

VI. — PROBLÈMES DU RUWENZORI.

I. DISTRIBUTION DES OTOMYS.

Trois espèces sont représentées dans le Nord-Est du Congo : *O. tropicalis*, *O. denti* et *O. typus*, toutes trois habitent des savanes relativement humides; chacune d'elles pose un problème de répartition.

a) *Otomys tropicalis*.

Le groupe *irroratus-tropicalis* a une répartition assez irrégulière et discontinue. Là où elle est représentée, l'espèce atteint souvent une densité élevée, et il en est de même des deux autres espèces.

Dans le Nord-Est du Congo, *O. tropicalis* est absent des savanes sèches et courtes, ainsi que des régions forestières; on le trouve pourtant dans la forêt de montagne des volcans du Kivu. Il habite les savanes d'altitude du Haut-Ituri et les savanes de Bunia-Irumu, mais manque dans les savanes sèches de la Semliki inférieure. Par comparaison, on peut établir que l'habitat devient défavorable à *O. tropicalis* lorsqu'il commence à convenir à *Tatera*.

Plus au Sud, il manque dans toute la vallée de la Semliki et il est très irrégulier sur la dorsale occidentale; on le retrouve au Sud du lac Édouard, dans les environs de Rutshuru et sur les volcans où il se trouve avec *O. denti*.

En répartition altitudinale, *O. tropicalis* s'accommode aisément des biotopes de haute altitude, puisqu'on le trouve à 3.700 m au moins sur le Kilimandjaro et jusqu'à 3.500 m sur le mont Kenya. Au Congo, il est signalé sur les volcans jusqu'à 2.600 m sur le Sabinyo et le Nyiragongo (FRECHKOP, 1938) et peut-être plus haut encore; dans le Haut-Ituri, nous l'avons capturé partout jusqu'aux lambeaux forestiers qui subsistent au-dessus de 2.200 m. Enfin, *Otomys burtoni* THOMAS, que BOHMANN (1952) rattache à *O. tropicalis*, a été signalé sur le mont Cameroun en zone ouverte de 2.100 à 3.600 m (EISENTRAUT, 1957).

La fragmentation de l'habitat d'*O. tropicalis* suggère une aire ancienne scindée par augmentation de l'aridité; il en est de même pour *O. denti* et *O. typus*, sous des formes plus particulières. Enfin, il est particulièrement remarquable que l'on ne trouve plus d'*O. tropicalis* actuellement sur le Ruwenzori; nous n'en avons obtenu aucun. Pourtant cette espèce devait y être assez commune autrefois : FESTA (1909) signale des captures de Kasiba et Fort Portal; les collections de l'American Museum à New-York



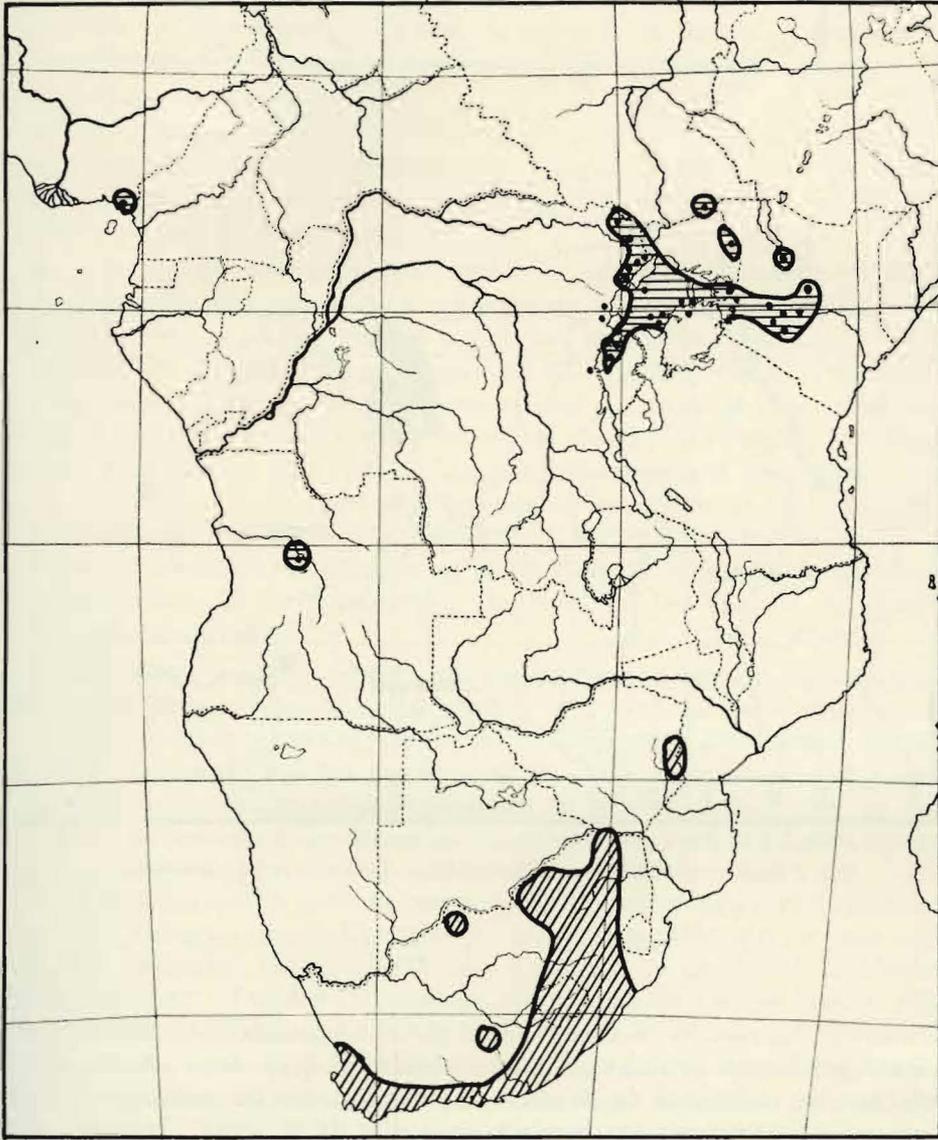


FIG. 5. — Répartition géographique d'*Otomys tropicalis* THOMAS
et d'*Otomys irroratus* BRANTS.

