

**ÉCOLOGIE DES CÉPHALOPHES D'AFRIQUE  
CENTRALE : RYTHMES D'ACTIVITÉ ET RÔLE  
DANS LA DISPERSION DES GRAINES**



**Fructueux G. A. HOUNGBEGNON**



COMMUNAUTÉ FRANÇAISE DE BELGIQUE  
UNIVERSITÉ DE LIÈGE – GEMBLoux AGRO-BIO TECH

**ÉCOLOGIE DES CÉPHALOPHES D'AFRIQUE CENTRALE :  
RYTHMES D'ACTIVITÉ ET RÔLE DANS LA DISPERSION  
DES GRAINES**

Fructueux G. A. HOUNGBEGNON

Dissertation originale présentée en vue de l'obtention du grade de docteur en  
sciences agronomiques et ingénierie biologique

Promoteurs : Pr Jean-Louis DOUCET, Pr Bonaventure SONKE

Année civile : 2022

## Copyright

Cette œuvre est sous licence Creative Commons. Vous êtes libre de reproduire, de modifier, de distribuer et de communiquer cette création au public selon les conditions suivantes :

- Paternité (BY) : vous devez citer le nom de l'auteur original de la manière indiquée par l'auteur de l'œuvre ou le titulaire des droits qui vous confère cette autorisation (mais pas d'une manière qui suggérerait qu'ils vous soutiennent ou approuvent votre utilisation de l'œuvre);
- Pas d'utilisation commerciale (NC) : vous n'avez pas le droit d'utiliser cette création à des fins commerciales;
- Partage des conditions initiales à l'identique (SA) : si vous modifiez, transformez ou adaptez cette création, vous n'avez le droit de distribuer la création qui en résulte que sous un contrat identique à celui-ci. À chaque réutilisation ou distribution de cette création, vous devez faire apparaître clairement au public les conditions contractuelles de sa mise à disposition. Chacune de ces conditions peut être levée si vous obtenez l'autorisation du titulaire des droits sur cette œuvre. Rien dans ce contrat ne diminue ou ne restreint le droit moral de l'auteur.



A mon père Houngbégnon Raphaël, ma mère Amoussou Françoise, mon frère Pius  
et ma sœur Olivia

Les céphalophes sont des espèces de bovidés endémiques des forêts d'Afrique. Ils sont principalement frugivores et constituent une biomasse très importante des écosystèmes forestiers. A ce titre, les populations de céphalophes régressent à la suite d'une pression croissante de la chasse et du braconnage. Etant discrets et farouches, leur écologie en forêt naturelle est peu connue et leur rôle dans la régénération des forêts n'a quasi jamais été abordé. En conséquence, la présente thèse vise à apporter de données originales sur l'écologie des populations de céphalophes (genres *Cephalophus* et *Philantomba*) des forêts denses humides d'Afrique centrale. Plus spécifiquement, elle ambitionne : (i) de faire un état des connaissances sur la communauté de céphalophes, (ii) de préciser les rythmes d'activité des céphalophes, (iii) d'examiner le rôle joué par les populations de céphalophes dans la régénération des forêts exploitées pour leur bois d'œuvre.

La synthèse bibliographique effectuée à l'entame de cette recherche, présentée dans le **Chapitre 2**, a permis de relever de nombreuses études sur les pressions cynégétiques subies par la communauté de céphalophes. De même, une documentation non négligeable a été compilée sur leur habitat préférentiel, leur régime alimentaire, et leur abondance dans les forêts. Cependant, des lacunes ont été observées dans l'existence de données sur leurs rythmes d'activité, leur rôle dans la dispersion des graines et la régénération forestière, leur niveau de résilience face à l'exploitation forestière, et les méthodes pouvant permettre de discriminer les différentes espèces (notamment les céphalophes rouges) lors des inventaires. Enfin, il est également apparu des controverses sur la taxonomie des céphalophes. Dans le **Chapitre 3**, à partir d'une importante base de données provenant d'un réseau régional de pièges photographiques, le rythme nyctéméral de six espèces de céphalophes (*Philantomba congica*, *Cephalophus leucogaster*, *C. callipygus*, *C. nigrifrons*, *C. castaneus*, *C. silvicultor*) a été étudié. La nature des interactions spatio-temporelles qui permettent à ces espèces de vivre sur un même espace a aussi été clarifiée. Dans le **Chapitre 4**, le rôle des populations de céphalophes dans la dispersion des graines et la régénération forestière a été mis en évidence par des tests de germination des graines contenues dans leurs fèces et leurs rumens. Un important cortège d'espèces végétales a été identifié. Ces espèces sont pour la plupart des espèces colonisatrices pionnières (herbacées et ligneuses) parmi lesquelles figurent des espèces exploitées pour le bois d'œuvre telles que *Milicia excelsa*, *Nauclea diderrichii* et *Erythrophleum suaveolens*. Grâce à un suivi sur quatre années, il a aussi été montré que l'exploitation sélective du bois d'œuvre impacte peu les populations de céphalophes et donc leur rôle dans la régénération des forêts, lorsque la chasse est contrôlée. Enfin, dans le **chapitre 5**, nous revenons sur les principaux résultats et discutons de leur généralisation. Les perspectives pour des travaux ultérieurs sont aussi abordées.

Duikers are bovid species endemic to the forests of Africa. They are mainly frugivorous and constitute a very important biomass of forest ecosystems. As such, duiker populations are declining due to increasing hunting and poaching pressure. Being discreet, their ecology in natural forest is little known and their role in forest regeneration has almost never been addressed. Consequently, this thesis aims to provide original data on the ecology of duiker populations (genera *Cephalophus* and *Philantomba*) in the moist forests of central Africa. More specifically, it aims to: (i) make a state of knowledge on the duiker community, (ii) specify the rhythm of activities of duiker species, (iii) examine their role in the regeneration of forests exploited for timber. In **Chapter 2**, the literature review carried out at the start of this research identified many studies on the impacts of hunting on the duiker populations. Similarly, significant documentation was gathered on their habitat, diet, and abundance in the forests. However, data gaps were noted on their activity patterns, their role in seed dispersal and forest regeneration, their level of resilience to logging, and methods to discriminate species (especially red duikers) during surveys. Finally, controversies have been noted on the taxonomy of duikers. In **Chapter 3**, we quantified the nycthemeral rhythm of six duiker species (*Philantomba congica*, *Cephalophus leucogaster*, *C. callipygus*, *C. nigrifrons*, *C. castaneus*, *C. silvicultor*), and described the nature of the spatio-temporal interactions that allow these species to live in the same space. In **Chapter 4**, the role of duiker populations in seed dispersal and forest regeneration was highlighted by germination tests of seeds contained in their dungs and rumens. Many plant species were identified. These species were mostly pioneer and light-demanding (herbaceous and woody), including species exploited for timber such as *Milicia excelsa*, *Nauclea diderrichii* and *Erythrophleum suaveolens*. Based on inventories conducted over four years, it was also shown that when hunting is controlled, logging has little impact on duiker populations and thus their role in forest regeneration. In **chapter 5**, we summarize our main results and discuss their generalization. Perspectives for further research are also defined.



## Remerciements

---

Cette thèse de doctorat n'aurait pu aboutir sans le soutien d'un certain nombre de personnes à qui j'adresse ici mes vives reconnaissances.

### *Histoire de la thèse*

L'histoire de cette thèse commence à la fin de mon stage de Master 2 (Paris, 2015) effectué au Gabon. A l'issue de ce stage, j'étais plus qu'auparavant tombé amoureux de la biodiversité. J'ai alors eu l'idée d'écrire un protocole de recherche axé faune-flore et de le proposer à de potentiels promoteurs, particulièrement à Jean-Louis Doucet que j'ai connu par mes recherches sur le net.

Ci-dessous une copie (sans modifications) d'une partie de nos premiers échanges.

Moi : *Bonjour, Je suis Fructueux Houngbégnon un candidat à la thèse. Je viens par la présente vous présenter le thème d'un projet de thèse dont je suis à la rédaction du protocole. Ledit thème est intitulé : Impacts de la chasse sur la régénération forestière. Approche estimative pour une gestion intégrée de la venaison en région tropicale. Cas d'étude appliquée au Gabon et au Bénin.*

*Connaissant vos domaines d'intervention et ayant lu certains de vos articles, seriez-vous intéressé par la direction de cette recherche ?*

Jean-Louis : *Bonsoir, Désolé pour cette réponse tardive. Votre sujet me semble très large et mériterait d'être recadré. Quelle est votre question de recherche ou hypothèse principale ? Avez-vous des financements pour mener à bien une thèse ?*

En vérité, j'avais eu un grand espoir et une grande joie dès la réponse de Jean-Louis. Cependant, je l'avoue maintenant, je ne comprenais pas en quoi mon sujet semblait très large, c'est peut-être parce qu'il y a deux pays ? Bon, le financement, comment faire ? J'ai ensuite envoyé à Jean-Louis mon protocole finalisé, qui ne me semblait plus très large, car réduit à un seul pays.

Jean-Louis : *Bonjour, le sujet demeure encore trop large et les objectifs pas assez précis. Je veux bien néanmoins, vu votre enthousiasme, vous aider à recentrer le sujet. Seriez-vous disponible pour une rencontre à Gembloux début février, à mon retour du Gabon ? Si nous nous mettons d'accord sur le sujet, quels sont vos pistes de financement, êtes-vous prêt à vivre en Belgique ?*

Après mon entretien avec mon futur promoteur à Gembloux, j'avais enfin compris qu'étudier l'impact de la chasse sur la régénération forestière en prenant en compte tous les mammifères concernés et toute la flore impactée n'était pas évident pour une durée de thèse (même dans un seul pays). Alors, là est venue la géniale idée de Jean-Louis de réorienter le sujet sur la dispersion des graines par les céphalophes avec un volet d'appréciation de leur résilience face à l'exploitation sélective du bois d'œuvre.

Et voilà, enfin je peux maintenant faire une thèse !!! Ensuite, avec le soutien de Jean-Louis, les portes du financement se sont ouvertes.

## Remerciements

---

### *Remerciements*

Mes remerciements les plus profonds vont à toi Jean-Louis Doucet, pour la confiance que tu m'as accordée dès le début, Grand Merci. Merci pour ton coaching, ta rigueur scientifique, ta simplicité et ta patience quand il le fallait. C'est un grand honneur d'avoir travaillé avec toi. Sans nul doute, j'ai beaucoup appris lors de cette aventure au labo.

L'expression de ma gratitude va également au Professeur Bonaventure Sonké pour avoir accepté de co-encadrer cette recherche. Merci pour tes conseils et orientations, notamment lors de mes missions de terrains au Cameroun. Ils m'ont été d'une grande aide.

Je suis également redevable aux membres de mon comité de thèse, constitué de chercheurs chevronnés. Mis à part mes deux promoteurs, il s'agit du Pr. Philippe Lejeune, Pr. Cédric Vermeulen, Dr. Daniel Cornelis, Pr. Yohan Michaux. Vous n'avez ménagé aucun effort pour diriger mes travaux. Ce travail a été profondément amélioré par vos commentaires, suggestions, recommandations, critiques, et analyses. Merci, d'avoir pris de votre temps pour contribuer à l'aboutissement de cette thèse.

Je remercie les organismes qui ont participé aux financements de cette thèse : le Fonds pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture (FNRS-FRS, bourse FRIA), le projet P3FAC (Public private partnership for the sustainable management of Central African forests, convention n°CZZ201.01R), le Programme de Promotion de l'Exploitation Certifiée des Forêts (PPECF), l'ASBL Nature+, le Fonds Léopold III pour l'exploration et la conservation de la nature.

Mes remerciements s'adressent également à la société Pallisco qui a accepté d'accueillir ce projet doctoral dans ses concessions forestières. J'admire, l'écoute et la disponibilité de son directeur Paul Lagoute, et de tout le personnel, des pépiniéristes, des chauffeurs jusqu'aux cuisiniers. Merci d'avoir réuni toutes les conditions nécessaires pour la réussite de mes missions de terrain. Mention spéciale à Yanick Nkoulou pour l'organisation des équipes pour les travaux de terrain.

Merci à tous les collègues ou enseignants-chercheurs que j'ai croisés dans la CARE *Forest is life*. Les discussions et les échanges que nous avons eus ont été très enrichissants. Merci à : Jean-Yves De Vleeschouwer, Kasso Dainou, Adeline Fayolle, Armel Donkpegan, Dakis Ouedraogo, Charles Bracke, Simon Lhoest, Davy Fonteyn, Félicien Tosso, Barbara Haurez, Anaïs Pasiphae Gorel, Quentin Evrard, Donatien Zébazé, Morgane Scalbert, Franck Monthé, Gauthier Ligot, Grâce Loubota, Robin Doucet, Chauvelin Douh, Gael Bibang, Romaric Makemba, Sarah Tossens, Manon Authelet, Roman Candaele, Jean-François Gillet, Cecilia Julve, Nassim Daher, Leslie Wilmet, Julie Linchant, Samuel Quevauvillers, Pauline Gillet, Pedro Luiz Silva de Miranda, etc.

**Chapitre 1 : Introduction générale**

1.1. Coexistence animale en forêt tropicale.....	3
1.2. Rôle de la faune dans la dispersion des graines et la régénération des forêts tropicales .....	6
1.3. Impact de l'exploitation sélective du bois d'œuvre sur la faune .....	8
1.4. Pertinence de l'étude, objectifs et structuration de la thèse.....	10
1.5. Sites d'étude .....	11

**Chapitre 2 : État des connaissances sur les céphalophes (genres *Cephalophus* et *Philantomba*) des forêts denses humides d'Afrique centrale (synthèse bibliographique)**

Résumé .....	15
Abstract .....	15
2.1. Introduction .....	16
2.2. Relations phylogénétiques, taxonomie et répartition géographique.....	17
2.2.1. Les céphalophes nains .....	17
2.2.2. Les céphalophes rouges.....	19
2.2.3. Les grands céphalophes.....	19
2.3. Caractéristiques biologiques.....	20
2.3.1. Régime alimentaire.....	20
2.3.2. Dispersion des graines par les céphalophes.....	21
2.3.3. Reproduction .....	21
2.4. Utilisation de l'espace .....	22
2.4.1. Types d'habitat .....	22
2.4.2. Domaine vital et rythmes d'activité .....	23
2.4.3. Densité.....	23
2.5. Pressions anthropiques .....	25
2.5.1. Pression cynégétique .....	25
2.5.2. Impacts de l'exploitation forestière.....	27
2.6. Conclusion.....	27

**Chapitre 3 : Patrons journaliers d'activité et co-occurrence des céphalophes en forêts denses humides d'Afrique centrale**

Abstract .....	33
3.1. Introduction .....	34
3.2. Materials and methods.....	36
3.2.1. Study area.....	36

3.2.2. Camera traps data collection.....	36
3.2.3. Statistical analysis .....	37
3.3. Results .....	40
3.3.1. Statistical analysis .....	40
3.3.2. Species-Specific Activity Periods .....	40
3.3.3. Temporal overlap Patterns.....	41
3.3.4. Spatial Co-Occurrence Patterns.....	45
3.4. Discussion.....	45
3.5. Conclusion.....	48
<b>Chapitre 4 : Dispersion des graines par les céphalophes des forêts denses humides d’Afrique centrale soumises à une exploitation sélective de bois d’œuvre</b>	
Abstract .....	53
4.1. Introduction .....	54
4.2. Material and methods .....	56
4.2.1. Study area .....	56
4.2.2. Data collection.....	57
4.2.3. Data analysis.....	59
4.3. Results .....	62
4.4. Discussion.....	76
4.5. Conclusion.....	79
<b>Chapitre 5 : Discussion Générale et Perspectives</b>	
5.1. Principaux résultats .....	83
5.2. La problématique de la taxonomie des céphalophes a-t-elle pu influencer nos résultats ? .....	83
5.3. Des rythmes d’activités immuables ? .....	87
5.4. Quel rôle pour les céphalophes dans la régénération des forêts ? .....	88
5.5. Pas d’impacts de l’exploitation forestière sélective sur les populations de céphalophes ?.....	92
5.6. Quelles perspectives de gestion des populations de céphalophes ?.....	92
5.7. Les limites de la thèse et perspectives .....	95

Liste des figures

---

**Figure 1.1.** Répartition mondiale de la richesse spécifique en mammifères selon les niches temporelles.....5

**Figure 1.2.** Représentation schématique de la régénération forestière dans les communautés naturelles et défaunées.....10

**Figure 1.3.** Distribution spatiale des forêts tropicales africaines dérivée des données MODIS. ....12

**Figure 2.1.** Répartition géographique des espèces de céphalophes présentes dans les forêts denses humides d’Afrique Centrale.....18

**Figure 3.1.** Location of the study sites. ....37

**Figure 3.2.** Density estimates of daily activity patterns of six duiker species from the central African rainforests. ....43

**Figure 3.3.** Temporal overlap of duikers of the Central African rainforest.....44

**Figure 4.1.** Location of the study sites and sampling plots.....57

**Figure 4.2.** Temporal trends in occupancy of three duiker species in the FMU (Logged and unlogged plots).....64

**Figure 4.3.** Species rarefaction curves with increasing samples of dung (A) and rumen (B) showing average (lines) and standard deviation (shading) for duiker species.....68

**Figure 4.4.**  $\beta$ -diversity ( $\beta_{SOR}$ ) partitioning in turnover ( $\beta_{SIM}$ ) and nestedness ( $\beta_{NES}$ ) components for plant species in duiker dungs (A) and rumens (B).....71

**Figure 4.5.** Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordination plot illustrating differences among plant species in duiker dungs (A) and duiker rumens (B) in species space.....73

**Figure 5.1.** Arbre phylogénétique construit par la méthode du maximum de vraisemblance sur base de la distance de Kimura à deux paramètres, en utilisant les séquences du gène tRNA-proline et des séquences de la boucle D.....86

**Figure 5.2.** Distribution de *Philantomba monticola* sensus UICN.....87

**Figure 5.3.** Organigramme hiérarchique représentant les déterminants de l'efficacité de la dispersion des graines (SDE) pour un système endozoochores.....91

Liste des tableaux

---

**Tableau 2.1.** Données pour le calcul du prélèvement maximum soutenable (d'après le modèle de Robinson & Redford,1991).....26

**Tableau 3.1.** Number of independent detection events per site and species.....42

**Tableau 3.2.** Estimates of species co-occurrence patterns between the species pairs.....45

**Table 4.1.** Multi-season occupancy model likelihood selection based on AIC for three duiker species.....63

**Table 4.2.** Occupancy dynamics of three duiker species through years.....64

**Table 4.3.** Richness of plants observed in dung and rumen.....67

**Table 4.4.** Ten most dominant species in dung (A) and rumen (B) according to the IVI.....69

**Table 4.5.** Specification of viable seeds in the dungs of four duiker species based on genetic identification of duikers.....74

**Table 4.6.** Specification of viable seeds in the rumens of three duiker species based on genetic and direct identification of duikers.....75

**Tableau 5.1.** Nom des espèces de céphalophes des forêts denses humides d'Afrique centrale selon Groves et Grubb (2011) et l'UICN.....85



# Chapitre 1

---

## Introduction générale







## 1.1. Coexistence animale en forêt tropicale

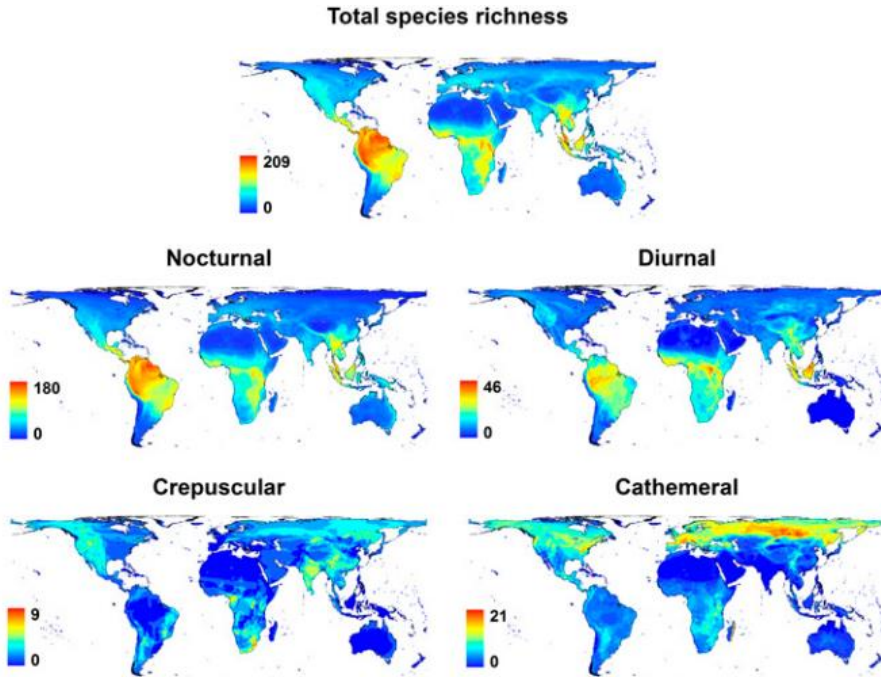
Les forêts tropicales sont les écosystèmes les plus riches de la planète. Elles abritent les deux tiers de la biodiversité mondiale (Gardner et al., 2009), tout en ne couvrant que 6 à 7% de la surface terrestre (Dirzo & Raven, 2003). Ce sont des systèmes extrêmement complexes avec une multitude d'interactions (Carson & Stefan, 2007). La compréhension de ces interactions est fondamentale pour appréhender la diversité des communautés et les structures écologiques qui permettent aux espèces de vivre et de partager les ressources sur un même espace (HilleRisLambers et al., 2012). En effet, le partage des ressources explique comment les espèces coexistent malgré un chevauchement important de leurs exigences écologiques (Schoener, 1974), et donc de leur niche. La niche peut être décrite comme un hypervolume à  $n$  dimensions où chaque dimension représente une exigence écologique particulière (Hutchinson, 1957). Lorsque deux espèces ont une exigence écologique similaire (ex : même type d'habitat), elles partagent une dimension de leur niche, ce qui entraîne une relation concurrentielle au niveau de cette dimension. Toutefois, la compétition entre espèces n'est pas nécessairement le résultat direct du chevauchement des niches sur une seule dimension (Sévêque et al., 2021). Lorsque toutes les dimensions se superposent on peut assister à une interaction agonistique amenant à la longue à l'exclusion ou l'extinction d'une espèce (principe d'exclusion compétitive ou principe de Gause) (Gause, 1934). Par conséquent, la partition des niches est essentielle à la coexistence des espèces. Les relations antagonistes sont les principales forces sélectives à l'origine de l'utilisation différenciée des niches, bien que des processus tels que la réponse aux gradients environnementaux ou la prédation puissent également conduire à une partition des niches (Schoener, 1974). Selon Schoener (1974), les espèces sympatriques répartissent généralement les ressources en trois niches afin de limiter les interactions concurrentielles : (i) l'espace, (ii) le temps, (iii) et les aliments.

