salamat »). Les changements de mâles résidents s'accompagnent très souvent d'infanticides, les nouveaux mâles s'assurant ainsi du retour en chaleur des femelles ainsi que de la paternité des lionceaux élevés dans le groupe familial. La fertilité des femelles chute alors dans les premiers mois suivant l'arrivée de nouveaux mâles résidents, pour reprendre plus intensément ensuite. Les variations observées entre deux années successives peuvent aussi s'expliquer en partie par le fait que les lionnes mettent bas en moyenne tous les deux à trois ans et par l'existence d'un phénomène de synchronisation du cycle sexuel chez les femelles adultes appartenant à un même groupe familial (Schaller, 1972).

On observe également une diminution significative du pourcentage des sub-adultes par rapport à la population totale répertoriée entre 2003 et 2006. En comparaison, Schaller (1972) et Dricuru (1999) observent respectivement 21 à 29 % et 19 % de sub-adultes sur leur site d'étude. Dans notre cas, la baisse du pourcentage des sub-adultes dans la population totale répertoriée est liée au passage à l'âge adulte de nombreux individus de cette classe d'âge (13 sur 14 de juin 2005 à juin 2006), tandis que seuls quatre lions – juvéniles en 2004-2005 – ont atteint l'âge sub-adulte en 2005-2006, et que le nombre de nouveaux sub-adultes identifiés en 2005-2006 s'est limité à trois. On peut donc à nouveau émettre l'hypothèse que la diminution du pourcentage de sub-adultes observés dans la zone d'étude entre 2003 et 2006 est liée aux changements sociaux survenus dans les groupes familiaux deux ou trois années plus tôt (infanticides et chute des naissances liée au remplacement des mâles résidents), au phénomène de synchronisation des naissances et au biais créé par la différence d'intensité de suivi entre les différents groupes familiaux.

Dans notre étude, le sex-ratio penche globalement en faveur des femelles à l'exception de la campagne de terrain 2005-2006 où il bascule en faveur des mâles. Neuf jeunes lions de sexe inconnu ont cependant été comptabilisés à cette période et l'absence d'information concernant leur genre rend difficile toute conclusion définitive concernant le basculement apparent du sex-ratio. Dans le cas où une majorité des jeunes lions de sexe indéterminé appartiendrait également au genre masculin, on peut imaginer que la naissance massive de mâles en 2004-2005 et 2005-2006 tendrait à compenser le sex-ratio en faveur des femelles dans la population totale pour le rapprocher de 1 : 1.

En comparaison, Schaller (1972) observe dans le Parc national du Serengeti un sex-ratio de 1,2 à 1,5 femelles par mâle pour l'ensemble adultes et sub-adultes. Quelques années plus tard, Packer & Pusey (1987) enregistrent par contre un sex-ratio en faveur des mâles (toutes classes d'âge confondues) dans les populations de lions du Serengeti et du Ngorongoro. Les auteurs établissent un lien entre cette particularité et la stabilité des groupes familiaux dans leur zone d'étude. La naissance d'un plus grand nombre de mâles permettrait à ceux-ci de s'associer en plus grand nombre, pour former des coalitions de mâles susceptibles de prendre plus facilement la main sur un groupe familial et se tenir plus longtemps à la tête de celui-ci.

Pendant la saison sèche 2004-2005, le rapport entre le nombre de jeunes de moins de deux ans répertoriés dans notre zone d'étude et le nombre de femelles adultes identifiées est équivalent à ce qu'observe Schaller (1972) dans le Parc national du Serengeti (1,2 jeunes / femelle adulte / an). Ce rapport chute l'année suivante, parallèlement au remplacement des mâles résidents dans deux zones de l'aire d'étude, phénomène qui s'est probablement accompagné d'infanticides.

Le suivi individuel de cinq portées entre 2004-2005 et 2005-2006 laisse par ailleurs envisager un très bon taux de survie des lionceaux du PNZ.

Enfin, le cas de F07-03, observée avec un lionceau en 2004-2005 puis avec deux juvéniles l'année suivante, indique que certains lionceaux ne sont pas repérés – probablement du fait de l'importance du couvert végétal – et que la taille des portées de lionceaux est parfois sous-estimée.

