

Rôle écologique de l'éléphant de forêt (*Loxodonta cyclotis* Matschie, 1900) en tant que disperseur et prédateur d'espèces ligneuses gabonaises"

Auteur : d'Aspremont Lynden, Marie

Promoteur(s) : Doucet, Jean-Louis; Scalbert, Morgane

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2019-2020

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/10642>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

RÔLE ÉCOLOGIQUE DE L'ÉLÉPHANT DE FORÊT (*Loxodonta cyclotis* MATSCHIE, 1900) EN TANT QUE DISPERSER ET PRÉDATEUR D'ESPÈCES LIGNEUSES GABONAISES

Marie d'Aspremont Lynden

TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE MASTER
BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS

ANNÉE ACADEMIQUE 2019-2020

Co-Promoteurs : Doucet J.-L. et Scalbert M.

"Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique¹ de Gembloux Agro-Bio Tech."

"Le présent document n'engage que son auteur."

1. Dans ce cas, l'autorité académique est représentée par le(s) promoteur(s) membre du personnel(s) enseignant de GxABT.

RÔLE ÉCOLOGIQUE DE L'ÉLÉPHANT DE FORÊT (*Loxodonta cyclotis* MATSCHIE, 1900) EN TANT QUE DISPERSER ET PRÉDATEUR D'ESPÈCES LIGNEUSES GABONAISES

Marie d'Aspremont Lynden

TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE MASTER
BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS

ANNÉE ACADEMIQUE 2019-2020

Co-Promoteurs : Doucet J.-L. et Scalbert M.

Remerciements

Ce travail marque la fin de cinq belles années d'études à Gembloux Agro-Bio Tech. Il n'aurait pu être mené à bien sans l'aide et les encouragements de nombreuses personnes que je tiens à remercier chaleureusement.

Premièrement, j'aimerais adresser mes plus sincères remerciements à mes co-promoteurs Jean-Louis Doucet et Morgane Scalbert, grâce à qui j'ai eu la chance de bénéficier d'un encadrement de qualité. Tout d'abord, merci de m'avoir permis de découvrir ces majestueuses forêts gabonaises. Votre confiance et votre soutien m'ont permis d'avancer aussi bien lorsque j'étais au Gabon que lors de mon retour en Belgique, dans cette ambiance particulière de confinement. Votre disponibilité et l'énergie positive que vous avez investies dans ce travail de fin d'étude m'ont beaucoup touchée.

Ensuite, j'aimerais de tout cœur remercier toute l'équipe de la Station d'Etude des Gorilles et Chimpanzés, en commençant par Loïc Makaga et David Lehmann. Merci Kamaïa pour ton accueil chaleureux à mon arrivée et ta bienveillance tout au long de mon séjour. Merci Tonnerre pour ta réflexion scientifique mais surtout pour tes encouragements sans pareil lors de cette fin de séjour un peu chaotique. Je pense également à Hervé Memiaghe, merci pour tes conseils, ta bonne humeur si communicative et ces nombreux moments de partage. Ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'aide des assistants de terrain de la SEGC. Je tiens plus particulièrement à remercier Arsène, Pacôme, Arthur, Mila et Joël.

Un tout grand merci à Kate Abernethy, c'est une chance inouïe que j'ai eue de pouvoir réaliser ma collecte de données dans ce coin de paradis qu'est la SEGC. Je tiens également à vous remercier pour le partage de votre expérience dans les forêts de la Lopé et pour vos conseils avisés lors de la récolte d'écorces sur le terrain.

Je remercie l'Etat Gabonais et plus particulièrement, le Centre National pour la Recherche Scientifique (CENAREST), l'Agence Nationale des Parcs Nationaux (ANPN) et l'Herbier National d'avoir permis la réalisation de cette étude au sein du Parc National de la Lopé. Un merci tout particulier à Prudence Yombiyeni et Clay Archange Boupoya pour leur grande aide dans l'organisation de cette mission.

J'aimerais ensuite remercier Marie-Laure Fauconnier pour son aide lors de la mise en place des analyses chimiques. Malgré mes lacunes en chimie, votre enthousiasme et vos nombreuses explications ont été une réelle source de motivation, merci de m'avoir fait découvrir et apprécier le monde des molécules volatiles. Les analyses chimiques n'auraient pu être réalisées sans Franck Michiels et Thomas Bertrand. Un tout grand merci à vous deux d'avoir pris le temps d'analyser mes échantillons. Je tiens également à remercier Yves Borstaux pour ses conseils en matière de statistiques.

Les frais liés aux travaux de terrain et analyses chimiques ont été couverts par le projet ELEFOR « Optimisation des services écosystémiques rendus par l'Elephant dans les concessions certifiées ».

Je remercie chaleureusement les deux bailleurs de ce projet : le PPECF (programme de promotion de l'exploitation certifiée des forêts, KfW, COMIFAC) et la PFF (Precious Forest Foundation).

Je remercie toutes les personnes du laboratoire de foresterie tropicale qui m'ont apporté un appui scientifique mais aussi administratif. Je pense à Jean-Yves Devleeschouwer, Davy Fonteyn, Félicien Tosso, Quentin Evrard, Fructueux Houghnignon et Robin Doucet. Merci pour votre aide précieuse et votre accueil au sein du labo.

Merci à Coralie (Lntkt) pour ton amitié hors du commun, ainsi qu'à Lou et Bil, venant compléter la fine équipe de survivantes tfistes! Merci à toutes les trois pour vos encouragements dans les moments de rush, les fous rires et fameux « mental breakdowns ». Votre soutien inébranlable a été une véritable source d'énergie dans laquelle j'ai grandement puisé ces derniers mois.

Pour terminer, je remercie de tout cœur ma petite famille. Papa, Maman, Valentine et Charles, merci de croire en moi et d'être si présents, enclins à écouter et partager vos conseils ou autres bêtises réconfortantes. Merci de m'avoir soutenue tout au long de cette odysée gembloutoise avec tant de bienveillance et d'amour. Vous êtes tous les quatre une réelle source d'inspiration pour moi. Val, merci pour l'enthousiasme débordant que tu as mis dans ce travail du début à la fin et pour tes nombreuses relectures, you're my hero!

Résumé

Contexte Les forêts tropicales du bassin du Congo sont aujourd'hui sujettes à de nombreuses pressions de natures diverses rendant incertain l'avenir de ces écosystèmes complexes. La défaunation, résultat de l'impact des activités humaines sur les populations animales, se traduit par des effets en cascade aboutissant à l'existence d'« empty forests ». Il est dès lors essentiel d'étudier les interactions faune-flore afin d'améliorer la compréhension globale sur la dynamique de ces forêts. Dans ce contexte, cette étude a pour but d'enrichir les connaissances sur les interactions de l'éléphant de forêt avec différentes espèces ligneuses.

Objectifs Les objectifs de ce travail sont : i) quantifier l'importance de l'éléphant dans le processus de dispersion d'essences à haute valeur commerciale ou patrimoniale, ii) caractériser les processus de prédation et de dispersion secondaire survenant lors de la consommation de graines dans les fèces d'éléphants, et iii) identifier les profils d'odeurs d'écorces appréciées par les éléphants et d'éventuelles molécules attractives.

Localisation Parc National de la Lopé ; centre du Gabon. La zone d'étude se trouve dans le nord du parc, composé d'une mosaïque de forêts-savanes.

Méthodes Afin de répondre aux deux premiers objectifs, des caméras-pièges ont été disposés i) aux pieds de semenciers de *Detarium macrocarpum* et de *Bobgunnia fistuloides* afin d'identifier le cortège d'espèces impliquées dans la dispersion des fruits de ces essences, ii) en visant des fèces d'éléphants afin d'identifier les éventuels disperseurs secondaires et prédateurs des graines présentes dans celles-ci. Pour répondre au troisième objectif, des échantillons d'écorce de huit essences appréciées par les éléphants ont été récoltés et analysés en laboratoire afin d'y identifier les composés volatils.

Résultats De nombreuses espèces ont été observées autour des semenciers étudiés, l'éléphant est le principal disperseur de ces deux essences. Cependant, le céphalophe à dos jaune (*Cephalophus silvicultor*) consomme également les fruits de *D. macrocarpum* et le céphalophe de Peters (*Cephalophus callipygus*) ceux de *B. fistuloides*. Sur les 18 crottes observées, des mandrills (*Mandrillus sphinx*) et potamochères (*Potamochoerus porcus*) en fouillent respectivement 11 et 7. Ceux-ci agissent comme prédateurs des graines. Finalement, 85 composés volatils ont été identifiés dans les huit échantillons, dont six sont retrouvés systématiquement dans chaque essence : le beta-pinène, l'éthanol, l'éthylbenzène, le limonène, le p-xylène et le toluène.

Conclusions Au vu de l'importance qu'occupe l'éléphant au sein du cortège de disperseurs de *D. macrocarpum* et *B. fistuloides*, sa disparition entrainerait un déséquilibre majeur des populations de ces essences. Cette étude suggère que les fèces d'éléphants constituent une source de nourriture récurrente pour des mandrills et potamochères agissant comme prédateurs des graines dispersées. Ces processus secondaires réduisent l'efficacité de l'éléphant comme disperseur mais ne l'anéantissent pas. L'analyse des profils d'odeurs des essences écorcées révèle une grande variabilité entre les essences. Des études complémentaires seraient nécessaires pour caractériser de façon certaine le rôle des composés volatils dans la sélection d'aliments par l'éléphant.

Mots-clés Forêts tropicales, Afrique centrale, Gabon, éléphant de forêt, *Detarium macrocarpum*, *Bobgunnia fistuloides*, *Baillonella toxisperma*, dispersion, défaunation, piège photographique, fèces, écorcement, odeurs, molécules volatiles.

Abstract

Context Tropical moist forests of the Congo Basin are today subject to numerous pressures of various kinds, making their future uncertain. Defaunation, which is the result of the impact of human activities on animal populations, has cascading effects leading to the existence of "empty forests". It is therefore essential to study the fauna-flora interactions in order to improve the global understanding of the long-term dynamics of tropical forests. In this context, the aim of this study is to increase knowledge on the interactions between the forest elephant and high-value woody species.

Objectives The objectives of this study are : i) to quantify the importance of the elephant in the process of dispersal of species with high commercial or heritage value, ii) to characterize the predation and secondary dispersal processes occurring during the consumption of seeds in elephant dung, iii) to identify the bark odor profiles appreciated by elephants and possible attractive molecules.

Location Lopé National Park ; central Gabon. The study area is located in the north of the park, composed of a mosaic of forest-savanna.

Méthodes In order to meet the first two objectives, camera-traps were placed i) at the feet of seed trees of *Detarium macrocarpum* and *Bobgunnia fistuloides* in order to identify the species involved in the dispersal of their seeds, ii) targeting elephant faeces in order to identify possible secondary dispersers and predators of the seeds present in these faeces. To meet the third objective, bark samples from eight species appreciated by elephants were collected and analysed in the laboratory to identify volatile compounds.

Résultats Numerous mammals species were observed around the targeted seed trees, and the elephant was the main disperser of these two species. However, the yellow-backed duiker (*Cephalophus silvicultor*) also consumed the fruits of *D. macrocarpum* and the Peters' duiker (*Cephalophus callipygus*) consumed those of *B. fistuloides*. Of the 18 dungs observed, mandrills (*Mandrillus sphinx*) and bushpigs (*Potamochoerus porcus*) excavated 11 and 7, respectively. They acted as seed predators. Finally, a total of 85 volatile compounds were identified in the eight samples, six of which were systematically found in each species : beta-pinene, ethanol, ethylbenzene, limonene, p-xylene and toluene.

Conclusions In view of the importance of the elephant in the dispersal procession of *D. macrocarpum* and *B. fistuloides*, its disappearance would lead to a major disturbance in the population dynamics of these species. This study suggests that elephant dung are a recurrent food source for mandrills and bushpigs. These secondary processes reduce the effectiveness of the elephant as a disperser but do not annihilate it. Analysis of the odor profiles of debarked tree species revealed a high variability between species. Further studies are needed to characterize with certainty the role of volatile compounds in elephant food selection.

Mots-clés Tropical forests, Central Africa, Gabon, forest elephant, *Detarium macrocarpum*, *Bobgunnia fistuloides*, *Baillonella toxisperma*, dispersal, defaunation, camera trap, dung, seed predation, barking, VOC.

Table des matières

| | |
|--|-------------|
| Remerciements | ii |
| Résumé | iii |
| Abstract | iv |
| Liste des figures | vii |
| Liste des figures | viii |
| Liste des tableaux | ix |
| 1 Introduction | 1 |
| 1.1 Contexte général | 1 |
| 1.2 L'éléphant de forêt, une espèce clé de voûte en déclin | 3 |
| 1.3 Interactions bénéfiques : frugivorie et dispersion | 4 |
| 1.4 Consommation post-dispersion | 5 |
| 1.5 Dispersion versus prédation | 6 |
| 1.6 Des molécules impliquées dans l'attraction ou la répulsion des éléphants | 7 |
| 1.7 Objectifs | 9 |
| 2 Matériel et méthode | 10 |
| 2.1 Site d'étude | 10 |
| 2.1.1 Localisation, climat et topographie | 10 |
| 2.1.2 Végétation | 11 |
| 2.1.3 Faune | 13 |
| 2.1.4 Zonage | 13 |
| 2.2 Espèces végétales étudiées | 13 |
| 2.3 Méthodes | 17 |
| 2.3.1 Évaluation l'importance de l'éléphant dans la dispersion d'essences à haute valeur (objectif 1) | 17 |
| 2.3.2 Caractérisation des processus de prédation et de dispersion secondaire (objectif 2) | 19 |
| 2.3.3 Identification des molécules volatiles attractives dans les écorces (objectif 3) | 19 |
| 2.4 Analyse | 20 |
| 2.4.1 Évaluation l'importance de l'éléphant dans la dispersion d'essences à haute valeur (objectif 1) | 20 |
| 2.4.2 Caractérisation des processus de prédation et de dispersion secondaire (objectif 2) | 22 |
| 2.4.3 Identification des molécules volatiles attractives dans les écorces (objectif 3) | 22 |

| | |
|--|-----------|
| 3 Résultats | 25 |
| 3.1 Quantification de la dispersion d'essences d'intérêt patrimonial par l'éléphant de forêt . . . | 25 |
| 3.1.1 Consommateurs des fruits de <i>D. macrocarpum</i> | 25 |
| 3.1.2 Consommateurs des fruits de <i>B. fistuloides</i> | 28 |
| 3.1.3 Graines retrouvées dans les crottes d'éléphant | 30 |
| 3.2 Quantification des processus de prédation et de dispersion secondaires | 31 |
| 3.2.1 Espèces observées | 31 |
| 3.2.2 Comportements observés | 32 |
| 3.3 Identification des molécules volatiles attractives dans les écorces | 35 |
| 4 Discussion | 38 |
| 4.1 Rôle de l'éléphant de forêt dans la dispersion d'espèces à haute valeur patrimoniale | 38 |
| 4.1.1 Consommateurs des fruits de <i>D. macrocarpum</i> et de <i>B. fistuloides</i> | 38 |
| 4.1.2 Consommateurs potentiels | 43 |
| 4.1.3 Limites de l'étude | 43 |
| 4.2 Caractérisation des processus secondaires à la dispersion | 45 |
| 4.2.1 Mandrill | 46 |
| 4.2.2 Potamochère | 48 |
| 4.2.3 Autres espèces | 49 |
| 4.2.4 Réévaluation du rôle de l'éléphant | 50 |
| 4.3 Identification des molécules volatiles attractives dans les écorces | 52 |
| 4.3.1 Variabilité des profils d'odeurs | 52 |
| 4.3.2 Molécules communes aux essences appréciées par l'éléphant | 52 |
| 4.3.3 Perspectives | 54 |
| 5 Conclusion | 56 |
| Bibliographie | 58 |
| 6 Annexes | 75 |
| A Schéma du dispositif HS-SPME | 75 |
| B Comportements observés sur les caméras visant des fèces d'éléphants | 76 |
| C Évolution dans le temps des fouilles de mandrills et potamochères | 77 |
| D Résultats des GC-MS | 78 |

Liste des figures

| | | |
|----|---|----|
| 1 | Localisation du Parc National de la Lopé et de la SEGC (Fourrier, 2013) | 10 |
| 2 | Variabilité saisonnière (A) des précipitations journalières (1984-2018)) et de (B et C) la température en forêt (1984-2018) et en savane (2002-2018) à la SEGC, dans le PN Lopé, au Gabon. Les fines lignes grises indiquent les valeurs moyennes journalières, les fines lignes noires les moyennes sur 7 jours et les lignes noires plus épaisses, les moyennes mensuelles. Le changement de saison est marqué par les pointillés verticaux (Bush et al., 2020) | 11 |
| 3 | Graine de A) <i>Detarium macrocarpum</i> , B) <i>Baillonella toxisperma</i> , C) <i>Bobgunnia fistuloides</i> © M. d'Aspremont | 18 |
| 4 | Consommation des fruits de <i>Detarium macrocarpum</i> par A) l'éléphant de forêt, B) le céphalophe à dos jaune et C) le guib harnaché. | 26 |
| 5 | Observations cumulées des visites avec consommation, d'éléphants de forêt et de céphalophes à dos jaune au pied des deux <i>Detarium macrocarpum</i> | 26 |
| 6 | Consommation des fruits de <i>B. fistuloides</i> par A) l'éléphant de forêt et B) le céphalophe de Peters. | 29 |
| 7 | Observations cumulées des visites avec consommations, des éléphants de forêt et des céphalophes à dos jaune au pied de <i>Bobgunnia fistuloides</i> . La courbe verte suit la courbe orange sur les huit premiers jours. | 29 |
| 8 | Nombre total d'observations de chaque espèce. | 31 |
| 9 | Photos issues des caméras-pièges montrant un éléphant (A), un céphalophe à dos jaune (B) et une mangouste (C) reniflant des fèces, D) un céphalophe bleu mangeant un champignon sur une crotte, E) un céphalophe de Peters frottant ses glandes sur la crotte ainsi que F) un potamochère et G) un mandrill fouillant des crottes. | 34 |
| 10 | Quantités exprimées en pourcentage par essence des molécules communes à tous les échantillons | 35 |
| 11 | Représentation graphique des valeurs propres de l'ACP | 36 |
| 12 | Représentation graphique des individus dans le premier plan factoriel. Les couleurs représentent les ampleurs d'écorcement observées, exprimées en pourcentage de circonférence. | 37 |
| 13 | Cercle des corrélations du premier plan factoriel. Encadrés en rouge, les six molécules communes aux huit essences. | 37 |
| 14 | Deux plantules de <i>Detarium macrocarpum</i> se développant dans une crotte d'éléphant à proximité d'une saline © JL. Doucet | 40 |
| 15 | Jeunes plants de <i>Bobgunnia fistuloides</i> (en haut et à gauche) se développant dans une ancienne crotte d'éléphant © JL.Doucet. | 41 |

- 16 Cycle de vie des plantes. Encadrés en pointillés rouges, les processus analysés dans le premier objectif de cette étude, et en trait plein, dans le deuxième objectif. (Fourrier, 2013) adapté de (Wang and Smith, 2002). 45
- 17 Mandrill mâle, croquant dans une graine de *Detarium macrocarpum* trouvée dans une crotte, photo prise par caméra-piège. 47
- 18 Photos issues des caméras-pièges montrant A) un rongeur indéterminé (Muridae sp.), B) une pintade noire et C) un francolin en train de marcher sur des fèces d'éléphant. 50

Liste des tableaux

| | | |
|---|---|----|
| 1 | Comportements observés lors de l'étude de la dispersion de <i>D. macrocarpum</i> et <i>B. fistuloides</i> | 20 |
| 2 | Comportements observés lors de l'étude sur les consommateurs de graines dans les fèces d'éléphants | 22 |
| 3 | Comportements observés au pied des deux <i>Detarium macrocarpum</i> , avec NI = Aucune interaction, INC = Interaction sans contact, CP= Consommation de pulpe, Cin = Consommation de fruits entiers dans le tas, Cout = Consommation de fruits entiers hors du tas, Ncons = Nombre de visites avec consommation (Cin+Cout), Nobs = Nombre total de visites. | 25 |
| 4 | Espèces observées au pied de deux <i>Detarium macrocarpum</i> . Nobs = Nombre total d'observations, Nind = Nombre moyen d'individus par observation, Nobs.cons = Nombre d'observations pendant lesquelles des individus ont consommé des fruits entiers, D.cons = Durée moyenne des observations de consommation en minutes, Fréq conso = Fréquence de consommation (Nobs.cons/Nobs), ISC = Index of Seed Consumption, J = Jour, N = Nuit, SD = Standard deviation. | 27 |
| 5 | Comportements observés au pied de <i>Bobgunnia fistuloides</i> , avec NI = Aucune interaction, INC = Interaction sans contact, CP, consommation de pulpe, Cin = Consommation de fruits entiers dans le tas, Cout = Consommation de fruits entiers hors du tas, Ncons = Nombre de visites avec consommation (Cin+Cout), Nobs = Nombre total de visites. | 28 |
| 6 | Espèces observées au pied d'un <i>Bobgunnia fistuloides</i> . Nobs = Nombre total d'observations, Nind = Nombre moyen d'individus par observation, Nobs.cons = Nombre d'observations pendant lesquelles des individus ont consommé des fruits entiers, D.cons = Durée moyenne des observations de consommation en minutes, Fréq conso = Fréquence de consommation (Nobs.cons/Nobs), ISC = Index of Seed Consumption, SD = Standard deviation. | 30 |
| 7 | Comportements observés dans chaque habitat (description des habitats au point 2.1.2) avec : Nsp = nombre d'espèces observées, Ncf = Nombre de crottes fouillées, Nobs = Nombre total d'observations, NI = aucune interaction, INC = interaction sans contact, T = marquage de territoire, CS = consommation en surface, F = Nombre d'observations avec fouille. | 32 |
| 8 | Comportements des espèces montrant un intérêt pour les crottes, avec NI = Aucune interaction, INC = Interaction sans contact, T = Marque son territoire sur la crotte, CS = Consomme des champignons à la surface de la crotte, F = Fouille, Nobs = Nombre total de visites. | 33 |

9 Espèces fouillant les crottes, avec Nobs= Nombre total d'observations, F = Nombre de visites avec fouille, Freq.F= Fréquence de fouille, D.F = Durée moyenne de fouille, NcF = Nombre de crottes fouillées, Nind = Nombre moyen d'individus par groupe (Abernethy et al., 2002; White, 1994b), SD = Standard Deviation. 33

Liste des abréviations

| | |
|------------------|--|
| <i>CAR</i> | Carboxen |
| <i>DVB</i> | Divinylbenzene |
| <i>GC</i> | Gaz chromatograph |
| <i>HS – SPME</i> | Headspace - Solid Phase Microextraction |
| <i>PCA</i> | Analyse en Composantes Principales |
| <i>PDMS</i> | Polydimethylsiloxane |
| <i>PNLopé</i> | Parc National de La Lopé |
| <i>SEGC</i> | Station d'Etude des Gorilles et Chimpanzés |
| <i>VOCs</i> | Composés organiques volatils |

1 Introduction

1.1 Contexte général

Les forêts du bassin du Congo, en Afrique centrale, forment le second plus grand écosystème forestier tropical au monde après l'Amazonie (de Wasseige et al., 2012). Couvrant plus de 180 millions d'hectares, ce massif s'étend sur six pays : le Cameroun, la République du Congo, le Gabon, la Guinée équatoriale, la République centrafricaine et la République démocratique du Congo. Les forêts du bassin du Congo représentent 20% des forêts tropicales subsistant à ce jour (Doumengué et al., 2001) et sont unanimement reconnues pour leur biodiversité exceptionnelle (Gillet, 2013).

La biodiversité impacte la régulation de processus écologiques essentiels à la stabilité des écosystèmes, tels que les cycles du carbone, de l'eau et des nutriments (Cardinale et al., 2012; Bele et al., 2015). L'érosion de la biodiversité n'implique donc pas seulement la disparition d'un patrimoine naturel mais provoque automatiquement la modification des fonctions écosystémiques et par conséquent, les biens et services qui en découlent (Cardinale et al., 2012). Or, bien que la biodiversité soit d'une importance capitale pour l'être humain et son bien-être, les activités anthropiques constituent le principal facteur de son déclin (Megevand, 2013). Les pressions proviennent principalement du développement économique et d'un important accroissement démographique Gillet et al. (2016). La déforestation, l'expansion des terres agricoles, les pratiques non durables d'exploitation du bois et le développement des activités d'extraction (mines, pétrole) ainsi que des infrastructures qui en découlent sont autant de facteurs qui ont entraîné l'érosion de la biodiversité. Barnosky et al. (2011) estiment que ces activités auraient contribué à altérer 50% des écosystèmes sur terre.

Le massif du bassin du Congo fait partie des zones forestières les mieux préservées de la planète avec des taux de déforestation parmi les plus faibles du globe (Gillet et al., 2016). Ces forêts ont bénéficié jusqu'à présent d'une protection « passive ». En effet, la faible pression démographique, le manque d'infrastructures, mais aussi l'instabilité politique, les conflits chroniques et la mauvaise gouvernance caractérisant cette région, ont freiné le développement économique et contribué à ralentir les processus de déforestation et de dégradation (Megevand, 2013; Gillet et al., 2016).

La perte de biodiversité est considérée comme relativement faible dans le bassin du Congo en comparaison avec les autres massifs forestiers tropicaux (de Wasseige et al., 2014). Cependant, les processus de déforestation et dégradation n'ont cessé de s'accélérer au cours des dernières années (Megevand, 2013) et les forêts d'Afrique centrale ne sont pas épargnées. Le taux annuel de déforestation dans le bassin du Congo est passé de 0.13% dans les années 1900 à 2000 à 0.26% dans la période de 2000 à 2005 (Ernst et al., 2013).

Les perturbations anthropiques ont des conséquences dévastatrices sur la faune et la flore des écosystèmes tropicaux. La défaunation résulte de l'impact des activités humaines sur les populations animales et se traduit par des effets en cascade (Dirzo and Miranda, 1990). Le déclin rapide des populations animales dans les forêts tropicales peut engendrer des « empty forests », peu impactées structurellement mais dépourvues de grands mammifères (Redford, 1992). La cascade de répercussions provoquée par la disparition de la faune entraîne une déstabilisation majeure de la biodiversité, des processus écologiques et du fonctionnement des écosystèmes (Dirzo et al., 2014). Bien que toutes les espèces soient impactées, Dirzo et al. (2014) ont mis en évidence une corrélation entre la taille de l'espèce, son risque d'extinction et l'impact que sa disparition aurait sur l'environnement. Le rôle des grandes espèces au sein des écosystèmes ne peut être complètement compensé par les individus plus petits. Par exemple, les grands animaux ayant de vastes domaines vitaux, occupent une fonction essentielle dans la connectivité et la gestion des flux d'énergie entre les écosystèmes. Cette fonction ne pourrait être remplacée par des individus de plus petite taille (McCauley et al., 2012).

En forêt tropicale, nombreuses sont les espèces végétales dont la dispersion des graines repose sur des interactions avec une ou plusieurs espèces animales (Stoner et al., 2007). La dispersion des graines étant un processus crucial pour le maintien de la diversité végétale, la disparition des populations animales constitue une menace considérable pour la survie d'un grand nombre d'espèces (Sekar et al., 2016). Les préoccupations sont d'autant plus sérieuses pour les plantes dispersées par les animaux de grande taille, connus pour être particulièrement efficaces dans ce processus, mais qui sont les premières espèces touchées par la défaunation (Dirzo et al., 2014). De fait, ils consomment des quantités de graines plus importantes, provenant d'une large variété d'espèces, qu'ils dispersent sur des distances plus grandes (Tchamba and Seme, 1993; Campos-Arceiz and Blake, 2011). Un exemple de mutualisme obligatoire est celui existant entre *Balanites wilsoniana* et l'éléphant de forêt (*Loxodonta cyclotis* Matschie, 1900), unique disperseur de cette essence. Si l'éléphant venait à disparaître, *Balanites wilsoniana* pourrait être menacé (Chapman et al., 1992; Cochrane, 2003; Babweteera et al., 2007). L'éléphant de forêt illustre parfaitement l'importance des interactions faune-flore en forêt tropicale.

L'éléphant de forêt illustre parfaitement l'importance des interactions faune-flore en forêt tropicale. Grand herbivore généraliste, il occupe une place prépondérante dans la biomasse totale de vertébrés (White, 1994a) et joue un rôle capital dans la régulation des processus écologiques (Campos-Arceiz and Blake, 2011).

1.2 L'éléphant de forêt, une espèce clé de voûte en déclin

L'éléphant est le plus grand animal terrestre et l'une des dernières espèce de mégafaune encore représentée (Beaune et al., 2013), c'est-à-dire excédant les 1000 kg (Bond, 1994). Il existe une espèce asiatique, l'éléphant d'Asie (*Elephas maximus* Linnaeus 1758) et deux espèces africaines, l'éléphant de savane (*Loxodonta africana* Blumenbach, 1797) et l'éléphant de forêt (*Loxodonta cyclotis* Matschie, 1900) (Eggert et al., 2008).

Les activités anthropiques ont sévèrement impacté la distribution et l'abondance des éléphants dans le monde entier. Cependant, les populations d'éléphants de forêt auraient subi un déclin le plus rapide (Underwood et al., 2013). Une réduction de 62% du nombre d'éléphants de forêt en Afrique centrale a été enregistrée entre 2002 et 2011 (Maisels et al., 2013). Les causes principales de cet important déclin sont un braconnage intensif ainsi que la perte et la fragmentation des habitats (Peres, 2001; Pimm et al., 2007). Ces pressions ont un effet disproportionné sur les grands mammifères (Babweteera et al., 2007). Outre son effet direct sur la densité des populations d'éléphants, le braconnage entraîne des modifications comportementales chez les individus restants, perturbant l'organisation sociale et l'utilisation du milieu. Les éléphants sont particulièrement désavantagés par : leur grande attractivité pour les braconniers en quête d'ivoire, leurs faibles taux de reproduction (Bodmer et al., 1997), et leur besoin en grands habitats continus (Laidlaw, 2000; Blake and Hedges, 2004).

L'éléphant est l'exemple par excellence d'une espèce clé-de-voûte jouant un rôle majeur sur la persistance de nombreuses espèces (Western, 1989; Bond, 1994; Power et al., 1996). Ce grand herbivore est connu pour avoir des besoins nutritionnels importants, tant en quantité qu'en qualité (White et al., 1993; Blake et al., 2009). Les conséquences de ce comportement alimentaire sur l'écosystème sont considérables. Les éléphants de forêt, ingénieurs de l'écosystème, contrôlent directement et indirectement la disponibilité des ressources pour les autres organismes, et redistribuent les nutriments dans le milieu en le modifiant physiquement. Les réseaux de sentiers et les clairières qu'ils créent et maintiennent dans le paysage forestier, profitent également à de nombreuses autres espèces (Blake and Inkamba-Nkulu, 2004). L'ouverture de la végétation permet aux espèces végétales exigeantes en lumière et à croissance rapide de se régénérer (Yumoto et al., 1995). Ces disperseurs sont considérés comme de véritables mégajardiniers (Campos-Arceiz and Blake, 2011). Les éléphants modèlent les communautés végétales et influencent la composition et la structure des forêts tropicales qu'ils habitent (Poulsen et al., 2018). Par conséquent, ils interviennent dans de nombreux processus écologiques pouvant être classés en deux catégories : d'une part l'herbivorie et la prédation des graines et d'autre part la dispersion des graines (Redford, 1992).

1.3 Interactions bénéfiques : frugivorie et dispersion

Des études sur la frugivorie et le rôle des frugivores en tant que disperseurs de graines dans les forêts tropicales, indiquent que l'éléphant de forêt constitue un disperseur fondamental des forêts tropicales africaines (Alexandre, 1978; Merz, 1981; Short, 1983; Gautier-Hion et al., 1985; Feer, 1995; Campos-Arceiz and Blake, 2011). La difficulté de faire des observations directes sur les éléphants a incité la majorité des chercheurs à s'intéresser au contenu des crottes pour analyser leur régime alimentaire. Selon Beaune et al. (2013), plus de 350 espèces végétales appartenant à près de 250 genres et 65 familles seraient dispersées par les éléphants de forêt.

