

*seres*. Il se pourrait que le milieu aquatique tropical fût très conservateur et puisse être considéré comme un « refugium » pour les espèces à caractères morphologiques stabilisés et très évolués.

Dans la savane boisée, par contre, le nombre d'espèces appartenant au groupe des *Passeres* et celui des espèces des *Non-Passeres* s'équilibrent. On en a conclu que ce biotope offre de nombreuses possibilités écologiques.

6° Déduction faite des espèces à dispersion pan-africaine, 26 % de l'avifaune du Parc National de l'Upemba se composent d'éléments dont les centres de différenciation et de rayonnement peuvent être situés en Afrique méridionale. Il importe toutefois de remarquer qu'au cours de son passé paléographique, l'Afrique, au Sud de l'équateur, a disposé de centres de spéciation situés à des latitudes différentes, puisque 21 espèces d'oiseaux faisant partie de l'avifaune du Parc National de l'Upemba ne se rencontrent que dans la partie Nord de l'Afrique méridionale (Angola, Katanga, Rhodésie du Nord, Sud du Tanganyika Territory, Nord du Nyassaland). Il y aura lieu d'en tenir compte lors de la discussion relative à l'origine de l'avifaune de la Réserve Intégrale.

7° Une autre caractéristique de l'avifaune du Parc National de l'Upemba consiste en la particularité que 15 % de ses éléments se rapportent à des espèces dont le centre de rayonnement est situé en Afrique au Nord de l'équateur. Certaines de leurs formes géographiques ont envahi la partie Nord de l'Afrique méridionale, où la plupart sont observées depuis l'Angola à travers le Katanga, la Rhodésie du Nord et le Sud du Tanganyika Territory jusqu'au Nord du Nyassaland. Cette catégorie d'oiseaux affectionne tout spécialement la galerie forestière des moyennes altitudes du Parc National de l'Upemba. Il a été suggéré que ce biotope se range également parmi les plus équilibrés écologiquement et parmi les plus anciens des habitats qu'offre le continent africain.

8° Il convient en outre de faire remarquer que 9 % des espèces qui se rencontrent au Parc National de l'Upemba se caractérisent par une aire de dispersion englobant l'Afrique méridionale, ainsi que l'Afrique orientale, vers le Nord jusqu'en Abyssinie. Ces oiseaux s'observent principalement dans les savanes herbeuses et boisées, ainsi que dans les galeries forestières correspondantes.

#### LA NOTION DU BIOCLIMAX

Dans une Réserve Intégrale, les biocénoses peuvent se succéder plus ou moins rapidement, grâce surtout aux changements intervenant dans le bioclimat local et la fertilité du sol, ainsi que dans le régime des eaux superficielles et souterraines. En évoluant corrélativement avec ces déterminants climatiques et édaphiques, le couvert végétal et la faune qui lui

est inhérente (le biome) aboutissent localement à un ensemble final : le bioclimax. Celui-ci représente le stade de maturité dans l'évolution d'une biocénose, stade où les modifications naturelles dans la composition floristique et faunistique deviennent insignifiantes.

La notion du bioclimax exprime donc un état d'équilibre dynamique dans une biocénose naturelle, qui se maintiendra aussi longtemps que les diverses interférences biologiques se compensent, mais qui se modifiera dès que des fluctuations s'opèrent dans les valeurs déterminantes du climat local et de la nature du sol. Dès que celles-ci marquent un temps d'arrêt dans leur évolution, un nouveau bioclimax ne tardera pas à s'installer, qui sera différent du précédent non seulement quant à la physiologie des groupements végétaux, mais aussi quant aux associations faunistiques.

Le nouvel équilibre entre la biocénose et le climat local s'établit surtout grâce au principe des migrations, auxquelles participent certaines espèces venant des biocénoses limitrophes; ce qui n'exclut toutefois pas la possibilité que d'autres éléments puissent avoir une origine polytopique par voie d'adaptation progressive.