Le choix de l'espace est régi par quatre ordres hiérarchiques de sélections (Johnson, 1980) : (1) la sélection de l'aire géographique, (2) la sélection du domaine vital au sein de l'aire de répartition, (3) l'utilisation de l'habitat au sein du domaine vital (ex : pour des besoins alimentaires), (4) la sélection des produits alimentaires (si l'utilisation de l'habitat est liée à l'alimentation). A une large échelle spatiale on observe généralement le chevauchement de l'aire de répartition de plusieurs espèces, toutefois la ségrégation se produit à des échelles de sélections plus fines (ex : choix des aliments) (Soto & Palomares, 2015). Lorsque les produits alimentaires sont des fruits ou des graines, le partitionnement entre espèces se fait en fonction de la taille de ces éléments, de la morphologie buccale des consommateurs, et de leur style d'alimentation (sélectif ou généraliste) (Voeten & Prins, 1999). Par ailleurs, la variabilité saisonnière des ressources alimentaires dans les forêts peut conduire à un changement dans la sélection de l'habitat (Atuo et al., 2016). Pendant les périodes de moindre disponibilité un fort chevauchement dans la sélection de l'habitat est souvent attendu entre espèces ayant les mêmes préférences alimentaires (Baldi et al., 2004).

Dans les cas d'interactions concurrentielles, la ségrégation temporelle pourrait être une stratégie facilitant la coexistence des espèces (Halle & Stenseth, 2000).

Le temps est une dimension de la niche des espèces qui peut être façonné à long terme par des forces évolutives ou à court terme par les réponses des espèces aux conditions environnementales (Monterroso et al., 2013). Les espèces peuvent spécialiser leurs activités à une échelle temporelle donnée afin de limiter les compétitions interspécifiques (Di Bitetti et al., 2009). La façon dont le temps agit sur les interactions écologiques et structure les communautés animales est peu documentée et n'est souvent pas le centre des recherches écologiques (Kronfeld-Schor & Dayan, 2003). Néanmoins, le partitionnement temporel est reconnu comme un mécanisme viable limitant la confrontation directe entre espèces (concurrence interférentielle) ou la concurrence aux ressources (concurrence exploitative) (Kronfeld-Schor & Dayan, 2003 ; Hearn et al., 2019). Le partage des ressources dans le temps est envisagé par les espèces à condition que la ressource convoitée soit renouvelée pendant la durée de la séparation temporelle (MacArthur & Levins, 1967). Au-delà de la nécessité de modification des patrons d'activité pour le partage des ressources, le changement temporel d'activité nécessite une adaptation du système visuel des espèces à l'intensité de la lumière de la période d'activité choisie. Dans le continuum stratégique de partitionnement du temps sur un cycle de 24h, on distingue : les espèces nocturnes, les espèces diurnes, et les espèces crépusculaires. Cependant, certaines espèces peuvent avoir un système visuel adapté au jour et à la nuit (espèces cathémérales) (Bennie et al., 2014).

La figure 1.1 illustre la répartition de la richesse spécifique en mammifères en fonction de leur niche temporelle. Les espèces cathémérales sont plus abondantes dans les régions tempérées que tropicales. Dans ces dernières, les espèces sont davantage nocturnes ou diurnes.



**Figure 1.1.** Répartition mondiale de la richesse spécifique en mammifères selon les niches temporelles (Bennie et al., 2014).

Les patrons d'activité peuvent être modifiés par des facteurs internes ou externes à l'animal. Ils peuvent notamment être tributaires de la physiologie de l'espèce. Des différences dans les rythmes d'activité ont été par exemple notées entre les mâles, les femmes, et la progéniture de plusieurs taxons (Jędrzejewski et al., 2021), ce qui suggère une influence du sexe et de l'âge. De même, une proie peut modifier sa niche temporelle pour éviter les rencontres avec les prédateurs naturels (Valeix et al., 2009 ; Hertel et al., 2017 ; Botts, 2020). Les activités humaines (prédateurs apex) peuvent également modifier l'activité temporelle des espèces. Les activités cynégétiques, et d'autres perturbations non létales comme l'exploitation forestière, les bruits, sont autant de facteurs qui peuvent impacter l'activité temporelle des animaux (Frid & Dill, 2002 ; Di Bitetti et al. 2008 ; Clinchy et al., 2016). Les activités anthropiques non réglementées réduisent la niche des espèces (chasse : réduction de la niche trophique notamment pour les prédateurs, exploitation forestière : réduction de la niche spatiale et trophique) et conduisent à une exacerbation des compétitions (Creel, 2018 ; Manlick & Pauli, 2020).

Somme toute, au-delà de son utilité dans l'explication de la diversité spécifique, la maîtrise des processus de cohabitation peut être utile à d'autres fins. Elle peut permettre d'évaluer ou de prédire le rôle des espèces (redundant ou complémentaire) dans la dispersion des graines et la régénération forestière. Les espèces partageant les

mêmes niches trophiques seraient à même de disperser un cortège de graines similaire. En outre, il est reconnu que la majorité des graines consommées par les frugivores est dispersée au cours de leurs déplacements journaliers (Côrtes & Uriarte, 2013). Les patrons de déplacement des animaux ont donc un impact sur les patrons de dispersion des graines (Borah & Beckman, 2021). Le mouvement animal est une variable utilisée par certains chercheurs dans la quantification des modèles de dispersion des graines (Côrtes & Uriarte, 2013 ; Borah & Beckman, 2021).

## **1.2. Rôle de la faune dans la dispersion des graines et la régénération des forêts tropicales**

La dispersion est le processus par lequel les diaspores (fruits, graines) quittent l'environnement immédiat de leurs parents pour s'installer dans une zone plus ou moins éloignée (Howe & Smallwood 1982 ; Herrera & Pellmyr, 2002). C'est l'un des mécanismes essentiels à la régénération et au maintien des populations végétales (Beckman et al., 2020). Les graines peuvent être dispersées par plusieurs agents comme le vent (anémochorie), l'eau (hydrochorie), par la plante elle-même via la gravité ou des processus de projection (autochorie), ou par la faune (zoochorie) (Howe & Smallwood 1982 ; Traveset et al., 2014). La dépendance des plantes aux animaux pour la dispersion de leurs graines varie selon les régions du globe (Farwig & Berens, 2012), et peut atteindre 95% en milieu tropical (Beaune et al., 2013). Un large cortège d'espèces (des insectes aux vertébrés) intervient par le biais d'un réseau mutualiste complexe (Herrera & Pellmyr 2002, Morán-López et al., 2018). A l'exception des fourmis, le rôle des invertébrés dans la dispersion des graines est négligeable (Stiles, 2000). Les principaux vecteurs de la dispersion des graines sont les vertébrés frugivores (Stiles, 2000 ; Aslan et al., 2013). En effet, la plante fournit les éléments (fruits, graines) adaptés à la nutrition des animaux, en retour, ces derniers dispersent les graines loin des plantes mères. La dispersion des graines est bénéfique aux plantes pour trois raisons principales : (i) en déplaçant les graines, les animaux permettent à celles-ci d'échapper à la concurrence aux ressources et d'éviter les prédateurs ou pathogènes spécifiques de l'environnement parental (Janzen 1970); (ii) la colonisation de nouveaux sites par les graines permet la création de nouvelles populations, et par extension le brassage génétique entre populations, ce qui limite les effets génétiques délétères comme la consanguinité (Corlett, 2014); (iii) la probabilité que l'espèce dispersée soit dans des conditions optimales de développement (lumière, humidité, etc.) est plus élevée (Corlett, 2017).

Les modalités de dispersion des graines par les vertébrés frugivores (notamment les mammifères) sont diverses. Ils peuvent être des disperseurs accidentels lorsque les graines s'accrochent à leur pelage ou à leurs sabots (épizoochorie). Ce mode de dispersion est contraint par la taille des graines et la présence de traits particuliers (structures mécaniques ou substances adhésives) permettant aux graines de se fixer. L'épizoochorie n'est pas considérée comme une interaction mutualiste plante-animal, car ici, le bénéfice réciproque n'est pas établi (Herrera & Pellmyr, 2002). La

dispersion peut également se faire par le biais du tractus intestinal des espèces. Les graines consommées sont régurgitées et rejetées (endozoochorie partielle) ou déposées dans les fèces (endozoochorie) (Forget et al., 2007 ; Baltzinger et al., 2019). L'endozoochorie partielle est particulière aux ruminants, les graines coriaces ou à tégument séminal dur qui ne peuvent être digérées par l'animal sont rejetées (Forget et al., 2007). Les études sur ce mode de dispersion sont peu documentées et sont faites généralement sur des animaux retenus en captivité (McConkey et al., 2018). En outre, les frugivores peuvent jouer le rôle de disperseurs primaires en étant les premiers vecteurs du déplacement des graines, ou de disperseurs secondaires lorsqu'ils entrent en contact avec les graines après leur déplacement par un vecteur primaire (ex : le vent ou d'autres animaux) (Herrera & Pellmyr, 2002).

Les patrons de dispersion des graines font également intervenir le mouvement des animaux. Par leur mouvement, les frugivores exploitent les ressources nutritives distribuées de façon hétérogène dans le paysage (Borah & Beckman, 2021). La connaissance du comportement des frugivores est donc nécessaire pour établir les patrons de dispersion des graines. La maîtrise des modèles de mouvements des frugivores (rythmes d'activité, recherche de nourriture, repos), le temps de rétention intestinale, et l'utilisation de l'habitat, sont autant de facteurs qui expliquent les distributions spatiales des graines (Muller-Landau, 2001). Des études récentes ont fait recours aux modèles de mouvements pour l'évaluation de la distribution spatiale des graines autour de la plante mère (par exemple Borah & Beckman, 2021).

L'efficacité d'un frugivore dans la dispersion des graines est liée à la probabilité qu'une graine retirée de son environnement initial puisse donner une plante adulte dans le milieu d'accueil (Schupp et al., 2010). L'efficacité de dispersion (SDE : Seed Dispersal Effectiveness) est affectée par un facteur quantitatif (nombre de visites du frugivore, nombre de graines dispersées à chaque visite) et un facteur qualitatif (traitement buccal et intestinal, qualité des sites de dépôt, etc.) (Schupp, 1993 ; Schupp et al., 2010). Tous ces facteurs varient au sein et entre les espèces, rendant complexe l'étude de la dispersion des graines (Wang & Smith 2002).

En somme, en dispersant les graines, les frugivores contribuent indirectement à la pérennisation des services écosystémiques au bénéfice des hommes, à savoir : la séquestration du carbone, la disponibilité du bois et des produits forestiers non ligneux (Abernethy et al., 2013 ; Pedrosa et al., 2019 ; Gardner et al., 2019). L'érosion des populations de frugivores (due aux pressions des activités humaines) aurait pour conséquence, la rupture de l'un des procédés majeurs de migration des graines. En effet, la défaunation engendre une agrégation spatiale des graines au pied des plantes mères, et par ricochet une mortalité accrue des plantules (Caughlin et al., 2015). Cet état conduit à un faible recrutement de plantules, à un dysfonctionnement de la dynamique forestière, soldée par la perte de la biodiversité et le déclin des services écosystémiques (Farwig & Berens, 2012 ; Pedrosa et al., 2019). La réduction des

impacts des activités anthropiques pour la conservation de la faune, notamment des mammifères frugivores revêt donc une importance manifeste.

### **1.3. Impact de l'exploitation sélective du bois d'œuvre sur la faune**

L'exploitation forestière joue un important rôle dans l'économie et le développement des pays tropicaux par sa contribution au produit intérieur brut (PIB) (Arnhem, 2008 ; Clark et al., 2009). Plus de 400 millions d'hectares de forêts tropicales sont affectés à la production de bois (Blaser et al., 2011). Suite au sommet de Rio, de nombreux pays plus particulièrement en Afrique centrale ont révisé leurs normes d'exploitation forestière. L'octroi de permis forestier est à présent conditionné à la conception de plan d'aménagement définissant notamment : le temps de passage entre deux coupes (rotation), le parcellaire (nombre d'assiette annuelle correspondant à la durée de la rotation), et le diamètre minimum d'exploitation afin de reconstituer la ressource. Par ailleurs, au cours des dernières décennies, les modalités d'exploitation du bois ont été de plus en plus rigoureuses en vue de réduire les impacts environnementaux. Les techniques adaptées sous l'acronyme RIL (*Reduced Impact Logging*) (Putz et al., 2008) impliquent un inventaire de la totalité des arbres remplissant les critères d'abattage. Ceci permet une planification des coupes, des pistes de débardages, et des techniques améliorant l'abattage. Cette forme d'exploitation se traduit par l'extraction d'un nombre limité d'arbres à l'hectare, généralement inférieur à deux. L'exploitation à impact réduit du bois est devenue une composante essentielle de la certification internationale FSC (*Forest Stewardship Council*) ou PEFC (*Program for the Endorsement of Forest Certification*) (Peres & Bicknell, 2010).

Bien que l'impact de l'exploitation sélective du bois d'œuvre sur le couvert forestier soit réduit, elle peut influencer négativement les populations animales (Edwards et al., 2014). Selon Peres & Bicknell (2010), le niveau d'impact de l'exploitation sélective sur la faune dépend de deux facteurs : le niveau global de prélèvement et les techniques d'extraction. D'ordinaire, l'érosion des communautés animales est liée à une fonction logarithmique, plus les perturbations (extraction et dommages collatéraux) sont élevées, plus la perte d'espèces est grande (Johns, 1992). En effet, l'extraction sélective modifie la structure et la composition de la végétation et par incidence la qualité des habitats (Clark et al., 2009). En extirpant un arbre, on assiste à l'ouverture locale de la canopée avec pour conséquence un changement du microclimat induit par une augmentation de l'intensité de la lumière, une variation de la température et de l'humidité relative (Frumhoff, 1995). L'impact direct des forêts de production sur les communautés animales reste controversé. Selon Peres & Bicknell (2010), les petits frugivores arboricoles, les insectivores, les folivores et les granivores sont moins impactés par l'exploitation forestière, tandis que les grands frugivores sont négativement impactés à cause de leurs exigences métaboliques élevées. Les animaux spécialisés pour des ressources nutritives moins courantes

peuvent être plus sensibles, alors que ceux qui ont un réseau trophique complexe le sont moins (Johns, 1992). En outre, l'ouverture de la canopée offre des avantages pour certains taxons, tels que les herbivores généralistes qui ont une appétence particulière pour les herbes succulentes et d'autres plantes qui prolifèrent suite au microclimat créé par l'exploitation (Fragoso, 1991 ; Chapman et al., 2000). L'abattage d'arbres et la construction de pistes favorisent également la création d'habitats favorables à la nidification des gorilles dont les populations se sont vues augmenter dans de nombreuses forêts exploitées (Haurez et al., 2015). Des espèces à faible domaine vital (rongeurs, coléoptères) ont été également notées plus abondantes dans les forêts exploitées comparées aux forêts non exploitées (Isabirye-Basuta & Kasenne, 1987 ; Nummelin & Borowiec, 1991 ; Johns, 1997). A l'inverse, en prélevant des arbres consommés par les animaux, l'impact de l'exploitation sélective peut s'avérer négatif (Petre et al., 2011).

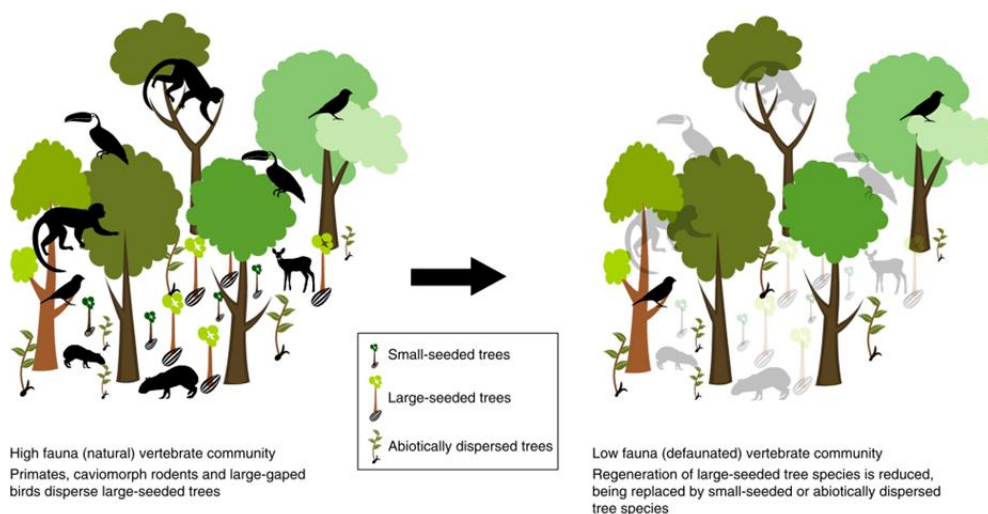
Au total, les réponses de la faune face à l'exploitation sélective de bois d'œuvre varient selon les taxons. Deux réponses majeures peuvent potentiellement être observées : (i) l'expansion des populations animales peu sensibles aux perturbations, (ii) la réduction de la présence de certaines espèces spécialistes.

L'impact le plus significatif de l'exploitation forestière sur les populations animales est probablement occasionné par les effets indirects de la création des routes. Des pressions cynégétiques importantes sont souvent notées près des routes forestières dans tous les tropiques (Van Vliet & Nasi, 2007 ; Laurance et al., 2006 ; Brodie et al., 2015). Toutefois, les routes à l'extérieur des concessions forestières sont plus évitées par les animaux que les routes ouvertes à l'intérieur (Laurance et al., 2006). La présence de routes facilite les transports et offre aux chasseurs un meilleur accès aux animaux des zones refuges (Wilkie et al., 2000 ; Remis & Robinson, 2012). De plus, l'installation des employés des entreprises forestières dans les camps ou les villages à proximité des forêts accentue la demande en viande de brousse et rend les prélèvements non durables (Bennett & Gumal, 2001). Les études de Fa et al. (2002) effectuées dans le bassin du Congo ont montré que sur 57 espèces de mammifères, d'oiseaux et de reptiles, 60% étaient prélevés de manière non durable. Les prélèvements non contrôlés de la faune mettent donc en péril les espèces et peuvent aboutir à des forêts « vides », qui semblent intactes de l'extérieur mais vidées de toutes communautés animales (Redford, 1992). Les fonctions écologiques de telles forêts sont perturbées, la dispersion des graines est limitée, et les processus de dynamique forestière sont altérés (Terborgh et al., 2008 ; Wilkie et al., 2011 ; Abernethy et al., 2013) (Figure 1.2).