Ceux-ci dispersent les fruits d'essences forestières à même de leur procurer une récompense directe (Babweteera et al., 2007). Le « syndrome mégafaunal » a été décrit par Guimarães et al. (2008) comme un phénomène d'adaptation des espèces végétales afin de rendre leurs fruits plus attractifs aux grands frugivores et ainsi favoriser l'endozoochorie². Les fruits produits sont typiquement charnus (Hämäläinen et al., 2017), de grande taille et donc bruyants lors de leur atterrissage au sol (Yumoto et al., 1995). Ils présentent généralement une coloration discrète à maturité, réduisant ainsi la consommation par les singes et les oiseaux (Yumoto et al., 1995), et dégagent de fortes odeurs (Feer, 1995; Maurois et al., 1997; Guimarães et al., 2008; Campos-Arceiz and Blake, 2011; Beaune et al., 2013). Ces caractéristiques permettraient aux éléphants de percevoir voire prédire où et quand les fruits sont disponibles (White and Abernethy, 1996; Campos-Arceiz and Blake, 2011).

Une dispersion des graines par l'éléphant engendre plusieurs bénéfices. En effet, le passage par le tractus digestif bénéficie à de nombreuses espèces. Des études ont comparé des graines ayant été digérées par des éléphants et des graines non avalées (Feer, 1995; Yumoto et al., 1995; Cochrane, 2003; Nchanji and Plumptre, 2003). Les graines ayant circulé dans le système digestif montraient un temps de germination moyen inférieur, une croissance initiale plus rapide ainsi que des taux de survie des plantules améliorés en comparaison avec les graines non digérées. Ces paramètres favorables seraient expliqués tant par l'effet du passage dans le système digestif que par l'environnement créé lors du dépôt des fèces.

La mastication et la digestion font interagir la graine avec de nombreuses enzymes et acides gastriques. Ces processus ont pour effet de déperméabiliser les graines et de ramollir leur enveloppe protectrice (Feer, 1995; Yumoto et al., 1995). En outre, la chaleur subie par la graine lors de son séjour dans le système digestif de l'éléphant contribue également à affaiblir les téguments afin que l'embryon puisse germer (Nchanji and Plumptre, 2003).

2. L'endozoochorie est un mode de dispersion des graines par lequel les vertébrés ingèrent les fruits et régurgitent ou défèquent les graines indemnes (Vander Wall and Longland, 2004).

De plus, les excréments constituent un milieu riche en nutriments propice à une croissance optimale des plantules (Nchanji and Plumptre, 2003). Les taux de germination et de croissance sont significativement plus élevés pour les graines retrouvées dans des fèces par rapport aux graines à même le sol et ce, qu'elles aient été digérées ou non (Nchanji and Plumptre, 2003). De plus, les excréments constituent une barrière à la prédation des graines par d'autres espèces animales (Rios and Pacheco, 2006). Cependant, l'agrégation des graines dans les crottes d'éléphant peut également aboutir à la mort des plantules à cause de la compétition engendrée entre celles-ci, se développant trop proches les unes des autres (Sallabanks and Courtney, 1992).

Les éléphants voyagent sur des distances plus grandes que la plupart des autres disperseurs (Sekar et al., 2016). Il en résulte un mutualisme déterminant pour la dynamique de populations végétales et la structure des communautés (Cain et al., 2000). Selon le modèle de Janzen Connell, l'éloignement de la graine du pied mère augmente ses chances de survie. Blake et al. (2009) ont montré des distances de dispersion par les éléphants dépassant le kilomètre dans 88% des cas et pouvant atteindre jusqu'à 57 km de l'arbre parent. Ainsi, les éléphants permettent aux graines d'échapper à la compétition et à la prédation sous le pied mère. De plus, en se déplaçant les éléphants ouvrent la végétation en créant des sentiers et des clairières (Blake and Inkamba-Nkulu, 2004). Les fèces auront de grandes chances de se situer dans un environnement ouvert et lumineux, propice au développement d'espèces héliophiles.

1.4 Consommation post-dispersion

Bien que la dispersion par les éléphants soit pour de nombreuses espèces un réel atout, des recherches ont montré que la survie d'une graine ne dépend pas uniquement du premier agent de dispersion. Son destin sera également défini par de nombreux facteurs abiotiques et biotiques tels que les conditions environnementales (Magliocca et al., 2003) ou la consommation des graines post-dispersion (Forget, 1993; Dudley, 2000; Ozinga et al., 2004; Hämäläinen et al., 2017).

Les phénomènes de prédation post-dispersion et de dispersion secondaire sont largement répandus mais demeurent à ce jour peu étudiés (Janzen, 1986; Sallabanks and Courtney, 1992; Rios and Pacheco, 2006; Midgley et al., 2012). L'odeur dégagée par les crottes peut avertir de nombreux individus, vertébrés ou invertébrés, d'une concentration de graines. Les espèces intéressées par le contenu des crottes sont variées. Parmi celles-ci des potamochères, sitatungas et divers rongeurs ont été observés en train de fouiller et piocher des graines à même les excréments des éléphants mais aussi des singes et des oiseaux (Cochrane, 2003; Magliocca et al., 2003; Midgley et al., 2012). Ces activités peuvent aboutir à une destruction des graines lorsqu'elles sont croquées par l'individu mais peuvent aussi favoriser leur survie dans le cas où elles sont avalées intactes et dispersées une seconde

fois. Ce mode de dispersion, appelé diplochorie, résulte d'une combinaison de deux phases distinctes de dispersion réalisées par deux agents différents (Vander Wall and Longland, 2004). La première phase permettra généralement à la graine d'échapper à la haute mortalité autour du pied mère. La seconde phase peut transporter la graine dans un microsite plus propice au développement du plant, notamment en réduisant la compétition. Un exemple typique est celui des rongeurs connus pour collecter les graines déféquées ou régurgitées par des plus grands vertébrés. Certains individus mangeront les graines sur place tandis que d'autres, amasseurs compulsifs, iront les cacher pour former des réserves (Vander Wall and Longland, 2004; Midgley et al., 2012). Les graines, riches en lipides, très énergétiques, intéressent les petits animaux souvent plus sélectifs (Dudley, 2000).

1.5 Dispersion versus prédation

Les interactions entre l'éléphant et son environnement ne sont pas que bénéfiques pour ce dernier. Leur taille imposante, les distances qu'ils parcourent et leur comportement alimentaire ont également des conséquences destructrices sur la végétation environnante (Höft and Höft, 1995). Une augmentation locale de leur population, souvent induite par des facteurs anthropiques, provoque d'importantes répercussions sur l'écosystème (Derham et al., 2016).

En effet, les dégâts d'herbivorie des éléphants ont un effet destructeur sur la végétation et peuvent entraîner la mort d'arbres de grandes dimensions, peu sensibles aux autres espèces animales (Poulsen et al., 2018). Sur les sentiers d'éléphants, les dommages aux arbres sont omniprésents. Quelles que soient leurs dimensions, peu de tiges sont épargnées (White, 1994a). Les éléphants endommagent les arbres de différentes façons. Ils cassent les branches, arrachent l'écorce ou les déracinent (Rode et al., 2006), bien que ce dernier procédé soit moins commun dans les forêts tropicales (Terborgh et al., 2016). Les écorces constituent une grande partie de leur régime alimentaire (White et al., 1993). Afin de se nourrir, ils utilisent leurs défenses pour entailler l'écorce et ensuite leur trompe afin d'en arracher des lanières fibreuses (Vesey-fitzgerald, 2018). La mort de l'arbre est rarement due directement à la blessure provoquée par l'éléphant mais bien à l'exposition du tronc à des agressions extérieures (Sheil and Salim, 2004). En effet, l'écorce joue un rôle de protection essentiel et une fois dépouillé de celle-ci, l'arbre devient vulnérable à une multitude de facteurs abiotiques et biotiques tels que le feu, l'eau, la chaleur, les parasites et les pathogènes (Malan and van Wyk, 1993).

En se déplaçant, les éléphants créent et entretiennent des sentiers pouvant atteindre plusieurs mètres de larges sur des dizaines de kilomètres de long. Sur ceux-ci, les plantules subissent un piétinement répété qui les empêchent de se développer (Blake and Inkamba-Nkulu, 2004). Dans les trouées créées par la chute d'arbres, les éléphants se nourrissent également de la régénération en sélectionnant préférentiellement des essences appétantes (Höft and Höft, 1995). Ce comportement

sélectif intervient quel que soit le stade végétatif. Les essences forestières toxiques, de mauvais goût ou présentant des épines auront un effet répulsif et sont davantage épargnées (Bryant et al., 1992; Sheil and Salim, 2004).

Les paysages forestiers africains sont modelés par les grands herbivores. La dynamique du couvert forestier dépend grandement des interactions entre faune et flore et donc indirectement des mécanismes développés par les espèces végétales pour survivre à l’herbivorie (Sheil and Salim, 2004) tels que l’adoption de défenses chimiques ou physiques, ou l’investissement d’endroits inaccessibles aux prédateurs (Bakker et al., 2016). Cependant, peu de chercheurs se sont essayés à expliquer la préférence des éléphants pour certaines parties des plantes (Bryant et al., 1992; Owen-Smith and Chafota, 2012) ou pour certaines essences (Malan and van Wyk, 1993; Wanderi, 2007).

1.6 Des molécules impliquées dans l’attraction ou la répulsion des éléphants

Le régime alimentaire des herbivores est influencé par la disponibilité et la qualité des végétaux. Les nutriments ne sont pas répartis de façon homogène dans la nature. Il existe une variation spatiale et temporelle, ainsi qu’inter et intra-spécifique de leur disponibilité (Mattson, 1980). Les herbivores doivent donc faire des choix alimentaires pour combler efficacement leurs besoins énergétiques et augmenter leur fitness (Pyke et al., 1977).

Pour ce faire, ils utilisent différents indices tels que l’aspect visuel, le goût ou encore les odeurs dégagées par les espèces végétales (Stutz et al., 2016a). Ces dernières sont émises sous forme de composés organiques volatiles (VOCs) dans l’atmosphère. Ces indices olfactifs sont cruciaux pour le fonctionnement des écosystèmes. D’une part, les odeurs sont utilisées par les mammifères et les insectes à des fins diverses telles que la communication, la détection de proies et de prédateurs, ou encore la recherche de lieux de ponte (Geervliet et al., 1998; Raguso, 2008; Kluever et al., 2009; Mitko et al., 2016). D’autre part, les différents organes des plantes comme les feuilles, la tige ou l’inflorescence émettent des molécules volatiles afin d’attirer ou de dissuader d’autres individus d’approcher (Tholl et al., 2006). Par exemple, les odeurs libérées par les fleurs attirent les pollinisateurs (Johnson and Jürgens, 2010; Kantsa et al., 2019) et les fruits attirent des animaux favorisant leur dispersion via leur consommation (Tosso et al., 2018). Outre leur implication dans la dispersion d’espèces végétales, les composés volatils interviennent également dans les mécanismes de défense de ces dernières. Une plante attaquée ou blessée par un herbivore ou un agent pathogène peut émettre des VOCs qui le dissuaderont de lui causer d’autres dommages (Andersen et al., 1994; De Moraes et al., 2001). Par ailleurs, les VOCs voyageant dans l’air permettent de signaler aux

plantes voisines la présence d'un prédateur et du danger imminent (Engelberth et al., 2004).

Dans le cas des mammifères herbivores, l'olfaction est principalement utilisée pour améliorer l'efficacité du processus d'alimentation. Le premier avantage de la perception d'odeurs est l'augmentation de la détectabilité des plantes (Stutz et al., 2015, 2016b). Les composés volatils émis facilitent la localisation et la sélection de plantes, permettant de réduire le coût énergétique lié à la recherche de nourriture (Bedoya-Pérez et al., 2014; Stutz et al., 2016a,b). En outre, plusieurs études ont montré que les herbivores évitaient certaines espèces végétales. Ce comportement semble avoir été conditionné par des effets négatifs provoqués par des métabolites secondaires suite à la digestion (Provenza and Balph, 1987; Provenza et al., 1990; Kyriazakis et al., 1998; Bedoya-Pérez et al., 2014). La reconnaissance de profils d'odeur leur permet donc d'éviter les plantes présentant une certaine toxicité.

Leur système digestif étant moins efficace que celui des ruminants, la sélection des aliments a une importance particulière pour les grands mammifères non-ruminants tels que l'éléphant (Owen-Smith and Chafota, 2012; Pretorius et al., 2012). De plus, afin de combler les besoins nutritionnels importants liés à leur taille, ils sont contraints de consacrer une grande partie de leur journée à se nourrir (Demment and Van Soest, 1985). Bien que des études présentent les éléphants comme très sélectifs dans leur alimentation (Merz, 1981; Owen-Smith and Chafota, 2012; Pretorius et al., 2012; Viljoen et al., 2013), l'influence des facteurs détectables avant la consommation, tels que les composés volatils, reste à ce jour peu documentée.

1.7 Objectifs

Dans un contexte où les *empty forests* sont de plus en plus abondantes, il est essentiel de comprendre les impacts sur le long terme de la disparition de la grande faune. Malgré que de nombreuses espèces végétales dépendent des grands vertébrés pour leur dispersion, les recherches sur les interactions faune-flore demeurent limitées dans les forêts d'Afrique centrale.

Il est aujourd'hui très probable que la disparition d'une espèce clé de voûte telle que l'éléphant de forêt engendrerait un effondrement en cascade de nombreux processus écologiques, majeurs pour le maintien de ces forêts.

Ce travail a pour objectif général de quantifier les interactions de l'éléphant de forêt avec différentes espèces ligneuses à haute valeur commerciale ou patrimoniale. En se focalisant sur les forêts gabonaises, il ambitionne plus particulièrement de préciser son rôle dans la dispersion et la prédation de ces espèces en :

- i) Quantifiant l'importance relative de l'éléphant dans le processus de dispersion de leurs graines.
- ii) Caractérisant les processus de prédation et de dispersion secondaire survenant lors de la consommation de ces graines dans les fèces d'éléphants.
- iii) Identifiant les profils d'odeurs des écorces appréciées par les éléphants et d'éventuelles molécules attractives.

2 Matériel et méthode

2.1 Site d'étude

2.1.1 Localisation, climat et topographie

Cette étude s'est déroulée à la Station d'Étude des Gorilles et Chimpanzés (SEGC) située dans le nord du Parc National de la Lopé (PN Lopé), au centre du Gabon ($0^{\circ}10'S$, $11^{\circ}35'E$) (Figure 1). Deuxième plus grand parc parmi les treize que compte le pays, le PN Lopé s'étend sur une superficie de 4970 km². La zone d'étude de la SEGC couvre environ 40km² le long de la limite nord du parc (Figure 1). Des activités de recherche écologique et archéologique y sont menées depuis la création de la station en 1983.

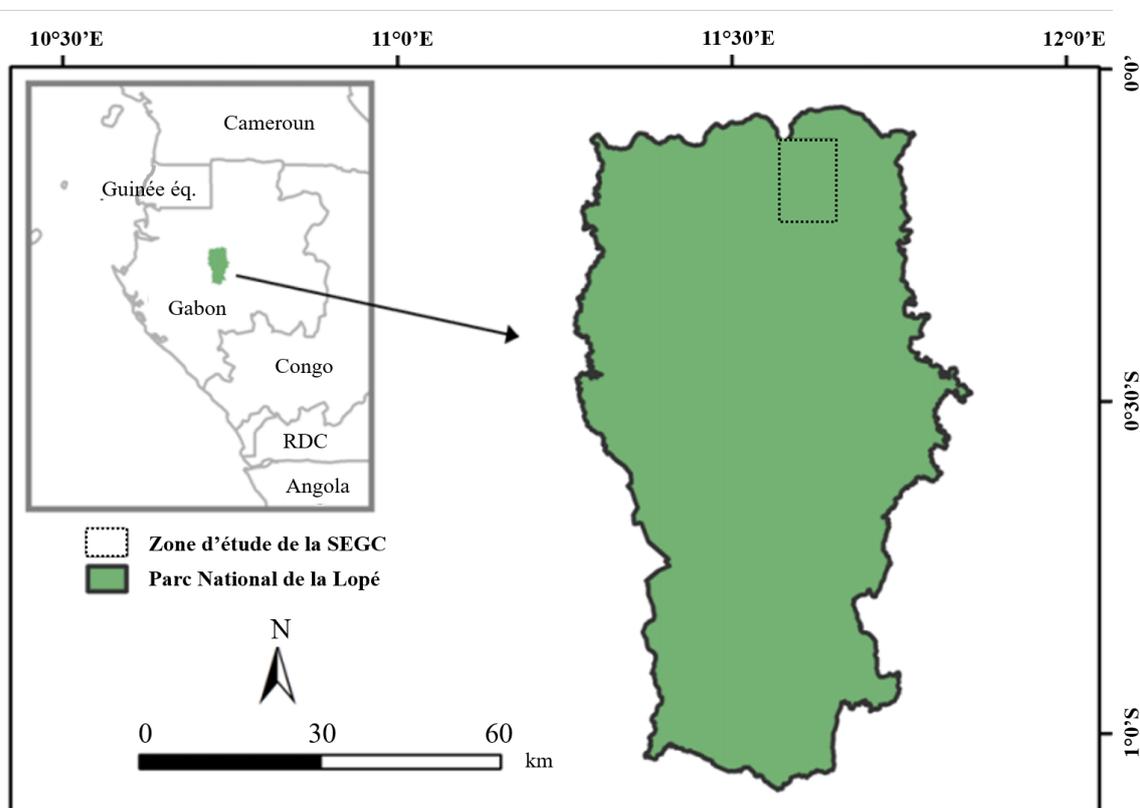


FIGURE 1 – Localisation du Parc National de la Lopé et de la SEGC (Fourrier, 2013)

Le climat au Gabon est de type équatorial. Les précipitations annuelles y sont bimodales : les deux saisons des pluies sont entrecoupées de saisons sèches ; une petite de janvier à février et une grande de juin à septembre 2. La pluviométrie annuelle moyenne dans la zone d'étude est de 1466 ± 201 mm (1984-2018). Les précipitations dans la région de la Lopé comptent parmi les plus faibles du Gabon. Cette particularité découle d'un effet de « foehn » créé sur le revers du Massif du Chaillu dans le sud-ouest du parc (Saint-Vil, 1977). Les températures sont enregistrées quotidiennement autour de la station, en forêt et en savane (Figure 2). Les maxima et minima moyens journaliers

sont respectivement de $28,1 \pm 2,2$ °C et $21,9 \pm 1,1$ °C en forêt (1984-2018) et de $31,6 \pm 2,9$ °C et $22,0 \pm 1,2$ °C en savane (2002-2018) (Bush et al., 2020).

Le relief du PN Lopé est caractérisé par une chaîne de collines dominée par la chaîne de l'Okanda (450-850 m d'altitude) au sud de la SEGC. A moins de 10,5 km de la SEGC coule le plus grand fleuve du Gabon, également principal bassin versant du pays : l'Ogooué (Bush et al., 2020).

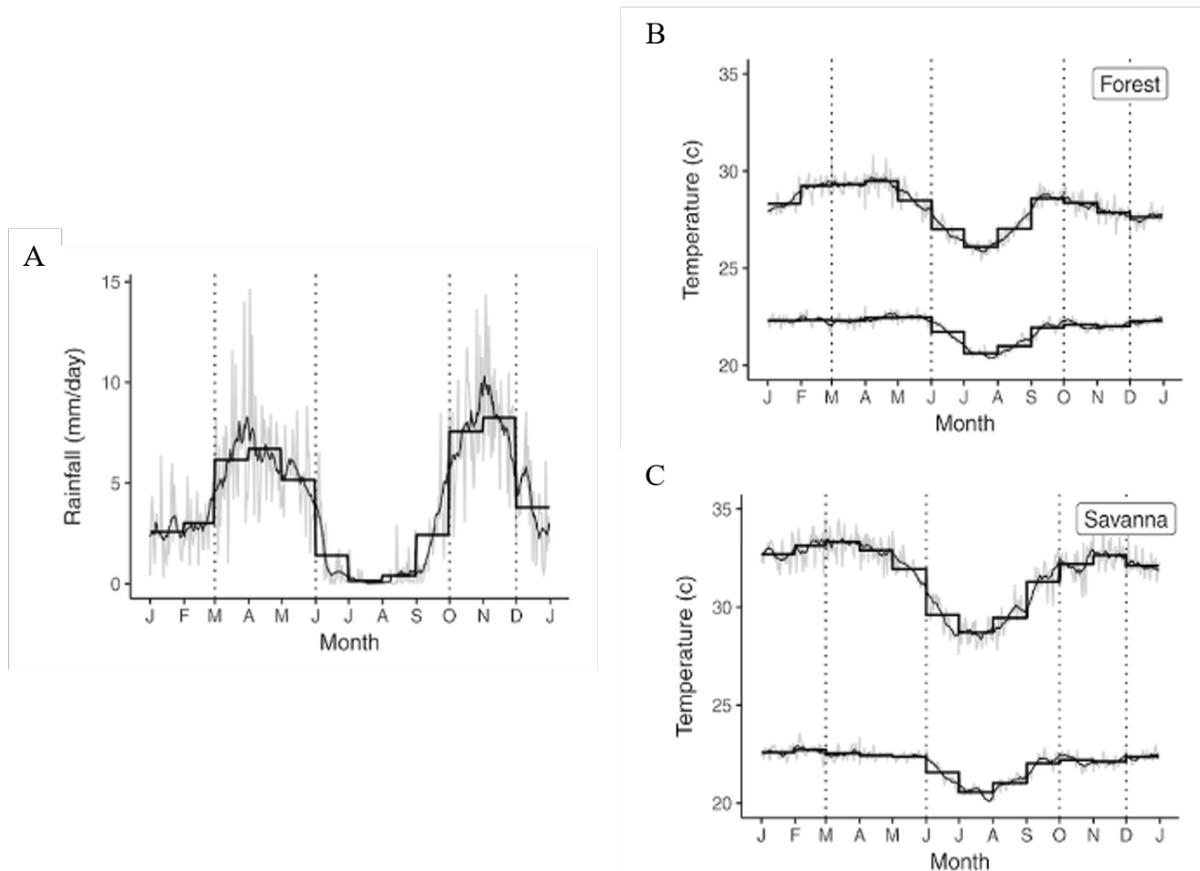


FIGURE 2 – Variabilité saisonnière (A) des précipitations journalières (1984-2018)) et de (B et C) la température en forêt (1984-2018) et en savane (2002-2018) à la SEGC, dans le PN Lopé, au Gabon. Les fines lignes grises indiquent les valeurs moyennes journalières, les fines lignes noires les moyennes sur 7 jours et les lignes noires plus épaisses, les moyennes mensuelles. Le changement de saison est marqué par les pointillés verticaux (Bush et al., 2020)

2.1.2 Végétation

La surface du PN Lopé est majoritairement recouverte par une forêt tropicale humide sempervirente. Le long des frontières nord et est du parc, la forêt mature est remplacée par 300km² d'une mosaïque de forêt-savane (White, 1992). L'origine de ces savanes est incertaine. Elle serait soit naturelle, vestige d'une période aride durant le Pléistocène pendant laquelle les forêts auraient cédé leur place aux savanes, soit anthropique, reflet d'une époque où la population humaine était plus

importante (White, 1992). L'explication actuellement reconnue est une combinaison de ces deux hypothèses (White, 1992; White and Abernethy, 1996). La végétation du parc évolue comme une formation dynamique, continuellement en changement depuis des milliers d'années. Chaque type de végétation reflète une étape dans la succession naturelle transformant progressivement la savane en forêt mature. La mosaïque paysagère est maintenue grâce à une gestion active reposant sur le brûlage annuel des savanes, empêchant la recolonisation de celles-ci par la forêt. L'exceptionnelle diversité d'habitats a permis à de nombreuses espèces animales et végétales de survivre jusqu'à aujourd'hui (White and Abernethy, 1996).

La richesse végétale a notamment été décrite par (White, 1992) qui a différencié 20 types de forêts selon leur structure et leur composition, dont les « bosquets », la « forêt monodominante à Marantaceae » et la « forêt mature » (White et al., 1993; White and Abernethy, 1996; Tutin and Fernandez, 1994).

Les savanes de la Lopé ne sont pas les vastes étendues parsemées d'arbustes largement répandues, notamment dans l'est du Gabon. Dans le PN Lopé, des forêts galeries s'imbriquent dans les savanes, formant un paysage atypique (White and Abernethy, 1996). L'existence des bosquets, îlots de forêts entourés de savane, est cruciale pour les espèces ne pouvant survivre en savane ou en forêt uniquement. Ils constituent également une source de fraîcheur inestimable pour la faune de savane.

Les forêts à Marantaceae proviennent de la recolonisation des savanes par la forêt en l'absence de feux. Ces jeunes forêts sont dominées par les arbres des familles des Fabaceae, Burseraceae et Malvaceae (Sterculiaceae). Lorsqu'une espèce d'arbre domine par son abondance, la forêt est dite « monodominante ». Dans la zone d'étude, c'est souvent le cas de l'okoumé *Aucoumea klaineana* (White and Abernethy, 1996). Les grands arbres fortement espacés forment une canopée discontinue qui favorise le développement d'une végétation dense au sol. Les étages ligneux intermédiaires sont quasi-absents et le sous-bois est composé majoritairement d'un tapis dense d'herbacées pérennes de la famille des Marantaceae et Zingiberaceae. Cette végétation pouvant atteindre cinq mètres de haut assombrit le sol et empêche généralement le développement des plantules d'arbre (White, 1992). Ces herbacées représentent une part importante du régime alimentaire de nombreuses espèces telles que le gorille et l'éléphant de forêt (Gillet, 2013).

La forêt mature succède à la forêt à Marantaceae et résulte de la fermeture progressive de la canopée de forêts à Marantaceae. La végétation y est celle d'une forêt pluviale classique. La canopée étant presque complètement fermée, la végétation dans le sous-bois est clairsemée et les conditions y sont sombres et plus fraîches. Ces forêts présentent une structure complexe avec une diversité spécifique plus importante que dans les forêts à Marantaceae. Le sous-bois dominé par

les Rubiaceae y est moins dense. Les familles majoritaires dans la canopée sont les Burseraceae, Fabaceae, Myristicaceae et Annonaceae (White, 1992).

2.1.3 Faune

La richesse et la diversité écologique du PN Lopé a justifié son classement au patrimoine mondial de l'UNESCO en 2007 (Jędrusik et al., 2015). La mosaïque forêt-savane dans le Nord du parc et la forêt dense dans le sud, abriteraient ensemble plus de 84 espèces de mammifères dont trois espèces phares du Gabon : l'éléphant de forêt (*Loxodonta cyclotis*), le gorille des plaines de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*) et le mandrill (*Mandrillus sphinx*). Quarante espèces sont intégralement protégées dont l'éléphant, le gorille, le chimpanzé, le mandrill et treize le sont partiellement dont le potamochère (*Potamochoerus porcus*) et le guib harnaché (*Tragelaphus scriptus*) (Moumaneix and Nkombe, 2017).

Le parc possède la plus grande concentration d'Afrique d'éléphants de forêt, de gorilles, de chimpanzés et de mandrills (Moumaneix and Nkombe, 2017). Bezangoye et Maisels (2010) estiment l'effectif des éléphants dans le PN Lopé à plus de 4100 individus. Cette population d'éléphants a longuement été étudiée (White, 1992; White et al., 1993, 1994; White, 1994a) ainsi que les effets de l'exploitation forestière sélective (White, 1992, 1994b) sur la végétation et la communauté de mammifères du parc (White, 1994c). Plus de 3000 km² de forêt, ont en effet été exploités de façon sélective principalement pour une essence, l'okoumé, de 1954 à 1997 (White, 1994b; Fourier, 2013).

2.1.4 Zonage

Le plan de gestion actuellement en vigueur délimite deux zones principales dans le parc : l'espace parc et la zone tampon. Cette zone tampon est une bande de 5km en périphérie du parc, englobant 15 villages et deux zones sanctuaires. Cet espace est destiné aux activités touristiques et éducatives. Il est cogéré par le PN Lopé, les opérateurs touristiques et les villageois. La chasse et la pêche sont interdites dans la zone du parc mais autorisées en zone tampon, en dehors des espèces intégralement protégées.

2.2 Espèces végétales étudiées

En fonction des objectifs poursuivis, plusieurs espèces ont été étudiées. Concernant la dispersion des graines trois espèces ont été plus particulièrement concernées : *Detarium macrocarpum*, *Bobgunnia fistulodes* et *Baillonella toxisperma*. Quant à la composition en composés organiques volatils des écorces, en fonction des observations de terrain, ce sont les espèces suivantes qui ont été analysées : *D. macrocarpum*, *B. toxisperma*, *Cylindrodiscus gabunensis*, *Irvingia gabonensis*, *Irvingia grandifolia*, *Pentaclethra macrophylla*, *Petersianthus macrocarpus* et *Piptadeniastrum africanum*.

Le mambodé (*Detarium macrocarpum* Harms, Fabaceae, Detarioideae) peut atteindre 50 mètres de haut et 2 mètres de diamètre. Le tronc est parfois muni d'empattements et sa base est souvent enflée, endommagée par les éléphants qui arrachent l'écorce lisse ou fissurée. Son fruit est une drupe verte en forme de mangue aplatie mesurant 7-8 cm de diamètre (Leonard and Doucet, 1997). La pulpe verte claire est très fibreuse et dégage une puissante odeur de levure. Le noyau, de 6 cm de diamètre, est brun et ligneux, il présente des rides profondes caractéristiques (Figure 3) (White and Abernethy, 1996). La période de fructification de *D. macrocarpum* se déroule entre juillet et mars. Cette essence peut être utilisée en menuiserie intérieure et en ébénisterie mais est globalement peu exploitée. L'écorce peut servir à la confection de poison de chasse (Meunier et al., 2015; Lemmens, 2020).

Le pao rosa (*Bobgunnia fistuloides* (Harms) J.H. Kirkbr. Wiersema, Fabaceae (Faboideae)) dépasse rarement 25 mètres de haut et 80 centimètres de diamètre. Son est tronc légèrement tortueux, écailleux. Sa tranche fibreuse, jaunâtre, laisse échapper une forte odeur de banane plantain. Comme le *Detarium macrocarpum*, sa base est souvent enflée à cause des dégâts occasionnés par les éléphants. Son fruit cylindrique, très odorant, atteint 30 cm de long et contient de nombreuses graines aplaties d'environ 1 cm de diamètre (Figure 3). Cette gousse indéhiscente est fortement appréciée par les éléphants. La fructification de cette essence n'est pas caractérisée par une rythmicité claire (Meunier et al., 2015). Son bois, résistant aux champignons, termites et insectes, est très durable. Sa couleur rose à rouge clair est très appréciée sur le marché du bois. Il est principalement exploité pour l'ébénisterie de luxe et la fabrication d'instruments de musiques. Son écorce est utilisée localement en médecine traditionnelle (Meunier et al., 2015). Elle sert de poison pour la pêche mais peut également être utilisée pour traiter la fièvre, les maladies de la peau, la gonorrhée, la diarrhée et la filariose (Meunier et al., 2015; Oyen, 2012).

Le moabi (*Baillonella toxisperma* Pierre, Sapotaceae) est un très grand arbre atteignant 60 m de haut et 3 m de diamètre. Son tronc est très droit et souvent déformé à la base par les éléphants. Son écorce est rugueuse, épaisse, très profondément crevassée. Entaillée, elle exsude un latex blanc. Les fruits sphériques sont des baies d'environ 6 cm de diamètre, elles contiennent des graines de 4 cm de long, brillantes avec une grande cicatrice (Figure 3). La chair jaune pâle du fruit est très odorante. Son bois, de grande qualité est très durable et résiste aux champignons et aux termites. Il peut être employé en menuiserie intérieure et extérieure, pour la fabrication de chassis, parquet, etc. Les graines seraient dispersées par les Hommes, les gorilles, les chimpanzés, les rongeurs et les éléphants, de janvier à mars (Doucet et al., 2009). La pulpe du fruit est mangée fraîche. L'amande de la graine contient une huile utilisée pour la cuisine, en cosmétique et en médecine traditionnelle. Elle sert notamment à soigner les douleurs rhumatismales. Les décoctions d'écorce soignent les maux

de reins et de dents, le rachitisme, les infections vaginales et les affections des voies respiratoires et digestives (Louppe, 2005; Meunier et al., 2015).

