

ADRIEN SOULLIER

**ECO-ETHOLOGIE,
PLASTICITE ET SURVIE
DU GUEPARD (*Acinonyx jubatus*)
EN AFRIQUE**

ANNEE UNIVERSITAIRE 2002 / 2003

MEMOIRE DE MAITRISE DE BIOLOGIE DE POPULATION ET DES ECOSYSTEME
UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE

ADRIEN SOULLIER

**ECO-ETHOLOGIE,
PLASTICITE ET SURVIE
DU GUEPARD (*Acinonyx jubatus*)
EN AFRIQUE**

Tuteur responsable : Dr Françoise CLARO, Ingénieur de recherches au Muséum National d'Histoire Naturelle, USM 0305 « conservation des espèces, restauration et suivi des populations » Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité

ANNEE UNIVERSITAIRE 2002 / 2003

**MEMOIRE DE MAITRISE DE BIOLOGIE DE POPULATION ET DES ECOSYSTEME
UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE**

SOMMAIRE

Introduction

I. Description

II. Estimations des effectifs de population, habitats et répartition géographique

II.1. Estimation des effectifs de population

II.2. Répartition géographique passée

II.3. Répartition géographique actuelle

II.4. Habitats du guépard

a. Types de milieu

b. Destruction des habitats

III. Les caractères génétiques du guépard

IV. Facteurs éco-éthologiques

IV.1. La mortalité juvénile

a. Causes et conséquences

b. Comportement anti-prédateur et adaptations

IV.2. Stratégies reproductives

a. Généralités sur la biologie de reproduction du guépard

b. Comportements adaptatifs

IV.3. Recherche et prise de nourriture

a. Régions et types de proies

b. Techniques de chasse

IV.4. Les relations interspécifiques

a. Lions et hyènes

b. Autres compétiteurs

c. Comportements anti-prédateurs et d'évitement

IV.5. Relation intra-spécifique et territorialité

a. Sociabilité (taille des groupes)

b. Relation mère-jeune

c. Stade subadulte

d. Vie adulte

e. Territorialité

V. Discussion et conclusion

V.1. Plasticité de l'éco-éthologie

V.2. Effort de conservation

Introduction

Guépard ou « cheetah » en anglais, est un mot dérivant de l'indou « chitah » signifiant « celui qui est tacheté » (www.animaldiversity.ummz.umich.edu). Cet animal est un mammifère carnivore appartenant au sous-ordre des Néofelis et à la famille des Félidés (regroupant panthères, chats domestiques et ocelots). Il fut décrit la première fois comme *Felis jubata* par Schreber en 1776. Depuis la nomenclature changea plusieurs fois et le guépard prit successivement plusieurs appellations : *Cyanilurus*, *Guepardus*, *Cynofelis* (Caro, 1994). Aujourd'hui, il est connu sous le nom d'*Acinonyx jubatus*. Plusieurs significations sont évoquées pour justifier l'appellation d'*Acinonyx* : dérivant du grec « akaina » (épine) et « onyx » (griffe) ou « kineo » signifiant bouger et « a » pour la négation faisant ainsi référence à ses griffes partiellement rétractiles. *Jubatus* est dérivé du latin et veut dire « avoir une crête » rappelant celle observée chez les petits et certains adultes (Caro, 1994).

Les estimations récentes des effectifs de populations de guépards dans le monde ont montré une nette régression de 100 000 individus en 1900 à environ 10 000 aujourd'hui (Saint-Marc Vittori, 2003).

Plusieurs causes sont à considérer afin d'expliquer cette chute dramatique (Saint-Marc Vittori, 2003) :

- La perte d'habitat (expansion humaine)
- Diminution de l'abondance des proies dans certaines régions
- Conflits avec les éleveurs (plus particulièrement en Namibie)
- Faible capacité de survie dans les réserves et parcs nationaux par la forte pression exercée par les autres prédateurs
- Faible variation génétique.

Il y a 30 ans, les conclusions des scientifiques étaient très pessimistes quant à la persistance de l'animal le plus rapide sur terre ; les prédictions annonçaient une disparition rapide du félin (Myers, 1975 in Nowell et al. 1996).

Comment le guépard supporte-t-il donc toutes les pressions exercées sur lui et quelles caractéristiques de son écologie et de son comportement lui ont permis de survivre jusqu'à présent et même de se maintenir en très forte densité dans certaines régions d'Afrique ?

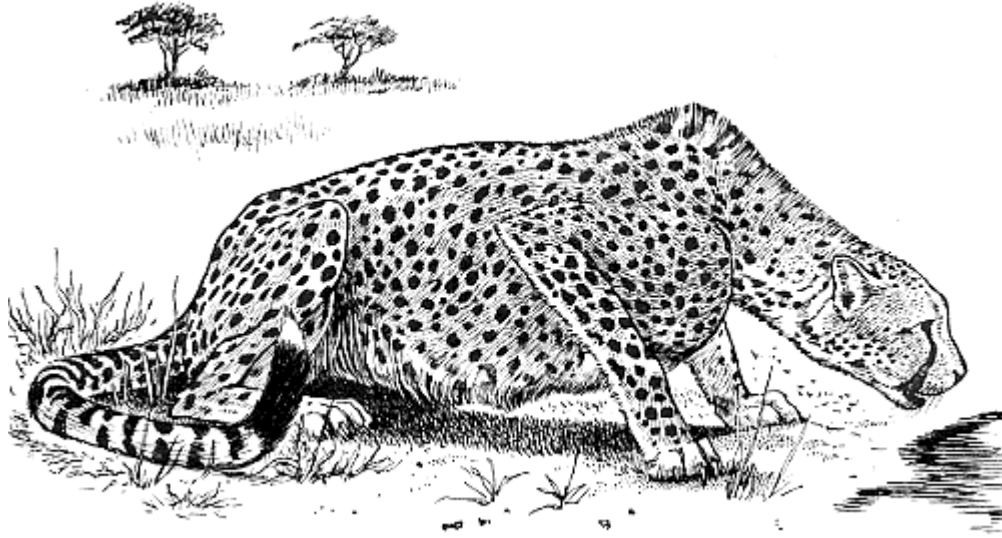
Si le guépard est une espèce en voie d'extinction, une certaine souplesse éco-éthologique a-t-elle ralenti le processus ?

Après une brève description de l'animal et un résumé des caractères génétiques spécifiques et populationnels, nous allons nous intéresser à certaines caractéristiques éco-éthologiques du guépard : milieu de vie et répartition géographique, mortalité infantile, stratégie reproductive, choix et prise de nourriture, vie sociale, relation inter-spécifique... afin de mettre en évidence une certaine plasticité de son éco-éthologie lui permettant de répondre aux conditions environnementales malgré son handicap génétique.

I. Description

Le guépard est certainement le mammifère le plus rapide sur terre puisqu'il peut parcourir des distances de 300 / 400 mètres à une vitesse variant de 90 à 128 km.h-1 selon les auteurs (Bourlières, 1964, Hildebrand, 1959, 1961, Schaller, 1969 in Caro, 1994). Bourlière (1964) (in Caro, 1994) a enregistré une vitesse de 93 km.h-1 atteinte en 2 secondes à départ arrêté et une vitesse de 112 km.h-1 maintenue sur une distance de 700 mètres.

Considéré comme un trophée très noble, il a également été longtemps utilisé en Inde pour la chasse à courre (Eaton, 1974).



Le guépard

Le guépard est un félin de grande taille, à petite tête. Considéré par la plupart des taxonomistes comme étant significativement divergent des autres félidés par son anatomie, le guépard présente des traits morphologiques uniques : sa longue et fine queue annelée à l'extrémité servant de balancier lors des courses ainsi que ses griffes très partiellement rétractiles semblent en effet le distinguer des autres félins (Dandrieux, 1998). Celles-ci semblent adaptées à la course rapide permettant une traction supplémentaire lors d'une accélération brutale. Le guépard est le seul félin dont on voit systématiquement l'emprunte des griffes dans la trace (Dragesco-Joffré, 1993). Les oreilles très sombres postérieurement font penser à des yeux, et le pelage sur un fond de robe fauve est tacheté de ronds noirs ; la fourrure est différente pour chaque individu (Dandrieux, 1998). Une longue bande noire ou « larmier », caractéristique du guépard, s'étend du coin médian de l'œil jusqu'à la partie supérieure de la lèvre au niveau des canines.

Le crâne est plus petit que celui des autres félins (Dandrieux, 1998) ; de plus, la structure supérieure de la mâchoire, les canines peu développées ainsi que la largeur importante des narines pourraient favoriser le passage de l'air, avantages importants lors des courses rapides (Dandrieux, 1998).

L'espérance de vie du guépard dans la nature est estimée à 6.2 ans pour les femelles et entre 2.8 et 5.3 pour les mâles selon Kelly et al.(1998), entre 12 et 14 ans selon Frame (1980) (in Kelly et al. 1998) et pouvant aller jusqu'à 21 ans en captivité (Marker et al., 1989, in Caro, 1994).

Le guépard est classé comme espèce vulnérable par l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) et figure en annexe I de la Convention de Washington (CITES ou Convention on International Trade in Endangered Species) d'après Nowell et al. (1996).

II. Estimations des effectifs de population, habitats et répartition géographique

II.1. Estimation des effectifs de population

Tableau 1. Estimation des effectifs de guépards dans les années 1970 dans le sud du Sahara (Myers, 1975 in Caro, 1994)

Région	Effectif estimé
Afrique de l'est (Kenya, Tanzanie, Ouganda)	1 600 - 4 650
Angola, Malawi, Mozambique, Zambie	800 - 3 300
sud de l'Afrique (Botswana, Namibie, Afrique du Sud, Zimbabwe)	2 850 - 7 300
Afrique de l'ouest (Burkina Faso, Cameroun, Tchad, Mauritanie, Niger)	800 - 2 600
nord-est de l'Afrique (Ethiopie, Soudan, Somalie)	1 150 - 4 500
Région de forêt équatoriale (Zaïre)	100 - 500
TOTAL	7 300 - 22 950

Le guépard fut le premier mammifère dont le nombre total d'individus fut estimé dans la nature. Ceci fut réalisé par Myers (1975) (in Nowell et al., 1996) dont les conclusions reposent sur de nombreuses interviews et études sur le terrain. Complétée par les recherches de Jackson (1991) en Iran, l'étude permet d'estimer la population à un effectif de 7 000 à 25 000 individus dans le monde dans les années 1970 (Tableau 1). 100 000 individus étaient dénombrés en 1900 et répartis dans la majeure partie de l'Afrique et de l'Asie, la population actuelle est dorénavant estimée à environ 10 000 individus principalement localisés en Afrique de l'Est et Australe (Saint-Marc Vittori, 2003). Marker (1998) estime la population mondiale entre 9 000 et 12 000 individus (Tableau 2).

Si Myers (1975) (in Nowell et al., 1996) a suggéré que la population devait décliner pour atteindre 7 400 individus dans les années 1980, aucune étude précise ne fut réalisée récemment afin recenser les effectifs mondiaux et vérifier ses prédictions.

P. Gros (1996, 1998, 2002) a réalisé différentes évaluations des effectifs de la population de guépard dans de nombreux pays d'Afrique.

Selon Marker (1991), la population aurait diminué de plus de 50 % en 25 ans passant ainsi de 30 000 à 15 000 en 1990.

Tableau 2, Estimation des effectifs de guépards dans le monde en 1994 selon Marker (1998)

Pays	Effectif estimé
Afghanistan, Algérie, République Centrafricaine, Tchad, Zaïre, Egypte, Ethiopie, Gambie, Libye, Pakistan, Sénégal, Zambie	pas d'information précise
Afrique du Sud	500 - 800
Angola	200 - 1 000
Bénin, Cameroun	une dizaine d'individus
Botswana	1 000 - 1 500
Burkina Faso	100
Iran	100 - 200
Kenya	1 200
Mali	200 - 500
Malawi	50
Mauritanie	100 - 500
Mozambique	100 - 500
Mozambique	100
Namibie	2 000 - 3 000
Niger	50 - 406
Ouganda	200
Somalie	300
Soudan	1 200
Tanzanie	500 - 1 500
Zimbabwe	500 - 1 000
TOTAL	9000 - 15000

II.2.Répartition géographique passée (Fig. 1.a et Tableau 3)

Fig. 1 Répartition passée (a) et présente (b) du guépard (*Acinonyx jubatus*) selon www.fauneetflore.haplosciences.com

(a) Répartition passée (1900)



(b) Répartition actuelle (1990)



Le guépard a vu sa répartition géographique se restreindre ces dernières décennies suite à l'intervention de l'homme (Saint-Marc Vittori, 2003).

En effet, le guépard était encore trouvé il y a 40 ans dans les montagnes de l'Atlas du Maroc (Wrogemann, 1975 in Nowell et al., 1996).