Suite à la diversité des climats et des sols, il s'est créé sur l'étendue des terres du Globe une multitude d'habitats différents, dans lesquels autant de bioclimax se trouveraient installés si la variabilité latente de leurs déterminants physiques n'était pas dûment établie. Nombreux en effet sont les habitats où la végétation n'a pas encore atteint le stade de développement maximum et où la faune n'accuse pas encore cette diversité, ni cette densité relative, que le couvert végétal peut tolérer sans que son potentiel régénérateur et son entité physiologique s'en trouvent compromis. Ces subbioclimax sont caractérisés par leur instabilité permanente, par leur tendance à se présenter sous forme de groupements homogènes et par leur aspect physiologique changeant, indépendamment des facteurs climatiques et édaphiques.

Le bioclimax réel est donc le stade d'aboutissement final d'une succession biocénosique plus ou moins longue, présentant divers stades intermédiaires qui répondent, soit à des séries progressives, lorsque l'évolution des biocénoses se déroule dans le cadre d'une Réserve Intégrale, soit à des séries régressives quand des bouleversements topographiques se produisent, quand des espèces envahissantes ont été introduites ou quand le sol est inconsidérément dégradé par l'homme.

Ainsi dans une nature abandonnée à elle-même, le paysage présente souvent une mosaïque de biocénoses à des stades divers d'évolution progressive ou régressive, mais qui tendent toutes vers le bioclimax régional, nuancé par les propriétés physiques des sols, le niveau de la nappe phréatique et l'exposition des habitats aux vents alizés.

Ces considérations générales nécessitent toutefois quelques explications justificatives.

I. — Les phytocénologues ont tendance à considérer la faune, d'un côté, comme étrangère à l'évolution par séries *progressives* d'un paysage végétal vers son état d'équilibre avec le climat local et, de l'autre, comme préjudiciable à la végétation en général, tant par les destructions qu'elle occasionne que par les remaniements dont elle favorise l'extension.

S'il est vrai que la faune vit directement ou indirectement au détriment de la flore, qu'elle manifeste une prédilection marquée à évoluer sous le couvert de la végétation et qu'elle s'attaque parfois aux plantes pour subvenir à ses besoins domestiques (construction de nids et de gîtes, p. ex.), il n'est pas moins vrai qu'aucun phytoclimax n'est réalisable sans le concours effectif de la faune. En effet, nombreux sont les animaux de petite et de très petite taille qui jouent un rôle pédogénique très important. La décomposition des débris végétaux grossiers, le brassage intime des matériaux organiques et minéraux des divers horizons du profil, et la genèse des sols de terre ferme par l'aération de la couche humifère sont principalement l'œuvre d'une faunule édaphique nombreuse, appartenant notamment aux Rhizopodes, Oligochètes, Nématodes, Myriapodes, Chilognalhes, Acariens (Oribatides, Tyroglyphides), Tardigrades, Rotifères, Collemboles, Thysanoures, Isoptères, Tipulidés, Diptères, Coléoptères, Lépidoptères, entre autres (cfr. FRANZ, 1950).

Une phytocénose évoluant à l'abri de toute intervention faunistique aboutirait, par des séries régressives, à un subclimax où la végétation ne se composerait que de plantes chez lesquelles la pollinisation et la dissémination des diaspores ne sont assurées que par le truchement du vent et de l'eau, ainsi que par des procédés mécaniques et végétatifs. Depuis le Dévonien jusqu'au Jurassique, des phytocénoses de ce genre constituaient le faciès habituel des paysages végétaux. Mais il est intéressant de noter qu'à partir du Jurassique-Crétacé les Angiospermes s'épanouissent corrélativement avec les vertébrés supérieurs terrestres qui depuis ces périodes se sont considérablement diversifiés (cfr. SCHINDEWOLF, 1950). Il est notoire que dans certains habitats, encore dépourvus de biosphère (rocs sortis des carrières, plaines de lave), la flore est la première à s'installer et à constituer une phytocénose à base de plantes anémo- et hydrochores (Cyanophycées, Chlorophycées, Diatomées) et de *Fungi*. Ce phytoclimax réel peut se maintenir aussi longtemps que la structure du substrat reste inchangée, mais dès que celle-ci s'améliore, la végétation serait, sans le concours d'une faunule composée de Rhizopodes, Ciliés, Rotifères, Tardigrades, Nématodes et Oribatides, empêchée d'évoluer corrélativement avec les changements intervenus dans le milieu (cfr. FALGER, 1922-1923; KUBIENA, 1943).