L'okan (*Cylicodiscus gabunensis* Harms (Fabaceae, Mimosoidae) est un très grand arbre atteignant 60 m de haut et 2 m de diamètre. Son fût a des empattements parfois développés, notamment suite aux attaques répétées des éléphants., Sa tranche jaunâtre, très fibreuse, laisse échapper une odeur désagréable d'oignon pourri et une petite quantité de liquide transparent jaunâtre. Ses fruits sont des longues gousses coriaces contenant des graines ailées dispersées par le vent entre les mois de novembre et de mars (Meunier et al., 2015). Son bois est très utilisé pour les constructions lourdes. L'écorce est employée en lavement intestinal pour guérir la diarrhée, le rhumatisme, les abcès ou servir d'antimicrobien. Les extraits d'écorce renfermaient des tannins, polyphénols, coumarines, stérols, triterpènes, sucres réducteurs et flavonoïdes qui confèrent à cette espèce des propriétés antimicrobiennes et antipaludéennes (Ndonda Makemba et al., 2019).

L'andok (*Irvingia gabonensis* (Aubry-Lecomte ex O'Rorke) Baill., Irvingiaceae) est un arbre pouvant atteindre 40 m de haut et 100 cm de diamètre. Son tronc est lisse à écailleux. Sa tranche est peu épaisse et fibreuse. Ses fruits, ressemblant à une mangue, ont une pulpe jaune, charnue et fibreuse, entourant un noyau dur de 2,5 x 4 cm. Ce dernier renferme une graine aplatie très oléagineuse dont l'éléphant serait le principal disperseur, de janvier à mars (Meunier et al., 2015). Son bois n'est pas commercialisé mais son fruit est très recherché par les populations humaines et les grands mammifères. Sa chaire est comestible. Sa graine figure parmi les produits forestiers non ligneux les plus commercialisés. Elle permet de fabriquer une pâte dure qui est râpée pour préparer des sauces accompagnant le gibier ou le poisson (odika). Des préparations à base d'écorce peuvent être utilisées pour traiter les hernies, la fièvre jaune et comme antidote des poisons. Elle soulagerait aussi diverses douleurs par frictions (Tchoundjeu and Atangana, 2007; Meunier et al., 2015).

L'olène (*Irvingia grandifolia* (Engl.) Engl., Irvingiaceae) est un arbre atteignant 40 m de haut et 150 cm de diamètre, souvent avec des contreforts. Son écorce est peu épaisse et fibreuses. Ses fruits sont plus fibreux que ceux d'*Irvingia gabonensis* sont produits en abondance à la fin de la saison des pluies (Oyen). Ses graines sont parfois consommées grillées. L'écorce est utilisée comme aphrodisiaque et pour soulager diverses douleurs dont la fièvre (Oyen).

L'engona (*Pentaclethra eetveldeana* De Wild. T.Durand, Fabaceae, Mimosoidae) est un arbre de taille moyenne atteignant 30 m de haut et 50 cm de diamètre. Son fût est irrégulier et l'écorce grise est légèrement fissurée. Ses fruits, produits de septembre à avril, sont des gousses ligneuses expulsant les graines à maturité (Meunier et al., 2015). Son bois n'a pas de valeur commerciale. Les graines peuvent être utilisées pour produire une huile comestible. L'extrait d'écorce a une

activité antifongique. Certains monoglycérides et conjuguats d'acides gras et de triterpènes ont été isolés de l'écorce de racine (Lemmens). La décoction d'écorce est utilisée pour traiter les troubles respiratoires, la tuberculose, les problèmes génito-urinaires et comme vermifuge. La sève d'écorce en collyre sert à traiter la filariose (Lemmens).

L'essia (*Petersianthus macrocarpus* (P.Beauv.) Liben, Lecythidaceae) est un arbre de taille moyenne à grande atteignant 30 à 40 m de haut. Son fût est plutôt droit et cylindrique, jusqu'à 150 cm de diamètre. Son écorce grise à brune est très crevassée longitudinalement. Sa tranche est fibreuse, à forte odeur de patate douce. Son fruit doté de quatre ailes est dispersé par le vent de février à mars (Meunier et al., 2015). Son bois est exploité en Afrique de l'Ouest, mais peu en Afrique centrale. Il est utilisé en menuiserie lourde. Lorsqu'il est veiné, il peut aussi être valorisé en placage tranché. L'arbre abrite des chenilles comestibles. En fonction des pays, l'écorce est utilisée comme purgatif, laxatif, abortif, anthelminthique, antitussif et pour traiter les douleurs d'estomac, la pneumonie, la dysenterie la jaunisse, les hémorroïdes, la constipation, la paralysie et les plaies ulcéreuses (Meunier et al., 2015; Owusu).

Le dabéma (*Piptadeniastrum africanum* (Hook.f.) Brenan, Fabaceae, Mimosoidae) est un grand arbre atteignant 50 m de haut et 1,5 m de diamètre, Son écorce est plutôt lisse avec des plis horizontaux. Sa tranche dégage une odeur désagréable d'huile de poisson rance. Ses fruits sont des gousses plates et coriaces. De janvier à avril, les graines ailées sont dispersées par le vent (Meunier et al., 2015). Le bois de dabéma est exploité et commercialisé mais en faible quantité. Il est utilisé pour la menuiserie et les ossatures. Il est résistant aux termites mais ne l'est que moyennement aux champignons. Les décoctions d'écorce sont utilisées par voie interne contre la toux, la bronchite, les céphalées, les troubles mentaux, les hémorroïdes, les infections uro-génitales, les douleurs gastriques, la dysménorrhée et l'impuissance masculine, et comme antidote. En application externe, les écorces servent à soigner la fièvre, les maux de dents, les pneumonies, les œdèmes, les affections cutanées et les rhumatismes, à expulser les vers, à chasser les puces, et comme purgatif et abortif. L'écorce est aussi utilisée pour le poison de flèche, le poison d'épreuve et le poison de pêche ; additionnée de riz, elle sert de mort-aux-rats. Les racines et l'écorce contiennent des saponines, des tanins, des flavonoïdes et des leucoanthocyanes. L'écorce de *Piptadeniastrum africanum* aurait une activité modérée contre plusieurs bactéries pathogènes (Meunier et al., 2015; Jiofack Tafoku, 2008).

2.3 Méthodes

Cette étude s'est déroulée du 1^{er} février au 15 mars 2020. La période devait initialement être plus longue mais la mission de terrain a dû être écourtée à cause de la propagation de l'épidémie de COVID-19. Par ailleurs, l'année 2020 a également été marquée par une faible fructification de certaines espèces phares de cette étude comme *Baillonella towisperma* (Doucet comm. pers.). En conséquence, les nombres de répétitions ont dû être adaptés.

2.3.1 Évaluation l'importance de l'éléphant dans la dispersion d'essences à haute valeur (objectif 1)

Afin de quantifier le rôle de l'éléphant de forêt dans la dispersion d'essences à haute valeur commerciale et patrimoniale, deux activités ont été menées. Premièrement, des pièges photographiques ont été placés au pied d'arbres en fruits afin d'identifier le cortège d'espèces les consommant et l'importance de l'éléphant parmi celles-ci. Ensuite, des crottes d'éléphants ont été fouillées pour y recenser les graines présentes et évaluer leur état après ingestion et passage dans le système digestif.

Compte tenu du temps imparti et de la période d'étude, trois critères de sélection des espèces ligneuses ont été retenus : (i) la présence de fruits matures à cette période, (ii) leur valeur économique et/ou patrimoniale, (iii) des fruits de grandes tailles et/ou des graines facilement détectables dans les excréments.

2.3.1.1 Activité 1 : étude de consommation par piège photographique

Pour cette première activité, nous sommes focalisés sur *D. macrocarpum* et *B. fistuloides*. Le choix de ces deux espèces repose sur les observations de White (1992) et Blake (2002) et de la présence d'arbres en fruits.

Des pièges photographiques ont été utilisés pour identifier le cortège d'espèces impliqué dans la dispersion des fruits de *D. macrocarpum* et *B. fistuloides*. Les caméra-pièges ont précédemment été utilisées avec succès dans de nombreuses études sur différentes populations animales (Silveira et al., 2003; Tobler et al., 2008; Bridges and Noss, 2011). Leur utilisation permet de surmonter les limites de l'observation humaine et d'étudier l'activité d'espèces nocturnes (Babweteera et al., 2007).

Des caméras (ScoutGuard, SG2060, Boly Media Communications, Santa Clara, CA) ont été placées pendant le mois de février 2020 dans la zone d'étude autour de la SEGC 1.

Deux *D. macrocarpum* espacés de plus de 3 km, et un *B. fistuloides* ont été suivis. Une caméra était installée sur un arbuste à proximité de chaque arbre cible, et visant la base de ce dernier. A 3 mètres de la caméra, un tas était formé avec les fruits trouvés au pied de l'arbre (Tosso et al., 2018). Des gants stériles et des feuilles de marantaceae ont été utilisés pour rassembler les fruits afin d'éviter toute contamination de ceux-ci. Des contrôles du dispositif ont eu lieu de manière



FIGURE 3 – Graine de A) *Detarium macrocarpum*, B) *Baillonella toxisperma*, C) *Bobgunnia fistuloides* © M. d’Aspremont

hebdomadaire, afin de reconstituer le tas avec les nouveaux fruits tombés. Le dispositif était retiré lorsqu’il n’y avait plus de fruits pour reformer un tas ou lorsque tous étaient secs, soit après 26 jours pour le *B. fistuloides* et 8 et 25 jours respectivement pour les deux *D. macrocarpum*.

2.3.1.2 Activité 2 : Fouille des crottes

Cette activité a concerné deux essences : *D. macrocarpum* et *B. toxisperma*. Les graines de *B. fistuloides* n’ont pas fait l’objet de cette étude car trop petites pour être repérées lors d’une fouille sur le terrain, sans tamisage. *B. toxisperma* est supposé être dispersé sur de longues distances par l’éléphants (Debroux, 1998). Toutefois, aucune étude n’a jusqu’à présent validé cette assertion.

117 crottes ont été examinées lors de deux journées consécutives consacrées à cette activité et de façon opportuniste durant le reste de la durée de l’étude. Des traces d’éléphants ont été suivies à partir de salines et toutes les crottes rencontrées étaient inspectées à l’aide de gants stériles. La position exacte de chaque crotte était enregistrée par un point GPS, et des facteurs environnementaux tels que l’ouverture de la canopée au-dessus de la crotte et la densité du sous-bois. Les données suivantes étaient également collectées : stade de décomposition de la crotte, défini selon les 5 stades du « MIKE S system » (Hedges and Lawson, 2006), le nombre de boli (unité fécale) et le nombre de graines des deux espèces trouvées. Lorsqu’une graine était identifiée, son état (entière ou cassée et saine ou pourrie) était évalué.

2.3.2 Caractérisation des processus de prédation et de dispersion secondaire (objectif 2)

Pour identifier les espèces intéressées par le contenu des crottes d'éléphants et intervenant dans les processus ultérieurs à la dispersion primaire, des pièges photographiques ont été positionnés près de crottes d'éléphants et orientés vers celles-ci. Six crottes fraîches (<48h) ont été sélectionnées dans chacun des trois types de forêts : bosquets, forêt à Marantaceae et forêt mature. Une caméra (ScoutGuard, SG2060, Boly Media Communications, Santa Clara, CA) a été placée par crotte, positionnée sur un arbre à 3-4 mètres de celle-ci. Les caméras étaient espacées d'au moins 300 mètres afin de minimiser le risque d'autocorrélation. Elles étaient programmées pour fonctionner jour et nuit pendant un mois et enregistrer une vidéo de 30 secondes à chaque détection de mouvement.

2.3.3 Identification des molécules volatiles attractives dans les écorces (objectif 3)

Huit essences ont été sélectionnées pour cette étude sur base des fréquences d'écorcement renseignées par White (1992) et de leur abondance ; quatre individus devaient être présents dans la zone d'étude. Ceux-ci ont été recensés lors d'une journée de prospection et de façon opportuniste tout au long de la période de terrain. Les huit essences sélectionnées sont : *Baillonella toxisperma*, *Cylicodiscus gabunensis*, *Detarium macrocarpum*, *Irvingia gabonensis*, *Irvingia grandifolia*, *Pentaclethra eetveldeana*, *Petersianthus macrocarpus* et *Piptadeniastrum africanum*.

Un morceau d'écorce de 10x10 cm² a été prélevé sur quatre arbres par essence à l'aide de ciseaux à bois. La récolte de l'échantillon s'est faite à une hauteur de 1,5 m hormis les cas où toute la circonférence du tronc était endommagée par les éléphants. L'écorce a alors été prélevée sur un contrefort, à environ 50 cm de hauteur. Une fois détachée du tronc, l'écorce était emballée dans un sachet de polyacetate (NaloPhan®, Kalle, Allemagne). Les échantillons ont été conservés dans un congélateur jusqu'à leur analyse au laboratoire. L'ampleur des dégâts sur les arbres échantillonnés a également été estimée au moyen du rapport entre la circonférence maximale écorcée et la circonférence totale de l'arbre.

2.4 Analyse

2.4.1 Évaluation l'importance de l'éléphant dans la dispersion d'essences à haute valeur (objectif 1)

2.4.1.1 Activité 1 : étude de consommation par piège photographique

Le logiciel Camerabase a été utilisé afin d'enregistrer pour chaque observation les données suivantes : espèce animale, comportement vis-à-vis des fruits, nombre d'individus sur l'image et durée de la visite (Kitamura et al., 2004). Les espèces observées sur les vidéos ont été identifiées au niveau taxonomique le plus précis possible selon Kingdon (2013). Le céphalophe de Peters (*Cephalophus callipygus*) et le céphalophe à pattes blanches (*Cephalophus crusalbum*) formant un groupe paraphylétique, ont été regroupées (Ntie et al., 2010; Johnston and Anthony, 2012; Ghassemi-khademi and Hamidi, 2019).

Les événements indépendants ont été définis comme des enregistrements d'individus de différentes espèces ou des enregistrements d'individus de même espèce pris à plus de 30 minutes d'intervalle (O'Brien et al., 2006). Les images vides ont été enlevées du jeu de données. L'effort d'échantillonnage est défini comme le nombre total de jours d'activité des camera-pièges (Azlan and Lading, 2006).

Les comportements ont été classés selon les 5 catégories reprises dans le tableau 1. Le comportement « aucune interaction » se rapporte aux visites pendant lesquelles l'animal n'était pas influencé par la présence de fruits, par exemple lors d'un simple déplacement. La catégorie « interaction sans consommation » concerne les événements durant lesquels l'animal ne consommait pas de fruits mais marquait cependant un intérêt pour ceux-ci, par exemple en s'arrêtant pour les renifler. La classe « consommation de pulpe » se rapporte aux animaux mangeant le péricarpe de fruits sans les avaler dans leur intégralité. Enfin, les deux dernières catégories concernent les animaux ayant avalé les fruits entiers, noyau ou graines compris après les avoir mâchés ou non. Plusieurs comportements pouvant être observés durant une même visite, le comportement possédant le plus grand intérêt pour cette étude était conservé pour caractériser l'évènement.

Tableau 1 – Comportements observés lors de l'étude de la dispersion de *D. macrocarpum* et *B. fistuloides*

| Intérêt | Code | Comportement | Définition |
|---------|------|-----------------------------------|---|
| 1 | NI | Aucun interaction | Passage sans intérêt pour les fruits |
| 2 | INC | Interaction sans consommation | Renifle un fruit |
| 3 | FC | Consommation de pulpe | Mange la pulpe d'un fruit sans avaler le noyau |
| 4 | Cout | Consommation de fruit hors du tas | Mange un fruit entier trouvé au pied de l'arbre |
| 5 | Cin | Consommation de fruit dans le tas | Mange un fruit entier venant du tas |

L'efficacité d'un animal dans la dispersion d'espèces végétales dépend de la fréquence de visite et de la durée des visites (Schupp, 1993). La durée des visites est calculée comme le temps écoulé entre le début de la première vidéo de l'évènement considéré et la fin de la dernière vidéo du même évènement. La fréquence de consommation est calculée comme le ratio du nombre d'observations avec consommation sur le nombre total de visites de l'espèce.

L'efficacité des disperseurs a été évaluée grâce à un indice de consommation adapté de Tosso et al. (2018). L'ISC, « index of seed consumption », est calculé pour chaque espèce selon la formule :

$$I_{SC} = \frac{N_i \text{obs.cons} \times D_i}{\sum_{i=0}^n N_i \text{obs.cons} \times D_i} \times 100 \quad (1)$$

Avec $N_i \text{obs.cons}$ = nombre d'observations d'une espèce avec consommation de fruits, D = durée moyenne des visites avec consommation de fruits pour l'espèce considérée, n = nombre d'espèces impliquée dans la consommation de l'essence considérée. Cet indice exprime l'importance d'une espèce par rapport aux autres espèces consommant les fruits. Exprimé en pourcentage, il varie entre 0, pour les espèces ne consommant pas les fruits et 100, dans le cas où une seule espèce les consommerait. Plus le nombre de visites avec consommations de fruits d'une espèce et la durée moyenne de ces visites seront grands, plus l'espèce jouera un rôle important et plus sont ISC sera élevé.

La fonction écologique principale de chaque espèce animale a été déterminée sur base des comportements observés sur les vidéos prises dans le cadre cette étude. Ces observations ont ensuite été confrontées aux données de la littérature. Finalement, les animaux ont été regroupés en trois catégories selon leur interaction avec les fruits (Gautier-Hion et al., 1985; Moupela, 2013); (i) neutre : aucun intérêt pour les fruits, (ii) disperseur : la consommation d'un fruit n'entraîne pas la destruction de la graine et favorise la régénération de l'essence, (iii) prédateur : la consommation d'un fruit entraîne la destruction de la graine.

2.4.1.2 Activité 2 : Fouille des crottes

Afin d'étudier la quantité de graines présente dans les fèces de différents stades de décomposition une analyse de la variance à un facteur fixe a été effectuée avec Minitab 17 après avoir vérifié les conditions d'application : la normalité des populations et leur homoscedasticité.

2.4.2 Caractérisation des processus de prédation et de dispersion secondaire (objectif 2)

Les critères d'indépendance entre les données sont identiques à ceux définis au point 2.3.1 et l'analyse des vidéos a également été effectuée avec le logiciel Camerabase. L'espèce animale, le comportement vis-à-vis de la crotte, la durée et le nombre d'individus sur l'image étaient indiqués (Kitamura et al., 2004). Ce dernier critère n'a pu être évalué pour le mandrill et le potamochère. La taille importante des groupes de ces espèces couplée à des individus constamment en mouvement ne permettait pas d'en tirer une estimation robuste. Des données issues d'études menées dans la même zone et recensant le nombre de mandrills (Abernethy et al., 2002) et de potamochères (White, 1994b)(White, 1994c) par groupe, ont alors été utilisées.

Les comportements ont été classés en cinq catégories reprises dans le tableau 2. Le comportement « aucune interaction » se rapporte aux visites pendant lesquelles l'animal n'était pas influencé par la présence de la crotte. La classe « interaction sans contact » concerne les événements durant lesquels l'animal ne touchait pas la crotte mais marquait cependant un intérêt pour celle-ci, par exemple lorsqu'un individu s'arrêtait pour la renifler. La classe « consommation à la surface » concerne les animaux intéressés par les plantules et champignons émergeant de la crotte. La classe « marquage de territoire » décrit les comportements montrant un animal urinant sur la crotte d'éléphant où y frottant ses glandes olfactives. Enfin la dernière catégorie « fouille » caractérise les comportements de recherche de nourriture dans la crotte. Durant ces visites, les animaux retournaient la crotte et la déstructuraient.

Tableau 2 – Comportements observés lors de l'étude sur les consommateurs de graines dans les fèces d'éléphants

| Intérêt | Code | Comportement | Définition |
|---------|------|---------------------------|--|
| 1 | NI | Aucun interaction | Passage sans intérêt pour la crotte |
| 2 | INC | Interaction sans fouille | Renifle la crotte |
| 3 | CS | Consommation à la surface | Mange un champignon poussant dans la crotte |
| 4 | T | Marquage de territoire | Frotte ses glandes olfactive sur les fèces d'éléphants |
| 5 | F | Fouille | Fouille la crotte, la retourne |

Les durées des visites ont été calculées comme le temps écoulé entre le début de la première vidéo de l'évènement et la fin de la dernière.

2.4.3 Identification des molécules volatiles attractives dans les écorces (objectif 3)

Afin d'identifier des molécules volatiles potentiellement attractives pour les éléphants, des analyses chimiques ont été réalisées sur des échantillons d'écorce d'arbres régulièrement écorcés. L'analyse des VOCs repose sur deux procédures complémentaires. La première consiste à

échantillonner les molécules volatiles et la deuxième à séparer les constituants, les identifier et les quantifier.

2.4.3.1 Composés organiques volatils

Les composés organiques volatils (VOCs) sont des composés chimiques caractérisés par leur volatilité c'est-à-dire leur capacité à s'évaporer (Tholl et al., 2006). Leur pression de vapeur à température ambiante est élevée ce qui leur confère une basse température d'ébullition. Ces composés chimiques sont présents sous forme gazeuse dans l'environnement.

2.4.3.2 Prélèvement des VOCs par HS-SPME

De nombreuses techniques existent afin d'isoler les composés volatils notamment issus de végétaux, chacune possédant ses contraintes et performances (Tholl et al., 2006). Dans cette étude, le prélèvement a été réalisé par HS-SPME (Head Space–Solid Phase Micro-Extraction). Ce mode d'extraction des VOCs présente de nombreux avantages en termes de répétabilité, de souplesse de mise en œuvre et de robustesse (Koziel and Pawliszyn, 2001; Tholl et al., 2006). En outre, il permet également de prélever les VOCs contenus dans l'environnement odoriférant de l'échantillon sans le broyer. Le prélèvement se fait sans que les constituants ne subissent de contrainte chimique ou thermique. Les conditions sont donc représentatives de la réalité et permettent d'extraire des odeurs réellement percevables par la faune (Soso et al., 2014). Un schéma du dispositif est présenté en annexe A.

Le prélèvement se passe comme suit :

- i) 30 à 45 grammes de l'échantillon sont pesés en fonction de la disponibilité et placés dans un dessiccateur en verre étanche scellé par un septum. Le dispositif est maintenu à une température constante de 30°C pendant 30 minutes afin qu'un équilibre s'établisse entre l'échantillon solide et l'espace de tête. L'espace de tête est la partie gazeuse située entre l'échantillon solide et le couvercle.
- ii) Une fibre SPME est introduite dans le flacon et exposée à l'espace de tête pendant 30 minutes à 30°C. Les VOCs s'adsorbent sur celle-ci.
- iii) Après rétraction de l'aiguille contenant la fibre, celle-ci est introduite dans l'injecteur du chromatographe en phase gazeuse (GC) pendant 5 minutes pour être désorbée en mode splitless à 280°C. Les analytes sont alors libérés et prêts à être séparés sur la colonne.

Plusieurs types de fibres existent avec des spécificités et des performances différentes (Koziel and Pawliszyn, 2001). Dans le but de cibler un maximum de composés volatils émis par les échantillons, une fibre triple « généraliste » a été choisie, recouverte du mélange polydiméthylsiloxane, divinylbenzène et carboxène (PDMS-DVB-CAR) (Supelco®, Bellefonte, PA, USA) (Soso et al., 2014).

2.4.3.3 Analyse des VOCs par GC-MS

Les composés volatils ont été séparés et identifiés par chromatographie en phase gazeuse couplée à une spectrométrie de masse (GC-MS).

a. Chromatographie

Après désorption de la fibre, les analytes sont transférés sous forme gazeuse vers une colonne capillaire de type HP5-MS permettant leur séparation. La température du four est initialement programmée à 38°C pendant 5 minutes, elle augmente une première fois à raison de 2,5°C/min jusqu'à 175°C et une seconde fois à 50°C/min jusque 280°C. Ce dernier pallier est maintenu pendant 2 minutes. Un flux d'hélium constant (1,2mL/min) est utilisé comme gaz vecteur. Les analytes parcourent la colonne plus ou moins rapidement en fonction de leurs propriétés intrinsèques.

b. Spectrométrie de masse

Les VOCs séparés arrivent au détecteur de masse pour être dosés et quantifiés. Ils sont bombardés et fragmentés selon leur rapport m/z (masse/charge) ce qui permet d'enregistrer un spectre de masse pour chaque molécule (Koziel and Pawliszyn, 2001). Le spectre de masse détecte les masses entre 40 et 550 amu. Les identifications des VOCs se font par comparaison des spectres de masse obtenus à ceux de la bibliothèque NIST et par comparaison des indices de rétention calculés à des données de référence (Engelberth et al., 2004). L'analyse des spectres de masse permet également d'approximer la quantité injectée dans le chromatogramme. L'aire de chaque pic est proportionnelle à sa quantité. Des proportions sous forme de pourcentages d'aire peuvent être établis pour chaque composé en comparant l'aire sous le pic à l'aire totale.

2.4.3.4 Analyses statistiques

Une analyse en composantes principales (PCA) a été réalisée afin de visualiser et comparer les profils d'odeur des essences écorcées avec le logiciel R 3.5.2 (R-Development-Core-Team) et plus spécifiquement les r-packages "FactoMineR" et "factoextra".

3 Résultats

3.1 Quantification de la dispersion d'essences d'intérêt patrimonial par l'éléphant de forêt

3.1.1 Consommateurs des fruits de *D. macrocarpum*

Globalement, 433 vidéos représentant 72 évènements indépendants ont été enregistrées aux pieds des deux *Detarium macrocarpum*. Sur les 33 jours d'échantillonnage, neuf espèces de mammifères ont été identifiées. Le tableau 3 présente les comportements détaillés observés pour chaque espèce.

L'éléphant de forêt est l'espèce la plus représentée dans les vidéos, il apparait dans 76% (n=55) d'entre elles. Il est suivi par le céphalophe à dos jaune (*Cephalophus silvicultor*) dont les visites comptent pour 6% (n=4) des observations.

Tableau 3 – Comportements observés au pied des deux *Detarium macrocarpum*, avec NI = Aucune interaction, INC = Interaction sans contact, CP = Consommation de pulpe, Cin = Consommation de fruits entiers dans le tas, Cout = Consommation de fruits entiers hors du tas, Ncons = Nombre de visites avec consommation (Cin+Cout), Nobs = Nombre total de visites.

Detarium macrocarpum

| Espèce | Nom commun | Famille | NI | INC | CP | Cin | Cout | Ncons | Nobs |
|--------------------------------|---------------------------|-----------------|----|-----|----|-----|------|-------|------|
| <i>Cephalophus callipygus</i> | Céphalophe de Peters | Bovidae | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| <i>Cephalophus silvicultor</i> | Céphalophe à dos jaune | Bovidae | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| <i>Philantomba monticola</i> | Céphalophe bleu | Bovidae | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| <i>Tragelaphus scriptus</i> | Guib harnaché | Bovidae | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| <i>Mandrillus sphinx</i> | Mandrill | Cercopithecidae | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| <i>Loxodonta cyclotis</i> | Eléphant de forêt | Elephantidae | 11 | 4 | 0 | 4 | 36 | 40 | 55 |
| <i>Bdeogale nigripes</i> | Mangouste à pattes noires | Herpestidae | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Atherurus africanus</i> | Athérure africain | Hystriidae | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Cricetomys emini</i> | Rat géant | Nesomyidae | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Total | | | 21 | 7 | 1 | 5 | 38 | 43 | 72 |

De toutes les espèces observées, seules trois consomment les fruits du *D. macrocarpum* : l'éléphant de forêt, le céphalophe à dos jaune et le guib harnaché. Les deux premières avalent les fruits dans leur intégralité (Figure 4) tandis que le guib harnaché ne consomme que la pulpe et ne participe donc pas à la dispersion ou prédation des graines.



FIGURE 4 – Consommation des fruits de *Detarium macrocarpum* par A) l'éléphant de forêt, B) le céphalophe à dos jaune et C) le guib harnaché.

L'éléphant consomme des fruits dans 73% de ses visites (Tableau 4). Les fruits sont majoritairement prélevés au pied de l'arbre, en dehors du tas formé initialement. De temps à autre, l'éléphant ne fait que renifler le fruit ou simplement passer à côté. Le céphalophe à dos jaune montre un intérêt pour les fruits à chacune de ses visites (n=4) et en consomme dans 75% des cas. La figure 5 représente le nombre cumulé de visites avec consommation pour chacune des deux espèces.

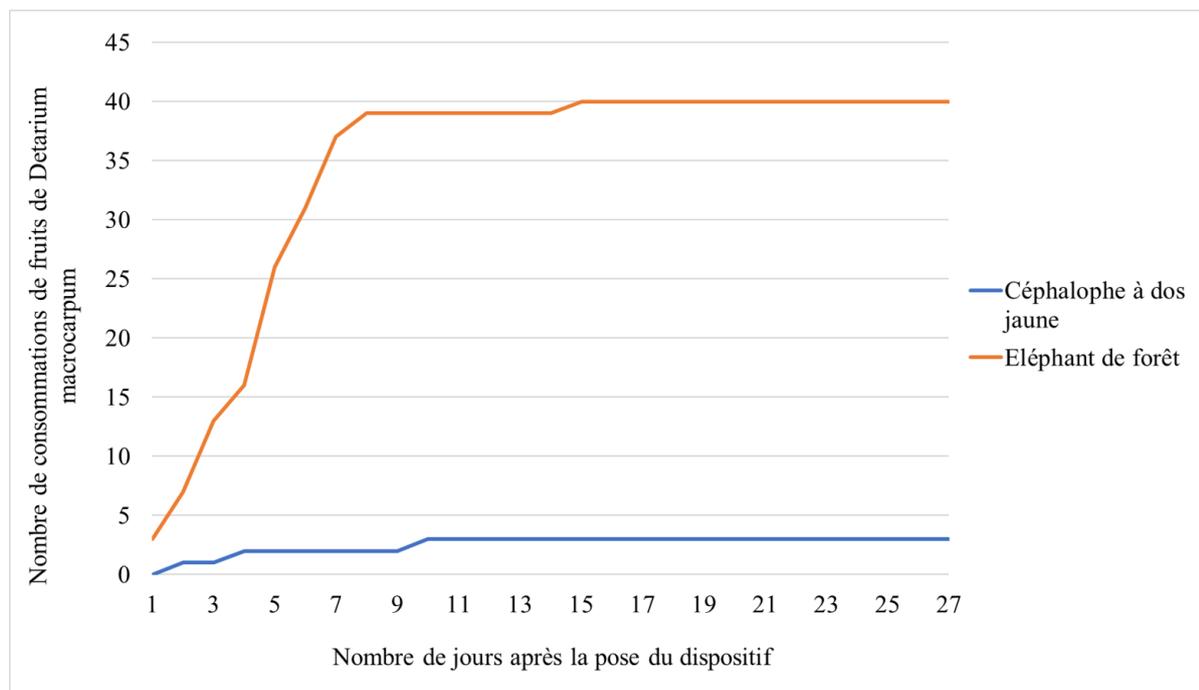


FIGURE 5 – Observations cumulées des visites avec consommation, d'éléphants de forêt et de céphalophes à dos jaune au pied des deux *Detarium macrocarpum*.

Le céphalophe de Peters et le rat géant (*Cricetomys emini*) ne font que renifler les fruits de *D. macrocarpum* sans jamais en consommer. L'athérure (*Atherurus africanus*), le mandrill, la mangouste à pattes noires (*Bdeogale nigripes*) et le céphalophe bleu (*Philantomba monticola*) n'y ont quant à eux montré aucun intérêt.

Au sein des observations de consommation, la durée moyenne des visites d'éléphants est de 22 minutes (n=40) et celles du céphalophe à dos jaune de 3,2 minutes (n=3) (Tableau 4). Toutefois, une différence est bien marquée au niveau de l'indice de consommation, l'éléphant présente un indice de 98,9 et le céphalophe à dos jaune de 1,1 (Tableau 4). L'éléphant est observé de jour comme de nuit, mais plus fréquemment le jour (55% des observations). Le céphalophe à dos jaune est nocturne.

Tableau 4 – Espèces observées au pied de deux *Detarium macrocarpum*. Nobs = Nombre total d'observations, Nind = Nombre moyen d'individus par observation, Nobs.cons = Nombre d'observations pendant lesquelles des individus ont consommé des fruits entiers, D.cons = Durée moyenne des observations de consommation en minutes, Fréq conso = Fréquence de consommation (Nobs.cons/Nobs), ISC = Index of Seed Consumption, J = Jour, N = Nuit, SD = Standard deviation.

