

Parc national de Zakouma : structure des peuplements ligneux dans des savanes exploitées par les éléphants

Pierre POILECOT¹
Édouard BOULANODJI²
Nicolas TALOUA²
Bechir DJIMET²
Takene NGUI²
Jacob SINGA²

¹ Cirad, département Emtv
TA 30/F
Campus international de Baillarguet
34398 Montpellier Cedex 5
France

² Projet Curess
Parc national de Zakouma, BP 552
N'Djamena
Tchad

Dans le cadre d'une réhabilitation du parc tchadien de Zakouma et d'une forte croissance de la population d'éléphants, des inventaires floristiques sont réalisés dans les savanes à *Acacia* et celles à Combretaceae pour comprendre le fonctionnement de ces écosystèmes. À l'issue de ces recherches, des inventaires à plus grande échelle sont programmés, pour spatialiser les habitats des éléphants et évaluer les dégâts à la végétation, en tenant compte des ressources en eau. Ainsi, les activités de gestion du parc pourront être orientées vers la préservation de ces écosystèmes.



Photo 1.
Peuplement arboré d'*Acacia seyal*, en début de saison des pluies (juillet), dans le nord du parc national de Zakouma.
Photo P. Poilecot.

RÉSUMÉ

PARC NATIONAL DE ZAKOUMA : STRUCTURE DES PEUPELEMENTS LIGNEUX DANS DES SAVANES EXPLOITÉES PAR LES ÉLÉPHANTS

Le parc national de Zakouma (sud-est du Tchad, secteur soudano-sahélien) est soumis à des inondations annuelles, de juillet à octobre, qui conditionnent le fonctionnement des écosystèmes. Ces inondations obligent les grands mammifères à effectuer des migrations saisonnières et permettent à la végétation de se régénérer. Malgré une forte densité d'animaux sauvages, en particulier d'éléphants, la végétation de l'aire protégée demeure dans un bon état de conservation. Elle est représentée par des savanes à *Acacia seyal*, des savanes à Combretaceae et des savanes herbeuses marécageuses. De récents inventaires, conduits dans une savane à *Acacia seyal* et une savane à Combretaceae, montrent que la première est constituée d'un peuplement pratiquement monospécifique, avec une contribution spécifique voisine de 80 % pour les acacias. Ceux-ci sont principalement associés à *Balanites aegyptiaca*, *Combretum aculeatum* et *Piliostigma reticulatum*. La savane à Combretaceae est beaucoup plus diversifiée et formée d'une mosaïque de peuplements plus ou moins denses. Elle est dominée par *Combretum aculeatum*, *C. glutinosum*, *Stereospermum kunthianum*, *Balanites aegyptiaca*, *Piliostigma reticulatum*, *Cadaba farinosa* et localement par *Terminalia avicennioides* et *Guiera senegalensis*. La densité des ligneux dans la savane à *Acacia seyal* est relativement faible, avec 120 individus/ha, alors qu'elle atteint 305 pieds/ha dans la savane à Combretaceae. Les hauteurs et diamètres respectifs moyens sont de 4,6 m et 10 cm dans la savane à *Acacia* et 3,15 m et 6,7 cm dans la formation à Combretaceae. La régénération des espèces ligneuses est en général bonne, bien que plus faible dans la savane à *Acacia seyal*.

Mots-clés : savane à *Acacia seyal*, savane à Combretaceae, structure des peuplements, éléphant, parc national de Zakouma, Tchad.

ABSTRACT

THE ZAKOUMA NATIONAL PARK: STRUCTURE OF WOODLAND STANDS IN SAVANNAH LANDS USED BY ELEPHANTS

Ecosystem functions in the Zakouma National Park (south-eastern Chad, in the Sudano-Sahelian sector) are determined by annual flooding of the area, from July to October. These floods force large mammals into seasonal migrations and allow the area's vegetation to regenerate. Despite the high density of wild fauna, especially elephants, the protected area's vegetation has a high conservation status. It is represented by *Acacia seyal* savannah, *Combretaceae* savannah and marshy grassland savannah. Recent inventories in *Acacia seyal* and *Combretaceae* savannah areas have shown that the former are virtually single-species stands, with around 80% of acacias. These are mainly associated with *Balanites aegyptiaca*, *Combretum aculeatum* and *Piliostigma reticulatum*. The *Combretaceae* savannah area is much more diversified and makes up of a mosaic of more or less dense stands, dominated overall by *Combretum aculeatum*, *C. glutinosum*, *Stereospermum kunthianum*, *Balanites aegyptiaca*, *Piliostigma reticulatum* and *Cadaba farinosa*, and locally by *Terminalia avicennioides* and *Guiera senegalensis*. Woodland density in *Acacia seyal* savannah is relatively low, with 120 individuals/ha, while density is as high as 305 stems/ha in *Combretaceae* savannah. Average tree heights and diameters are of 4.6 m and 10 cm respectively in *Acacia* savannah and 3.15 m and 6.7 cm respectively in *Combretaceae* stands. Regeneration rates among woody species are generally high, although somewhat lower in *Acacia seyal* savannah

Keywords: *Acacia seyal* savannah, *Combretaceae* savannah, stand structure, elephant, Zakouma National Park, Chad.

RESUMEN

PARQUE NACIONAL DE ZAKOUMA: ESTRUCTURA DE LAS MASAS LEÑOSAS EN LAS SABANAS EXPLOTADAS POR LOS ELEFANTES

El Parque Nacional de Zakouma (sureste de Chad, zona sudano-saheliana) está sometido a inundaciones anuales, de julio a octubre, que condicionan el funcionamiento de los ecosistemas. Estas inundaciones obligan a los grandes mamíferos a realizar migraciones estacionales y permiten que la vegetación se regenere. A pesar de la alta densidad de animales salvajes, especialmente la de elefantes, la vegetación del área protegida mantiene un buen estado de conservación. Dicha vegetación está representada por sabanas de *Acacia seyal*, sabanas de combretáceas y sabanas herbáceas pantanosas. Los recientes inventarios, realizados en una sabana de *Acacia seyal* y una sabana de combretáceas, ponen de manifiesto que la primera está constituida por un rodal prácticamente monoespecífico, con una contribución específica de las acacias que ronda el 80%. Éstas se encuentran principalmente asociadas a *Balanites aegyptiaca*, *Combretum aculeatum* y *Piliostigma reticulatum*. La sabana de combretáceas es mucho más diversificada y está formada por un mosaico de rodales más o menos densos. Aquí dominan *Combretum aculeatum*, *C. glutinosum*, *Stereospermum kunthianum*, *Balanites aegyptiaca*, *Piliostigma reticulatum*, *Cadaba farinosa* y, localmente, *Terminalia avicennioides* y *Guiera senegalensis*. La densidad de las leñosas en la sabana de *Acacia seyal* es relativamente baja, con 120 individuos/ha, mientras que llega a 305 pies/ha en la sabana de combretáceas. El promedio de alturas y diámetros es, respectivamente, de 4,6 m y 10 cm en la sabana de *Acacia* y 3,15 m y 6,7 cm en la formación de combretáceas. La regeneración de las especies leñosas es generalmente buena, aunque más baja en la sabana de *Acacia seyal*.

Palabras clave: sabana de *Acacia seyal*, sabana de combretáceas, estructura de los rodales, elefante, Parque Nacional de Zakouma, Chad.

Introduction

Si la végétation et la flore de certaines régions du Tchad ont été relativement bien étudiées, lors d'inventaires dans les zones pastorales, la partie sud-est du pays demeure encore mal connue, certainement à cause des inondations qui caractérisent la saison des pluies dans le bassin du Salamat. Il en résulte une méconnaissance de la diversité biologique, regrettable lorsque l'on sait que le Tchad ne peut être considéré comme appartenant uniquement au « bloc » ouest-africain mais qu'il est sous l'influence des « blocs » oriental et centrafricain (MNHN, 2000).

Le parc national de Zakouma, situé entre les parallèles 10° 34' et 11° 03' de latitude nord et les méridiens 19° 21' et 20° 00' de longitude est, appartient à cette partie du Tchad proche des frontières du Soudan à l'est et de la République centrafricaine au sud (figure 1).