Au-delà de l'impact sur l'abondance de la faune, la chasse peut également être la source de troubles importants dans la structure des communautés animales et le comportement des espèces. Lesquels peuvent se traduire par une fuite des animaux à l'approche de l'homme (comportement farouche), ou une dissimulation dans une cachette (comportement cryptique) (Lahm, 1993 ; Croes et al., 2006).



Enfin, l'exploitation forestière et la chasse prises séparément n'ont pas les mêmes impacts sur la faune. Les activités cynégétiques non contrôlées contribuent plus à l'érosion de la biodiversité que les prélèvements sélectifs de bois (Milner-Gulland et al., 2003). Cependant, lorsque les effets directs de l'exploitation forestière et de la chasse sont combinés, on peut assister à une diminution rapide de la diversité biologique de certaines guildes (Poulsen et al., 2011).



**Figure 1.2.** Représentation de la régénération forestière dans les communautés naturelles et défaunées (Gardner et al., 2019).

Au regard de ce qui précède, l'importance de la faune dans l'équilibre et la dynamique des écosystèmes tropicaux est indéniable. L'étude de l'écologie des populations animales est nécessaire pour mieux comprendre le rôle fonctionnel qu'elles jouent dans leur milieu. Malgré diverses recherches effectuées dans les forêts tropicales, plusieurs aspects de l'écologie de différentes espèces restent inconnus ou mal compris. C'est le cas des céphalophes des forêts denses humides d'Afrique centrale.

## 1.4. Pertinence de l'étude, objectifs et structuration de la thèse

Malgré les efforts de recherches, l'écologie de la communauté animale des forêts denses humides d'Afrique centrale reste peu documentée. Un gap d'informations existe encore sur plusieurs espèces comme les céphalophes. Les céphalophes sont des espèces de bovidés frugivores, dont plusieurs sont sympatriques. Ils représentent l'une des communautés animales les plus importantes des forêts d'Afrique centrale (Castello, 2016). Plusieurs études ont souligné leur présence élevée dans les prélèvements de chasse (jusqu'à 80% des prélèvements) et dans l'alimentation

(Newing, 2001 ; Poulsen et al., 2009 ; Vanthomme et al., 2010 ; van Vliet et al., 2015). Néanmoins, les données sur leurs rôles fonctionnels dans les écosystèmes restent déficitaires.

L'objectif global de cette thèse est de contribuer à l'enrichissement des connaissances sur l'écologie des populations de céphalophes (genres *Cephalophus* et *Philantomba*) des forêts denses humides d'Afrique centrale. De façon plus précise, trois objectifs spécifiques sont visés :

- 1) Faire un état des connaissances sur la communauté de céphalophes.
- 2) Préciser les rythmes d'activité des différentes espèces de céphalophes.
- 3) Examiner le rôle joué par les populations de céphalophes dans la régénération des forêts d'Afrique centrale soumises à une exploitation sélective de bois d'œuvre.

Après l'introduction générale (chapitre 1), les chapitres 2 à 4 abordent de façon successive ces trois objectifs à des échelles spatiales de plus en plus fines : Afrique centrale, sud-est du Cameroun au sud Congo, et sud-est du Cameroun (Figure 1.3). Chacun de ces chapitres est publié ou soumis. Enfin, dans le chapitre 5, les observations et les principaux résultats de cette thèse sont discutés. Des pistes pour de recherches futures, et des recommandations pour une gestion efficiente des populations de céphalophes sont proposées.

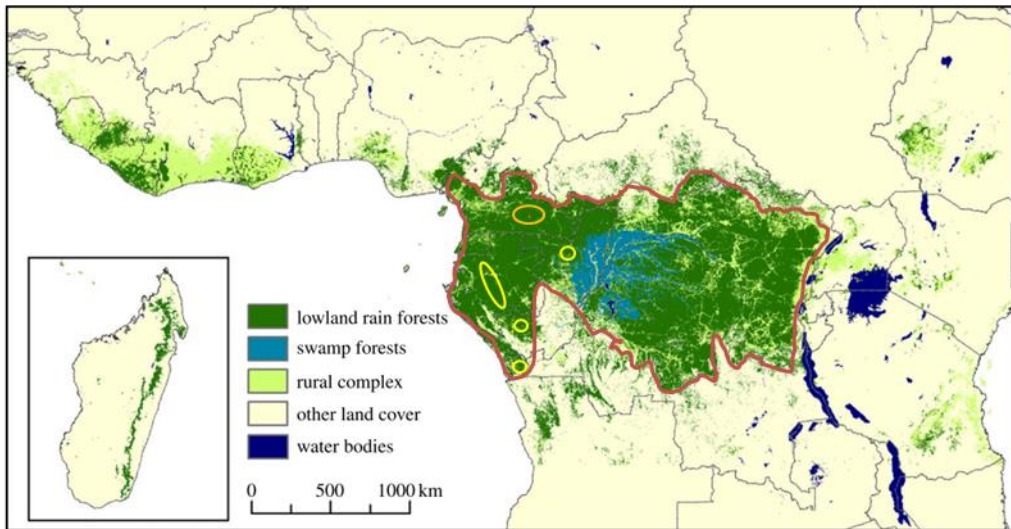
## 1.5. Sites d'étude

La synthèse de l'état des connaissances des populations de céphalophes, a pris en compte les données couvrant l'ensemble des forêts denses humides d'Afrique centrale (périmètre rouge, Figure 1.3). Le climat de cette région est tropical humide, avec des précipitations annuelles moyennes de 1400-1700 mm. La saisonnalité des précipitations est notamment déterminée par les mouvements de la zone de convergence intertropicale (ZCIT) qui traverse la zone d'étude deux fois par an lors des équinoxes (Gond et al., 2013). La végétation appartient au centre d'endémisme guinéo-congolais abritant au moins 9,597 espèces dont 31% sont endémiques (Droissart et al., 2018). Les compositions floristiques et leurs rôles fonctionnels varient en fonction de la diversité des sols, du climat, et du gradient d'anthropisation (Réjou-Méchain et al., 2021).

La caractérisation des rythmes d'activité des céphalophes a été faite par le déploiement de pièges photographiques le long d'un gradient nord-sud rencontrant la plupart des types de végétation représentatifs des forêts guinéo-congolaises (périmètres jaunes et orange, Figure 1.3). La prise en compte de cette hétérogénéité permet d'intégrer d'éventuelle interaction entre habitats et rythmes d'activité.

L'étude de la dispersion des graines par les céphalophes s'est déroulée dans la zone située entre 01' N et 3°44' N ; 13°20' E et 14°31' E (périmètre orange, Figure 1.3). Cette zone correspond à une concession forestière soumise à une exploitation sélective

du bois d'œuvre et certifiée FSC (*Forest Stewardship Council*) pour sa gestion durable. Cette zone permet de combiner l'étude de l'impact de l'exploitation sélective du bois d'œuvre sur les céphalophes et les aptitudes de ces derniers à disperser des espèces végétales. La forêt est de transition entre les types sempervirent et semi-sempervirent à base de Fabaceae, Annonaceae et Olacaceae (Rejou-Mechain et al. 2021). Les genres d'arbres indicateurs sont notamment : *Terminalia*, *Triplochyton*, *Celtis*, *Eribroma*, *Chrysophyllum*, *Xylopia*, *Strombosia*, *Macaranga*, *Panda*. (Fayolle et al., 2014).



**Figure 1.3.** Distribution spatiale des forêts tropicales africaines dérivée des données MODIS. Légende ; Rouge : périmètre de la zone d'étude du chapitre 2. Jaune et orange : périmètre de la zone d'étude du chapitre 3. Orange : périmètre de la zone d'étude du chapitre 4. Carte adaptée de Mayaux et al. (2013).

# Chapitre 2

---

## État des connaissances sur les céphalophes (genres *Cephalophus* et *Philantomba*) des forêts denses humides d’Afrique centrale (synthèse bibliographique)



Ce chapitre répond au premier objectif de thèse. Il fait une synthèse des connaissances antérieures à 2019 sur : la classification, l’écologie et la biologie des céphalophes des forêts denses humides d’Afrique centrale. Il fait aussi le point sur les pressions anthropiques subies par ces mammifères terrestres. Il a été publié sous la référence :

Houngbégnon, F.G.A., Sonké, B., Vermeulen, C., & Doucet, J.L. État des connaissances sur les céphalophes (genres *Cephalophus* et *Philantomba*) des forêts denses humides d’Afrique centrale (synthèse bibliographique). *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* **2019**, 23 (2), 104–124. <https://doi.org/10.25518/1780-4507.17808>.



## Résumé

De nombreuses publications sur les céphalophes vivant dans les forêts denses humides d'Afrique centrale se focalisent sur la chasse, qu'elle soit de subsistance ou commerciale, y compris le braconnage. La classification taxonomique des céphalophes ayant été récemment révisée, de nouvelles espèces ont été décrites, alors que leur écologie n'est que très peu documentée. Cette synthèse met en exergue les lacunes en termes de connaissances scientifiques et propose les thématiques prioritaires pour de futures recherches.

Bien que de nombreux domaines restent à explorer pour certaines espèces (utilisation de l'habitat, domaine vital, etc.), il est suggéré d'étudier en priorité les techniques de différenciation des espèces de céphalophes lors des inventaires, leur rôle dans la dynamique forestière, et l'impact de l'exploitation forestière sur leurs populations.

**Mots-clés.** Bovidae, antilopes, ruminants, chasse, forêts, fruit, régénération forestière, Afrique centrale.

## Abstract

Many papers on central African duikers are focused on subsistence or commercial hunting, and poaching. As the taxonomic classification of duikers has recently been revised, new species have been described with very little information on their ecology. This synthesis highlights the gaps in the scientific knowledge and proposes priority themes for future research.

Although many aspects remain to be explored for some species (i.e., habitat use, home range), it is suggested to investigate in priority: the inventory methods, the role of duikers in forest dynamics, and the impact of logging on their populations.

**Keywords.** Bovidae, antelopes, ruminants, hunting, forests, fruit, forest regeneration, central Africa.

## 2.1. Introduction

Les céphalophes sont des antilopes endémiques des forêts et des savanes de l'Afrique subsaharienne (Feer, 1988 ; Colyn et al., 2010 ; Kingdon, 2013). Ils appartiennent à l'ordre des Cetartiodactyles, à la famille des Bovidés et à la sous-famille des Antilopinés. Ils forment l'un des groupes de mammifères les plus homogènes des points de vue anato-morphologique, géographique et écologique (Dubost, 1980 ; Feer, 1988). Les populations de céphalophes représentent une part considérable de la biomasse animale dans les écosystèmes forestiers (Vanthomme et al., 2010). Leur régime alimentaire est composé principalement de fruits (frugivores) et de feuilles (folivores) dont la composition semble varier selon les saisons (Feer, 1989a). Les céphalophes font partie des espèces les plus chassées (FAO, 2010) et constituent à ce titre une source importante de protéines et de revenus par le biais de la vente de leur viande (Poulsen et al., 2009 ; Fargeot, 2013). Cette chasse a un impact important sur de nombreuses espèces (Delvingt et al., 2001 ; Laurance et al., 2006), y compris sur celles considérées jadis comme résilientes à la pression de chasse (Grande-Vega et al., 2016).

Cet article a pour objectif de faire un état des connaissances sur les céphalophes (genres *Cephalophus* et *Philantomba*). Il ambitionne d'être le plus synthétique possible sur les céphalophes des forêts denses humides d'Afrique centrale. Les aspects suivants sont plus particulièrement abordés :

- les relations phylogénétiques entre taxons, leur taxonomie et leur répartition géographique,
- leurs caractéristiques biologiques,
- l'utilisation de l'espace,
- les pressions anthropiques.

Les recherches documentaires ont été réalisées en utilisant principalement les bases de données *Google Scholar*, *Scopus*, *BASE (Bielefeld Academic Search Engine)* et *ORBI (Open Repository and Bibliography)*. Les mots-clés suivants ont été utilisés en français et en anglais : céphalophes, chasse, exploitation forestière, forêt dense humide, densité, domaines vitaux, dissémination des graines, régénération forestière, inventaire, phylogénie, Afrique centrale.

La combinaison des mots-clés dans les différentes bases de données a permis de recenser plus de 3 000 références. De ces résultats, une sélection des publications a été faite sur base des titres et des résumés, ce qui a permis de retenir dans un premier temps 78 articles. Après lecture, 19 articles ont encore été écartés soit parce qu'ils étaient moins informatifs, soit parce qu'ils n'étaient pas suffisamment centrés sur la zone d'intérêt de cette synthèse, permettant de retenir finalement 59 articles.

## 2.2. Relations phylogénétiques, taxonomie et répartition géographique

Les relations phylogénétiques entre taxons de la tribu des Cephalphini font l'objet d'un débat intense à cause des liens taxonomiques non résolus entre espèces sœurs (Ntie et al., 2010 ; Johnston & Anthony, 2012). Le plus vieux fossile de Cephalphini connu à ce jour daterait de 5,8 Ma (Vrba, 1995) et selon Castello (2016), l'existence de cette tribu remonterait à 12 Ma. Autrefois, le genre *Philantomba* était considéré comme un synonyme du genre *Cephalophus*. Cependant, sur base d'analyses cladistiques, Grubb & Groves (2001) l'ont considéré comme un genre séparé, proche du genre *Sylvicapra* (Cephalphini). Le nombre d'espèces de céphalophes existants dans les forêts d'Afrique reste encore sujet à controverse. En effet, une nouvelle espèce a encore récemment été décrite (Colyn et al., 2010). De plus, des taxons jadis classés comme des sous-espèces, sur base de descriptions morphologiques ou biologiques, ont récemment été élevés au rang d'espèces grâce à de nouvelles analyses phylogénétiques (Groves et al., 2011 ; Castello, 2016). Ainsi, dans les forêts denses humides d'Afrique centrale, on peut distinguer 6 espèces du genre *Philantomba* et 11 espèces du genre *Cephalophus* (Groves et al., 2011 ; Castello, 2016).

Par ailleurs, d'autres études organisent les céphalophes en trois groupes phylogénétiques distincts (van Vuuren & Robinson, 2001 ; Johnston & Anthony, 2012). On retrouve donc dans les forêts denses humides d'Afrique centrale :

- les céphalophes nains (six espèces),
- les céphalophes rouges (neuf espèces),
- les grands céphalophes (deux espèces).

### 2.2.1. Les céphalophes nains

Ce groupe est constitué exclusivement des espèces du genre *Philantomba*:

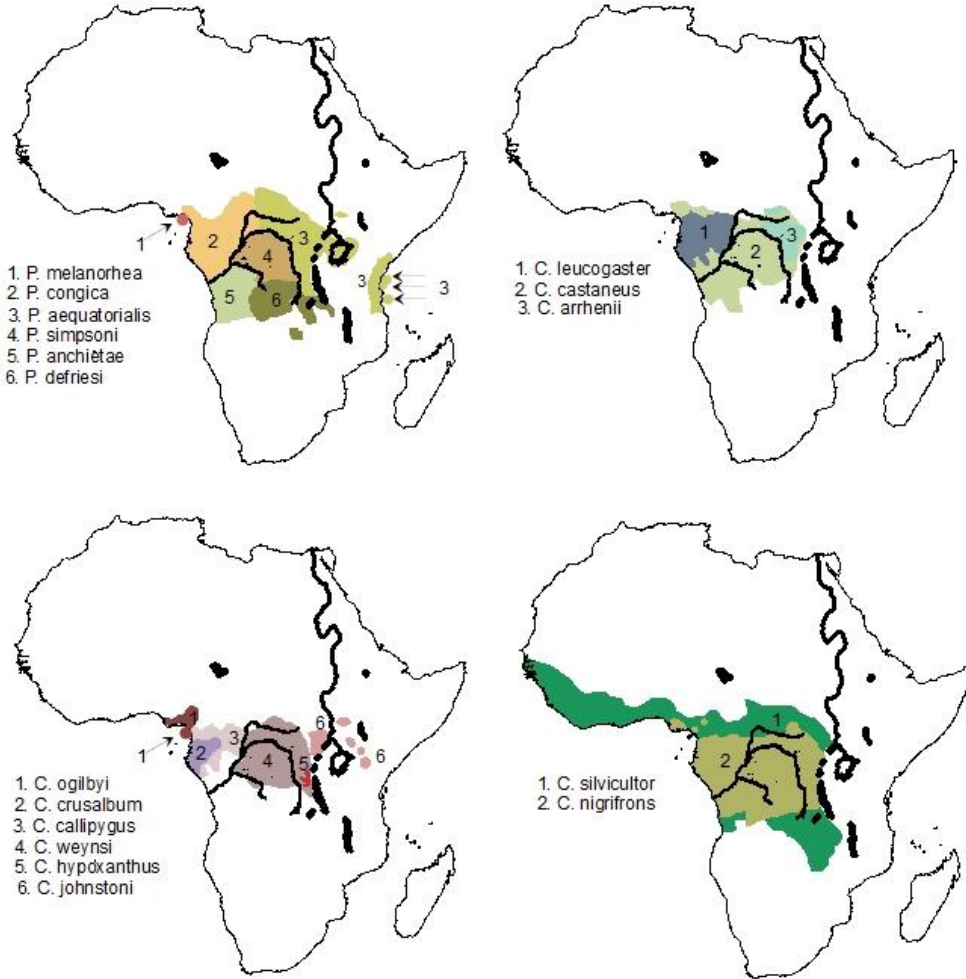
- *Philantomba aequatorialis* (*Cephalophus aequatorialis* Matschie),
- *Philantomba anchietae* (*Cephalophus anchieta* Bocage),
- *Philantomba congica* (*Cephalophus nyasae congicus* Lönnberg),
- *Philantomba defriesi* (*Cephalophus nyasae defriesi* Rothschild),
- *Philantomba melanorhea* (*Cephalophus melanorheus* Gray),
- *Philantomba simpsoni* (*Cephalophus simpsoni* Thomas).

Grubb & Groves (2001) les organisent en deux sous-groupes : le sous-groupe à pattes grises (dont *P. aequatorialis*, *P. congica*, *P. melanorhea*), situé au nord de l'aire de répartition du genre et le sous-groupe à pattes rouges (dont *P. anchietae*, *P. defriesi*, *P. simpsoni*), situé au sud de l'aire de répartition (Figure 2.1).

Ces espèces se discriminent facilement du genre *Cephalophus* par leur morphologie générale caractérisée par une petite taille (30-43 cm), un faible poids (3,8-10 kg) et une coloration grise ou gris-brun (Dubost, 1980 ; Kingdon, 2013 ; Castello, 2016). Les analyses phylogénétiques soutiennent fortement la monophylie du genre



*Philantomba* et sa position basale par rapport aux autres céphalophes (van Vuuren & Robinson, 2001 ; Johnston & Anthony, 2012). Cependant, à l'intérieur du genre, les espèces formeraient, selon les auteurs, soit des associations paraphylétiques (Johnston & Anthony, 2012), soit monophylétiques (Colyn et al., 2010).



**Figure 2.1.** Répartition géographique des espèces de céphalophes présentes dans les forêts denses humides d'Afrique centrale. Carte adaptée d'après les données de Groves et al. (2011).

### 2.2.2. Les céphalophes rouges

Ce groupe monophylétique comprend neuf espèces :

- *Cephalophus arrhenii* (*Cephalophus castaneus arrhenii* Lönnberg),
- *Cephalophus callipygus* Peters,
- *Cephalophus crusalbum* (*Cephalophus ogilbyi crusalbum* Grubb),
- *Cephalophus hypoxanthus* (*Cephalophus nigrifrons hypoxanthus* Grubb et Groves),
- *Cephalophus johnstoni* Thomas,
- *Cephalophus leucogaster* Gray,
- *Cephalophus nigrifrons* Gray,
- *Cephalophus ogilbyi* Waterhouse,
- *Cephalophus weynsi* Thomas.

Ces espèces sont très variables en termes de coloration (orange, brun, rouge ou noir), taille (40-60 cm) et poids (14-25 kg) (Groves et al., 2011 ; Kingdon, 2013). Leur distinction est parfois difficile et s'appuie sur un nombre limité de traits physiques (couleur du pelage, des pattes, du front, du dos, de la croupe, forme de la tête et des cornes). Les espèces sœurs, sympatriques en Afrique centrale, *C. callipygus* et *C. crusalbum*, forment un groupe paraphylétique remettant en cause leur statut d'espèce (Johnston & Anthony, 2012).

### 2.2.3. Les grands céphalophes

Ce groupe comprend deux grands céphalophes (jusqu'à 80 cm et 80 kg) dont les colorations sont typiques : *Cephalophus silvicultor* (*Antilope sylvicultrix* Afzelius, brun-noir avec des poils érectiles jaunes formant une figure triangulaire au bas du dos), *Cephalophus castaneus* (*Cephalophus dorsalis castaneus* Thomas, brun-rouge avec une large bande noire allant du haut de la tête à la queue) (Kingdon, 2013).