Bobgunnia fistuloides

| Espèce | Nom commun | Nobs | Nind(SD) | Nobs.cons | D.cons (SD) | Fréq. conso | ISC | Période d'activité | Rôle |
|--------------------------------|---------------------------|------|-----------|-----------|-------------|-------------|------|--------------------|------------|
| <i>Atherurus africanus</i> | Athérure africain | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | N | Neutre |
| <i>Cephalophus silvicultor</i> | Céphalophe à dos jaune | 4 | 1 | 3 | 3,2 (4,6) | 75% | 1,1 | N | Neutre |
| <i>Philantomba monticola</i> | Céphalophe bleu | 2 | 1,5 (0,7) | 0 | 0 | 0 | 0 | J | Neutre |
| <i>Cephalophus callipygus</i> | Céphalophe de Peters | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | J | Neutre |
| <i>Loxodonta cyclotis</i> | Eléphant de forêt | 55 | 1,4 (0,6) | 40 | 22 (23) | 73% | 98,9 | J/N | Disperseur |
| <i>Tragelaphus scriptus</i> | Guib harnaché | 2 | 1,5 (0,7) | 0 | 0 | 0 | 0 | J | Neutre |
| <i>Mandrillus sphinx</i> | Mandrill | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | J | Neutre |
| <i>Bdeogale nigripes</i> | Mangouste à pattes noires | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | N | Neutre |
| <i>Cricetomys emini</i> | Rat géant | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | N | Neutre |

3.1.2 Consommateurs des fruits de *B. fistuloides*

Globalement, 183 vidéos représentant 62 événements indépendants ont été enregistrées au pied du *B. fistuloides* sur une durée de 26 jours. Les six espèces identifiées sont reprises dans le tableau 5. L'éléphant de forêt est l'espèce la plus représentée dans les vidéos. Il apparaît dans 61% (n=38) des visites. Celui-ci est suivi par le céphalophe de Peters dont les visites comptent pour 26% (n=16) des observations. Le céphalophe bleu et le pangolin géant (*Manis gigantea*) ne sont observés qu'une seule fois.

Tableau 5 – Comportements observés au pied de *Bobgunnia fistuloides*, avec NI = Aucune interaction, INC = Interaction sans contact, CP, consommation de pulpe, Cin = Consommation de fruits entiers dans le tas, Cout = Consommation de fruits entiers hors du tas, Ncons = Nombre de visites avec consommation (Cin+Cout), Nobs = Nombre total de visites.

| <i>Bobgunnia fistuloides</i> | | | | | | | | | |
|-------------------------------|----------------------------|--------------|----|-----|----|-----|------|-------|------|
| Espèce | Nom commun | Famille | NI | INC | CP | Cin | Cout | Ncons | Nobs |
| <i>Cephalophus callipygus</i> | Céphalophe de Peters | Bovidae | 8 | 4 | 0 | 0 | 4 | 4 | 16 |
| <i>Cephalophus dorsalis</i> | Céphalophe à bande dorsale | Bovidae | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| <i>Philantomba monticola</i> | Céphalophe bleu | Bovidae | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Loxodonta cyclotis</i> | Éléphant de forêt | Elephantidae | 19 | 7 | 0 | 0 | 12 | 12 | 38 |
| <i>Atherurus africanus</i> | Athérure africain | Hystriidae | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| <i>Manis gigantea</i> | Pangolin géant | Manidae | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Total | | | 35 | 11 | 0 | 0 | 16 | 16 | 62 |

Seules deux espèces ont consommé les fruits de *B. fistuloides* : l'éléphant de forêt et le céphalophe de Peters (Figure 6). L'éléphant consomme des fruits entiers dans 32% (n=12) de ses visites, toujours en dehors du tas formé au préalable. Des individus ont également été observés en train de renifler des fruits sans en consommer ou de passer à côté sans y porter d'intérêt. Le céphalophe de Peters consomme des morceaux de fruits dans 25% (n=4) de ses visites, toujours hors du tas préformé. Dans 25% (n=4) des observations, il ne fait que renifler les fruits. Dans les 50% des enregistrements restants (n=8), les céphalophes ne montrent aucun intérêt pour les fruits.

La figure 7 représente le nombre cumulé de visites avec consommation pour chacune des deux espèces.

Le céphalophe à bande dorsale (*Cephalophus dorsalis*), le céphalophe bleu, l'athérure africain et le pangolin géant n'ont montré aucun intérêt pour les fruits.



FIGURE 6 – Consommation des fruits de *B. fistuloides* par A) l'éléphant de forêt et B) le céphalophe de Peters.

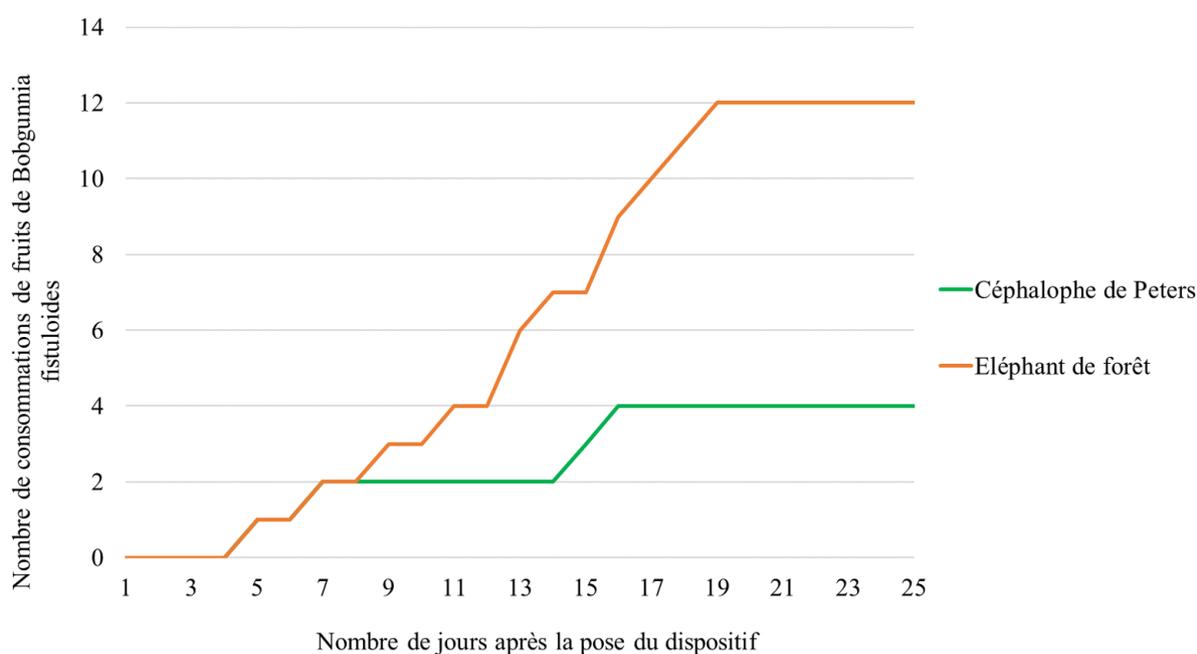


FIGURE 7 – Observations cumulées des visites avec consommations, des éléphants de forêt et des céphalophes à dos jaune au pied de *Bobgunnia fistuloides*. La courbe verte suit la courbe orange sur les huit premiers jours.

Au sein des observations de consommation, la durée moyenne des visites d'éléphants est de 5,2 minutes ($n=12$) et celle du céphalophe à dos jaune de 1 minute ($n=4$). Les fréquences de consommation des deux espèces sont proches et valent respectivement 32% et 25% (Tableau 6). L'éléphant visite les pieds tant de jour que de nuit mais est plus fréquent pendant la nuit/le jour (73% des observations). Le céphalophe de Peeters est lui exclusivement diurne.

Tableau 6 – Espèces observées au pied d’un *Bobgunnia fistuloides*. Nobs = Nombre total d’observations, Nind = Nombre moyen d’individus par observation, Nobs.cons = Nombre d’observations pendant lesquelles des individus ont consommé des fruits entiers, D.cons = Durée moyenne des observations de consommation en minutes, Fréq conso = Fréquence de consommation (Nobs.cons/Nobs), ISC = Index of Seed Consumption, SD = Standard deviation.

| <i>Bobgunnia fistuloides</i> | | | | | | | | | |
|-------------------------------|----------------------------|------|-----------|------------|-------------|-------------|------|--------------------|------------|
| Espèce | Nom commun | Nobs | Nind(SD) | Nobs. cons | D.cons (SD) | Fréq. conso | ISC | Période d’activité | Rôle |
| <i>Atherurus africanus</i> | Athérure africain | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | N | Neutre |
| <i>Cephalophus dorsalis</i> | Céphalophe à bande dorsale | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | N | Neutre |
| <i>Philantomba monticola</i> | Céphalophe bleu | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | J | Neutre |
| <i>Cephalophus callipygus</i> | Céphalophe de Peters | 16 | 1 (0) | 4 | 1 (1) | 25% | 6,2 | J | Disperseur |
| <i>Loxodonta cyclotis</i> | Eléphant de forêt | 38 | 1,2 (0,5) | 12 | 5,2 (5,2) | 32% | 93,8 | J/N | Disperseur |
| <i>Manis gigantea</i> | Pangolin géant | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | N | Neutre |

3.1.3 Graines retrouvées dans les crottes d’éléphant

L’analyse de 117 crottes d’éléphants a révélé la présence de nombreuses essences, dont *D. macrocarpum*. Malgré la présence abondante de *B. toxisperma* dans la zone d’étude, aucune graine de cette essence n’a été trouvée. La fouille des crottes a révélé que 19 (16,2%) contenaient entre 1 et 6 graines *D. macrocarpum*, avec une moyenne de 0,29 graine par crotte. Parmi les crottes contenant ces graines, le nombre moyen de celles-ci s’élève à 1,78 graine par crotte. Au total, 34 graines de cette essence ont été trouvées : 24 saines et 10 cassées.

L’analyse de variance réalisée n’a pas révélé de différence significative du nombre de graines en fonction du stade de décomposition des crottes ($F=1.23$, $dl=4$, $p = 0.303$). Le nombre de graines moyen n’évolue donc pas de façon significative avec la décomposition des fèces.

A titre informatif, les autres grosses graines observées appartenaient aux espèces suivantes : *Irvingia grandifolia*, *Klainedoxa gabonensis* et *Pentaclethra macrophylla*.

3.2 Quantification des processus de prédation et de dispersion secondaires

3.2.1 Espèces observées

Au total, 18 caméras ont été placées afin d'identifier le cortège d'espèces intéressées par le contenu des fèces d'éléphants. 2619 vidéos représentant 1159 événements indépendants ont été enregistrées en 634 jours-caméras.

Toutes observations combinées, 29 espèces ont été identifiées. La figure 8 présente le nombre d'observation de chaque espèce. Les visites de céphalopes bleus (n=363) et de céphalopes de Peters (n=282) représentent plus de 50% des observations. Ceux-ci sont suivis par l'éléphant de forêt (n=152, 13,1%), le mandrill (n=96, 8,3%) et le potamochère (n=56, 4,8%).

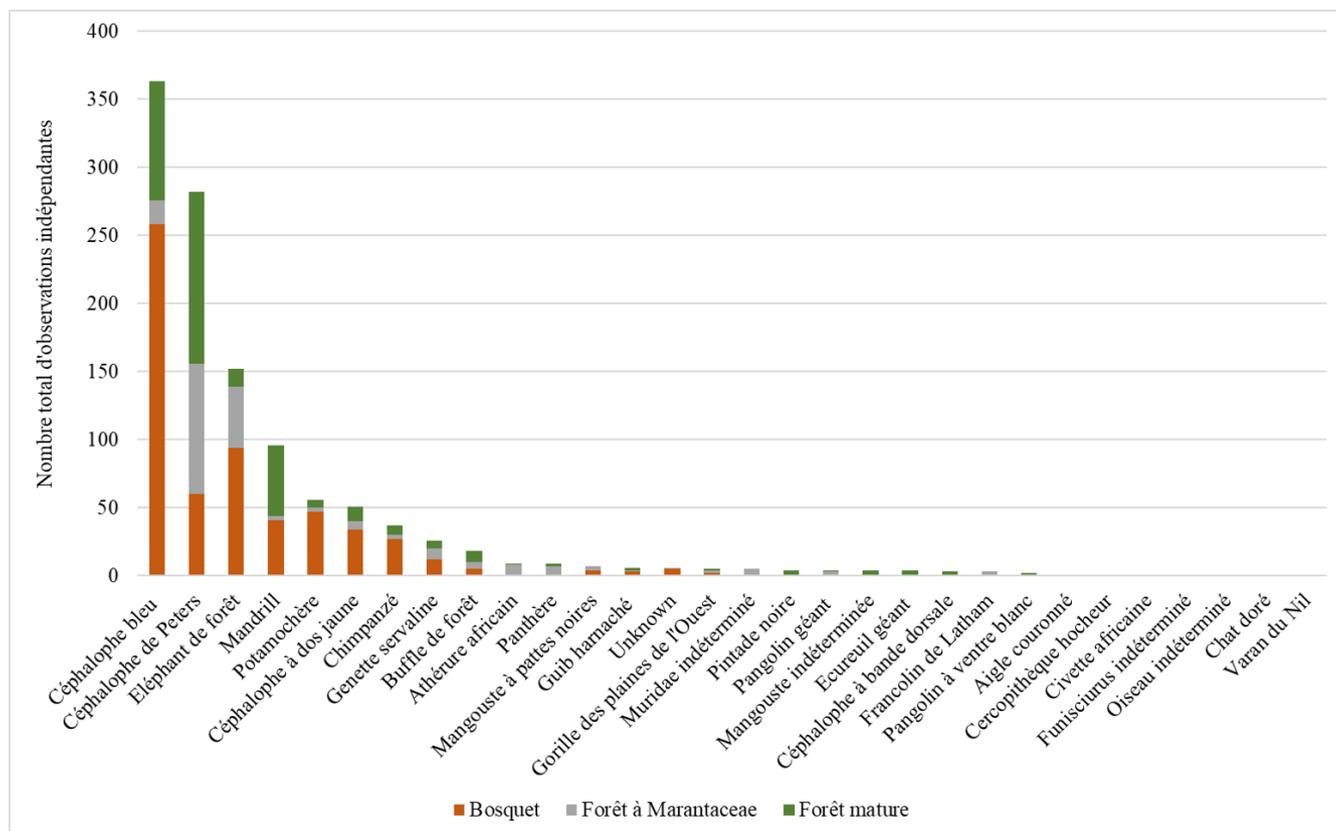


FIGURE 8 – Nombre total d'observations de chaque espèce.

Douze espèces sont retrouvées dans les trois habitats : en forêt à Marantaceae, en forêt mature et en bosquet. Six espèces ne sont aperçues qu'en forêt à Marantaceae et en forêt mature. Deux évitent la forêt à Marantaceae. Enfin, cinq ne sont observées qu'en forêt à Marantaceae, deux uniquement en forêt mature et trois uniquement en bosquet.

3.2.2 Comportements observés

Le tableau 7 reprend les différents comportements observés dans chaque habitat. Les comportements détaillés pour chaque espèce sont présentés en annexe B. Plus de la moitié des observations a été effectuée dans les bosquets alors que c'est dans les forêts matures que le plus grand nombre d'espèces a été enregistré.

Tableau 7 – Comportements observés dans chaque habitat (description des habitats au point 2.1.2) avec : Nsp = nombre d'espèces observées, Ncf = Nombre de crottes fouillées, Nobs = Nombre total d'observations, NI = aucune interaction, INC = interaction sans contact, T = marquage de territoire, CS = consommation en surface, F = Nombre d'observations avec fouille.

| | Nsp | Ncf | Nobs | NC | INC | T | CS | F |
|--------------|-----|-----|------|------|-----|---|----|----|
| Bosquet | 18 | 5 | 597 | 546 | 24 | 0 | 9 | 18 |
| Forêt mature | 25 | 5 | 337 | 312 | 10 | 1 | 0 | 14 |
| Marantaceae | 20 | 4 | 225 | 201 | 16 | 2 | 0 | 6 |
| Total | | 14 | 1159 | 1059 | 50 | 3 | 9 | 38 |

Des 30 espèces observées, sept ont montré un intérêt pour des fèces : l'éléphant de forêt, le céphalophe à dos jaune, le céphalophe de Peters, le céphalophe bleu, le mandrill, le potamochère et la mangouste (*Herpestidae sp.*) (Tableau 8). Ces comportements sont illustrés par la figure 9.

Seize caméras montrent des visites durant lesquelles des individus ont reniflé les crottes visées. L'éléphant de forêt renifle des fèces dans trois observations (Tableau 8). Le reste du temps, il ne fait que passer à côté. La mangouste et le céphalophe à dos jaune ont également chacun été observés en train de renifler des fèces à une seule reprise (Tableau 8).

Les céphalophes de Peters ne portent aucun intérêt pour les fèces dans la majorité de leurs visites (n=256) mais ils les reniflent dans 23 observations sur les 282 réalisées et frottent leurs glandes sur les fèces à 3 reprises (Tableau 8). Ce comportement n'est pas observé chez le céphalophe bleu. Par contre, des individus sont observés en train de manger les champignons poussant à la surface des crottes à plusieurs reprises (n=9) (Tableau 8).

Quatorze crottes sur dix-huit sont fouillées par des mandrills et/ou des potamochères : les mandrills en fouillent onze et les potamochères sept. Quatre crottes sont retournées par les deux espèces. L'activité de fouille chez le mandrill se déroule entre le 1^{er} et le 20^{ème} jour après pose de la caméra et entre le 3^{ème} et le 30^{ème} jour pour les potamochères. Les fréquences et durées moyennes de fouille du mandrill et du potamochère sont semblables (Tableau 9). Une légère augmentation au fil du temps des durées moyennes de recherche dans les fèces est observable pour les deux espèces (Annexe C). Ces deux espèces sont considérées comme prédateurs des graines.

Tableau 8 – Comportements des espèces montrant un intérêt pour les crottes, avec NI = Aucune interaction, INC = Interaction sans contact, T = Marque son territoire sur la crotte, CS = Consomme des champignons à la surface de la crotte, F = Fouille, Nobs = Nombre total de visites.

| Espèce | Nom commun | Famille | NI | INC | T | CS | F | Nobs |
|--------------------------------|------------------------|-----------------|-----|-----|---|----|----|------|
| <i>Philantomba monticola</i> | Céphalophe bleu | Bovidae | 335 | 19 | 0 | 9 | 0 | 363 |
| <i>Cephalophus callipygus</i> | Céphalophe de Peters | Bovidae | 256 | 23 | 3 | 0 | 0 | 282 |
| <i>Loxodonta cyclotis</i> | Eléphant de forêt | Elephantidae | 149 | 3 | 0 | 0 | 0 | 152 |
| <i>Mandrillus sphinx</i> | Mandrill | Cercopithecidae | 73 | 0 | 0 | 0 | 23 | 96 |
| <i>Potamochoerus porcus</i> | Potamochère | Suidae | 39 | 3 | 0 | 0 | 14 | 56 |
| <i>Cephalophus silvicultor</i> | Céphalophe à dos jaune | Bovidae | 50 | 1 | 0 | 0 | 0 | 51 |
| <i>Herpestidae sp.</i> | Mangouste sp | Herpestidae | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| Total | | | 905 | 50 | 3 | 9 | 37 | 1004 |

Tableau 9 – Espèces fouillant les crottes, avec Nobs= Nombre total d'observations, F = Nombre de visites avec fouille, Freq.F= Fréquence de fouille, D.F = Durée moyenne de fouille, NcF = Nombre de crottes fouillées, Nind = Nombre moyen d'individus par groupe (Abernethy et al., 2002; White, 1994b), SD = Standard Deviation.

| Espèce | Nom commun | Habitat | Nobs | F | Freq.F | D.F (SD) | NcF | Nind (SD) | Rôle |
|-----------------------------|-------------|---------|------|----|--------|-----------|-----|-----------|-----------|
| <i>Mandrillus sphinx</i> | Mandrill | M-F-B | 96 | 23 | 24% | 7,5 (9,3) | 11 | 620 (163) | Prédateur |
| <i>Potamochoerus porcus</i> | Potamochère | M-F | 56 | 14 | 25% | 9 (10,7) | 7 | 33 (4) | Prédateur |



FIGURE 9 – Photos issues des caméras-pièges montrant un éléphant (A), un céphalophe à dos jaune (B) et une mangouste (C) reniflant des fèces, D) un céphalophe bleu mangeant un champignon sur une crotte, E) un céphalophe de Peters frottant ses glandes sur la crotte ainsi que F) un potamochère et G) un mandrill fouillant des crottes.

3.3 Identification des molécules volatiles attractives dans les écorces

Les analyses des molécules volatiles ont été réalisées à raison de quatre répétitions sur huit essences écorcées par l'éléphant mais les identifications n'ont été faites que sur un échantillon par essence. Les résultats des GC-MS sont présentés en annexe D.

Toutes essences confondues, 85 composés organiques volatils ont été identifiés, respectivement 17, 26, 26, 25, 23, 32, 32, et 20 chez *Baillonella toxisperma*, *Cylicodiscus gabunensis*, *Detarium macrocarpum*, *Irvingia gabonensis*, *Irvingia grandifolia*, *Pentaclethra eetveldeana*, *Petersianthus macrocarpus* et *Piptadeniastrum africanum*.

Six composés organiques volatils sont trouvés dans tous les échantillons : le beta-pinène, l'éthanol, l'éthylbenzène, le limonène, le p-xylène et le toluène. Les quantités relatives de chacune de ces molécules retrouvées dans les différentes essences sont présentées dans la figure 10.

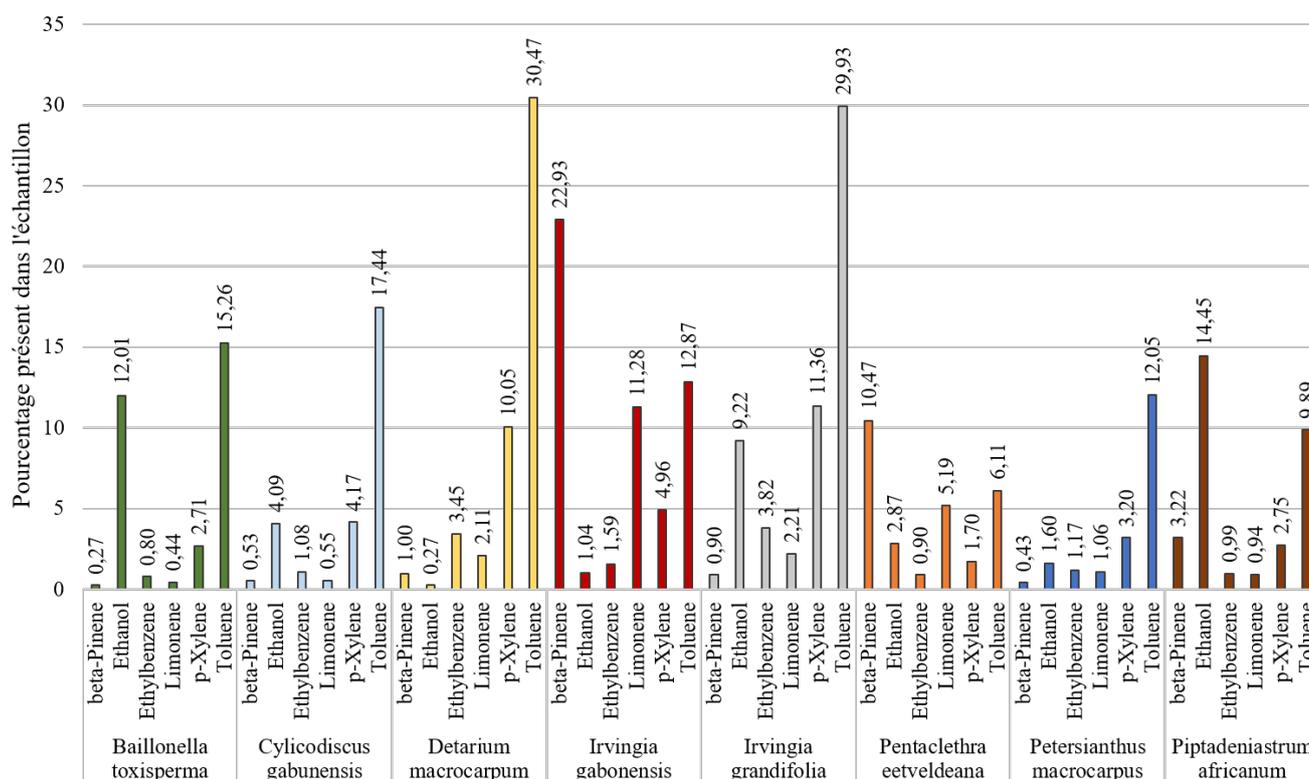


FIGURE 10 – Quantités exprimées en pourcentage par essence des molécules communes à tous les échantillons

Les cinq premières dimensions de l'ACP expliquent 86% de la variance totale (Figure 11).

L'observation des données sur les trois premières dimensions de l'ACP permet de mettre en avant un premier groupe formé de *Cylicodiscus gabunensis*, *Baillonella toxisperma*, *Piptadenias-trum africanum* et *Irvingia gabonensis* ainsi qu' un second composé de *Detarium macrocarpum* et d'*Irvingia grandifolia*. Les deux autres espèces sont séparées (Figure 12).

Des six molécules communes aux huit essences, trois sont fortement corrélées positivement avec la deuxième dimension ; le toluène, le p-xylène et l'éthylméthylbenzène (Figure 13). Deux le sont négativement ; le beta-pinène et le limonène. L'éthanol ne contribue que très faiblement à la création de ces composantes (Figure 13).

L'analyse dans les autres plans factoriels n'a pas permis de mettre en évidence une quelconque tendance dans la structure des données.

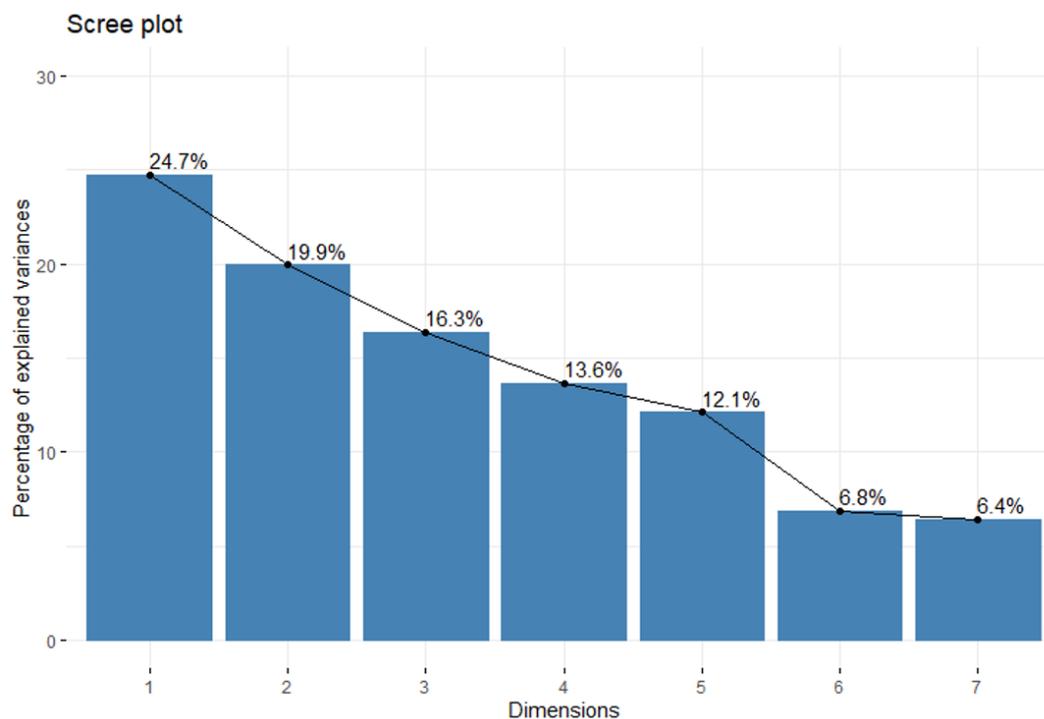


FIGURE 11 – Représentation graphique des valeurs propres de l'ACP

4 Discussion

4.1 Rôle de l'éléphant de forêt dans la dispersion d'espèces à haute valeur patrimoniale

Le premier objectif de cette étude était d'identifier le cortège d'espèces impliquées dans la dispersion de deux essences à haute valeur commerciale et patrimoniale : *Detarium macrocarpum* et *Bobgunnia fistuloides*, et de préciser le rôle de l'éléphant. L'efficacité d'un disperseur peut être évaluée quantitativement et qualitativement, respectivement par la proportion de fruits consommés parmi les fruits disponibles et la probabilité de survie des graines avalées.

Dans cette étude, le facteur quantitatif est estimé grâce à la fréquence de visites durant lesquelles les animaux ont consommé des fruits, la durée de ces visites, ainsi que le nombre de graines intactes ou non retrouvées dans les fèces d'éléphants. Le facteur qualitatif n'ayant pu être évalué, il sera discuté grâce aux données trouvées dans la littérature pour chaque consommateur.

4.1.1 Consommateurs des fruits de *D. macrocarpum* et de *B. fistuloides*

Premièrement, cette étude a confirmé l'efficacité des pièges-photographiques pour identifier les espèces impliquées dans la dispersion d'espèces végétales. Ils ont permis d'identifier six espèces de mammifères interagissant avec les fruits de *D. macrocarpum* : l'éléphant de forêt, le céphalophe à dos jaune, le guib harnaché, le céphalophe de Peters, le céphalophe bleu et le rat géant.

Parmi celles-ci, l'éléphant et le céphalophe à dos jaune sont les seules à avaler les fruits en entiers et à être impliquées dans la dispersion de *D. macrocarpum*. L'éléphant présente l'ISC le plus élevé et est responsable de 93% des observations de consommation au pied des *D. macrocarpums*. Bien que le nombre d'observations de céphalophes à dos jaune soit restreint, celles-ci ont été enregistrées sur les deux pieds de *D. macrocarpum*, distants de plus de 3.5 kilomètres. Le domaine vital du céphalophe à dos jaune avoisinant les 200 hectares (Houngbégnon et al., 2019), il est probable que les observations montrent des individus différents.

Concernant *B. fistuloides*, deux espèces interagissent avec les fruits et les mangent : l'éléphant de forêt et le céphalophe de Peters. Les consommations sont réalisées à 75% par l'éléphant et à 25% par le céphalophe de Peters. La différence entre les indices de consommation de ces deux espèces est moins marquée que dans le cas du *D. macrocarpum* mais l'éléphant possède également un ISC plus élevé que le céphalophe au pied du *B. fistuloides* observé.

4.1.1.1 Rôle de l'éléphant de forêt

Le rôle disséminateur de l'éléphant est connu depuis longtemps (Alexandre, 1982) mais peu d'études se sont penchées sur les relations obligatoires qui existeraient entre cette espèce et certaines essences forestières. C'est par exemple le cas de *Balanites wilsoniana* dont le maintien de la population dépend fortement de l'éléphant (Chapman et al., 1992; Cochrane, 2003; Babweteera et al., 2007). Les essences concernées par ce type de relation présenteraient un syndrome mégafaunal excluant de nombreux frugivores de leur cortège de disperseurs. Deux types de fruits ont été décrits comme présentant un syndrome mégafaune (Guimarães et al., 2008). Les fruits de *D. macrocarpum* correspondent à la première catégorie à savoir « des fruits de 4-10 cm de diamètre contenant jusqu'à 5 grosses graines », et ceux de *B. fistuloides* à la seconde caractérisée par « des fruits de plus de 10 cm de long comprenant une multitude de petites graines » (Guimarães et al., 2008).

Les enregistrements des caméras-pièges montrent que les fruits de *D. macrocarpum* et *B. fistuloides* sont abondamment consommés par l'éléphant. White et al. (1994) qui a décrit le régime alimentaire de l'éléphant de forêt dans la même zone a également observé des graines intactes de ces espèces dans les fèces. De nombreuses études menées en Côte d'Ivoire (Alexandre, 1978; Merz, 1981), en République Démocratique du Congo (Brahmachary, 1980; Kitamura et al., 2004), au Cameroun (Nchanji and Plumptre, 2003), en Ouganda (Chapman et al., 1992) et en République du Congo (Blake et al., 2009) rapportent des proportions importantes de crottes contenant des graines, dont une grande majorité est intacte. Tous confirment alors le rôle essentiel de l'éléphant dans la dispersion de nombreuses espèces végétales.