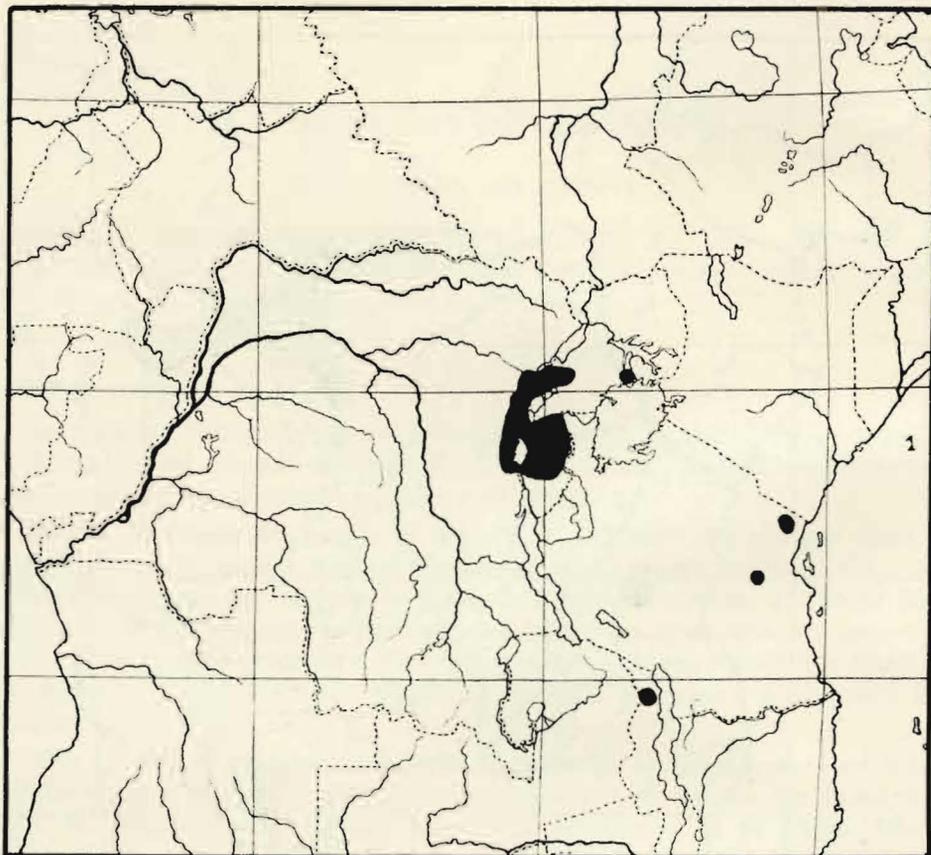


FIG. 6. — Répartition géographique d'*Otomys denti* THOMAS.

conservent les récoltes de CHAPIN (1912) parmi lesquelles on trouve 40 *O. tropicalis* provenant de Kalonge, contre seulement 8 *O. denti*. Au Musée de Chicago, les collections de HELLER, un peu plus récentes (1925), contiennent encore 27 *O. tropicalis* du Ruwenzori, contre 24 *O. denti*. Depuis lors, il semble qu'*O. tropicalis* s'est retiré au profit d'*O. denti*; il se pourrait que ce soit le fait d'avoir inclus le Ruwenzori dans le Parc National Albert qui ait modifié le biotope : en effet, Kalonge était alors un village sur le Ruwenzori, entouré de clairières et de forêts secondaires; depuis lors, le village a disparu et la forêt a tendance à reprendre son aspect naturel, ce qui peut entraîner la disparition d'*O. tropicalis*.

b) **Otomys**

Cet
fragme
moyen
tout fo

O. d
face à
ALLEN
(Entebl

Pas
ombrop
sifs mo
tie infé
1943) e
L'habit
orienta
920 m,
tielleme
trouve s
à l'océa
vers 1.3

L'ab
dare, n
jamais
comme
des sur
possibil
dres. Il
par le S
occident
suite as
chez les
sur le E

Il fa
forêts d
subsiste
ment de
donc le
ces petit
Une fois
rieure d
continui

b) *Otomys denti*.

Cette deuxième espèce a une aire de répartition extrêmement réduite et fragmentée : le Ruwenzori, la dorsale, la vallée de la Semliki supérieure et moyenne (mais non la forêt à *Cynometra*), les volcans et le Ruanda, le tout formant une aire continue.

O. denti a encore été signalé au Nyassaland (plateau de Nyika, 2.250 m) et, face à l'océan Indien, dans l'Usambara et l'Uluguru (1.800 à 1.900 m); enfin, ALLEN et LOVERIDGE (1942) en font encore mention dans la forêt de Mabira (Entebbe) et dans la forêt de Kibale.

Pas plus qu'*O. tropicalis*, cette espèce ne pénètre réellement en forêt ombrophile; elle habite la savane relativement humide qui borde les massifs montagneux boisés; la forêt de montagne, les bambous et enfin la partie inférieure de l'étage afro-alpin jusqu'à 3.370 m sur le Visoke (FRECHKOP, 1943) et jusqu'à 3.850 m sur le Ruwenzori, où elle coexiste avec *O. typus*. L'habitat d'*O. denti* est donc typiquement les montagnes humides du Congo oriental; l'altitude la plus basse à laquelle cette espèce a été capturée est 920 m, à Ishango, lac Édouard. Au Nyassaland, le plateau de Nyika est partiellement couvert de forêts de montagnes à *Podocarpus*, tandis que l'on trouve sur l'Usambara et l'Uluguru de belles forêts de montagne faisant face à l'océan Indien. La forêt de Mabira, au Nord du lac Victoria, est située vers 1.300 m d'altitude.

L'absence d'*O. denti* des autres sommets d'Afrique orientale (Elgon, Aberdare, mont Kenya, Kilimandjaro) semble indiquer que cette espèce n'a jamais dû y exister : comment expliquer sa disparition d'un grand massif comme le Kilimandjaro, par exemple, si *O. denti* a pu se maintenir sur des surfaces aussi réduites que l'Usambara ou le plateau de Nyika, où les possibilités de survivre à des changements climatiques sont infiniment moindres. Il semble donc qu'une connection ait dû exister non par l'Est, mais par le Sud en suivant la série de chaînes de montagnes Ruwenzori, Dorsale occidentale, Rungwa, monts Uzungwe, Uluguru, Usambara, qui forment une suite assez continue. MOREAU (1933) cite d'ailleurs un cas assez semblable chez les Oiseaux : l'espèce *Cercococcyx montanus* que l'on ne trouve que sur le Ruwenzori, l'Uluguru et l'Usambara.