La dernière note faisant état du guépard dans l'ouest du Sahara date de la capture d'un animal en 1976 (animal donné par la suite au zoo d'Alger) (Nowell et al., 1996).

En Tunisie, le dernier guépard connu est tué en 1960 dans l'extrême sud du pays (Nowell et al., 1996).

En Libye, la dernière observation date de 1980 dans le sud-est du pays, à la frontière de l'Algérie (De Smet, 1989 in Kraus et Marker-Kraus, 1991).

Au Yémen, J.T. Ducker rapporta la dernière observation de guépards en 1963 (Harrison et Bates, 1991 in Nowell et al., 1996) alors qu'en Oman, Harrison (1983) (in Nowell et al., 1996) observa le dernier guépard en 1977.

Nader (1989) (in Nowell et al., 1996) évoque le dernier enregistrement d'un guépard en Arabie Saoudite en 1973. Une lettre au « Journal of the Bombay Natural History Society » en 1948, décrit la tuerie des derniers guépards observés en Inde (Nowell et al. 1996). Habibi (1977), Sayer et Van des Zon (1981) (in Nowell et al., 1996) croient que le guépard a totalement disparu d'Afghanistan.

De plus, la dernière observation confirmée au Turkménistan date de 1973 (in Nowell et al., 1996).

Ainsi, selon Wrogemann (1975), Kraus et Marker-Kraus (1991) (in Nowell et al., 1991), le guépard a disparu des pays suivants dans les années 1900 : Afghanistan, Djibouti, Ghana, Inde, Iraq, Israël, Jordanie, Libye, Koweït, Maroc, Niger, Oman, Pakistan, Russie, Arabie Saoudite, Syrie, Tunisie, Turkménistan, Ouzbékistan et Yémen.

Tableau 3. Date de disparition supposée du guépard

Date de disparition supposée	Pays ou régions	Référence
1976	Ouest du Sahara	Nowell et al., 1996
1960	Tunisie	Nowell et al., 1996
1980	Libye	De Smet 1989 in Nowell et al., 1996
1963	Yémen	Harrison and Bates, 1991 in Nowell et al., 1996
1973	Arabie Saoudite	Nader 1989 in Nowell et al., 1996
1948	Inde	Nowell et al., 1996
1973	Turkménistan	Nowell et al., 1996

II.3.Répartition géographique actuelle (Fig. 1.b et Fig. 2)

Les sous-espèces décrites se répartissent ainsi selon Marker (1998) :

Acinonyx jubatus venaticus en Afrique saharienne , en Iran selon Nowell et al. (1996)

Acinonyx jubatus hecki en Afrique de l'ouest

Acinonyx jubatus jubatus dans le Sud de l'Afrique

Acinonyx jubatus raineyi et *velox* en Afrique de l'Est

Acinonyx jubatus soemmerringi en Somalie, Erythrée et Tchad

Selon Gros (1990) et Marker-Kraus (1991) (in Nowell et al., 1996), la plus grande méta-population de guépard se trouve dans l'est de l'Afrique (Kenya et Tanzanie) et dans les régions d'Afrique du Sud (Namibie, Botswana, Zimbabwe et Zambie).

De plus, Caro et Durant (1995) ont estimé que le guépard était l'un des plus rares grands carnivores du parc national du Serengeti (Tanzanie) avec 200 / 250 individus estimés en 1993, et 2800 lions, 900 hyènes et 800 / 1000 léopards pour les autres espèces de carnivores.



Fig. 2 Répartition actuelle du guépard (*Acinonyx jubatus*) sur le continent africain

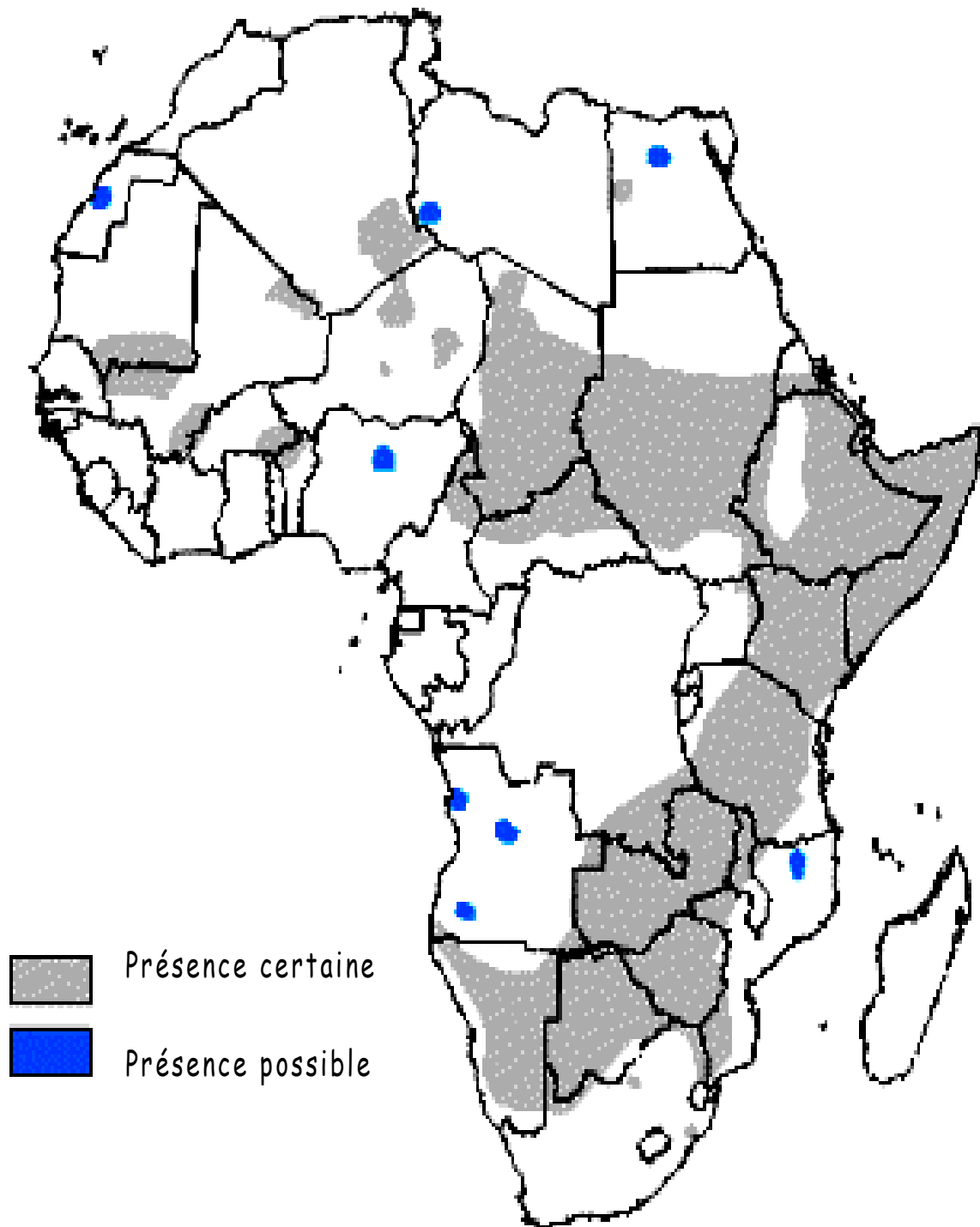


Fig. 2 Répartition actuelle du guépard (*Acinonyx jubatus*) sur le continent africain

Dans le sud-Sahara, les guépards peuvent vivre dans les massifs d'Algérie, du Tchad, du Mali et du Niger bien qu'ils puissent aussi s'étendre dans des zones plus sableuses (Nowell et al., 1996) ; De Smet (1989) (in Nowell et al., 1996) a estimé plusieurs douzaines d'individus dans les montagnes du sud-est de l'Algérie ; néanmoins, il n'est pas clair que cette population soit isolée de celle du massif de l'Aïr au Niger. Aucun animal ne fut enregistré dans l'extrême sud de l'Algérie (Kowalski et Rzebik-Kowalska, 1991 et De Smet, 1993).

Claro et Sissler (2003) estiment qu'une cinquantaine d'individus vit dans le massif du Termit dans l'est du Niger.

Millington et Anada (1991) (in Nowell et al., 1996) ont eux estimé la population au Niger dans la région de l'Aïr, dans le désert du Termit et dans le parc du W à 200 individus.

Dragesco-Joffé (1993) a estimé la population restante au Tchad, Mali et Niger entre 300 et 500.

Marker (1998) a tenté de décrire et de synthétiser toutes les observations recensées de guépards par pays en Afrique ; ainsi, selon l'auteur, il est possible d'observer le félin dans les pays suivants :

Afrique du Sud, Soudan, Algérie, Angola, Bénin, Burkina Faso, Botswana, Cameroun, Egypte, Ethiopie, Gambie, Kenya, Libye, Malawi, Mali, Mauritanie, Mozambique, Namibie, Niger, République Centrale Africaine, République démocratique du Congo, Sénégal, Somalie, Soudan, Tanzanie, Tchad, Tunisie, Ouganda, Zambie et Zimbabwe.

Si Nowell et al. (1996) ne rapportent pas d'information concernant la Gambie, contrairement à Marker (1998) ils évoquent des observations supplémentaires de guépards au Nigeria, au Maroc et au Togo. L'ensemble de la surface estimée occupée par les félins étant de 9 689 981 km² en Afrique selon Nowell et al. (1996).

La densité de guépards est variable selon les localités ; elle est de 0.25 ind.100 km⁻² dans le parc du Tarangire en Tanzanie selon Lamprey (1964, in Caro, 1994) et de 5 ind.100 km⁻² dans la réserve de Timbavati en Afrique du Sud selon Myers (1975, in Nowell et al. 1996). Elle peut atteindre 40 ind.100km⁻² pendant certaines périodes de l'année dans le parc du Serengeti selon Caro (1994).

II.4.Habitats du guépard

a. Types de milieu

En comparant la distribution du guépard avec la carte de végétation de l'Afrique (Fig. 2 et 3), nous pouvons déduire certaines informations concernant l'habitat de ce félin. Répartis surtout au nord de l'Afrique dans la zone la plus sèche du sub-Sahara, ils ne sont que rarement associés à des régions très boisées au sud selon Nowell et al. (1996).

Selon Schaller (1972), Mills et Biggs (1993) (in Nowell et al. , 1996), les guépards sont trouvés dans les zones ouvertes herbacées, mais aussi dans les zones de broussailles ou arborées ouvertes (Myers, 1975, Hamilton, 1986, Morsbach, 1987). Ceci est confirmé par les observations de Grettenberger (1987) dans le parc du W au Niger.

Selon Marker (1991), si cet animal est considéré comme un animal de plaine herbacée c'est peut-être parce que les observations dans ces milieux sont plus évidentes que dans des zones couvertes. Ainsi, Marker et Kraus (1991) citent de nombreux habitats à végétation dense dans lesquels le guépard fut observé : dans la réserve de Kora (Kenya), dans le delta de l'Okavango

(Botswana) et dans certaines fermes de Namibie. Caro (1994) observa aussi des individus dans des zones boisées dans le parc du Serengeti en Tanzanie.

Yalden et al. (1980 in Nowell et al., 1996), ont observé des guépards à 1 500 mètres d'altitude en Ethiopie ; de même, ils ont été observés à 2000 mètres dans d'autres massifs montagneux du Niger et d'Algérie (De Smet, 1993 in Nowell et al., 1996, Dragesco-Joffé, 1993).

Selon Claro et al. (2002), les guépards sont trouvés dans des zones sableuses pendant les périodes fraîches alors qu'on le trouve plus fréquemment dans les montagnes lorsque le temps est beaucoup plus chaud.

Burney (1980) et Hamilton (1986) (in Nowell et al., 1996) ont constaté la présence de guépards dans les terres agricoles de l'est de l'Afrique, notamment dans la région du Masaï-Mara (mais aussi dans certains parcs naturels) où les animaux coexistent avec les tribus locales (Narok Masaï).

Caro et Collins (1987) affirment que les guépards ne sont pas particulièrement associés à des zones à fortes précipitations, et Labuschagne (1981) (in Nowell et al., 1996) affirme que le guépard est très adapté à vivre dans les zones arides ; selon l'auteur, le sang et l'urine de ses proies lui permettraient de s'hydrater dans ces régions très chaudes.

En reprenant les informations précédentes et en superposant la distribution du guépard en Afrique (www.gisbau.uniroma1.it/amd/) à la carte de la végétation de l'Afrique (encyclopédie), on remarque que les guépards sont présents dans des milieux très diversifiés : désert (Mali, Mauritanie, Namibie), steppe désertique (Tchad, Algérie, Niger), savane arborée humide et sèche (Tchad, Soudan, République Centrafricaine), steppe herbeuse (Tchad, Soudan, Ethiopie, Somalie), forêt tropicale sèche et claire (Kenya, Zaïre, Zambie) mais aussi végétation de haute montagne (Ethiopie, Kenya).