II. — Pour se nourrir, les animaux à régime végétal commettent des déprédations qui, de façon générale, sont supportées et réparées par les plantes, le puissant et rapide pouvoir régénérateur étant un des caractères essentiels des plantes fourragères soumises au broutement (graminées et herbes à port gazonnant).

Il est rare qu'un animal détruise entièrement la plante fourragère, mais en l'occurrence, l'espèce ne se ressentira pas de la perte d'un certain nombre d'individus si elle se trouve suffisamment bien représentée dans la région, ce qui est pratiquement toujours le cas, puisque sa rareté n'aurait pas permis l'installation de l'animal qui, par ses exigences nourricières spéciales, vit aux dépens de cette plante.

Au Parc National de l'Upemba, le Grand Rat-taupe (*Heliophobius argenteocinereus*) est très commun et l'on peut s'attendre à le trouver dans la savane arbustive et boisée partout où se rencontrent des formations serrées à dominance de graminées du genre *Hyparrhenia* ANDERSS. Dans les basses altitudes, le long de la piste vers Mabwe, j'ai noté la présence de massifs espacés de faible étendue qui se distinguaient par leur physionomie fermée et par l'absence de ce rongeur qui se nourrit presque exclusivement des grosses racines de la graminée dont il est question. Par contre, dans les hautes altitudes, ainsi qu'aux abords de la Lufira, où les *Hyparrhenia* constituaient des formations dispersées, notre fouisseur était très commun, comme en témoignent les résultats du piégeage, les nombreuses taupinières caractéristiques et les hampes florales fanées qu'on pouvait facilement arracher du sol. Dans la vallée de la Muye, à hauteur du lieu dit Kabwe, le sous-sol consiste localement en un conglomérat remanié. Là, les *Hyparrhenia* se présentaient sous forme de massifs si serrés qu'il fallait les coucher avec des lances pour pouvoir progresser péniblement; les plantes herbeuses qui s'y mêlaient étaient clairsemées et peu variées. Par contre, en d'autres endroits de la vallée, où le sol argileux permettait l'activité fouisseuse du Grand Rat-taupe, le couvert à dominance d'*Hyparrhenia* présentait de nombreuses éclaircies où une florule très variée et nombreuse s'était installée.

Le Rat-taupe social (*Cryptomys lechei*), également grand destructeur des formations graminéennes homogènes, agit pratiquement de même, puisque sur le territoire d'une colonie, situé dans une parcelle de forêt secondaire, j'ai trouvé le tapis végétal troué en de très nombreux endroits où prédominaient alors des herbes à port bas et à système racinaire superficiel ou faiblement développé.

Le couvert du sol est encore systématiquement déchiré par les Potamochères (*Potamochærus porcus*) et les Phacochères (*Phacochærus æthiopicus*), qui, pour s'en nourrir, s'attaquent également à certaines graminées sociales dont les racines assez volumineuses sont très recherchées par ces deux suidés. Bien que les dégâts occasionnés au tapis végétal restent visibles des années durant, il m'a semblé que, surtout dans les basses altitudes, ces anciennes zones « labourées » étaient particulièrement recherchées par tout un groupe d'herbes, se présentant parfois sous forme de mosaïques, et dont les composants sont rares et très difficiles à dépister dans les massifs constitués par des *Hyparrhenia* et des *Panicum*.

Quand, en saison sèche, la couverture du sol a été incendiée, les élé-

phants sont contraints de se nourrir de branchettes, de fruits et de liber de certaines papilionacées forestières, qu'ils peuvent dépouiller de leurs écorces sur une grande étendue. J'ai pu me rendre compte que ces blessures ne sont pas mortelles, à cause de leur caractère fragmentaire, mais à l'extérieur du Parc National de l'Upemba, notamment à proximité du marché de Kimilombo Masombwe, où les indigènes, pour leurs besoins domestiques, avaient décortiqué entièrement le tronc, les arbres morts étaient relativement nombreux. Il arrive que les éléphants arrachent des arbres du sol, qu'ils les cassent ou qu'ils les renversent. Bien que certaines essences puissent donner des rejets, de sorte que l'individu n'est pas définitivement perdu, le changement le plus important intervenu lors de l'arrachement d'un pied isolé est que le dôme de verdure est troué et qu'une clairière se forme qui, au cours des temps, sera bordée et bouchée par une florule et une faunule plus ou moins héliophiles, lesquelles, jusqu'alors, dans une formation à dominance de quelques essences sociales, menaient une existence refoulée.