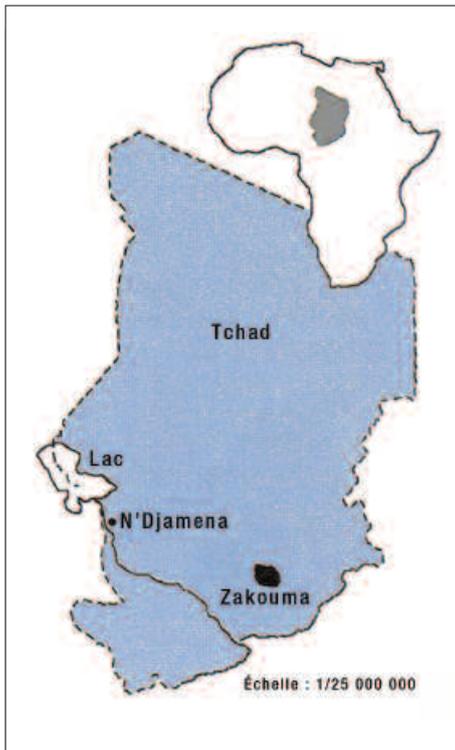


Figure 1.
Situation géographique du parc national de Zakouma, dans le sud-est du Tchad.

Créée en 1963, cette aire protégée, qui abritait alors une faune abondante, subit les désastres de la guerre, de la peste bovine et des épisodes de sécheresse successifs. La volonté du gouvernement tchadien, dès 1986, de réhabiliter le site a porté ses fruits puisqu'une succession de projets financés par l'Union européenne a, de 1989 à l'heure actuelle, permis la mise en œuvre de mesures efficaces de protection. Il a résulté de ces actions un accroissement spectaculaire de la plupart des populations animales et le maintien des formations végétales en bon état.

Le Tchad oriental rassemble près de 60 % du bétail du pays et l'élevage transhumant est le principal mode de production animale. Plus de 300 000 transhumants et environ huit millions de têtes de bétail sillonnent ainsi cette vaste région dont une partie se fixe dans la périphérie du parc national de Zakouma, venant enrichir les populations de sédentaires et le cheptel existant.

Cette pression sur le milieu vient accentuer celle qui résulte des activités agricoles, en particulier de la culture du berbéré (sorgho de décrue), conduisant aux défrichements des savanes à *Acacia seyal* situées sur les

vertisols. L'importance des troupeaux domestiques et les fronts pionniers sur les limites du parc constituent une menace pour l'aire protégée à moyen ou long terme si des mesures ne sont pas prises pour une gestion rationnelle des habitats. De plus, l'augmentation croissante de la population d'éléphants, qui est passée de 1 000 individus en 1989 à près de 4 000 en 2005 (BOUSQUET, 1991 ; FAY *et al.*, 2005), et l'impact du pâturage sur la végétation ont alerté les gestionnaires du parc national de Zakouma sur le devenir des peuplements ligneux.

C'est dans ce contexte que le projet Cures (Conservation et utilisation rationnelle des écosystèmes soudano-sahéliens), en collaboration avec la Direction de la conservation de la faune et des aires protégées (Dcfap), a défini, en 2003, de nouveaux axes de recherche et de suivi prioritaires concernant la végétation et la flore, la mobilité des animaux sauvages et domestiques (migrations et mouvements saisonniers) et les interactions faune-bétail-environnement, qui contribueront à une meilleure connaissance de fonctionnement de l'écosystème en général, tant à l'intérieur du parc lui-même que dans sa zone d'influence.

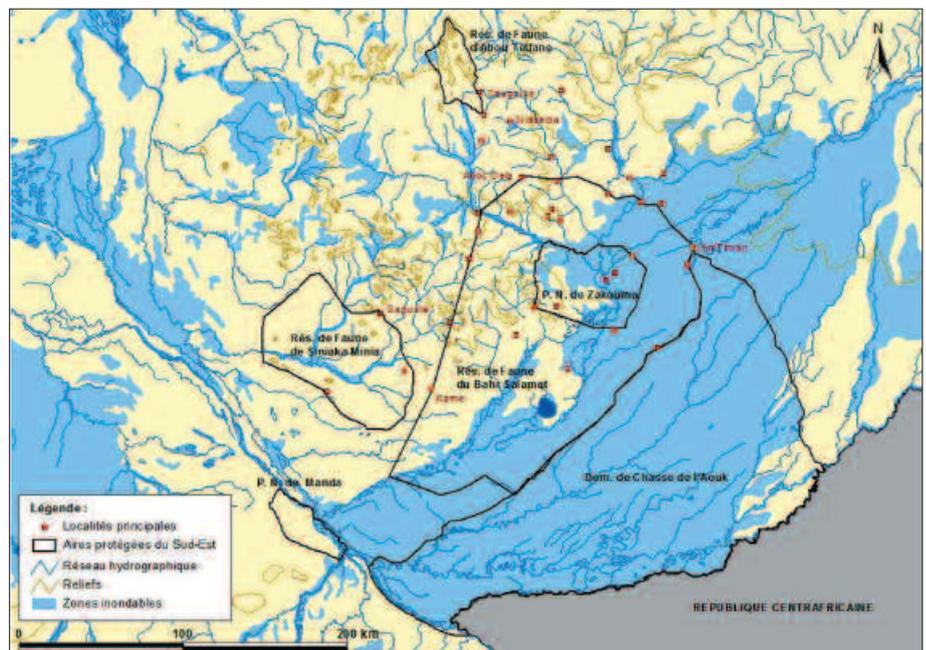


Figure 2.
Intensité des inondations au cours de la saison des pluies dans le parc national de Zakouma et sa zone d'influence.
Source : MENARD, CORNELIS et DOLMIA, Cirad, 2004.



Photo 2.
Les savanes à Combretaceae, relativement claires, couvrent plus de 70 % de la superficie du parc national de Zakouma.
Photo P. Poilecot.

Un écosystème régi par les inondations annuelles

Couvrant environ 3 000 km², le parc national de Zakouma est localisé dans la cuvette tchadienne et appartient au secteur soudano-sahélien soumis à un climat tropical sec, nettement continental, avec des écarts de température, d'humidité et de précipitations assez importants, tant en termes de valeur que de durée. La pluviosité moyenne annuelle, d'environ 800 mm, est caractérisée par une répartition des pluies de juin à octobre, les mois d'août et de septembre étant les plus pluvieux. La température moyenne annuelle s'élève à 27 °C avec un minimum absolu de 6,2 °C au cours

du mois de décembre et un maximum absolu de 45,2 °C enregistré en avril (DEJACE, 2002).

Deux grandes unités géologiques sont représentées dans le parc : les pointements rocheux du socle, les cuirasses et le sédimentaire ancien localisés dans la partie ouest du parc ; les formations sédimentaires quaternaires qui couvrent la moitié orientale. Les sols sont principalement caractérisés par des vertisols et des sols à pseudo-gley de surface, alors que des sols ferrugineux tropicaux (généralement exondés) dominent dans la région centre-sud de l'aire protégée avec des affleurements de cuirasse (PIAS, BARBERY, 1965).

La topographie très peu marquée, avec une altitude moyenne de 410 m, contribue au débordement des principales rivières qui engendrent de vastes inondations an-

nuelles recouvrant la moitié orientale de l'aire protégée, ce qui la rend inaccessible des mois de juillet à octobre (figure 2). Ces inondations jouent un rôle primordial dans le fonctionnement de l'écosystème. En effet, la nappe d'eau qui recouvre ainsi une partie de la région entraîne une recharge hydrique des dépressions, contribue à l'enrichissement des sols par des dépôts de limons et oblige les animaux, en particulier les grands mammifères du parc, à effectuer des « migrations » saisonnières à l'intérieur (partie ouest) et à l'extérieur des limites de l'aire protégée (MALACHIE, 2004).

Ces déplacements, qui conduisent à la réduction d'une biomasse animale localement forte, permettent de « soulager » le milieu naturel et à la végétation de se reconstituer.

Savanes soudano-sahéliennes et zones humides

GILLET (1969) fut le premier à décrire la végétation du parc tout en abordant les interactions faune-végétation et en insistant sur la qualité des pâturages fournis par les plaines marécageuses. Plusieurs études (BECHIR, CESAR, 2000 ; MAIRE, 2000 ; CALENGE *et al.*, 2002) permettent d'affiner la typologie des peuplements végétaux et DEJACE (2002) fut le premier à établir une carte de la végétation de l'aire protégée dans laquelle il définit les grandes formations végétales (figure 3).