Le guépard semble donc survivre dans des habitats très variés répartis sur une grande partie de l'Afrique aux conditions environnementales très différentes (température, altitude, humidité, végétation, pluviométrie, anthropisation...) : hautes altitudes des montagnes, aridité des déserts, milieu humide et dense des zones arborées, zones cultivées.

b. Destruction des habitats

La destruction des habitats est un facteur important affectant la viabilité de la population de guépards en Afrique (ainsi que la population d'ongulés dont ils dépendent directement) selon Myers (1975, in Caro, 1994).

En effet, au Kenya et au Zimbabwe l'agriculture et les exploitations de plus en plus étendues semblent avoir réduit considérablement l'habitat disponible de ces félins et de leurs proies.

Dans les années 1980 au Sahel, une série de sécheresses combinée à une augmentation du cheptel domestique et des terres cultivées, a condensé l'habitat du guépard entre le désert et les zones anthropiques (Le Houérou et Gillet, 1986 in Caro, 1994) ce qui affecta la population locale de guépards.

III. Les caractères génétiques du guépard

Les données génétiques concernant le guépard ont provoqué de nombreuses polémiques concernant notamment les causes de mortalité et les faibles succès de conservation en captivité.

De nombreuses recherches ont démontré que le guépard (en captivité et en liberté) avait un taux d'homozygotie très élevé (O'Brien et al, 1983, 1985, 1986, 1987) rendant ainsi l'animal très vulnérable selon O'Brien et al (1983). Selon ces mêmes auteurs il est très surprenant que

cette espèce ait été capable de se défendre activement contre les maladies et de survivre dans la nature jusqu'à nos jours avec de telles caractéristiques génétiques défavorables.

Plusieurs indices ont amené les auteurs à soutenir l'hypothèse quant à la faible variabilité du matériel génétique du guépard :

- Le taux important de spermatozoïdes anormaux en captivité, entre 71 et 76 % selon Wildt et al. (1981) (in Cohn, 1986) alors que 20 % d'anomalie est synonyme d'infertilité clinique chez la majorité des animaux
- L'apparition de l'épizootie de PIF (Péritonite infectieuse féline) touchant majoritairement et en très grande partie la population de guépard en captivité en Oregon en 1982 (O'Brien et al. 1983)
- L'observation d'un très grand monomorphisme du système immunitaire (CMH) rarement observé auparavant chez les autres espèces animales (O'Brien et al., 1985)
- Le faible taux de rejet lors d'expériences d'auto et d'allogreffes (O'Brien et al., 1986)

De plus, O'Brien et al. (1987) ont montré que la distance génétique séparant les guépards de l'est et du sud de l'Afrique représentait 1/80 ème de la distance séparant l'Homme du chimpanzé et 1/8 ème de celle séparant les différentes populations humaines. Le patrimoine génétique des guépards serait alors plus uniforme que celui des souris consanguines des laboratoires d'analyses (O'Brien et al., 1987).

Ainsi, selon Menotti-Raymond et O'Brien (1993), le guépard aurait souffert d'une série de sévères goulots d'étranglement par une diminution des effectifs, dont le premier aurait eut lieu au Pléistocène, il y a environ 10 000 ans. Cette période correspond à l'extinction de nombreux carnivores (75 % des mammifères) dont au moins 4 espèces du genre *Acinonyx* et autant de sous-espèces d'*Acinonyx jubatus* selon Martin et Wright (1967), Kurten et Anderson (1980) (in O'Brien et al., 1983). De plus, selon les mêmes auteurs, suite au premier goulot d'étranglement et à la séparation géographique des deux populations de guépards de l'est et du sud de l'Afrique, un événement au XIX ème siècle (perturbation écologique, impact grandissant de l'Homme...) aurait affecté encore une fois grandement la génétique de cette dernière population (pertes et mutations de certains gènes). O'Brien et al. (1986) considèrent donc que ces caractéristiques génétiques sont responsables du faible taux de succès reproducteur observé chez cette espèce.

Néanmoins, selon Frame (1970), ce faible taux de reproduction pourrait être lié à la super adaptation du guépard pour la prédation (« super prédateur »), hypothèse réfutée par O'Brien et al. (1983) (in Cohn, 1986) compte tenu de la difficulté de ces félins à se défendre contre les lions et les hyènes.

Si Caro (1994) émit l'hypothèse qu'une des causes du faible taux de variation génétique du guépard pouvait être la dispersion limitée de ces félins après leur indépendance (entraînant un fort taux de consanguinité par reproduction entre frère et sœur), les observations de Kelly et al. (1998) sur 25 années études, appuyées des précédents résultats de Frame (1980) (in Kelly et al., 1998), semblent prouver que les mâles parcourent de très grandes distances une fois leur indépendance acquise ce qui limiterait donc les rencontres des individus de sexe opposé d'une même famille.

Gilpin (in Cohn, 1986) critiqua aussi l'hypothèse du goulot d'étranglement de O'Brien et al. (1983); selon lui, une petite population de guépards aurait colonisé l'Afrique depuis un territoire réduit de l'Asie amenant donc avec elle un pool génétique réduit.

Les conclusions de O'Brien et al. (1993) furent discutées par Caro et Laurenson (1994) qui considèrent que le taux de reproduction du guépard est similaire aux autres félins dans la nature. Wildt et al. (1993), Donoghue et al. (1992) et Lingburg (1993) (in Caro et al., 1994) ont montré aussi que certains mâles présentant un taux élevé de spermatozoïdes anormaux, se produisaient des portées viables en liberté. De plus, l'épizootie de PIF n'aurait pas été observée dans la nature (Caro et al. 1987).

Quelle que soit la cause de ce faible taux de diversité génétique et les répercussions sur le succès reproducteur du guépard, les auteurs sont néanmoins unanimes quant à ses conséquences sur les possibilités d'adaptation à un changement environnemental brusque (effet stochastique environnemental), cause potentielle d'extinction.

D'autres espèces telles que l'éléphant de mer (*Mirounga angustirostris*) ont su faire face à un faible pool génétique, avec une augmentation de population au début du siècle passant de 20 à plus de 10 000 individus en 1986 grâce notamment à une intervention des autorités locales (O'Brien et al., 1986).

Le guépard a lui aussi survécu jusqu'à présent malgré un handicap génétique important. Les caractéristiques éco-éthologiques de cette espèce peuvent-elles alors expliquer sa survie ?

IV. Facteurs éco-éthologiques

IV.1. La mortalité juvénile

a. Causes et conséquences

Les jeunes guépards pèsent à la naissance environ 350 grammes, les portées de plus grand nombre comportant des petits plus légers (Laurenson, 1994). Les jeunes prennent environ 44.6 grammes par jour.

O'Brien et al. (1986) ont montré que les jeunes guépards avaient une plus faible espérance de vie que les autres jeunes félins, la plus faible selon Caro (1994).



Jeune guépard

Schaller (1972) et Frame et Frame (1981) (in Caro et al., 1987) avaient eux aussi remarqué que la mortalité juvénile était très élevée et avaient avancé l'hypothèse que la prédation en serait largement responsable.

O'Brien (1994) invoque pourtant la responsabilité génétique dans la mortalité des jeunes notamment en captivité. Néanmoins, des observations dans les zoos (Caro, 1994) ont conclu que les causes génétiques étaient insignifiantes puisque 48.5 % de la mortalité serait due à un comportement maternel anormal, 24.2 % à des erreurs de gestion et 18.2 % à des maladies (et 9.1 % de causes diverses). Après analyses, Laurenson et al. (1995) ont montré que les facteurs externes étaient responsables de 78.8 % de la mort des juvéniles en captivité ; selon ces

derniers auteurs, les facteurs internes (maladie et génétique) auraient donc un faible impact sur la mortalité juvénile.

De plus, Laurenson et al. (1995) et Kelly et al. (1998) ont démontré l'impact des grands prédateurs sur le succès reproducteur des guépards en analysant les effectifs des lions et des guépards dans le Serengeti entre les années 1960 et 1990 ; en effet, une augmentation des effectifs de lions résultant d'une augmentation du nombre de gnous dans cette région, aurait provoqué un fort accroissement parallèle de la mortalité juvénile des guépards avec une taille moyenne des portées à l'indépendance (entre 14 et 22 mois) passant de 2.1 en 1970 à 1.6 entre 1980 et 1990. Dès lors, suite à de nombreuses observations, Laurenson conclut que 73.2 % de la mortalité des jeunes est due à la prédation et que 95.2 % des nouveaux nés ne survivent pas jusqu'à l'indépendance (toutes causes de mortalité confondues). Les lions seraient les prédateurs principaux des petits encore dans le repère, ou « den » en anglais, même s'ils les mangent très rarement selon Caro (1994). Les lions et les hyènes auraient une influence égale sur les petits sortis (Caro, 1994).

Caro (1994) a estimé que 28.8 % des jeunes nés sortiront de la repère et parmi ceux ci, 45 % périront dans les deux semaines suivantes. Finalement 10 à 12 jeunes sur 125 nés atteindront l'âge de 4 mois (soit 8.5 %) et 5 à 7 (soit entre 4 et 5.6 %) atteindront leur indépendance, observations en adéquation avec les résultats de Laurenson et al. (1995). Lorsqu'ils sortent du nid à l'âge de 8 semaines les petits restent ainsi très vulnérables, même s'ils sont dorénavant capables de s'enfuir et de se cacher à la vue d'un prédateur.

Finalement, les lions seraient responsables de la mort de 78.6 % des jeunes guépards depuis la naissance jusqu'à l'indépendance, les hyènes 12.2 %. Le reste, soit 9.2 % serait soumis à la prédation de guépards (bien qu'aucune observation directe d'infanticide ne fut rapportée), de léopards (Caro, 1994) mais aussi de babouins (Marker-Kraus, 1993 in Caro, 1994), Tableau 4.

Tableau 4. Responsables de la prédation des jeunes guépards jusqu'à l'indépendance selon Laurenson (in press, in Caro, 1994)

Prédateur	Total de jeunes tués depuis la naissance jusqu'à l'indépendance (%)
Lion	78,6
Hyène tachetée	12,2
Léopard	1,5
Guépard	3,1
autres	4,6

Le taux de prédation pourrait être alors estimé grâce à la taille de la portée à l'indépendance dans une région donnée compte tenu que le nombre de petits à la naissance est sensiblement le même quelque soit les régions étudiées (Mc Vittie, 1979) ; le nombre de jeunes atteignant l'indépendance serait proportionnel au nombre de prédateurs présents.

Les lions repèreraient le repère par la présence de la mère assise non loin de celle-ci ou la rencontreraient par hasard lorsque la mère chasse (Caro, 1994).

D'autres causes de mortalité juvénile dans le repère ayant un impact plus réduit que la prédation sont évoquées par Laurenson et al. (1995). Selon ces auteurs 8.2 % des petits meurent de faim (abandonnés par leur mère probablement par manque de proie disponible), 8.2 % meurent brûlés dans un feu de brousse et 6.2 % meurent de froid suite à une inondation (Tableau 5).

Tableau 5. Causes de mortalité des jeunes guépards depuis la naissance jusqu'à l'indépendance d'après Laurenson (in press, in Caro, 1994)

Cause de mortalité	% du total des jeunes morts
Prédation	73,2
Nutrition	8,2
Feu	8,2
Froid	6,2
Jeunes non viables	4,2

b. Comportement anti-prédateur et adaptations

Selon Caro (1994), l'incapacité des très jeunes à fuir et leur réaction lente à la vue d'un prédateur jusqu'à l'âge de cinq mois seraient responsables de ce fort taux de mortalité juvénile dû à la prédation. La vigilance maternelle est une part important du rôle parental durant cette période ; le comportement maternel de défense des jeunes contre les prédateurs m serait clairement adapté à la vulnérabilité de la portée (Caro, 1994). De plus, l'attention de la mère semble plus active lorsque les petits sont plus jeunes (Caro, 1994).

Si la mère est capable de chasser les chacals et les autres guépards femelles, elle ne peut cependant défendre efficacement sa portée contre les lions et les hyènes ; elle ne peut que distraire les prédateurs afin de permettre la fuite de ses petits (Caro, 1994). La mère guépard semble répondre aux caractéristiques de l'environnement lors de la défense de ses petits. En effet, celle-ci adopte un comportement plus agressif lorsque le couvert végétal est bas et donc lorsque la probabilité de découvrir le repère augmente (Caro, 1994). De plus, davantage de risques sont pris par la mère lorsque la taille de la progéniture augmente (notamment à l'âge de 5 mois lorsque les jeunes sont capables de fuir) lors de l'approche d'un prédateur d'après Caro (1994).

Les guépards ajusteraient donc leur comportement de défense compte tenu du risque encouru pour eux-même et pour leurs portées dans un environnement donné (Laurenson et al., 1995, Caro, 1994).