Toutefois, faisant fi de ces classifications, les espèces de céphalophes sont souvent réparties, pour des raisons pratiques, en trois catégories en fonction de la couleur de leur pelage :

- les céphalophes bleus (regroupant tout le genre *Philantomba*),
- les céphalophes rouges (regroupant tout le genre *Cephalophus* à l'exception de *C. silvicultor*),
- le céphalophe à dos jaune (*C. silvicultor*) (Fimbel et al., 2000; van Vliet & Nasi, 2007).

Les différents groupes de céphalophes utilisés dans la suite de cette contribution font référence à ces dernières catégories.

La distribution et les traits distinctifs de l'ensemble de ces espèces sont repris respectivement dans la figure 2.1 et l'annexe 1.

En somme, malgré les révisions de Groves et al. (2011), Johnston & Anthony (2012) et Castello (2016), les relations phylogénétiques de plusieurs espèces de céphalophes restent à préciser.

## 2.3. Caractéristiques biologiques

### 2.3.1. Régime alimentaire

Les céphalophes sont d'importants consommateurs primaires terrestres (Feer, 1989a). Ils sont considérés principalement comme des frugivores (jusqu'à 90% de leur régime alimentaire) et des folivores, les proportions relatives et la composition de leur régime alimentaire variant avec les saisons (Feer, 1989a). Les céphalophes digèrent efficacement les tissus végétaux ingérés grâce à un appareil digestif comprenant un estomac à trois chambres. Les études antérieures sur leur écologie ont montré qu'ils se nourrissent également de bourgeons, de graines, de champignons et occasionnellement d'autres animaux (Kingdon & Hoffmann, 2013). Les études de Dubost (1984) sur les contenus stomacaux de plusieurs espèces de ruminants (dont *C. callipygus*, *C. castaneus*, *C. leucogaster*, *C. nigrifrons*, *C. silvicultor* et *P. congica*) au nord-est du Gabon montrent que seulement trois à sept espèces de fruits sont communes (Annexe 2). Cela s'expliquerait par différents types d'habitats préférentiels. Une recherche similaire réalisée dans la même zone par Feer (1989a) a révélé que 86% à 89% du poids sec des aliments ingérés par *C. callipygus* et *C. castaneus* était composé de fruits. L'auteur démontre également que *C. castaneus* qui est nocturne est moins frugivore que *C. callipygus*. En outre, la consommation de feuilles (majoritairement vertes) est moins diversifiée que celle des fruits chez les céphalophes (Feer, 1989a). *Cephalophus nigrifrons* est l'espèce la plus folivore, probablement parce qu'il fréquente les biotopes inondés où les fruits sont moins abondants (Feer, 1989a). Enfin, *C. callipygus* et *C. castaneus* consomment parfois d'autres animaux, tels que les petits arthropodes (fourmis, termites, myriapodes) pour le premier et des rongeurs (*Atherurus africanus* Gray) ou des termites, pour le second (Feer, 1989a). Cependant, il semblerait que *C. castaneus* consomme plus de matières animales que *C. callipygus* (Feer, 1989a).

L'annexe 2 illustre différentes espèces végétales dont les fruits sont consommés par les céphalophes. Les familles les plus appréciées sont Annonaceae, Burseraceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Myristicaceae, Rubiaceae et Sapotaceae.

Au total, l'importance des fruits dans le régime alimentaire des populations de céphalophes est bien documentée, celle des aliments secondaires (feuilles, champignons, matières animales, etc.) l'est moins.

### 2.3.2. Dispersion des graines par les céphalophes

La consommation de fruits prédispose les céphalophes à être de potentiels disséminateurs de graines.

La capacité de dispersion des graines dépend de plusieurs facteurs. D'après Gautier-Hion et al. (1985), la couleur des fruits ne semble pas être un facteur déterminant pour plusieurs espèces de céphalophes, même si elles sont diurnes et peuvent distinguer les couleurs. En outre, Illius & Gordon (1992) signalent que la taille des céphalophes impose des contraintes quant à la sélection des fruits. Ainsi, *C. silvicultor* pourrait logiquement avaler de plus grosses graines que *P. congica*. Dubost (1984) a démontré à ce sujet que les plus petites espèces de céphalophes n'avalent pas les fruits de plus de 3 cm de diamètre, alors que les plus grandes peuvent en avaler qui atteignent 6 cm de diamètre. Toutefois, la finesse de la mastication, associée au processus long et complexe de la digestion, prédisposerait les céphalophes à être de mauvais agents de dissémination (Newing, 2001). Une bonne mastication et une excellente digestion impliquent en effet une transformation significative de l'état des produits ingérés et donc, une faible probabilité que des graines viables se retrouvent dans les fèces. Cependant, Alexandre (1982) a montré la présence dans des échantillons de fèces de *Cephalophus niger* Gray (absent d'Afrique centrale) de graines provenant principalement de *Solanum verbascifolium* L. et de *Musanga cecropioides* R.Br. ex Tedlie. Des graines de petite taille pourraient donc échapper au processus de mastication et de digestion.

Les fèces ne sont pas les seuls canaux par lesquels les graines peuvent être dispersées. Les céphalophes peuvent également disséminer les graines en les recrachant loin du semencier, lors de la rumination dans leur lieu de repos (Gautier-Hion et al., 1985). Dans ce dernier cas, la dureté du tégument séminal serait le principal facteur qui conditionnerait la viabilité des graines recrachées. La détermination des graines que les céphalophes peuvent rejeter lors de la rumination peut se faire soit en analysant le contenu de leur rumen, soit par des observations en captivité (Feer, 1995).

L'annexe 3 présente des données sur la taille des graines consommées par quatre espèces de céphalophes et le rôle potentiel de celles-ci dans la dispersion de ces graines.

On peut conclure de tout ce qui précède que l'étude du caractère disperseur ou prédateur des graines par les céphalophes reste un vaste champ d'investigation.

### 2.3.3. Reproduction

Les informations sur la reproduction de plusieurs espèces de céphalophes sont encore lacunaires. Les espèces du genre *Philantomba* sont les seules qui vivent en couple (Dubost, 1980). Les autres espèces seraient plutôt solitaires, à l'exception des périodes de reproduction. Des cas de polygynie ont été observés chez *C. callipygus* et *C. castaneus* et le domaine vital du mâle se superpose alors à celui de deux femelles

(Feer, 1988). La copulation est généralement précédée d'une parade nuptiale au cours de laquelle le mâle poursuit la femelle. Les mâles peuvent être, à ce moment, très agressifs envers d'autres animaux (Castello, 2016).

Il semblerait que la maturité sexuelle des mâles du genre *Philantomba* soit atteinte entre 12 et 18 mois, alors que les femelles seraient matures entre 9 et 12 mois. La durée de la gestation serait de sept mois. La portée serait généralement d'un jeune (rarement deux), sevré vers cinq mois. La longévité serait d'une douzaine d'années. Dans le genre *Cephalophus*, les différentes valeurs seraient légèrement supérieures : 12 à 18 mois et 9 à 30 mois respectivement pour la maturité sexuelle des mâles et des femelles, jusqu'à neuf mois de gestation et 12 à 22 ans de longévité. La période de sevrage pourrait cependant descendre à 3,5 mois pour certaines espèces (Groves et al., 2011 ; Kingdon & Hoffmann, 2013 ; Castello, 2016). Kranz & Lumpkin (1982) ont par ailleurs observé que les jeunes de *C. silvicultor* élevés en captivité étaient sevrés à l'âge d'un mois et pouvaient déjà consommer de l'herbe à l'âge de huit jours. Les naissances chez les céphalophes s'effectuent tout au long de l'année, bien que des pics peuvent survenir selon les espèces. Au nord-est du Gabon, Dubost & Feer (1992) ont observé des pics de naissance lors des périodes plus sèches (juillet et janvier) chez *P. congica*, alors que la situation semble beaucoup moins claire pour *C. castaneus* et *C. callipygus*.

Enfin, il est important de noter que les données sur la reproduction des céphalophes sont pour la plupart issues de l'étude d'animaux en captivité. Elles ne peuvent donc être généralisées aux animaux vivant dans leur milieu naturel.

## 2.4. Utilisation de l'espace

### 2.4.1. Types d'habitat

En Afrique centrale, jusqu'à sept espèces de céphalophes peuvent vivre en sympatrie (Newing, 2001). Les espèces *C. callipygus*, *C. castaneus* et le groupe des céphalophes bleus sont les plus fréquemment observés et donc les plus étudiés (Dubost, 1980 ; Dubost, 1984 ; Feer, 1989a ; Feer, 1989b ; Dubost & Feer, 1992 ; Feer, 1995). Les céphalophes bleus occupent des habitats très variés, y compris les mosaïques forestières et les forêts secondaires ; toutefois, les grands espaces ouverts sont évités (Dubost, 1980 ; Castello, 2016). Ils sont territoriaux et vivent en petits groupes formés d'un mâle, d'une femelle et d'un ou de deux petits (Dubost, 1980 ; Tutin et al., 1997 ; Mockrin, 2009). *Cephalophus arrhenii*, *C. callipygus*, *C. castaneus*, *C. leucogaster*, *C. ogilbyi* et *C. weynsi* vivent plutôt dans les forêts matures ou dans les vieilles forêts secondaires (Kingdon & Hoffmann, 2013 ; Castello, 2016). Cependant, à l'instar de *C. hypoxanthus* et *C. johnstoni*, *C. ogilbyi* peut se retrouver à des altitudes élevées telles que les forêts de montagne. *Cephalophus nigrifrons* préfère les forêts inondées et les marécages. Il possède à cet effet des sabots longs et plats adaptés à ce type d'environnement (Dubost, 1984 ; Groves et al., 2011). *Cephalophus silvicultor* a une occupation éparse de son aire de distribution. Il est généraliste au

niveau de l'habitat, mais se retrouve souvent à la lisière des forêts et des savanes comme *C. crusalbum* (Kranz & Lumpkin, 1982 ; Groves et al., 2011).

D'une manière générale, les habitats préférentiels de la plupart des espèces de céphalophes sont documentés. Néanmoins, des progrès restent à faire quant à leur utilisation.

### **2.4.2. Domaine vital et rythme d'activités**

L'étude du domaine vital des céphalophes n'a été effectuée de façon approfondie que sur un nombre limité d'espèces. Leur domaine vital peut recouvrir des types de végétation différents. Les céphalophes témoignent d'une fidélité particulière à un site, mais l'étendue de leur domaine vital peut varier pour une même espèce en fonction du sexe, de l'âge et des saisons (Feer, 1988). La variation saisonnière du domaine vital est notamment tributaire de la disponibilité en fruits. Ainsi, au cours des saisons sèches, une légère augmentation de la taille du domaine vital est perceptible suite à la recherche de fruits dans ces périodes de moindre disponibilité (Feer, 1988). C'est particulièrement le cas chez les plus grandes espèces qui ont besoin d'importantes ressources énergétiques. Le domaine vital des céphalophes bleus serait en moyenne de 6 ha, ne variant ni en fonction de l'âge, ni du sexe (Mockrin, 2009), ni des saisons (Dubost, 1980). Celui des céphalophes rouges oscillerait entre 7 et 80 ha (Feer, 1988 ; Groves et al., 2011). Plus spécifiquement, les tailles des domaines vitaux des femelles *C. callipygus* et *C. castaneus* ainsi que du mâle *C. callipygus* seraient très similaires (~40 ha), alors que le mâle *C. castaneus* aurait un domaine vital deux fois plus grand (~80 ha). *Cephalophus silvicultor* aurait le plus large domaine vital, autour de 200 ha (Feer, 1988).

Pour ce qui est des rythmes d'activité, Dubost (1980) et Feer (1988) concluent respectivement que *P. congica* et *C. callipygus* seraient principalement actifs entre 6 h et 10 h et 15 h et 19 h. À l'inverse, *C. castaneus* présenterait un rythme nyctéméral opposé avec des périodes d'activités s'étalant de 19 h à 22 h et de 2 h à 6 h (Groves et al., 2011). Ainsi, *C. callipygus* serait diurne, alors que *C. castaneus* serait nocturne, ce qui permettrait une ségrégation temporelle des activités entre les deux espèces (Feer, 1989b). *Cephalophus silvicultor* serait quant à lui plus actif à l'aube et au crépuscule, bien qu'il soit aussi observable de façon intermittente à d'autres moments, de jour comme de nuit (Kingdon & Hoffmann, 2013).

On peut conclure de ces différentes recherches que l'étude du domaine vital et du rythme d'activité de certaines espèces de céphalophes sont encore lacunaires.

### **2.4.3. Densité**

Les densités des trois groupes de céphalophes (bleus, rouges, à dos jaune) seraient respectivement comprises entre 0,9 à 78 individus.km<sup>-2</sup>, 0,3 à 19 individus.km<sup>-2</sup> et 0,3 à 2,15 individus.km<sup>-2</sup> (Dubost, 1980 ; Tutin et al., 1997 ; Hart, 2000 ; Groves et al., 2011).

Toutefois, l'estimation des effectifs des céphalophes en forêt dense humide tropicale et la mesure de la densité et des biomasses qui en découlent restent des questions controversées, tant l'écart entre les différentes estimations est important. Delvingt et al. (2001) notent un facteur d'écart de 1 à 17 entre les estimations de biomasse reprises dans neuf études différentes. Cette variabilité s'expliquerait par le recours aux méthodes d'inventaires (diurne ou nocturne) par transect linéaire avec comptage des indices de présence directs et indirects tels que White (1994) le préconise. Étant donné que les céphalophes sont difficilement observables dans les forêts denses, ce sont les indices indirects (fèces notamment) qui sont les plus utilisés. Les estimations qui en résultent, généralement calculées avec le logiciel Distance (Thomas et al., 2010), sont sujettes à des biais (Viquerat et al., 2013) liés aux aptitudes des observateurs à détecter les indices (van Vliet & Nasi, 2007) et à l'utilisation de taux de défécation et de vitesse de dégradation des fèces (Plumptre, 2000). En effet, la vitesse de dégradation peut changer en fonction des facteurs stationnels et saisonniers. Les taux de défécation peuvent aussi varier selon les zones et les espèces en fonction des ressources nutritives disponibles. Par exemple, Koster & Hart (1988), en République Démocratique du Congo, ont estimé le taux de défécation des céphalophes rouges et des céphalophes bleus respectivement à 4,4 et 4,9 fèces par jour et la vitesse de dégradation de leurs fèces respectivement à 21 et 18 jours. Au Gabon, White (1994) a évalué la vitesse de décomposition des fèces des céphalophes rouges à 4,3 jours en saison pluvieuse et deux mois en saison sèche. Dans le même pays, mais dans un autre milieu, van Vliet et al. (2009) déterminent une vitesse de dégradation des fèces de 3,4 jours pendant la saison sèche et 0,7 jour pendant la saison pluvieuse. Ces auteurs démontrent par ailleurs que les coléoptères (surtout nocturnes) jouent un rôle prépondérant dans la vitesse de décomposition des fèces. Ces divers constats peuvent conduire à une surestimation de la densité des céphalophes en saison sèche. À ceci, il faut ajouter la difficulté d'associer les fèces à la bonne espèce de céphalophes. En conséquence, les chercheurs utilisent généralement les trois groupes de céphalophes précités au regard de la taille des fèces (Koster & Hart, 1988 ; van Vliet & Nasi, 2007), entraînant davantage d'imprécisions dans les estimations.

Lors des inventaires directs, outre la densité de la végétation, la détectabilité des céphalophes dépend également des pressions cynégétiques qui modifient leur comportement. Lahm (1993) a démontré que les céphalophes adoptent, dans les zones chassées, un comportement cryptique en réponse aux observateurs qui approchent. Cependant, Croes et al. (2006) ont noté des observations contraires et signalent un comportement stationnaire des céphalophes dans les zones non chassées et une fuite souvent accompagnée de cris dans les terroirs de chasse. En conséquence, Viquerat et al. (2013) estiment que les inventaires directs diurnes ne sont fiables que sous une pression de chasse contrôlée.

Plusieurs études ont tenté de réduire les biais, soit en génotypant les fèces (van Vliet et al., 2007 ; Ntie et al., 2010), soit en se basant exclusivement sur des comptages directs lors d'inventaires nocturnes, lesquels ont démontré leur capacité à augmenter

considérablement les taux de rencontre (Robinson et al., 2016). Enfin, le récent développement des inventaires par pièges photographiques laisse entrevoir des estimations à l'avenir plus fiables (Nakashima et al., 2018).

Des progrès dans ce domaine sont à espérer. Toute tentative de gestion durable des prélèvements de céphalophes doit passer à un moment ou à un autre par une précision des méthodes d'inventaires.

## 2.5. Pressions anthropiques

### 2.5.1. Pression cynégétique

Les références trouvées dans le cadre de cette synthèse sont plutôt axées sur la chasse, notamment la chasse de subsistance, la chasse commerciale et le braconnage. Nous allons ici volontairement nous limiter à quelques unes d'entre elles.

Différents outils de chasse sont utilisés pour la capture des céphalophes : les fusils, les pièges à cou ou à patte (Delvingt et al., 2001) et les filets, bien que ceux-ci tendent à disparaître (Fargeot, 2013). Les estimations de la consommation annuelle de la viande de chasse dans le bassin du Congo peuvent aller jusqu'à cinq millions de tonnes (Brown, 2003). Les céphalophes sont reconnus comme les premiers produits de chasse et représentent à ce titre une part importante des prélèvements tant en nombre qu'en biomasse (Hart, 2000 ; Mockrin, 2009 ; Yasuoka et al., 2015). Ils peuvent totaliser jusqu'à 80% des prélèvements de chasse (Vanthomme et al., 2010).

Selon Newing (2001), la pression de chasse sur les populations de céphalophes a probablement atteint un niveau insoutenable. Les céphalophes bleus apparaissent comme étant les plus prélevés et ont été longtemps considérés comme les plus résilients à la pression cynégétique à cause de leur caractère anthropophile (Yasuoko et al., 2015). De plus, ils sont réputés prolifiques avec un cycle de reproduction assez court (FAO, 2010). Ainsi, selon certaines études, la pression de chasse n'aurait que peu d'influence sur la démographie des céphalophes bleus (Mockrin, 2009 ; Hart & Kingdon, 2013). Cette assertion a toutefois été remise en question par Grande-Vega et al. (2016).

La durabilité de la chasse dépendrait de la maîtrise du prélèvement maximum soutenable ( $P_{RR}$ ) sur chaque terroir de chasse. Robinson & Redford (1991) ont proposé un modèle pour le calculer.

$$P_{RR} = fP_{max}, P_{max} = D(\lambda_{max}-1)$$

Avec  $P_{RR}$  : prélèvement maximum soutenable exprimé en individu.km<sup>2</sup>.an<sup>-1</sup>;  $D$  : densité exprimée en individus.km<sup>-2</sup>.



Le tableau 2.1. synthétise les valeurs des différents paramètres disponibles dans la littérature pour le calcul du  $P_{RR}$ . On peut noter une différence de 30% entre les valeurs de  $\lambda_{max}$  observées pour le groupe des céphalophes bleus, une différence de 25% pour le groupe des céphalophes rouges et de 10% pour le céphalophe à dos jaune. Les valeurs de  $f$  sont de 0,4 pour les céphalophes bleus et rouges, et de 0,2 pour le céphalophe à dos jaune.

**Tableau 2.1.** Données pour le calcul du prélèvement maximum soutenable (d'après le modèle de Robinson & Redford,1991).

Groupes d'espèces	$\lambda_{max}$ (individus.an <sup>-1</sup> )			f
	Fimbel et al. (2000)	Fa et al. (1995)	Feer (1993)	Yasuoka (2006)
Céphalophes bleus	1,63	1,63	2,33	0,4
Céphalophes rouges	1,24	1,54	1,65	0,4
Céphalophe à dos jaune ( <i>Cephalophus silvicultor</i> )	-	1,54	1,39	0,2

$\lambda_{max}$  : croissance démographique annuelle maximale; f : facteur variant en fonction de la longévité des espèces.

Yasuoka (2006) estime, pour les forêts denses humides d'Afrique centrale, un prélèvement maximum soutenable à une valeur comprise entre 0,03 et 1 individu.km<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> pour les céphalophes bleus et entre 0,07 et 0,2 individu.km<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> pour le céphalophe à dos jaune. Ces calculs, fondés sur la production durable maximale, sont cependant considérés par van Vliet & Nasi (2008) comme peu fiables, en raison notamment des incertitudes évoquées précédemment quant à l'estimation des densités.

Les céphalophes sont souvent considérés comme de bons indicateurs du niveau de défaunation du fait de leurs niveaux de résiliences variables (Nasi & van Vliet, 2011). Yasuoka et al. (2015) proposent de calculer le ratio entre les nombres (chassés ou inventoriés) de céphalophes bleus et de céphalophes rouges. Ces auteurs considèrent que, dans une zone à pression anthropique faible, le ratio céphalophes bleus/céphalophes rouges est faible. Cependant, lorsque toutes les espèces de céphalophes sont rares, ce qui témoigne d'une forte pression anthropique, l'interprétation du ratio devient délicate.