Malgré cette succession de travaux, la végétation du parc national de Zakouma demeure insuffisamment connue et de récents inventaires ont ainsi été conduits, dans le cadre du projet Curess, pour combler ce manque d'information concernant la composition floristique et la structure des savanes (POILECOT *et al.*, 2004 a).

Les formations à *Acacia*¹

Des formations arborées claires à *Acacia sieberiana* s'étendent dans les plaines argileuses, temporairement inondées, qui longent souvent les principales rivières ou bordent les vastes plaines marécageuses inondables. Les cours d'eau moins importants sont frangés d'un rideau d'*Acacia nilotica* qui forme une galerie forestière pratiquement monospécifique en contact direct avec les savanes environnantes.

Les savanes à *Acacia seyal*, d'affinité sahélo-soudanienne et principalement localisées dans la moitié nord du parc, couvrent 25 % de sa superficie et donnent, de par leur étendue, leur structure ou la couleur rouge des arbres, un caractère particulier au paysage (photo 1). Elles occupent les vertisols noirs tropicaux, riches en argile, craquelés et colmatés en saison sèche, sur lesquels se rencontrent quelques autres ligneux comme *Bala-*

nites aegyptiaca, *Acacia sieberiana*, *Piliostigma reticulatum* ou *Capparis tomentosa*. Ces savanes constituent le lieu de pâturage privilégié des éléphants et des girafes, qui exploitent les arbres dès le début de la saison sèche, lorsque les sols commencent à se ressuyer.

Les savanes à Combretaceae

D'avantage soudanienne, les savanes à Combretaceae (photo 2) sont les plus représentatives et occupent près de 70 % de l'aire protégée. Elles sont plus ou moins étroitement imbriquées dans les savanes à légumineuses situées plus au sud et comprennent les formations suivantes :

- des savanes à *Combretum glutinosum*, caractérisant les parties sablonneuses de la zone sahélo-soudanienne ;
- des savanes arborées à boisées, à *Anogeissus leiocarpa*, au sein desquelles se rencontrent, disséminés, des ligneux comme *Combretum glutinosum*, *Piliostigma reticulatum* ou *Boscia senegalensis* ;
- des savanes arborées à *Terminalia avicennioides*, hautes de 8-15 m, principalement localisées dans l'est du parc, sur des sols sableux ;
- des savanes arbustives à arborées caractérisées par *Combretum nigricans*, dans lesquelles la strate arborée est dominée par *Prosopis africana*, *Lonchocarpus laxiflorus*, *Tamarindus indica* et *Anogeissus leiocarpa*.

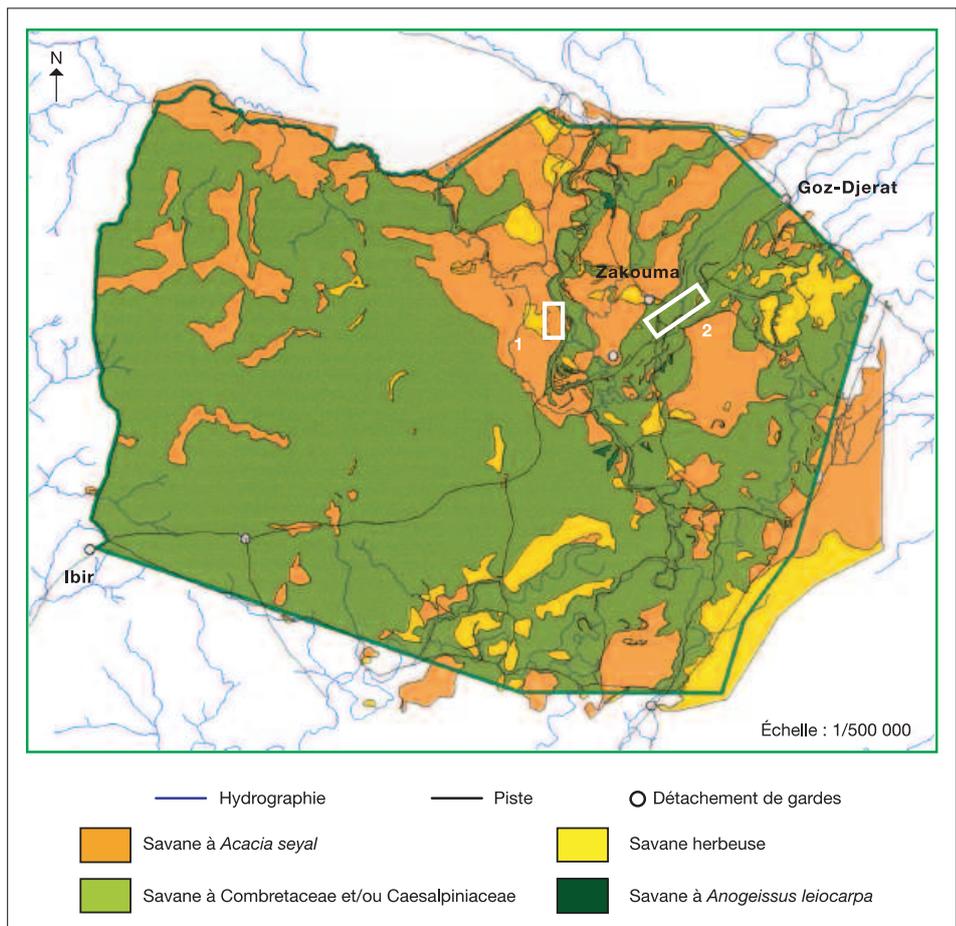


Figure 3. Carte de la végétation du parc national de Zakouma avec la localisation des deux sites d'étude (entourés de blanc).

¹ La nomenclature botanique fait appel à LEBRUN et STORK (1991, 1992, 1995 et 1997).



Photo 3.
Ammocharis tinneana (Amaryllidaceae) est l'un des premiers géophytes à fleurir dès l'arrivée des pluies.
 Photo E. Boulandji et B. Djimet.

Les savanes à légumineuses

Plus denses que les précédentes, ces savanes occupent la partie la plus méridionale du parc et sont en fait des formations mixtes où s'associent légumineuses et Combretaceae. D'affinité soudanienne, les peuplements ligneux sont mieux structurés en strates :

- une strate haute caractérisée par *Khaya senegalensis*, *Azelia africana*, *Daniellia oliveri*, *Lannea schimperii*, *Pterocarpus lucens*, *Albizia amara* subsp. *sericocephala*, *Lonchocarpus laxiflorus*, *Prosopis africana*, *Cassia sieberiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Sterculia setigera*, *Stereospermum kunthianum* et *Terminalia laxiflora* ;
- une strate moyenne avec *Entada africana*, *Combretum glutinosum*, *Pericopsis laxiflora*, *Crossopteryx febriflora*, *Hexalobus monopetalus* ;
- une strate arbustive renfermant principalement *Grewia venusta*, *Detarium microcarpum*, *Bridelia scleroneura*, *Securidaca longipeduncu-*

lata, *Gardenia erubescens*, *Maytenus senegalensis*, *Ximenia americana*, *Dombeya quinqueseta* et *Hymenocardia acida*.

Le couvert herbacé est principalement constitué par de grandes Andropogoneae (*Andropogon* et *Hyparrhenia* spp.). Dès les premières pluies, alors que le tapis graminéen n'a pas encore reverdi, fleurissent de façon spectaculaire des géophytes comme *Ammocharis tinneana* (photo 3) et *Drimia altissima*.

D'autres formations arbustives à arborées, de faible étendue, sont liées à des conditions édaphiques particulières :

- les savanes à îlots ou « léopardées » (GILLET, 1969), qui se caractérisent par des bosquets occupant les tertres d'anciennes termitières et constitués principalement par *Combretum aculeatum*, *C. paniculatum*, *Acacia ataxacantha*, *Feretia apodanthera*, *Boscia senegalensis*, *Capparis sepiaria* et *Asparagus flagellaris* ;



Photo 4.
 Savane herbeuse marécageuse de Tororo dans le nord-est du parc, en contact avec une savane à *Acacia seyal*.
 Photo P. Poilecot.