De plus, selon Burney (1980), Hamilton (1986), Laurenson (1992) et Caro (1994), la grande taille des portées par rapport aux autres félins (3.5 selon Laurenson, 1992, 3.7 selon Marker et O'Brien, 1989) serait une réponse adaptative à la forte prédation des petits.

Plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer le poids inférieur des jeunes dans les grandes portées ; d'après Shine (1980) (in Caro, 1994) ceci pourrait être une adaptation afin de ne pas trop alourdir la femelle pleine lors des chasses (Shine, 1980). Par ailleurs, ce handicap pour les petits pourrait être compensé par la croissance rapide observée chez ces jeunes félins (Laurenson et al., 1995). De plus, le fait d'avoir de grandes portées avec des jeunes de petite taille peut être considéré comme une réponse à la survie indéterminée des petits ; en effet, si tous les petits d'un même repère découvert par un prédateur disparaissaient, la majorité survivra dans le cas contraire. Ainsi, une grande portée de poids léger augmenterait considérablement la « fitness » reproductive de la mère en cas de succès alors que la mort de celle-ci minimiserait les pertes puisque la mère aura investi pendant la gestation moins d'énergie par rapport aux autres félins (Promilow et Harvey, 1990).

Les guépards semblent donc disposer de nombreuses stratégies de reproduction afin de répondre aux contraintes du milieu et à un fort taux de mortalité infantile pour maintenir une population viable.

Il est important de noter que différentes modélisations ont tenté de hiérarchiser les facteurs influençant la survie de l'espèce. En considérant la mortalité, la natalité et le recrutement des guépards du Serengeti, Laurenson (1995) affirme que la mortalité infantile est le facteur principal limitant la survie de la population de guépard ; néanmoins, selon Crooks (1998) qui a travaillé sur la matrice de Leslie en supposant 6 classes d'âge, et Kelly et al. (2000), la survie des guépards serait plus sensible à la survie des adultes (puis à celle des juvéniles). Selon ces deux derniers auteurs, le guépard femelle répond rapidement à une forte mortalité juvénile en augmentant la taille de la portée.

Selon les différents auteurs, il faut donc focaliser les efforts de conservation sur différentes classes d'âge : adulte ou juvénile.

IV.2.Stratégies reproductives

a. Généralités sur la biologie de reproduction du guépard

Dans le Serengeti, la saison de reproduction s'étend toute l'année avec un pic de naissances pendant la période des pluies, probablement en raison d'une augmentation de la concentration des proies (Frame, 1977, Laurenson et al. 1992, in Caro, 1994) ; la taille moyenne des portées varie de 2.6 à 4.2 petits (et jusqu'à 8) selon les auteurs (Laurenson et al., 1995, Caro, 1994, Eaton, 1974), effectif similaire durant les deux saisons sèche et humide.

Il faut noter que ce nombre est souvent sous-estimé car le comptage des individus en milieu naturel s'effectue quelques temps après la naissance ce qui laisse largement le temps aux prédateurs de faire diminuer les effectifs (Caro, 1998).

Le sex ratio à la naissance est estimé à 1:1 (Caro, 1998).

Le cycle ovarien (poly oestrien) est d'environ 12 jours en captivité (Bertschinger, 1984 in Nowell et al., 1996). La gestation dure entre 90 et 95 jours (Nowell et al., 1996). 15 et 19 mois séparent deux gestations successives selon Mc Laughlin (1970) et Schaller (1972), ce laps de temps étant plus court pendant la saison humide (entre 4 et 6 mois selon Laurenson, Caro et Borner, 1992 in Nowell et al., 1996) ; néanmoins, bien que les raisons ne soient pas connues, il semblerait que le temps de séparation des naissances pour les jeunes femelles soit plus étendu que chez les femelles plus âgées (Laurenson, 1992 in Caro, 1994).

Selon Laurenson, 1992 (in Caro, 1994), les femelles s'accouplent en moyenne 19 jours après la perte accidentelle d'une portée mais pourrait concevoir dès le 5^{ème} jour.

L'âge à la première reproduction se situe entre deux et trois ans pour les femelles, et entre un et trois ans pour les mâles (Schaller, 1992, Laurenson, 1992, Caro, 1991, Mc Keown, 1992 in Nowell, 1996). Les guépards sont, selon Caro (1994), les félins qui se reproduisent le plus tôt possible après leur indépendance.

L'âge à la dernière reproduction est estimé à dix ans pour les femelles et à 14 ans pour les mâles selon Mc Keown (1992) (in Nowell et al., 1996).

Le mâle ne participe pas à l'élevage des jeunes et il ne s'associe aux femelles que pour l'accouplement (Caro, 1994).

b. Comportements adaptatifs

Selon Caro (1994), le principal facteur limitant le succès reproducteur femelle du guépard est l'accès à la nourriture (ceci étant plus prononcé chez les mammifères puisque la lactation impose une grande dépense énergétique) alors que les mâles sont limités par l'accès au partenaire reproducteur.

C'est ainsi que Caro (1994) explique l'augmentation des naissances pendant la saison humide par la disponibilité en jeunes gazelles à cette époque de l'année. Effectivement, ces proies semblent être les préférées des jeunes et des subadultes femelles car elles sont plus faciles à capturer (Fitzgibbon et Faushame, 1989 in Caro, 1994). En mettant bas durant la saison humide, la femelle augmenterait son succès reproducteur. En effet, lorsque les chasses sont plus fructueuses la mère augmente par conséquent la prise de nourriture pour ses petits et nécessaire à la lactation.

Suite à un calcul statistique (corrélation), Caro (1994) rejette néanmoins le lien supposé entre le succès reproducteur et les gazelles adultes du Serengeti. En effet, les guépards femelles suivent la migration des gazelles (Durant et al. 1988), les proies sont donc présentes en quantité abondante tout au long de l'année à portée du félin. De même, Kelly et al. (1998) et Laurenson (1995) ne trouvèrent pas de corrélation étroite entre le succès reproducteur femelle et l'abondance de proies ce qui semble montrer, selon les auteurs, la mobilité de ce félin pour rechercher activement sa nourriture.

Néanmoins, Kelly et al. (1998), ont constaté l'existence d'une corrélation négative entre le succès reproducteur femelle et une trop forte concentration de gazelles ; en effet, celles-ci pourraient attirer de nombreux prédateurs tels que les lions et les hyènes qui affectent grandement, comme nous l'avons vu précédemment, la mortalité juvénile.

Il est aussi important de noter qu'un groupe important d'herbivores présente une vigilance plus accrue qu'un individu isolé (par les champs visuels cumulés observés par chaque animal), ceci pouvant ainsi affecter le succès de chasse de la femelle guépard suitée. Repérée beaucoup plus tôt par les gazelles en groupe, la chasse de telles proies regroupées pourrait donc perturber sa « fitness » et sa portée (Fitzgibbon, 1990).

Ainsi, la concentration des mises bas pendant la période de forte présence de proies vulnérables, pourrait être un caractère adaptatif aux conditions environnementales favorisant la survie de sa progéniture ; néanmoins, on observe tout de même toute l'année la naissance de nouvelles portées : la femelle n'est donc pas contrainte à une période stricte de reproduction (Caro, 1994).

IV.3. Recherche et prise de nourriture

a. Régions et types de proies

De nombreuses études ont tenté de décrire le type et la quantité de proies chassées par les guépards dans les différentes régions d'Afrique. Ainsi, dans le sud de l'Afrique les guépards chassent les springboks (Smitters, 1971, Mills, 1984, 1991 in Nowell et al., 1996), les petits du grand koudous, les phacochères (Morsbach, 1987 in Nowell et al., 1996) ainsi que les impalas, les reedbucks et les gemsboks (Nowell et al., 1996).



Guépard en chasse

Dans l'est de l'Afrique, Schaller (1968) et Eaton (1974) ont observé la consommation de gazelles de Thomson, d'impalas mais aussi de gazelles de Grant.

Dans le nord du Kenya, zone aride et de savane, Adamson, 1986 (in Nowell et al., 1996) a identifié la prise de koudous, de dik-diks et de gerenuks.

Les données concernant l'Afrique centrale et de l'Ouest sont plus rares ; néanmoins on nota la capture de bubales, d'ourébis et de kobs (Ruggiero, 1991 in Nowell et al., 1996).

Dans la région de l'Aïr et du Termit (Niger), Anada (1993, in Nowell et al., 1996) rapporta la prise de jeunes chameaux et de chèvres par des guépards. Dans cette même région du Termit, Claro et al. (2002) ont constaté un nombre important de gazelles de dorcas consommées par les guépards. De plus, ces derniers ont observé dans les crottes du félin des poils de gerboise et de lièvre du Cap. Dans le parc du W au Niger, les guépards s'attaquent aux Patas (Claro, communication personnelle, 2003).

Dragesco-Joffré (1993) a aussi observé des guépards chassant des autruches et des moutons.

Les guépards ont été de nombreuses fois étudiés en train de chasser des proies plus petites comme les lièvres (Frame, 1977, Labuschagne, 1979 et 1981 in Nowell et al., 1996), les taupes mais aussi des proies beaucoup plus grosses comme des buffles, notamment lors de chasse en groupe (Skinner et Smithers, 1990, Pienaar, 1969 in Nowell et al., 1996, Caro, 1994).

Pienaar (1969 in Nowell et al., 1996) observa des guépards chasser des girafons et des porcs-épics.

Les études de Fitzgibbon et Fanshame (1989) ont montré, comme nous l'avons déjà dit, que les jeunes gazelles étaient, semble-t-il, les proies préférées des guépards représentant ainsi 53.7 % des animaux tués alors qu'elles ne représentent que 5.9 % du nombre total de gazelles disponibles.

Les observations de Fitzgibbon (1990) dans le parc du Serengeti semblent démontrer que les guépards chassent majoritairement des gazelles mâles (68.6 % contre 31.3 % de femelles) et ce, même si le succès est moindre (17.1 % de réussite pour les mâles chassés contre 40.6 % pour les femelles). Ceci pourrait s'expliquer par le fait que les mâles se trouvent plus fréquemment aux extrémités des groupes de gazelles et à de plus grandes distances de ses voisins que les femelles, ils seraient donc plus accessibles que les autres membres du groupe situés au centre du troupeau. De plus, les mâles sont trouvés plus souvent dans des groupes à faible effectif présentant une vigilance moins prononcée selon le même auteur.

Bradley (1977 in Fitzgibbon, 1990) émet l'hypothèse selon laquelle les gazelles mâles seraient en plus faible condition physique compte tenu de la compétitivité pour l'accès aux partenaires sexuelles femelles ; Fitzgibbon (1990) justifie ainsi l'observation plus fréquente des mâles à l'extérieur des groupes ; elle pourrait limiter les contacts rapprochés agressifs entre compétiteurs.

Néanmoins il paraît difficile de montrer que les guépards choisissent en priorité des proies adultes vulnérables et malades (Fitzgibbon, 1990).

Les études de Fitzgibbon (1990) ne comportent pas l'hypothèse de Kruuk et Turner (1967) qui pensent que les guépards préfèrent les gazelles femelles puisque, selon eux, elles s'enfuient en premier à la vue d'un prédateur ; elles sont donc rapidement considérées comme victimes aux yeux du guépard.

Il est à noter que les guépards peuvent avoir un impact conséquent sur la population des proies. Dans le parc national de Nairobi, Mc Laughlin, 1970 (in Nowell et al., 1996) a montré que ces félins, même s'ils sont présents en très faible densité, tuent de 39 à 47 % de la population d'impalas en un an.

Dans le parc national de Kruger en Afrique du Sud, ils seraient responsables de la disparition de 10 % des impalas en un an (Mills et al., 1993).



La course du guépard

b. Techniques de chasse

Durant et al. (1988) ont calculé une forte corrélation entre les localisations des gazelles de Thomson et des guépards femelles dans les plaines du Serengeti. Il semblerait que celles-ci suivent la migration des herbivores au fil des saisons afin de disposer en permanence d'une quantité raisonnable de proies.

Différentes techniques de chasse du guépard ont été observées ; en effet, le félin caché peut attendre et observé sa proie pendant une période assez longue jusqu'à ce que celle-ci se dirige directement vers lui. Il peut aussi se rapprocher à découvert d'un troupeau jusqu'à atteindre une distance suffisante pour amorcer sa course ; il peut commencer son sprint à une distance de 600 mètres de la proie surtout si celle-ci est une jeune gazelle.

Selon Fitzgibbon (1990), dans la majorité des cas dans le Serengeti le guépard accroupi et caché dans l'herbe, s'approche doucement sur une distance de plus de 100 mètres le plus près possible de sa proie, 30 mètres (Schaller, 1968) avant de démarrer sa course (jusqu'à 110 km.h-1), l'approche pouvant durer plus de 30 minutes ; le guépard tue sa proie en la saisissant au niveau de la gorge (Caro, 1994).