Il faut enfin remarquer qu'*O. denti*, lié à des biotopes assez humides de forêts de montagne et des savanes qui bordent ces dernières, n'aurait pu subsister si ces biotopes avaient disparu. Ces milieux naturels sont actuellement des plus réduits sur l'Usambara, l'Uluguru et le plateau de Nyika : si donc le climat avait été plus aride au cours du Pléistocène qu'actuellement, ces petites forêts relictées auraient disparu, entraînant l'élimination d'*O. denti*. Une fois ces biotopes disparus, le repeuplement lors d'une reformation ultérieure de ces forêts n'aurait pu s'effectuer qu'avec l'établissement d'une continuité forestière entre ces trois montagnes et d'autres points où l'espèce



PARC NATIONAL ALBERT

- O. t. orestes* THOMAS, 1900 : mont Kenya (3.300 à 4.500 m); mont Gargues (2.100 m).
O. t. squalus DOLLMAN, 1915 : Aberdare, mont Kinangdop (3.600 m).
O. t. malleus DOLLMAN, 1915 : lac Olbollosat, Naivasha (2.700 m).
O. t. thomasi OSGOOD, 1910 : Molo, Mau (2.600 m).
O. t. jacksoni THOMAS, 1891 : Elgon (3.600 à 4.300 m).

Abyssinie :

- O. t. typus* HEUGLIN, 1877 : Simen, Shoa; Gombitchu (2.500 m); Sharada, Kaffa (36°26'E; 7°19'N) (1.800 m).
O. t. helleri FRICK, 1914 : Chilalo (39°16'E; 7°54'N) (2.700 m).
O. t. malkensis FRICK, 1914 : Malka, Sidamo (39°24'E; 7° 07'N) (2.100 m).

Congo :

- O. t. dartmouthi* THOMAS, 1906 : Ruwenzori (3.700 à 4.400 m).

La répartition d'*Otomys typus* constitue également un bon exemple d'aire ancienne fragmentée; elle pose un problème qui n'a pas été résolu de manière satisfaisante, problème que l'on trouve d'ailleurs dans d'autres groupes, tels les *Lobelia* géants ou les *Senecio* arborescents chez les végétaux, *Nectarina tacuze* et *N. johnstoni* chez les oiseaux, ou encore chez le rongeur *Tachyoryctes*. Tous sont des reliques vivant aujourd'hui à des altitudes relativement élevées et dont les habitats constituent des îlots séparés par des centaines de kilomètres de régions de basse altitude.

Ce problème comprend deux aspects : le premier est qu'il est certain, en ce qui concerne *O. typus*, que l'habitat ancien de cette espèce a dû être continu et non fragmenté comme il l'est aujourd'hui. On ne peut imaginer, en effet, un transport passif de ce rongeur sur tous les sommets : des graines légères peuvent éventuellement être transportées d'un massif à l'autre par le vent ou les oiseaux; ce passage d'une montagne à l'autre devient hautement improbable lorsqu'il s'agit d'oiseaux tels que *Nectarinia* qui sont très limités écologiquement et ne pourraient vraisemblablement pas franchir les distances séparant les massifs. Cette probabilité devient pratiquement nulle lorsqu'il s'agit d'*O. typus* que l'on ne trouve même pas sur le Ruwenzori dans l'étage immédiatement inférieur à l'étage afro-alpin. On peut donc avancer sans grand risque d'erreur que l'habitat ancien d'*O. typus* a été continu, faute de quoi cette espèce n'aurait pu arriver à habiter tous les sommets d'Afrique orientale et le Ruwenzori.

Le second aspect du problème est que le climat du biotope actuel d'*O. typus* n'a pu exister aux altitudes de 900 à 1.200 m qui séparent les montagnes d'Afrique centrale-orientale; des températures minima-maxima de 0 °C à 10 °C n'ont certainement pas existé à ces altitudes.

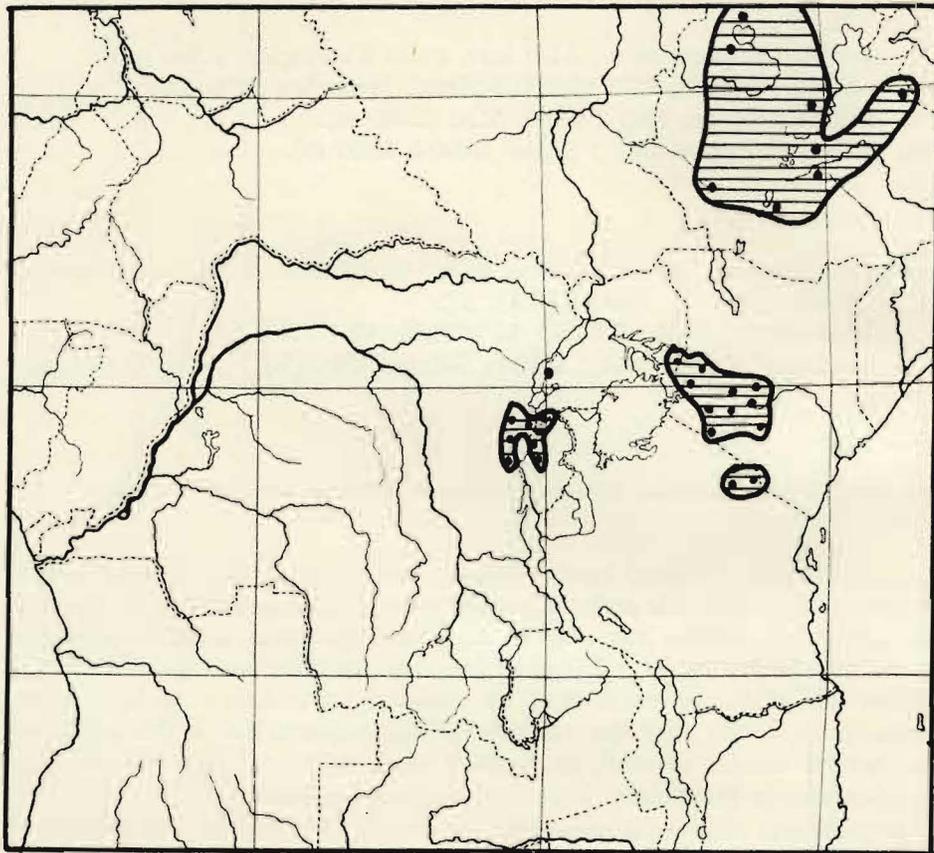


FIG. 8. — Répartition géographique de *Tachyoryctes* RÜPPELL.

On se trouve ainsi devant une contradiction apparente : d'une part, l'habitat ancien d'*Otomys typus* a été continu, seule justification possible de l'habitat actuel et, d'autre part, il est certain que le climat prévalant dans cette aire continue n'a pu être celui dans lequel vit aujourd'hui *O. typus*. Ce problème a déjà été souligné par MOREAU (1952) pour les oiseaux : « la mise en communication entre elles des régions des landes (au-dessus de la limite des arbres) aurait nécessité une telle modification climatique que l'hypothèse d'une distribution au hasard semble préférable, bien que présentant des difficultés ». Ces difficultés sont d'ailleurs telles pour *Otomys typus* qu'une distribution par le hasard nous paraît devoir être rejetée.