Photo 5.
Alignement d'inselbergs, dominant le terroir agricole de Bone, dans le sud-ouest du parc.
Photo P. Poilecot.

- les petits peuplements de *Lannea humilis*, situés sur les sols limoneux, souvent en bordure des savanes à *Terminalia avicennioides* ;
- les formations à *Borassus aethiopicum* (palmier rônier) installées le long des méandres du Bahr Salamat, dans le sud-est du parc.

Les savanes herbeuses marécageuses

Près de 250 km² de plaines marécageuses ont été cartographiés pour le parc (photo 4). Variable selon les plans d'eau, le tapis herbacé est composé de ceintures de végétation concentriques comprenant de l'extérieur vers le centre une frange plus ou moins large de *Vetiveria nigriflora* et *Panicum fluviicola*, puis une bordure de *Setaria sphacelata*, *Hyparrhenia rufa*, *Brachiaria mutica*, *Oryza longistaminata* en contact avec un peuplement d'*Echinochloa stagnina* qui occupe ensuite la majeure partie des plaines. Les zones d'eau libre sont parsemées de fleurs de *Nymphaea lotus* et *N. micrantha*. Ces vastes dépressions herbeuses constituent le « poumon » du parc, assurant ressources en eau et en fourrage, tant pour les mammifères que pour les milliers d'oiseaux qui les fréquentent tout au long de la saison sèche.

Les forêts-galeries

Bien individualisées le long des principaux cours d'eau, elles sont relativement peu denses et formées par des ligneux ripicoles comme *Acacia nilotica*, *Celtis toka*, *Mitragyna inermis*, *Kigelia africana*, *Crateva adansonii* ou *Allophylus africanus*. De grosses lianes ligneuses telles *Capparis tomentosa*, *C. sepiaria* ou *Loeseneriella africana* forment des faisceaux de tiges au pied des arbres et confondent leurs cimes feuillées avec celles des houppiers qui les supportent.

Végétation des inselbergs

Un alignement d'inselbergs, qui constitue le seul relief de l'aire protégée dans sa partie sud-ouest, rompt la monotonie du paysage (photo 5). La végétation, composée en grande partie d'espèces banales des savanes environnantes, s'enrichit d'orophytes des régions sèches comme *Boswellia papyrifera* (photo 6) et *Terminalia brownii* qui contribuent à accroître la diversité biologique du parc.

Des peuplements végétaux soumis à la pression de pâturage des éléphants

L'étude de la composition floristique et de la structure des peuplements ligneux, au sein des deux formations principales du parc, à savoir les savanes à *Acacia seyal* et les savanes à Combretaceae, a été réalisée au cours de la saison sèche 2004. Des inventaires concernant les dégâts d'éléphants furent menés en parallèle des inventaires floristiques.

Le protocole a conduit à la mise en place d'un échantillonnage systématique dans une savane à *Acacia seyal* (site 1) et une savane à Combretaceae (site 2), s'étendant respectivement sur 5 km² et 7,2 km² dans la partie est du parc (figure 3).

Un total de 138 placettes circulaires dont 58 dans le site 1, sur 9 transects orientés est-ouest, et 80 dans le site 2, sur 11 transects orientés nord-sud, espacées de 250 m sur les transects furent inventoriées et géoréférencées.

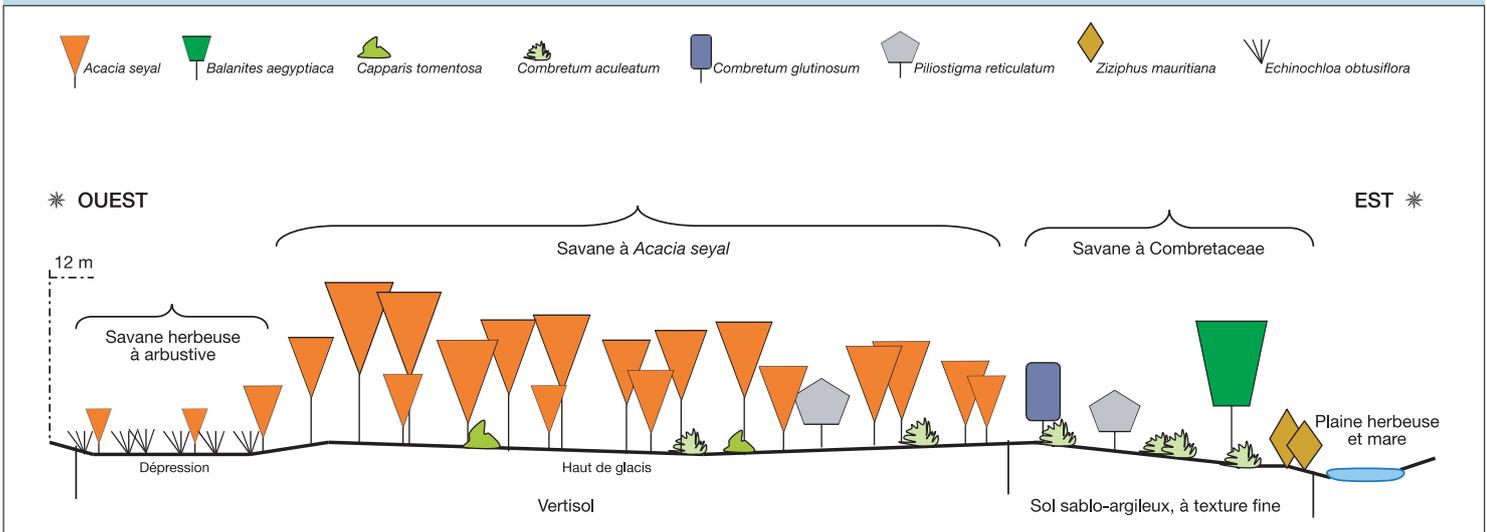


Figure 4. Représentation schématique de la savane à *Acacia seyal* (site 1) et des formations végétales adjacentes selon un transect est-ouest de 1,8 km.

Chaque parcelle couvrant 803 m², l'échantillon dans la savane à *Acacia seyal* s'élève à 4,65 ha et celui de la savane à Combretaceae à 6,42 ha. Pour tous les ligneux d'une hauteur ≥ 1 m furent mesurés la hauteur,

le diamètre du tronc et le diamètre du houppier. La régénération fut estimée par le comptage de tous les individus ≤ 1 m de hauteur, appartenant à des plants ou des rejets.

La savane à *Acacia seyal*

Les savanes à *Acacia seyal* ont souvent l'aspect de formations pratiquement monospécifiques, en apparence homogènes et plus ou moins équiennes (figure 4), dominant un tapis herbacé généralement dense à base de *Sorghum arundinaceum* et *Echinochloa obtusiflora* mais dans lequel plus de 30 espèces furent identifiées.

L'inventaire réalisé dans le site 1 a permis de recenser 14 espèces ligneuses, représentées par 734 individus appartenant principalement aux familles des Mimosaceae, Combretaceae et Capparidaceae (tableau I). *Acacia seyal*, avec une contribution spécifique de 77 %, domine largement alors que les autres espèces, pouvant être considérées comme « secondaires », comprennent surtout *Combretum aculeatum*, *Capparis tomentosa* (arbustes sarmenteux et/ou lianescents), *Piliostigma reticulatum*, *Ziziphus mauritiana* et *Cadaba farinosa*. L'ensemble de ces six espèces a une contribution de 97 % et les autres ligneux sont donc négligeables au sein du peuplement.

Tableau I. Contribution des espèces ligneuses (Cs) recensées dans la savane à *Acacia seyal*.