Il cherche aussi activement très souvent les lièvres et les jeunes gazelles cachés dans la végétation (Frame, 1977 in Nowell et al., 1996).

Leyhausen (1965, in Eaton, 1970) résuma la technique ainsi : « observe, se tapis, s'approche, saisit et strangule » alors que Eaton (1970) la condensa ainsi : « observe, s'approche, se tapit (pas toujours), fait tomber sa proie et la saisit ».

Selon Eaton (1970), le temps moyen passé à tuer la proie immobilisée est d'environ 5 minutes (même s'il n'est pas rare que cela dure entre 15 et 25 minutes). Selon l'auteur, cette rapidité d'exécution et la prise au niveau de la gorge (strangulation) empêcherait la proie d'émettre des sons et donc d'attirer d'autres prédateurs.

Les guépards mangent selon Schaller (1968) 60 % de l'animal tué en laissant le tube digestif, la peau et la majorité des os. C'est également ce qui a été observé sur les restes de proies laissés par le guépard dans la région Termit au Niger (Claro et Sissler, 2003).

Selon Mills et al. (1993), le succès de chasse varie selon la présence d'autres prédateurs compétiteurs (pillage). Dès lors, selon ces derniers les guépards du parc de Kruger en Afrique du Sud répondraient à la forte pression des autres carnivores en chassant majoritairement pendant la journée lorsque les autres prédateurs se reposent et ne chassent pas (ils sont en effet le plus souvent observés en tant que prédateurs nocturnes). Ceci pourrait ainsi réduire significativement le risque de compétition interspécifique (Mills et al., 1993). Pourtant de tels comportements induisent des risques non négligeables puisque cela suppose que les chasses peuvent se produire à des températures élevées pouvant affecter la santé de l'animal, notamment pendant la course rapide (Taylor et al. 1973).

Dans le Sahara, les guépards chasseraient plutôt le matin et le soir aux heures fraîches (Dragesco-Joffré, 1993). Ce dernier rapporte aussi que les guépards vivant dans les montagnes du Sahara chassent souvent la nuit lorsque la température est la plus fraîche.

Schaller (1968) et Durant (2000) ont souvent observé les félins transporter leur proie sous un arbre ou dans une zone couverte après l'avoir tuée, peut-être afin de moins s'exposer aux autres compétiteurs et aux vautours (qui indiqueront par leur survol aux autres prédateurs la présence de viande fraîche).

La chasse s'avère être un échec dans 50 % des tentatives (Schaller, 1968) ; effectivement, le guépard ne pourrait maintenir sa vitesse de pointe que durant 200 à 300 mètres à cause de l'importante dépense d'énergie nécessaire à cette course et de l'élévation de la température du corps qui s'en suit (Taylor et al., 1973). Contrairement aux gazelles qui disposent d'un système de refroidissement, au niveau des fosses nasales, du sang arrivant au cerveau (« réseau admirable »), le guépard ne serait pas capable d'évacuer l'excès de chaleur due à l'effort physique. Ceci lui imposerait de s'arrêter avant que la température de son organisme

n'atteint une température létale (Taylor et al., 1973). Selon ces derniers, il est généralement observé une période d'une heure entre deux chasses successives (lorsque la première fut un échec).

Le guépard peut chasser en groupe ; en effet, selon les observations et les études de Caro (1994), les alliances de mâles d'un certain effectif (3 individus) semblent favoriser l'accès à la nourriture : un choix approprié des proies pourrait nourrir correctement chaque membre du groupe. Ce comportement semble assez rare chez les autres carnivores (on note une diminution de l'apport dans les groupes de lions supérieur à 2 individus) d'après Caro (1994). On observerait que très rarement une coordination des partenaires guépards lors de chasses en groupe (Caro, 1994).

En résumé, l'ensemble de ces résultats a montré la diversité des proies recherchées par les guépards, la sélection de certains individus vulnérables (jeunes gazelles et mâles) et le suivi de la migration des grands herbivores par les femelles.

De plus, il semblerait que le félin ait adopté un comportement spécifique afin de répondre à la pression des autres prédateurs et réduire les interactions néfastes avec les autres prédateurs : technique de chasse (strangulation), période de chasse (pendant la journée), proie cachée dans un abri couvert après la mise à mort.

Ainsi, les guépards réduiraient significativement les indices visuels et auditifs susceptibles d'être perçus par les autres carnivores environnants (Durant, 2000).

IV.4. Les relations interspécifiques

Comme nous l'avons déjà vu dans les chapitres précédents, les guépards sont victimes de la prédation de leurs jeunes mais aussi du vol de leurs proies par les autres prédateurs : lions, hyènes, vautours, chacals, léopards et babouins (Caro, 1994, Eaton, 1979, Mills et al., 1993).

a. Lions et hyènes

Laurenson et Caro (1994) pensent ainsi que le principal facteur limitant la population de guépard dans le Serengeti et probablement d'autres zones protégées, est la mortalité des jeunes due à la localisation sympatrique de ces autres grands prédateurs (les lions et les hyènes).

Comme nous l'avons déjà vu, selon Kelly et al. (1998), 73 % des jeunes guépards seraient tués avant d'atteindre l'indépendance par des prédateurs comme les lions qui seraient responsables de 78 % de ces pertes même s'ils ne mangent pas systématiquement les petits tués. Dans des zones où la concentration en lion et en hyène est très faible, la taille des portées survivantes à l'indépendance augmente effectivement considérablement (Mc Vittie, 1979).

Le guépard serait, selon Mills (1993), le carnivore le plus susceptible d'être soumis au pillage des proies par les autres prédateurs. En effet, 12 % des proies dans le Serengeti semblent abandonnées aux autres prédateurs tels que les lions (8 %), et les hyènes (4 %) (Schaller, 1972) mais aussi les léopards et les chacals (Graham et Parker, 1965). Caro (1994) observa néanmoins plus tard que 12.7 % des proies sont perdues et volées uniquement par les hyènes dans le Serengeti. Mills et al. (1993) calcula que 14 % des proies seraient volées par les hyènes dans le parc de Kruger en Afrique du Sud ; celles-ci chasseraient les guépards de façon passive avec très peu d'interaction et de confrontation directe. D'après les calculs de Schaller (1968), le vol de proies réduit l'apport moyen alimentaire de 10 kg à 8.8 kg de viande par jour et par guépard dans le Serengeti.

Marker-Kraus (1994 in Durant, 2000) a observé dans les fermes de Namibie où les prédateurs concurrents sont absents, des guépards restant auprès de la carcasse de leur proie après s'être rassasié ; ce comportement n'est pourtant jamais observé dans des zones présentant des concentrations de lions et de hyènes non négligeables.

Ceci semble appuyer la vulnérabilité des guépards face aux autres prédateurs pour défendre leur proie ; ils seraient incapables de garder leurs prises sous la pression des lions et des hyènes.

En général, les guépards quittent donc rapidement la carcasse après avoir mangé ou en sont directement chassés par les autres prédateurs présents (Kruuk et Turner, 1967).

Notons que les mâles solitaires guépards qui mettent plus de temps à consommer la carcasse de leur proie, sont plus sujets au pillage par les autres carnivores (Caro, 1994) ; ils sont en effet plus longtemps repérables par les compétiteurs.

De plus, la plus grande densité de guépards observée dans des zones dépourvues de grands prédateurs (fermes de Namibie, terres pastorales du Kenya et une partie de la Somalie) semblent montrer l'impact de ces animaux sur les populations de guépards et notamment sur la prédation juvénile (Burney, 1980, Hamilton, 1986, Morsbach, 1987, Simonette, 1993 in Nowell et al., 1996, Mc Vittie, 1979).

Laurenson (1995) a ainsi montré que dans le Serengeti, la biomasse de guépard et son succès reproducteur étaient négativement corrélés avec la biomasse des lions, prédateurs affectant le plus la population de guépard selon les auteurs.

b. Autres compétiteurs

Baenninger (1977) ont observé des babouins (un mâle et son fils) défendre leur territoire en poursuivant un guépard présent non loin de là. De plus, un groupe d'impalas traqué par ce même guépard serait allé se « réfugier » à 100 mètres du territoire de cette famille de babouins. Selon l'auteur, si les impalas sont souvent observés auprès des babouins pour des questions trophiques (les impalas récupèrent les débris qu'ont laissé tomber les singes), ils pourraient aussi recevoir de ces derniers une protection contre les prédateurs environnants malgré la perte de quelques gazelles nouveaux nés mangés par les babouins.

La présence d'un grand nombre de vautours semble perturber les guépards lorsque ces derniers sont occupés à manger une proie (Caro, 1994) ; de plus Laurenson (1991, in Caro, 1994) et Schaller (1968) ont observé des guépards se faire chasser de leur proie tuée par un nombre important de vautours.

Les lycaons n'attaqueraient que très rarement les guépards selon Eaton (1979) qui l'observa à une seule reprise. Les guépards, eux, n'ont jamais été observés attaquant les lycaons alors qu'ils agressent, et quelques fois dominant les chacals (Eaton, 1979).

Un léopard peut attaquer mortellement un guépard afin de se nourrir même celui là semble éviter de se confronter aux groupes de mâles (Eaton, 1979).

Ainsi, selon Eaton (1979), le guépard perd toutes ses confrontations contre les autres grands prédateurs (lions, hyènes, léopards, chacals et lycaons), ce qui le place au dernier rang du classement des compétiteurs de la savane africaine. Néanmoins, ces résultats sont largement influencés par la vie en groupe plus fréquente des autres carnivores les plaçant inévitablement en supériorité numérique.

c. Comportements anti-prédateurs et d'évitement

Une mère guépard ne peut défendre activement ses petits contre une offensive de lion ou de hyène pour des raisons anatomiques ou en raison de sa conformation (Durant, 2000) ; en effet, sa mâchoire étroite et sa carrure élancée ; ces caractéristiques favorisant la course, ne semblent pas adaptées à ce type de combat ; la mère ne peut donc réduire la prédation de ses petits qu'en adoptant un comportement d'évitement ou en simulant une attaque sans la mettre directement en application (Caro, 1994).

Une réponse à ces interactions, comme nous l'avons déjà signalé, pourrait être la période de chasse diurne, contrairement aux autres compétiteurs, qui limite ainsi les contacts et les rencontres agressifs (Dragesco-Joffré, 1993, Mills, 1993, Caro, 1994).

De plus, Caro (1994) et Durant (2000) ont remarqué que les guépards évitaient plus fréquemment de chasser lorsque des lions se trouvaient non loin de là puisqu'un animal est plus repérable lorsqu'il est en mouvement ; ils peuvent même arrêter une chasse en cours lorsqu'ils s'aperçoivent qu'un autre prédateur est présent selon Caro, (1994). Aussi, Caro et Laurenson (1994) pensent que les guépards ajustent davantage leur activité en fonction des lions que des hyènes, ceux-ci ayant un impact plus modéré sur le succès reproducteur du félin.

Néanmoins, Durant (2000) émet une autre hypothèse pouvant expliquer cette différence de comportement en fonction du danger : en effet, les guépards pourraient répondre différemment car ces deux carnivores adoptent des techniques de chasse bien différentes, les hyènes courent leur proie pendant de longue distance alors que les lions chassent à l'approche.

Selon Durant (2000), le comportement anti-prédateur du guépard dépend de son âge ; effectivement, selon l'auteur, plus les guépards sont âgés et plus leur succès reproducteur augmente ; ils sembleraient éviter plus fréquemment le plus dangereux des prédateurs, le lion, alors qu'ils éviteraient moins les hyènes. Ainsi, Durant pense qu'une mère plus âgée est plus expérimentée, elle échangerait donc son comportement d'évitement des hyènes (fuite) contre un comportement anti-prédateur moins coûteux en énergie (simulation d'attaque). Ceci pourrait permettre de maintenir et d'améliorer le comportement d'évitement des lions, prédateurs les plus dangereux, qui demande plus d'habileté et de vigilance pour être réellement efficace (Durant, 2000).

La présence des petits semble aussi être une condition influençant le comportement adopté par la mère : la femelle aurait davantage recours à un comportement d'évitement des prédateurs lorsque les petits sont très jeunes, et donc très vulnérables, et plus nombreux (Caro, 1994).

D'après Durant (1998), différentes observations ont montré que les guépards fuyaient activement les territoires où les prédateurs compétiteurs étaient présents en grande quantité. Les guépards pourraient alors chercher des zones dites « refuges » où les risques de compétition sont moins élevés.

Ces zones refuges présentent donc à la fois de faibles concentrations de prédateurs mais aussi de proies puisque les autres grands prédateurs (lions et hyènes) se concentrent préférentiellement où celles-ci sont présentes en très grande quantité. C'est donc leur capacité à parcourir de très grandes distances et à survivre dans des endroits où la concentration en proie est faible ou intermédiaire (les guépards par leur technique de chasse, préfèrent en effet chasser des groupes plus réduits d'herbivores, voir chapitre précédent) qui permet à ces félins

d'éviter activement les affrontements violents avec les autres grands carnivores (Durant, 1998).

