

CONFERENCE

Problèmes d'intégration de l'Ecologie et de l'Ethologie dans la formation des gestionnaires des parcs nationaux, réserves naturelles et autres aires protégées⁽¹⁾

par

Jean-Claude Ruwet⁽²⁾

L'étude des animaux sauvages peut porter son effort à différents niveaux : l'individu, le groupe social, la population, l'espèce. Lors des premières explorations des parcs nationaux et aires protégées, on s'est d'abord inquiété de réaliser des inventaires et d'identifier les espèces : les deux disciplines scientifiques à la base de ces approches sont la géographie et la systématique animales. On s'est ensuite inquiété d'évaluer les effectifs des différentes espèces, de réaliser des inventaires quantitatifs, de déterminer les nombres, les densités, les biomasses. On a dès lors fait appel aux méthodes et concepts de l'écologie, en particulier de la *démécologie* qui étudie les conditions de développement, de renouvellement, de fluctuation des populations (biologie des populations, dynamique des populations); la *synécologie* quant à elle étudie les relations (compétition, mutualisme, coévolution) entre des partenaires ou des ensembles : communautés et biocénoses; l'*autécologie*, idéalement centrée sur le laboratoire, a pour objet de déterminer, en les faisant varier systématiquement, les caractéristiques du milieu permettant le meilleur épanouissement d'une espèce, et donc, de définir ses préférences écologiques, aux différents stades de son développement; l'*écosystémologie* enfin, discipline dérivée de la systémologie et née de l'irruption de l'écologie dans les préoccupations humaines, s'efforce d'établir des prévisions et de définir des principes de gestion de l'environnement.

Tout gestionnaire de la faune est parfaitement conscient que l'écologie est la discipline scientifique dans laquelle il doit chercher les principes de base guidant son action. Si cela est clair pour tous, cela est moins évident en ce qui concerne l'éthologie, branche plus jeune encore de la biologie; il arrive que l'on éprouve des difficultés à circonscrire la spécificité et l'objet propre de l'écologie et de l'éthologie, d'autant plus qu'elles portent leur attention sur des domaines de recouvrement, dont on dit alors qu'ils relèvent de l'éco-éthologie. Il paraît donc judicieux de définir les deux disciplines l'une par rapport à l'autre, de préciser leur objet et leurs méthodes propres et de mettre l'accent non seulement sur leur spécificité, mais surtout sur leur complémentarité.

(1) Le texte de cette conférence, prononcée le 7 août 1989 à la Rwindi, Parc National des Virunga, République du Zaïre, a été publié en priorité par l'Institut Zaïrois de la Conservation de la Nature IZCN et l'UNESCO, coorganisateur, dans les Actes du Séminaire-atelier sous régional — Burundi, Congo, Rwanda, Zaïre — de formation et de recyclage des conservateurs des parcs nationaux et aires protégées. IZCN, UNESCO, MAB, 274 pages, Paris, 1990.

(2) Chaire d'Ethologie et de Psychologie animale. Institut de Zoologie de l'Université, 22 quai Van Beneden, B-4020 LIEGE, Belgique [Tél. 32-(0)41/43 49 18; Fax : 32-(0)41/41 52 90].

L'*écologie*, science des relations entre les organismes et leur environnement, situe son enquête au niveau des populations, des communautés et des biocénoses; elle se préoccupe de flux d'énergie, d'échanges de matière, de productivité des écosystèmes; elle s'apparente à l'économie et à la démographie. L'*éthologie*, science du comportement, étudie les moyens par lesquels l'animal résout les problèmes que lui pose son environnement vivant ou inanimé; elle situe son enquête au niveau de l'individu, de l'unité familiale, du groupe social; elle se préoccupe de comportement alimentaire, de rapprochement des partenaires sexuels, de soins parentaux, d'échanges d'informations, d'évitement des prédateurs; elle s'apparente à la psychologie et à la sociologie. Ecologie et éthologie se sont développées indépendamment l'une de l'autre, parfois en s'ignorant ostensiblement, souvent même en rivales. Pourtant, elles ne se conçoivent pas l'une sans l'autre. Et l'éco-éthologie (Gautier *et al.*, 1978) est leur domaine commun.

Les premiers éthologistes objectivistes (Heinroth, Lorenz) étudiaient le comportement pour lui-même, chez des animaux captifs ou acclimatés; cela les a conduits parfois à qualifier d'aberrants ou de gratuits des comportements dont la signification ne pouvait apparaître qu'à la condition de s'exprimer dans le milieu naturel de l'animal. Car le comportement, objet de l'éthologie, qu'il soit inné ou acquis, c'est-à-dire qu'il soit le fruit d'un processus phylogénétique (histoire de l'espèce) ou d'un processus ontogénétique (histoire de l'individu) d'adaptation, est le résultat d'une interaction ancienne et actuelle entre l'animal et son milieu; il a été et est façonné par le milieu; il s'exprime le mieux dans un milieu donné; on ne peut l'étudier et le comprendre sans faire référence au milieu !