Les insectes qui vivent au détriment de la végétation sont innombrables. Ils constituent les groupes très importants des *Phytophthora*, *Locustidae*, *Isoptera*, *Capsidae*, *Aradidae*, *Teredilia*, *Lamellicornia*, *Phytophaga*, *Tenthredinidae*, *Cephalidae*, *Lydidae*, *Oryssidae*, *Cynipidae*, certains *Formicidae*, *Tipulidae*, *Mycetophilidae*, *Cecidomyiidae*, *Stratiomyidae*, *Scatophagidae* et la plupart des *Lepidoptera*, par exemple. Malgré leur abondance, leurs spécialisations très poussées, leurs exigences écologiques extrêmement variées, les insectes, pas plus qu'un autre groupe d'animaux, ne parviennent à exterminer une espèce de plante sur toute l'étendue de son aire de dispersion, parce que les calamités observées dans les biocénoses naturelles revêtent toujours un caractère local (cfr. TRAPPMANN, 1949).

Toutefois, à ce propos, une remarque très importante s'impose : Le cas de l'extermination d'une plante — surtout d'un écotype — par suite de l'activité des insectes mono- et oligophages reste dans le domaine des possibilités, puisque, de façon générale, le potentiel reproducteur de ces derniers est très élevé et supérieur à celui des plantes nourricières. Cela pourrait notamment arriver à toutes les espèces de plantes qui ont tendance à constituer des formations homogènes ou des groupements sociaux qui, périodiquement, sont le théâtre d'une reproduction massive de la part de leur faunule spécialisée. Dans cet ordre d'idées, il importe de se rappeler que les sauterelles africaines, *Nomadacris septemfasciata* SERVILLE, *Locustella migratoria migratoroides* R. & F. et *Schistocerca gregaria* FORSK., ne constituent d'énormes bandes migratrices que dans leurs habitats particulièrement homogènes quant à la composition floristique. C'est un cas bien notoire d'ailleurs, que nos diverses cultures vivrières et fruitières, nos forêts et prairies de rapport, dès qu'elles dépassent une certaine superficie, — et cela en n'importe quelle partie du Globe, — sont périodiquement susceptibles de subir des destructions incalculables, non seulement de la

part de leur faunule dépendante, douée d'un pouvoir reproducteur puissant, mais aussi de la part des nombreux *Fungi* pathogènes spécialisés (cfr. TRAPPMANN, 1949). A ce propos, il y a lieu de se rappeler 1° l'histoire de l'Oïdium du chêne qui existait au Portugal depuis longtemps, mais dont une race virulente s'est brusquement propagée vers le Nord pour modifier radicalement le paysage végétal de régions entières (GAUSSEN, 1933), et 2° que tout récemment on a constaté une régression considérable des Zostères dans la mer du Nord, la partie occidentale de la mer Baltique et le Nord-Est de l'Amérique du Nord, due à l'activité de certains Myxomycètes. Corrélativement, cette maladie a causé des perturbations sérieuses dans l'existence de l'anatidé *Branta bernicla* (L.), dont la nourriture se compose principalement de ces plantes marines et dont le nombre a diminué depuis de façon alarmante. En résumé, il est évident que chaque espèce végétale sociale s'exposera à devenir tôt ou tard la victime de ses florule et faunule dépendantes qui, suffisamment bien adaptées et spécialisées (cfr. TISCHLER, 1949), se trouveront un jour en mesure d'anéantir, sur toute l'étendue de son aire *continue* de dispersion, leur plante nourricière.