Durant (2000) nota que les guépards fuient la menace à de plus longues distances lorsqu'ils ont très faim ; un vol de proie dans de telles conditions pourrait avoir des conséquences plus importantes sur leur survie.

Leur grande mobilité dans la savane, comme le montre le suivi des migrations de gazelles, serait la clef de leur coexistence avec les autres carnivores (Caro, 1994).

En résumé, toutes ces informations nous indiquent que les guépards adoptent un comportement flexible en réponse à la localisation sympatrique d'autres carnivores, selon l'âge, la présence de jeunes et le type d'agresseur.

Cette flexibilité peut aussi se traduire par le partage. Caro (1994) a en effet observé un guépard et une hyène se nourrissant sur une même carcasse. Ceci laisserait supposer que le gain de cette nourriture partagée pourrait être supérieur, pour les deux animaux, à l'accession à la proie entière qui est inévitablement associée à des risques de blessures suite à un combat (Caro, 1994).

IV.5. Relation intra-spécifique et territorialité

a. Sociabilité (taille des groupes)

L'organisation sociale des guépards est exceptionnelle car elle est intermédiaire entre la vie en groupe des lions et celle d'autres félins ne se rencontrant que pour s'accoupler. En effet, seules deux espèces de félins, le lion et le guépard, sur les 37 décrites, vivent une période de leur vie en alliance (Caro, 1994).

En général, les mâles guépards sont souvent en petit groupe comme les jeunes lions, alors que les femelles adultes vivent seules ou avec des petits dépendants, comme chez le tigre, l'ocelot et autres félinés (Caro, 1994, Caro et al., 1987, Caro et al., 1989).



Alliance de 3 mâles

De larges groupes de 14 à 19 individus ont même été observés occasionnellement dans l'est et le sud de l'Afrique où d'autres prédateurs ont été éradiqués (Graham au Kenya, Gros au Botswana in Nowell et al., 1996, Mc Vittie en Namibie, 1979).

Caro (1994) a étudié la sociabilité du guépard ; différents groupes sociaux de taille différente ont été rapportés. Effectivement, des mâles et des femelles pour chaque « classe » d'âge ont pu être observés en groupe ou solitaire avec même dans certaines alliances la présence des deux sexes (Graham et Parker, 1965 in Caro, 1994) : mâles, femelles avec ou sans jeunes (Tableau 6).

Tableau 6. Relations intra-spécifiques entre les guépards d'après Caro (1994)

Solitaire	En groupe	Durée de l'alliance
Femelle pleine		
Femelle et ses jeunes dépendants		Plusieurs mois (jusqu'à l'indépendance)
subadulte		Plusieurs mois
mâle adulte		Plusieurs années
	mâle et femelle en accouplement	Plusieurs jours

b. Relation mère-jeune

Les jeunes sont dans 63 % des cas accompagnés d'un adulte, dans 21 % accompagnés de 2 adultes et dans 16 % ils sont accompagnés de 3 ou 4 adultes (Parker, 1965, Graham, 1966 in Caro, 1994).

Les adultes mâles et femelles sans jeune sont observés à 27 % seuls, à 34 % à deux, à 19 % à 3 et à 20 % en groupe de 4 à 12 (Parker, 1965, Graham, 1966 in Caro, 1994).

De plus, Eaton (1970) observa un groupe de 3 mâles et de 2 femelles adultes chassant ensemble.

La femelle guépard et ses jeunes restent ensemble jusqu'à l'âge d'environ 14 / 22 mois (indépendance), ceux-ci quittant généralement leur mère pendant la saison humide période durant laquelle la densité en jeunes gazelles est importante. Selon Caro (1994), si l'apport de nourriture est inférieur pour la mère durant cette période (le 1/3 de la quantité absorbée par une femelle seule selon Caro, 1994), la femelle a un comportement anti-prédateur et un rôle de vigilance et de nourrissage de ses jeunes. Ceci pourrait augmenter la probabilité de survie de sa portée et donc son propre succès reproducteur (Caro, 1994).

Caro (1994) observa pendant la période où les jeunes sont plus âgés, une diminution de la vigilance de la mère comparée à l'attention d'une femelle seule ; la mère pourrait bénéficier de la participation de ses jeunes à la surveillance anti-prédateur.

Les observations de Laurenson (1992 in Caro, 1994) ont montré que la majorité des femelles (entre 44 et 70 %) est gestante avant que leur ancienne portée n'ait atteint son indépendance ; Caro (1994) pense alors que c'est la mère qui décide de « casser » le groupe familial afin de mieux se nourrir (son apport alimentaire est en effet inférieur en présence de ses petits), de se reposer pour l'allaitement et de trouver un nouveau repère.

c. Stade subadulte

Les mâles et les femelles ont tendance à rester ensemble environ 6 mois après leur indépendance (Caro, 1994). Selon Frame et Frame (1981 in Caro, 1994), les femelles quitteraient plus tôt le groupe de subadulte à leur première ovulation, la première conception étant observée quelques mois plus tard (Laurenson, 1992).

D'après Caro (1994), le regroupement des subadultes après la séparation de leur mère pourrait être une réponse à leur faible succès de chasse (celui-ci étant effectivement supérieur lorsque l'effectif augmente). Le succès de chasse augmente effectivement considérablement selon Caro (1994) avec l'âge des subadultes : meilleure évaluation de la distance à parcourir, choix plus judicieux des proies, début de course plus adapté à la situation (Caro, 1994).

Il est difficile de savoir si l'effet nombre et la coopération sont réellement responsables de cet accroissement du nombre de chasse fructueuse; d'après Caro (1994), l'aptitude et les initiatives personnelles pourraient être en effet plus fréquentes en présence de congénères par « stimulation collective » (Caro, 1994).

Des études (Caro, 1998) ont montré que les femelles et mâles guépards subadultes en groupe ne mangent pas en plus grande quantité que les femelles solitaires. Ceci peut être expliqué compte tenu du fait que la nourriture chassée en groupe doit être partagée ce qui réduit la quantité de viande fraîche par individu, même si les proies chassées sont sensiblement plus grosses (Caro, 1994). L'apport de nourriture ne suffirait pas à expliquer que les subadultes restent entre frères et sœurs après la séparation de leur mère (Caro, 1994).

Il a été cependant observé que les femelles en groupe passent moins de temps à scruter l'horizon que les solitaires (Caro, 1994), elles seraient donc moins vigilantes et plus relaxées. Finalement, un groupe d'individus ne repère pas plus rapidement une proie ou un prédateur qu'un individu seul. En effet, la période totale de vigilance individuelle est diminuée et il y aurait un manque réel de répartition des tâches avec des mêmes champs visuels observés simultanément par différents individus (Caro, 1994). Il n'y aurait donc pas chez le guépard un système de « sentinelle » et un relais de vigilance observé pourtant chez d'autres mammifères, le suricate (Moran, 1984 in Caro, 1994), et oiseaux comme le geai (Mc Gowan et al., 1989, in Caro, 1994).

Les études de Caro (1994) ont montré que les prédateurs tels que les lions, les hyènes mais aussi les guépards eux-mêmes, seraient moins susceptibles d'attaquer un groupe de subadultes plutôt d'un animal solitaire.

Selon Caro (1994), ceci est l'avantage principal au regroupement des subadultes. La probabilité d'être attaqué, blessé voir tué par un autre prédateur serait largement diminué (Tableau 7).

De plus, Caro (1994) suggère que la vie en groupe diminue le stress de chaque individu permettant un meilleur développement et donc une meilleure reproduction personnelle future.

Les raisons précises pour lesquelles les femelles sont plus susceptibles de quitter les groupes que les mâles, restent encore à découvrir ; néanmoins différentes hypothèses ont été formulées par Caro (1994) : le besoin d'apport supplémentaire en nourriture mais aussi évitement des accouplements incestueux (peu probable selon l'auteur).

Tableau 7, Comportement des hyènes tachetées et des lions à la vue de guépards subadultes d'après Caro (1994)

Prédateurs	Guépard(s) rencontré(s)	Comportement du prédateur		
		Approche	ne bouche pas ou ne réagit pas	fuit
Hyène tachetée	Guépard solitaire	28	9	1
	Groupe de guépards	23	12	12
Lion	Guépard solitaire	10	6	0
	Groupe de guépards	7	1	0

d. Vie adulte

Si les **femelles** dans le Serengeti sont majoritairement solitaires durant leur vie adulte sauf lorsqu'elles sont accompagnées de petits encore dépendants, des cas d'alliance de femelles ont été observés en Namibie (Mc Vittie, 1979) et en Afrique de l'est (Graham et Parker, 1965 in Caro, 1994) où la densité de femelles et de proies est élevée.



Alliance de 4 mâles

Les **mâles** adultes vivent à 40.9 % seuls, 40 % en groupe de 2 et à 19.1 % en groupe de trois (Caro, 1994) dans lesquels on note l'absence de hiérarchie sociale. Caro (1994) préfère parler d'alliance (idée de relation longue et d'entraide) que de coalition qui sous-entend une notion de compétitivité et d'agression.

La majorité des alliances mâles est composée d'individus provenant d'une même portée. Selon Frame (1981) 1/6^{ème} des groupes seraient composés d'individus non-apparentés.

Les alliances formées entre les mâles durent souvent toute la vie (Caro, 1994).

Il peut y avoir plusieurs avantages poussant les individus mâles adultes à se regrouper (Caro, 1994) : le succès lors de combats intra-spécifiques (supériorité numérique), même s'ils sont assez rares, la diminution de la probabilité d'être attaqué par d'autres prédateurs et l'augmentation de l'apport de nourriture (0.3 kg par heure pour un groupe de 3 contre 0.14 kg pour un groupe de 2 ou un animal solitaire). Pourtant Caro (1994) ne remarque pas de différence de longévité entre les mâles en groupe et solitaires

Une autre hypothèse du regroupement serait alors le succès de reproduction (Caro, 1994). En effet, si le succès reproducteur mâle n'est pas limité par la disponibilité en nourriture, il peut

dépendre de l'accès au partenaire. Ainsi, selon Caro (1994), les compétitions intra-spécifiques pour l'accès à des territoires spécifiques et préférés par les femelles, orientent la formation de tels groupes de guépards mâles.

e. Territorialité

D'après Caro (1994), un territoire est une zone marquée (urine) où des individus sont observés régulièrement pendant plusieurs mois.

Les femelles adultes non suitées, majoritairement solitaires, couvrent un territoire d'environ 800 km² parcourant des distances de 100 mètres à 10 km par jour dans le Serengeti (Caro, 1994), alors que Labuschagne (1974, in Caro, 1994) a observé dans le Kalahari des femelles avec leurs jeunes occupant un même territoire sur une longue période.

Les femelles pourraient parcourir de très grandes distances afin de trouver des « patchs » d'herbivores à effectif réduit correspondant à leur technique de chasse (Caro, 1994).

Si 61.8 % du territoire des femelles chevauche celui de leur mère, les mâles auraient tendance à quitter le territoire maternel, ce qui présenterait l'avantage d'éviter les accouplements familiaux (Caro, 1994).

Caro et Collins (1987) et Durant et al. (1988) ont montré que les mâles adultes présentaient deux types de comportements. Les mâles dits « territoriaux » couvrent des zones (marquées avec de l'urine) de 12 / 36 km² et jusqu'à 150 km² (Bertram, 1978, Frame, 1980, Caro et Collins, 1986 in Caro, 1994), soit environ 4.5 % de la surface couverte par les femelles. Les mâles solitaires (ou « non territoriaux » ou « errants » ou « nomades ») ont une aire d'habitat variant de 800 à 1900 km² (Caro, 1994).

30.8 % des jeunes adultes et 23.8 % des adultes mâles possèderaient un territoire alors qu'aucun subadulte n'en aurait (Caro et Collins, 1987). De plus, seuls 8.8 % des mâles solitaires obtiendraient un territoire contre 60 % des alliances ; la supériorité numérique pourrait expliquer qu'un groupe est plus apte à défendre son territoire (Caro, 1994).

En suivant le déplacement des groupes de mâles, Caro (1994) a montré que la durée d'acquisition et la taille d'un territoire ne semblent pas liées à la taille des alliances ; les alliances se déplacent en effet toujours en groupe et couvrent la même surface défendable qu'un animal solitaire.