Il ne
autrefois
aujourd'hui
cette espèce
sus de
admettre
à *O. typus*
séparant
qu'actuelle
moins fr
forêt de
sèches é

Il se
et adme
d'*O. typus*
tude. Un
Abyssini
2.500 m,
à pu per
Sud, de
orientale
voie co
MOREAU
et sépare
toutefois
geur d'A
nection,

Par l
se réfugi
de mon
a été plu
gothermi

La pé
pour la r
ceux-ci s
ment an
Pléistocè
des spéc
et prove
9.555') e
sur le R

Le ro
typus, b

Il ne reste donc que la seule possibilité d'admettre qu'*O. typus* vivait autrefois dans un climat différent de celui dans lequel on le trouve aujourd'hui. Le problème n'en est d'ailleurs pas simplifié pour autant, car cette espèce vit aujourd'hui dans l'étage alpin du Ruwenzori, donc au-dessus de la forêt de montagne et des bruyères arborescentes; si l'on peut admettre que les savanes inférieures ont pu fournir un habitat convenant à *O. typus* lors d'une période plus humide, par contre la forêt de montagne séparant les deux biotopes devait à ce moment être plus importante encore qu'actuellement et par conséquent former une barrière écologique encore moins franchissable. Une période plus sèche a pu réduire l'importance de la forêt de montagne, mais alors les savanes inférieures devaient être plus sèches également et ne pouvaient convenir à *O. typus*.

Il semble donc que l'on doive aborder le problème dans l'autre sens et admettre que les populations formant la souche des races actuelles d'*O. typus* habitaient primitivement des savanes de basse et moyenne altitude. Un argument vient étayer cette hypothèse : il semble bien qu'en Abyssinie, *O. typus* habite en dessous de la forêt de montagne (1.800 à 2.500 m, la forêt ne commençant que vers 2.600 m). Une période plus humide a pu permettre aux populations d'Abyssinie d'étendre leur habitat vers le Sud, de gagner le mont Kenya, l'Elgon et les autres montagnes d'Afrique orientale et d'atteindre finalement le Ruwenzori (éventuellement par la voie contournée Elgon-Karamoja-Imatong-Haut-Ituri-Ruwenzori). Selon MOREAU (1952), l'aride de Somalie qui s'étend jusqu'au-delà du lac Rodolphe et sépare l'Abyssinie du Kenya, a toujours eu son caractère désertique actuel; toutefois la présence sur le mont Kenya et sur l'Aberdare d'un autre rongeur d'Abyssinie, *Lophiomys*, est un autre argument en faveur d'une connexion, même brève entre l'Abyssinie et les montagnes d'Afrique orientale.

Par la suite, le retour à l'aridité a mis *O. typus* en difficulté et il a dû se réfugier dans les landes de haute altitude, en traversant la forêt de montagne, ce qui n'est pas absolument invraisemblable si cette forêt a été plus réduite qu'actuellement; en outre, *O. typus* a dû s'adapter à l'oligothermie de l'étage afro-alpin.

La période d'extension maximale d'*O. typus* n'a pas dû être très récente pour la raison que l'on trouverait alors cette espèce sur les volcans du Kivu : ceux-ci sont situés à peu de distance du Ruwenzori et présentent un étage analogue de la végétation, mais ils sont d'élévation récente (fin du Pléistocène). Il est intéressant de mentionner que HATT (1940a) a déterminé des spécimens de l'expédition Rockefeller-Murphy comme *O. dartmouthi* et provenant des chaînes au Nord-Ouest du lac Tanganyka (Kandashomwe, 9.555') et des Marungu (Kelendive, 6.150'), soit beaucoup moins haut que sur le Ruwenzori.

Le rongeur *Tachyoryctes* constitue un cas très voisin de celui d'*Otomys typus*, bien qu'il vive à moins haute altitude que ce dernier.

2. ENDÉMISME.

La région montagneuse du Nord-Est du Congo et la forêt de l'Ituri constituent une zone d'endémisme marqué : une douzaine d'espèces de mammifères sont propres à cette région, dont huit rongeurs;

Cercopithecus hamlyni.
Osbornictis piscivora.
Micropotamogale ruwenzorii.
Tamiscus alexandri.
Tamiscus emini.
Aethosciurus ruwenzorii.

Funisciurus carruthersi.
Lophuromys woosnami.
Thamnomys venustus.
Leggada bufo.
Delanymys brooksi.
Rhinolophus ruwenzorii.

On peut également y ajouter quelques espèces qui débordent des limites de l'Ituri et des montagnes mais qui paraissent néanmoins centrées sur ces régions : *Okapia johnstoni*, *Genetta victoriae*, et peut-être aussi *Chrysochloris stuhlmanni* et d'autres insectivores. Cet endémisme est important puisqu'il atteint, chez les rongeurs, 15 % des espèces de la région. Il est remarquable que toutes les espèces endémiques sont forestières. Certaines d'entre elles ont un habitat discontinu de forêt de montagne : *Lophuromys woosnami*, *Aethosciurus ruwenzorii*, *Funisciurus carruthersi*, *Thamnomys venustus*.

Répartition des espèces endémiques par biotope.

1 = forêt ombrophile sempervirente; 2 = forêt à *Cynometra*; 3 = dorsale occidentale; 4 = Ruwenzori; 5 = volcans; 6 = Haut-Ituri.

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Osbornictis piscivora</i> | × | — | — | — | — | — |
| <i>Tamiscus alexandri</i> | × | × | — | — | — | — |
| <i>Cercopithecus hamlyni</i> | × | × | × | — | × | — |
| <i>Tamiscus emini</i> | × | × | × | × | × | × |
| <i>Leggada bufo</i> | × | × | × | × | × | × |
| <i>Aethosciurus ruwenzorii</i> | — | — | × | × | × | × |
| <i>Thamnomys venustus</i> | — | — | ? | × | × | × |
| <i>Funisciurus carruthersi</i> | — | — | × | × | × | — |
| <i>Lophuromys woosnami</i> | — | — | × | × | × | — |
| <i>Micropotamogale ruwenzorii</i> | — | — | × | × | — | — |
| <i>Rhinolophus ruwenzorii</i> | — | — | × | × | — | — |
| <i>Delanymys brooksi</i> | — | — | × | — | × | — |

Pa
 temen
 de mo
 décrite
Leg
 dans l
 dare,
 espèce
 de bas
 L'ea
 n'au
 du Ha
 sines. I
 lisées n
 déterm
 roun n
 endémi
 L'écolo
 ici de b
 dans un
 s'agit d
 (guinée
 un fact
 sance p
 Khorass
 de la re
 (Inde).