ANALYSE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DES LIONS DANS LE PNZ

Analyse de la prédation des lions du PNZ

Buffle, Éléphant et Bubale sont les trois espèces de grands mammifères les plus présentes dans le PNZ, elles font aussi partie des quatre espèces dont la prédation a été la plus observée sur notre site d'étude. Schaller (1972) remarque que le taux de prédation des lions sur une espèce-proie dépend de son abondance et de sa vulnérabilité. Hayward & Kerley (2005) estiment cependant que les lions préfèrent les proies comprises entre 190 et 550 kg bien que leur comportement alimentaire soit aussi très opportuniste. Sunquist & Sunquist (1997) observent quant à eux que les grands prédateurs tendent à attaquer des proies plus grandes qu'eux et qui peuvent être tuées sans risque de manière à optimiser le rapport énergie ingérée (consommation de la carcasse) et énergie dépensée (chasse).

Éléphant

La prédation sur les éléphanteaux est celle qui a été la plus observée sur notre site d'étude. La méthode de suivi aléatoire de la prédation tend cependant à surestimer l'importance des espèces de grande taille dans le régime alimentaire des prédateurs et ces observations sont à prendre avec réserve. Néanmoins, bien que rarement mentionné dans la littérature, l'éléphanteau constitue également une proie régulière dans d'autres parcs nationaux comme à Chobe au Botswana (Joubert, 2006), à Hwange au Zimbabwe (Loveridge *et al.*, 2006) et à Manovo-Gounda-Saint-Floris en République Centrafricaine (Ruggiero, 1991).

Ruggiero de son côté attribue l'existence de ce comportement inhabituel de prédation à l'importance du braconnage sur les éléphants dans sa zone d'étude, considérant la majorité des éléphanteaux touchés par la prédation comme orphelins de mère. Joubert (2006) quant à lui lie ce phénomène à la diminution du nombre d'ongulés qui sont les proies conventionnelles des lions dans la réserve de Savuti (Parc national de Chobe). Enfin, Loveridge (2006) établit un lien entre prédation sur les éléphanteaux et sécheresse.

Comme dans le cas de Manovo-Gounda-Saint-Floris, le braconnage des éléphants est fréquent dans le Parc national de Zakouma et plus ou moins intense selon les périodes et le degré de stabilité du pays. Pendant la période couverte par cette étude (2003-2006), la politique volontaire du projet CURESS a permis de limiter les actes de braconnage dans le parc. On peut cependant supposer que les lions du PNZ ont pris l'habitude de chasser les éléphanteaux à une période où le braconnage a engendré de nombreux orphelins, et que cette habitude s'est perpétuée ensuite.

Buffle

Selon nos observations, le Buffle constitue une des proies de prédilection des lions dans le PNZ. Mitchell *et al.* (1965) remarquent cependant que le Lion prend de grands risques à chasser cette espèce. Makacha & Schaller (1969) notent par contre que si la chasse aboutit, l'énergie investie est largement compensée, de telle manière que certains lions se sont spécialisés dans la chasse au Buffle. L'animal fait ainsi partie des espèces les plus consommées par les lions dans de nombreux autres parcs nationaux, comme à Manyara et dans le Serengeti en Tanzanie (Makacha & Schaller, 1969 ; Schaller, 1972), à Kafue en Zambie (Mitchell *et al.*, 1965), à Hwange au Zimbabwe (Loveridge *et al.*, 2006) et à Manovo-Gounda-Saint-Floris en République Centrafricaine (Ruggiero, 1991).

Cobe defassa

Hayward & Kerley (2005) estiment que le Cobe defassa est une espèce peu attractive pour le Lion, sans doute en lien avec la mauvaise odeur de sa fourrure, et il serait consommé essentiellement de façon opportuniste bien que les deux espèces partagent les mêmes habitats.

Bubale

Quatrième espèce en termes de cas de prédation observés dans le cadre de notre étude, le Bubale fait également partie des proies apparemment les plus chassées à Manovo-Gounda-Saint-Floris (Ruggiero, 1991) et à Kafue (Mitchell *et al.*, 1965).

Hippotrague

Apparemment peu consommé par les lions du PNZ, l'Hippotrague est aussi classé par Hayward & Kerley (2005) parmi les espèces les moins recherchées par les lions car présentant des caractéristiques qui limitent la prédation, comme par exemple une faible densité.

Redunca, Phacochère et Cobe de Buffon

La méthode de suivi aléatoire de la prédation tendant à sous-estimer l'importance des espèces de petite taille dans le régime alimentaire des carnivores, il est fort probable que le

Redunca, le Phacochère et le Cobe de Buffon représentent en réalité une plus grande part de l'alimentation des lions du PNZ que ce qui a été observé dans notre étude.