Les écologistes des populations considèrent celles-ci comme des sommes de consommateurs ou de reproducteurs anonymes; ils ne s'intéressent qu'aux masses et aux données accumulées pouvant être traitées statistiquement; ils négligent les études de cas observés cliniquement. Pourtant, les individus ne sont pas interchangeable; ils ont chacun leur histoire personnelle, leurs aptitudes, leur personnalité; ce sont les individus qui sont porteurs d'inventivité, de créativité, d'innovation, qui sont capables d'imitation et sont susceptibles d'infléchir le succès d'une communauté, l'économie d'un écosystème. Et c'est la coopération plus que la compétition qui détermine le succès d'un groupement social. Le fonctionnement d'un écosystème ne peut se comprendre sans savoir qui fait quoi et comment il le fait !

Plusieurs disciplines rendent compte de ce besoin nouveau d'explorer les frontières entre l'écologie et l'éthologie et d'intégrer davantage les deux disciplines. L'*écologie comportementale* (Klopfer, 1970; Krebs et Davis, 1991) se concentre très précisément sur le rôle et l'influence du comportement dans l'économie et le succès des groupes et populations. La sociobiologie (Wilson, 1975) et la socioécologie (Gautier, 1982) se préoccupent du niveau d'intégration intermédiaire entre l'individu et la population : le groupe social. La première privilégie les déterminants génétiques et l'adaptation phylogénétique des structures sociales; la seconde insiste sur la dimension ontogénétique d'une structuration des sociétés en interaction avec le milieu.

Ces problèmes de définition étant posés (voir à ce sujet Ruwet, 1988), il convient de les illustrer par des cas concrets, propres à convaincre de la complémentarité entre écologie et éthologie.

Le premier cas évoqué permettra à chaque participant à ce séminaire-atelier de vérifier mes dires par une observation personnelle, en étant attentif lors du petit déjeuner au comportement des tisserins qui ont installé leur colonie de nidification dans l'arbre surplombant les tables du patio. L'ensemble de ces tisserins forme une société populeuse. L'écologiste y verra une masse de reproducteurs anonymes, de consommateurs voraces; les questions qu'il se posera portent sur la consommation globale de ces oiseaux en insectes et en graines, sur la vitesse de leur multiplication, sur l'importance

de leurs prélèvements sur le milieu, sur la quantité de déchets rejetés ou de dégâts causés. L'éthologiste y voit des individus en interaction. Chaque mâle se réserve sur les branches un territoire exclusif dont il chasse les rivaux; il ne possède en propre que quelques dm^2 , qu'il doit défendre constamment contre de nouveaux postulants. Pour avoir une chance de se reproduire, il doit attirer une femelle, mais pour séduire celle-ci, il doit ébaucher sur sa branche un nid que l'élue achèvera (fig. 1). Pour construire ce nid, chaque mâle doit quitter son petit territoire pour recueillir des herbes, matériaux de construction indispensables; pendant qu'il récolte ceux-ci, des rivaux tentent de s'approprier son territoire momentanément abandonné, ou de lui voler les herbes déjà tissées. Chaque mâle est ainsi soumis à une compétition d'autant plus vive que la densité de population est plus forte, car les candidats sont plus nombreux que les places disponibles. Soumis à un stress élevé, négligeant de se nourrir, les compétiteurs les plus actifs s'épuisent progressivement, voire dépérissent. C'est par leurs qualités personnelles, leur résistance, leur acharnement que certains parviennent à se maintenir et à se reproduire; l'opération n'est pas sans risque personnel, on vient de le signaler. C'est par leur comportement que les individus parviennent à se tailler une place au soleil, et s'attribuent une chance de participer à la constitution de la génération suivante; mais c'est la société, plus ou moins peuplée, qui fixe le cadre, plus ou moins contraignant, où il va devoir s'exprimer, et qui, en fonction de la compétition, va déterminer ses chances de succès. L'individu pourra ainsi participer ou non au développement de la population; à l'inverse, c'est le niveau de la population qui fixe les contraintes pesant sur chaque individu pour l'expression de son comportement.



Fig. 1. Un tisserin construit son nid et parade, tant pour repousser ses rivaux que pour séduire une femelle. La Rwindi - Virunga, août 1989. Photo J.-Cl. Ruwet.

Un second cas se rapporte à des recherches que j'ai eu le plaisir de diriger jadis au Parc National de l'Akagera au Rwanda. Ces recherches étaient réalisées par un couple de zoologistes : Alain Monfort, écologiste, et son épouse Nicole Monfort, éthologiste. Le premier était chargé de déterminer les paramètres démographiques des populations d'herbivores : détermination des nombres, des densités, des biomasses, des

préférences alimentaires, des choix de l'habitat; la seconde était chargée d'étudier le comportement et les structures sociales des deux espèces les plus communes d'antilopes : l'Impala et le Damalisque ou Topi. La complémentarité des deux approches a fait apparaître des faits intéressants pour notre propos (Monfort, Monfort et Ruwet, 1973).