La g
 les envi
 zori par
 aux sav
 et dispa
 Le lo
 du Parc
 mètres p
nix recl
 Plus
 néens de
 s'étendr
 A l'E
 subsiste
 se situe

Parmi les rongeurs, *Aethosciurus*, *Funisciurus* et *Lophuromys* sont strictement liés à la forêt de montagne; *Thamnomys* a été trouvé aussi en forêt de montagne et en outre dans la forêt ombrophile de l'Uele, d'où a été décrite la race *T. venustus schoutedeni* HATT, 1934.

Leggada bufo et *Tamiscus emini* sont plutôt montagnards et ont débordé dans la forêt de l'Ituri; *L. bufo* paraît exister aussi dans la chaîne d'Aberdare, Kenya (spécimen au Musée de Tervuren) et serait alors plutôt une espèce relictive. *Tamiscus alexandri* est un habitant des forêts ombrophiles de basse altitude dans l'Ituri, la Semliki et le Maniema.

L'endémisme ne concerne donc pas ici uniquement le Ruwenzori lequel n'a aucune espèce particulière, mais intéresse toute la région de la dorsale, du Haut-Ituri, des volcans, du Ruwenzori et des forêts ombrophiles voisines. Le mécanisme qui conduit à la formation d'espèces nouvelles et localisées n'est pas connu; il semble que l'isolement ne soit pas le facteur déterminant et qu'il ne fasse que faciliter le processus; ni le mont Cameroun ni les montagnes d'Afrique orientale ne possèdent de mammifères endémiques (sauf peut-être *Paraxerus byatti*, Kilimandjaro-Nyassaland). L'écologie locale ne paraît pas davantage un facteur décisif puisqu'il s'agit ici de biotopes variés. Tout ce que l'on peut souligner est que l'on se trouve dans une région forestière située en bordure de la savane et aussi qu'il s'agit d'une région située aux confins de deux grands domaines botaniques (guinéen et soudano-zambézien). Peut-être existe-t-il dans cette localisation un facteur inductif; dans une autre région dont nous avons une connaissance personnelle, l'Iran, les centres d'endémisme sont le Kurdistan et le Khorassan, régions relativement peu isolées, mais situées l'une en bordure de la région méditerranéenne et l'autre à la limite de la région orientale (Inde).

3. LIMITES ORIENTALES DES ESPÈCES FORESTIÈRES.

La grande forêt ombrophile guinéenne trouve sa limite orientale dans les environs de Beni et d'Irumu, avec une avancée jusqu'au pied du Ruwenzori par la vallée de la Semliki. Elle se heurte partout de façon assez brusque aux savanes, laissant subsister quelques galeries qui se réduisent rapidement et disparaissent lorsqu'on s'éloigne quelque peu de la forêt.

Le long de la Semliki inférieure, la forêt s'arrête brusquement à la sortie du Parc National Albert; elle est prolongée sur quelques dizaines de kilomètres par une galerie peu large d'*Acacia mildbraedii* et de palmiers *Phoenix reclinata*, puis par une savane pauvre à *Borassus*.

Plus à l'Est, en Uganda, subsistent quelques lambeaux forestiers guinéens de faible étendue, derniers vestiges de la forêt ombrophile qui devait s'étendre en Uganda durant les périodes pluviales quaternaires.

A l'Est du Ruwenzori, on trouve la forêt de Kibale; à l'Est du lac Albert subsistent les forêts de Budongo et de Bugoma; au Nord du lac Victoria se situe la forêt de Mabira et, à l'Ouest du même lac, la forêt de Bukoba.



FIG. 9. — Régions forestières d'Afrique tropicale (forêts de basse altitude et forêt de montagne).

P
forêt
celle
forêt
de l'
D
tiqu
serai
rieur
tinu
res a
auro
forêt
dans

E
appr
forêt

- 1 = F
- 2 = F
- 3 = F
- 4 = F
- 5 = F
- 6 = F
- 7 = F

Deo
Stoc
Anc
Oka
Cep
Hyl
Hye
Ma
Idi
Gor
Cer
Cer
Anc
Fun
Gen

Plus à l'Est encore se trouve la forêt de montagne de l'Elgon, puis les forêts de Kakamega, Aberdare, Mau et celle du mont Kenya; certaines de celles-ci sont des forêts de basse altitude. Plus loin encore se situent les forêts du Kilimandjaro, du mont Meru et enfin les forêts de basse altitude de l'Usambara et de la Basse-Tana, sur la côte de l'océan Indien.

De la Semliki à l'océan Indien subsistent ainsi des îlots forestiers authentiques, encore relativement mal connus et dont la prospection zoologique serait d'un grand intérêt. Si la grande forêt qui couvre actuellement l'intérieur du Congo s'est avancée jusqu'à couvrir de façon plus ou moins continue l'Afrique orientale jusqu'à l'océan Indien, certaines espèces forestières auront suivi la progression des forêts et, après le retrait de celles-ci, auront pu subsister dans les forêts relictées, à condition toutefois que ces forêts n'aient pas disparu complètement à un moment ou l'autre puisque, dans ces conditions, le repeuplement animal n'aurait plus été possible.

En dépit du peu de données disponibles, on peut déjà se faire une idée approximative de la répartition actuelle des espèces forestières dans ces forêts relictées; cette répartition se présente comme suit :

- | | |
|---------------------------------------|-------------------------------------|
| 1 = Forêt ombrophile sempervirente. | 8 = Forêt de Mabira. |
| 2 = Forêt de la Semliki, rive gauche. | 9 = Mont Elgon. |
| 3 = Forêt de la Semliki, rive droite. | 10 = Forêt de Kakamega, Aberdare. |
| 4 = Ruwenzori, au-dessus de 1.700 m. | 11 = Mont Kenya. |
| 5 = Forêts des volcans. | 12 = Kilimandjaro. |
| 6 = Forêts de Budongo et Bugoma. | 13 = Uluguru, Usambara, Basse-Tana. |
| 7 = Forêt de Kibale. | |

| Espèces | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |
|--|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|
| <i>Deomys ferrugineus</i> | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Stochomys longicaudatus</i> | × | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Anomalurus beecrofti</i> | × | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Okapia johnstoni</i> | × | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Cephalophus dorsalis</i> | × | × | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Hylarnus batesi</i> | × | × | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Hyemoschus aquaticus</i> | × | × | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Malacomys longipes</i> | × | × | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Idiurus zenkeri</i> | × | × | × | ? | ? | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Gorilla gorilla</i> | × | — | — | — | × | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Cercopithecus hamlyni</i> | × | × | — | — | × | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Cercopithecus lhoesti</i> | × | × | × | × | × | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Anomalurus pusillus</i> | × | × | × | × | × | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Funisciurus pyrrhopus</i> | × | × | × | × | × | ? | × | — | — | — | — | — | — |
| <i>Genetta victoriae</i> | × | ? | — | — | — | ? | ? | × | — | — | — | — | — |