Schaller (1972), Packer *et al.* (1990) et Scheel & Packer (1995) considèrent cependant que les proies de petite taille ne constituent qu'une partie mineure du régime alimentaire des lions sur leur sites d'étude (Tanzanie), mais Mills (1992) évalue à 80 % leur proportion dans le régime alimentaire des lions du Parc national de Krüger en Afrique du Sud.

Hayward & Kerley (2005) classent de leur côté le Phacochère parmi les proies préférées du Lion : bien qu'il ait un poids inférieur à ce que le Lion semble rechercher, il est abondant, vit dans les mêmes écosystèmes que le prédateur, a une vigilance moindre que la plupart des autres ongulés, est aussi plus lent et moins endurant.

ÉVALUATION DU STATUT SANITAIRE DES LIONS DU PNZ

Contexte général

Une maladie entraîne rarement la disparition d'une population animale dans sa totalité mais peut entraîner de pertes telles que l'effectif résiduel passe sous un seuil critique à la survie de la population à long terme. Face à un pathogène, le risque encouru par une population est inversement proportionnel à la taille de celle-ci. D'un autre côté, plusieurs petites populations reliées entre elles sont susceptibles de mieux surmonter une épizootie qu'une population plus grande mais isolée car les mouvements migratoires peuvent compenser une partie des pertes subies (Philippe Rey-Hermé, 2004).

En 1994 une épizootie de *maladie du carré* a décimé un tiers de la population de lions du Parc national du Serengeti (Tanzanie) qui en comptait alors environ 3000 (Roelke-Parker *et al.*, 1996). Cette maladie bien connue chez le Chien domestique s'est propagée dans la population de chiens de la périphérie du parc et a ensuite été transmise aux lions du Serengeti par l'intermédiaire des Hyènes tachetées très présentes autour des villages et qui parcourent de grandes distances dans le parc. Jusqu'alors la maladie n'avait jamais été diagnostiquée chez le Lion ou l'Hyène, mais des analyses virologiques réalisées *a posteriori* sur des prélèvements de sang de lions et de tigres – décédés dans divers parcs zoologiques avant 1994 – se sont révélées positives (Myers *et al.*, 1997). Depuis la fin de l'épizootie, la population de lions du Parc national de Serengeti a repris son développement et compte à nouveau environ 2500 individus.

Dans le Parc national de Krüger en Afrique du Sud, la population de lions est aujourd'hui largement contaminée par la *tuberculose bovine*. La maladie conduit sur le long terme à un affaiblissement général qui ne permet plus à l'individu de se nourrir ni de se défendre et mène généralement à la mort. Très présente dans les troupeaux de bétail domestique qui pâturent en périphérie du parc, la tuberculose bovine a été diagnostiquée pour la première fois chez un buffle en 1990. Atteinte dans sa grande majorité, la population de buffles du parc constitue aujourd'hui un réservoir pour la maladie qui affecte désormais d'autres espèces, comme le Lion pour qui cet herbivore constitue une proie de choix (Philippe Rey-Hermé, 2004).

Plusieurs études mettent aussi en évidence la présence du *syndrome d'immunodéficience féline* (FIV, appelé communément « sida du chat ») chez plusieurs populations de lions africains (Dricuru, 1999 ; Packer *et al.*, 1999 ; Spencer *et al.*, 1992). Spencer rapporte par exemple un taux de prévalence de 83 % parmi les lions du Parc national de Krüger. Cette maladie immunosuppressive rendrait les lions du parc plus sensibles à la tuberculose (Dricuru, 1999). Packer estime de son côté que si le virus est bien présent dans la population de lions du Parc national du Serengeti (Tanzanie), il n'aurait pas de conséquence majeure pour la santé des individus concernés.

Des cas mortels de *calicivirose* et de *panleucopénie féline* (typhus du chat) ont également été rapportés chez le Lion en captivité (Duarte *et al.*, 2009 ; Harrison *et al.*, 2007). Le virus de la *péritonite infectieuse féline* (PIF) est de son côté régulièrement mis en évidence chez le Lion mais la plupart des infections seraient sub-cliniques (Dricuru, 1999). Enfin, il a été démontré que la *leucose féline* (FeLV) avait un impact non négligeable chez les populations de chats sauvages européens (Fromont *et al.*, 2000) mais la présence de cette maladie chez les félinés africains n'a pas encore été mise en évidence.