Nom scientifique	Famille	Nombre d'individus	Cs (%)
<i>Acacia seyal</i>	Mimosaceae	564	76,84
<i>Combretum aculeatum</i>	Combretaceae	61	8,31
<i>Capparis tomentosa</i>	Capparidaceae	49	6,68
<i>Piliostigma reticulatum</i>	Caesalpiniaceae	13	1,77
<i>Ziziphus mauritiana</i>	Rhamnaceae	13	1,77
<i>Cadaba farinosa</i>	Capparidaceae	11	1,50
<i>Boscia senegalensis</i>	Capparidaceae	6	0,82
<i>Acacia polyacantha</i>	Mimosaceae	4	0,54
<i>Acacia sieberiana</i>	Mimosaceae	4	0,54
<i>Tamarindus indica</i>	Caesalpiniaceae	4	0,54
<i>Combretum glutinosum</i>	Combretaceae	2	0,27
<i>Acacia ataxacantha</i>	Mimosaceae	1	0,14
<i>Balanites aegyptiaca</i>	Balanitaceae	1	0,14
<i>Bauhinia rufescens</i>	Caesalpiniaceae	1	0,14
Total		734	100,00

Structure du peuplement ligneux

Toutes espèces confondues, la densité des ligneux atteint 158 individus/ha, correspondant à une surface terrière de 1,86 m²/ha.

La hauteur moyenne du peuplement, égale à 4,61 ± 0,19 m (n = 734 ; p = 0,05), est relativement faible et il en est de même du diamètre moyen égal à 10,03 ± 0,51 cm (n = 734 ; p = 0,05).

Le couvert moyen par arbre, de 22,71 ± 1,65 m² (n = 734 ; p = 0,05), se traduit par un couvert arboré d'environ 35 %.

Pour les seuls *Acacia seyal*, qui comptent 564 individus, la densité s'élève à 121 pieds/ha avec une surface terrière de 1,68 m²/ha.

Acacia seyal est généralement un petit arbre, ou un arbuste branchu dès la base, qui dépasse rarement 12 m de hauteur et 35 cm en diamètre. La hauteur moyenne des individus inventoriés s'élève à 4,95 ± 0,22 m (n = 564 ; p = 0,05) et leur diamètre moyen est de 11,4 ± 0,57 cm (n = 564 ; p = 0,05).

Le peuplement est déséquilibré par l'effectif réduit des individus de petite taille et donc de jeunes. En effet, près de 68 % des individus appartiennent respectivement aux classes de hauteur comprises entre 2 et 6 m (figure 5 a) et plus de 81 % des arbres et arbustes observés ont un diamètre ne dépassant pas 15 cm, les classes 5-10 cm et 10-15 cm étant les mieux représentées (figure 5 b).

La hauteur moyenne, relativement faible, est en partie dépendante de la pression d'herbivorie des éléphants qui façonnent les peuplements en cassant les branches principales et « rabattant » les cimes.

Une forte corrélation positive ($r^2 = 0,67$; p = 0,01) existe entre le *log* de la hauteur² et le *log* de la circonférence des *Acacia seyal*.

Le couvert produit par les *Acacia* est voisin de 31 % avec une moyenne par individu de 25,11 ± 2 m² (n = 564 ; p = 0,05). La distribution des arbres dans le peuplement n'est pas homogène, la partie nord-ouest du

site étant plus dense, et des clairières entraînent des variations dans la densité des arbres et donc du couvert.

L'étude de la régénération des ligneux a permis de dénombrer 474 plants et rejets appartenant à 11 espèces. Pour une densité de 102 individus/ha, toutes espèces confondues, *Acacia seyal* compte pour près de 83 % (tableau II), avec un fort pourcentage de rejets (75 %).

La régénération des ligneux, tant pour *Acacia seyal* que pour les espèces « secondaires », est relativement faible, et peut s'expliquer principalement par :

- la période (décembre-janvier) à laquelle les inventaires ont été réalisés ; une étude de la régénération dans ces savanes serait préférable plus tardivement au cours de la saison sèche, lorsque les plantules et rejets de la régénération acquise ainsi que ceux de l'année (dernière saison des pluies) sont bien développés ;
- le pâturage des animaux, ayant un régime de « brouteur » ou mixte, qui

apprécie généralement les pousses des Légumineuses et surtout des *Acacia* ;

- le passage des feux, même précoces aux mois d'octobre-novembre, dans un tapis herbacé localement très fourni ;
- les sujets omis par les observateurs lors de l'inventaire.

Indice de diversité

L'indice de diversité de Shannon ($I_{sh} = -\log_2 p_i$ où p_i correspond à la fréquence absolue des espèces) est souvent compris entre 1,5 et 3,5 (MAGURRAN, 1988). Dans les savanes à *Acacia seyal*, et uniquement calculé à partir des ligneux, il prend la valeur de $I_{sh} = 1,388$ mettant en évidence la faible diversité du peuplement.

Les vertisols constituent des substrats particuliers, périodiquement inondés, limitant l'installation des ligneux, et seules les espèces les mieux adaptées, comme *Acacia seyal*, peuvent les occuper.

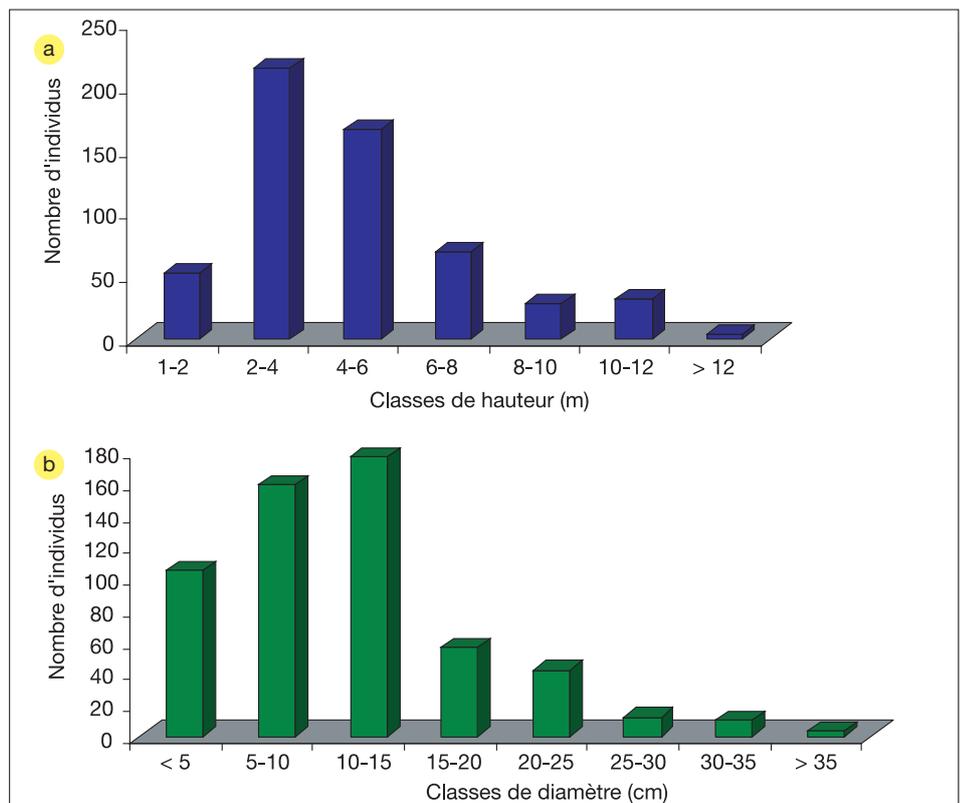


Figure 5.

Dans la savane à *Acacia seyal*, distribution des *A. seyal* (n = 564) : a, par classe de hauteur ; b, par classe de diamètre.

² Les données pour la hauteur et la circonférence ne suivant pas une distribution normale ont été transformées en *log*.