Les études de Caro et al. (1989) ont montré que les mâles résidents étaient en meilleure condition physique que leurs congénères non-territoriaux. Effectivement, on observe chez ces derniers une diminution de la musculature, un poids plus faible, des signes de stress mais aussi des infections bactériennes et parasitaires. Il semblerait que leur mode de vie errant soit responsable de cette faiblesse ; ils investissent beaucoup d'énergie en couvrant de grandes surfaces mais aussi en évitant les autres congénères groupés. De plus, ils se déplacent surtout la nuit ce qui demande une plus grande attention. De telles dépenses pourraient aussi accentuer cet écart de condition physique (Caro, 1994).

Néanmoins, Kelly et al. (1998) n'ont pas observé de différence d'espérance de vie entre les mâles territoriaux et errants.

La compétition pour l'accès aux territoires pourrait être une cause importante de mortalité des mâles comme le prouve le nombre important d'individus morts trouvés à l'intérieur ou à la frontière des territoires (Caro, 1994). Dès lors, 50 % des jeunes mâles seraient morts à cause de combats intra-spécifiques, les autres causes secondaires étant la prédation, le stress, les maladies et la famine (Caro, 1994).

D'après différentes observations de Caro (1998), les femelles seraient plus souvent présentes à l'intérieur des territoires des mâles qu'à l'extérieur. Il semblerait donc que les mâles territoriaux aient plus de chance de rencontrer un partenaire sexuel que les non-résidents ; ceci est aussi partiellement expliqué par le fait que les mâles territoriaux en groupe maintiennent leur niveau individuel de vigilance leur permettant de détecter plus rapidement et plus facilement une femelle aux alentours (et accessoirement un prédateur).

De plus, selon Caro (1994), il se pourrait qu'un couvert végétal suffisant ainsi qu'une quantité raisonnable de gazelles soient les critères retenus par les mâles. En effet, ces facteurs influencent positivement les succès de chasse des femelles (Caro, 1994) ; celles-ci pourraient alors être « attirées » dans ces zones favorables.

Ainsi, les deux types de mâles seraient contraints par leur mode de vie différent, de développer deux techniques de « recherche » du partenaire sexuel dans les plaines du Serengeti : défense d'un territoire de reproduction pour les mâles territoriaux ou recherche active des femelles pour les nomades, même si ces derniers ont des contraintes énergétiques plus importantes (Caro, 1994). Les mâles pourraient présenter les deux techniques à différents moments de leur vie ou bien rester nomades toute leur vie.

Ceci pourrait répondre à la double distribution des femelles présentes ou non dans un territoire plus ou moins bien délimité. En effet, si la majorité des femelles se trouvent là où les gazelles sont concentrées, d'autres se nourrissent au niveau de patchs beaucoup moins denses et plus isolés, donc en dehors des territoires mâles. Il serait donc difficile pour les deux types de mâles de localiser exactement le partenaire sexuel (Caro, 1994).

Le succès reproducteur de ces deux approches sexuelles pourrait varier selon les facteurs démographiques des femelles. Une diminution de densité avantagerait les mâles errants et un accroissement favoriserait les territoriaux.

Ainsi, si l'investissement énergétique dans la défense d'une surface et dans la chasse de grandes proies pour nourrir l'ensemble des membres d'un groupe est important, les gains semblent très bénéfiques pour ces alliances mâles adultes. On observe en effet des victoires plus fréquentes lors des combats intra-spécifiques (mais aussi inter-spécifiques) par supériorité numérique et la possession d'un territoire où les femelles sont plus susceptibles d'être présentes et détectées. Ces résultats sont en adéquation avec les observations de reproduction plus faibles observés chez les mâles nomades (Caro, 1994).

En résumé, les différentes relations sociales observées chez les guépards peuvent présenter plusieurs avantages : chez les mâles adultes, les alliances permettent une meilleure compétitivité afin de garder un territoire présentant une plus grande densité de femelles, alors que chez les subadultes, la supériorité numérique des alliances réduirait le harcèlement des autres prédateurs. Pour les femelles et ses jeunes, la vie en groupe augmenterait le succès reproducteur de la mère en protégeant ses petits contre la prédation (en tenant compte du risque encouru) et en les nourrissant.

Aux différents stades de la vie, des relations intra-spécifiques étroites peuvent être observées chez cette espèce. Le guépard semble donc une espèce sociale.

V. Discussion et conclusion

V.1. Plasticité de l'éco-éthologie

« The cheetah is a survivor. It has already lasted thousands of years despite a lack of genetic variation. Some of the things we see in the laboratory might not be so important to life in the world. We are seeing just one note of a 3 dimensional problem. » O'Brien, 1986

L'analyse de ces caractéristiques éco-éthologiques du guépard indique que ce félin présente une certaine souplesse de comportement lui permettant de répondre aux nombreuses contraintes du milieu. Il se pourrait que la « non-spécialisation » de l'éco-éthologie du guépard puisse avoir contré les risques d'extinction.

Différentes observations et études ont amené les scientifiques à s'interroger quant à la survie de l'animal : les études génétiques menées sur le guépard notamment par O'Brien et al. (1983, 1985, 1986, 1987, 1994), ont montré que ce félin présentait un taux étonnamment faible de variabilité génétique qui ferait d'eux des animaux plus sensibles aux variations environnementales et aux maladies. Il est à noter que certains aspects de son comportement et de son écologie semblent empêcher ces maladies de se propager. En effet, Caro (1994) émet l'hypothèse que leur faible densité d'effectif, les rencontres entre individus assez rares, leur nourriture composée de proies « fraîches » et leur milieu de vie sous des climats secs compensent cette variabilité génétique.

De plus, l'espèce présente un taux très élevé de mortalité juvénile et de faibles effectifs comparé aux autres félins.

Dès lors, de nombreux auteurs remettent en cause la survie du guépard à court et à moyen terme.

Néanmoins, jusqu'à aujourd'hui, les populations de guépard se sont maintenues malgré les prédictions plus que pessimistes des années 1970 (Myers, 1975 in Nowell et al., 1996). Notre synthèse indique qu'une certaine souplesse éco-éthologique peut expliquer la survie du guépard.

Si le guépard est, comme nous l'avons dit, généralement considéré comme un animal de plaine ouverte, il possède une très grande variété d'habitats et est souvent trouvé dans des zones à végétation assez denses ainsi que dans des territoires montagneux aux conditions environnementales très différentes (température, humidité, pluviométrie, pression...).

Le guépard exploite en outre une très grande variété de proies chassées allant du lapin au petit buffle en passant par toutes sortes de gazelles de taille variable qu'ils capturent en employant différentes techniques de chasse selon la victime et le terrain.

Ce félin se reproduit durant toute l'année même si on observe un pic de naissances pendant la saison humide dans le parc du Serengeti.

De plus, l'espèce semble nettement plus sociale que ce que l'on supposait auparavant et présente un répertoire de relations intra-spécifiques intenses et très différentes pour chaque classe d'âge. Seul le lion présente un degré comparable de sociabilité chez les félins (Caro, 1994).

Certains aspects du comportement du guépard peuvent être interprétés comme des adaptations à la compétition avec les autres grands prédateurs sympatriques, particulièrement les lions et les hyènes ; les guépards sont en effet majoritairement diurnes à la différence de leurs

compétiteurs. Certains auteurs pensent aussi que la taille élevée des portées ainsi que le faible poids des jeunes comparés aux autres félins, pourrait être une réponse à la forte prédation juvénile (Burney, 1980, Hamilton, 1986, Laurenson, 1992 in Caro, 1994) ; les mères adopteraient un comportement différent selon les caractéristiques de la portée (âge, taille) et le type de prédateur rencontré (comportement anti-prédateur contre les hyènes et d'évitement pour les lions plus dangereux). Par ailleurs, dans des territoires où la densité des autres carnivores est forte, les guépards ne restent que très peu de temps auprès de leur proie tuée et cachée sous un arbre. Ceci peut-être afin de limiter les confrontations meurtrières. Les guépards pourraient éviter des zones de haute densité de gazelles, zone recherchée par les lions et les hyènes, pour aller dans des endroits à faible risque de compétition ; c'est d'ailleurs dans ces milieux qu'ils font preuve d'un meilleur succès de chasse avec des groupes isolés de proies moins vigilantes.

Ainsi, les caractéristiques éco-éthologiques du guépard, sa distribution géographique étendue et son régime alimentaire varié suggèrent une grande tolérance à des variations de conditions environnementales.

De plus, leur mobilité et leur capacité à éviter les compétitions directes avec les autres carnivores en mouvement, seraient la clef de leur coexistence.

Le guépard présente donc une plasticité comportementale (proies chassées, techniques de chasse, types d'habitats, écologie reproductive) et sociale.

V.2. Effort de conservation

Bien qu'ils soient classés en annexe I de la Convention de Washington (CITES), 6 782 guépards ont été tués en Namibie entre 1980 et 1991 selon les rapports de Marker-Kraus et Grisham (1993 in Caro, 1994). De plus, au Zimbabwe, les fermiers peuvent acquérir un permis afin d'éliminer les guépards dits « nuisibles ». Les actions de conservation de l'espèce développées consistent à informer et éduquer les intervenants dans cette région (population locale, agriculteurs et fermiers...).

En prenant en compte les modélisations de Crooks et al. (1998) et de Kelly et al. (2000), il serait possible d'améliorer la survie des guépards en améliorant la survie des adultes qui détermine grandement la survie de l'espèce. Néanmoins, selon ces auteurs, on ne peut la modifier dans des régions telles que le Serengeti où elle serait déjà à son plus haut niveau. L'effort pourrait donc se focaliser sur la survie des juvéniles, deuxième facteur important selon Crooks et al. (1998) et Kelly et al. (2000) et élément primordial d'après les modélisations de Laurenson (1995).

Des études réalisées en Namibie prouvent bien qu'en l'absence de prédateurs sauvages, les guépards présentent des taux de reproduction deux fois plus élevé (Mc Vittie, 1979). Un contrôle de la densité de prédateurs des jeunes guépards pourrait être une solution afin de maintenir une population de guépards adultes viable.

A l'intérieur des zones protégées, la principale menace pour la survie du guépard provient de la pression des autres prédateurs.. Ceci pose un problème de gestion des parcs : réduire le nombre de prédateurs tels que les lions et les hyènes iraient contre le but de conservation et affecterait le public. De plus, transporter ces grands carnivores nécessiterait de grands moyens financiers et peu d'endroits sont susceptibles de les accueillir ; une tentative de réintroduction dans des zones dépourvues de prédateur montre que ces parcs ne sont pas adaptés et posent d'autres problèmes. En effet, les essais de réintroduction du félin dans deux parcs (Pilansberg et Sukerbossand) dépourvus de compétiteur en Afrique du Sud ont obligé les gestionnaires à

déplacer certaines bêtes : leur population de guépards ont triplé en 1 an et quintuplé en 2 ans. Ainsi, en fonction de la surface totale, de la disponibilité en nourriture et des exigences des responsables, une régulation de la population de guépards serait donc indispensable dans des parcs ne présentant pas de prédateur naturel.

La construction de repère empêchant l'approche d'autres carnivores que la mère semble peu réalisable (Caro, 1994).

Compte tenu de tous ces problèmes, s'il semble alors difficile de protéger ces félins dans des parcs adaptés à faible concentration de prédateurs, la solution la plus efficace serait de préserver autant que possible leur milieu naturel afin qu'ils puissent trouver des points de fuite lors d'attaques.

Néanmoins, actuellement des expériences sont menées en retirant les nouveaux nés de leur mère et en les élevant en captivité jusqu'à atteindre un certain âge où ils deviennent moins vulnérables (avant d'être relâchés dans la nature). Ceci pose cependant des problèmes de chasse, de comportement et de sociabilité en l'absence d'apprentissage inculqué aux jeunes par la mère.

Le tourisme semble aussi avoir quelques impacts sur la vie du guépard ; en effet, l'activité diurne de l'espèce la rend très vulnérable aux observations humaines et aux contraintes qui y sont liées (fuite des proies, chasse avortée...). Henry (1975 in Caro, 1994) affirme que les guépards chasseraient plus souvent au crépuscule afin d'éviter la présence des humains ce qui suggère ici que ces félins, par la souplesse de leur comportement, s'adaptent aux contraintes du milieu.

Burney (1980, 1982) observa deux comportements opposés de ces félins en réponse à la présence de touristes : un comportement de fuite ou un comportement plus fréquent d'ignorance ; néanmoins, il ne faut pas oublier que le nombre de touristes visitant les réserves animalières ont énormément augmenté depuis les années 1980.



Le guépard

Si les animaux spécialistes semblent davantage soumis aux risques d'extinction lors de changements écologiques, ceci ne peut pas s'appliquer au guépard qui ne présente pas une spécialisation stricte (milieu de vie, proies chassées...).

Nous venons de montrer que le guépard présentait les caractéristiques d'un animal généraliste... ceci pourrait expliquer en partie sa faible variation génétique...