Cas du Parc national de Zakouma

La population de lions du PNZ semble aujourd'hui préservée des principales pathologies virales susceptibles d'affecter cette espèce. Il eut été nécessaire de réaliser des tests de tuberculisation (nécessitant deux captures, l'une pour l'injection intradermique l'autre pour la « lecture » des résultats) pour écarter la possibilité de tuberculose dans cette population. La maladie n'étant cependant pas présente chez le bétail domestique de cette région du Tchad, sa présence au sein de la population de lions du PNZ est très peu probable.

Avec un effectif estimé à environ 140 individus, la population de lions du PNZ est une population de petite taille, ce qui la rend vulnérable aux maladies mais elle demeure relativement préservée (protection active des écosystèmes) et fait très probablement partie d'une métapopulation⁹ qui se répartit dans un réseau d'aires protégées et de domaines de chasse entre le Tchad, la République centrafricaine¹⁰, probablement le Nord de la République démocratique du Congo et possiblement le Soudan¹¹.

ÉTUDE DES CONFLITS HOMME-PRÉDATEURS EN PÉRIPHÉRIE DU PARC

Recensements nocturnes

Les résultats des recensements nocturnes sur la piste périmétrale du PNZ diffèrent significativement de ceux obtenus à l'intérieur du parc où le taux de succès des stations d'appel avoisine 38 % pour les lions et 62 % pour les hyènes.

La différence observée dans le cas des lions (aucune réponse positive sur la piste périmétrale) est particulièrement frappante et nous permet d'émettre deux hypothèses : (1) le nombre de lions présents (de façon continue ou temporaire) dans la zone périphérique est très faible et/ou (2) les lions présents dans la zone périphérique sont plus méfiants à l'égard de tout événement inhabituel (comme une « calling station ») que ceux présents dans le PNZ.

Dans le cas des hyènes, le taux de succès des stations d'appel situées en bordure du PNZ est supérieur de 16 % à celui enregistré à l'intérieur du parc. On peut en conclure que les limites du PNZ ne constituent pas une barrière à la distribution de cette espèce qui semble aussi voire plus abondante dans la proche périphérie du PNZ que dans le parc lui-même.

Enquêtes menées dans les villages et campements de la zone périphérique du PNZ

Les résultats de nos enquêtes indiquent que les moyens de défense mis en place dans les villages afin de protéger le bétail contre les attaques de prédateurs sont souvent inappropriés (peu ou pas de gardiennage, abris fragiles) alors que des moyens de lutte efficaces sont utilisés contre les moustiques (vecteurs de maladies mortelles) dans les zones infestées par l'insecte (zone périphérique est du PNZ). La plupart des éleveurs consultés reconnaissent que leurs moyens de défense contre les prédateurs pourraient être améliorés mais affirment qu'ils n'en feront rien à moins qu'ils ne soient rémunérés pour cela. Pour cette raison, et du fait du nombre apparemment peu important de pertes liées aux attaques de prédateurs, en comparaison avec celles occasionnées par la maladie, la prédation ne paraît pas à l'heure actuelle un problème majeur dans les villages de la zone périphérique du PNZ.

Beaucoup plus vulnérables de par leur mode de vie, les éleveurs nomades mettent en place des moyens de défense élaborés pour protéger le bétail contre l'attaque des prédateurs. Malgré cela la prédation reste un problème important dans au moins deux des six campements (ou groupes de campements) nomades consultés et le Lion est le principal prédateur incriminé

⁹ Réseau de populations locales interconnectées entre elles.

¹⁰ Le Parc national de Zakouma, la Réserve de Faune de Siniaka Mina, les zones de chasse de l'Aouk et de Melfi au Tchad, et le Complexe de Manovo – Gounda Saint Floris en République centrafricaine constituent une unité géographique.

¹¹ Aucune donnée scientifique n'est actuellement disponible concernant la présence et la répartition du Lion dans ce pays.

dans l'un d'entre eux. La maladie et le vol demeurent cependant la principale cause de perte de bétail pointée du doigt par les éleveurs transhumants jusqu'à aujourd'hui.

CONCLUSION

La population de lions du Parc national de Zakouma, estimée à environ 140 individus, est une petite population mais fait fort vraisemblablement partie d'une métapopulation au sein de laquelle des échanges génétiques sont possibles. La densité moyenne de lions dans l'ensemble du PNZ est supérieure à celle estimée dans la plupart des autres réserves d'Afrique centrale et occidentale. Celle mesurée dans la zone d'étude se rapproche de la densité enregistrée à Manovo-Gounda-Saint-Floris en République Centrafricaine.