Les formations végétales homogènes, et à prédominance d'un petit nombre d'espèces sociales, sont donc incompatibles avec la notion du bioclimax. Elles constituent en réalité des subphytoclimax à l'état permanent aussi longtemps que leurs parasites mono- ou oligophages ne sont pas encore parvenus au stade de cette spécialisation qui leur permet des « explosions » caractérisées, soit par une virulence particulière, soit par une périodicité bien établie. Ces destructeurs causent invariablement des changements profonds dans le faciès végétal, remaniements qui, toutefois, peuvent être considérés comme autant de stades intermédiaires dans l'évolution de la biocénose vers son climax réel.

Suivant ces considérations, les formations monophytiques (climatiques et édaphiques) sont plus jeunes que les groupements hétérogènes constitués par un grand nombre d'essences croissant par pieds isolés, et où les espèces sociales ne couvrent que des espaces très limités.

III. — Il a été rappelé précédemment que le faciès végétal des ères géologiques primaire et secondaire correspond à une mosaïque de phytocénoses (à base de Ptéridophytes et de Gymnospermes) où la pollinisation et la dissémination des diaspores étaient en ordre principal assurées par le vent et l'eau ainsi que par des procédés mécaniques et végétatifs. Ces formations assez homogènes, quant à leur physionomie et leur composition floristique, auraient contribué à l'épanouissement d'une faune de vertébrés, remarquable par ses dimensions corporelles gigantesques (notamment les formes du groupe polymorphe des Dinosauriens herbivores). La disparition, assez mystérieuse d'ailleurs de ces derniers coïncide, d'un côté, avec la polygénèse des oiseaux et des mammifères, et, de l'autre, avec une diversification de la flore angiospermique et la constitution de formations végétales essentiellement hétérogènes et pratiquement invulnérables aux facteurs

biotiques. Il n'est donc pas exclu que les Dinosauriens herbivores aient été à l'origine du déclin de leurs plantes fourragères constituées par des Gymnospermes et des Ptéridophytes sociaux et que l'extermination de ces derniers a mis un terme à l'évolution de ce groupe de reptiles à régime oligophage.

Ces considérations nous amènent à envisager les rapports, symbiotiques pour la plupart, qui existent entre la formation végétale à composition floristique hétérogène et les animaux, principalement les oiseaux et les mammifères, dont les interactions permettent l'instauration des bioclimax (cfr. RIDLEY, 1930; CLELAND, 1952, e. a.).

Le rôle que ces deux classes de vertébrés jouent dans la dissémination des diaspores est encore très incomplètement connu, bien que des expériences et observations classiques et récentes n'aient pas manqué d'attirer l'attention des phytogéographes sur l'importance relative du fait. De nombreuses dispositions assurant l'adhésion des diaspores au corps des animaux sont déjà connues, mais leur exposé nous amènerait à sortir du cadre limité de ce travail, et il en est de même pour les diaspores ingérées volontairement ou non par les animaux. Il est certain que de très nombreuses découvertes restent encore à faire dans ce domaine d'investigations, sans négliger la part prise par les transports involontaires de toutes sortes de diaspores dépourvues d'un système adhésif ou d'ancrage ou d'une protection quelconque contre les sucs digestifs des animaux.

Résumons brièvement les différentes possibilités d'une dissémination passive à laquelle contribuent principalement les animaux à grand rayon d'action (mammifères et oiseaux).

La quantité de terre qui recouvre certaines parties des sabots des grands ongulés, celle qui s'insinue dans les replis de la peau plantaire des Porcs-épics (*Hystrix africa-australis*), des Cynocéphales, des Mangoustes et des Mustélinés et qui adhère aux pattes de certains groupes d'oiseaux (Gallinacés, Rallidés, Ardéidés, Ciconiidés, Otididés, Plégadiidés, Scolopacidés, Glaréolidés, Gruidés, Turnicidés, Sturnidés, Alaudidés, Turdidés, Motacillidés, etc.), surtout par temps de pluie, est relativement importante par rapport au poids de l'animal. J'ai pu m'assurer que les Buffles noirs (*Bubalus caffer*), les Potamochères et les Phacochères charient de façon permanente des croûtes de terre, d'épaisseur variable, qui après leurs ébats dans la boue se sont constituées sur diverses parties de leur corps (pattes, flancs, tête), et que les cornes des Bubales (*Alcelaphus lichtensteini*) et des Buffles noirs sont fréquemment recouvertes d'une croûte de terre. Il se conçoit que cette terre durcie peut contenir nombre de spores et de graines d'espèces hygrophiles et autres (cfr. DARWIN, KERNER VON MARILAUN) qui, dans les basses altitudes du Parc National de l'Upemba, caractérisent les multiples abreuvoirs de faibles dimensions disséminés dans la forêt katangaise et les savanes boisées.