L'**Impala** est un mangeur mixte, incorporant beaucoup de feuilles et de plantes à pousses et à feuilles dans son alimentation; son habitat typique est la savane arbustive ou boisée; il a aussi des besoins en eau. C'est, à l'Akagera, un animal nomade. Le patron de base de son système social est le harem : un mâle dominant s'approprie les femelles; les mâles célibataires forment un groupe à l'écart, où par confrontation, les différents sujets s'organisent en une hiérarchie; parmi ceux-ci, celui qui s'est imposé cherchera à contester l'autorité du chef de harem et à s'approprier ses privilèges. Ce patron social de base — harem et hiérarchie de dominance — subit des ajustements selon le milieu où vit l'Impala.

1. Les plateaux herbeux, où il y a peu de plantes à feuilles, ne lui conviennent que modérément et ne permettent que de faibles densités de population : 2 à 20 individus/km². Dans ces conditions le harem circule devant, les célibataires viennent derrière, à quelque distance. Le possesseur du harem bénéficie d'une tranquillité certaine pour courtiser et surveiller ses femelles; de plus, ces reproducteurs, le mâle et ses femelles, passent les premiers sur les pâturages et sélectionnent la nourriture préférée. Dans ces conditions de faibles ressources et de faible densité, le système social favorise donc les reproducteurs (fig. 2).
2. Dans les savanes boisées, les ressources plus abondantes pour l'Impala permettent de plus fortes densités de ses populations : 50 individus/km² environ. La structure sociale présente une variante. Des groupes mixtes importants rassemblent des mâles et des femelles de tous âges; entre les mâles s'établit par compétition une hiérarchie de dominance avec des privilèges croissants : rassembler et encadrer les femelles, les courtiser, former son propre groupe et s'isoler avec son harem. Il y a ici une séparation spatiale et temporelle des activités de rivalité, qui prennent place dans la harde mixte, et celles de reproduction, qui prennent place dans le harem (fig. 3).
3. Dans la zone bordière des lacs, il y a abondance de ressources en arbres à feuilles et en eau; la densité est très forte : jusqu'à 500 individus/km². Les bandes mixtes sont très peuplées; il est difficile d'y instaurer une hiérarchie stable, donc de faire valoir ses droits sur des femelles et de s'isoler avec quelques-unes. Ceux qui y parviennent sont constamment dérangés. Il est difficile pour le mâle de choisir une femelle réceptive, de la courtiser dans la tranquillité. Il y a peu d'accouplements réussis. Le taux des naissances est proportionnellement plus faible.

Le milieu et le niveau des ressources déterminent la densité de population; celle-ci infléchit la structure sociale, qui fixe le cadre dans lequel interagissent les individus, et détermine leur succès; celui-ci à son tour fixe le taux de natalité et l'importance future de la population : comportement et population s'influencent donc bien l'un l'autre.

Le **Damalisque** ou **Topi** fournit un exemple de même type. C'est un mangeur d'herbes préférant les habitats ouverts. Il est présent dans tous les habitats de l'Akagera, mais en densités variables selon le caractère plus ou moins herbeux de l'habitat. C'est une espèce très grégaire, chez qui le mâle devient territorial vers l'âge de trois ans. À ce moment, celui-ci défend un espace, où il se signale par une démarche majestueuse et dont il marque les frontières par des dépôts de fèces. Mais ces modalités territoriales varient selon la densité, elle-même dépendante de l'habitat et de ses ressources.

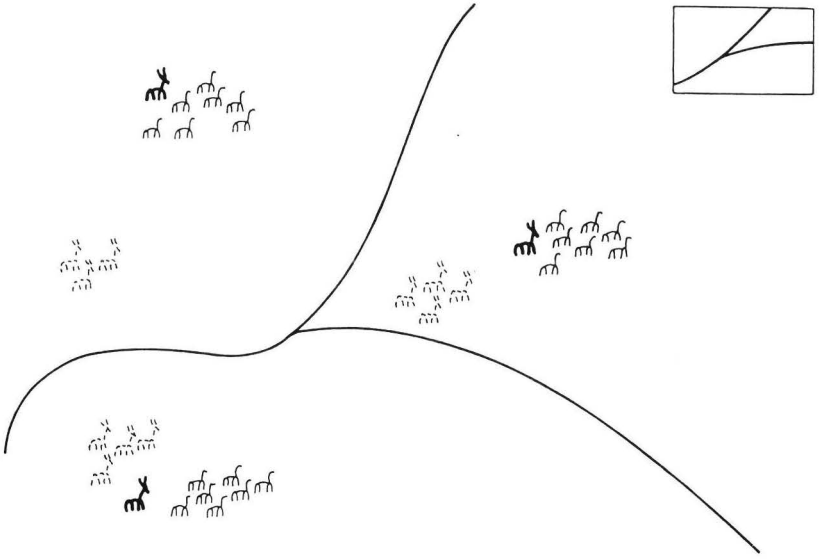


Fig. 2. Structures sociales de l'impala au parc national de l'Akagera. Plateau du Mutara, à faible densité de population. Structure sociale de base : le harem, suivi d'un groupe de mâles célibataires. D'après Monfort, Monfort et Ruwet, 1973.