La composition de la population de lions correspond à ce qui a pu être observé ailleurs. Le taux de reproduction des femelles paraît correct et le taux de mortalité des lionceaux relativement faible. L'organisation sociale des lions dans la zone d'étude semble globalement correspondre au schéma classique décrit en Afrique orientale et australe mais les liens entre les sous-groupes partageant un même territoire paraissent significativement plus lâches que ceux observés sur nombre d'autres sites d'étude.

La population de lions du PNZ présente une activité de prédation et un statut sanitaire tout à fait satisfaisants. Le Buffle, l'Éléphant, le Bubale et le Cobe defassa sont les quatre espèces dont la prédation a été la plus observée dans la zone d'étude. Aucune pathologie virale n'a été détectée chez les cinq lions capturés pour la pose d'un collier émetteur.

Les conflits qui opposent le prédateur aux éleveurs de la périphérie du parc demeurent relativement réduits à l'heure actuelle. Lors des recensements nocturnes menés dans la zone d'étude en 2005, aucun lion ne s'est présenté aux stations d'appel situées sur la piste périmétrale du PNZ. Une enquête menée auprès des éleveurs de plusieurs villages et campements nomades de la zone périphérique indique que les pertes de bétail liées à la prédation demeurent – jusqu'à présent – inférieures à celles occasionnées par les maladies ou celles liées au vol.

Ainsi, dans la mesure où l'intégrité des écosystèmes du PNZ demeure assurée (par le biais d'une protection anti-braconnage volontaire mais aussi par l'association étroite des communautés locales à la gestion durable des ressources naturelles du PNZ et de sa périphérie) et à la condition que perdure la possibilité d'échanges avec d'autres populations de lions, aucun obstacle majeur ne paraît s'opposer – à l'issue de notre étude – à la survie à long terme de la population de lions du Parc national de Zakouma.

La croissance démographique dans la zone périphérique (création de nouveaux villages et installation saisonnière d'un plus grand nombre d'éleveurs nomades) constitue néanmoins un facteur susceptible d'entraîner l'isolement progressif de cette population. Dans la zone périphérique est, les habitants parlent déjà d'une baisse du nombre de lions aperçus sur leur terroir ces dernières années.

L'instabilité politique de la République tchadienne représente également une menace sérieuse pour la faune du PNZ dans son ensemble, la population d'éléphants du parc – principalement visée par le braconnage – a déjà payé un lourd tribut lors des différentes tentatives de coup d'état perpétrées dans le pays.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée avec le soutien financier et technique de la Wildlife Conservation Society (USA), de la National Geographic Society (USA), de la Rufford Small Grant for Nature Conservation en association avec la Whitley Laing Foundation (GB), du Comité néerlandais de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (NL), de l'IGF – Fondation internationale pour la gestion de la faune (France) et du projet Conservation et Utilisation Rationnelle des Écosystèmes Soudano-Sahéliens (UE). Elle a bénéficié du concours de la Direction de la Conservation de la Faune et des Aires Protégées de la République du Tchad, du Cat Specialist Group, de l'African Lion Working Group et du Réseau Ouest et Centre-Africain pour la conservation du Lion. Mes chaleureux remerciements vont également à Sabine Tostain (IRD) pour la réalisation des cartes, au Dr Bertrand Chardonnet pour les opérations de capture, à Pierre Poilecot (CIRAD) et au Dr Pierre Pfeffer pour leurs suggestions et conseils, et enfin à Janice Heath pour la traduction anglaise.