| Espèces | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|
| <i>Tamiscus alexandri</i> | × | × | × | — | — | × | ? | × | — | — | — | — | — |
| <i>Hybomys univittatus</i> | × | × | × | × | × | — | — | ? | — | — | — | — | — |
| <i>Cercocebus albigena</i> | × | × | × | × | × | × | × | × | — | — | — | — | — |
| <i>Tamiscus emini</i> | × | × | × | × | × | ? | ? | × | — | — | — | — | — |
| <i>Genetta servalina</i> | × | × | × | — | — | ? | ? | ? | × | × | — | — | — |
| <i>Cercopithecus neglectus</i> | × | × | × | × | — | × | — | — | × | ? | — | — | — |
| <i>Cercopithecus mona</i> | × | × | × | — | — | × | — | × | × | ? | — | — | — |
| <i>Altherurus africanus</i> | × | × | × | × | × | × | × | × | × | × | ? | — | — |
| <i>Protoxerus stangeri</i> | × | × | × | × | × | × | × | × | × | × | × | — | — |
| <i>Boocercus eurycerus</i> | × | × | × | — | ? | ? | ? | ? | — | × | × | — | — |
| <i>Perodicticus potto</i> | × | × | × | × | × | × | × | × | × | × | × | — | — |
| <i>Cephalophus nigrifrons</i> | × | × | × | × | × | × | ? | × | × | × | × | — | — |
| <i>Cercopithecus ascanius</i> | × | × | × | × | × | × | × | × | × | × | × | — | — |
| <i>Hylochoerus meinertzhageni</i> | × | × | × | × | ? | — | ? | ? | × | × | × | ? | — |
| <i>Anomalurus jacksoni</i> | × | × | × | × | × | ? | ? | ? | × | × | × | ? | × |
| <i>Cercocebus galeritus</i> | × | × | × | × | — | ? | ? | ? | ? | × | × | × | × |
| <i>Galago demidovi</i> | × | × | × | — | — | × | — | — | — | — | — | — | × |
| <i>Pan troglodytes</i> | × | × | × | × | × | × | — | + | + | + | — | — | — |

+ = jusque vers 1.800 ?

Si l'on prend pour base de comparaison le nombre d'espèces de la forêt ombrophile sempervirente de l'Ituri, on obtient les valeurs relatives suivantes :

| | |
|---|-----|
| Forêt ombrophile sempervirente de l'Ituri | 100 |
| Forêt de la Semliki, rive gauche | 87 |
| Forêt de la Semliki, rive droite | 78 |
| Forêt du Ruwenzori | 48 |
| Forêt des volcans | 45 |
| Forêt de Budongo et de Bugoma | 33 |
| Forêt de Kibale | 18 |
| Forêt de Mabira | 30 |
| Forêt de l'Elgon | 30 |
| Forêt de Kakamega, Aberdare et Mau | 30 |
| Forêt du mont Kenya | 24 |
| Forêt du Kilimandjaro | 3 |
| Forêt de l'Usambara et de la basse Tana | 9 |

D'Ouest en Est, on observe une diminution assez régulière du nombre des espèces de la forêt ombrophile de l'Ituri; une certaine régularité pourrait peut-être indiquer que les contacts forestiers ont été de peu de durée,

avec l'
teindr
d'espè
indiqu
denses

Da
l'Est s
en for
demid
les arb
ver da
sion d
ment
moins

Il s
de Rh
du mè
foresti
que le
et hur
ces ga
former

Nou
phile
guinée
néenne
que l'e
l'Oues
encore
donc a
telles
aquati
Deomy
matura

Il o
guinée
On di
ques (g
il sera
du Ga
pourra
« guin
par l'e
depuis

avec la conséquence que toutes les espèces n'auraient pas eu le temps d'atteindre les parties les plus orientales. D'autre part, la présence au Kenya d'espèces aussi strictement forestières que *Boocercus eurycerus*, par exemple, indique une continuité de forêts, puisque cette espèce n'habite que les forêts denses et les galeries larges.

Dans la liste ci-dessus, les espèces qui s'aventurent le plus loin vers l'Est sont dans l'ensemble des espèces que l'on peut trouver non seulement en forêt pure, mais aussi dans une mosaïque de forêts et savanes; *Galago demidovi*, par exemple, est fréquent dans les petits bois isolés, pourvu que les arbres ne soient pas trop distants les uns des autres, et on peut le trouver dans des bois distants de plus d'un kilomètre du bois suivant. L'extension de l'aire de dispersion de cette espèce ne requiert donc pas nécessairement une forêt continue, mais il est indispensable pourtant qu'il y ait au moins une mosaïque forêt-savane.

Il serait intéressant de prospecter également les forêts relictuelles du Katanga, de Rhodésie du Nord et d'Angola, où se posent sans doute des problèmes du même ordre. Au Nord de la grande forêt, il semble y avoir peu d'îlots forestiers; dans le Parc National de la Garamba, VERSCHUREN (1958) signale que le Chimpanzé, *Pan troglodytes*, habite encore les grandes galeries denses et humides autour des sources et le long du cours supérieur des rivières; ces galeries se dégradent rapidement vers l'aval et les massifs forestiers forment ainsi des îlots complètement isolés par des zones de savane.

Nous avons pris pour base de comparaison les espèces de la forêt ombrophile de l'Ituri; ces espèces appartiennent bien à la faune de la région guinéenne, mais il faut cependant se garder de considérer la forêt « guinéenne » comme une sylve uniforme. Un certain nombre de mammifères que l'on trouve dans l'Ituri ont leur aire de répartition interrompue vers l'Ouest, dans la région de l'Ubangui, et on ne les retrouve que plus à l'Ouest, encore, dans les forêts du Gabon et du Sud du Cameroun; ces espèces ont donc actuellement une aire de distribution constituée de deux îlots séparés; telles sont par exemple : *Cercopithecus lhoesti*, *C. talapoin*, *Hyemoschus aquaticus*, *Cephalophus leucogaster*, *Hylarnus batesi*, *Crossarchus alexandri*, *Deomys ferrugineus*, *Stochomys longicaudatus*, *Aethosciurus poensis*, *Anomalurus pusillus* et *Idiurus zenkeri*.