Il ressort de toutes ces études que la pression cynégétique a un impact considérable sur les populations de céphalophes et que le calcul des taux d'extraction reste sujet à controverse.

### ***2.5.2. Impacts de l'exploitation forestière***

Constituant la principale forme d'affectation des terres dans le bassin du Congo, l'exploitation du bois d'œuvre est sélective, avec une moyenne d'un pied abattu par ha tous les 25 à 30 ans (Nasi et al., 2012). En l'absence de contrôle du réseau routier dont l'ouverture est indispensable à l'exploitation, on observe généralement une recrudescence du braconnage. En conséquence, il n'est guère aisé de discriminer les impacts directs de l'exploitation de ceux de la chasse. En outre, en l'absence d'alternatives, l'exploitation forestière contribue à créer des concentrations humaines qui engendrent une demande en viande de brousse accrue et des filières pour y répondre, dans lesquelles les céphalophes constituent une biomasse considérable. À titre d'exemple, Semeki et al. (2014) démontrent que dans une concession forestière en République Démocratique du Congo, les céphalophes représentaient 55% de toute la biomasse sauvage consommée.

D'après Laurance et al. (2006), la présence de routes dans les forêts aurait un impact important sur les populations de céphalophes. De même, Poulsen et al. (2011) notent que les forêts exploitées, même en absence d'activités de chasse, ne maintiendraient pas les mêmes densités de céphalophes que les forêts non exploitées, bien que Clark et al. (2009) démontrent que les espèces réagissent différemment. Par contre, il n'y aurait pas un effet direct de l'exploitation forestière sur la communauté de céphalophes tant à court terme (4 ans) qu'à long terme (25 ans) (White, 1992).

Il est possible d'inférer de ces études que l'impact de l'exploitation forestière sur les différentes espèces de céphalophes (en dehors de celle de la chasse provoquée par l'ouverture des routes) reste mal connu.

## **2.6. Conclusion**

À l'issue de cette synthèse, il s'avère que les relations phylogénétiques entre les différentes espèces de céphalophes demeurent peu résolues, malgré les révisions récentes proposées par Groves et al. (2011), Johnston & Anthony (2012) et Castello (2016).

Les recherches menées sur le régime alimentaire des céphalophes montrent que ce sont des espèces majoritairement frugivores (jusqu'à 90% de leur régime alimentaire). Toutefois, l'importance des aliments secondaires consommés (feuilles, champignons, matières animales, etc.) est peu documentée. Par ailleurs, bien que la zoochorie joue un rôle déterminant dans la dynamique des forêts (Vanthomme et al., 2010), il existe un déficit d'informations sur la dissémination des graines par les céphalophes.

Quant aux informations sur la biologie de la reproduction des céphalophes, elles ne concernent que quelques espèces et sont pour la plupart issues de l'observation d'animaux en captivité. Elles ne peuvent donc pas être généralisées aux animaux vivant en liberté.

Les méthodes actuelles d'inventaires, reposant majoritairement sur des indices indirects, ne peuvent fournir que des informations approximatives sur les densités et les biomasses. De même, l'utilisation des habitats et la quantification des rythmes d'activités des populations de céphalophes restent peu établies.

Les pressions cynégétiques sur la communauté de céphalophes soulignent le niveau insoutenable qu'a atteint leur chasse. En outre, les études sur le prélèvement maximum soutenable sont sujettes à polémique et ne peuvent être généralisées à toutes les forêts denses humides d'Afrique Centrale. Enfin, quant à l'impact de l'exploitation forestière, il est difficilement séparable de l'impact de la chasse.

Néanmoins, cette synthèse bibliographique permet une meilleure compréhension des différents enjeux afférents à ces espèces et constitue de ce fait un outil d'aide à la décision dans la mise en place des politiques de gestion et de protection des céphalophes dans les écosystèmes forestiers d'Afrique Centrale.

Pour de futures recherches, nous suggérons que les thématiques suivantes soient prioritairement abordées :

- le rôle des céphalophes dans la dispersion des graines et la régénération forestière,
- l'impact de l'exploitation forestière sur les populations de céphalophes,
- la distinction des différentes espèces de céphalophes lors des inventaires par des techniques innovantes (génotypage des fèces et pièges photographiques).

## Addendum

### 1. Note sur la taxonomie des céphalophes

Malgré les controverses notées sur la taxonomie des céphalophes, cette thèse s'est basée sur la nomenclature phylogénétique proposée par Groves et al. (2011). Cette classification ramène généralement les sous-espèces au rang d'espèces, ce qui a pour conséquence une inflation du nombre d'espèces. L'adoption de cette classification a néanmoins pour avantage de fournir des données spécifiques sur les différents taxons (espèces et/ou sous-espèces). Nos résultats resteront donc toujours valables si l'évolution de la science valide ou infirme cette nomenclature.

Nous discuterons plus en détails de ce point dans le dernier chapitre de cette thèse (chapitre 5).

### 2. Note sur le régime alimentaire de *C. silvicultor*

Bien qu'étant majoritairement frugivore, *C. silvicultor* est l'une des rares espèces de céphalophes à tendance omnivore. Il peut par exemple consommer du poisson, et de la viande. Il n'est pas rare d'observer dans le rumen de l'animal des parties de petits animaux, comme les grenouilles, les lézards, les caméléons, les oiseaux, etc. (Kranz & Lumpkin 1982 ; Wilson, 2001). L'espèce peut aussi consommer les crottes des fauves dans lesquelles elle tire les protéines animales (Kingdon & Hoffmann, 2013).

### 3. Note sur les recherches postérieures à 2019

- Au Gabon, la densité des céphalophes a été récemment évaluée par l'utilisation d'un nouveau modèle sur base des données de pièges photographiques : *Random Encounter and Staying Time model* (REST) (Nakashima et al., 2020). Au-delà des tendances habituelles de densité notées, cette étude souligne que : (1) la topographie pourrait être un facteur clé qui détermine la variation spatiale de la densité des céphalophes, au sein et entre espèces; (2) la biomasse des céphalophes pourrait rester élevée dans les forêts soumises à des perturbations naturelles et anthropiques.
- Des algorithmes d'apprentissage automatique (*Machine learning*) ont été développés par Whytock et al. (2021) afin d'améliorer la vitesse d'étiquetage des photos (issues de pièges photographiques) de plusieurs espèces dont les céphalophes. Des analyses écologiques automatisées (richesse spécifique, occupation, patrons d'activité) peuvent être également faites.



# Chapitre 3

---

## Patrons journaliers d'activité et co-occurrence des céphalophes en forêts denses humides d'Afrique centrale



La connaissance des processus favorisant la cohabitation des espèces permet de prévoir leur rôle (redondant ou complémentaire) dans la dispersion des graines et la régénération forestière (voir Chapitre 1). Le présent chapitre (rédigé en anglais) étudie les patrons d'activité et les interactions spatio-temporelles qui permettent aux céphalophes de vivre et de partager les ressources sur un même espace (objectif 2).

Cette étude est publiée sous la référence :

Houngbégnon, F. G. A.; Cornelis, D.; Vermeulen, C.; Sonké, B.; Ntie, S.; Fayolle, A.; Fonteyn, D.; Lhoest, S.; Evrard, Q.; Yapi, F.; Sandrin, F.; Vanegas, L.; Ayaya, I.; Hardy, C.; Le Bel, S.; Doucet, J.-L. Daily Activity Patterns and Co-Occurrence of Duikers Revealed by an Intensive Camera Trap Survey across Central African Rainforests. *Animals* **2020**, *10* (12), 1–17. <https://doi.org/10.3390/ani10122200>.



## Abstract

The duiker community in Central African rainforests includes a diversity of species that can coexist in the same area. The study of their activity patterns is needed to better understand habitat use or association between the species. Using camera traps, we studied the temporal activity patterns, and quantified for the first time the temporal overlap and spatial co-occurrence between species. Our results show that: (i) Two species are strongly diurnal: *Cephalophus leucogaster*, and *Philantomba congica*, (ii) two species are mostly diurnal: *C. callipygus* and *C. nigrifrons*, (iii) one species is strongly nocturnal: *C. castaneus*, (iv) and one species is mostly nocturnal: *C. silvicultor*.

Analyses of temporal activities (for five species) identified four species pairs that highly overlapped ( $\hat{\Delta} \geq 0.80$ ), and six pairs that weakly overlapped ( $\hat{\Delta}$  between 0.06 and 0.35). Finally, co-occurrence tests reveal a truly random co-occurrence ( $p_{lt} > 0.05$  and  $p_{gt} > 0.05$ ) for six species pairs, and a positive co-occurrence ( $p_{gt} < 0.05$ ) for four pairs. Positive co-occurrences are particularly noted for pairs formed by *C. callipygus* with the other species (except *C. nigrifrons*). These results are essential for a better understanding of the coexistence of duikers and the ecology of poorly known species (*C. leucogaster* and *C. nigrifrons*), and provide clarification on the activity patterns of *C. silvicultor* which was subject to controversy. Camera traps proved then to be a powerful tool for studying the activity patterns of free-ranging duiker populations.

**Keywords:** daily activity patterns; duikers; Central Africa; overlap coefficient; co-occurrence; camera traps



### 3.1. Introduction

Duikers are endemic antelope species to sub-Saharan Africa. According to the herbivome concept (delimitation of different large mammal herbivory/frugivory regimes, analogous to biome concept) of Hempson et al. (2015), the herbivome of duikers covers forested tropical regions. The number of species of duikers is still controversial because of their unresolved phylogenetic linkages (Van Vuuren et al., 2001; Ntie et al., 2010; Johnston, 2012). In addition, there is controversy over the taxonomy of duikers. Indeed, taxa formerly classified as subspecies have recently been elevated to the rank of full species by Groves and Grubb (2011), (Annex 4). Three genera of duikers are currently recognized (*Cephalophus*, *Philantomba*, and the monotypic savanna specialist *Sylvicapra*) (Johnston & Anthony, 2012). Overall, duikers can be organized into three groups according to their coat colour and their size: (1) Blue duikers (small duikers), (2) red duikers (medium duikers), (3) and yellow-backed duiker (large duiker) (Fimbel et al., 2000; van Vliet & Nasi, 2007) (Annex 4). Some taxa within these groups (such as *C. crusalbum* and *C. callipygus*) are suggested to be close phylogenetically (Ntie et al., 2010; Ghassemi-Khademi & Hamidi, 2019). According to Ntie et al. (2010), *C. callipygus* and *C. crusalbum* are not monophyletic. This lack of monophyly may be due to incomplete lineage sorting commonly observed in recently derived taxa, hybridization or the presence of nuclear translocated copies of mitochondrial DNA. In fact, *C. crusalbum* was distinguished from *C. callipygus* with striking white lower legs (Castello, 2016). However, Hedwig et al. (2018) observed phenotypic variations that make them indistinguishable. The duiker community is the most heavily hunted community in the Congo Basin (Mockrin, 2009; Yasuoka et al., 2015). They represent a very significant part of the animal biomass in forest ecosystems (Vanthomme et al., 2010; Hempson et al., 2015), and up to seven species of duikers can live sympatrically (Newing, 2001).

Daily activity patterns inform the movement ecology that regulates physiology of individuals and growth of a population, and is an important attribute of species coexistence (Azevedo, 2018; Lashley, 2018). The study of activity patterns provides insight into the ecological processes that shape the use of space by an animal community, including : Shared home range, food resource use (competitive or segregated), predation and energy expenditure (Lynam et al., 2013; Rowcliffe et al., 2014). In general, competition between sympatric species is mitigated by partitioning resources in three niche dimensions: Space, time and food (Schoener, 1974). At larger scales, cohabitation between species is facilitated through spatial segregation (Kneitel & Chase, 2004). Thus, geographic range selection (*first-order selection*), and home range (*second-order*) are the primary factors that reduce competition (Johnson, 1980). At finer scales, co-occurrence is facilitated by selection of feeding site (*third-order*) within the home range and finally the selection of food items (*fourth-order*) (Johnson, 1980). Moreover, time is appropriately partitioned between species in order to avoid agonistic or competitive encounters (Halle, 2000). The daily activity patterns of terrestrial mammals can be categorized into nocturnal, diurnal, crepuscular, and cathemeral (active during hours of daylight and darkness) (Bennie et al., 2014). Ridout

and Linkie (2009) developed a statistical method (initially proposed by Weitzman, 1970) for the study of temporal interactions between species, estimating the overlap coefficient between two activity patterns. Probabilistic models for analysing of species spatial co-occurrence have also been developed (Veech, 2013; Rota et al., 2016).

Changes in activity patterns, particularly as a result of anthropogenic activities, can result in physiological stress that can affect reproduction and survival of individual animals, and therefore population growth (Bourgoin et al., 2011). Understanding activity patterns is thus fundamental to establishing effective strategies for the conservation and sustainable management of animal communities (Frey et al., 2017). Most of the studies concerning the activity patterns of mammals have been conducted on animals held in captivity using direct observations (Saint-Girons, 1966; Johnsingh, 1983). Indeed, studying the activity patterns of animal populations in their natural environment is often difficult, and even more so in rainforests (Bowland & Perrin, 1995). Activity patterns in the natural environment can be assessed using activity loggers, GPS or VHF collars, but this invasive method requires capturing and equipping animals (Dubost, 1980; Bowland & Perrin, 1995). Less invasive and more affordable, camera traps are now massively used in tropical forests and provide large datasets on the activity of a wide range of species (Frey et al., 2017; Bessone et al., 2020). Camera traps generate time-stamped information from each photo accumulated over time, which helps to identify activity periods of different species (Harmsen et al., 2011; Lynam et al., 2013; Rowcliffe et al., 2014). However, the biological characteristics of the species (weight, age, sex) are difficult to observe.

The daily activity patterns of duikers in the moist forest of Central Africa have been studied on only a few individual species, by telemetry (*P. congica*, *C. callipygus*, and *C. castaneus*) (Dubost, 1980; Feer, 1988; Feer, 1989), by observations in captivity (*C. silvicultor*) (Kranz & Lumpkin, 1982; Lumpkin & Kranz, 1984), and summarily by camera trapping (*P. congica*, *C. callipygus*, *C. castaneus*, *C. leucogaster*, *C. crusalbum*, *C. silvicultor*, and *C. nigrifrons*) (Gessner et al., 2013; Hedwig et al., 2018; Nakashima, 2020). To date, the activity patterns of several species remains unquantified.

In this paper, we first characterize the activity patterns of the duiker community in the rainforests of Central Africa through the use of camera traps. We then investigate the interspecific relationships, studying temporal overlap of activities (temporal interactions) and co-occurrence (spatial interactions). Since duikers vary greatly in size, greatly constraining fruit selection (Illius & Gordon, 1992; Newing, 2001), we expected a higher spatio-temporal segregation between species of similar size (red duikers).

Understanding activity patterns and niche partitioning may help scientists and managers to elucidate ecological mechanisms which allow the co-existence of duikers, thereby benefitting conservation and management of duiker community.

## 3.2. Materials and methods

### 3.2.1. Study area

The study area covers the rainforests of central Africa between 5° S–4° N and 12° E–16° E. It includes 12 sites located in four countries: Cameroon (five sites), Gabon (four sites), Congo (two sites), and the Democratic Republic of Congo (one site) (Figure 3.1). The camera traps used to determine the activity patterns of duikers were set up along a north-south gradient encountering most vegetation types representative of the Guinea-Congolese forests (White, 1983). The climate is equatorial, with average rainfall ranging from 1400 mm to 1700 mm/year (Gond et al., 2013).

### 3.2.2. Camera traps data collection

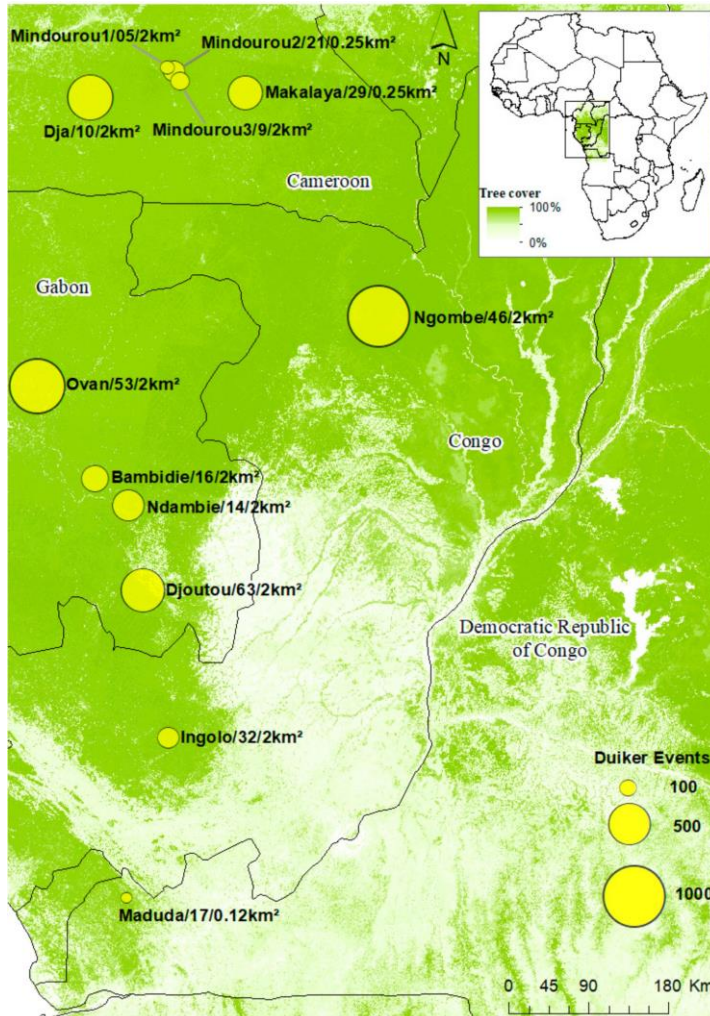
Overall, 428 camera traps were installed at the 12 sites over a five-year period (2014, 2016–2019, see Annex 5 for details). Different models of camera traps (Bushnell Trophy Cam HD and Moultrie Game Spy) with passive infrared sensors were used.

Camera trap locations were predetermined using systematic sampling. They were deployed at a density of one camera per 0.12 km<sup>2</sup> to 2 km<sup>2</sup> according to the size of the sites (see Figure 3.1). Specific sites for camera placement were selected using predefined GPS coordinates. Cameras were installed at the base of a tree at an average height of 30 cm above the ground, and were oriented towards animal tracks or open spaces, without using bait (van Schaik & Griffiths, 1996; Noor et al., 2017). In order to reduce false triggers, and allow a good identification of species, the cover of grasses and lianas were slightly reduced in the camera's field of vision within a radius of 3 m. The cameras were set to the local times of each sampling site (UTC+1) and set to take one to three photos per shutter released at intervals of one to three seconds. They were activated in photo or hybrid (photo + video) mode and operated 24 hours a day for one to four months generating a total effective sampling effort of 17,827 trap nights.

For this study, we only selected camera traps that captured at least one clearly identifiable species of duiker. As a result, only 315 camera traps (73.6%) were retained for analysis purposes. The resulting photos were processed in Camera base (Tobler, 2007). The following criteria were met for the selection of independent events:

- The species was clearly identified. The identification was made on the basis of the physical traits described by Groves et al. (2011) and Castello (2016). In the absence of consensus, we used the taxonomy proposed by Groves and Grubb (2011) (Annex 4).
- A photo of several individuals (multiple individuals in the same image) of the same species was treated as a single individual event (Caravaggi et al., 2018).
- To avoid pseudo-replication, an interval of one hour was considered in order to identify independent events in the same species at the same camera-trap location (Cusack et al., 2015; Cruz et al., 2018).

- A photo of two species was treated as two separate independent events.



**Figure 3.1.** Location of the study sites. Legend: Name of site/Number of cameras/Camera density. Tree cover 2000 (Hansen et al., 2013).

### 3.2.3. Statistical analysis

#### 3.2.3.1. Activity periods

Any individual caught on a camera trap was considered to be active at that time (Rowcliffe et al., 2014). The sunrise and sunset times for each site were obtained from the website of the Department of Astronomical Applications of the United States Naval Observatory (USNO). For all sites, the average sunrise and sunset were 6:00 h and 18:00 h respectively (Annex 5). An individual activity was therefore classified as

diurnal if photographed between sunrise and sunset (6:00 h–17:59 h), and as nocturnal if photographed between sunset and sunrise (18:00 h–5:59 h) (Lynam et al., 2013; Azevedo et al., 2018).