RÉFÉRENCES

- BAUER, H., DE IONGH, H.H. & DI SILVESTRE, I. (2003). — Lion (*Panthera leo*) social behaviour in the West and Central African savannah belt. *Mammal. Biol.*, 68 : 239-243.
- BAUER, H. & VAN DER MERWE, S. (2004). — Inventory of free ranging lions (*Panthera leo*) in Africa. *Oryx*, 38 : 26-31.
- BAUER, H., VANHERLE, N., DI SILVESTRE, I. & DE IONGH, H.H. (2008). — Lion-prey relations in West and Central Africa. *Mammal. Biol.*, 73 : 70-73.
- BERTRAM, B.C.R. (1979). — Serengeti predators and their social systems. Pp 221-248 in : A.R.E. Sinclair & M. Norton-Griffiths (eds), *Serengeti I : dynamics of an ecosystem*. University of Chicago Press, Chicago.
- BYGOTT, J.D., BERTRAM, B.C.R. & HANBY, J.P. (1979). — Male coalition gain reproductive advantages. *Nature*, 282 : 839-841.
- CHARDONNET, P. (2002). — *Conservation of the African Lion : Contribution to a status survey*. International Foundation for the Conservation of Wildlife, France & Conservation Forces, USA.
- DEJACE, P. (2002). — *Zakouma*. Direction de la Protection de la Faune et des Parcs Nationaux, Ministère de l'Environnement et de l'Eau, République du Tchad.
- DELPECH, R., DUMÉ, G. & GALMICHE, P. (1985). — *Typologie des stations forestières : vocabulaire*. Ministère de l'Agriculture, IDF, Paris.
- DI-SILVESTRE, I., NOVELLI, O. & BOGLIANI, G. (2000). — Feeding habits of the spotted hyena in the Niokolo Koba National Park, Senegal. *Afr. J. Ecol.*, 38 : 102-107.
- DRICURU, M. (1999). — *The lions of Queen Elizabeth National Park, Uganda*. Institute of Natural Resources at Makerere University, Makerere.
- DUARTE, M.D., BARROS, S.C., HENRIQUES, M., FERNANDES, T.L., BERNARDINO, R., MONTEIRO, M. & FEVEIREIRO, M. (2009). — Fatal infection with Feline Panleukopenia Virus in two captive wild Carnivores (*Panthera tigris* and *Panthera leo*). *J. Zoo Wildl. Medic.*, 40 : 354-359.
- ELLIOT, J.P. & MC TAGGART COWAN, I. (1978). — Territoriality, density and prey of the lion in Ngorongoro Crater, Tanzania. *Canad. J. Zool.*, 56 : 1726-1734.
- ESTES, R.D. (1999). — *The safari companion : a guide to watching African mammals*. Halfway House, Russel Friedman Books.
- FROMONT, E., SAGER, A., LÉGER, F., BOURGUÉMESTRE, F., JOUQUELET, E., STAHL, P., PONTIER, D. & ARTOIS, M. (2000). — Prevalence and pathogenicity of retroviruses in wildcats in France. *Veter. Records* (11), 146 : 317-319.
- FUNSTON, P.J., MILLS, M.G.L. & BIGGS, H.C. (2001). — Factors affecting the hunting success of male and female lions in the Krüger National Park. *J. Zool.*, 253 : 419-431.
- HARRISON, T.M., SIKARSKIE, J., KRUGER, J., WISE, A., MULLANEY, KIUPEL, M. & MAES, R.K. (2007). — Systemic calicivirus epidemic in captive exotic felids. *J. Zoo Wildl. Medic.*, 38 : 292-299.
- HAYDON, D.T., LAURENSEN, K. & SILLERO-ZUBIRI, C. (2002). — Integrating epidemiology into population viability analysis : managing the risk posed by rabies and canine distemper to the Ethiopian wolf. *Cons. Biol.*, 16 : 1372-1385.
- HAYWARD, M.W. & KERLEY, G.I.H. (2005). — Prey preferences of the lion (*Panthera leo*). *J. Zool.*, 267 : 309-322.
- HEMSON, G. (2003). — *The ecology and conservation of lions: Human-Wildlife conflict in semi-arid Botswana*. Thèse de Doctorat, Université d'Oxford.
- JACHMANN, H. (2001). — *Estimating abundance of African Wildlife: an aid to adaptive management*. Kluwer Academic Publishers Group, The Netherlands.
- JOUBERT, D. (2006). — Hunting behaviour of lions (*Panthera leo*) on elephants (*Loxodonta africana*) in the Chobe National Park, Botswana. *Afr. J. Ecol.*, 44 : 279-281.
- KISSUI, B.M. & PACKER, C. (2004). — *Top-down regulation of a top predator: lions in the Ngorongoro Crater*. The Royal Society, published on line.
- LOVERIDGE, A.J., HUNT, J.E., MURINDAGOMO, F. & MACDONALD, D.W. (2006). — Influence of drought on predation of elephant (*Loxodonta africana*) calves by lions (*Panthera leo*) in an African wooded savannah. *J. Zool.*, 270 : 523-530.
- MAKACHA, S. & SCHALLER, G.B. (1969). — Observations on lions in the Lake Manyara National Park, Tanzania. *E. Afr. Wildl. J.*, 7 : 99-103.
- MILLS, M.G.L. (1984). — Prey selection and feeding habits of the large carnivores in the southern Kalahari. *Koedoe*, 27 (suppl.) : 281-294.
- MILLS, M.G.L. (1992). — A comparison of methods used to study food habits of large carnivores. Pp 1112-1124 in : D. Mc Culloch, & R.H. Barrett (eds). *Wildlife 2001: populations*. Elsevier Applied Sciences, London.
- MILLS, M.G.L., JURITZ, J.M. & ZUCCINI, W. (2001). — Estimating the size of spotted hyena (*Crocuta crocuta*) populations through playback recordings allowing for non-response. *Anim. Cons.*, 4 : 435-443.
- MILLS, M.G.L., WOLFF, P., RICHE, E.A.N.L & MEYER, I.J. (1978). — Some population characteristics of the lion *Panthera leo* in the Kalahari Gemsbok National Park. *Koedoe*, 21 : 163-171.