Il convient de faire ici quelques remarques sur la faune de la région guinéenne forestière (le terme de « guinéen » étant assez mal approprié). On divise généralement cette région forestière en trois domaines botaniques (guinéen, gabonais et congolais). Pour ce qui concerne les mammifères, il serait préférable de définir un domaine de Guinée-Liberia, un domaine du Gabon-Cameroun et un domaine de l'Ituri-Maniema dans lequel on pourrait inclure les forêts relictuelles orientales qui sont peuplées d'éléments « guinéens » et non orientaux. Un domaine de l'Ituri-Maniema se justifie par l'extrême pauvreté de la faune de mammifères au Sud du fleuve Congo, depuis la boucle du fleuve jusqu'à la Sankuru.

Si l'on met en tableau la façon dont se répartissent les mammifères forestiers dans les différents domaines et notamment les espèces que l'on trouve dans plusieurs domaines, on obtient ce qui suit :

| | Nombre total d'espèces | Endémiques | Espèces présentes dans plusieurs blocs | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------------------------|------------------------|------------|--|----|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|---|
| | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | |
| Forêts de Guinée — Liberia ... | 44 = 52 % | 9 | × | × | — | × | — | × | × | — | — | × | — | — | — | — | — |
| Forêts du Gabon — Cameroun .. | 58 = 69 % | 9 | × | × | × | × | × | × | × | × | × | × | — | — | — | — | — |
| Forêts du Congo (Sud du fleuve) | 41 = 48 % | 2 | × | × | × | × | × | — | — | × | — | × | — | × | — | × | × |
| Forêts de l'Ituri — Maniema ... | 59 = 70 % | 7 | × | × | × | — | × | × | — | — | × | — | × | — | × | × | × |
| Forêts relictées orientales | 26 = 30 % | 0 | × | — | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × | — |
| Nombre d'espèces | 84 = 100 % | 27 | 16 | 12 | 5 | 0 | 3 | 3 | 2 | 1 | 7 | 1 | 5 | 1 | | | |

Diverses constatations ressortent de ce tableau :

a) Le nombre d'espèces présentes est élevé dans les forêts du Gabon et de l'Ituri-Maniema; il est moindre dans les forêts de Guinée-Liberia et faible dans la forêt congolaise au Sud du fleuve; on peut en déduire l'existence de deux blocs principaux et anciens, qui n'ont sans doute pas toujours été en contact (Gabon et Ituri), et d'un troisième bloc forestier, peut-être aussi ancien mais toujours plus isolé (Guinée-Liberia), ce qui explique l'absence de beaucoup d'espèces dans ce bloc. Enfin, la forêt congolaise au Sud du fleuve serait plus récente, d'où le nombre peu élevé d'espèces qui l'ont colonisé.

b) L'endémisme forestier est considérable dans les différents blocs puisque 32 % du total des espèces forestières sont très localisées; cet endémisme est important dans les forêts de Guinée-Liberia (20 %), ce qui confirme l'isolement assez grand de ce domaine forestier; il est encore élevé au Gabon (13 %) et dans l'Ituri (15 %), tandis qu'il est minime dans les forêts congolaises au Sud du fleuve, avec deux espèces seulement (*Allenopithecus nigro-iridis* et *Pan paniscus*, deux Primates), soit 5 % de la faune présente, laquelle est elle-même déjà très pauvre. L'endémisme est nul dans les forêts relictées orientales, si l'on considère *Paraxerus byatti* du Kilimandjaro comme une intrusion d'une espèce du Nyassaland, et *Lophiomys ibeanus* de l'Aberdare-Kenya comme venu d'Abyssinie.

c) Les espèces représentées dans les forêts relictées orientales sont en majorité (14/22) des espèces que l'on retrouve dans les trois blocs de Guinée, Gabon, Ituri, et non pas principalement des espèces de l'Ituri. Ceci signifie

peut-être que ces forêts orientales n'ont pas dû former un bloc uniforme avec la forêt de l'Ituri, avec la conséquence que seules les espèces présentant les facultés d'adaptation les plus grandes (et donc celles que l'on trouvera dans les trois blocs forestiers) auront pu occuper ces forêts.

En conclusion, les trois blocs forestiers de Guinée-Liberia, du Gabon-Cameroun et de l'Ituri-Maniema ont leur individualité propre avec 30 % seulement des espèces communes aux trois blocs et un endémisme élevé dans chacun de ces blocs. La forêt congolaise au Sud du fleuve est pauvre en espèces comme en endémisme, indice probable de son peu d'ancienneté; enfin les formations forestières orientales ont été colonisées à partir de l'Ouest, principalement par des espèces à grandes possibilités d'adaptation et on n'y trouve aucun endémisme, ce que l'on peut interpréter comme un indice du peu de durée de ces forêts, sans doute quaternaires.

Comme l'a souligné MOREAU pour les oiseaux, il y a une grande différence entre les mammifères de la savane et ceux de la forêt (primaire ou secondaire) et il est probable que les forêts centrafricaines subsistent depuis longtemps sans apport extérieur. A ce sujet, l'importance des échanges qui ont pu avoir lieu entre l'Afrique et l'Asie a sans doute été exagérée par LÖNNBERG (1929). Il est certain que la plupart des familles de mammifères sont communes aux deux continents, mais au niveau inférieur, bien peu de genres sont communs à l'Asie et à l'Afrique et la plupart sont savaniques. Les genres *Manis* et *Atherurus* sont assez forestiers en Afrique, mais seul *Atherurus* est forestier en Asie; chez les *Muridae*, groupe d'évolution récente, on compte 34 genres asiatiques et 32 genres africains, tandis que 3 seulement sont communs à l'Inde et à l'Afrique tropicale (*Acomys*, *Leggada*, *Tatera*) et tous trois sont savaniques; on pourrait encore y inclure le genre *Rattus*.