L'adhésion des diaspores peut être assurée par des dispositifs d'ancrage, notamment par des poils accrochants, des arêtes épineuses ou des soies finement barbelées qui, au contact de la fourrure des mammifères, mais aussi du plumage des oiseaux (comme j'ai pu m'en assurer moi-même), s'accrochent et se laissent transporter à des distances variables. Le contact avec les épillets aristés d'une *Hyparrhenia* est même particulièrement douloureux. Ils disposent en effet d'une pointe effilée, munie d'une touffe de poils dirigés vers le haut et d'une longue colonne vrillée. Lorsque les hampes florales sont secouées (pendant la partie chaude de la journée), les graines se détachent, tombent et acquièrent, grâce à la torsion de la colonne, un pouvoir de pénétration qui leur permet de transpercer des vêtements et même la peau. Toutes ces plantes, mélangées à quelques solanacées, peuvent constituer, quant à la composition floristique, des associations assez stables qui, au Parc National de l'Upemba, garnissent fréquemment les bords des passées du gros gibier conduisant aux abreuvoirs (cfr. SCAËTTA, 1937; ROBIJNS, 1941).

Si le transport extérieur (dispositifs d'ancrage, d'adhésion ou de perforation) marque incontestablement une phase de rapprochement entre les plantes et les vertébrés supérieurs, celui qui s'effectue par ingestion est, à mon avis, sensiblement plus important et plus varié. Suite aux observations précises entreprises par KERNER VON MARILAUN, ainsi qu'aux nombreuses observations directes, il est apparu qu'un grand nombre de semences traversent le tube digestif de certains animaux sans que le pouvoir germinatif s'en trouve altéré, et que certaines graines doivent même obligatoirement subir un lavage par les sucs gastriques pour parvenir à la germination.

De nombreux contenus stomacaux ont été analysés par PHILLIPS (1931), qui, avec beaucoup d'opportunité, insiste sur le rôle très important joué par les oiseaux, les singes, les petits carnivores, les éléphants, les antilopes et les buffles dans la dissémination des essences fruitières sauvages et baccifères indigènes au Tanganyika Territory. Au Parc National de l'Upemba, j'ai eu l'occasion d'organiser des recherches en vue de la récolte des parasites intestinaux, et de me former une idée quant au régime alimentaire du vertébré capturé. Cet examen m'a montré de nombreuses semences d'apparence intacte dans le tube digestif terminal des Musophagidés, Sturnidés, Columbides, Bucérotidés, Coliidés, Capitonidés, Timaliidés, Pycnonotidés, Turdidés, Oriolidés et Nectarinidés. Il m'a semblé que les Musophagidés, les nombreuses espèces de Pycnonotidés, les Capitonidés, les Pigeons verts et les Calaos sont des agents disséminateurs très actifs à cause de leur grand rayon d'action journalier. Ajoutons encore à cette liste les Sylviidés, les Corvidés, les Muscicapidés, qui, d'après les expériences et observations effectuées en Europe, se livrent également à la récolte de baies et de fruits doux, et l'on arrive à constituer une série imposante d'oiseaux forestiers et de savane qui permettront à de nombreuses catégories de plantes de coloniser des habitats souvent inaccessibles.

Des semences ingérées peuvent également se retrouver dans les pelotes de réjection expectorées par des Turdidés et des Corvidés et, occasionnellement, même dans celles provenant des rapaces diurnes et nocturnes qui sont parvenus à capturer des oiseaux granivores et des rongeurs de petite taille, comme j'ai pu m'en assurer aussi bien en Belgique qu'en Afrique, d'après l'analyse des pelotes stomacales formées, mais non expectorées. Il n'est peut-être pas sans intérêt de mentionner le fait que chez différentes Tourterelles (*Streptopelia* sp.) j'ai trouvé dans le gésier une série de graines extrêmement dures qui, vraisemblablement, avaient pour rôle de se substituer au gravier normalement indispensable à la trituration des aliments.