Les graines des deux essences observées dans cette études sont dotées de caractéristiques permettant de traverser indemnes le tractus digestif du pachyderme. D'une part, la graine de *D. macrocarpum* est protégée par un épais mésocarpe fibreux et par un endocarpe épais et lignifié (Figure 3) empêchant sa destruction par les acides gastriques. D'autre part, les fruits de *B. fistuloides* contiennent une multitude de petites graines enfouies dans une pulpe collante et résineuse. Leur survie aux processus de mastication et de digestion serait due à leur petite taille (Feer, 1995). Blake (2002) décrit d'ailleurs cette essence comme ayant les fruits les plus appréciés par les éléphants dans la forêt de Ndoki dans le nord du Congo.

Aucun test de germination n'a été réalisé dans cette étude sur les graines trouvées dans les fèces d'éléphants car de nombreuses études ont déjà mis en avant les bénéfices observés sur les taux de germination et la vitesse de croissance des graines consommées par les éléphants (Gautier-Hion et al., 1985; Chapman et al., 1992; Nchanji and Plumptre, 2003; Babweteera et al., 2007; Bodmer and Ward, 2010; Ong et al., 2019). Bien que la majorité des graines de *D. macrocarpum* aient été retrouvées intactes dans les fèces, certaines étaient cassées (29%). Ceci peut être dû à la mastication

par l'éléphant mais il semble plus probable que cela soit le résultat de prédation post-dispersion car toutes ces graines cassées étaient retrouvées en surface des crottes et non à l'intérieur.

Dans le cas des deux essences observées, l'éléphant possède (i) l'indice de consommation, (ii) la fréquence de visite, (iii) la durée moyenne de visite et (iv) le nombre moyen d'individus par visite les plus élevés (Tableaux 4 et 6. Par ailleurs, ses excréments constituent un milieu riche en nutriments propice à la croissance des jeunes pousses (Nchanji and Plumptre, 2003). Les éléphants voyagent également sur des distances plus grandes que la plupart des autres disperseurs (Sekar et al., 2016). Blake et al. (2009) ont montré des distances de dispersion par les éléphants se comptant en centaines de kilomètres. Ainsi, les éléphants permettent aux graines d'échapper à la compétition et la prédation sous le pied mère et garantissent le maintien de la diversité génétique au sein des populations. Enfin, les éléphants ouvrent le milieu en se déplaçant et créent de cette manière un environnement ouvert et lumineux, favorable au développement des graines de ces deux essences respectivement pionnière³ et cryptopionnière⁴ (Blake and Inkamba-Nkulu, 2004; Sekar et al., 2016). Ces facteurs quantitatifs et qualitatifs démontrent l'importance cruciale de l'éléphant comme disperseur primaire des fruits de *D. macrocarpum* et *B. fistuloides* (Figures 14 et 15)



FIGURE 14 – Deux plantules de *Detarium macrocarpum* se développant dans une crotte d'éléphant à proximité d'une saline © JL. Doucet

3. Pionnière : se dit des espèces se développant de façon optimale, durant toute leur vie dans des conditions de forte luminosité. (Meunier et al., 2015)

4. Cryptopionnière : se dit d'une espèce dont les plantules se développent de façon optimale dans des conditions de forte luminosité et dont les arbres matures survivent aussi sous ombrage. (Meunier et al., 2015)



FIGURE 15 – Jeunes plants de *Bobgunnia fistuloides* (en haut et à gauche) se développant dans une ancienne crotte d'éléphant © JL.Doucet.

Aucune graine de *B. toxisperma* n'a été observée dans les fèces d'éléphant. Il n'est donc toujours pas possible de statuer sur le rôle de l'éléphant dans la dispersion de cette espèce sur de longues distances (Duminil et al., 2016). Une explication à l'absence d'observations pourrait simplement être la mauvaise fructification de cette espèce en 2020. *Baillonella toxisperma* est en effet connu pour avoir une fructification supra-annuelle (Debroux, 1998).

4.1.1.2 Rôle des céphalophes dans la dispersion de *D. macrocarpum*

Les céphalophes sont des herbivores ruminants. Leur régime alimentaire est principalement composé de fruits (jusqu'à 90%) et de feuilles mais comprend également des bourgeons, des graines et des petits animaux tels que des oiseaux ou des reptiles (Kingdon, 2013). Les proportions relatives et la composition de leur alimentation varient selon les saisons (Houngbégnon et al., 2019).

Importants frugivores, les céphalophes sont prédisposés à être des disperseurs de graines. Des études sur le contenu gastrique de plusieurs espèces de céphalophes montrent que seulement quelques graines sont communes à toutes les espèces (Dubost, 1984). Cette sélectivité s'explique par la taille de l'animal et la variété d'habitats préférés (Illius and Gordon, 1992; Feer, 1995).

Les grandes espèces comme le céphalophe à dos jaune peuvent avaler les noyaux de *D. macrocarpum*, mais ces fruits ne conviennent pas aux céphalophes plus petits en taille comme céphalophe de Peters. Ils ont été observés reniflant les fruits sans pour autant les consommer. Selon Dubost

(1984), le céphalophe bleu n'avale pas les fruits de plus 3 cm de diamètre. Son rôle de disperseur se limite donc aux graines de taille inférieure à 1-2 cm de diamètre (Dubost, 1984). En ce qui concerne le céphalophe de Peters, les graines qu'il disperse ne dépassent pas 3-4 cm (Feer, 1995). Les fruits de *D. macrocarpum* étant largement plus grands que ces dimensions, ces deux espèces de céphalophes sont exclues du cortège de disperseurs potentiels.

Dans cette étude, il a été observé que le céphalophe à dos jaune peut parfois avaler le noyau, parfois le recracher. Ce phénomène est également décrit par Gautier-Hion et al. (1985) et par Feer (1995). Pour les petits céphalophes, avaler des grosses graines comme celle de *D. macrocarpum* limiterait considérablement l'espace disponible dans l'estomac pour d'autres aliments et le coût énergétique lié à la digestion de celles-ci serait important (Stoner et al., 2007). Pour ces raisons, les graines seront recrachées soit sur place après avoir mâché la pulpe, soit lors de la rumination (Gautier-Hion et al., 1985). Il en résulte alors une dispersion sur de courtes ou moyennes distances.

Seules les petites graines peuvent se retrouver dans les fèces des céphalophes. Toutefois, l'association d'une mastication fine et d'une digestion longue et efficace entraîne une transformation significative des aliments ingérés, ce qui ne favorise pas la survie des graines avalées. Alexandre (1982) rapporte la présence de graines intactes de *Solanum verbascifolium* et de *Musanga cecropioides* dans les fèces de *Cephalophus niger*. Le rôle des fèces de céphalophes sur le taux de germination des graines et leur développement est peu connu, mais au vu de leur décomposition rapide, il est peu probable que celles-ci induisent des bénéfices majeurs (Breuer et al., 2009). Les graines plus grosses, comme celles de nos deux espèces, pourraient être dispersées lors de la rumination, si elles sont recrachées loin de l'arbre semencier (Gautier-Hion et al., 1985). Elles échapperaient de cette façon à la prédation au pied de l'arbre-mère sans être détruites dans le système digestif. La viabilité de la graine recrachée dépendrait de la dureté du tégument séminal la protégeant. Des tests de germination effectués par Feer (1995) sur des graines de *Chrysophyllum bequei* régurgitées montrent des taux de germination plus importants et des croissances accélérées par rapport aux graines ramassées au pieds des semenciers, mais plus de 80% des graines régurgitées ou déposées pour l'expérience étaient mangées ou emportées par des rongeurs dans les 60 jours (Feer, 1995).

Enfin, les rythmes d'activité et les habitats préférés par les céphalophes influenceraient leur qualité de disperseur. En effet, les espèces nocturnes comme le céphalophe à dos jaune choisiraient de meilleurs endroits de repos et de rumination pendant la journée comme par exemple les clairières, en comparaison avec les céphalophes diurnes comme le céphalophe de Peters.

Bien que les fréquences de consommation des fruits de *D. macrocarpum* et *B. fistuloides* respectivement par le céphalophe à dos jaune et le céphalophe de Peters soient assez élevées, ces

espèces ne semblent pas être en mesure de compenser le rôle de l'éléphant dans les zones où celui-ci se rarifierait. En effet, d'un point de vue quantitatif, leurs indices de consommation, leurs fréquences de visites, leurs durées de consommation ainsi que le nombre d'individus par observation sont beaucoup plus faibles (Tableaux 4 et 6.

4.1.2 Consommateurs potentiels

Le guib harnaché a été observé autour des *D. macrocarpum*. Ce ruminant a une taille et un régime alimentaire proche de celui du céphalophe à dos jaune (Kingdon, 2013). Toutefois, aucune consommation de fruit n'a été observée. Malgré que certaines études aient mis en exergue son rôle de disperseur (Setlakegamo, 2013), cela ne semble pas être le cas ici.

Observé une seule fois sur les vidéos, le rat géant ne devrait avoir qu'un rôle tout à fait mineur dans la dynamique des populations de *D. macrocarpum*. Les grands rongeurs sont plus sélectifs que les petits dans leur alimentation et préfèrent les grands fruits fibreux aux graines riches en nutriments (Gautier-Hion et al., 1985; Nyiramana et al., 2011). Ils les dissimulent alors dans des caches sous la surface ou dans le sol sur des distances pouvant atteindre 70 mètres (Dennis, 2003). Les graines oubliées peuvent alors germer si elles ne sont pas enterrées trop profondément (Forget, 1993; Moupela, 2013; Evrard et al., 2017).

Les enregistrements des pièges-photographiques révèlent également la présence d'espèces ne montrant aucun intérêt pour les fruits. Il s'agit du mandrill, de la mangouste à pattes noire et de l'athérure pour *D. macrocarpum* et du céphalophe à bande dorsale, du céphalophe bleu, de l'athérure et du pangolin géant pour *B. fistuloides*. Leur rôle dans la dispersion de ces essences semble donc a priori neutre.

4.1.3 Limites de l'étude

Cette étude doit être considérée comme préliminaire. En effet, la taille de l'échantillonnage est restreinte car les observations ne se sont pas déroulées durant la haute saison de fructification. Des pièges-photographiques n'ont pu être installés que vers deux pieds de *D. macrocarpum* et un de *B. fistuloides*. Par ailleurs, *B. toxisperma* a très peu fructifié en 2020. Un plus large échantillon et des dispositifs déployés tout au long de la période de fructification permettraient peut-être de révéler une plus grande diversité d'espèces contribuant à la dispersion et à la prédation de leurs fruits.

Il serait également intéressant de répéter cette étude dans des zones avec des conditions environnementales et des densités de faune différentes. Dans une étude portant sur *Guibourtia tessmannii*, Tosso et al. (2018) a montré que les communautés animales impliquées dans la dispersion de cette

essence variaient avec les conditions environnementales et l'ampleur des impacts anthropiques.

Dans notre étude, bien que les fruits aient été manipulés le moins possible et avec des gants stériles, le tas formé devant la caméra pour attirer les éventuels consommateurs a probablement influencé le comportement de certains individus. A chaque passage, les nouveaux fruits tombés y étaient ajoutés mais les anciens n'étaient pas retirés. Le nombre important de vieux fruits dans le tas explique sûrement le plus grand nombre de consommations hors de celui-ci. Il serait donc judicieux de retirer les vieux fruits et de les remplacer par des fruits frais lors de passages réguliers. Une façon de s'affranchir de ce dispositif est de placer plusieurs caméras autour du semencier afin d'observer l'activité tout autour de celui-ci.

Comme observé sur la figure 5, la majorité des visites des *D. macrocarpum* avec consommation apparaît dans la semaine suivant la pose des caméras. En effet, 98% des visites d'éléphants se sont produites dans les 8 premiers jours. La période de fructification de cette essence touchant à sa fin, la quantité de fruits frais disponibles diminuait. Les visites sont donc devenues moins fréquentes, les consommateurs n'étant pas intéressés par les fruits plus anciens. Dans le cas de *B. fistuloides*, les consommations sont réparties plus équitablement dans le temps et se déroulent du 5 au 19ème jour. La caméra a été retirée au bout de 25 jours car les fruits restant dans le tas étaient alors secs.

Malgré ces limites, les résultats font ressortir l'importance cruciale de l'éléphant dans la dispersion de *D. macrocarpum* et *B. fistuloides*. Il est dès lors vraisemblable que la réduction des populations d'éléphants, notamment dans un contexte de braconnage, affecterait gravement la dynamique des populations de ces deux espèces héliophiles.

4.2 Caractérisation des processus secondaires à la dispersion

Les études sur le rôle de l'éléphant dans la dispersion d'essences s'arrêtent souvent à l'observation du prélèvement des fruits par ces-derniers et à l'analyse de la présence de graines dans leurs fèces. Cependant, cela ne constitue que les premières étapes d'un processus dynamique au cours duquel d'autres facteurs viennent ensuite favoriser la survie de la graine ou entraîner sa mort (Stoner et al., 2007). Les aspects relatifs aux consommateurs primaires ont été abordés dans le premier objectif de cette étude. Peu de données existent sur le destin des graines se retrouvant dans les fèces et les interactions possibles avec des agents secondaires.

Après avoir quantifié l'importance du rôle de l'éléphant comme disperseur, le deuxième objectif de cette étude a été de caractériser les processus secondaires survenant lors de la consommation de graines dans les crottes d'éléphants (Figure 14). Des pièges photographiques ont été placés de façon à identifier les potentiels prédateurs et disperseurs secondaires de graines dans des fèces d'éléphants. Les images capturées par ces dispositifs attestent l'importance de considérer la prédation survenant après la dispersion de graines par l'éléphant. En effet, pour chaque crotte suivie, des enregistrements montrent des individus de différentes espèces marquant un intérêt pour celle-ci.

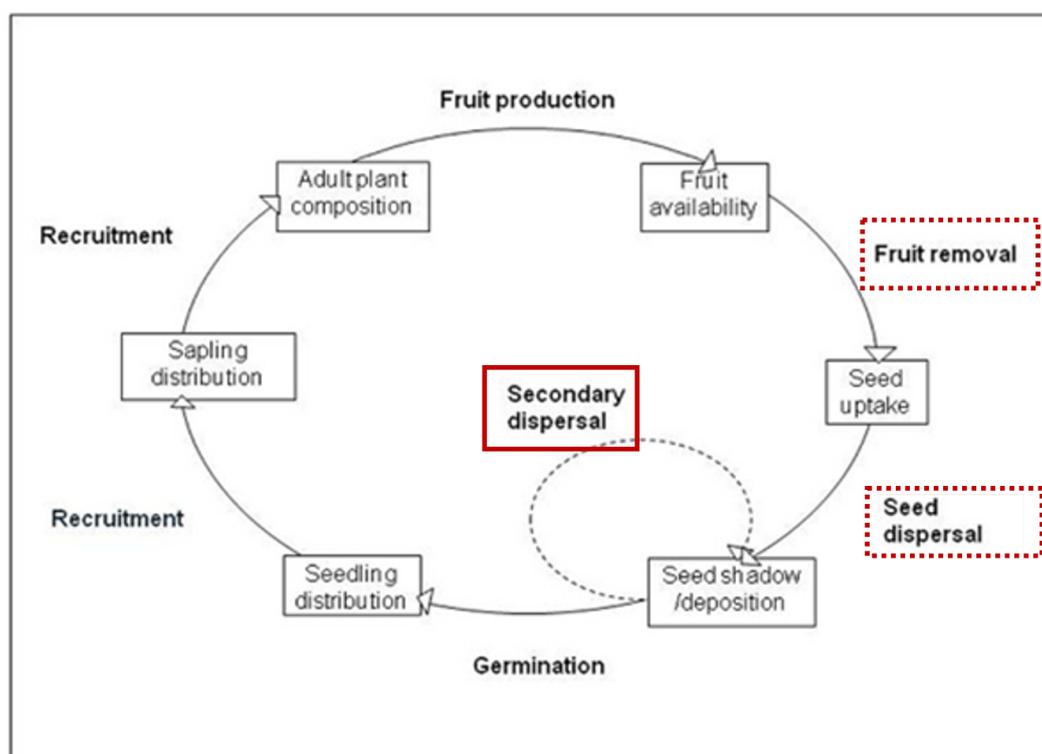


FIGURE 16 – Cycle de vie des plantes. Encadrés en pointillés rouges, les processus analysés dans le premier objectif de cette étude, et en trait plein, dans le deuxième objectif. (Fourrier, 2013) adapté de (Wang and Smith, 2002).

Les pièges photographiques sont un outil efficace pour étudier des comportements spécifiques.

Ils ont permis d'identifier 12 espèces de mammifères interagissant avec les crottes d'éléphants, dont deux les fouillent régulièrement ; le mandrill et le potamochère (Tableau 9). L'écologie de ces deux espèces a déjà été décrite de façon approfondie dans diverses études. La fouille de fèces d'éléphants par le potamochère a été étudiée par Magliocca et al. (2003), mais aucune donnée décrivant ce type de comportement chez le mandrill n'a été trouvée dans la littérature. Dans notre étude, les fréquences de fouilles des mandrills et potamochères sont semblables (24% et 25% respectivement), tout comme la durée moyenne de ces événements (7,5 et 9 minutes) (Tableau 9). Cependant les deux espèces diffèrent par la taille des groupes, le nombre de crottes fouillées et les habitats utilisés. En effet, le nombre moyen d'individus par groupe au PN Lopé est estimé à 620 pour les mandrills (Abernethy et al., 2002) et 33 pour les potamochères (White, 1994a). Les mandrills sont observés dans les trois milieux sondés et ont fouillé 11 crottes. Quant aux potamochères, ils ne sont pas vus en bosquet et n'ont fouillé que sept crottes. Ces deux espèces sont connues pour consommer des graines, bien qu'il ne soit pas exclu qu'elles recherchent également des insectes dans les fèces (Hoshino, 1985) Lahm, 1986). L'hypothèse émise est donc que le rôle de la population de mandrill sera plus impactant que celui des potamochères.

4.2.1 Mandrill

Le mandrill est la seule espèce à avoir été observée en train de consommer des graines issues de crottes (Figure 17), deux observations ont été faites de façon opportuniste et ne font donc pas partie des données enregistrées par les pièges photographiques disposés à cet effet. Cependant ceux-ci révèlent des mâles, femelles et des jeunes fouillant 11 crottes sur les 18 observées. Ces événements se sont principalement déroulés dans les premiers jours après la pose du dispositif, lorsque les excréments étaient encore frais (Annexe C). Lors des observations de consommation, seul un mâle solitaire a été observé en train de manger des graines issues de crottes (Figure 17). Celui-ci commençait par sortir les graines d'excréments secs pour ensuite les nettoyer avec ses mains. Enfin, le mâle les croquait afin de casser l'endocarpe, le laissant de côté, pour atteindre la graine.

Les mandrills vivent en grands groupes pouvant rassembler plus de 800 individus (Abernethy et al., 2002). Des hordes composées d'un si grand nombre d'individus ont été recensées dans la zone d'étude, dans le PN Lopé, mais nulle part ailleurs (Abernethy et al., 2002). Les mâles matures n'y prennent pas part en tant que membres permanents, mais ils les rejoignent lors des périodes de reproduction (Abernethy et al., 2002). Malgré la taille importante des groupes de mandrills et leur activité diurne (Ihobe, 1995), mener des études au moyen d'observations directes se révèle ardu car ils occupent des milieux très denses en végétation (Owens et al., 2015). La majorité des études réalisées à propos de l'écologie alimentaire de cette espèce dans son milieu naturel a donc privilégié l'analyse du contenu des fèces plutôt que les observations comportementales (Hoshino, 1985; Owens et al., 2015; Hongo et al., 2018).



FIGURE 17 – Mandrill mâle, croquant dans une graine de *Detarium macrocarpum* trouvée dans une crotte, photo prise par caméra-piège.

Les groupes de mandrills sont continuellement en mouvement et passent plus de la moitié de leur temps à s'alimenter (Nsi Akoue et al., 2017). Pour ce faire, ils voyagent dans toutes les strates de la forêt mais utilisent de façon intensive la strate la plus basse, où ils trouvent la majorité de leur alimentation en retournant la litière (Hoshino, 1985).

Le mandrill est omnivore (Hongo et al., 2018). Cependant, son régime alimentaire repose en grande partie sur les fruits et graines produits en abondance dans le milieu, comme c'est le cas pour de nombreux mammifères des forêts du bassin du Congo (Hoshino, 1985; Astaras and Waltert, 2010). Hoshino (1985) rapporte que le contenu des fèces de mandrills est composé de 85% de fruits et leur contenu gastrique de près de 90% de fruits. Au moins 113 espèces végétales sont concernées, dont les graines d'une centaine d'espèces. Ces données attestent de l'importance des graines dans leur alimentation (Hoshino, 1985; Astaras and Waltert, 2010). Hoshino (1985) décrit d'ailleurs les mandrills comme étant des « mangeurs de graines » en opposition aux cercopithèques arboricoles et au chimpanzé, qualifiés de « mangeurs de pulpe ». En effet, la consommation de pulpe de fruits par les mandrills est comparativement moins importante que celles des autres primates diurnes des forêts gabonaises (Gautier-Hion et al., 1980). Par contre, leur consommation de graines est supérieure (Gautier-Hion et al., 1980; Hoshino, 1985). Les mandrills consomment également des feuilles, principalement des monocotylédones des familles des Marantaceae, Zingiberaceae et Gramineae, ainsi que des invertébrés (fourmis, termites, serpents, etc.) et des champignons (Hoshino, 1985; Hongo et al., 2018). Nsi Akoue et al. (2017) note également la présence de vertébrés en faibles

quantités (grenouilles, oisillons et petits mammifères).

Au vu de la présence importante de graines dans les fèces de mandrills, durant les périodes de fructification mais également en dehors de ces périodes, Hongo et al. (2018) suggèrent que ceux-ci se rabattent sur les graines enterrées par des rongeurs lorsque les fruits ne sont plus disponibles. Notre étude montre que les fèces d'éléphants peuvent également être utilisées comme réservoirs de graines. Dudley (2000) rapporte que ce comportement de recherche de graines dans les excréments d'éléphants est systématiquement observé sur des babouins (*Papio ursinus*) au Zimbabwe.

Les mandrills sont dotés d'une puissante mâchoire, pourvue de larges prémolaires (Fleagle and McGraw, 2002). Cette caractéristique morphologique leur permet de manger une grande variété de noix et de graines y compris celles protégées contre certains prédateurs comme les graines du *D. macrocarpum* dont l'endocarpe est lignifié (Fleagle and McGraw, 2002; McGraw et al., 2014). Le passage de celles-ci par le système digestif de l'éléphant ainsi que le séjour dans le milieu humide créé par les fèces ramollissent l'endocarpe et facilitent son broyage (Magliocca et al., 2003). Les quantités abondantes de graines écrasées observées dans les fèces de mandrill (Hoshino, 1985; Owens et al., 2015; Hongo et al., 2018) permettent de confirmer que cette espèce est un prédateur et non un disperseur secondaire de graines.

4.2.2 Potamochère

Des potamochères ont été observés à plusieurs reprises en train de fouiller avec leur groin des crottes d'éléphants. Sur les 18 crottes observées, sept ont été retournées par ces derniers. Néanmoins, aucun enregistrement ne montre des individus en train de consommer des graines issues des fèces. Les visites avec fouille se sont déroulées tout au long de l'étude. Le nombre moyen de fouilles par jour est resté globalement constant sur toute la durée de l'étude, avec une légère augmentation au fil du temps (Annexe C).

Le régime alimentaire des potamochères est principalement composé de racines et de tubercules (Magliocca et al., 2003). Ils ont cependant le statut d'« omnivores » et consomment également, comme les mandrills, une grande variété de fruits et de graines en fonction de leur disponibilité, mais aussi des œufs, insectes et petits vertébrés présents dans la litière qu'ils retournent (Breuer et al., 2009; Beaune et al., 2012; Leus and MacDonald, 1997). Ils se nourrissent de façon presque continue en retournant le sol avec leur groin, leurs défenses et leurs pieds avant (Leus and MacDonald, 1997).

Des mouvements saisonniers et regroupements sont observés pendant les périodes de fructification. Les potamochères sont connus pour consommer et détruire les graines de nombreuses espèces végétales dans les forêts tropicales africaines (Whitesides, 1985; Blake and Fay, 1997). Une

étude menée en République Démocratique du Congo décrit le potamochère comme « le plus grand membre de la communauté granivore ». Elle met en évidence la consommation de fruits et de graines de 26 espèces d'arbres et de deux lianes, appartenant à 14 familles, principalement des Sapotaceae et Caesalpinaceae (Beaune et al., 2012). Les potamochères ouvrent et mangent plus de la moitié des graines présentes au pied de 54 individus d'*Irvingia gabonensis* (Beaune et al., 2012). La consommation de graines de *Detarium senegalense*, espèce proche de *D. macrocapum*, a été observée par Whitesides (1985). Les potamochères cassent également l'endocarpe lignifié des graines avec leurs dents pour consommer la graine.

L'analyse de fèces de potamochères ne révélant la présence que de morceaux de graines, ces derniers sont considérés comme des prédateurs et non comme des disperseurs (Leslie and Huffman, 2015). La prédation de graines par les potamochères a également été relevée dans le PN Lopé. Les seules graines viables observées dans les fèces de potamochères sont des graines de *Uapaca*, mais la plupart d'entre elles étaient broyées (Voysey et al., 1999). Des potamochères ont également déjà été observés en train de suivre des groupes d'éléphants à la recherche de graines (Ghiglieri et al., 1982). Le son d'un groupe de potamochères croquant des graines est décrit comme « explosif » par Abernethy et White, et pouvant être entendu à plusieurs centaines de mètres (Leslie and Huffman, 2015). La prédation par des potamochères des graines de *Balanites* dont l'éléphant est le principal disperseur a également été constatée grâce à la présence de graines broyées (Cochrane, 2003). Cependant, la prédation par les potamochères est plus importante au pied des semenciers où plus de 80% des graines seraient détruites, que dans les fèces d'éléphants (Cochrane, 2003). Ils influenceraient donc peu la survie des graines dispersées (Cochrane, 2003). La prédation des graines de cette espèce étant de ce fait moins importante dans les fèces d'éléphants qu'au pied de l'arbre semencier, le bénéfice de la dispersion par l'éléphant en serait d'autant plus grand.

4.2.3 Autres espèces

Les céphalophes bleus et céphalophes de Peters ont été observés respectivement en train de consommer les champignons poussant sur les fèces d'éléphants et marquer leur territoire en frottant leurs glandes sur ces dernières mais ces comportements n'influencent pas les graines dispersées. Ils ne sont donc ni disperseurs secondaires des graines, ni prédateurs. Toutefois, le marquage de territoire pourrait potentiellement influencer le comportement d'autres espèces mais cela reste à démontrer.

Les enregistrements des pièges photographiques révèlent également la présence d'un céphalophe et d'une mangouste reniflant les fèces. Une unique observation de ce comportement a été faite pour chaque espèce. Elles ne semblent donc pas jouer un rôle particulier vis-à-vis des graines dispersées par les éléphants.

Cette étude recense en outre deux observations de francolin et de pintade noire en train de marcher sur des fèces, ainsi qu'un rongeur de la famille des Muridae (Figure 18). L'étude de crottes d'éléphants au Zimbabwe a précédemment permis de dénombrer une vingtaine d'espèces d'oiseaux, dont le francolin et différentes pintades, visitant systématiquement les fèces d'éléphants afin de s'y nourrir Dudley (2000). Ceux-ci peuvent détruire les graines dispersées en s'en nourrissant mais également contribuer à leur survie en mangeant les insectes, potentiellement venus pour y consommer des graines (Sekar et al., 2016). Il est toutefois probable que ces oiseaux recherchent principalement des petites graines.

Observés une seule fois sur les vidéos en train de marcher sur une crotte, les rongeurs ne semblent pas jouer un rôle majeur dans le destin des graines dispersées par les éléphants. Plusieurs études menées en Amérique et en Asie attestent de leur capacité à enlever des grandes quantités de graines dispersées par différents animaux (Chapman et al., 1992; McConkey et al., 2012; Chapman, 1989). Cependant, une étude menée en Inde sur les fèces d'éléphants met en lumière que les insectes détruisent environ 90% des graines contenues dans les crottes alors que les prédateurs et disperseurs secondaires de plus grande taille n'y induisent pas de réduction significative du nombre de graines (Sekar et al., 2016). En effet, Janzen (1982) suggère que l'énergie requise pour extraire des graines des fèces d'éléphant est importante pour les rongeurs qui cibleraient alors plutôt les fèces de singes.



FIGURE 18 – Photos issues des caméras-pièges montrant A) un rongeur indéterminé (Muridae sp.), B) une pintade noire et C) un francolin en train de marcher sur des fèces d'éléphant.

4.2.4 Réévaluation du rôle de l'éléphant

Les observations répétées de mandrills et potamochères fouillant des fèces d'éléphants suggèrent que les graines dispersées sont une source de nourriture récurrente pour ces espèces. Il convient alors de considérer ces prédateurs lors de l'évaluation du rôle de l'éléphant dans la dispersion d'espèces végétales. L'efficacité des éléphants comme disperseurs ne devrait-elle alors pas être revue à la baisse ?

Malgré la présence de nombreux prédateurs de graines dans les forêts gabonaises, il semblerait que l'impact de ces agents secondaires sur les graines dispersées par les éléphants soit limité. En effet, des études menées sur le contenu de fèces d'éléphants rapportent la présence de plantules de nombreuses espèces poussant dans les crottes (Alexandre, 1978; Yumoto et al., 1995; Nchanji and Plumptre, 2003; Kitamura et al., 2004).

Tout d'abord, les mandrills et les potamochères, bien que grands consommateurs de graines, sont omnivores. Leur alimentation ne repose donc pas uniquement sur les graines. Il est dès lors probable que ces espèces ne ciblent pas uniquement les graines dans les fèces mais également des insectes, des vers ou des champignons. Sur les 18 crottes observées pour cette étude, bien que 14 aient été fouillées, aucun enregistrement n'a permis de constater la consommation de graines issues de celles-ci. Ceci peut être expliqué par différents facteurs comme une potentielle absence de graines dans les crottes, la présence de graines peu nutritives ou encore trop petites. Afin de déterminer précisément le rôle des mandrills et potamochères, une étude complémentaire devrait être menée sur un échantillonnage plus important et durant plusieurs saisons.

Ensuite, hormis la prédation, de nombreux autres facteurs contribuent à amoindrir les chances de survie des graines dans les crottes d'éléphants. D'une part, l'environnement dans lequel les fèces se retrouvent n'est pas toujours favorable au développement des graines. D'autre part, les éléphants consomment de grandes quantités de fruits. L'agrégation des graines dans leurs fèces peut également aboutir à la mort des plantules à cause de la compétition engendrée entre celles-ci (Sallabanks and Courtney, 1992). Il est alors possible que la prédation de graines dans les fèces favorise le développement des plantules en y réduisant la compétition intra- et interspécifique (Harms et al., 2000).

Néanmoins, cette étude confirme le caractère dynamique des processus de dispersion et l'implication de nombreux agents dans ceux-ci (Sekar et al., 2016). Le cortège varié interagissant avec les fèces d'éléphants est un facteur déterminant de la survie de la croissance des graines ou non. La prédation intervenant dans les fèces d'éléphants est dès lors à prendre en compte lors de l'étude d'espèces dépendant exclusivement de ces herbivores pour leur régénération.

4.3 Identification des molécules volatiles attractives dans les écorces

Le troisième objectif de cette étude était de caractériser les profils d'odeurs d'espèces ligneuses appréciées par les éléphants en vue d'identifier certaines molécules potentiellement attractives. En effet, les odeurs dégagées par les espèces végétales, émises sous forme de molécules volatiles, représentent un critère potentiellement utilisé par les éléphants pour sélectionner la végétation qu'ils consomment (Stutz et al., 2015). Ils utilisent leur mémoire olfactive sur le long terme, entre autres à des fins d'alimentation (Schmitt, 2017).

4.3.1 Variabilité des profils d'odeurs

La diversité de composés volatils émis par des arbres tropicaux a été étudiée en Guinée équatoriale par Courtois et al. (2012). La composition en VOCs des écorces et des feuilles de 55 espèces forestières a permis d'identifier plus de 250 composés volatils différents dont les plus fréquents sont des monoterpènes. L'analyse des bouquets d'odeur des essences a révélé que la diversité des VOCs est fortement liée à l'espèce considérée (Courtois et al., 2012). Ceci n'a pu être confirmé dans la présente étude mais l'analyse en composantes principales témoigne de la variabilité existant entre les profils d'odeur de différentes espèces végétales grandement appréciées par les éléphants. Deux groupes sont cependant repérables ; les profils d'odeur de *Baillonella toxisperma*, *Cylicodiscus gabunensis*, *Piptadeniastrum africanum* et *Irvingia gabonensis* sont vraisemblablement similaires, tout comme ceux de *Detarium macrocarpum* et *Irvingia grandifolia*.