En effet, en supposant que les espèces généralistes exercent une pression moindre sur chacune des espèces proie, il y aurait un gain moindre à évoluer pour celles-ci comparé aux proies uniques des spécialistes (car elles subissent une pression plus importante). Dès lors, les espèces chassées par les spécialistes pourraient évoluer plus vite obligeant ces derniers à modifier parallèlement leur génotype pour se maintenir performant. Par son écologie, le guépard généraliste serait donc soumis à ce type de transformation ce qui justifierait son homogénéité génétique.

BIBLIOGRAPHIE

- Amos, W. and A. Balmford (2001). "When does conservation genetic matter?" *Heredity* 87: 257-265.
- Anonyme (2003). www.africa-onweb.com (dernière photographie)
- Anonyme (2003). www.animaldiversity.ummz.umich.edu
- Anonyme (2003). www.cheetah.org
- Anonyme (2003). www.CITES.org
- Anonyme (2003). www.fauneetflore.haplosciences.com (figure 1 et photographies)
- Anonyme (2003). www.gisbau.uniroma1.it/amd/. (figure 2)
- Anonyme (2003). www.IUCN.org
- Anonyme (2003). www.nature.com (Photographie p.3)
- Baenninger (1977). "Anti-predator behaviour of baboons and impalas toward a cheetah." *East African Wildlife Journal* 15: 327-329.
- Bertram, B. C. R. (1982). "Leopard ecology as studied by radio tracking." *Symposia of the Zoological Society of London* 49: 341-352.
- Burney, D. A. (1982). "Life on the cheetah circuit" *Natural History* 91(5) : 50-59
- Caro, T. M. (1987). "Cheetah mothers' vigilance : looking out for prey or for predators?" *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20: 351-361.
- Caro, T. M. (1989). The brotherhood of cheetahs. *Natural History*. 6: 50-59.
- Caro, T. M. (1992). "Is there teaching in nonhuman animals?" *The Quarterly Review of Biology* 67(2): 151-174.
- Caro, T. M. (1994). *Cheetahs of the Serengeti plains, Group living in an associial species*. Chicago and London, The University of Chicago Press.
- Caro, T. M. (1995). "Short-term costs and correlates of play in cheetahs." *Animal Behaviour* 49: 333-345.
- Caro, T. M. (1998). *Behavioral ecology and conservation biology*, Oxford University Press.
- Caro, T. M. and D. A. Collins (1987). "Male cheetah social organization and territoriality." *Ethology* 74: 52-64.
- Caro, T. M. and D. A. Collins (1987). "Ecological characteristics of territories of male cheetahs (*Acinonyx jubatus*)." *The Zoological Society of London* 211: 89-105.

- Caro, T. and S. M. Durant (1995). The importance of behavioral ecology for conservation biology : examples from Serengeti carnivores. Serengeti II : dynamics, management, and conservation of an ecosystem. A. R. E. S. P. A.-C.-U. o. C. Press. Chicago: 451-472.
- Caro, T. M., C. D. Fitzgibbon, M. E. Holt (1989). "Physiological costs of behavioural strategies for male cheetahs." *Animal Behaviour* 38: 309-317.
- Caro, T. M., M. K. Laurenson (1994). « Ecological and genetic factors in conservation : a cautionary tale » *Science* 263 : 485-486
- Caro, T. M. and C. J. Stoner (2003). "The potential for interspecific competition among African carnivores." *Biological Conservation* 110: 67-75.
- Claro F., Sissler C. (2003). "Saharan cheetahs (*Acinonyx jubatus*) in the Termit region of Niger" *Cat News*, in press.
- Claro F., Pellé E., Faye B., Sissler C., Tubiana J. (2002). « Rapport de mission scientifique au Niger dans la région du Termit »
- Cohn, J. P. (1986). Surprising cheetah genetics. *BioScience*. 36: 358-362.
- Crooks, K. R., M. A. Sanjayan, D. F. Doak (1998). "New insights on cheetah conservation through demographic modeling." *Conservation Biology* 12(4): 889-895.
- Dandrieux, C. (1998). "Le guépard est-il génétiquement menacé?" Rapport de mémoire de maîtrise Paris VI. 31 p.
- De Smet (2003). « Cheetah in and around Hoggar National Park in Central Sahara (Algeria) » *Cat News*, in press.
- Dragecso-Joffré (1993). "La vie sauvage au Sahara" Delachaux et Niestlé, Lausanne, 240 p.
- Dublin, H. T., A. R. E. Sinclair, S. Boutin, E. Anderson, M. Jago, P. Arcese (1990). "Does competition regulate ungulate populations? Further evidence from Serengeti, Tanzania." *Oecologia* 82: 283-288.
- Durant, S. M. (1998). "Competition refuges and coexistence : an example from Serengeti carnivores." *Journal of Animal Ecology* 67: 370-386.
- Durant, S. M. (2000). "Predator avoidance, breeding experience and reproductive success in endangered cheetahs, *Acinonyx jubatus*." *Animal Behaviour* 60: 121-130.
- Durant, S. M. (2000). "Living with the enemy : avoidance of hyenas and lions by cheetahs in the Serengeti." *Behavioral Ecology* 11(6): 624-632.
- Durant, S. M., T. Caro, D. A. Collins, R. M. Alawi, C. D. Fitzgibbon (1988). "Migration patterns of Thomson's gazelles and cheetahs on the Serengeti plains." *African Journal of ecology* 26: 257-268.
- Eaton, R. L. (1970). "Group interactions, spacing and territoriality in cheetahs." *Zeitschrift für Tierpsychologie* 27(4): 481-491.

- Eaton, R. L. (1970). "The predatory sequence, with emphasis on killing behavior and its ontogeny, in the cheetah." *Zeitschrift für Tierpsychologie* 27(4): 492-504.
- Eaton, R. L. (1974). *The Cheetah : the biology, ecology and behaviour of an endangered species*. Malabar, Florida, Robert E. Krieger Publishing Compagny.
- Eaton, R. L. (1979). "Interference competition among carnivores : a model for the evolution of social behavior." *Carnivore* 2: 9-16.
- Elliott, J. P. and I. Mc Taggart Cowan (1978). "Territoriality, density, and prey on the lion in Ngorongoro Crater, Tanzania." *Canadian Journal of Zoology* 56: 1726-1734.
- Fitzgibbon, C. D. (1990). "Why do hunting cheetahs prefer male gazelles?" *Animal Behaviour* 40: 837-845.
- Fitzgibbon, C. D., Fanshawe, J. H. (1989). "The condition of age of Thomson's gazelles killed by cheetahs and wild dogs" *Journal of Zoology* 218 : 99-107
- Grant, J. W. A., C. A. Chapman, K. S. Richardson (1992). "Defended versus undefended home range size of carnivores, ungulates and primates." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31: 149-161.
- Grettenberger, J. (1987). « W National Park in Niger - a case for urgent assistance » *Oryx* 18 (4) : 230-236.
- Gros, P. M. (1996). "Status of the cheetah in Malawi." *Nyala* 19: 33-38.
- Gros, P. M. (1998). "Status of the cheetah *Acinonyx jubatus* in Kenya : a field-interview assessment." *Biological Conservation* 85: 137-149.
- Gros, P. M. (2002). "The status and conservation of the cheetah *Acinonyx jubatus* in Tanzania." *Biological Conservation* 106: 177-185.
- Hedrick, P. W. (1987). *Genetic Bottlenecks*. *Science*. 237: 963.
- Kelly, M. J. (2001). "Computer-aided photograph matching in studies using individual identification : an example from Serengeti cheetahs." *Journal of Mammalogy* 82(4): 440-449.
- Kelly, M. J. (2001). "Lineage loss in Serengeti cheetahs : consequences of high reproductive variance and heritability of fitness on effective population size." *Conservation Biology* 15(1): 137-147.
- Kelly, M. J. and S. M. Durant (2000). "Viability of the Serengeti cheetah population." *Conservation Biology* 14(3): 786-797.
- Kelly, M. J., M. K. Laurenson, C. D. Fitzgibbon, D. A. Collins, S. M. Durant, G. W. Frame, B. C. R. Bertram, T. M. Caro (1998). "Demography of the Serengeti cheetah (*Acinonyx jubatus*) population : the first 25 years." *The Zoological Society of London* 244: 473-488.

- Kruuk, H. and M. Turner (1967). "Comparative notes on predation by lion, leopard, cheetah and wild dog in the Serengeti area, east Africa." *Mammalia* 31: 1-27.
- Lamprey, H. F. (1963). "Ecological separation of the large mammal species in the Tarangire game reserve, Tanganyika." *East African Wildlife Journal* 1: 63-92.
- Laurenson, M. K. (1995). Implications of high offspring mortality for cheetah population dynamics. *Serengeti II : dynamics, management, and conservation of an ecosystem*. A. R. E. S. P. A.-C.-U. o. C. Press. Chicago: 385-399.
- Laurenson, M. K. and T. M. Caro (1994). "Monitoring the effects of non-trivial handling in free-living cheetahs." *Animal Behaviour* 47: 547-557.
- Laurenson, M. K., N. Wielebnowski, T. M. Caro (1995). "Extrinsic factors and juvenile mortality in cheetahs." *Conservation Biology* 9(5): 1329-1331.
- Lewin, R. (1987). Bottleneck cheetahs. *Science*. 235: 1327.
- Mc Vittie, R. (1979). "Changes in the social behaviour of South West African cheetah" *Madoqua* (11) 3 : 171-184
- Marker, L. (1998). Current status of the cheetah (*Acinonyx jubatus*). Otjiwarongo, Namibia, Cheetah Conservation Fund: 17.
- Menotti-Raymond, M. and S. J. O'Brien (1993). "Dating the genetic bottleneck of the African cheetah." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 90: 3172-3176.
- Mills, L. S. (1996). "Cheetah extinction : genetics or extrinsic factors?" *Conservation Biology* 10(2): 315.
- Mills, M. G. L. (1984). "Prey selection and feeding habits of the large carnivores in the southern Kalahari." *Koedoe (supplement)* 27: 281-294.
- Mills, M. G. L. and H. C. Biggs (1993). "Prey apportionment and related ecological relationships between large carnivores in Kruger National Park." *Symposia of the Zoological Society of London* 65: 253-268.
- Nowell, K. and Jackson P. (1996). *Wild cats. Status Survey and Conservation Plan*. I.U.C.N. / S.S.C. Cat specific group. Gland, Switzerland, I.U.C.N.
- O'Brien, S. J. (1994). "The cheetah's conservation controversy." *Conservation Biology* 8(4): 1153-1155.
- O'Brien, S. J., D. E. Wildt, D. Goldman, C. R. Merrill, M. Bush (1983). "The cheetah is depauperate in genetic variation." *Science* 221: 459-462.
- O'Brien, S. J., M. E. Roelke, L. Marker, A. Newman, C. A. Winkler, D. Meltzer, L. Colly, M. Bush, J. F. Evermann, D. E. Wildt (1985). "Genetic basis for species vulnerability in the cheetah." *Science* 227: 1428-1434.

O'Brien, S. J., D. E. Wildt, M. Bush (1986). "The cheetah in genetic peril." *American Scientific* 254(5): 84-92.

O'Brien, S. J., D. E. Wildt, M. Bush, T. M. Caro, C. Fitzgibbon, I. Aggundey, R. E. Leakey (1987). "East African cheetahs : evidence for two population bottlenecks?" *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 84: 508-511.

Saint-Marc Vittori (2003) « Assurer la survie du guépard (*Acinonyx jubatus*) en Namibie : l'action du Cheetah Conservation Fund » www.cheetah.org

Saleh, M. A., I. Helmy, R. Giegengack (2001). "The cheetah, *Acinonyx jubatus* (Schreber, 1776) in Egypt (Felidae, Acinonychinae)." *Mammalia* 65(2): 177-194.

Sandell, M. and O. Liberg (1992). "Roamers and stayers : a model on male mating tactics and mating systems." *The American Naturalist* 139(1): 177-189.

Schaller, B. G. (1968). "Hunting behaviour of the cheetah in the Serengeti national park, Tanzania." *East African Wildlife Journal* 6: 95-100.

Schaller, G. B. (1972). "Predators of the Serengeti" *Natural History* 81 : 61-68

Scheel, D. and C. Packer (1995). *Variation in predation by lions : tracking a movable feast. Serengeti II : dynamics, management, and conservation of an ecosystem.* A. R. E. S. P. A.-C.-U. o. C. Press. Chicago: 299-314.

Smuts, G. L. (1979). "Diet of lions and spotted hyaenas assessed from stomach contents." *South Africa Journal of Wildlife Research* 9: 19-25.

Taylor, C. R. and V. J. Rowntree (1973). "Temperature regulation and heat balance in running cheetahs : a strategy for sprinters?" *American Journal of Physiology* 224(4): 848-851.

Wayne, R. K., W. S. Modi, S. J. O'Brien (1986). "Morphological variability and asymmetry in the cheetah (*Acinonyx jubatus*), a genetically uniform species." *Evolution* 40(1): 78-85.