- MITCHELL, B.L., SHENTON, J.B. & UYS, J.C.M. (1965). — Predation on large mammals in the Kafue National Park, Zambia. *Zool. Africana*, 1 : 297-318.
- MYERS, D.L., ZURBRIGGEN, A., LUTZ, H. & POSPISCHIL, A. (1997). — Distemper: not a new disease in lions and tigers. *Clinical and Diagnostic Laboratory Immunology*, 4 : 180-184.
- OGUTU, J.O. & DUBLIN, H.T. (1998). — The response of lions and spotted hyaenas to sound playbacks as a technique for estimating population size. *Afr. J. Ecol.*, 36 : 83-95.
- OGUTU, J.O. & DUBLIN, H.T. (2002). — Demography of lions in relation to prey and habitat in the Masai Mara National Reserve, Kenya. *Afr. J. Ecol.*, 40 : 120-129.
- OUARDOUGOU, M.C. & BEMADJIM N'GAKOUTOU, E. (2003). — *Étude de la perception et de l'utilisation des ressources naturelles dans le territoire test 1*. Projet « Interactions Elevage – Faune Sauvage -Environnement » autour des aires protégées. Laboratoire de Recherche Vétérinaire et Zootechnique de Farcha, N'Djaména.
- PACKER, C. (1986). — The ecology of sociability in felids. Pp 429-451 in : D.I. Rubenstein & R.W. Wrangham (eds). *Ecological aspects in social evolution*. Princeton University, Princeton.
- PACKER, C., ALTIZER, S., APPEL, M., BROWN, E., MARTENSON, J., SJO, B., ROELKE-PARKER, M., HOFMANN LEHMANN, R. & LUTZ, H. (1999). — Viruses of the Serengeti: pattern of infection and mortality in African lions. *J. Anim. Ecol.*, 68 : 1161-1178.
- PACKER, C., HILBORN, R., MOSSER, A., KISSUI, B., BORNER, M., HOPCRAFT, G., WILMSHURST, J., MDUMA, S. & SINCLAIR, A.R.E. (2005). — Ecological change, group territoriality and population dynamics in Serengeti lions. *Science*, 307, 21 janvier 2005 (on line).
- PACKER, C. & PUSEY, A.E. (1987). — Intrasexual cooperation and the sex ratio in African lions. *Am. Nat.*, 130 : 636-642.
- PACKER, C. & PUSEY, A.E. (1997). — Divided we fall: cooperation among lions. *Scient. Amer.*, 276 : 52-59.
- PACKER, C., SCHEEL, D. & PUSEY, A.E. (1990). — Why lions form groups : food is not enough. *Am. Nat.*, 136 : 1-19.
- PATTERSON, B. D., KAYS, R. W., KASIKI, S. M. & SEBESTYEN, V. M. (2006). — Developmental effects of climate on the lion's mane (*Panthera leo*). *J. Mammal.*, 87 : 193-200.
- PENNYCUICK C.J. & RUDNAI J. (1970). — A method of identifying lions (*Panthera leo*) with an analysis of the reliability of identification. *J. Zool. (London)*, 160 : 497-50.
- PFEFFER, P. (1995). — *Évaluation à mi-parcours du programme de conservation de l'environnement dans le sud-est du Tchad*. Délégation de l'Union Européenne du Tchad.
- PFEFFER, P. & THOMASSEY, J.P. (1986). — *Mission d'expertise faunique et d'évaluation potentielle du Parc National de Zakouma (Tchad)*. Ministère des Relations Extérieures et de la Coopération.
- POILECOT, P., SAIDI, S. & BEMADJIM N'GAKOUTOU, E. (2009). — Phytogéographie du Parc national de Zakouma (Sud-Est d Tchad). *Sécheresse*, 20 : 286-295.
- REY-HERMÉ, P. (2004). — *Maladies infectieuses des mammifères domestiques : menace pour les petites populations de carnivores*. Thèse de doctorat, Université Claude-Bernard-Lyon 1, Lyon.