Following the classification used by Gómez et al. (2005) and Azevedo et al. (2018), we have defined a taxon as: (1) Strongly diurnal or nocturnal if at least 90% of observations were made during the day or the night respectively, (2) mostly diurnal if between 10 and 29% of the observations were during the night, (3) mostly nocturnal if between 70 and 89% of the observations were obtained during the night, and (4) cathemeral if between 30 and 69% of the observations were recorded during the night. In addition, in order to characterise twilight activities, we considered the twilight period to be the time interval between 1 hour before and 1 hour after sunrise and sunset, respectively (Ross et al., 2013).

The gross distribution of the observations of each species was specified by a pie chart. In this type of graph, each observation is represented by a dot around the circumference of the hourly circle. A rose chart was also reproduced to show the relative frequency of observations for each time slot. The median time of activity was estimated and represented by a vector of identical length for each species (Pewsey et al., 2013). The new Hermans-Rasson test (1000 bootstrap replicates) was carried out in order to check whether the observations of each species were evenly distributed around the time circle (uniform distribution) (Landler et al., 2019). The activity profile of each species was modelled by estimating kernel density and non-negative trigonometric sums (Fernandez-Duran, 2004). Lashley et al. (2018) recommended a sample size ~100 detections or more for activity patterns study. However, we used kernel density and non-negative trigonometric sums to assess sample size, following recommendations of Linkie and Ridout (2011). Therefore, if for any given species there is a large difference between the trends of kernel density and non-negative trigonometric sums, this implies that the sample size for that species is too small to reliably explain the activity (Linkie and Ridout, 2011). Finally, we estimated the activity level of duikers (the proportion of time that duikers spend active) using the method developed by Rowcliffe et al. (2014).

### ***3.2.3.2. Overlap of activity patterns***

The quantification of the overlap in activity patterns between two sympatric species was done using the overlap coefficient ( $\hat{\Delta}$ ) (Ridout and Linkie, 2009). The coefficient  $\hat{\Delta}$  can be defined as the area under the curve that is formed by taking the minimum of two density functions (Kernel density) at each point in time (Lynam et al., 2013). It varies from 0 (no overlapping activity patterns) to 1 (identical activity patterns). We considered that two sympatric species had a strong overlap in activity patterns if  $\hat{\Delta} > 0.75$ , moderate if  $0.5 > \hat{\Delta} \geq 0.75$ , and low if  $\hat{\Delta} \leq 0.5$  (Monterroso, 2014).

Based on the recommendations of Meredith and Ridout (2018),  $\hat{\Delta}_1$  was used if of the two samples compared, the smaller of the two samples was less than 75

observations, otherwise  $\hat{\Delta}_4$  was applied. For two probability density function  $f(\cdot)$  and  $g(\cdot)$ ,  $\hat{\Delta}_1$  and  $\hat{\Delta}_4$  can be written in the following form (Ridout and Linkie, 2009):

$$\hat{\Delta}_1 = \int_0^1 \min \{ \hat{f}(t), \hat{g}(t) \} dt$$

$$\hat{\Delta}_4 = \frac{1}{2} \left( \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \min \left\{ 1, \frac{\hat{g}(x_i)}{\hat{f}(x_i)} \right\} + \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \min \left\{ 1, \frac{\hat{f}(y_i)}{\hat{g}(y_i)} \right\} \right)$$

where  $n$ : Total number of observations of the first species,  $m$ : Total number of observations of the second species;  $x_1, \dots, x_n$  and  $y_1, \dots, y_m$  represent the time series of the two samples.

We performed a Bootstrap test (1000 iterations) to complement the overlap coefficient information, and see whether two sets of circular observations were from the same distribution (Havmøller et al., 2020). The confidence intervals (for activity level, and coefficient  $\hat{\Delta}$ ) were calculated as percentile intervals from 1000 bootstrap samples (Meredith & Ridout, 2018).

### 3.2.3.3. Spatial Co-Occurrence Patterns

In order to assess the spatial interactions between the different species of duikers, statistical co-occurrence tests were carried out. They were based on two probabilities: (1) The probability ( $p_{lt}$ ) that two species co-occur at a frequency lower than the observed co-occurrence frequency, (2) and the probability ( $p_{gt}$ ) that two species co-occur at a frequency higher than the observed co-occurrence frequency (Veech et al., 2013). If  $p_{lt} < 0.05$  or  $p_{gt} < 0.05$ , this implies negative co-occurrence (competitive interaction) and positive co-occurrence (no antagonism) respectively for the considered species pairs. However, when  $p_{lt} > 0.05$  and  $p_{gt} > 0.05$ , co-occurrence is said to be truly random (independent distribution) (Veech et al., 2013; Griffith et al., 2016; Noor et al., 2017).  $p_{lt}$  and  $p_{gt}$  probabilities are defined as follows (Veech et al., 2013):

$$P_{lt} = \sum P_j \text{ for } j = 0 \text{ to } Q_{obs} - 1$$

$$P_{gt} = \sum P_j \text{ for } j = Q_{obs} + 1 \text{ to } N$$

with  $Q_{obs}$  the frequency of co-occurrence observed,  $N$  the total number of camera stations, and  $P_j$  the probability that two species co-occur at exactly  $j$  camera stations ( $j = 0$  to  $N$ ).  $P_j$  is obtained by the following equation (Griffith et al., 2016):

$$P_j = \frac{\binom{N_1}{j} \times \binom{N-N_1}{N_2-j}}{\binom{N}{N_2}}$$

Where  $N_1$  is the number of camera stations where species 1 occurs, and  $N_2$  the number of camera stations where species 2 occurs. The term  $\binom{N_1}{j}$  represents the number of ways of selecting  $j$  camera stations that have species 1 given that there are  $N_1$  such camera stations in the "population" of all camera stations. The term  $\binom{N-N_1}{N_2-j}$  represents the number of ways of selecting  $N_2 - j$  camera stations that have species 2 but not species 1, given that there are  $N - N_1$  such camera stations. Multiplying the numerator together gives the total number of ways of selecting  $j$  camera stations that have species 1 and 2. The term  $\binom{N}{N_2}$  represents the total number of ways  $N_2$  camera stations could be obtained out of a total of  $N$  camera stations. Thus, the equation is giving the proportion of  $N_2$  camera stations that also have species 1 under the condition that the two species co-occur at  $j$  camera stations (Griffith et al., 2016).

The standardised effect sizes were also calculated. They were obtained by the difference between the observed and expected co-occurrence frequencies divided by the number of sampling points (315 camera stations) (Veech et al., 2013). Varying from  $-1$  to  $1$ , it has the advantage of facilitating the comparison of results between different studies or methods (Veech et al., 2013; Noor et al., 2017).

Finally, we performed the Mantel test to evaluate the correlation between spatial co-occurrence and temporal overlap patterns.

All statistical analyses were performed using R software (R Core Team 2016) with the packages "ade4" (Dray & Dufour, 2007), "cooccur" (Griffith et al., 2016), "circular" (Lund et al., 2017), "overlap" (Meredith & Ridout, 2018), and "activity" (Rowcliff, 2019).

## 3.3. Results

### 3.3.1. Statistical analysis

A total of 4358 independent detection events (32% of duiker photos analyzed) were recorded and corresponded to six species of duiker. The most detected species was *P. congica* ( $n = 2562$ ), while the least was *C. nigrifrons* ( $n = 42$ ) (Table 3.1).

Because of their close phylogenetic relationship, *C. crusalbum* and *C. callipygus* are considered to be the same species (under *C. callipygus*,  $n = 945$ ). We did not take *C. nigrifrons* into account in the analyses of temporal overlap and spatial co-occurrence, since it is known that its habitat is completely different from other species (swampy area) (Kingdon, 2015; Castello, 2016). All six species are sympatric in the Makalaya, Bambidie, Djoutou, and Ovan sites (Table 3.1).

### 3.3.2. Species-Specific Activity Periods

The new Hermans-Rasson test indicates a non-uniform distribution of observations for each taxon ( $p < 0.01$ ). Trends in kernel density and trigonometric sum showed little differences for each species. The species thus present sufficient observations for the study of activity patterns. All species show bimodal activity (Figure 3.2).

Species with strong diurnal activity were: *P. congica* (97%,  $n = 2474$ ), and *C. leucogaster* (90%,  $n = 55$ ). Their twilight activities accounted for a proportion of 26% ( $n = 666$ ), and 21% ( $n = 13$ ), respectively. The mostly diurnal species *C. callipygus* (86%,  $n = 816$ ) and *C. nigrifrons* (79%,  $n = 33$ ) have a twilight activity of 30% ( $n = 278$ ) and 24% ( $n = 10$ ) respectively. Two nocturnal species were observed: *C. castaneus* (strongly nocturnal, 99%,  $n = 465$ ) with a twilight activity of 11% ( $n = 51$ ), and *C. silvicultor* (mostly nocturnal, 85%,  $n = 236$ ) with a twilight activity of 21% ( $n = 59$ ).

The median activity of diurnal species is found between 10:00 and 13:00, while that of nocturnals was at midnight (Figure 3.2). The least activity level was recorded for *P. congica* (0.31 CI: 0.31–0.37) and the largest for *C. silvicultor* (0.46 CI: 0.41–0.58). The activity levels of the other species were: 0.40 (CI: 0.25–0.57) *C. nigrifrons*, 0.42 (CI: 0.36–0.45) *C. castaneus*, 0.44 (CI: 0.28–0.46) *C. leucogaster*, and 0.44 (CI: 0.44–0.54) *C. callipygus* (Annex 6).

Furthermore, duikers were rarely observed in groups. For instance, *C. leucogaster* was always photographed alone. Simultaneous observations of two individuals accounted for only 1% of the observations for *C. castaneus*, 2% for *C. callipygus* and *C. silvicultor*, and 4% for *C. nigrifrons*. However, for *P. congica*, this percentage is much higher, reaching 13%. Moreover, *P. congica* was the only species observed with three individuals (1%). In addition, a mixed species group consisting of *C. callipygus* and *P. congica* was observed on three occasions.

### 3.3.3. Temporal overlap Patterns

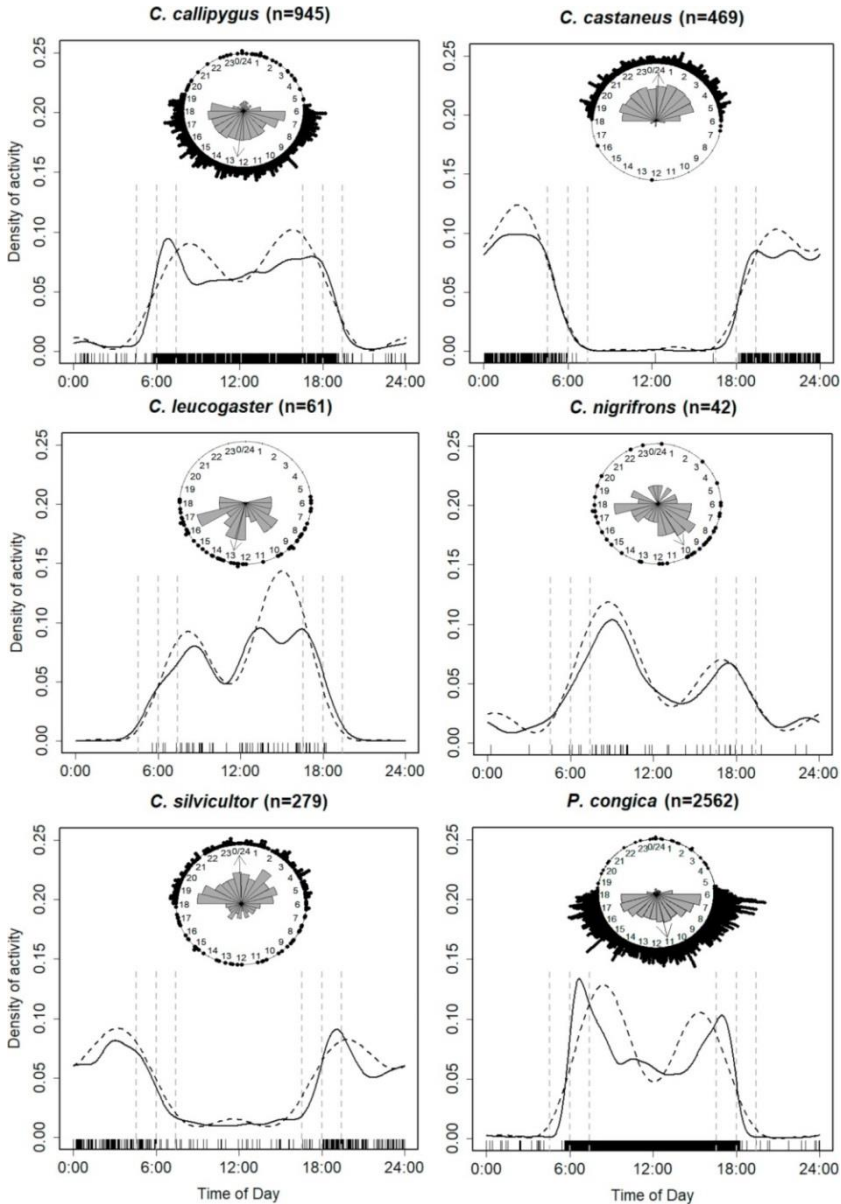
Overlap values were computed for all pairs of species and varied from 0.06 (CI: 0.05–0.07) to 0.87 (CI: 0.84–0.89) (Figure 3.3). Specifically, four pairs of species with strong overlap ( $\hat{\Delta} \geq 0.80$ ) were distinguished. These were the two nocturnal species *C. castaneus* and *C. silvicultor*, the diurnal species *C. callipygus* and *P. congica*, and the diurnal species *C. leucogaster* associated respectively with the species *C. callipygus* and *P. congica*. However, the distributions were significantly different for three of them ( $p < 0.05$ ). As was expected, low overlap was observed between diurnal and nocturnal species. Overlap coefficients vary in these cases from 0.06 (*C. castaneus* and *P. congica*) to 0.35 (CI: 0.30–0.40) (*C. callipygus* and *C. silvicultor*). No moderate overlap in activity patterns was obtained.



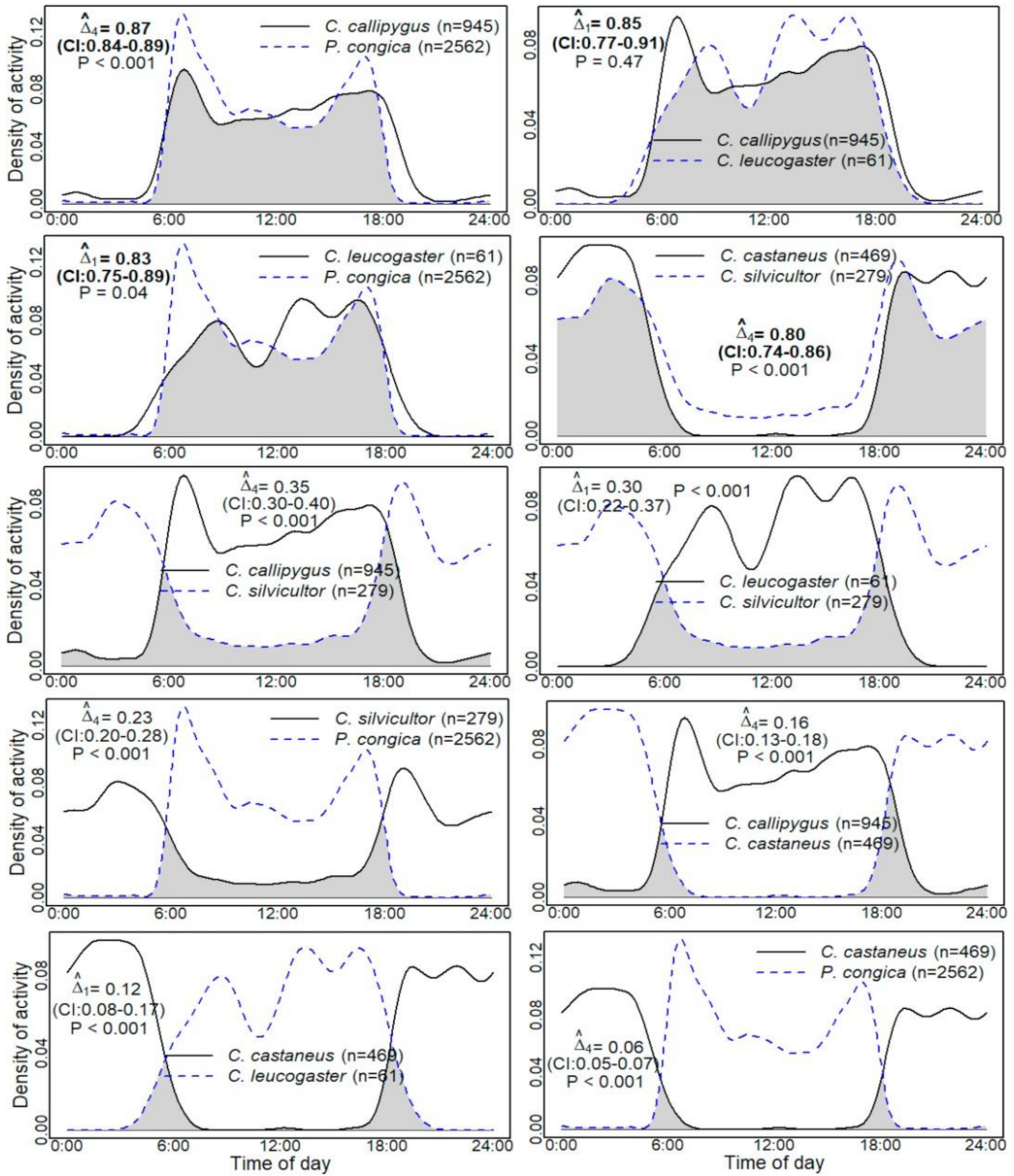
**Table 3.1.** Number of independent detection events per site and species.

CMR: Cameroun, GBN: Gabon, COG: Congo, DRC: Democratic Republic of Congo, R: Red duiker, Y: Yellow-backed duiker, B: Blue duiker.

Sites	<i>C.</i> <i>callipygus</i> <sup>R</sup>	<i>C.</i> <i>castaneus</i> <sup>R</sup>	<i>C.</i> <i>leucogaster</i> <sup>R</sup>	<i>C.</i> <i>nigrifrons</i> <sup>R</sup>	<i>C.</i> <i>silvicultor</i> <sup>Y</sup>	<i>P.</i> <i>congica</i> <sup>B</sup>
Dja CMR	70	30	0	1	60	417
Makalaya CMR	140	30	1	1	32	151
Mindourou1 CMR	7	13	0	0	6	42
Mindourou2 CMR	27	17	0	1	14	99
Mindourou3 CMR	12	13	0	0	4	86
Ingolo COG	1	35	0	0	10	113
Ngombe COG	230	148	1	0	55	545
Bambidie GBN	100	45	12	1	14	52
Djoutou GBN	102	31	19	3	19	359
Ndambie GBN	116	67	25	0	30	77
Ovan GBN	140	36	3	8	35	601
Maduda RDC	0	4	0	27	0	20
Total	945	469	61	42	279	2562



**Figure 3.2.** Density estimates of daily activity patterns of six duiker species from the Central African rainforests. Solid lines indicate the kernel-density estimates; Dashed lines indicate the trigonometric sum distributions; Short vertical lines above the x-axis indicate the times of individual photographs. The six dotted vertical lines indicate, start of twilight, sunrise, end of twilight, start of twilight, sunset, end of twilight, respectively. Raw circular plot of activity patterns of each duiker is represented inset. Sectors of the rose diagram indicate relative frequencies in the 24 class intervals; arrows indicate the median: 12.5, 24.2, 12.9, 10.1, 23.9, and 11.1 hours, respectively.



**Figure 3.3.** Temporal overlap of duikers of the central African rainforest. The overlap coefficient is the shaded area. Approximate 95% bootstrap confidence intervals are in parentheses. High temporal overlaps are in bold type.  $p$  ( $p$ -values): Probability that two sets of circular observations come from the same distribution.

### 3.3.4. Spatial Co-Occurrence Patterns

The co-occurrence tests carried out indicated a truly random co-occurrence for six species pairs, and a non-random co-occurrence for four pairs (Table 3.2). Specifically, four pairs of species showed significant positive co-occurrence. These are the species pairs formed by *C. callipygus* with the species *C. castaneus* ( $p_{gt} < 0.001$ ), *C. leucogaster* ( $p_{gt} = 0.025$ ), *C. silvicultor* ( $p_{gt} < 0.001$ ), and *P. congica* ( $p_{gt} = 0.001$ ). All other species associations revealed a random co-occurrence.

The Mantel test indicated no significant correlation between spatial co-occurrence and temporal overlap ( $r = -0.09$ ,  $p = 0.72$ ).

**Table 3.2.** Estimates of species co-occurrence patterns between the species pairs. The upper half table in light grey presents the values of probabilities  $P_{lt}$  and  $P_{gt}$ . The lower half table in dark grey indicates standardised effect sizes of co-occurrence (positive and negative values indicated positive and negative associations respectively). Statistically significant values of effect sizes and probabilities ( $P < 0.05$ ) are bold.