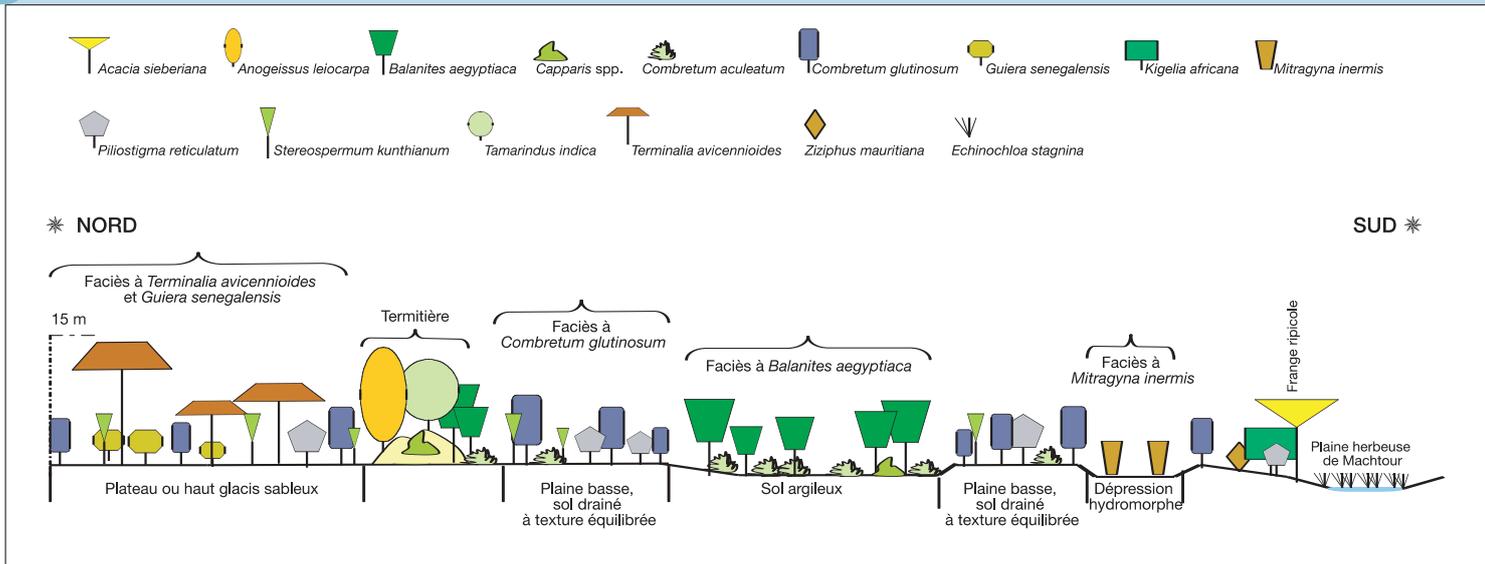


Figure 6. Représentation schématique de la savane à Combretaceae (site 2) et des différents faciès de végétation selon un transect nord-sud de 2 km.

La savane à Combretaceae

Dans la savane à Combretaceae, la strate herbacée, de densité très variable suivant les sols, est floristiquement riche et plus de 80 espèces furent recensées au cours des inventaires. Les sols les mieux drainés supportent un couvert graminéen plus ou

moins dense composé principalement par *Andropogon gayanus* associée à *A. fastigiatus*, *Hyparrhenia bagirmica*, *Pennisetum pedicellatum*, *P. polystachion*, *Loudetia togoensis*, *Eragrostis tremula* et diverses dicotylédones dont en particulier *Hibiscus asper* et *Chamaecrista mimosoides* (localement abondantes) ou *Tephrosia bracteolata*. Le peuplement ligneux est composé

de 39 espèces, totalisant 2 175 individus, dont la contribution est présentée dans le tableau III. Les familles les plus représentatives de cette formation, en nombre d'individus, sont les Combretaceae (53 %), Capparidaceae (11 %), Bignoniaceae (9,6 %), Caesalpinaceae et Balanitaceae (8,8 %) et Rubiaceae (4,3 %), qui comptent au total pour près de 87 %.

Tableau II. Distribution de la régénération par espèce et par transect dans la savane à *Acacia seyal*.

Espèce	Transect									Total	Densité (n/ha)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9		
<i>Acacia seyal</i>	57	77	31	50	11	25	31	50	52	384	82,58
<i>Acacia sieberiana</i>	0	0	0	0	0	7	5	1	6	19	4,09
<i>Capparis tomentosa</i>	4	1	0	0	3	2	3	3	0	16	3,44
<i>Combretum aculeatum</i>	1	0	0	0	3	1	5	5	1	16	3,44
<i>Boscia senegalensis</i>	0	2	2	0	1	2	1	3	1	12	2,58
<i>Cadaba farinosa</i>	0	0	0	0	1	3	2	5	1	12	2,58
<i>Balanites aegyptiaca</i>	0	1	1	1	0	2	2	0	0	7	1,51
<i>Ziziphus mauritiana</i>	1	0	0	0	1	0	0	2	0	4	0,86
<i>Piliostigma reticulatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0,43
<i>Combretum glutinosum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,22
<i>Tamarindus indica</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0,22
Total	64	81	34	51	21	42	49	71	61	474	

Huit espèces – *Combretum aculeatum*, *Stereospermum kunthianum*, *Balanites aegyptiaca*, *Piliostigma reticulatum*, *Combretum glutinosum*, *Guiera senegalensis*, *Cadaba farinosa* et *Terminalia avicennioides* – ont une contribution voisine de 82 %. *Combretum aculeatum*, le plus septentrional des *Combretum* de l'Afrique tropicale, est davantage distribué sur les sols argileux où il est fréquemment associé à *Balanites aegyptiaca*. Des ligneux comme *Combretum glutinosum* et *Stereospermum kunthianum* se retrouvent sur des sols généralement bien drainés alors que *Terminalia avicennioides* et *Guiera senegalensis* sont inféodés aux terres les plus sableuses (figure 6).

Structure du peuplement ligneux

La densité des ligneux, de 304,62 individus/ha, est beaucoup plus importante que dans la savane à *Acacia seyal* et la surface terrière rapportée à l'hectare atteint 3,26 m².

Le couvert est proche de 41 %, avec une moyenne par individu de 12,02 ± 0,93 m² (n = 2 175 ; p = 0,05). Cette savane à Combretaceae apparaît donc comme un peuplement moyennement dense et correspond à une savane arborée.

La hauteur moyenne, de 3,13 ± 0,1 m (n = 2 175 ; p = 0,05), est relativement faible et près de 82 % des individus appartiennent aux classes comprises entre 1 et 4 m (figure 7 a). Cette formation est mieux

équilibrée que celle à *Acacia seyal* avec, cependant, un déficit pour la classe 1-2 m.

Le diamètre moyen est de 6,7 ± 0,37 cm (n = 2175 ; p = 0,05), avec un peuplement relativement équilibré bien qu'une forte proportion (67,1 %) soit représentée par des individus de diamètres ≤ 5 cm (figure 7 b).

La hauteur et le diamètre moyens des ligneux sont influencés par la forte contribution spécifique d'arbustes ou de jeunes arbres comme *Combretum aculeatum* (35 %), qui est un arbuste sarmenteux, ou *Stereospermum kunthianum* (10 %), qui est une espèce héliophile, colonisatrice et souvent ren-

Tableau III.
Contribution des espèces ligneuses (Cs) recensées dans la savane à Combretaceae.

Nom scientifique	Famille	Nombre d'individus	Cs (%)	Nom scientifique	Famille	Nombre d'individus	Cs (%)
<i>Combretum aculeatum</i>	Combretaceae	754	34,67	<i>Catunaregam nilotica</i>	Rubiaceae	10	0,46
<i>Stereospermum kunthianum</i>	Bignoniaceae	208	9,56	<i>Commiphora pedunculata</i>	Burseraceae	7	0,32
<i>Balanites aegyptiaca</i>	Balanitaceae	184	8,46	<i>Leptadenia hastata**</i>	Asclepiadaceae	6	0,28
<i>Piliostigma reticulatum</i>	Caesalpiniaceae	166	7,63	<i>Acacia seyal</i>	Mimosaceae	5	0,23
<i>Combretum glutinosum</i>	Combretaceae	148	6,80	<i>Dregea rubicunda**</i>	Asclepiadaceae	5	0,23
<i>Guiera senegalensis</i>	Combretaceae	115	5,29	<i>Trikalysia okelensis</i>	Rubiaceae	5	0,23
<i>Cadaba farinosa</i>	Capparidaceae	99	4,55	<i>Dalbergia melanoxylon</i>	Fabaceae	3	0,14
<i>Terminalia avicennioides</i>	Combretaceae	96	4,41	<i>Diospyros mespiliformis</i>	Ebenaceae	3	0,14
<i>Crateva adansonii</i>	Capparidaceae	56	2,57	<i>Grewia flavescens</i>	Tiliaceae	3	0,14
<i>Feretia apodanthera</i>	Rubiaceae	46	2,11	<i>Combretum paniculatum</i>	Combretaceae	2	0,09
<i>Capparis</i> spp.*	Capparidaceae	44	2,02	<i>Dichrostachys cinerea</i>	Mimosaceae	2	0,09
<i>Lannea humilis</i>	Anacardiaceae	40	1,84	<i>Gardenia aqualla</i>	Rubiaceae	2	0,09
<i>Boscia senegalensis</i>	Capparidaceae	38	1,75	<i>Acacia nilotica</i>	Mimosaceae	1	0,05
<i>Mitragyna inermis</i>	Rubiaceae	29	1,33	<i>Albizia amara</i>	Mimosaceae	1	0,05
<i>Anogeissus leiocarpa</i>	Combretaceae	24	1,10	<i>Combretum nigricans</i>	Combretaceae	1	0,05
<i>Ziziphus mauritiana</i>	Rhamnaceae	17	0,78	<i>Grewia bicolor</i>	Tiliaceae	1	0,05
<i>Acacia sieberiana</i>	Mimosaceae	14	0,64	<i>Kigelia africana</i>	Bignoniaceae	1	0,05
<i>Tamarindus indica</i>	Caesalpiniaceae	14	0,64	<i>Lonchocarpus laxiflorus</i>	Fabaceae	1	0,05
<i>Combretum collinum</i>	Combretaceae	12	0,55	<i>Sarcocephalus latifolius</i>	Rubiaceae	1	0,05
<i>Bauhinia rufescens</i>	Caesalpiniaceae	11	0,51				
				Total		2 175	100,00