L'examen des contenus stomacaux des mammifères piégés et abattus sur le territoire du Parc National de l'Upemba a montré les larges possibilités qu'ont les semences de certaines essences fruitières de se disséminer sur des étendues considérables de terrain. J'ai noté 1° la présence de pépins d'apparence intacte dans le gros intestin des Cynocéphales, des Cercopithèques, des Lémuriens, des Mangoustes et des Civettes et 2° j'ai vu, d'autre part, les tas de vieux crottins d'éléphants, déposés en saison sèche, se garnir d'une couche de graminées et de diverses plantules dès les premières pluies abondantes (cfr. BURTT, 1929). Je ne possède pas de données précises concernant la participation des antilopes, des buffles, des zèbres et des suidés à la dissémination par voie d'ingestion, parce que le contenu de leur intestin était destiné à alimenter les pièges à bousiers, mais les affirmations de PHILLIPS (1931) permettent de supposer que tous les mammifères herbivores et frugivores sont pour ainsi dire prédestinés à participer à ce mode intéressant de dissémination.

Mentionnons enfin l'Oryctérope (*Orycteropus afer*), qui se charge de la dispersion d'une cucurbitacée et l'activité de certains rongeurs fouisseurs qui se constituent des provisions importantes en prévision des disettes périodiques, tels le *Saccostomus campestris* et le *Cricetomys gambianus* (cfr. VERHEYEN, 1951).

Rappelons enfin pour mémoire l'activité des fourmis dans la dissémination des plantes myrmécophiles appartenant à différentes familles botaniques dont les fruits sont pourvus d'un claisome, ainsi que les investigations de DARWIN sur les excréments des sauterelles, et qui témoignent en faveur d'un transport endozoïque de diaspores par ces insectes.

En résumé, l'action disséminatrice des animaux, principalement des vertébrés supérieurs, est très importante et aucun phytoclimax n'est réalisable sans le concours intime d'une faune variée et relativement nombreuse.

IV. — Une biocénose arrivée à son stade final de développement se caractérise par :

la stabilité du relief sur toute l'étendue du territoire occupé par la biocénose;

son macroclimat uniforme;

son substrat pédologique homogène;  
sa composition floristique hétérogène, déterminant une végétation à physionomie propre;  
la constance dans la composition zoologique hétérogène;  
les interférences biologiques qui se compensent,  
et, enfin, par la composition des séries biocéniques progressives et régressives qui ont contribué à l'installation du bioclimax.

Considérons les causes qui sont à l'origine de l'instabilité de certaines biocénoses.

La climatologie enseigne que les conditions météorologiques varient d'après la situation des différents espaces géographiques; qu'au cours des époques géologiques passées ceux-ci ont connu des fluctuations souvent très importantes dans les déterminants de leur climat, mais aussi que le cycle géographique actuel est caractérisé par un climat relativement instable, dû aux variations dans l'activité solaire interférant avec des changements dans la circulation générale de l'atmosphère (BROOKS, 1949). C'est ainsi, par exemple, que, depuis 1850, la température hivernale s'adoucit progressivement dans le Nord de l'Europe, ce qui n'a pas été sans influencer les limites de l'aire de dispersion de bon nombre d'animaux homéothermes (cfr. SALOMONSEN, 1948; JESPERSEN, 1949). C'est notamment aussi le cas en Afrique tropicale, où, d'après les phytogéographes, le climat tend à devenir plus sec, ce qui se vérifie par l'abaissement du niveau des grands lacs du centre africain (cfr. POLL, 1951) ainsi que par une progression graduelle des groupements forestiers sclérophyles, due à l'accentuation de la sécheresse (DELEVOY & ROBERT, 1935), évolution qui est indiscutablement précipitée par le régime du feu artificiel, par une déforestation inconsidérée (AUBREVILLE, 1949), par l'introduction abusive d'essences qui sont le siège d'une évaporation intense, tels les *Eucalyptus*, par le captage des eaux et le drainage des marais étendus, ainsi que par la destruction progressive des forêts de montagne de la dorsale africaine.