	<i>C. callipygus</i>	<i>C. castaneus</i>	<i>C. leucogaster</i>	<i>C. silvicultor</i>	<i>P. congica</i>
<i>C. callipygus</i>		$P_{lt} = 0.999$ $P_{gt} < \mathbf{0.001}$	$P_{lt} = 0.991$ $P_{gt} = \mathbf{0.025}$	$P_{lt} = 0.999$ $P_{gt} < \mathbf{0.001}$	$P_{lt} = 0.999$ $P_{gt} = \mathbf{0.001}$
<i>C. castaneus</i>	<b>0.048</b>		$P_{lt} = 0.875$ $P_{gt} = 0.229$	$P_{lt} = 0.962$ $P_{gt} = 0.062$	$P_{lt} = 0.875$ $P_{gt} = 0.199$
<i>C. leucogaster</i>	<b>0.017</b>	0.007		$P_{lt} = 0.105$ $P_{gt} = 0.956$	$P_{lt} = 0.958$ $P_{gt} = 0.141$
<i>C. silvicultor</i>	<b>0.056</b>	0.022	-0.011		$P_{lt} = 0.735$ $P_{gt} = 0.376$
<i>P. congica</i>	<b>0.034</b>	0.010	0.008	0.005	

## 3.4. Discussion

This study provides information related to the activity patterns of duiker populations through the use of camera traps. It is the first study quantifying duiker activity, temporal overlaps and spatial co-occurrences in Central African rainforests.

In our study, we used the new taxonomy proposed by Groves and Grubb (2011), which is based on phylogenetic species concept. However, the taxonomy of bovids is a subject of great controversy. Recent studies seem to raise doubts about the new taxonomy for some bovids (Mori et al., 2019). Nevertheless, a consensus among scientists still lacking (see Annex 4 for taxonomy used by the International Union for Conservation of Nature “IUCN” for duikers studied). We also considered *C. crusalbum* and *C. callipygus* as the same species (Ntie et al., 2010; Ghassemi-Khademi & Hamidi, 2019). Analysis of circular distributions of the two taxa did not show any significant differences (results not shown, Watson’s two-sample test,  $U_2 = 0.04$ ,  $p > 0.1$ , Annex 7).

The activity patterns of the species studied were generally dependent on sunrise and/or sunset, suggesting immediate photoperiodicity (Bowlan & Perrin, 1995). We observed bimodal activity for all species, and distinguished between diurnal (*C.*

*callipygus*, *C. leucogaster*, *C. nigrifrons*, and *P. congica*) and nocturnal activity patterns (*C. castaneus* and *C. silvicultor*). Species with bimodal peaks occurring around twilight could be interpreted as crepuscular (Noor et al., 2017). The peaks of twilight activity observed in duikers actually implies that their visual apparatus is optimised to function at low light levels (mesopic vision) (Stockman & Sharpe, 2006).

Two phases of variable length were observed depending on the species: (1) An active phase interspersed with a decrease in activity (resting period), (2) and an inactive phase which corresponds to the day for a nocturnal species and the night for a diurnal species (Figures 3.2 and 3.3). The period of activity can be interpreted as the time taken by an animal for foraging, odour analysis, mate finding, scent marking, defending the territory, and related activities. The resting period, on the other hand, can be equated to the actual rumination or resting time when the animal has stopped moving (Feer, 1988). Moreover, the fact that *P. congica* and *C. silvicultor* have respectively the smallest and greatest activity level can be explained by their weight. Indeed, large duikers require a longer searching time for fruits to meet their energetic needs (Dubost, 1979). However, Nakashima et al. (2020) found a similar proportion of activity for *P. congica* (0.35) and *C. silvicultor* (0.36).

All diurnal species, with the exception of *C. leucogaster* and *C. callipygus*, showed peaks of bigeminus type activity (morning peak greater than evening peak). *Cephalophus leucogaster* showed peaks of the alternating type (larger evening peak), while the trend of peaks differed for *C. callipygus* according to the analytical methods (Figure 3.2). The decrease in activity in the middle of the day may be due to the increase in temperature as the sun's rays penetrate the forests (Feer, 1988).

The trends on the activity patterns of *P. congica* (Figure 3.2) are corroborated by Dubost (1980) in Gabon. In the same country, Feer (1988) showed that the activity of *C. callipygus* begins at sunrise between 5:00 h and 6:00 h and ends between 18:00 h and 19:00 h. The peaks of activity observed by the author were found between 6:00 h and 10:00 h as well as between 16:00 h and 18:00 h, which is generally consistent with our results.

*Cephalophus leucogaster* and *C. nigrifrons* are among the least-known species (Groves et al., 2011; Castello, 2016). Hedwig et al. (2018) reported diurnal activity for 11 events of *C. leucogaster* detection. In addition, Gessner et al. (2013) indicated daytime use of bays by *C. nigrifrons* (number of detection events not indicated).

The nocturnal species *C. castaneus* shows a more pronounced peak at the end of the night than at the beginning of the night. This observation validates the results of Feer (1988), who explains this phenomenon by *C. castaneus*' search for shelter at the end of its activity. The species is said to be selective in its choice of resting habitat.

Until now, there were no consensus on the activity patterns of *C. silvicultor*. Dubost (1979) considered that the biophysical characteristics of *C. silvicultor* are quite particular for a strictly nocturnal or strictly diurnal species. This finding was reinforced by Kranz and Lumpkin (1982) and Lumpkin and Kranz (1984). Kingdon

and Lahm (2013) stated that the species is essentially active in the twilight, and may be intermittently active both day and night, while Hedwig et al. (2018), and Nakashima et al. (2020) identified it as a nocturnal species. Our results showed that *C. silvicultor* is mostly nocturnal (85%,  $n = 236$ ) with one of its main peaks of activity at dusk (crepuscular activity). Whether diurnal or nocturnal, all species showed more or less sporadic activity outside of their usual range of activity (Figures 3.2 and 3.3).

Although daylight is the main environmental variable that influences the behaviour and determines the activity profile of mammals (de Sá Alves & Andrio, 2005), other biophysical parameters may come into play and modify to some extent day and night cycles (Caravaggi et al., 2018). Our study focused mainly on time-stamped information obtained from the cameras. Climatic variability (temperature, precipitation) has therefore not been taken into account. Indeed, it is conceivable that the activity time of duikers could be extended during periods of lower availability of fruits (dry season), following the search for fruit. Feer (1988) reported a slight increase in the home range of *C. callipygus* and *C. castaneus* in the dry season. However, Dubost (1980) found no increase in the home range of *P. congica* in any season. The later author noted, based on a study carried out on a single *P. congica* individual, bimodal patterns of the bigeminus type only in the rainy season.

Furthermore, we did not take into account the level of anthropogenic pressures in the study sites. It is recognised that human activities (especially hunting) affect the behaviour of duiker populations (Lahm, 1993; Croes et al., 2006) and could therefore influence their activity patterns. The activity patterns of duikers could also be conditioned by those of other species. Indeed, several studies have demonstrated some relationships between the activities of predators and their prey (Harmsen et al., 2011; Azevedo et al., 2018). Similarly, cases of commensalism could affect activity patterns. For example, *C. crusalbum* (here *C. callipygus*) has been observed eating under trees where monkeys were present, causing fruit to fall (Gautier-Hion & Gautier, 1994). Also, aggressive or gregarious competitors, such as bush pigs may affect activity patterns of duikers. It would therefore be an added value for future studies, to characterize duikers activity patterns, taking into account climatic factors, anthropogenic pressures, predators (leopard, python, chimpanzee, etc.), and the relationships between duikers and the other species of the sites.

Moreover, we noted that *P. congica* has the highest gregarious activity. This can be explained by the fact that this species is the only one that lives in couples (Dubost, 1980). The other species appear to be rather solitary, except during the breeding season (Houngbégnon et al., 2019).

Contrary to our prediction, statistical tests of spatial co-occurrence confirmed, for all species, a non-competitive interaction. Of the ten co-occurrences tested, only four were significantly positive, and involved *C. callipygus* with all the other considered species respectively. Positive co-occurrence very often indicates, for the species in question, a common habitat preference and an absence of strong antagonistic relationships. The three observations of mixed species (*C. callipygus* and *P. congica*)

point in this direction. The random co-occurrences indicates that the concerned species are spatially distributed independently from each other (Veech Site). In this study, we used a co-occurrence probabilistic model which does not account for imperfect detection (naïve co-occurrence). Species associations may differ when imperfect detection is considered (Rota et al., 2016). However, our sample sizes are large and probably have reduced this bias. For a comparison of results, we suggest for future studies, the use of multispecies occupancy models (Rota et al., 2016).

Among the three species of the red duikers group (*C. callipygus*, *C. castaneus*, and *C. leucogaster*), *C. castaneus* adopted a temporal strategy of activity different from the other species, with the lowest overlap of activity: 0.12 (CI: 0.08–0.17, *C. castaneus* and *C. callipygus*), and 0.16 (CI: 0.13–0.18, *C. castaneus* and *C. leucogaster*), confirming our prediction. One might therefore expect a competitive relationship between *C. callipygus* and *C. leucogaster*. However, co-occurrence patterns showed the absence of an antagonistic relationship (positive or random co-occurrence, Table 3.2). Based on our results, and referring to the framework proposed by Johnson (1980), the coexistence of duikers can be explained by different selection scales: (1) At a fine selection scale, the red duikers species reduce competition by temporal partitioning (*C. castaneus*), and by the selection of specific food resources (*C. callipygus*, and *C. leucogaster*); (2) at an intermediate selection scale, the coexistence of *P. congica*, red duikers and *C. silvicultor* could be linked to the selection of distinct feeding sites imposed by fruit size; (3) and on a large spatial selection scale, *C. nigrifrons* selects a specific habitat (swampy areas).

Finally, results of this study highlight the potential of camera traps for modelling activity patterns and interactions between sympatric species. In addition, our results provide important information for better conservation and management strategies of duiker populations. For instance, regulation of hunting activities should better integrate activity patterns of each species, which is not currently the case.

### 3.5. Conclusion

Data from 315 camera traps allowed the quantification of activity patterns of a community of duiker species. We studied the extent of overlapping activity patterns and co-occurrence for duikers for the first time in Central Africa. More specifically, we gathered important information on two poorly-known species, namely *C. leucogaster* and *C. nigrifrons*. A clarification was also made on the activity patterns of *C. silvicultor* which was previously subject to controversy.

In view of these results, we consider camera traps to be suitable tools for studying the behaviour, in particular the activity patterns of duikers, which are elusive mammals difficult to observe in their natural environment. Camera traps do not, however, make it possible to determine the influence of weight, age and sex for these species, as such observations are difficult to detect on the images.

In terms of prospects, in-depth studies on the variation of activity patterns according to anthropogenic activities, climate, habitat, predators, and the existence of possible commensal relationships with other taxa seem particularly appropriate.





# Chapitre 4

---

## **Dispersion des graines par les céphalophes des forêts denses humides d'Afrique centrale soumises à une exploitation sélective de bois d'œuvre**



Les patrons d'activité peuvent être utiles dans l'explication des modèles de dispersion des graines (voir Chapitre 1).

La dispersion des graines est un mécanisme nécessaire à la régénération des communautés végétales. Ce chapitre (rédigé en anglais) fournit des données originales sur les taxons dont les graines sont dispersées par les céphalophes. Il examine aussi si l'exploitation du bois peut altérer les patrons de dispersion. Ce chapitre, répondant au troisième objectif de thèse est soumis pour publication sous l'intitulé :

Fructueux G. A. Houngbégnon, Jean-François Gillet, Johan Michaux, Yves Brostaux, Donatien Zébazé, Simon Lhoest, Cédric Vermeulen, Bonaventure Sonké, Jean-Louis Doucet. Seed dispersal by duikers in selectively logged rainforests: overlooked dispersal of an important animal community.



## Abstract

Seed dispersal by frugivores is a key process which is necessary for the regeneration of plant communities. The decrease in abundance of fruit-eating mammals due to anthropogenic pressures impacts on the proper functioning of forest ecosystems. Duikers (Cetartiodactyla, Bovidae) are important frugivores and the most hunted animals of the Central African rainforests. However, little is known about their role in seed dispersal.

In this study performed in South Eastern Cameroon, for the first time we evaluated seed dispersal by duikers, using germination trials of seeds contained in their dung and rumen. The influence of selective timber harvesting on this dispersal was also examined by comparing duiker community occupancy between a logged and an unlogged site.

Our results revealed a community of four duiker species *Cephalophus silvicultor*, *Philantomba congica* and two species of 'red' duiker (*C. callipygus* and *C. castaneus*). A total of 79 plant species (5481 seedlings) were found in the dungs of all duikers and a total of 37 species (5225 seedlings) were observed in the rumens of red duikers and *P. congica*. *Phyllanthus* sp. and *Musanga cecropioides* were the dominant taxa in dung and rumen contents, respectively. Taxa of high commercial value such as *Erythrophleum suaveolens*, *Milicia excelsa* and *Nauclea diderrichii* were also observed. The similarity between the plant communities dispersed by the duiker species showed that they play redundancy rather than complementary dispersal roles.

Duikers play an underestimated role in the restoration of environments disturbed by logging or shifting cultivation as most of the species observed are pioneer colonizing species. Furthermore, sustainable logging has little impact on duiker communities and their role in forest regeneration.

**Keywords:** seed dispersal, duikers, dung, rumens, logging, occupancy.

## 4.1. Introduction

Seed dispersal is an essential mechanism for forest regeneration. It allows the reduction of competition between seedlings; it contributes to the creation of new populations through the colonisation of new environments and it promotes genetic mixing through the exchange of individuals between populations (Lapenta et al., 2008; Traveset et al., 2014; Delibes et al., 2019). Seed migration can be achieved by several vectors including water, wind, gravity or animals (Jordano et al., 2011). Through their combined action, these vectors contribute to the long-term functioning of ecosystems and associated ecosystem services, including carbon sequestration, or the availability of wood and non-timber forest products (Forget et al., 2011).

The plant-animal mutualistic network is one of the most important complexes in terrestrial ecosystems. In tropical areas, up to 95% of plant species depend on animals for their dispersal (Beaune et al., 2013). Plants provide frugivores with the food resources they need to survive, and in return, frugivores disperse seeds away from the parental environment (González-Varo, 2010; Jordano, 2013). The effectiveness of frugivores as seed dispersers depends on their ability to deliver viable seeds in environments suitable for germination (Garber, 1986; Reid, 1989) since it has been shown that some species that consume the fruits are more predators than seed dispersers (Tutin and Fernandez, 1993; Lambert and Garber, 1998). It is usually assessed by the quantity and quality of dispersed seeds (Schupp, 1993). The quantitative aspect corresponds to the temporal and spatial availability of fruits or seeds, while the qualitative component corresponds to the processing of the seeds by the animal (Lapenta et al., 2008; Schleuning et al., 2015). Three treatment mechanisms by frugivores can promote seed germination: (1) removal of the pulp reduces the presence of inhibitory chemicals; (2) mechanical scarification (chewing) and chemical scarification (passage through the digestive tract) favour the permeability of the seed to gases and water; and (3) ejection of the seed inside fertilising faecal material favours germination and growth (Schupp et al., 2010; Muñoz-Gallego et al., 2019). Many studies point to a positive effect of the intestinal tract on seed germination (e.g. Haurez, 2015 or Muñoz-Gallego et al., 2019).

Given their importance in forest regeneration and the sustainability of metapopulations, the decline of frugivores would lead to a change in the composition of forests and, in turn, the extinction of certain taxa (Bond, 1995; Beaune et al., 2013). Indeed, several authors (Wang et al., 2007; Vanthomme et al., 2010) have shown a positive correlation between the abundance of frugivorous mammals and the recruitment of plant species. The more an environment is devoid of fauna, the less efficient the seed dispersal network is. The modification of dispersal systems by the effect of hunting pressure actually leads to a clumping of seeds at the foot of trees, and consequently to an increased genetic differentiation between plant populations (Giombini et al., 2017). Hunting activities can be facilitated by logging activities. Timber exploitation occupies large areas, reaching 28% of Central Africa's rainforests

(FRMi, 2018). Although selective, it impacts animal communities by facilitating access to remote areas for hunters and poachers when the road network is not controlled (Robinson et al., 1999).

Furthermore, settlement of logging company employees in camps or villages near forests increases hunting activities and makes harvesting unsustainable (Bennett & Gumal, 2001).

In the face of human activities, research on plant-animal mutualistic relationships and on the resilience of animal communities (the main vectors of seed dispersal) is necessary to establish an adequate conservation strategy for forest ecosystems, particularly in tropical areas where biological diversity is high and anthropogenic pressures are increasing. In Central Africa, which is one of the world's hotspots of biodiversity, most of the research on the plant-animal interaction network has focused on large mammals and/or those with a high protection status, such as elephants, gorillas and other primates (e.g. Maurois et al., 1997; Haurez, 2015). Very few studies have focused on ruminants (Houngbégnon et al., 2019).

Ruminants are often considered seed predators because of their powerful digestive system (fine chewing and efficient microbial digestion) (Bodmer, 1991). Nevertheless, Baltzinger et al. (2019) suggested the possibility of dispersal of small seeds via dung. Furthermore, their digestive system makes them vectors of a particular type of endozoochory called partial endozoochory or endozoochory spitting (Forget et al., 2007; Baltzinger et al., 2019). This is because intact or roughly crushed fruits and seeds are first stored in the rumen. After some time, the bolus is regurgitated for fine chewing of the elements (rumination) (Schwarm et al., 2008). During this process, the tough or large seeds are returned to the rumen for a second fermentation, or are spat out by the animal. The seeds expelled in this way may be viable (Herrera, 2002; Forget et al., 2007). This partial endozoochory is rarely studied due to the difficulty of tracking ruminants in their natural environment (McConkey et al., 2018).

Although duikers account for a significant proportion of the mammalian biomass of African rainforests, their role in seed dispersal has been little studied (Morgan, 2007). Duikers (Cetartiodactyla, Bovidae) represent the main venison products in Central Africa (Delvingt et al., 2001; Mockrin, 2009), and are therefore subject to high hunting pressure, which may be exacerbated by unsustainable logging activities. Poulsen et al. (2011) note that logged forests, even in the absence of hunting activities, would not maintain the same duiker densities as unlogged forests, although Clark et al. (2009) show that species respond differently. On the other hand, there would not be a direct effect of logging on the duiker community in both the short term (4 years) and long term (25 years) (White, 1992).

Fruit makes up to 90% of the diet of these sympatric ruminants. The rest of their diet is supplemented by leaves, fungi and animal matter (Houngbégnon et al., 2019). The great variability of their size, from 5kg to 80kg (genera *Philantomba* and *Cephalophus*), could predispose them to the dissemination of a large diversity of seeds

(Houngbégnon et al., 2019). However, the fineness of chewing and their digestion process presents a high destruction potential for swallowed seeds (Newing, 2001). Alexandre (1982), however, reported the presence of seeds of *Solanum verbascifolium* L. and *Musanga cecropioides* R.Br. ex Tedlie in the dung of *Cephalophus niger* Gray, 1846 in West Africa. Gautier-Hion et al. (1985) and Feer (1995) observed seed regurgitation during rumination by some captive duiker species (*Philantomba congica* Lönnberg, 1908; *C. callipygus* Peters, 1876; *C. castaneus* Thomas, 1892; *C. silvicultor* Afzelius, 1815).

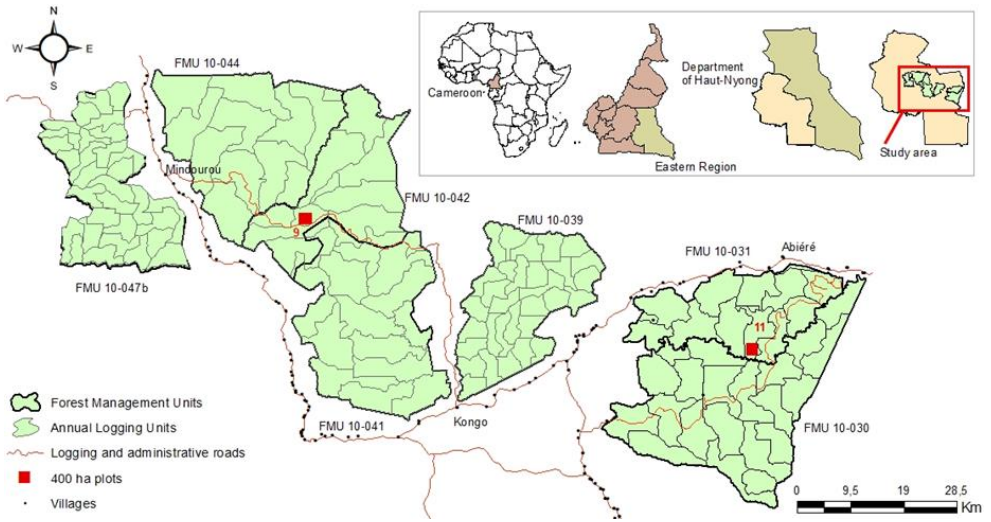
The objective of this study is to assess the role of duikers in seed dispersal and to examine whether this role could be altered by selective timber harvesting. To do this, in a forestry concession in south-east Cameroon: (i) we characterised the duiker community living in forests with different logging histories, and (ii) we analysed the dung and rumen contents of this community.