* *Capparis tomentosa* et *C. fascicularis*.

** Liane.

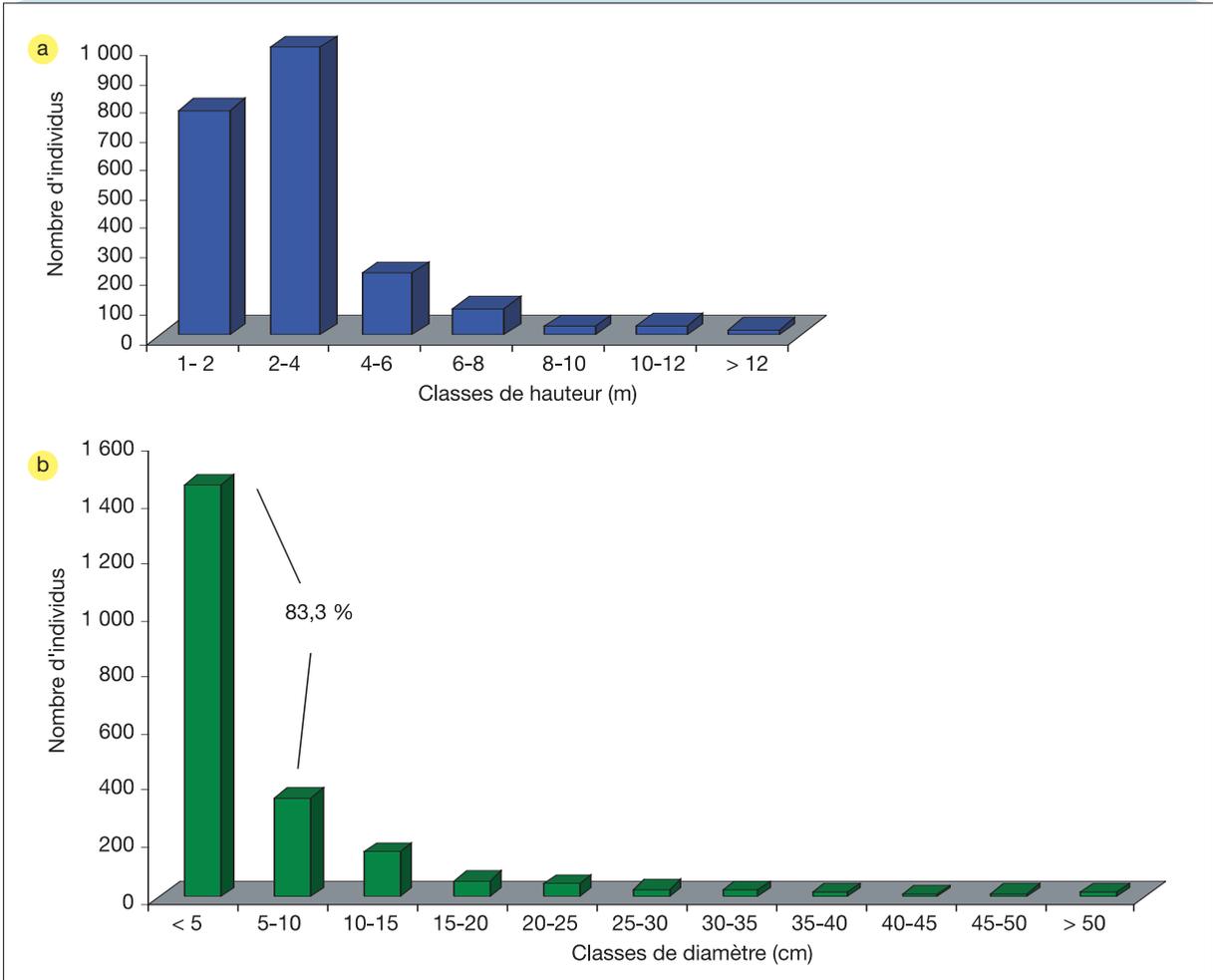


Figure 7. Dans la savane à Combretaceae, distribution des individus (n = 2 175) : a, par classe de hauteur ; b, par classe de diamètre.

contrée à l'état de jeunes individus, dont les hauteurs moyennes respectives sont de $2,88 \pm 0,12$ m (n = 754 ; p = 0,05) et $2,37 \pm 0,15$ m (n = 208 ; p = 0,05).

Il existe une corrélation positive entre le log de la hauteur et le log de la circonférence des arbres mesurés avec un coefficient r^2 égal à 47 %.

L'abondance de *Guiera senegalensis*, arbuste héliophile et indicateur de sol appauvri, confirme que cette savane fut localement mise en culture auparavant (pour la production du mil). D'autres arbustes comme *Feretia apodanthera*, *Boscia senegalensis* ou *Cadaba farinosa*, situés sur les termitières ou se développant sous le couvert des arbres et bosquets, interviennent peu dans la structure du peuplement.

L'impact du pâturage des éléphants influe également sur la structure du peuplement dans cette savane à Combretaceae. Des espèces comme *Combretum aculeatum*, *Balanites aegyptiaca*, *Combretum glutinosum*, *Piliostigma reticulatum*, *Stereospermum kunthianum* et *Terminalia avicennioides* sont particulièrement bien appréciées par les pachydermes qui reviennent souvent sur les mêmes individus au fur et à mesure de la repousse des rameaux.

Un total de 4 060 individus, répartis en 892 plants (21,98 %) et 3 168 rejets (78,02 %), a été inventorié pour la régénération représentant 35 espèces dont 14 englobent les espèces les plus fréquentes du peuplement, à l'exception de *Dichrostachys cinerea* (tableau IV). La densité de la régénéra-

tion, toutes espèces confondues, s'élève à 632 individus/ha.

Dichrostachys cinerea, un arbuste épineux qui affectionne les terrains plutôt lourds, constitue un cas particulier. Il n'intervient que pour 0,09 % dans le peuplement ligneux alors qu'il représente presque 10 % de la régénération tout en étant très localisé. Bien que cette espèce soit particulièrement robuste et souvent envahissante, le pâturage par la faune et l'impact des feux de brousse pourraient expliquer sa faible participation au sein de la strate arbustive de la savane.

Quelques autres arbustes dont *Boscia senegalensis*, *Cadaba farinosa* et *Capparis* spp. ont une place importante dans la régénération (22,2 %), alors qu'ils influent peu sur la structure du peuplement. Localisés à l'abri

Tableau IV.
Contribution des principales espèces dans le peuplement ligneux et la régénération de la savane à Combretaceae.