Il est donc probable que la forêt d'Afrique centrale-occidentale est complètement isolée depuis l'Oligocène-Miocène et qu'elle n'a eu aucun contact ni échange avec d'autres groupes forestiers depuis cette époque, sauf, sous forme d'échanges réduits, avec les groupes forestiers d'Abyssinie. Les échanges mio-pliocènes entre l'Afrique et l'Asie ne concernent que les espèces savaniques et il faudrait sans doute remonter à l'Oligocène pour retrouver l'origine commune des groupes forestiers (Pongidae, Cercopithecidae, Lorissidae, Sciuridae) que l'on trouve sur les deux continents; l'absence en Asie des Potamogalidae, Anomaluridae, Céphalophes, etc., est un autre argument en ce sens; l'évolution forestière des Céphalophes est sans doute ancienne et l'adaptation de deux espèces de ce groupe à des formations boisées en marge de la forêt est plus récente (*Cephalophus rufilatus* et *Sylvicapra*). Quant aux groupes savaniques, il est probable que les échanges entre les deux continents se sont poursuivis jusqu'à l'ouverture du détroit de Bab-el-Mandeb, au cours du Pliocène : on trouve de part et d'autre de ce détroit quelques espèces (*Acomys cahirinus*, *Arvicanthis abyssinicus*, *Gerbillus nanus*, *Mellivora capensis*, *Genetta genetta*, *Ichneumia albicauda*, *Felis margarita*,

Procavia capensis, *Papio hamadryas*), tandis que par contre d'autres espèces sont localisées en Érythrée-Somalie et ne se retrouvent pas en Arabie (cfr *Pectinator*, *Microdillus*, *Hystrix cristata*, *Lophiomys*, etc.). Une réserve s'impose pour le groupe des *Muridae* qui semble être arrivé tardivement en Afrique, probablement au cours du Pliocène : on ne connaît pas de *Muridae* antérieurs au Pléistocène en Afrique centrale et leur nombre est encore bien limité dans les grottes à Australopithèques (cfr HOPWOOD, 1954; LAVOCAT, 1956; DE GRAAFF, 1960). Il est clair, dans ce cas, que l'adaptation forestière des *Muridae* africains actuels est récente et a dû s'effectuer à partir de genres savanicoles.

En conclusion de cet examen rapide de la faune forestière, il ressort que la forêt d'Afrique centrale-occidentale constitue une unité fort ancienne habitée par une faune propre; cette forêt est subdivisée en trois blocs plus ou moins soudés suivant les périodes et dont le bloc de Guinée-Liberia a toujours été le plus isolé. La forêt congolaise au Sud du fleuve n'est guère individualisée et est sans doute plus récente. Enfin, la faune des forêts reliées orientales paraît dériver entièrement de celle des autres blocs forestiers; on peut faire intervenir ici d'autres arguments également : selon LEAKEY (1958), *Hylochoerus meinertzhageni* n'est trouvé à l'état fossile dans l'Est Africain qu'à partir du Pléistocène supérieur; par contre, *Galago demidovi* pourrait avoir évolué sur place à partir de *Progalago minor* LE GROS et THOMAS, 1952, que l'on trouve dans le Miocène supérieur du Kenya à Songhor, en milieu sans doute assez boisé, et à Rusinga où la faune fossile paraît être celle d'une savane arborée (cfr WITHWORTH, 1953, 1958).

Nous ne rejoignons pas pour les mammifères les conclusions de MOREAU (1952) sur l'individualité des forêts orientales : chez les oiseaux, les forêts de basse altitude sont peuplées de 50 espèces de Passereaux dont 18 seulement existent dans les forêts occidentales; chez les mammifères, il n'y a aucune espèce différente.

5. MAMMIFÈRES FOSSILES DE LA SEMLIKI.

Plusieurs gisements contenant des mammifères fossiles sont situés dans la vallée de la Semliki et dans les environs immédiats des lacs Albert et Édouard :

a) les gisements de Kaiso, lac Albert, Uganda : Pléistocène inférieur (cfr HOPWOOD, 1926);

b) les gisements d'Ishango à la sortie de la Semliki du lac Édouard, et de la Semliki supérieure : Pléistocène inférieur, moyen et supérieur (cfr DE HEINZELIN DE BRAUCOURT, 1955, 1957; MISONNE, 1952; HOPWOOD et MISONNE, 1959);

c) les
rieure, e
miocènes

Très
(*Hystrix*,
que les r
dans un

plupart p
il ne sem
des gisen
de cette
peut se fa

Bien
savanicol
Holocène)
humide q
de *Cepha*
lément à
jusqu'à 2

a) la r
la forêt n

b) la
à plus d'
ramené le
et les aur

La sav
ment vers
breux *Bo*
s'avancit
point étai

Si peu
de la Sen
sion qui a
la forêt de
contact a
plus large
de certain

c) les gisements de la vallée de la Sinda, affluent de la Semliki inférieure, explorés récemment et dont le matériel est en cours d'étude : niveaux miocènes, plio-pléistocènes.

Très peu de rongeurs ont été trouvés jusqu'à présent dans ces fouilles (*Hystrix*, *Thryonomys swinderianus*), ce qui est d'autant plus regrettable que les rongeurs constituent en général de bons fossiles de niveau et vivent dans un biotope précis. Les autres mammifères sont représentés pour la

plupart par des espèces de savane, tant à Kaiso qu'à Ishango et à la Sinda; il ne semble pas que l'on ait jusqu'à présent découvert en Afrique tropicale des gisements contenant une faune typiquement forestière; le comblement de cette lacune permettrait d'éclaircir considérablement les idées que l'on peut se faire des changements climatiques durant les périodes pluviales.

Bien que la faune des différents niveaux d'Ishango soit typiquement savanicole, celle de la terrasse d'Ishango (Pléistocène supérieur — début Holocène) est une faune composée d'espèces d'une savane légèrement plus humide que la savane actuelle; la présence en assez grand nombre de restes de *Cephalophus* suggère la proximité de la forêt; cette forêt se situe actuellement à 70 km au Nord d'Ishango et on peut penser qu'elle avançait alors jusqu'à 20 ou 30 km du lac Édouard et ce pour deux raisons :

a) la majorité des fossiles sont constitués de restes d'espèces de savane : la forêt n'avancait donc pas jusqu'au bord du lac;

b) la présence de Céphalophes indique que la forêt ne devait pas se situer à plus d'une journée de marche, car les chasseurs d'Ishango n'auraient pas ramené les bêtes tuées si la forêt avait été à plus de deux journées de marche et les auraient consommées sur place.

La savane actuelle d'Ishango est aride et on passe ensuite assez rapidement vers le Nord à une savane à *Acacia*, puis à une savane avec de nombreux *Borassus* et enfin à la forêt ombrophile semi-décidue; si la forêt s'avancait jusqu'à 30 km d'Ishango, on peut estimer que les environs de ce point étaient couverts d'une savane à *Borassus*.

Si peu importants soient-ils, ces faits tendent à montrer que la forêt de la Semliki a subi, au moins à la fin du Pléistocène, une légère extension qui a dû élargir la zone de contact, actuellement large de 30 km, entre la forêt de montagne du Ruwenzori et la forêt ombrophile, et cette zone de contact a pu atteindre 60 km. L'existence d'une telle zone, qui a pu être plus large encore à d'autres moments, rend encore plus énigmatique l'absence de certaines espèces sur le Ruwenzori, comme le Gorille par exemple.