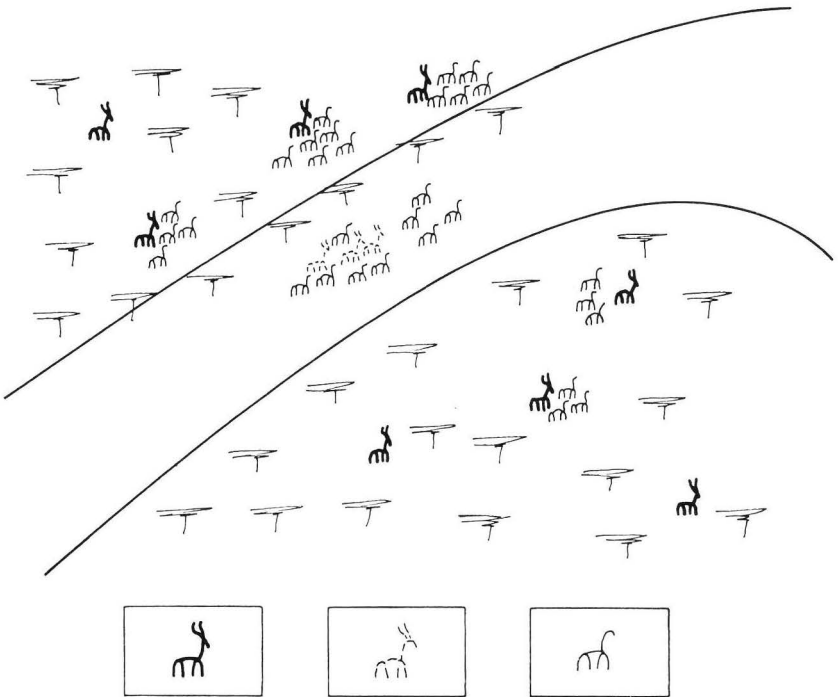


Fig. 3. Structures sociales de l'impala, au parc national de l'Akagera. Savanes boisées, densité élevée. Structure sociale de base : groupe mixte, d'où s'isolent les harems. D'après Monfort, Monfort et Ruwet, 1973.

1. Dans les savanes boisées des collines au sol rocaillieux, l'herbe est rare, et la densité est faible : 2 à 3 individus/km²; les bandes sont petites : 10 à 20 individus au plus. Les mâles adultes cherchent à s'approprier un territoire, qu'ils défendent, dans les endroits les plus favorables du point de vue alimentaire que sont les clairières herbeuses; là, ils attirent et retiennent un groupe de femelles, qu'ils arrivent à bien connaître et qu'ils courtisent dans la tranquillité au moment opportun. Les mâles célibataires vivent à l'écart dans des habitats marginaux. Le système social favorise donc la tranquillité et réserve les meilleures ressources alimentaires aux seuls reproducteurs (fig. 4).
2. Dans les plaines herbeuses, la densité est plus forte (jusqu'à 35 individus au km²), le gréganisme est poussé et les bandes sont beaucoup plus peuplées : de plusieurs centaines à quelques milliers de sujets mâles et femelles de tous âges. Dans ces conditions, les mâles en rut sont ici aussi territoriaux, mais les territoires sont beaucoup plus petits. Les sujets les plus motivés s'approprient un petit espace — quelques centaines de m² — à ces endroits stratégiques que sont en effet les lieux de passage obligés des bandes mixtes se déplaçant d'un pâturage à un autre, en particulier les zones de confluence des larges vallées entre les collines.

Les petits territoires, jointifs, constituent une arène de parade : les mâles rivalisent pour faire valoir leur droit sur un petit espace, condition nécessaire pour attirer et courtiser une femelle. La compétition est très forte; si un mâle quitte son territoire pour aller se nourrir, un autre risque de prendre sa place. Il est donc malaisé de se maintenir durablement sur un territoire. Il en résulte que ce sont les mâles les plus motivés qui occupent à tout moment l'arène. Lorsque se présente une bande mixte composée de mâles non engagés dans la reproduction, de femelles indifférentes, de femelles mûres, de femelles suitées, une grande confusion s'installe sur l'arène. Chaque mâle territorial s'efforce d'écarter les mâles de passage tout en essayant de retenir les femelles bien disposées; mais ils sont constamment dérangés; les copulations réussies sont rares; ceux qui ont raté l'occasion du moment devront attendre une nouvelle chance lors du prochain passage de la bande mixte. Il y aura moins de naissances, et celles-ci seront davantage étalées dans le temps, ce qui favorise l'action des prédateurs. Dans ces conditions de ressources abondantes où la population est très forte, le système social tend à freiner le succès des reproductions, qui pourrait conduire à une population excessive pouvant compromettre l'équilibre du milieu (fig. 5).