- ROELKE-PARKER, M.E., MUNSON, L., PACKER, C., KOCK, R., CLEVELAND, S., CARPENTER, M., O'BRIEN, S.J., POSPISCHIL, A., HOFFMANN-LEHMANN, R. & LUTZ, H. (1996). — A canine distemper virus epidemic in Serengeti lions (*Panthera leo*). *Nature*, 379 (6564) : 441-445
- RUGGIERO, R.G. (1991). — Prey selection of the lion (*Panthera leo* L.) in the Manovo-Gounda-St. Floris National Park, Central African Republic. *Mammalia*, 55 : 23-33.
- SCHALLER, G.B. (1972). — *The Serengeti lion*. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHEEL, D. (1993). — Profitability, encounter rates, and prey choice of African lions. *Behav. Ecol.*, 4 : 90-97.
- SCHEEL, D. & PACKER, C. (1995). — Variations in predation by lions : tracking a movable feast. Pp. 229-314 in : A.R.E Sinclair & P. Arcese (eds). *Serengeti II: dynamics, management and conservation of an ecosystem*. University of Chicago Press. Chicago.
- SCHOLTE, P. (2005). — *Floodplain rehabilitation and the future of conservation and development*. Thèse de Doctorat, Leiden University, Leiden.
- SECHELE, M.L. & WINTERBACH, C.W. (2001). — *Lion surveys in Northern Botswana 1998-2000*. National Technical Predator Management and Conservation Workshop Proceedings, Oct. 9-12, Maun, Botswana.
- SMUTS, G.L. (1978a). — Population characteristics and recent history of lions in two parts of the Kruger National Park. *Koedoe*, 19 : 153-164.
- SMUTS, G.L. (1978b). — Interrelations between predators, prey and their environment. *Bioscience*, 28 : 316-320.
- SMUTS, G.L., ANDERSON, J.L. & AUSTIN, J.C. (1970). — Age determination of *Panthera leo*. *J. Ecol.*, 185 : 115-146.
- SMUTS, G.L., WHYTE, I.J. & DEARLOVE, T.W. (1977). — A mass capture technique for lions. *E. Afr. Wildl. J.*, 15 : 81-87.
- STANDER, P.E. (1990). — A suggested management strategy for stock-raiding lions in Namibia. *S. Afr. J. Wildl. Res.*, 20 (2) : 37-43.
- STANDER, P.E. (1991). — Demography of lions in the Etosha National Park. *Madoqua*, 18 : 1-9.
- STANDER, P.E. (1998). — Spoor counts as indices of large carnivore populations: the relationship between spoor frequency, sampling effort and true density. *J. Appl. Ecol.*, 35 : 378-385.
- STANDER, P.E. & ALBON, S.D. (1993). — Hunting success of lions in a semi-arid environment. *Symp. Zool. Soc. London*, 65 : 127-143.

- SPENCER, J.A., VAN DIJK, A.A., HORZINEK, M.C., EGBERINK, H.F., BENGIS, R.G., KEET, D.F., MORIKAWA, S. & BISHOP, D.H.L. (1992). — Incidence of feline immunodeficiency virus reactive antibodies in free-ranging lions of the Kruger National Park and the Etosha National Park in Southern Africa detected by recombinant FIV p24 antigen. *Ondestepoort Journal of Veterinary Research*, 59 : 315-322.
- SUNQUIST, M.E. & SUNQUIST, F.C. (1997). — Ecological constraints on predation by large felids. In : J. Seidensticker, S. Christie & P.Jackson (eds). *Riding the tiger: tiger conservation in human-dominated landscapes*. Zoological Society of London and Cambridge University Press, London.
- VAN ORSDOL, K.G. (1984). — Foraging behaviour and hunting success of lions in Queen Elisabeth National Park, Uganda. *Afr. J. Zool.*, 22 : 79-99.
- WHITMAN, K., STARFIELD, A.M, QUADLING, H.S. & PACKER, C. (2004). — Sustainable trophy hunting of African lions. *Nature*, 428 : 175-178.