White (1992) suggère l'existence de différences dans la composition chimique de mêmes espèces dans différentes régions du Gabon. En effet, une essence comme *Scytopetalum klaineanum* ne présente jamais de dégâts d'éléphants dans le PN Lopé alors que celle-ci est très fortement écorcée dans le sud-est du pays. Un même phénomène est rapporté au Ghana (Short, 1983). Différentes hypothèses peuvent être émises telles que des variations de la composition chimique des écorces avec la chimie du sol (Grubb, 1974), des besoins alimentaires différents selon les environnements considérés ou encore des différences culturelles entre les populations d'éléphants impliquant des préférences (Short, 1983; White, 1992).

4.3.2 Molécules communes aux essences appréciées par l'éléphant

Trois des six composés volatils présents dans toutes les essences analysées, sont le toluène, l'éthylbenzène et l'éthanol. Les trois autres sont des monoterpènes : le beta-pinène, le limonène et le p-xylène.

Des hautes concentrations d'éthanol ont déjà été enregistrées après que des pins aient été blessés

mécaniquement (Langenheim, 1994) mais la présence d'éthanol pourrait également résulter d'un début de fermentation alcoolique des échantillons (Damseaux, 2017). L'éthylbenzène est également connu pour être émis par des plantes en réaction à des dommages mécaniques par un herbivore (Danner et al., 2018) et le toluène est un composé toxique au-delà de certaines concentrations (An, 2004). Les terpènes constituent le plus vaste groupe de composés responsables des odeurs émises par les plantes (Langenheim, 1994). Dans une étude synthétisant les volatils présents dans la végétation, 12 composés ont été identifiés comme étant émis par plus de 50% des plantes provenant de 90 familles (Knudsen et al., 2006). Six de ces composés se sont avérés être des monoterpènes.

Si le bêta-pinnène et le limonène sont connus pour leurs propriétés médicinales, la plupart des monoterpènes ont une activité cytotoxique (Langenheim, 1994; Heil, 2014). Dépendamment de leur concentration, les terpènes peuvent donc agir comme agent dissuasif contre les herbivores, prévenant du coût post-digestif que l'ingestion de ceux-ci impliquerait (Langenheim, 1994). Cependant, ces toxines sont omniprésentes dans le monde végétal (Mattson, 1980). Les herbivores ont donc été contraints de s'y adapter et de développer des moyens comportementaux et physiologiques pour réduire le coût lié à leur consommation (Provenza and Balph, 1987; Bedoya-Pérez et al., 2014).

De nombreuses recherches ont révélé la capacité de certaines plantes à se défendre contre l'herbivorie grâce à l'émission de VOCs. Après avoir été blessées mécaniquement, ces-dernières émettent des composés volatils comme du méthyl-jasmonate, de l'hexenal, du méthyl-salicylate et tout un éventail de terpènes (Tholl et al., 2006; Heil, 2014; Aljory and Chen, 2018). Ces molécules peuvent être stockées dans des résines et émises au moment de la blessure mais également être synthétisées *de novo* en réaction à l'attaque (Engelberth et al., 2004). En outre, de tels composés jouent un double rôle dans les interactions plantes-herbivores. D'une part, comme agents dissuasifs, ils peuvent être utilisés par des herbivores pour évaluer la composition chimique d'un aliment avant de le consommer et de cette façon, éviter d'éventuels effets négatifs dus à leur toxicité (Aljory and Chen, 2018). D'autre part, les herbivores peuvent tirer avantage de l'émission de ces molécules toxiques et les utiliser comme indice d'une source de nourriture (Bedoya-Pérez et al., 2014).

Ce phénomène, par lequel les moyens de défenses mis en place par les végétaux aboutissent à l'attraction d'un herbivore est décrit par Kohl et al. (2015) comme étant une ironie de l'évolution. Résultats de la coévolution du prédateur et de sa proie, ces processus ont été observés à plusieurs reprises dans les interactions entre des insectes herbivores et les plantes consommées par ces derniers (Fraenkel, 1959; Ehrlich and Raven, 1964). En outre, des grands mammifères utilisent les défenses physiques développées par certaines plantes comme indicateurs de leur valeur nutritionnelle (Kohl et al., 2015). Cependant, l'utilisation de VOCs par les éléphants de forêt afin de sélectionner des aliments reste à démontrer.

4.3.3 Perspectives

Cette étude a permis d'identifier les VOCs présents dans les écorces d'essences forestières appréciées par les éléphants. Malgré l'identification d'un grand nombre de composés, l'absence de répétabilité et de témoins, essences non consommées par les éléphants, dans l'échantillon ne permettent pas d'expliquer complètement l'attractivité des éléphants pour ces espèces. La comparaison des profils d'odeur caractérisés dans cette étude avec ceux d'arbres évités par les éléphants permettrait d'analyser les différences de composition chimique entre des écorces d'essences appréciées par l'éléphant et d'autres. Ces résultats permettraient ensuite d'identifier les molécules ou combinaisons de molécules potentiellement attractives ou répulsives. Cette étude ouvre également de nombreuses autres perspectives.

Perspective 1 : Tester l'utilisation d'indices lors de la sélection d'aliments

Premièrement, peu de données existent quant à l'utilisation d'indices par les éléphants lors de la sélection de la végétation à consommer. Un premier objectif consisterait à détecter quels sont les indices utilisés par les éléphants dans leurs choix alimentaires, et plus spécifiquement l'importance des indices olfactifs dans cette sélection afin de déterminer si l'écorcement d'un arbre survient suite à la détection de différents indices par un éléphant ou simplement sur base de rencontres fortuites. Schmitt (2017) a montré que les éléphants de savane étaient capables de détecter les VOCs et sélectionnaient les espèces ligneuses en conséquence. Les éléphants de forêt ayant été décrits à plusieurs reprises comme étant des herbivores sélectifs (Owen-Smith and Chafota, 2012; Pretorius et al., 2012), l'hypothèse émise est que les essences écorcées ne sont pas non plus choisies au hasard mais bien reconnues grâce à différents critères tels que le profil d'odeurs ou les caractéristiques morphologiques (Schmitt, 2017).

Perspective 2 : Evaluer l'importance des VOCs lors de la sélection d'aliments

Deuxièmement, le potentiel des composés volatils comme indicateurs d'une source de nourriture doit être analysé. Ceci peut être réalisé par la mise en place d'une étude visant à tester la réponse d'éléphants à différents profils d'odeur purs, d'écorces appréciées et évitées, sans que les individus ne soient confrontés aux indices visuels que peuvent par exemple être la forme du tronc de l'arbre ou la couleur de son écorce. L'observation des comportements vis-à-vis des différents bouquets d'odeurs peut être réalisée à l'aide de pièges photographiques. Plusieurs études se sont penchées sur les facteurs impliqués dans la sélection des aliments par l'éléphant. Cependant, celles-ci se concentrent principalement sur des composés ne pouvant être détectés par les mammifères qu'après avoir été consommés, comme par exemple le contenu en tanins d'une plante (Foguekem et al., 2011; Ulappa et al., 2014). L'utilisation des VOCs permettrait aux herbivores d'éviter les effets négatifs

dus à la toxicité de ces molécules et de détecter à de grandes distances des essences appétentes (Schmitt, 2017). Ce serait dès lors un facteur décisif à considérer pour sélectionner leur alimentation (Provenza et al., 1990).

Perspective 3 : Identifier les métabolites secondaires potentiellement attractifs

Enfin, il semble peu probable que l'éléphant consomme des écorces uniquement pour les composés volatils présents dans celles-ci. D'importantes variations nutritionnelles existent entre les différentes espèces végétales (Ward et al., 2012). Cependant, ce facteur n'est pas détectable à distance et n'est donc évaluable qu'une fois la plante consommée. Un *feedback* post-digestif positif ou négatif perçu par l'éléphant pourrait aboutir à un apprentissage conditionné permettant à l'éléphant d'associer un profil d'odeur à l'effet lié à son ingestion (Schmitt, 2017). Un troisième objectif serait donc de comparer la composition chimique en éléments non-volatils d'essences appréciées et évitées afin d'identifier les molécules aux propriétés connues, potentiellement bénéfiques pour l'éléphant.

5 Conclusion

Cette étude fournit de nouvelles informations sur les interactions entre l'éléphant de forêt et différentes espèces ligneuses dans les forêts denses humides sempervirentes du centre du Gabon. Premièrement, elle représente l'un des premiers travaux de recherche sur deux essences à haute valeur patrimoniale et commerciale que sont *Detarium macrocarpum* et *Bobgunnia fistuloides*. L'identification du cortège d'espèces impliquées dans leur dispersion a confirmé l'importance majeure de l'éléphant pour le maintien des populations de ces essences *in situ*. Deux espèces de céphalophes jouent également un rôle de disperseur mais au vu de leur faible contribution, ils ne suffiraient pas à suppléer au rôle de l'éléphant si celui-ci venait à disparaître. Une étude complémentaire menée sur la répartition spatiale et la structure démographique des juvéniles permettrait d'améliorer la compréhension des mécanismes assurant la régénération de ces essences.

Deuxièmement, le suivi de fèces d'éléphants a permis d'identifier sept mammifères montrant un intérêt pour celles-ci. Seules deux espèces, le mandrill (*Mandrillus sphinx*) et le potamochère (*Potamochoerus porcus*), semblent pouvoir influencer la survie des graines dispersées par l'éléphant. Cependant, malgré un nombre important de crottes fouillées par ces deux espèces, l'absence de données montrant des potamochères consommant des graines issues des fèces et le faible nombre d'observations de ce type pour le mandrill, ne permet pas de déterminer précisément l'ampleur de leur impact sur les graines dispersées. Néanmoins, l'analyse de leur comportement alimentaire révèle leur fonction de prédateur vis-à-vis de celles-ci. Ces événements suggèrent une réduction de l'efficacité de l'éléphant dans la dispersion de ces essences, nécessitant une quantification dans de prochaines études.

Troisièmement, malgré les propriétés toxiques caractérisant certains VOCs communs à toutes les essences appréciées par l'éléphant, ceux-ci peuvent être utilisés par les herbivores comme indices d'une source de nourriture. Malgré la présence ubiquiste des molécules volatiles dans le monde végétal, les nombreux bénéfices procurés lors de leur utilisation et les nombreuses techniques existant pour les étudier, leur rôle dans les interactions faune-flore est à ce jour peu documenté. Les perspectives sont dès lors nombreuses. La priorité est de confirmer l'utilisation des VOCs lors de la sélection d'aliments par les pachydermes.

Finalement, cette étude met en exergue la complexité d'analyser et de quantifier les interactions faune-flore dans les forêts tropicales. Les processus de dispersion et de prédation y sont dynamiques et impliquent de nombreux agents aux rôles divers, en coévolution constante. Les actions différenciées des grands mammifères sont essentielles pour préserver les écosystèmes forestiers actuellement

menacés par l'érosion de la biodiversité. Il est dès lors primordial de promouvoir l'implémentation de stratégies de conservation des grands frugivores afin de pallier les effets en cascade découlant de la crise actuelle de défaunation d'origine anthropique.

Bibliographie

- K. A. Abernethy, L. J. White, and E. J. Wickings. Hordes of mandrills (*Mandrillus sphinx*) : Extreme group size and seasonal male presence. *Journal of Zoology*, 258(1) :131–137, 2002. ISSN 09528369. doi : 10.1017/S0952836902001267.
- D.-Y. Alexandre. Le role disseminatuer des elephants en Foret de Tai, Cote d’Ivoire. *Revue d’Ecologie (Terre & Vie)*, 32(1) :47–72, 1978.
- D. Y. Alexandre. La dispersion de *Solanum verbascifolium* en Cote-d’Ivoire : rôle des céphalophes. *Revue d’Ecologie (Terre & Vie)*, 36, 1982.
- Z. Aljbory and M. S. Chen. Indirect plant defense against insect herbivores : a review. *Insect Science*, 25(1) :2–23, 2018. ISSN 17447917. doi : 10.1111/1744-7917.12436.
- Y.-J. An. Toxicity of Benzene, Toluene, Ethylbenzene, and Xylene (BTEX) Mixtures to *Sorghum bicolor* and *Cucumis sativus*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 72(5) : 1006–1011, 2004. ISSN 00074861. doi : 10.1007/s00128-004-0343-y.
- R. a. Andersen, J. T. R. Hamilton-kemp, D. F. Hildebrand, C. T. Mccracken, R. W. Collins, and P. D. Fleming. Structure-antifungal activity relationships among volatile C6 and C9 aliphatic aldehydes, ketones, and alcohols. *J. Agric. Food Chem*, 42 :1563–1568, 1994.
- C. Astaras and M. Waltert. What does seed handling by the drill tell us about the ecological services of terrestrial cercopithecines in African forests? *Animal Conservation*, 13(6) :568–578, 2010. ISSN 13679430. doi : 10.1111/j.1469-1795.2010.00378.x.
- J. M. Azlan and E. Lading. Camera trapping and conservation in Lambir Hills National Park, Sarawak. *The Raffles Bulletin Of Zoology*, 54 :469–475, 2006.
- F. Babweteera, P. Savill, and N. Brown. *Balanites wilsoniana* : Regeneration with and without elephants. *Biological Conservation*, 134(1) :40–47, 2007. ISSN 00063207. doi : 10.1016/j.biocon.2006.08.002.
- E. S. Bakker, J. L. Gill, C. N. Johnson, F. W. Vera, C. J. Sandom, G. P. Asner, and J. C. Svenning. Combining paleo-data and modern exclosure experiments to assess the impact of megafauna extinctions on woody vegetation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(4) :847–855, 2016. ISSN 10916490. doi : 10.1073/pnas.1502545112.
- A. D. Barnosky, N. Matzke, S. Tomiya, G. O. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, B. Mersey, and E. A. Ferrer. Has the Earth’s sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336) :51–57, 2011. ISSN 00280836. doi : 10.1038/nature09678. URL <http://dx.doi.org/10.1038/nature09678>.

- D. Beaune, L. Bollache, B. Fruth, and F. Bretagnolle. Bush pig (*Potamochoerus porcus*) seed predation of bush mango (*Irvingia gabonensis*) and other plant species in Democratic Republic of Congo. *African Journal of Ecology*, 50(4) :509–512, 2012. ISSN 01416707. doi : 10.1111/j.1365-2028.2012.01345.x.
- D. Beaune, B. Fruth, L. Bollache, G. Hohmann, and F. Bretagnolle. Doom of the elephant-dependent trees in a Congo tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 295 :109–117, 2013. ISSN 03781127. doi : 10.1016/j.foreco.2012.12.041. URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.041>.
- M. A. Bedoya-Pérez, I. Isler, P. B. Banks, and C. McArthur. Roles of the volatile terpene, 1,8-cineole, in plant-herbivore interactions : A foraging odor cue as well as a toxin? *Oecologia*, 174(3) : 827–837, 2014. ISSN 00298549. doi : 10.1007/s00442-013-2801-x.
- M. Y. Bele, D. J. Sonwa, and A. M. Tiani. Adapting the Congo Basin forests management to climate change : Linkages among biodiversity, forest loss, and human well-being. *Forest Policy and Economics*, 50 :1–10, 2015. ISSN 13899341. doi : 10.1016/j.forpol.2014.05.010. URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.forpol.2014.05.010>.
- S. Blake. The ecology of forest elephant distribution and its implications for conservation. *University of Edinburgh, Edinburgh, Scotland*, page 319, 2002. ISSN 00221120. doi : 10.1017/S0022112097006745. URL <http://www.savetheelephants.org/files/pdf/publications/2002BlakeTheEcologyofForestElephantDistributionanditsImplicationsforConservation.pdf>.
- S. Blake and J. M. Fay. Seed production by *Gilbertiodendron dewevrei* in the Nouabale-Ndoki National Park, Congo, and its implications for large mammals. *Journal of Tropical Ecology*, 13 (6) :885–891, 1997. ISSN 02664674. doi : 10.1017/S0266467400011056.
- S. Blake and S. Hedges. Sinking the flagship : The case of forest elephants in Asia and Africa. *Conservation Biology*, 18(5) :1191–1202, 2004. ISSN 08888892. doi : 10.1111/j.1523-1739.2004.01860.x.
- S. Blake and C. Inkamba-Nkulu. Fruit, Minerals, and Forest Elephant Trails : Do All Roads Lead to Rome? *Biotropica*, 36(3) :392, 2004. ISSN 0006-3606. doi : 10.1646/03215.
- S. Blake, S. L. Deem, E. Mossimbo, F. Maisels, and P. Walsh. Forest elephants : Tree planters of the congo. *Biotropica*, 41(4) :459–468, 2009. ISSN 00063606. doi : 10.1111/j.1744-7429.2009.00512.x.
- R. Bodmer and D. Ward. Frugivory in large mammalian herbivores. *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*, (January) :232–260, 2010. doi : 10.1017/cbo9780511617461.010.

- R. E. Bodmer, J. F. Eisenberg, and K. H. Redford. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conservation Biology*, 11(2) :460–466, 1997. ISSN 08888892. doi : 10.1046/j.1523-1739.1997.96022.x.
- W. J. Bond. Keystone Species. *Biodiversity and Ecosystem Function*, pages 237–253, 1994. doi : 10.1007/978-3-642-58001-7_11.
- R. L. Brahmachary. On the germination of seeds in the dung balls of the African elephant in the Virunga National Park. *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)*, 34(1) :139–142, 1980.
- T. Breuer, F. B. Mavinga, B.-n. Hockemba, and C. Society. Dung decay and its implication for population estimates of duikers (*Cephalophus* and *Philantoba* spp.) and red river hogs (*Potamochoerus porcus*) in the Nouabale'-Ndoki National Park, Republic of Congo. *African Journal of Ecology*, 1995 :1–4, 2009.
- A. S. Bridges and A. J. Noss. Behaviour and Activity Patterns. *Camera Traps in Animal Ecology : Methods and Analyses*, pages 57–69, 2011. doi : 10.1007/978-4-431-99495-4.
- J. P. Bryant, P. B. Reichardt, and T. P. Clausen. Chemically mediated interactions between woody plants and browsing mammals. *Journal of Range Management*, 45(1) :18–24, 1992. ISSN 0022409X. doi : 10.2307/4002520.
- E. R. Bush, K. Jeffery, N. Bunnefeld, C. Tutin, R. Musgrave, G. Moussavou, V. Mihindou, Y. Malhi, D. Lehmann, J. E. Ndong, L. Makaga, and K. Abernethy. Rare ground data confirm significant warming and drying in western equatorial Africa. *PeerJ*, 2020(4) :1–29, 2020. ISSN 21678359. doi : 10.7717/peerj.8732.
- M. L. Cain, B. G. Milligan, and A. E. Strand. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87(9) :1217–1227, 2000. ISSN 00029122. doi : 10.2307/2656714.
- A. Campos-Arceiz and S. Blake. Megagardeners of the forest - the role of elephants in seed dispersal. *Acta Oecologica*, 37(6) :542–553, 2011. ISSN 1146609X. doi : 10.1016/j.actao.2011.01.014. URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2011.01.014>.
- B. J. Cardinale, J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. MacE, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M. Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava, and S. Naeem. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401) :59–67, 2012. ISSN 14764687. doi : 10.1038/nature11148. URL <http://dx.doi.org/10.1038/nature11148>.
- C. A. Chapman. Primate Seed Dispersal : The Fate of Dispersed Seeds. *Biotropica*, 21(2) :148–154, 1989. URL <http://www.jstor.com/stable/2388705>.

- L. J. Chapman, R. W. Wrangham, and C. A. Chapman. Balanites wilsoniana : Elephant dependent dispersal? *Journal of Tropical Ecology*, 8(3) :275–283, 1992. ISSN 14697831. doi : 10.1017/S0266467400006519.
- E. P. Cochrane. The need to be eaten : Balanites wilsoniana with and without elephant seed-dispersal. *Journal of Tropical Ecology*, 19(5) :579–589, 2003. ISSN 02664674. doi : 10.1017/S0266467403003638.
- E. A. Courtois, C. Baraloto, C. E. Timothy Paine, P. Petronelli, P. A. Blandinieres, D. Stien, E. Höuel, J. M. Bessire, and J. Chave. Differences in volatile terpene composition between the bark and leaves of tropical tree species. *Phytochemistry*, 82 :81–88, 2012. ISSN 00319422. doi : 10.1016/j.phytochem.2012.07.003. URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.phytochem.2012.07.003>.
- C. Damseaux. Développement des paramètres techniques d’analyse et identification des composés organiques volatils dans les couches jetables. 2017. URL <http://matheo.ulg.ac.be>.
- H. Danner, G. A. Desurmont, S. M. Cristescu, and N. M. van Dam. Herbivore-induced plant volatiles accurately predict history of coexistence, diet breadth, and feeding mode of herbivores. *New Phytologist*, 220(3) :726–738, 2018. ISSN 14698137. doi : 10.1111/nph.14428.
- C. M. De Moraes, M. C. Mescher, and J. H. Tumlinson. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, 410(6828) :577–579, 2001. ISSN 00280836. doi : 10.1038/35069058.
- C. de Wasseige, P. de Marcken, N. Bayol, F. Hiol Hiol, P. Mayaux, B. Desclée, R. Nasi, A. Billand, P. Defourny, and R. Eba’a Atyi. *Les forêts du bassin du Congo - Etat des Forêts 2010*. 2012. ISBN 978-92-79-22717-2. doi : 10.2788/48830. URL <http://observatoire-comifac.net/docs/edf2010/FR/EDF{ }2010{ }FR{ }06.pdf>.
- C. de Wasseige, J. Flynn, L. D., F. Hiol Hiol, and P. Mayaux. *Les forêts du bassin du Congo - État des Forêts 2013*. Number January. 2014. ISBN 9782874892981.
- L. Debroux. *L’aménagement des forêts tropicales fondé sur la gestion des populations d’arbres : l’exemple du moabi (Baillonella toxisperma Pierre) dans la forêt du Dja, Cameroun*. PhD thesis, Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux (Belgique)., 1998.
- M. W. Demment and P. J. Van Soest. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *American Naturalist*, 125(5) :641–672, 1985. ISSN 00030147. doi : 10.1086/284369.

- A. J. Dennis. Scatter-hoarding by musky rat-kangaroos, *Hypsiprymnodon moschatus*, a tropical rain-forest marsupial from Australia : Implications for seed dispersal. *Journal of Tropical Ecology*, 19(6) :619–627, 2003. ISSN 02664674. doi : 10.1017/S0266467403006023.
- K. Derham, M. D. Henley, and B. A. Schulte. Wire netting reduces African elephant (*Loxodonta africana*) impact to selected trees in South Africa. *Koedoe*, 58(1) :1–7, 2016. ISSN 20710771. doi : 10.4102/koedoe.v58i1.1327.
- R. Dirzo and A. Miranda. Contemporary Neotropical Defaunation and Forest to Structure , John and Diversity Sequel Terborgh. *Conservation Biology*, 4(4) :444–447, 1990. doi : 130.113.111.210.
- R. Dirzo, H. S. Young, M. Galetti, G. Ceballos, N. J. Isaac, and B. Collen. Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195) :401–406, 2014. ISSN 10959203. doi : 10.1126/science.1251817.
- J.-L. Doucet, Y. L. Kouadio, D. Monticelli, and P. Lejeune. Enrichment of logging gaps with moabi (*Baillonella toxisperma* Pierre) in a Central African rain forest. *Forest Ecology and Management*, 258(11) :2407–2415, nov 2009. ISSN 03781127. doi : 10.1016/j.foreco.2009.08.018.
- C. Doumengue, J. E. G. Yuste, S. Gartlan, O. Langrand, and A. Ndinga. Conservation de la biodiversité forestière en Afrique Centrale et Atlantique : le réseau d’aires protégées est-il adéquat ? *Bois et forêts des tropiques*, 268(2) :5–28, 2001.
- G. Dubost. Comparison of the Diets of Frugivorous Forest Ruminants of Gabon. *Journal of Mammalogy*, 65(2) :298–316, 1984. ISSN 1545-1542. doi : 10.2307/1381169.
- J. P. Dudley. Seed Dispersal by Elephants in Semiarid Woodland Habitats of Hwange National Park, Zimbabwe. *Biotropica*, 32(3) :556, 2000. ISSN 0006-3606. doi : 10.1646/0006-3606(2000)032[0556:sdbeis]2.0.co;2.
- J. Duminil, D. T. Mendene Abessolo, D. Ndiade Bourobou, J. L. Doucet, J. Loo, and O. J. Hardy. High selfing rate, limited pollen dispersal and inbreeding depression in the emblematic African rain forest tree *Baillonella toxisperma* – Management implications. *Forest Ecology and Management*, 379 :20–29, 2016. ISSN 03781127. doi : 10.1016/j.foreco.2016.08.003. URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.003>.
- L. S. Eggert, C. A. Rasner, and D. S. Woodruff. The evolution and phylogeography of the African elephant inferred from mitochondrial DNA sequence and nuclear microsatellite markers. *Hungarian Quarterly*, 49(191) :1993–2006, 2008. ISSN 00285390. doi : 10.1098/rspb.2002.2070.
- P. R. Ehrlich and P. H. . Raven. Butterflies and Plants : A Study in Coevolution. *Evolution*, 18 (4) :586–608, 1964.

- J. Engelberth, H. T. Alborn, E. A. Schmelz, and J. H. Tumlinson. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(6) :1781–1785, 2004. ISSN 00278424. doi : 10.1073/pnas.0308037100.
- C. Ernst, P. Mayaux, A. Verhegghen, C. Bodart, M. Christophe, and P. Defourny. National forest cover change in Congo Basin : Deforestation, reforestation, degradation and regeneration for the years 1990, 2000 and 2005. *Global Change Biology*, 19(4) :1173–1187, 2013. ISSN 13541013. doi : 10.1111/gcb.12092.
- Q. Evrard, B. Haurez, and J. L. Doucet. Le rôle des rongeurs dans la dispersion des diaspores en milieu forestier (Synthèse bibliographique). *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*, 21(1) :66–79, 2017. ISSN 17804507.
- F. Feer. Morphology of fruits dispersed by African forest elephants. *African Journal of Ecology*, 33(3) :279–284, 1995. ISSN 13652028. doi : 10.1111/j.1365-2028.1995.tb00808.x.
- J. G. Fleagle and W. S. McGraw. Skeletal and dental morphology of African papionins : Unmasking a cryptic clade. *Journal of Human Evolution*, 42(3) :267–292, 2002. ISSN 00472484. doi : 10.1006/jhev.2001.0526.
- D. Foguekem, M. N. Tchamba, L. N. Gonwouo, P. Ngassam, and M. Loomis. Nutritional status of forage plants and their use by elephant in Waza national park, Cameroon. *Scientific Research and Essays*, 6(17) :3577–3583, 2011. ISSN 19922248. doi : 10.5897/sre09.500.
- P.-m. Forget. Post-dispersal predation and scatter hoarding of *Dipteryx panamensis* seed by rodents in Panama. *Oecologia*, 94 :255–261, 1993.
- M. S. Fourrier. *The spatial and temporal ecology of seed dispersal by gorillas in Lopé National Park, Gabon : linking patterns of disperser behavior and recruitment in an Afrotropical forest*. PhD thesis, Washington University, 2013. URL <http://openscholarship.wustl.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=2043&context=etd>.
- G. S. Fraenkel. The Raison d' Être of Secondary Plant Substances. *Science*, 129(3361) :1466–1470, 1959.
- A. Gautier-Hion, L. H. Emmons, and G. Dubost. A comparison of the diets of three major groups of primary consumers of Gabon (primates, squirrels and ruminants). *Oecologia*, 45(2) :182–189, 1980. ISSN 00298549. doi : 10.1007/BF00346458.
- A. Gautier-Hion, J. M. Duplantier, R. Quris, F. Feer, C. Sourd, J. P. Decoux, G. Dubost, L. Emmons, C. Erard, P. Hecketsweiler, A. Mounqazi, C. Roussillon, and J. M. Thiollay. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, 65(3) :324–337, 1985. ISSN 00298549. doi : 10.1007/BF00378906.

- J. B. Geervliet, S. Ariëns, M. Dicke, and L. E. Vet. Long-distance assessment of patch profitability through volatile infochemicals by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* (Hymenoptera : Braconidae). *Biological Control*, 11(2) :113–121, 1998. ISSN 10499644. doi : 10.1006/bcon.1997.0585.
- T. Ghassemi-khademi and K. Hamidi. Re-evaluation of Molecular Phylogeny of the Subfamily Cephalophinae (Bovidae : Artiodactyla); with Notes on. (December), 2019.
- M. P. Ghiglieri, T. M. Butynski, T. T. Struhsaker, L. Leland, S. J. Wallis, and P. Waser. Bush pig (*Potamochoerus porcus*) polychromatism and ecology in Kibale Forest, Uganda. *African Journal of Ecology*, 20(4) :231–236, 1982. ISSN 13652028. doi : 10.1111/j.1365-2028.1982.tb00298.x.
- J.-f. Gillet. Les Forêts a Marantaceae Au Sein De La Mosaïque Forestiere Du Nord De La Republique Du Congo : Origines Et Modalites De Gestion. *Communauté Française De Belgique Académie Universitaire Wallonie-Europe Université De Liege - Gembloux Agro-Bio Tech*, page 194, 2013.
- P. Gillet, C. Vermeulen, L. Feintrenie, H. Dessard, and C. Garcia. B A Quelles sont les causes de la déforestation dans le bassin du Congo ? Synthèse bibliographique et études de cas. Technical Report 2, 2016.
- P. Grubb. *Factors controlling the distribution of forest types on tropical mountains-new facts and a new perspective*. PhD thesis, University of Hull, 1974.
- P. R. Guimarães, M. Galetti, and P. Jordano. Seed dispersal anachronisms : Rethinking the fruits extinct megafauna ate. *PLoS ONE*, 3(3), 2008. ISSN 19326203. doi : 10.1371/journal.pone.0001745.
- A. Hämäläinen, K. Broadley, A. Droghini, J. A. Haines, C. T. Lamb, S. Boutin, and S. Gilbert. The ecological significance of secondary seed dispersal by carnivores. *Ecosphere*, 8(2), 2017. ISSN 21508925. doi : 10.1002/ecs2.1685.
- K. E. Harms, S. J. Wright, O. Calderón, A. Hernández, and E. A. Herre. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404(6777) :493–495, 2000. ISSN 00280836. doi : 10.1038/35006630.
- S. Hedges and D. Lawson. Monitoring the Illegal Killing of Elephants. Dung Survey Standards for the Mike Programme. *CITES MIKE Programme*, (March) :80, 2006.
- M. Heil. Herbivore-induced plant volatiles : targets, perception and unanswered questions. (November 2013) :297–306, 2014. doi : XNL68KK8221K31T1[pii]10.1080/02640410500141836.