Entre le comportement de l'individu et la population, la structure sociale est donc un niveau modérateur.

Un troisième cas vous intéresse très directement, puisqu'il se rapporte aux populations menacées des Gorilles de montagne de la zone protégée des Virunga (Zaïre, Rwanda, Ouganda) (fig. 6).

Depuis l'intervention historique de Carl Akeley dans les années vingt, on s'est efforcé de préciser les paramètres démographiques des Gorilles : évolution des effectifs, de la taille des familles, de la densité, de la biomasse, de la structure des groupes. Les écologistes procèdent surtout par coups de sonde, par échantillonnage. Les résultats de leurs travaux ont montré les tendances générales suivantes : de 1960-63 (G. Schaller) à 1973 (Dian Fossey) et à 1983-85 (équipe de Cambridge et Projet spécial Gorilles de montagne), les nombres, les densités, la taille des groupes, les biomasses ont diminué; dans chaque groupe, la proportion des enfants et des femelles reproductrices a baissé. Ces faits sont plus marqués dans le pédoncule joignant Ouganda et Rwanda que dans l'espace plus cohérent que constitue la zone Ouest regroupant Mikenko - Karisimbi - Visoke. L'observation au jour le jour du comportement des gorilles et de l'évolution des familles a permis d'expliquer ces faits. La déstructuration des familles par les interventions des braconniers sont plus fréquentes dans la zone Est : entre autres choses,

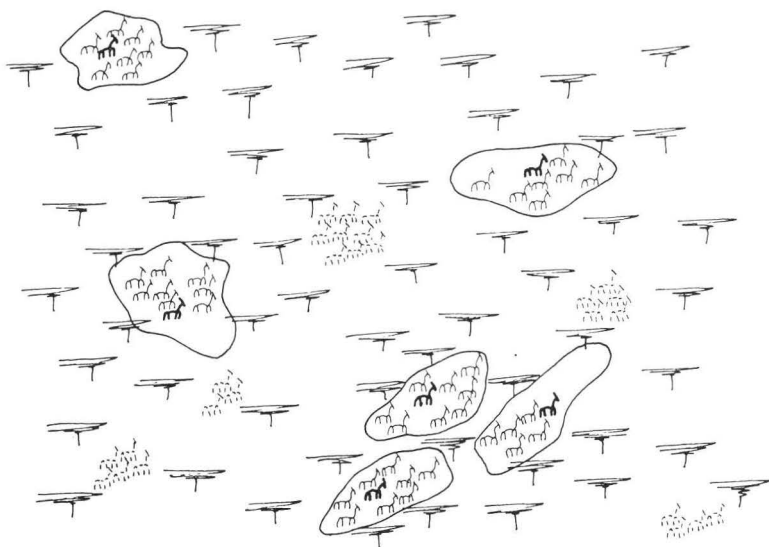


Fig. 4. Structures sociales du topi au parc national de l'Akagera. Collines boisées, faible densité de population. Structure sociale de base : harem sur territoire dans les clairières herbeuses; groupes de célibataires sur habitats qualitativement marginaux. D'après Monfort, Monfort et Ruwet, 1973.