Espèce	Fréquence			
	Peuplement ligneux		Régénération	
	Nombre d'individus	Pourcentage	Nombre d'individus	Pourcentage
<i>Combretum aculeatum</i>	754	34,7	988	24,30
<i>Stereospermum kunthianum</i>	208	9,5	320	7,90
<i>Balanites aegyptiaca</i>	184	8,5	180	4,50
<i>Piliostigma reticulatum</i>	166	7,6	197	4,85
<i>Combretum glutinosum</i>	148	6,8	119	2,90
<i>Guiera senegalensis</i>	115	5,3	186	4,60
<i>Cadaba farinosa</i>	99	4,5	279	6,90
<i>Terminalia avicennioides</i>	96	4,4	112	2,70
<i>Crateva adansonii</i>	56	2,6	113	2,80
<i>Capparis</i> spp.	44	2,0	218	5,40
<i>Lannea humilis</i>	40	1,8	107	2,60
<i>Boscia senegalensis</i>	38	1,7	401	9,90
<i>Acacia sieberiana</i>	14	0,6	209	5,10
<i>Dichrostachys cinerea</i>	2	0,1	392	9,70
Total	1 964	90,1	2 717	94,15

Conclusion

du couvert ligneux des fourrés ou des termitières, les plants et rejets bénéficient d'une protection naturelle contre les feux de brousse. Il en est de même pour *Tamarindus indica*, *Diospyros mespiliformis*, *Feretia apodanthera* ou *Tricalysia okelensis*. Deux espèces, *Gardenia erubescens* et *Sclerocarya birrea*, non recensées lors de l'inventaire, ont été observées uniquement sous forme de régénération.

Le brûlage hétérogène ou partiel lors des feux précoces d'octobre, dans un tapis herbacé localement encore humide, permet le maintien de la régénération en place des espèces ligneuses. Les zones les plus pauvres concernent les sols argileux et compacts, caractérisés par *Balanites aegyptiaca*, sur lesquels la régénération s'installe mal.

Indice de diversité

L'indice de diversité de Shannon, égal à $I_{sh} = 3,536$, est beaucoup plus élevé que dans la savane à *Acacia seyal*. D'après DAGET (2003), quel que soit le biochore concerné, la flore d'une station (richesse floristique ou diversité α) est considérée comme « assez riche » lorsqu'elle renferme de 31 à 40 espèces. C'est donc le cas pour cette savane qui, si l'on prend en compte quelques autres espèces (*Ficus thonningii*, *F. platyphylla*, *Celtis toka*, *Tapinanthus globiferus* et *Maerua oblongifolia*) observées hors des placettes, renfermerait une flore « riche ».

Les inventaires floristiques conduits dans le parc national de Zakouma, au sein des savanes à *Acacia seyal* et des savanes à Combretaceae, ont contribué à une meilleure connaissance de la composition et de la structure des peuplements ligneux.

Si les premières se révèlent floristiquement pauvres, par une forte contribution des *Acacia*, les secondes montrent au contraire une assez forte diversité.

La densité des ligneux dans la savane à *Acacia seyal* est relativement faible, avec 120 individus/ha, alors qu'elle atteint 305 pieds/ha dans la savane à Combretaceae. La strate arborée est relativement claire dans les savanes à *Acacia seyal*, bien que certains peuplements situés sur

les limites nord du parc soient particulièrement denses et peu fréquentés par les éléphants.

Les hauteurs et diamètres moyens atteignent respectivement 4,60 m et 10 cm dans la formation à *Acacia* et 3,10 m et 6,7 cm dans celle à Combretaceae, mettant en évidence des peuplements relativement bas.

La régénération des espèces ligneuses est bonne dans la savane à Combretaceae mais apparaît faible sous les *Acacia*. Les fortes souches, desquelles émanent les repousses annuelles, confirment les traumatismes que subissent les rejets sous la dent des animaux sauvages et lors du passage des feux.

Les travaux de MAIRE (2000), CALENGE *et al.* (2002) et POILECOT *et al.* (2004 b) ont montré que les éléphants exploitent généralement les ligneux entre 0-6 m de hauteur et dans les classes de diamètre 5-25 cm. La pres-

sion d'herbivorie (broutage) due essentiellement aux pachydermes, localement importante et saisonnière dans la partie est du parc qui procure des ressources en eau à la faune au cours de la saison sèche, et l'impact des feux de brousse ont une incidence certaine sur la physionomie ainsi que sur la régénération des savanes.

Un suivi périodique, à intervalle de 3-5 ans, des placettes matérialisées sur le terrain permettra de comparer l'évolution de la physionomie des peuplements ligneux. Malgré cela, les résultats obtenus se rapportent à des échantillons de faible superficie et demeurent encore insuffisants pour avoir une image précise de la structure des différentes formations végétales à l'échelle du parc.

À la suite de ces travaux, le projet Curess a décidé de programmer des inventaires à plus grande échelle, qui couvriront l'ensemble de

l'aire protégée et grâce auxquels il sera possible de spatialiser l'utilisation des différents habitats par les éléphants et d'évaluer l'intensité des dégâts causés à la végétation en tenant compte de la distribution des ressources en eau.

Ces données contribueront à mieux cerner la stratégie mise en œuvre par les animaux dans l'exploitation des ressources et constitueront un outil indispensable pour la programmation ou la réorientation des activités de gestion du parc dans un objectif de maintien des écosystèmes dans un bon état de conservation.



Photo 6.
Boswellia papyrifera sur les pentes d'un inselberg, dans le sud-ouest du parc.
Photo N. Taloua et T. Ngui.

Références bibliographiques

- BECHIR A. B., CESAR J., 2000. Compte rendu de mission au parc national de Zakouma. Lrvz, Tchad, 25 p.
- BOUSQUET B., 1991. Parc national de Zakouma : résultats et inventaires de la faune. Projet Réhabilitation et conservation du parc national de Zakouma, n° 6.800.37.51.031, Seca/ministère de l'Environnement et du Tourisme, 27 p. et annexes.
- CALENGE C., MAILLARD D., GAILLARD J.-M., MERLOT L., PELTIER R., 2002. Elephant damage to trees of wooded savannas in Zakouma National Park, Chad. *Journal of Tropical Ecology*, 18 : 599-614.
- DAGET P., 2003. Biodiversités végétales : retour sur les concepts et les mesures. Colloque de l'Afcev-Brg sur la biodiversité végétale, novembre 2003, Troyes, France, 15 p.
- DEJACE P., 2002. Zakouma. Ministère de l'Environnement et de l'Eau/Commission européenne, 248 p.
- FAY M., MALACHIE D. N., BOULANODJI E., NDONINGA A., GUGGEMOS C., POILECOT P., 2005. Comptage aérien total de la grande faune du parc national de Zakouma. Ministère de l'Environnement et de l'Eau/Curess, Tchad, 35 p.
- GILLET H., 1969. Aspects biogéographiques du parc national de Zakouma (Tchad). Extr. de Comptes Rendus de la Société de Biogéographie, 398 : 111-123.
- LEBRUN J.-P., STORK A. L., 1991-1997. Énumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale : volume I (1991), volume II (1992), volume III (1995) et volume IV (1997). Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Suisse, 249 p.
- MALACHIE D. N., 2004. Éléments d'écologie de la population d'éléphants du parc national de Zakouma. Montpellier, France, Engref, 335 p.
- MAGURRAN A. E., 1988. Ecological diversity and its measurement. Londres, Royaume-Uni, Chapman and Hall, 179 p.
- MAIRE M., 2000. Impact actuel des éléphants sur la savane à *Acacia seyal* : parc national de Zakouma, Tchad. Fif/Engref/Commission européenne, 48 p.
- MNHN, 2000. Diversité des petits mammifères de Zakouma : rapport de la mission au parc national de Zakouma. Paris, France, Muséum national d'histoire naturelle, 10 p.
- PIAS J., BARBERY J., 1965. Cartes pédologiques de reconnaissance au 250 000^e. Feuilles du Lac Iro-Djouna. Notice explicative. Bondy, France, Orstom.
- POILECOT P., BOULANODJI E., TALOUA N., NGUI T., DJIMET B., SINGA J., 2004 a. Composition floristique et structure des peuplements ligneux : savane à *Acacia seyal* et savane à Combretaceae, parc national de Zakouma (sud-est du Tchad). N'Djamena, Tchad, projet Curess, 33 p. et annexes.
- POILECOT P., BOULANODJI E., TALOUA N., NGUI T., DJIMET B., SINGA J., 2004 b. Impact des éléphants sur les peuplements ligneux : savane à *Acacia seyal* et savane à Combretaceae, parc national de Zakouma (sud-est du Tchad). N'Djamena, Tchad, projet Curess, 38 p. et annexes.