- R. Höft and M. Höft. The differential effects of elephants on rain forest communities in the Shimba Hills, Kenya. *Biological Conservation*, 73(1) :67–79, 1995. ISSN 00063207. doi : 10.1016/0006-3207(95)90067-5.
- S. Hongo, Y. Nakashima, E. F. Akomo-Okoue, and F. L. Mindonga-Nguelet. Seasonal Change in Diet and Habitat Use in Wild Mandrills (*Mandrillus sphinx*). *International Journal of Primatology*, 39(1) :27–48, 2018. ISSN 01640291. doi : 10.1007/s10764-017-0007-5.
- J. Hoshino. Feeding ecology of mandrills (*Mandrillus sphinx*) in campo animal reserve, Cameroon. *Primates*, 26(3) :248–273, 1985. ISSN 00328332. doi : 10.1007/BF02382401.
- F. Houngbégnon, B. Sonké, C. Vermeulen, and J.-L. Doucet. État des connaissances sur les céphalophes (genres *Cephalophus* et *Philantomba*) des forêts denses humides d’Afrique centrale (synthèse bibliographique). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 23(2) :104–124, 2019. ISSN 1780-4507. doi : 10.25518/1780-4507.17808.
- H. Ihobe. The Diurnal Primate Fauna and Population Densities of Tschego Chimpanzees in Southwestern Congo. *African study monographs*, 16(1) :35–44, 1995. ISSN 02851601. URL <http://ci.nii.ac.jp/naid/110000066113/>.
- A. W. Illius and I. J. Gordon. Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores : evolution of body size and competitive interactions. *Oecologia*, 89(3) :428–434, 1992. ISSN 00298549. doi : 10.1007/BF00317422.
- D. H. Janzen. Removal of Seeds from Horse Dung by Tropical Rodents : Influence of Habitat and Amount of Dung. *Ecological Society of America*, 63(6) :1887–1900, 1982.
- D. H. Janzen. Mice, big mammals, and seeds : it matters who defecates what where. pages 251–271, 1986. doi : 10.1007/978-94-009-4812-9_23.
- M. Jędrusik, A. Lisowski, D. Mouketou-Tarazewicz, M. L. Ropivia, and B. Zagajewski. Touristic development of the La Lopé National Park (Gabon) in light of the SWOT analysis. *Miscellanea Geographica*, 19(3) :5–13, 2015. ISSN 20846118. doi : 10.1515/mgrsd-2015-0008.
- R. Jiofack Tafoku. *Piptadeniastrum africanum* (Hook.f.) Brenan, 2008. URL [https://prota4u.org/database/protav8.asp?fr=1&g=pe&p=Piptadeniastrum+africanum+\(Hook.f.\)+Brenan](https://prota4u.org/database/protav8.asp?fr=1&g=pe&p=Piptadeniastrum+africanum+(Hook.f.)+Brenan).
- S. D. Johnson and A. Jürgens. Convergent evolution of carrion and faecal scent mimicry in fly-pollinated angiosperm flowers and a stinkhorn fungus. *South African Journal of Botany*, 76 (4) :796–807, 2010. ISSN 02546299. doi : 10.1016/j.sajb.2010.07.012. URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2010.07.012>.

- A. R. Johnston and N. M. Anthony. A multi-locus species phylogeny of African forest duikers in the subfamily Cephalophinae : Evidence for a recent radiation in the Pleistocene. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1), 2012. ISSN 14712148. doi : 10.1186/1471-2148-12-120.
- A. Kantsa, R. A. Raguso, T. Lekkas, O. I. Kalantzi, and T. Petanidou. Floral volatiles and visitors : A meta-network of associations in a natural community. *Journal of Ecology*, 107(6) :2574–2586, 2019. ISSN 13652745. doi : 10.1111/1365-2745.13197.
- S. Kitamura, S. Suzuki, T. Yumoto, P. Poonswad, P. Chuailua, K. Plongmai, N. Noma, T. Maruhashi, and C. Suckasam. Dispersal of *Aglaia spectabilis*, a large-seeded tree species in a moist evergreen forest in Thailand. *Journal of Tropical Ecology*, 20(4) :421–427, 2004. ISSN 02664674. doi : 10.1017/S0266467404001555.
- B. M. Kluever, L. D. Howery, S. W. Breck, and D. L. Bergman. Predator and heterospecific stimuli alter behaviour in cattle. *Behavioural Processes*, 81(1) :85–91, 2009. ISSN 03766357. doi : 10.1016/j.beproc.2009.02.004.
- J. T. Knudsen, R. Eriksson, J. Gershenzon, and B. Ståhl. Diversity and Distribution of Floral Scent. *The Botanical Review*, 72(March) :1–120, 2006.
- K. D. Kohl, A. W. Miller, and M. D. Dearing. Evolutionary irony : Evidence that 'defensive' plant spines act as a proximate cue to attract a mammalian herbivore. *Oikos*, 124(7) :835–841, 2015. ISSN 16000706. doi : 10.1111/oik.02004.
- J. A. Koziel and J. Pawliszyn. Air sampling and analysis of volatile organic compounds with solid phase microextraction. *Journal of the Air and Waste Management Association*, 51(2) :173–184, 2001. ISSN 10473289. doi : 10.1080/10473289.2001.10464263.
- I. Kyriazakis, D. H. Anderson, and A. J. Duncan. Conditioned flavour aversions in sheep : the relationship between the dose rate of a secondary plant compound and the acquisition and persistence of aversions. *British Journal of Nutrition*, 79(1) :55–62, 1998. ISSN 0007-1145. doi : 10.1079/bjn19980009.
- R. K. Laidlaw. Effects of habitat disturbance and protected areas on mammals of Peninsular Malaysia. *Conservation Biology*, 14(6) :1639–1648, 2000. ISSN 08888892. doi : 10.1046/j.1523-1739.2000.99073.x.
- J. H. Langenheim. Higher plant terpenoids : a phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of the Chemical Society*, 20(6) :2998–3002, 1994. ISSN 03681769. doi : 10.1039/JR9580002998.
- R. Lemmens. *Pentaclethra eetveldeana* De Wild. URL <https://www.prota4u.org/database/protav8.asp?fr=1&g=pe&p=Pentaclethra+eetveldeana+De+Wild.+&T.Durand>.

- R. Lemmens. *Detarium macrocarpum* (PROTA) — PlantUse Français, 2020. URL https://uses.plantnet-project.org/fr/Detarium{}_macrocarpum{}_PROTA.
- J. Leonard and J.-L. Doucet. Description des plantules de quatre Caesalpiniacees africaines. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van België*, 66 (3/4) :213, 1997. ISSN 03039153. doi : 10.2307/3668394.
- D. M. Leslie and B. A. Huffman. *Potamochoerus porcus* (Artiodactyla : Suidae). *Mammalian Species*, 47(919) :15–31, 2015. ISSN 15451410. doi : 10.1093/mspecies/sev002.
- K. Leus and A. A. MacDonald. From babirusa (*Babyrousa babyrussa*) to domestic pig : the nutrition of swine. *Proceedings of the Nutrition Society*, 57(1997) :1001–1012, 1997.
- D. Louppe. *Baillonella toxisperma* Pierre, 2005. URL <https://prota4u.org/database/protav8.asp?fr=1{&}g=pe{&}p=Baillonella+toxisperma+Pierre>.
- F. Magliocca, S. Quérrouil, and A. Gautier-Hion. Seed eating in elephant dung by two large mammals in the Congo Republic. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 58(1) :143–149, 2003. ISSN 02497395.
- F. Maisels, S. Strindberg, S. Blake, G. Wittemyer, J. Hart, E. A. Williamson, R. Aba'a, G. Abitsi, R. D. Ambahe, F. Amsini, P. C. Bakabana, T. C. Hicks, R. E. Bayogo, M. Bechem, R. L. Beyers, A. N. Bezangoye, P. Boundja, N. Bout, M. E. Akou, L. B. Bene, B. Fosso, E. Greengrass, F. Grossmann, C. Ikamba-Nkulu, O. Ilambu, B. I. Inogwabini, F. Iyenguet, F. Kiminou, M. Kokangoye, D. Kujirakwinja, S. Latour, I. Liengola, Q. Mackaya, J. Madidi, B. Madzoke, C. Makoumbou, G. A. Malanda, R. Malonga, O. Mbani, V. A. Mbendzo, E. Ambassa, A. Ekinde, Y. Mihindou, B. J. Morgan, P. Motsaba, G. Moukala, A. Mounquengui, B. S. Mowawa, C. Ndzai, S. Nixon, P. Nkumu, F. Nzolani, L. Pintea, A. Plumptre, H. Rainey, B. B. de Semboli, A. Serckx, E. Stokes, A. Turkalo, H. Vanleeuwe, A. Vosper, and Y. Warren. Devastating Decline of Forest Elephants in Central Africa. *PLoS ONE*, 8(3), 2013. ISSN 19326203. doi : 10.1371/journal.pone.0059469.
- J. W. Malan and A. E. van Wyk. Bark structure and preferential bark utilisation by the african elephant. 14(2) :173–185, 1993.
- W. J. Mattson. Herbivory in Relation to Plant Nitrogen Content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11(1) :119–161, 1980. ISSN 0066-4162. doi : 10.1146/annurev.es.11.110180.001003.
- P. C. Maurois, C. Chamberlan, and C. Marechal. Aperçu du régime alimentaire de l'éléphant de forêt, *Loxodonta africana cyclotis*, dans le Parc National d'Odzala, République du Congo, 1997. ISSN 00251461.

- D. J. McCauley, H. S. Young, R. B. Dunbar, J. A. Estes, B. X. Semmens, and F. Michelli. Assessing the effects of large mobile predators on ecosystem connectivity. *Ecological Applications*, 22(6) : 1711–1717, 2012. ISSN 1051-0761. doi : 10.1890/07-1650.1.
- K. R. McConkey, S. Prasad, R. T. Corlett, A. Campos-Arceiz, J. F. Brodie, H. Rogers, and L. Santamaria. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation*, 146(1) :1–13, 2012. ISSN 00063207. doi : 10.1016/j.biocon.2011.09.018. URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2011.09.018>.
- W. S. McGraw, A. E. Vick, and D. J. Daegling. Dietary variation and food hardness in sooty mangabeys (*Cercocebus atys*) : Implications for fallback foods and dental adaptation. *American Journal of Physical Anthropology*, 154(3) :413–423, 2014. ISSN 10968644. doi : 10.1002/ajpa.22525.
- C. Megevand. *Dynamiques de déforestation dans le bassin du Congo*. 2013. ISBN 9780821398272. URL www.worldbank.org.
- G. Merz. Recherches sur la biologie de nutrition et les habitats préférés de l'éléphant de forêt, *Loxodonta africana cyclotis* Matschie, 1900. *Mammalia*, 45(3) :299–312, 1981. ISSN 18641547. doi : 10.1515/mamm.1981.45.3.299.
- Q. Meunier, J.-L. Doucet, and C. Moumbogou. *Les Arbres Utiles du Gabon*. 2015. ISBN 9782870161340.
- J. J. Midgley, K. Gallaher, and L. M. Kruger. The role of the elephant (*Loxodonta africana*) and the tree squirrel (*Paraxerus cepapi*) in marula (*Sclerocarya birrea*) seed predation, dispersal and germination. *Journal of Tropical Ecology*, 28(2) :227–231, 2012. ISSN 02664674. doi : 10.1017/S0266467411000654.
- L. Mitko, M. G. Weber, S. R. Ramirez, E. Hedenström, W. T. Wcislo, and T. Eltz. Olfactory specialization for perfume collection in male orchid bees. *Journal of Experimental Biology*, 219(10) :1467–1475, 2016. ISSN 00220949. doi : 10.1242/jeb.136754.
- C. Moumaneix and R. Nkombe. Le «Gabon vert», pilier de l'émergence ? Exemple du parc national de la Lopé : ressources, conflits et arrangements. *Bulletin d'Association de Géographes Français*, 94(2) :330–352, 2017. ISSN 00045322.
- C. Moupela. *Ecologie, dynamique des populations et intérêts économiques du noisetier d'Afrique (Coula edulis Baill.) au Gabon*. PhD thesis, 2013.
- A. C. Nchanji and A. J. Plumptre. Seed germination and early seedling establishment of some elephant-dispersed species in Banyang-Mbo Wildlife Sanctuary, south-western Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 19(3) :229–237, 2003. ISSN 02664674. doi : 10.1017/S0266467403003262.

- R. Ndonga Makemba, D.-n. F. Tosso, C. Moupela, K. Dainou, and J.-L. Doucet. *Cylicodiscus gabunensis* Harms : une espèce prisée dans le commerce international (synthèse bibliographique), 2019. ISSN 1780-4507.
- G. Nsi Akoue, W. Mbading-Mbading, E. Willaume, A. Souza, B. Mbatchi, and M. J. Charpentier. Seasonal and individual predictors of diet in a free-ranging population of mandrills. *Ethology*, 123(9) :600–613, 2017. ISSN 14390310. doi : 10.1111/eth.12633.
- S. Ntie, A. R. Johnston, P. Mickala, A. E. Bowkett, B. Jansen van Vuuren, M. Colyn, P. Telfer, F. Maisels, O. Hymas, R. L. Rouyer, R. A. Wallace, K. LeBlanc, N. van Vliet, G. Sonet, E. Verheyen, D. Pires, E. J. Wickings, S. A. Lahm, and N. M. Anthony. A molecular diagnostic for identifying central African forest artiodactyls from faecal pellets. *Animal Conservation*, 13(1) :80–93, 2010. ISSN 13679430. doi : 10.1111/j.1469-1795.2009.00303.x.
- A. Nyiramana, I. Mendoza, B. A. Kaplin, and P. M. Forget. Evidence for Seed Dispersal by Rodents in Tropical Montane Forest in Africa. *Biotropica*, 43(6) :654–657, 2011. ISSN 00063606. doi : 10.1111/j.1744-7429.2011.00810.x.
- L. Ong, K. McConkey, A. Solana-Mena, and A. Campos-Arceiz. Elephant frugivory and wild boar seed predation of *Irvingia malayana*, a large-fruited tree, in a rainforest of peninsular Malaysia. *Raffles Bulletin of Zoology*, 67(March) :160–170, 2019. ISSN 02172445. doi : 10.26107/RBZ-2019-0013.
- N. Owen-Smith and J. Chafota. Selective feeding by a megaherbivore, the African elephant (*Loxodonta africana*). *Journal of Mammalogy*, 93(3) :698–705, 2012. ISSN 0022-2372. doi : 10.1644/11-mamm-a-350.1.
- J. R. Owens, S. Honarvar, M. Nessel, and G. W. Hearn. From frugivore to folivore : Altitudinal variations in the diet and feeding ecology of the Bioko Island drill (*Mandrillus leucophaeus poensis*). *American Journal of Primatology*, 77(12) :1263–1275, 2015. ISSN 10982345. doi : 10.1002/ajp.22479.
- F. Owusu. *Petersianthus macrocarpus* (P.Beauv.) Liben. URL [https://www.prota4u.org/database/protav8.asp?fr=1&g=pe&p=Petersianthus+macrocarpus+\(P.Beauv.\)+Liben](https://www.prota4u.org/database/protav8.asp?fr=1&g=pe&p=Petersianthus+macrocarpus+(P.Beauv.)+Liben).
- L. Oyen. *Irvingia grandifolia* (Engl.) Engl. URL https://uses.plantnet-project.org/fr/Irvingia{}_grandifolia{}_PROTA.
- L. Oyen. *Bobgunnia fistuloides* (PROTA) - PlantUse, 2012. URL https://uses.plantnet-project.org/en/Bobgunnia{}_fistuloides{}_PROTA.

- W. A. Ozinga, R. M. Bekker, J. H. Schaminée, and J. M. Van Groenendael. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology*, 92(5) :767–777, 2004. ISSN 00220477. doi : 10.1111/j.0022-0477.2004.00916.x.
- C. A. Peres. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology*, 15(6) :1490–1505, 2001. ISSN 08888892. doi : 10.1046/j.1523-1739.2001.01089.x.
- S. L. Pimm, H. L. Jones, J. Diamond, T. A. Naturalist, and N. Dec. On the Risk of Extinction. 132(6) :757–785, 2007.
- J. R. Poulsen, C. Rosin, A. Meier, E. Mills, C. L. Nuñez, S. E. Koerner, E. Blanchard, J. Callejas, S. Moore, and M. Sowers. Ecological consequences of forest elephant declines for Afrotropical forests. *Conservation Biology*, 32(3) :559–567, 2018. ISSN 15231739. doi : 10.1111/cobi.13035.
- M. E. Power, D. Tilman, J. A. Estes, B. A. Menge, W. J. Bond, L. S. Mills, G. Daily, J. C. Castilla, J. Lubchenco, and R. T. Paine. Challenges in the Quest for Keystones Defining keystones. *BioScience*, 46(8) :609–620, 1996.
- Y. Pretorius, J. D. Stigter, W. F. de Boer, S. E. van Wieren, C. B. de Jong, H. J. de Knegt, C. C. Grant, I. Heitkönig, N. Knox, E. Kohi, E. Mwakiwa, M. J. Peel, A. K. Skidmore, R. Slotow, C. van der Waal, F. van Langevelde, and H. H. Prins. Diet selection of African elephant over time shows changing optimization currency. *Oikos*, 121(12) :2110–2120, 2012. ISSN 00301299. doi : 10.1111/j.1600-0706.2012.19680.x.
- F. D. Provenza and D. F. Balph. Diet learning by domestic ruminants : Theory, evidence and practical implications. *Applied Animal Behaviour Science*, 18(3-4) :211–232, 1987. ISSN 01681591. doi : 10.1016/0168-1591(87)90218-8.
- F. D. Provenza, E. A. Burritt, T. P. Clausen, J. P. Bryant, P. B. Reichardt, and R. A. Distel. Conditioned flavor aversion : a mechanism for goats to avoid condensed tannins in blackbrush. *American Naturalist*, 136(6) :810–828, 1990. ISSN 00030147. doi : 10.1086/285133.
- G. H. Pyke, H. R. Pulliam, and E. L. Charnov. Optimal Foraging : A Selective Review of Theory and Tests. *The Quarterly Review of Biology*, 52(2) :137–154, 1977. ISSN 0033-5770. doi : 10.1086/409852.
- R. A. Raguso. Wake Up and Smell the Roses : The Ecology and Evolution of Floral Scent. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1) :549–569, 2008. ISSN 1543-592X. doi : 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095601.
- K. H. Redford. The Empty of neotropical forest where the vegetation still appears intact. *BioScience*, 42(6) :412–422, 1992. URL <http://www.jstor.org/stable/1311860>.

- R. S. Rios and L. F. Pacheco. The effect of dung and dispersal on postdispersal seed predation of *Attalea phalerata* (Arecaceae) by bruchid beetles. *Biotropica*, 38(6) :778–781, 2006. ISSN 00063606. doi : 10.1111/j.1744-7429.2006.00209.x.
- K. D. Rode, P. I. Chiyo, C. A. Chapman, and L. R. McDowell. Nutritional ecology of elephants in Kibale National Park, Uganda, and its relationship with crop-raiding behaviour. *Journal of Tropical Ecology*, 22(4) :441–449, 2006. ISSN 02664674. doi : 10.1017/S0266467406003233.
- J. Saint-Vil. Les climats du Gabon. *Annales de l'Université Nationale du Gabon 1*, pages 101–125, 1977.
- R. Sallabanks and S. P. Courtney. Frugivory, seed predation, and insect-vertebrate interactions. (37) :377–400, 1992.
- M. H. Schmitt. *The influences of plant secondary metabolites on the foraging behaviour and carrying capacities of the African elephant , *Loxodonta africana*. Ph.D. Dissertation.* PhD thesis, 2017.
- E. W. Schupp. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Frugivory and seed dispersal : ecological and evolutionary aspects*, pages 15–29, 1993. doi : 10.1007/978-94-011-1749-4_2.
- N. Sekar, X. Giam, N. P. Sharma, and R. Sukumar. How much *Dillenia indica* seed predation occurs from Asian elephant dung? *Acta Oecologica*, 70 :53–59, 2016. ISSN 1146609X. doi : 10.1016/j.actao.2015.11.005. URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2015.11.005>.
- D. Sheil and A. Salim. Forest Tree Persistence, Elephants, and Stem Scars. *Biotropica*, 36(4) :505, 2004. ISSN 0006-3606. doi : 10.1646/1599.
- J. C. Short. Density and seasonal movements of forest elephant (*Loxodonta africana cyclotis*, Matschie) in Bia National Park, Ghana. *African Journal of Ecology*, 21(3) :175–184, 1983. ISSN 13652028. doi : 10.1111/j.1365-2028.1983.tb01179.x.
- L. Silveira, A. T. Jácomo, and J. A. F. Diniz-Filho. Camera trap, line transect census and track surveys : A comparative evaluation. *Biological Conservation*, 114(3) :351–355, 2003. ISSN 00063207. doi : 10.1016/S0006-3207(03)00063-6.
- S. B. Soso, J. A. Koziel, A. Johnson, Y. J. Lee, and W. Sue Fairbanks. *Analytical methods for chemical and sensory characterization of scent-markings in large wild mammals : A review*, volume 14. 2014. ISBN 1515294420. doi : 10.3390/s140304428.
- K. E. Stoner, P. Riba-Hernández, K. Vulinec, and J. E. Lambert. The role of mammals in creating and modifying seedshadows in tropical forests and some possible consequences of their elimination. *Biotropica*, 39(3) :316–327, 2007. ISSN 00063606. doi : 10.1111/j.1744-7429.2007.00292.x.

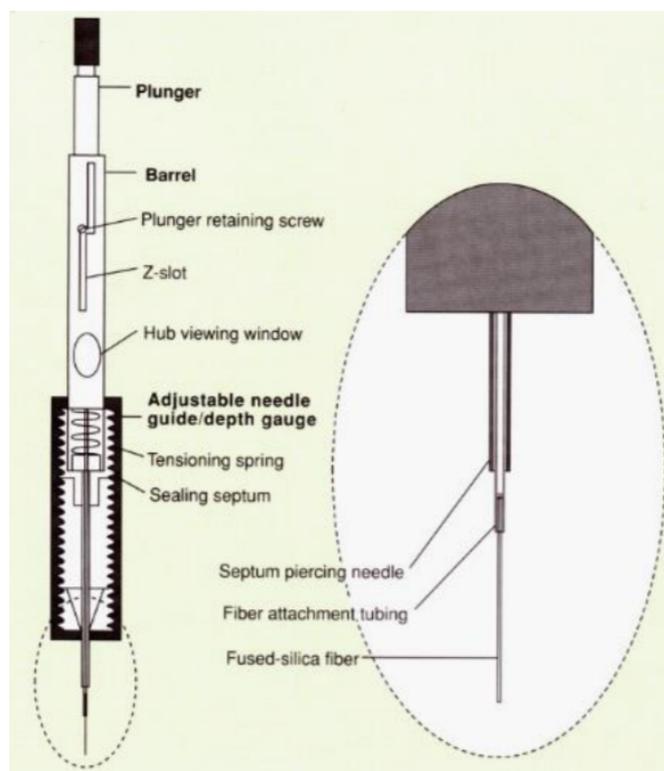
- R. S. Stutz, P. B. Banks, N. Dexter, and C. McArthur. Herbivore search behaviour drives associational plant refuge. *Acta Oecologica*, 67 :1–7, 2015. ISSN 1146609X. doi : 10.1016/j.actao.2015.05.004. URL <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2015.05.004>.
- R. S. Stutz, P. B. Banks, N. Proschogo, and C. McArthur. Follow your nose : leaf odour as an important foraging cue for mammalian herbivores. *Oecologia*, 182(3) :643–651, 2016a. ISSN 00298549. doi : 10.1007/s00442-016-3678-2.
- R. S. Stutz, B. M. Croak, P. Nicholas, B. P. B., and C. McArthur. Olfactory and visual plant cues as drivers of selective herbivory. 126(2), 2016b.
- M. N. Tchamba and P. M. Seme. Diet and feeding behaviour of the forest elephant in the Santchou Reserve, Cameroon. *African Journal of Ecology*, 31(2) :165–171, 1993. ISSN 13652028. doi : 10.1111/j.1365-2028.1993.tb00529.x.
- Z. Tchoundjeu and A. Atangana. *Irvingia gabonensis*, 2007. URL <https://www.prota4u.org/database/protav8.asp?g=psk{&}p=Irvingiagabonensis>.
- J. Terborgh, L. C. Davenport, R. Niangadouma, E. Dimoto, J. C. Mouandza, O. Scholtz, and M. R. Jaen. Megafaunal influences on tree recruitment in African equatorial forests. *Ecography*, 39(2) : 180–186, 2016. ISSN 16000587. doi : 10.1111/ecog.01641.
- D. Tholl, W. Boland, A. Hansel, F. Loreto, U. S. Röse, and J. P. Schnitzler. Practical approaches to plant volatile analysis. *Plant Journal*, 45(4) :540–560, 2006. ISSN 09607412. doi : 10.1111/j.1365-313X.2005.02612.x.
- M. W. Tobler, S. E. Carrillo-Percastegui, R. Leite Pitman, R. Mares, and G. Powell. An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation*, 11(3) :169–178, 2008. ISSN 13679430. doi : 10.1111/j.1469-1795.2008.00169.x.
- F. Tosso, G. Cherchye, O. J. Hardy, K. Dainou, G. Lognay, N. Tagg, B. Haurez, A. Souza, S. Heuskin, and J. L. Doucet. Characterization of animal communities involved in seed dispersal and predation of *Guibourtia tessmannii* (Harms) J.Léonard, a species newly listed on Appendix II of CITES. *African Journal of Ecology*, 56(3) :468–476, 2018. ISSN 13652028. doi : 10.1111/aje.12480.
- C. E. Tutin and M. Fernandez. Comparison of food processing by sympatric apes in the Lopé Reserve, Gabon. In *Current Primatology, Volume 1 : Ecology and Evolution*, pages 29–36. Universite Louis Pasteur, 1994. URL <http://ci.nii.ac.jp/naid/10010614365/en/>.
- A. C. Ulappa, R. G. Kelsey, G. G. Frye, J. L. Rachlow, L. A. Shipley, L. Bond, X. Pu, and J. S. Forbey. Plant protein and secondary metabolites influence diet selection in a mammalian specialist herbivore. *Journal of Mammalogy*, 95(4) :834–842, 2014. ISSN 15451542. doi : 10.1644/14-MAMM-A-025.

- F. M. Underwood, R. W. Burn, and T. Milliken. Dissecting the Illegal Ivory Trade : An Analysis of Ivory Seizures Data. *PLoS ONE*, 8(10), 2013. ISSN 19326203. doi : 10.1371/journal.pone.0076539.
- S. B. Vander Wall and W. S. Longland. Diplochory : Are two seed dispersers better than one ? *Trends in Ecology and Evolution*, 19(3) :155–161, 2004. ISSN 01695347. doi : 10.1016/j.tree.2003.12.004.
- D. F. Vesey-fitzgerald. Nordic Society Oikos Animal Impact on Vegetation and Plant Succession in Lake Manyara National Park , Tanzania Author (s) : Desmond Foster Vesey-FitzGerald Published by : Wiley on behalf of Nordic Society Oikos Stable URL : [http://www.jstor.org/stable/35.24\(2\):314–324](http://www.jstor.org/stable/35.24(2):314-324), 2018.
- J. J. Viljoen, H. C. Reynecke, M. D. Panagos, W. R. Langbauer, and A. Ganswindt. Seasonal selection preferences for woody plants by breeding herds of African elephants (*Loxodonta africana*) in a woodland savanna. *International Journal of Ecology*, 2013, 2013. ISSN 16879708. doi : 10.1155/2013/769587.
- B. C. Voysey, K. E. McDonald, M. E. Rogers, C. E. Tutin, and R. J. Parnell. Gorillas and seed dispersal in the Lope Reserve, Gabon. I : Gorilla acquisition by trees. *Journal of Tropical Ecology*, 15(1) :23–38, 1999. ISSN 02664674. doi : 10.1017/S0266467499000656.
- I. F. Wanderi. *Forage quality and bark utilisation by the african elephant (Loxodonta africana) in Samburu and Buffalo Springs National Reserves, Kenya*. PhD thesis, 2007.
- B. C. Wang and T. B. Smith. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(8) :379–386, 2002. ISSN 01695347. doi : 10.1016/S0169-5347(02)02541-7.
- D. Ward, M. K. Shrestha, and A. Golan-Goldhirsh. Evolution and ecology meet molecular genetics : Adaptive phenotypic plasticity in two isolated Negev desert populations of *Acacia raddiana* at either end of a rainfall gradient. *Annals of Botany*, 109(1) :247–255, 2012. ISSN 03057364. doi : 10.1093/aob/mcr276.
- D. Western. The ecological role of elephants in Africa. *Pachyderm*, 12 :42–45, 1989. URL <http://iucn.org/afesg/pachy/pachy12.html>.
- L. White and K. A. Abernethy. Guide de la Végétation de la Réserve de la Lopé, Gabon. (June), 1996.
- L. White, C. Tutin, and M. Fernandez. Behavioural and dietary similarities of elephants and apes in the Lopé Reserve, Gabon : Should forest elephants be re-classified as apes? chapter 1, pages 19–27. Strasbourg : Université Louis Pasteur, jan 1994.
- L. J. T. White. *Vegetation history and logging disturbance : Effects on rain forest mammals in the Lope Reserve, Gabon (with special emphasis on elephants and apes)*. PhD thesis, 1992.

- L. J. T. White. Biomass of Rain Forest Mammals in the Lope Reserve, Gabon. *The Journal of Animal Ecology*, 63(3) :499, 1994a. ISSN 00218790. doi : 10.2307/5217.
- L. J. T. White. *Sacoglottis gabonensis* fruiting and the seasonal movements of elephants in the Lope Reserve, Gabon. *Journal of Tropical Ecology*, 10(1) :121–125, 1994b. ISSN 14697831. doi : 10.1017/S0266467400007768.
- L. J. T. White. The effects of commercial mechanised selective logging on a transect in lowland rainforest in the Lope Reserve, Gabon. *Journal of Tropical Ecology*, 10(3) :313–322, 1994c. ISSN 14697831. doi : 10.1017/S0266467400007987.
- L. J. T. White, C. E. Tutin, and M. Fernandez. Group composition and diet of forest elephants *Loxodonta africana cyclotis*. *African Journal of Ecology*, 31 :181–189, 1993.
- G. H. Whitesides. Nut cracking by wild chimpanzees in Sierra Leone, West Africa. *Primates*, 26 (1) :91–94, 1985. ISSN 00328332. doi : 10.1007/BF02389050.
- T. Yumoto, T. Maruhashi, J. Yamagiwa, and N. Mwanza. Seed-Dispersal by Elephants in a Tropical Rain Forest in Kahuzi-Biega National Park, Zaire. *Biotropica*, 27(4) :526, 1995. ISSN 00063606. doi : 10.2307/2388968.