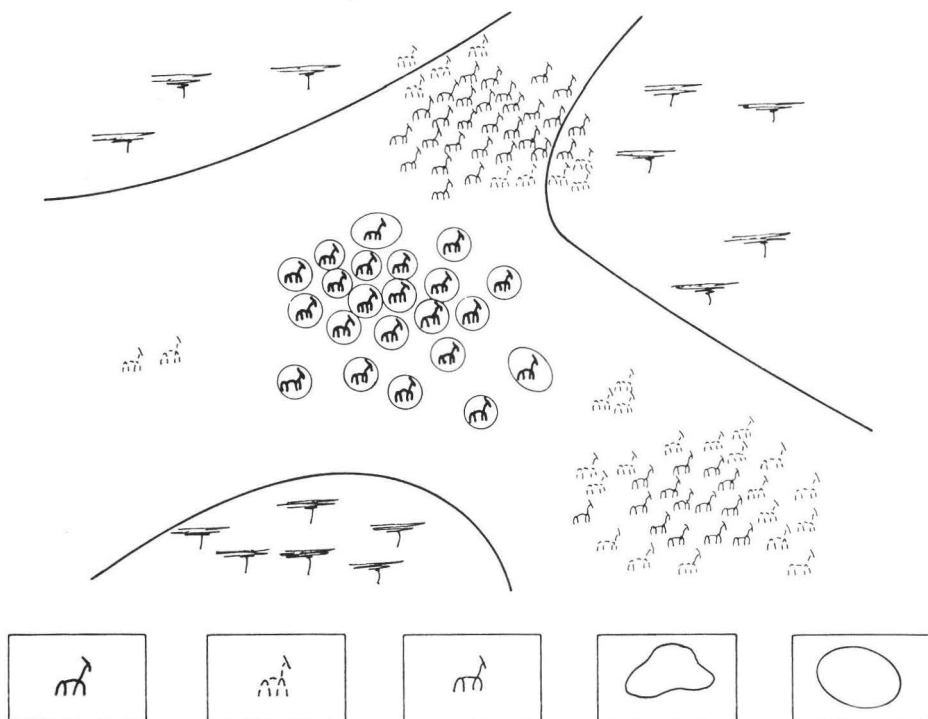


Fig. 5. Structures sociales du topi, au parc national de l'Akagera. Plaines herbeuses, forte densité de population. Structure sociale de base : l'arène de parade, groupe de petits territoires que traversent périodiquement de grandes hardes mixtes. D'après Monfort, Monfort et Ruwet, 1973.

le reclassement des femelles porteuses d'enfants en bas âge dans des groupes d'accueil se paie de la mise à mort du jeune encore dépendant de sa mère; cela a pour effet de rétablir le cycle de fécondité de la femelle au profit du mâle d'accueil. Mais cet infanticide, cause de la baisse du nombre des jeunes, est exceptionnel dans des conditions naturelles : une femelle mal-aimée dans son groupe d'origine peut changer spontanément de groupe; elle ne le fait normalement qu'après que son enfant soit devenu indépendant. L'observation apporte donc des explications aux mécanismes comportementaux régulateurs de la population ainsi qu'à la nature des perturbations résultant du braconnage et du dérangement (Harcourt et Fossey, 1981; Ruwet, 1986). La plus grande tranquillité des lieux et la plus grande sécurité ont récemment entraîné, et on s'en réjouit, une expansion des effectifs des gorilles dans les Virunga (Kalpers, com. pers.), mais on peut s'inquiéter de l'instabilité politique qui s'installe dans la région.

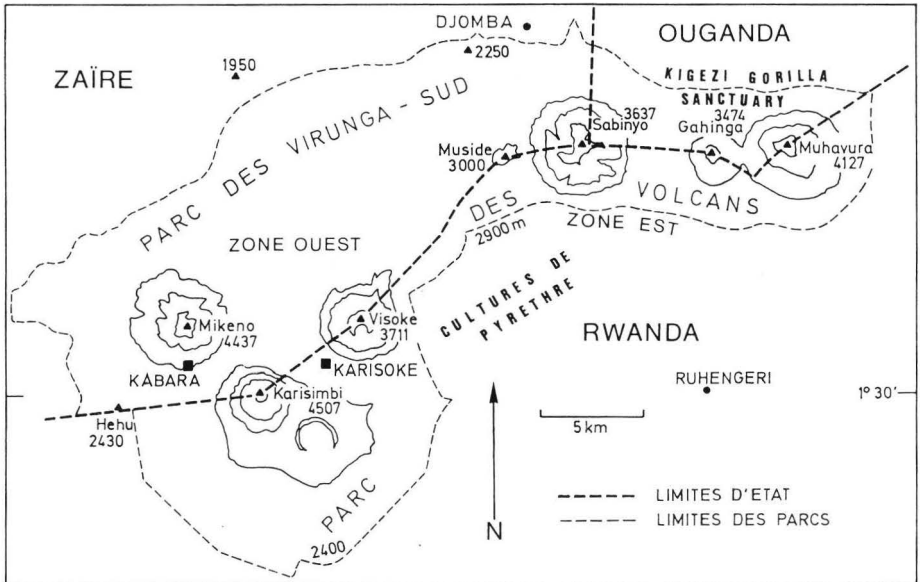


Fig. 6. Carte du pays des gorilles de montagne : les Virunga, sous souveraineté zaïroise, rwandaise et ougandaise. D'après Ruwet, 1986.

Dans le même ordre d'idées, nous avons conduit en Europe des observations assidues, s'étalant sur une période de 20 ans, sur les relations existant entre le comportement territorial et sexuel, les structures sociales et les fluctuations des populations d'une espèce — le Coq de bruyère — chez qui le mâle se comporte un peu comme les topis et les cobes : les mâles se rassemblent pour parader sur des arènes : espaces partagés en petits territoires individuels où la compétition est vive, surtout en cas de forte densité. Connaissant chaque mâle grâce à des marques d'identification et établissant grâce à cela son histoire personnelle, on a pu définir les profils individuels et constater que chacun possède une personnalité propre qui le conduit à un succès plus ou moins important dans la reproduction et le renouvellement de la population; les succès sont très inégaux : certains mâles contribuent beaucoup, d'autres pas du tout à la constitution de la génération suivante (Ruwet et Hanon, 1981). On est dès lors forcé de constater que plus on connaît les animaux, plus on devient prudent pour toute décision de gestion. Car les animaux ne sont pas interchangeables. La décision d'éliminer éventuellement

tel ou tel individu n'aura pas les mêmes conséquences sur le futur du groupe selon ceux sur qui le sort sera tombé. Une décision de gestion doit donc être soigneusement motivée et ne pas tenir compte d'un seul aspect du problème.