Tout changement dans le bioclimat a sa répercussion sur le niveau de la nappe phréatique et les propriétés pédologiques du substratum, ce qui se traduit par des bouleversements dans les associations botanique et faunistique.

Grâce à sa mobilité, la faune est la première à adapter les limites de son aire de dispersion aux conditions nouvelles, soit en dépérissant là où les conditions écologiques deviennent néfastes, soit en excursionnant vers d'autres habitats qui peuvent la satisfaire temporairement. Ces migrations amèneront invariablement des remaniements dans la structure des habitats visités où le climat changeant a également rompu le bioclimax réel, soit que la faune y cause des destructions affectant la physionomie du couvert végétal, soit qu'elle y introduise un cortège de plantes pionnières exo- et

endozoïques. Avec le temps, ces remaniements biotiques s'amplifieront; la végétation ainsi que la faune sténotope émigreront, ne se maintenant qu'en certains endroits, où les nouvelles conditions climatiques se trouvent sensiblement amorties, soit par la configuration du terrain, soit par le mécanisme de l'autosélection permettant à des écotypes de s'y accommoder progressivement. Les incursions fréquentes d'animaux étrangers dans une biocénose instable occasionnent invariablement des destructions. Elles sont inévitables et indispensables pour précipiter la marche de la transformation naturelle.

Il s'ensuit que chaque paysage où le bioclimax climatique n'est pas encore parvenu au terme de son évolution peut présenter localement soit des refuges, soit des reliques dont les relations génétiques avec la flore et la faune des bioclimax antérieurs sont évidentes.

Dans une région soumise à un climat assez instable et où, par conséquent, aucun bioclimax n'a le temps d'imposer son empreinte, le paysage affecte l'aspect d'une mosaïque de biocénoses, dont chacune peut correspondre à un stade dans l'histoire de l'évolution du climat local. C'est notamment le cas au Parc National de l'Upemba, où, par suite des différences altitudinales assez prononcées, plusieurs formations végétales à physionomie propre et caractérisées par une faune sténotope répondent vraisemblablement à autant de reliques bioclimaciques des périodes géographiques écoulées. On pourrait vérifier cette hypothèse de travail en analysant la composition floristique, mais on pourrait également le faire en s'adressant à n'importe quel groupe faunistique. C'est l'objet du chapitre suivant de montrer que la dispersion des oiseaux peut utilement servir de base à retracer l'histoire des grandes successions biocénotiques au Parc National de l'Upemba. Cette Réserve Intégrale, créée en 1939, n'a probablement jamais subi de remaniements anthropiques considérables; le petit nombre de formations botaniques secondaires et la présence d'un nombre fort limité d'espèces de vertébrés supérieurs adaptés à l'homme le prouvent à suffisance.

#### **ESSAI SUR L'ORIGINE ET L'HISTOIRE DE L'AVIFAUNE DU PARC NATIONAL DE L'UPEMBA**

Des études minutieuses permettent d'affirmer que chaque espèce d'oiseau se distingue d'une autre par ses exigences écologiques particulières, et que les sujets sédentaires, ayant lié leur existence à des formations botaniques bien définies, peuvent être considérés comme des indicateurs précieux dans les études biogéographiques comparatives. Ayant contribué d'une manière effective au développement des biomes et des bioclimax, les oiseaux sédentaires permettent de dépister la présence d'associations bio-

cénoti  
ne co  
dispe  
L'a  
appari  
affecte  
à recl  
reconn  
paléon

Les  
ment  
Penda  
du mi  
du Se  
extrém  
termin  
au mi  
produi  
indépe  
ments  
buées  
est cer  
perturb  
ont lin  
sière ve  
le régim  
ments  
océans  
diquen  
rique,  
locaux  
Par sui  
de l'atr  
bles, e  
période  
sion d  
avec la  
Nord,  
Centre  
lacs éq  
Par co  
la limi