6 Annexes

A Schéma du dispositif HS-SPME

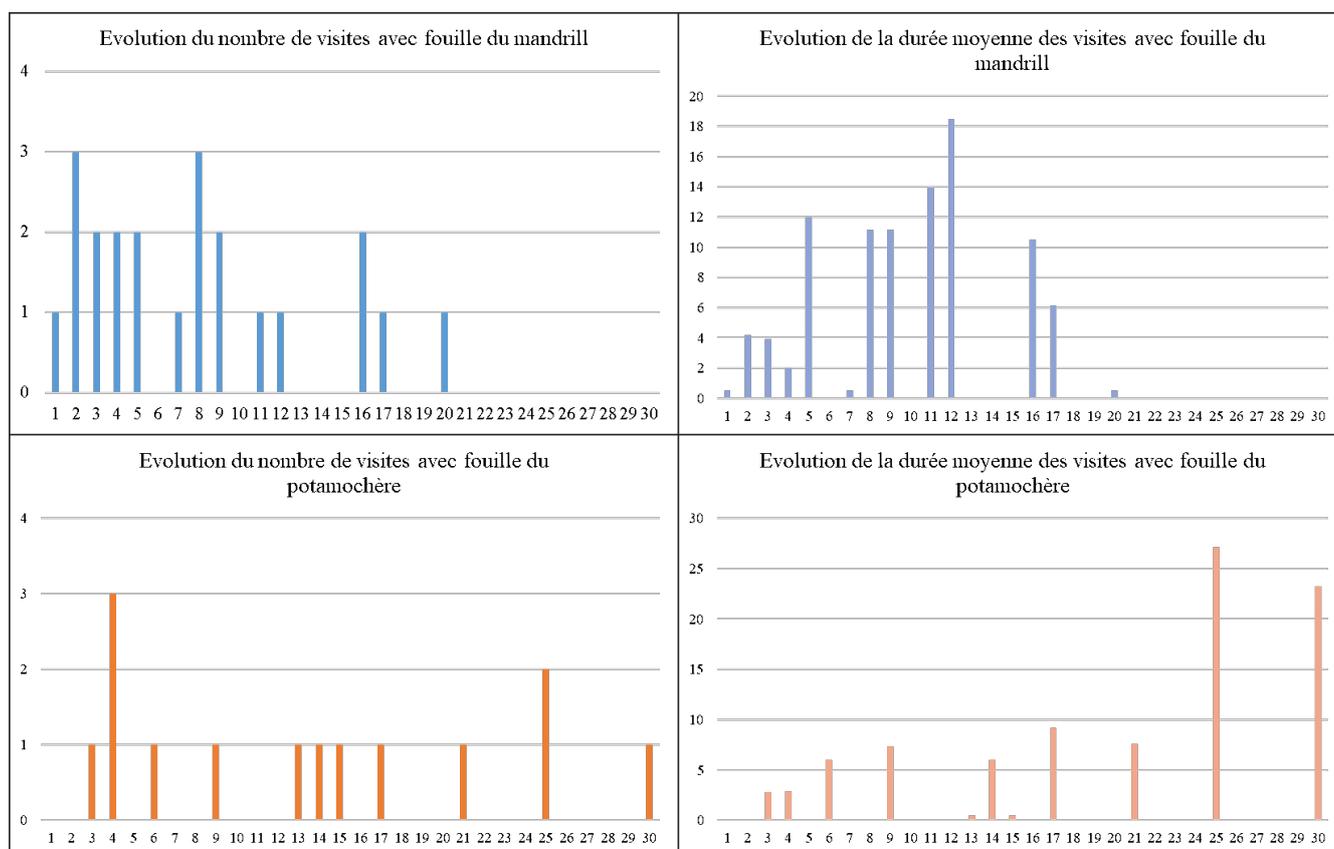


B Comportements observés sur les caméras visant des fèces d'éléphants

| <i>Espèce</i> | Nom commun | Famille | NI | INC | T | CS | F | Total |
|--------------------------------|--------------------------------|-----------------|-----|-----|---|----|----|-------|
| <i>Philantomba monticola</i> | Céphalophe bleu | Bovidae | 335 | 19 | 0 | 9 | 0 | 363 |
| <i>Cephalophus callypigus</i> | Céphalophe de Peters | Bovidae | 256 | 23 | 3 | 0 | 0 | 282 |
| <i>Loxodonta cyclotis</i> | Elephant de forêt | Elephantidae | 149 | 3 | 0 | 0 | 0 | 152 |
| <i>Mandrillus sphinx</i> | Mandrill | Cercopithecidae | 73 | 0 | 0 | 0 | 23 | 96 |
| <i>Potamochoerus porcus</i> | Potamochère | Suidae | 39 | 3 | 0 | 0 | 14 | 56 |
| <i>Cephalophus silvicultor</i> | Céphalophe à dos jaune | Bovidae | 50 | 1 | 0 | 0 | 0 | 51 |
| <i>Pan troglodytes</i> | Chimpanzé | Hominiidae | 37 | 0 | 0 | 0 | 0 | 37 |
| <i>Genetta servalina</i> | Genette servaline | Viverridae | 26 | 0 | 0 | 0 | 0 | 26 |
| <i>Syncerus caffer</i> | Buffle de forêt | Bovidae | 18 | 0 | 0 | 0 | 0 | 18 |
| <i>Atherurus africanus</i> | Aterure africain | Hystriidae | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9 |
| <i>Panthera pardus</i> | Panthère | Felidae | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9 |
| <i>Bdeogale nigripes</i> | Mangouste à pattes noires | Herpestidae | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 |
| <i>Tragelaphus scriptus</i> | Guib harnaché | Bovidae | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 |
| Unknown | Unknown | Unknown | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 |
| <i>Gorilla gorilla gorilla</i> | Gorille des plaines de l'Ouest | Hominiidae | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| <i>Muridae sp.</i> | Muridae sp. | Muridae | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| <i>Agelastes niger</i> | Pintade noire | Numididae | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| <i>Manis gigantea</i> | Pangolin géant | Manidae | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| <i>Herpestidae sp.</i> | Mangouste sp | Herpestidae | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| <i>Protoxerus stangeri</i> | Ecureuil géant | Sciuridae | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| <i>Cephalophus dorsalis</i> | Céphalophe à bande dorsale | Bovidae | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| <i>Peliperdrix lathamii</i> | Francolin de Latham | Phasianidae | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |

| | | | | | | | | |
|--------------------------------|-------------------------|-----------------|------|----|---|---|----|------|
| <i>Manis tricuspis</i> | Pangolin à ventre blanc | Manidae | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| <i>Stephanoaetus coronatus</i> | Aigle couronné | Accipitridae | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Cercopithecus nictitans</i> | Cercopithèque hocheur | Cercopithecidae | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Civettictis civetta</i> | Civette africaine | Viverridae | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Funisciurus sp.</i> | Funiscerus sp. | Sciuridae | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Oiseau sp.</i> | Oiseau sp. | | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Profelis aurata</i> | Chat doré | Felidae | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Varanus niloticus</i> | Varan du Nil | Varanidae | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Total | | | 1060 | 50 | 3 | 9 | 37 | 1159 |

C Évolution dans le temps des fouilles de mandrills et potamochères



D Résultats des GC-MS

| <i>Baillonella toxisperma</i> | | | | | | | | |
|-------------------------------|-------|---------------------------|------------|------|---------|-----------|--------------|----------------|
| PK | R.T. | Library/ID | CAS | Qual | Area | Pct Total | R.I. calculé | R.I. théorique |
| 1 | 1,44 | Acetaldehyde | 75-07-0 | 74 | 203875 | 0,80 | | |
| 2 | 1,52 | Ethanol | 64-17-5 | 90 | 3052272 | 12,01 | | |
| 3 | 1,60 | 2-Propanone | 67-64-1 | 80 | 8922226 | 35,11 | | |
| 4 | 1,91 | Pentane, 3-methyl- | 96-14-0 | 86 | 345574 | 1,36 | | |
| 5 | 2,51 | Benzene | 71-43-2 | 90 | 1107475 | 4,36 | 652 | 648 |
| 6 | 3,71 | 2,3,4-Trimethylpentane | 565-75-3 | 91 | 425864 | 1,68 | 736 | 743 |
| 7 | 4,09 | Toluene | 108-88-3 | 91 | 3877918 | 15,26 | 757 | 760 |
| 8 | 6,74 | Ethylbenzene | 100-41-4 | 91 | 203020 | 0,80 | 855 | 856 |
| 9 | 7,02 | p-Xylene | 106-42-3 | 97 | 689777 | 2,71 | 863 | 864 |
| 10 | 7,90 | m-Xylene | 108-38-3 | 95 | 257634 | 1,01 | 889 | 887 |
| 11 | 9,58 | alpha-pinene | 80-56-8 | 97 | 229481 | 0,90 | 928 | 936 |
| 12 | 10,22 | camphene | 79-92-5 | 97 | 79572 | 0,31 | 942 | 953 |
| 13 | 11,55 | beta-pinene | 127-91-3 | 94 | 68180 | 0,27 | 971 | 978 |
| 14 | 11,94 | 2-Methylenebornane | 27538-47-2 | 70 | 2630426 | 10,35 | 979 | |
| 15 | 12,23 | Benzene, 1,2,4-trimethyl- | 95-63-6 | 46 | 177219 | 0,70 | 985 | 987 |
| 16 | 13,52 | 2-methyl-2-bornene | 72540-93-3 | 90 | 3029076 | 11,92 | 1011 | |
| 17 | 14,26 | Limonene | 5989-54-8 | 94 | 112731 | 0,44 | 1025 | 1028 |

| <i>Cylicodiscus gabunensis</i> | | | | | | | | |
|--------------------------------|-------|---------------------------|------------|------|---------|-----------|--------------|----------------|
| PK | RT | Library/ID | CAS | Qual | Area | Pct Total | R.I. calculé | R.I. théorique |
| 1 | 1,43 | Acetaldehyde | 75-07-0 | 78 | 844884 | 2,61 | | |
| 2 | 1,51 | Ethanol | 64-17-5 | 90 | 1324078 | 4,09 | | |
| 3 | 1,59 | 2-Propanone | 67-64-1 | 80 | 9521500 | 29,45 | | |
| 4 | 2,51 | Benzene | 71-43-2 | 81 | 1065050 | 3,29 | 652 | 648 |
| 5 | 2,61 | 3-Methylhexane | 589-34-4 | 62 | 418374 | 1,29 | 661 | 671 |
| 6 | 3,12 | 2-Butanone, 3-hydroxy- | 513-86-0 | 64 | 468820 | 1,45 | 705 | 706 |
| 7 | 3,40 | 2,4-Dimethylhexane | 589-43-5 | 83 | 166337 | 0,51 | 720 | 726 |
| 8 | 3,65 | Methyl disulfide | 624-92-0 | 95 | 264964 | 0,82 | 734 | 738 |
| 9 | 3,70 | 2,3,4-Trimethylpentane | 565-75-3 | 64 | 214671 | 0,66 | 736 | 743 |
| 10 | 4,08 | Toluene | 108-88-3 | 91 | 5638508 | 17,44 | 756 | 760 |
| 11 | 4,62 | 1-Octene | 111-66-0 | 96 | 196959 | 0,61 | 785 | 788 |
| 12 | 6,73 | Ethylbenzene | 100-41-4 | 94 | 349626 | 1,08 | 855 | 856 |
| 13 | 7,01 | p-Xylene | 106-42-3 | 97 | 1349779 | 4,17 | 863 | 864 |
| 14 | 7,88 | m-Xylene | 108-38-3 | 95 | 546828 | 1,69 | 889 | 887 |
| 15 | 8,91 | Benzene, methoxy- | 100-66-3 | 96 | 6035857 | 18,67 | 914 | 924 |
| 16 | 9,57 | alpha-pinene | 80-56-8 | 96 | 419095 | 1,30 | 928 | 936 |
| 17 | 10,21 | camphene | 79-92-5 | 97 | 106237 | 0,33 | 942 | 953 |
| 18 | 10,91 | Ethylmethylbenzene | 611-14-3 | 95 | 225313 | 0,70 | 957 | 973 |
| 20 | 11,54 | beta-pinene | 127-91-3 | 93 | 170383 | 0,53 | 971 | 978 |
| 21 | 11,76 | o-Ethyltoluene | 611-14-3 | 95 | 82047 | 0,25 | 975 | 980 |
| 22 | 12,22 | Benzene, 1,2,4-trimethyl- | 95-63-6 | 90 | 740196 | 2,29 | 985 | 987 |
| 23 | 14,06 | p-cymene | 99-87-6 | 95 | 51057 | 0,16 | 1022 | 1026 |
| 24 | 14,25 | Limonene | 5989-54-8 | 98 | 179434 | 0,55 | 1025 | 1028 |
| 25 | 17,41 | 1,2,4-Trithiolane | 289-16-7 | 90 | 1299067 | 4,02 | 1084 | 1106 |
| 26 | 21,91 | 1,3-Dimethoxybenzene | 151-10-0 | 97 | 541455 | 1,67 | 1166 | 1181 |
| 27 | 35,79 | Irida 1,8 diene | 56710-83-9 | 89 | 115158 | 0,36 | 1431 | |

| <i>Detarium macrocarpum</i> | | | | | | | | |
|-----------------------------|---------|---|------------|------|-------------|-------------|--------------|----------------|
| PK | RT | Library/ID | CAS | Qual | Area | Pct Total | R.I. calculé | R.I. théorique |
| 1 | 1,44 | Acetaldehyde | 75-07-0 | 83 | 40088,00 | 0,057099839 | | |
| 2 | 1,525 | Ethanol | 64-17-5 | 86 | 188380,00 | 0,268321385 | | |
| 3 | 3,7155 | 2,3,4-Trimethylpentane | 565-75-3 | 91 | 361364,00 | 0,514713286 | 736,9414894 | 743 |
| 4 | 4,0894 | Toluene | 108-88-3 | 91 | 21391599,00 | 30,46938879 | 756,8297872 | 760 |
| 5 | 4,629 | 1-Octene | 111-66-0 | 81 | 486099 | 0,692381127 | 785,5319149 | 788 |
| 6 | 4,8908 | Hexanal | 66-25-1 | 90 | 245075 | 0,349075609 | 799,4574468 | 800 |
| 7 | 6,7285 | Ethylbenzene | 100-41-4 | 91 | 2424027 | 3,452692859 | 854,5522388 | 856 |
| 8 | 7,0063 | p-Xylene | 106-42-3 | 96 | 7054786 | 10,04857175 | 862,8447761 | 864 |
| 9 | 7,8824 | m-Xylene | 108-38-3 | 94 | 3166837 | 4,510723476 | 888,9970149 | 887 |
| 10 | 9,2127 | Cumene | 98-82-8 | 97 | 237915 | 0,338877175 | 920,6417686 | 922 |
| 11 | 9,5759 | alpha.-Pinene | 7785-70-8 | 95 | 1396805 | 1,98955649 | 928,4374329 | 936 |
| 12 | 10,5268 | Isocumene | 103-65-1 | 93 | 446636 | 0,636171514 | 948,8473921 | 956 |
| 13 | 10,9061 | Ethylmethylbenzene | 611-14-3 | 97 | 1145861 | 1,632121297 | 956,9886242 | 973 |
| 14 | 11,5472 | beta.-Pinene | 127-91-3 | 95 | 699534 | 0,996389911 | 970,7490878 | 978 |
| 15 | 12,2213 | Benzene, 1,2,4-trimethyl- | 95-63-6 | 90 | 2338956 | 3,331520927 | 985,2178579 | 987 |
| 16 | 12,2844 | 3-Octanone | 106-68-3 | 97 | 937476 | 1,335305543 | 986,5722258 | 988 |
| 17 | 14,0527 | p-cymene | 99-87-6 | 95 | 568619 | 0,80991951 | 1021,370862 | 1026 |
| 18 | 14,245 | Limonene | 138-86-3 | 97 | 1478577 | 2,10602945 | 1024,967271 | 1028 |
| 19 | 14,3465 | eucalyptol | 470-82-6 | 98 | 8960501 | 12,7630005 | 1026,865532 | 1031 |
| 20 | 18,513 | Nonanal | 124-19-6 | 93 | 225505 | 0,321200838 | 1104,652008 | 1102 |
| 21 | 22,3279 | 3-Cyclohexen-1-ol, 4-methyl-1-(1-methylet) | 20126-76-5 | 91 | 465368 | 0,662852671 | 1173,976013 | 1175 |
| 22 | 24,0855 | Decanal | 112-31-2 | 99 | 226995 | 0,323323138 | 1206,051311 | 1207 |
| 23 | 25,592 | Benzene, 2-methoxy-4-methyl-1-(1-methyle | 1076-56-8 | 87 | 459551 | 0,654567155 | 1234,058375 | 1235 |
| 25 | 35,0905 | Tricyclo[2.2.1.0(2,6)]heptane, 1,7-dimethyl | 512-61-8 | 78 | 250085 | 0,356211665 | 1416,499591 | 1420 |
| 26 | 35,8972 | Bicyclo[3.1.1]hept-2-ene, 2,6-dimethyl-6-(4 | 17699-05-7 | 98 | 5272718 | 7,510261142 | 1433,003273 | 1436 |
| 27 | 37,0725 | trans-.beta.-Farnesene | 502-60-3 | 79 | 9737496 | 13,86972295 | 1457,047872 | |

| <i>Irvingia gabonensis</i> | | | | | | | | |
|----------------------------|-------|---------------------------|-------------|------|----------|-----------|--------------|----------------|
| PK | R.T. | Library/ID | CAS | Qual | Area | Pct Total | R.I. calculé | R.I. théorique |
| 1 | 1,52 | Ethanol | 64-17-5 | 83 | 1094850 | 1,04 | | |
| 2 | 1,60 | 2-Propanone | 67-64-1 | 80 | 10694752 | 10,11 | | |
| 3 | 2,51 | Benzene | 71-43-2 | 91 | 447759 | 0,42 | 652 | 648 |
| 4 | 4,08 | Toluene | 108-88-3 | 94 | 13612480 | 12,87 | 757 | 760 |
| 5 | 6,72 | Ethylbenzene | 100-41-4 | 94 | 1676401 | 1,59 | 854 | 856 |
| 6 | 7,00 | p-Xylene | 106-42-3 | 97 | 5243503 | 4,96 | 863 | 864 |
| 7 | 7,88 | m-Xylene | 108-38-3 | 95 | 2430947 | 2,30 | 889 | 887 |
| 8 | 9,32 | alpha-Thujene | 2867-05-02 | 91 | 478983 | 0,45 | 923 | 931 |
| 9 | 9,57 | alpha-pinene | 80-56-8 | 97 | 7187669 | 6,80 | 928 | 936 |
| 10 | 10,21 | camphene | 79-92-5 | 97 | 518533 | 0,49 | 942 | 953 |
| 11 | 10,52 | Isocumene | 103-65-1 | 87 | 372725 | 0,35 | 949 | 956 |
| 12 | 10,91 | Ethylmethylbenzene | 611-14-3 | 95 | 1737312 | 1,64 | 957 | 973 |
| 13 | 11,57 | beta-pinene | 127-91-3 | 97 | 24246195 | 22,93 | 971 | 978 |
| 14 | 11,95 | 1-Octen-3-ol | 3391-86-4 | 86 | 399503 | 0,38 | 979 | 986 |
| 15 | 12,23 | Benzene, 1,2,4-trimethyl- | 95-63-6 | 95 | 627042 | 0,59 | 985 | 987 |
| 16 | 12,26 | 3-Octanone | 106-68-3 | 95 | 2504778 | 2,37 | 986 | 988 |
| 17 | 12,45 | beta-Myrcene | 123-35-3 | 93 | 10435151 | 9,87 | 990 | 992 |
| 18 | 13,52 | 2-Methyl-2-bornene | 72540-93-3 | 94 | 480903 | 0,45 | 1011 | |
| 19 | 14,05 | p-cymene | 99-87-6 | 95 | 1291878 | 1,22 | 1021 | 1026 |
| 20 | 14,26 | Limonene | 5989-54-8 | 98 | 11930074 | 11,28 | 1025 | 1028 |
| 21 | 32,42 | .beta.-Selinene | 17066-67-0 | 91 | 1713114 | 1,62 | 1364 | |
| 22 | 33,70 | .BETA. ELEMENE | 515-13-9 | 99 | 549128 | 0,52 | 1389 | 1394 |
| 23 | 33,96 | Alloaromadendrene | 25246-27-9 | 70 | 2751665 | 2,60 | 1394 | |
| 24 | 34,95 | Caryophyllene | 87-44-5 | 99 | 2417016 | 2,29 | 1414 | 1419 |
| 25 | 38,75 | bicyclogermacrene | 100762-46-7 | 95 | 902312 | 0,85 | 1491 | |

| <i>Irvingia grandifolia</i> | | | | | | | | | |
|-----------------------------|-------|---------------------------|------------|------|----------|-----------|--------------|----------------|--|
| PK | RT | Library/ID | CAS | Qual | Area | Pct Total | R.I. calculé | R.I. théorique | |
| 1 | 1,44 | Acetaldehyde | 75-07-0 | 83 | 173859 | 0,30 | | | |
| 2 | 1,53 | Ethanol | 64-17-5 | 86 | 5352109 | 9,22 | | | |
| 3 | 2,11 | Ethyl acetate | 141-78-6 | 91 | 10365154 | 17,86 | 614 | 612 | |
| 4 | 2,51 | Benzene | 71-43-2 | 91 | 860455 | 1,48 | 652 | 648 | |
| 5 | 2,62 | 3-Methylhexane | 589-34-4 | 81 | 189505 | 0,33 | 662 | 671 | |
| 6 | 3,41 | Hexane, 2,4-dimethyl- | 589-43-5 | 90 | 233667 | 0,40 | 720 | 729 | |
| 7 | 4,08 | Toluene | 108-88-3 | 91 | 17372779 | 29,93 | 757 | 760 | |
| 8 | 4,62 | 1-Octene | 111-66-0 | 96 | 622935 | 1,07 | 785 | 788 | |
| 9 | 6,72 | Ethylbenzene | 100-41-4 | 94 | 2219829 | 3,82 | 854 | 856 | |
| 10 | 7,00 | p-Xylene | 106-42-3 | 97 | 6593573 | 11,36 | 863 | 864 | |
| 11 | 7,88 | m-Xylene | 108-38-3 | 95 | 2844112 | 4,90 | 889 | 887 | |
| 12 | 9,21 | Cumene | 98-82-8 | 93 | 149080 | 0,26 | 921 | 922 | |
| 13 | 9,57 | alpha-pinene | 80-56-8 | 97 | 1185486 | 2,04 | 928 | 936 | |
| 14 | 10,52 | Isocumene | 103-65-1 | 90 | 437689 | 0,75 | 949 | 956 | |
| 15 | 10,90 | Ethylmethylbenzene | 611-14-3 | 95 | 2098922 | 3,62 | 957 | 973 | |
| 16 | 11,54 | beta-pinene | 127-91-3 | 97 | 520070 | 0,90 | 971 | 978 | |
| 17 | 12,22 | Benzene, 1,2,4-trimethyl- | 95-63-6 | 97 | 2548341 | 4,39 | 985 | 987 | |
| 18 | 12,26 | 3-Octanone | 106-68-3 | 95 | 2010649 | 3,46 | 986 | 988 | |
| 19 | 14,24 | Limonene | 138-86-3 | 98 | 1285315 | 2,21 | 1025 | 1028 | |
| 20 | 18,53 | Nonanal | 124-19-6 | 93 | 203300 | 0,35 | 1105 | 1102 | |
| 21 | 24,08 | Decanal | 112-31-2 | 91 | 183675 | 0,32 | 1206 | 1207 | |
| 22 | 35,49 | Thujopsene | 470-40-6 | 99 | 118579 | 0,20 | 1425 | 1429 | |
| 23 | 35,97 | (+)-gymnomitrene | 72346-55-5 | 73 | 481022 | 0,83 | 1435 | 1451 | |

| <i>Pentacithra eetveldeana</i> | | | | | | | | |
|--------------------------------|-------|----------------------|------------|------|----------|-----------|--------------|----------------|
| PK | R.T. | Library/ID | CAS | Qual | Area | Pet Total | R.I. calculé | R.I. théorique |
| 1 | 1,52 | Ethanol | 64-17-5 | 86 | 4257917 | 2,87 | | |
| 2 | 1,60 | 2-Propanone | 67-64-1 | 80 | 5602402 | 3,77 | | |
| 3 | 2,10 | Ethyl acetate | 141-78-6 | 91 | 10478684 | 7,05 | 614 | 612 |
| 4 | 2,51 | Benzene | 71-43-2 | 81 | 841887 | 0,57 | 652 | 648 |
| 5 | 3,49 | 1-Butanol, 3-methyl- | 123-51-3 | 86 | 1768744 | 1,19 | 725 | 730 |
| 6 | 4,08 | Toluene | 108-88-3 | 91 | 9080846 | 6,11 | 756 | 760 |
| 7 | 4,62 | 1-Octene | 111-66-0 | 96 | 801829 | 0,54 | 785 | 788 |
| 8 | 4,86 | Hexanal | 66-25-1 | 95 | 2342315 | 1,58 | 798 | 800 |
| 9 | 6,53 | Ethyl isovalerate | 108-64-5 | 95 | 2925905 | 1,97 | 849 | 856 |
| 10 | 6,72 | Ethylbenzene | 100-41-4 | 93 | 1331931 | 0,90 | 854 | 856 |
| 11 | 7,00 | p-Xylene | 106-42-3 | 97 | 2530391 | 1,70 | 863 | 864 |
| 12 | 7,13 | 1-Hexanol | 111-27-3 | 80 | 1889462 | 1,27 | 867 | 867 |
| 13 | 7,39 | Isoamyl acetate | 123-92-2 | 87 | 697441 | 0,47 | 874 | 876 |
| 14 | 7,88 | m-Xylene | 108-38-3 | 95 | 1283114 | 0,86 | 889 | 887 |
| 15 | 9,57 | alpha-pinene | 80-56-8 | 97 | 7966660 | 5,36 | 928 | 936 |
| 16 | 10,91 | Ethylmethylbenzene | 611-14-3 | 94 | 596312 | 0,40 | 957 | 973 |
| 17 | 11,55 | beta-pinene | 127-91-3 | 97 | 15550989 | 10,47 | 971 | 978 |
| 18 | 11,96 | 1-Octen-3-ol | 3391-86-4 | 64 | 596031 | 0,40 | 980 | 986 |
| 19 | 12,28 | 3-Octanone | 106-68-3 | 96 | 11275848 | 7,59 | 986 | 988 |
| 20 | 12,45 | beta-Myrcene | 123-35-3 | 90 | 2558916 | 1,72 | 990 | 992 |
| 21 | 12,74 | 3-Octanol | 589-98-0 | 90 | 885334 | 0,60 | 996 | 994 |
| 22 | 12,98 | Ethyl caproate | 123-66-0 | 97 | 662634 | 0,45 | 1001 | 998 |
| 23 | 14,06 | p-cymene | 99-87-6 | 97 | 653982 | 0,44 | 1021 | 1026 |
| 24 | 14,25 | Limonene | 5989-54-8 | 98 | 7709614 | 5,19 | 1025 | 1028 |
| 25 | 21,97 | 1,3-Dimethoxybenzene | 151-10-0 | 97 | 39231088 | 26,41 | 1167 | 1181 |
| 26 | 33,24 | .BETA. BOURBONENE | 5208-59-3 | 98 | 2242631 | 1,51 | 1380 | 1384 |
| 27 | 33,70 | .BETA. ELEMENE | 515-13-9 | 99 | 2337876 | 1,57 | 1389 | 1394 |
| 28 | 34,93 | Caryophyllene | 87-44-5 | 90 | 1338731 | 0,90 | 1413 | 1419 |
| 29 | 35,47 | Thujopsene | 470-40-6 | 99 | 1130688 | 0,76 | 1424 | 1429 |
| 30 | 35,79 | Irida 1,8 diene | 56710-83-9 | 81 | 5173916 | 3,48 | 1431 | |
| 31 | 35,97 | (+)-gymnomitrene | 72346-55-5 | 64 | 1139538 | 0,77 | 1434 | 1451 |
| 32 | 37,75 | beta-Selinene | 17066-67-0 | 93 | 1664992 | 1,12 | 1471 | 1489 |

| <i>Petersianthus macrocapus</i> | | | | | | | | |
|---------------------------------|-------|----------------------------------|------------|------|----------|-----------|--------------|----------------|
| PK | R.T. | Library/ID | CAS | Qual | Area | Pet Total | R.I. calculé | R.I. théorique |
| 1 | 1,52 | Ethanol | 64-17-5 | 90 | 1496467 | 1,60 | | |
| 2 | 1,81 | 1-Propanol | 71-23-8 | 53 | 414063 | 0,44 | | |
| 3 | 2,51 | Benzene | 71-43-2 | 91 | 527073 | 0,56 | 652 | 648 |
| 4 | 2,73 | 1-penten-3-ol | 616-25-1 | 72 | 483769 | 0,52 | 672 | 669 |
| 5 | 2,95 | Furan, 2-ethyl- | 3208-16-0 | 93 | 1498188 | 1,60 | 694 | 689 |
| 6 | 4,08 | Toluene | 108-88-3 | 94 | 11263736 | 12,05 | 757 | 760 |
| 7 | 4,62 | 1-Octene | 111-66-0 | 89 | 275596 | 0,29 | 785 | 788 |
| 8 | 4,89 | Hexanal | 66-25-1 | 95 | 20963662 | 22,42 | 799 | 800 |
| 9 | 6,72 | Ethylbenzene | 100-41-4 | 94 | 1090532 | 1,17 | 854 | 856 |
| 10 | 7,00 | p-Xylene | 106-42-3 | 97 | 2992451 | 3,20 | 863 | 864 |
| 11 | 7,13 | 1-Hexanol | 111-27-3 | 86 | 7317119 | 7,83 | 867 | 867 |
| 12 | 7,89 | m-Xylene | 108-38-3 | 64 | 4647181 | 4,97 | 889 | 887 |
| 13 | 8,32 | Heptanal | 111-71-7 | 67 | 283740 | 0,30 | 902 | 901 |
| 14 | 8,43 | Oxirane, pentyl- | 5063-65-0 | 90 | 1381421 | 1,48 | 904 | 905 |
| 15 | 9,57 | alpha-pinene | 80-56-8 | 96 | 760477 | 0,81 | 928 | 936 |
| 16 | 10,74 | heptenal | 18829-55-5 | 95 | 1354087 | 1,45 | 953 | 960 |
| 17 | 10,90 | Ethylmethylbenzene | 611-14-3 | 97 | 657815 | 0,70 | 957 | 973 |
| 18 | 11,54 | beta-pinene | 127-91-3 | 97 | 400032 | 0,43 | 971 | 978 |
| 19 | 11,75 | o-Ethyltoluene | 611-14-3 | 95 | 329274 | 0,35 | 975 | 980 |
| 20 | 11,93 | 1 OCTEN 3 OL | 3391-86-4 | 90 | 1996749 | 2,14 | 979 | 986 |
| 21 | 12,22 | Benzene, 1,2,4-trimethyl- | 95-63-6 | 93 | 573318 | 0,61 | 985 | 987 |
| 22 | 12,26 | 3-Octanone | 106-68-3 | 94 | 2075170 | 2,22 | 986 | 988 |
| 23 | 12,46 | Furan, 2-pentyl- | 3777-69-3 | 94 | 11108683 | 11,88 | 990 | 996 |
| 24 | 12,98 | Ethyl caproate | 123-66-0 | 98 | 394117 | 0,42 | 1001 | 998 |
| 25 | 14,24 | Limonene | 5989-54-8 | 98 | 994349 | 1,06 | 1025 | 1028 |
| 26 | 14,40 | 1,3-Hexadiene, 3-ethyl-2-methyl- | 61142-36-7 | 91 | 3736721 | 4,00 | 1028 | 1030 |
| 27 | 15,98 | 2 OCTENAL | 2363-89-5 | 96 | 11581658 | 12,39 | 1057 | 1056 |
| 28 | 16,20 | 1-Phenylethanol | 98-85-1 | 95 | 333696 | 0,36 | 1062 | 1061 |
| 29 | 16,68 | Epoxylinolool | 5989-33-3 | 91 | 1486753 | 1,59 | 1070 | 1078 |
| 30 | 17,54 | trans-Linalool oxide | 34995-77-2 | 91 | 746181 | 0,80 | 1087 | 1094 |
| 31 | 18,25 | Linalool | 78-70-6 | 87 | 178667 | 0,19 | 1100 | 1101 |
| 32 | 23,11 | alpha-terpineol | 98-55-5 | 88 | 161206 | 0,17 | 1188 | 1190 |

| <i>Piptadeniastrum africanum</i> | | | | | | | | |
|----------------------------------|--------|--|------------|------|-----------|-----------|--------------|----------------|
| PK | R.T. | Library/ID | CAS | Qual | Area | Pct Total | R.I. calculé | R.I. théorique |
| 1 | 1,522 | Ethanol | 64-17-5 | 86 | 73491773 | 14,45 | | |
| 2 | 1,597 | 2-Propanone | 67-64-1 | 72 | 70408020 | 13,84 | | |
| 3 | 1,704 | Acetic acid methyl ester | 79-20-9 | 72 | 24516653 | 4,82 | | |
| 4 | 2,112 | Acetic acid ethyl ester | 141-78-6 | 91 | 135016843 | 26,55 | | |
| 5 | 3,126 | Acetoin | 513-86-0 | 80 | 11130515 | 2,19 | | |
| 6 | 4,094 | Toluene | 108-88-3 | 91 | 50294100 | 9,89 | | |
| 7 | 4,875 | Hexanal | 66-25-1 | 95 | 15116154 | 2,97 | | |
| 8 | 6,552 | Ethyl isovalerate | 108-64-5 | 95 | 344998 | 0,07 | | |
| 9 | 6,736 | Ethylbenzene | 100-41-4 | 94 | 5040206 | 0,99 | | |
| 10 | 7,017 | p-Xylene | 106-42-3 | 97 | 13995023 | 2,75 | | |
| 11 | 7,894 | Benzene, 1,3-dimethyl- | 108-38-3 | 94 | 6937182 | 1,36 | | |
| 12 | 9,582 | alpha-pinene | 80-56-8 | 97 | 3833937 | 0,75 | | |
| 13 | 11,947 | 2,6,6-trimethylcyclohepta-2,4-dien-1-one | 503-93-5 | 94 | 8312215 | 1,63 | | |
| 14 | 12,263 | 3-octanone | 106-68-3 | 96 | 25676832 | 5,05 | | |
| 15 | 12,451 | beta-pinene | 127-91-3 | 92 | 16354471 | 3,22 | | |
| 16 | 12,99 | ethyl caproate | 123-66-0 | 97 | 4607514 | 0,91 | | |
| 17 | 13,529 | 2-methyl-2bornene | 59581-90-7 | 83 | 29261088 | 5,75 | | |
| 18 | 14,25 | Limonene | 138-86-3 | 98 | 4795302 | 0,94 | | |
| 19 | 22,436 | 2-methylisoborneol | 2371-42-8 | 93 | 3405549 | 0,67 | | |
| 20 | 33,962 | alpha-longipinene | 5989-08-2 | 87 | 6055440 | 1,19 | | |