Bien qu'on en fasse généralement reproche aux scientifiques, nous sommes amenés à constater que plus on approfondit l'étude des animaux, plus on se rend compte de la nécessité de recherches complémentaires et intégrées. Nous devons être intraitables sur ce point et exigeants quant au niveau d'excellence de nos recherches et de nos méthodes. Car nous devons nous garder d'avoir à regretter des décisions de gestion qui auraient été insuffisamment préparées.

Un programme de formation des gestionnaires de la faune des parcs nationaux et des aires protégées devrait tenir compte des enseignements de l'écologie et de l'éthologie et intégrer les niveaux d'études portant sur l'individu, le groupe social, la population, l'écosystème.

L'ébauche d'un tel programme a été mis à l'épreuve à l'Université de Liège, où nous proposons, dans une orientation *biologie du comportement et de l'environnement*, un ensemble de cinq cours principaux portant successivement sur : 1. la psychologie animale; 2. l'éthosociologie; 3. la génétique et la dynamique des populations; 4. les cycles géo-chimio-biologiques des écosystèmes; 5. la gestion de l'environnement.

Ce programme de base est conçu de façon à progresser de l'étude de l'individu et de son comportement vers la gestion de l'environnement en passant par le niveau social, le niveau populationnel, et le niveau écosystémique. Les cinq approches particulières sont intégrées dans une conception globale.

Chaque participant à ce séminaire-atelier IZCN-UNESCO peut en vivre concrètement les réalités aux environs immédiats de la Rwindi. Il suffit de prendre le temps de s'arrêter et d'observer les animaux le long des pistes toutes proches. De grandes concentrations de cobes de Thomas peuplent la savane; les mâles territoriaux se succèdent, distants les uns des autres de 20 à 30 mètres (fig. 7); les bandes de femelles se tiennent à l'écart (fig. 8); de temps à autre, une femelle pénètre sur un territoire, et le propriétaire la courtise : approches et tentatives répétées du mâle, évitements successifs de la femelle..., qui peut passer sur le territoire d'un voisin, puis d'un autre encore, qui chacun à son tour, commence sa propre cour. Assiduité et habileté des mâles sont variables; détermination et velléité des femelles sont inégales; du jeu des parades de cour du mâle et du degré de motivation de la femelle dépend le succès de chacun. De la somme des comportements et des contributions individuelles découlera la génération suivante. Mais s'exhiber sur un territoire pour séduire les femelles n'attire pas seulement l'attention de celles-ci. Les prédateurs — hyènes et lions — ne sont jamais loin. Chaque jour, ici et là, ces derniers prélèvent leur dîme. Pendant le repas du fauve (fig. 9), les cobes du lieu demeurent attentifs, puis reprennent leur activité; demain est un autre jour... Les charognards exploitent ensuite les moindres restes comestibles (fig. 10). Les territoires où s'exhibent aujourd'hui les vivants sont jonchés de témoignages de drames récents ou anciens (fig. 11). La pression de prédation, et les dangers auxquels s'exposent des animaux en parade, notions abstraites que l'on évoque dans des cours théoriques, sont ici bien tangibles.

Grâce à la politique de stricte conservation et de non-intervention pratiquée par l'IZCN, qui laisse la nature suivre son évolution sans aucune intervention ni aucun prélèvement, on perçoit pleinement ici, au coeur des Virunga, le cycle de la nature : le sol, le climat déterminent la production végétale; celle-ci supporte de fortes concentrations d'herbivores; ceux-ci consomment et se reproduisent, chacun selon ses stratégies, ses aptitudes, ses habitudes; les prédateurs choisissent et sélectionnent; les charognards éliminent les déchets; les décomposeurs dégradent et minéralisent les restes; et le cycle est bouclé.

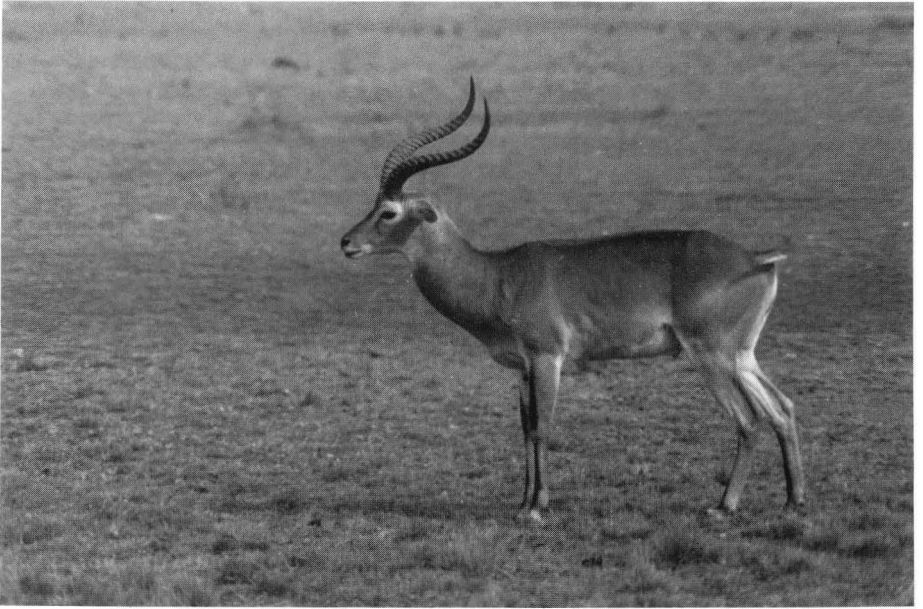


Fig. 7. Arène de cobes de Thomas territoriaux. Plaine de la Rwindi, parc national des Virunga, Zaïre. Août 1989, photo J.-Cl. Ruwet.



Fig. 8. Groupe de femelles de cobe de Thomas. Plaine de la Rwindi, parc national des Virunga, Zaïre. Août 1989, photo J.-Cl. Ruwet.



Fig. 9. La territorialité n'est pas sans risque; les grands prédateurs prélèvent leur dîme : un lion et sa proie, un cobe de Thomas. Plaine de la Rwindi, parc national des Virunga, Zaïre. Août 1989, photo J.-Cl. Ruwet.



Fig. 10. Les charognards exploitent les moindres restes comestibles. Plaine de la Rwindi, parc national des Virunga, Zaïre. Août 1989, photo J.-Cl. Ruwet.



Fig. 11. Les territoires où s'hexhibent aujourd'hui les cobes territoriaux sont jonchés de témoignages de drames anciens : un "massacre" de cobe de Thomas. Plaine de la Rwindi, parc national des Virunga, Zaïre. Août 1989, photo J.-Cl. Ruwet.

Références bibliographiques et filmographiques

- GAUTIER J.Y. — **Socioécologie** : l'animal social et son univers, 267 pages. Coll. Bios, Ed. Privat, Toulouse, 1982.
- GAUTIER J.Y., J.C. LEFEUVRE, G. RICHARD et P. TREHEN — **Ecoéthologie**, 166 pages, coll. d'écologie, Masson, Paris, 1978.
- HARCOURT A.H. and D. FOSSEY, 1981 — The Virunga Gorillas : Décline of an "Island" Population. *Afr. J. Ecol.*, **19** : 83-97.
- KLOPFER P.H., — **Behavioral Ecology**, 229 p., Dickenson, Belmont, 1970.
- KREBS J.R. and N.B. DAVIS (Eds) — **Behavioural Ecology** : an evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications, XII + 482 pages, 3è ed., Oxford, 1991.
- MONFORT A. — **Etude des préférences écologiques de quelques ongulés du Rwanda oriental : densités, biomasses et productivité des grands ongulés du Parc National de l'Akagera**, 300 pages. FULREAC, Liège, 1973.
- MONFORT A., N. MONFORT et J.-Cl. RUWET, 1973 — Eco-éthologie des ongulés de l'Akagera. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **103** : 177-208.
- MONFORT N. — **Contribution à l'étude des structures sociales des ongulés du Parc National de l'Akagera**; 1ère partie : le topi, 202 p.; 2e partie : l'impala, 120 p. FULREAC, Liège, 1974.
- RUWET J.-Cl. — **Ethologie, Biologie du comportement**, 238 pages, Dessart, Bruxelles, 1969.
- RUWET J.-Cl., 1986 — Hommage à Dian Fossey : Du mythe de King-Kong à nos cousins les gorilles. *Cah. Ethol. appl.*, **6** (2) : 225-298.
- RUWET J.-Cl., 1988 — Définition de quelques termes d'usage courant en éthologie et dans les disciplines associées. *Cah. Ethol. Appl.*, **8** (4) : 583-615.
- RUWET J.-Cl., A. MONFORT et N. MONFORT — **L'Akagera ou l'avenir des réserves africaines**. Film 35 et 16 mm, sonore, couleurs, Université de Liège, 1971.
- RUWET J.-Cl. et L. HANON — **Les arènes de parade des tétras lyres**. film 16 mm, couleurs, sonore, Université de Liège, 1981.
- WILSON E.O. — **Sociobiology** : The new synthesis, 697 pages, Belknap Press, Harvard University Press, 1975.