## 4.2. Material and methods

### 4.2.1. Study area

The research took place in the Forest Management Units (FMUs), between 3°01' N and 3°44' N; 13°20' E and 14°31' E granted to the Pallisco forestry company and its surroundings in South-eastern Cameroon (Figure 1). The rainforest is a transition between the evergreen and semi-deciduous types (classified as *Celtis* forest by Fayolle et al., 2014). The climate is equatorial, with two rainy seasons (April-June and September-November). Annual precipitation is 1640 mm (Worldclim, 2015), and the average annual temperature is 23.1°C (Hijmans et al., 2005). The geological substratum consists of volcanic intrusions and metamorphic rocks, and the soils are ferralsols (Jones et al., 2013).

Timber harvesting in these forests is selective, with an average of one to two trees felled per hectare every 30 years (Umunay et al., 2019). As part of the FSC (Forest Stewardship Council) certification, Pallisco has taken measures to combat poaching (guarded or blocked roads, surveillance patrols, raising awareness, etc.). In accordance with Cameroonian legislation, self-subsistence hunting of resident villages is allowed. The density of mammals is intermediate between that observed in the neighbouring protected area, the Dja Biosphere Reserve, and in the community forests managed by local populations (Lhoest et al., 2020). Mathot and Doucet (2006) and Lhoest et al. (2020) noted, through the use of indirect animal records (faeces and footprints) and camera traps respectively, the presence of the “red” duiker group (*Cephalophus* spp.), the blue duikers (*Philantomba congica*) and the yellow-backed duikers (*Cephalophus silvicultor*).



**Figure 4.1.** Location of the study sites and sampling plots.

## 4.2.2. Data collection

### *Duiker inventory*

The composition and dynamics of the duiker community was studied by camera trap surveys conducted from 2016 to 2019 in two 400ha plots, 80km apart: a forest logged in 2013 (FMU 10-042, Annual Logging Units 9), and an unlogged forest (FMU 10-031, Annual Logging Units 11) (Figure 4.1). Thirty-two camera traps (Bushnell Trophy Cam HD Aggressor and Moultrie M-1100i) with passive infrared sensors were deployed, with 16 devices per plot. One camera was set up every 0.5 km as performed by Bowkett et al. (2007) for antelope surveys. The camera traps were set up at the same sampling points for each survey. They were tied to the base of trees and directed towards the animal tracks (Fonteyn et al., 2020). In order to allow good detection and identification of species, the cover of grasses and lianas was slightly reduced in the angle of view of the cameras within a range of 3 m (Houngbégnon et al., 2020). The cameras operated 24/7 for at least 63 days, resulting in a minimum of 1008 camera days (63 days x 16 cameras) per plot, as recommended by O'Brien et al. (2010).

### *Dung and Rumén Collection*

Dung and rumen collections were made during several seasons in order to take into account phenological variability. The dungs were collected in each of the two plots (400ha camera trap plots) by walking along 21 tracks, each 2km long and 100m apart.



Collections were made in June 2016 (wet season), April to June 2017 (wet season), July 2017 (short dry season) and January to March 2018 (dry season). Due to the difficulty of associating dungs with different duiker species, three groups were distinguished according to the size of the duikers and by extension their dungs (Fimbel et al., 2000; van Vliet & Nasi, 2007). These were: (1) the blue duiker group (genus *Philantomba*, ~5kg), characterised by small dung units, (2) the yellow-backed duiker group (*C. silvicultor*, ~80kg) with large dung units, and (3) the red duiker group (genus *Cephalophus* except *C. silvicultor*, 18-27kg) with medium-sized dung units. According to the recommendations of Soto-Calderón et al. (2009), ten units of dung were preserved in silica gel for genetic analyses to associate the dung with different duiker species.

Rumen contents were obtained in outlying villages (the study was explained and villagers' consent was obtained) of the FMU from April to July 2017 and from January to March 2018 and finally during all seasons from April 2018 to June 2019. Duikers from subsistence hunting were first identified on the basis of physical traits described by Groves et al. (2011). They were then dissected and the rumen contents were collected. Some rumens were brought in directly by hunters or households. In this case, the identification of duiker species was done by genetic analysis of CO1 (Cytochrome Oxidase 1) of previously collected tissue (ear or rumen portion) and preserved in 96% ethanol (Soto-Calderón et al., 2009).

The genetic analyses in both cases were carried out by the Genetics and Conservation Laboratory (GeCoLAB) of the University of Liege.

### *Plant species identification*

The dung samples collected were taken to a processing site (outside the forest) where they were gently washed and cleaned of debris. They were then placed on the surface of the jars filled with soil that had been steamed (90°C for 90mn) to destroy the germinative power of any seeds it might contain (Zebaze et al., 2021). The rumen contents were washed and the seeds collected were placed in the pots treated in the same way as the dug pots.

All pots were protected from exogenous seed supply by a fine mesh screen (1x1mm) and regularly watered with running water. The identification of seedlings resulting from the germination of dung and rumen seeds was carried out by specialists of the Tropical Forestry Laboratory of the University of Liege - Gembloux Agro-Bio Tech when they had reached an appropriate stage of development, between six months and one year after potting. Species not directly identified were collected and placed in a herbarium for later identification. Pteridophytes were excluded from the analyses, as their spores, due to their tiny size, could not be stopped by the mesh of the net.

Once the plant species were identified, a set of traits was assigned to each species to examine whether duiker taxa disperse preferentially a type of species. The

following traits were considered: plant life forms (grass, woody), and seed behaviour to dehydration (orthodox: seeds resilient to dehydration; recalcitrant: seeds less resilient to dehydration). The seed weight of each species was also specified (the average seed weight of the genus was considered for the species for which information on seed weight was not available). Information on the traits and the seed weight was obtained from the website of the Royal Botanical Gardens of Kew (Kew Science), the website of the Conservatory and Botanical Garden of Geneva (CJB), and the website of the Global Biodiversity Information Facility (GBIF). The commercial value of dispersed species was also assessed based on its use as timber and considering timber production statistics (FRMi, 2018).

### 4.2.3. Data analysis

#### *Camera trap data analysis*

The photos taken by the camera traps were processed in *Camera Base* (Tobler, 2015). The different species were identified based on their physical traits (Groves et al., 2011). An interval of at least 10 min (between two photos) was considered to determine an independent detection event of the same species at the same camera trap location (Lhoest et al., 2020). The relative abundance index (RAI) of each species was estimated by calculating the average daily detection (Fonteyn et al., 2020). The population dynamics of duikers were assessed using the multiseason occupancy model (MacKenzie et al., 2006). For this purpose, we divided each annual inventory period (primary periods) into five sampling sections (secondary periods) of 12 days each. This allowed us to retain as much data as possible without having too many missing observations within a given sampling section (Tempel & Gutiérrez, 2013). If a camera captured at least one duiker during a sampling section, we assigned 1 to the detection history. We assigned 0 when no animals were captured. If a sample point was not recorded during a section (camera malfunction, or failure to deploy the camera at that point due to a logistical problem), we treated it as a missing observation, as suggested by MacKenzie et al. (2006) and Tempel & Gutiérrez (2013).

The multiseason occupancy model contains the following parameters (MacKenzie et al., 2006):

- The probability of occupancy ( $\psi$ ), which corresponds to the fraction of landscape units where a species is present.
- The probability of detection ( $p$ ), which is the probability that a species will be detected at an occupied site.
- The probability of colonisation ( $\gamma_t$ ), which is defined as the probability that a site unoccupied in year  $t$  is occupied by a species in year  $t+1$ .
- The extinction probability ( $\epsilon_t$ ), which represents the probability that a site occupied by a species in year  $t$  is unoccupied in year  $t+1$ .

In addition, in order to clarify the impact of plot type (logged, unlogged) on duiker occupancy, we added a "TypeForest" covariate (logged plot: 1; unlogged plot: 0). As the surveys were carried out in different seasons, we associated the time (year or season) of sampling (t) with the probability of detection. The parameters  $\gamma$  and  $\epsilon$  were kept constant (no covariate), as the variation of these parameters with sampling time and plot type was not the focus of this study. Four models were applied for each species detected. Specifically, the simplest model where all parameters are held constant  $\psi(p)\gamma(\epsilon)$ , the model where the probability of occupancy is influenced by the plot type  $\psi(\text{TypeForest})p(\gamma)\epsilon$ , the model where the probability of detection varies with sampling time  $\psi(p(t)\gamma)\epsilon$ , and the more general model where occupancy and probability of detection are influenced by plot type and sampling time respectively  $\psi(\text{TypeForest})p(t)\gamma(\epsilon)$ . The comparison of AICs (Akaike's Information Criterion) allowed the selection of the best model (smallest AIC) (Burnham & Anderson, 2002). However, models with  $\Delta\text{AIC} < 2$  (difference in AIC between models) were considered equivalent (Burnham & Anderson, 2002; Sadoti et al., 2013). The impact of plot types on the probability of occupancy was assessed by the size of the sum of the AIC weights of the models carrying the covariate "TypeForest":  $\sum \omega_{\text{AIC}}(\text{TypeForest})$ , (Burnham & Anderson, 2004; MacKenzie et al., 2006). Finally, the rate of change of occupancy ( $\lambda$ ) between two inventory years was calculated ( $\lambda_t = \psi_{t+1}/\psi_t$ ). If  $\lambda_t > 1$ , this implies an increase in occupancy between year t and year t+1.

#### *Seed dispersal model*

For each dung and rumen sample, the numbers of species and seedlings were calculated. Next, the numbers of dispersed species per duiker taxon were estimated with the Jackknife (Jack1) and Chao indices (Doh, 2019). Rarefaction curves were also made to assess the completeness of the sampling (Gotelli & Colwell, 2001).

The relative abundance RA (number of seedlings of a given species/total number of seedlings of all species) and the relative frequency RF (proportion of samples containing the given species) were determined. The importance value index (IVI = RA x RF) was calculated to distinguish the dominant species (highest IVI) (Osipov, 2021). We then identified the characteristic species of each duiker group by calculating the indicator value index (*Indval*) (Dufrière & Legendre, 1997). The *Indval* equation is worded as follows (Dufrière and Legendre, 1997; Doh, 2019):

$$\text{Indval} = \frac{\text{Nindividuals}_{ij} \times \text{Nrd}_{ij}}{\text{Nindividuals}_i \times \text{Nrd}_j} \times 100$$

With rd representing rumen or dung samples, *Indval* the Indicator value of species *i* in rd group *j*,  $\text{Nindividuals}_{ij}$  is the mean number of individuals of species *i* in the rd of group *j*,  $\text{Nindividuals}_i$  is the number of individuals of species *i* in all groups,  $\text{Nrd}_{ij}$  is the number of rd in the group *j* where species *i* is present,  $\text{Nrd}_j$  is the total number of

rd in that group.  $N_{individuals_{ij}}/N_{individuals_i}$  is a measure of specificity (based on the abundance of species  $i$ ), and  $Nrd_{ij}/Nrd_j$  is a measure of fidelity (based on incidence of species  $i$ ).

Differentiations between the plant communities of the three duiker groups were assessed by beta diversity ( $\beta$ -diversity) based on an occurrence matrix (presence: 1; absence: 0). Beta diversity was estimated by using Sørensen's dissimilarity ( $\beta_{SOR}$ ) (Baselga & Orme, 2012). The greater the beta diversity, the less similar the specific composition of communities (Marcon, 2015). Beta diversity was partitioned into two components in order to clarify differences between groups: (i) turnover ( $\beta_{SIM}$ , Simpson dissimilarity), which represents the difference in species composition caused by species replacement, (ii) and nestedness ( $\beta_{NES}$ ), which indicates the nesting in species composition or the difference in species composition caused by species loss (Baselga, 2012). Beta diversity was estimated at two levels: (i) multiple-units dissimilarities, which involves beta diversity of all rumens and all dung units without distinction of duiker groups (between  $N$  sample of all rumens and  $N$  sample of all dungs), beta diversity between all three duiker groups, and beta diversity between samples (rumens and dung respectively) of each group; (ii) pairwise dissimilarities, which involves beta diversity between pairs of duiker groups.

Furthermore, differences in plant species composition between duiker groups were visualised by a Non-metric Multidimensional Scale (NMDS) based on occurrence matrix and Bray-Curtis distance (Oksanen et al., 2018). We plotted the pots as lozenges (with colors corresponding to duiker groups), and plants species as points, with size proportional to their seed weight (seed weight was log-transformed because of the wide spread in the data). Finally, differences in plant traits (grass, woody, orthodox, recalcitrant) between duiker groups were tested by Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA).

The statistical analyses were performed using R software (R Core Team, 2018). The packages *RPresence*, function *occMod* (type = "do.1") (MacKenzie & Hines, 2018); *labdsv*, function *indval* (Dufrêne & Legendre, 1997); *vegan*, function *adonis2* and *metaMDS* (Oksanen et al, 2018); *betapart*, *beta.multi* and *beta.pair* functions (Baselga and Orme, 2012) were used to determine: duiker occupancy dynamics, indicator species, plant trait differences, NMDS representation, and beta diversity (multiple-units and pairwise dissimilarities) respectively. The tests involving simulations were done on the basis of 1000 replications.

### *Genetic analysis*

The genetic identification of duiker species was performed using the amplification of a small fragment of the mitochondrial Cytochrome Oxydase 1 (COI) gene as proposed in Gillet et al. (2015). The sequencing of the obtained PCR fragment was

performed following Next Generation Sequencing technologies using an Illumina automatic sequencer (Nextseq model).

More precisely, the libraries were prepared following the two-steps PCR approach combined with Illumina's dual indexing strategy: a 133bp minibarcode was amplified using the primer couple developed by Gillet et al (2015). The PCR was carried out in 25µl reaction volume using 5µl of KAPA Hifi Fidelity buffer, 0.75µl of dNTPs, 0.75µl of each primer, 1µl of KAPA HiFi DNA Polymerase, 13.25µl of PCR-grade water and 3.5µl of DNA extract. The PCR conditions consisted in an initial denaturation step at 95 °C for 5 min, followed by 38 cycles of denaturation at 95 °C for 30 s, annealing at 45 °C for 45 s, and extension at 72 °C for 30 s, followed by a final extension step at 72 °C for 10 min. The resulting PCR products were purified using 20µl of Agencourt AMPure XP beads (Beckman and Coulter) in 25µl of PCR product.

A second PCR was performed to add the dual indexes and the adaptator required by the Nextseq sequencer, following the protocol proposed by Illumina. A second purification was performed (using the same protocol than for the first purification) followed by a quantification of each resulting purified PCR product using a FISHER Quant-iT PicoGreen® dsDNA Assay Kit. All samples were then diluted to 5ng/µl and pooled together. The pool was sent alongside with pools from other projects to the GIGA NGS platform from the University of Liege for sequencing on a Nextseq Illumina Sequencer.

The raw sequences were treated by using a modified version of the bio-informatical script used in André et al (2017), and consisting of a mix of FASTX Toolkit and USEARCH (Edgar, 2010) functions. The resulting sequences were compared with published sequences available in the BOLD database (Ratnasingham and Hebert, 2007).

## 4.3. Results

### *Duiker communities and impact of logging*

A sampling effort of 6048 trap nights was carried out over the four years of the survey. Four species of duiker were detected: *Cephalophus callipygus* (0.6 event/day); *C. castaneus* (0.3 event/day); *C. silvicultor* (0.3 event/day); and *Philantomba congica* (1.4 event/day).

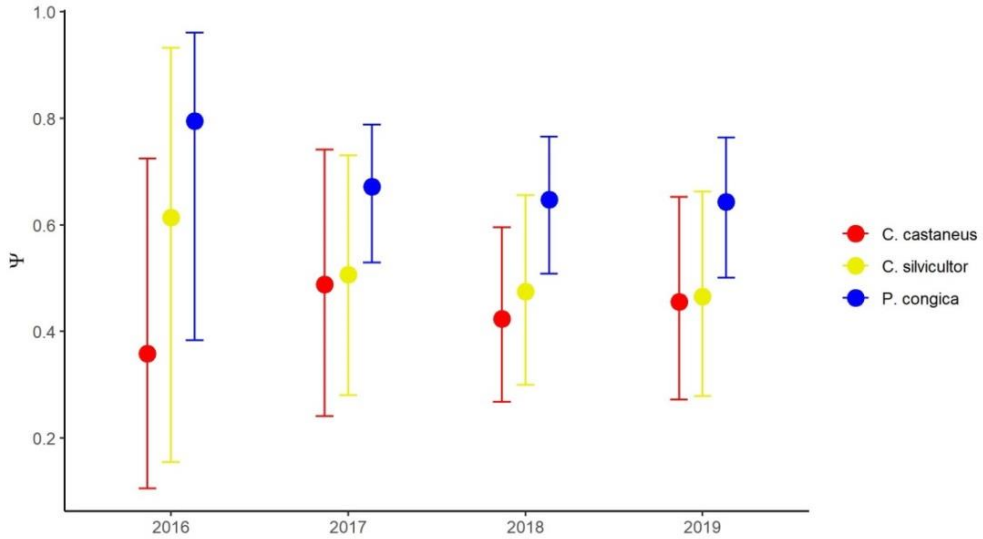
To assess the dynamics of occupancy, the model including the variation of the detection probability was selected for *C. castaneus* and *C. silvicultor*. The model without covariates (simple model) was the best for *P. congica* (Table 4.1). *Cephalophus callipygus* was excluded from the multiseason analysis due to insufficient data to assess occupancy within the first and second year of the survey.

The probability of occupancy of *C. castaneus* varied from year to year from 0.36 [SE 0.18] to 0.49 [SE 0.14], and for *C. silvicultor* it varied from 0.47 [SE 0.1] to 0.61 [SE 0.26]. *Philantomba congica* recorded the highest occupancy probabilities, fluctuating between 0.64 [SE 0.07] and 0.80 [SE 0.15] (Figure 4.2). For each species, the sum of the AIC weights of the models including the covariate "TypeForest" is not greater than the weight of the rest of the models (*C. castaneus* and *C. silvicultor*  $\sum \omega_{AIC}(\text{TypeForest}) = 0.36$  respectively; *P. congica*  $\sum \omega_{AIC}(\text{TypeForest}) = 0.28$ ) (Table 4.1), implying that plot type (logged, unlogged) does not affect the probability of duiker occupancy. The statistics for the occupancy and detection probabilities of each species are given in Annex 8.

**Table 4.1.** Multi-season occupancy model likelihood selection based on AIC for three duiker species. Selected models are in bold. Bold values represent significantly different models ( $\Delta AIC > 2$ ).

	Models	AIC	$\Delta AIC$	$\omega_{AIC}$
<i>C. castaneus</i>	<b>Probability of detection influenced by the sampling time</b>	233.81	0	0.41
	Simplest model (no covariates used)	235.06	1.25	0.22
	Occupancy influenced by the plot type	235.18	1.37	0.21
	Occupancy and probability of detection influenced by plot type and sampling time respectively	235.80	1.99	0.15
<i>C. silvicultor</i>	<b>Probability of detection influenced by the sampling time</b>	291.25	0	0.48
	Occupancy and probability of detection influenced by plot type and sampling time respectively	292.38	1.12	0.28
	Simplest model (no covariates used)	293.41	<b>2.16</b>	0.16
	Occupancy influenced by the plot type	294.95	<b>3.70</b>	0.08
<i>P. congica</i>	<b>Simplest model (no covariates used)</b>	469.16	0	0.44
	Probability of detection influenced by the sampling time	470.14	0.98	0.27
	Occupancy influenced by the plot type	470.90	1.74	0.18
	Occupancy and probability of detection influenced by plot type and sampling time respectively	472.08	<b>2.92</b>	0.10

$\Delta AIC$ : difference in Akaike's Information Criterion (AIC) between models,  $\omega_{AIC}$ : AIC weights



**Figure 4.2.** Temporal trends in occupancy of three duiker species in the FMU (Logged and unlogged plots). Error bars denote 95% confidence intervals.  $\psi$ : Occupancy probability. Estimates were obtained using 4 years' survey data and multiseason occupancy models.

The rate of change in occupancy was greater than 1 for *C. castaneus* between the years 2016-2017 and 2018-2019, reflecting an increase in occupancy. For the other years, the rate of variation in occupancy fluctuated between 0.88 [SE 0.25] and 0.99 [SE 0.01], reflecting a slight decrease ( $\sim 1$ ) in occupancy for the species concerned (Table 4.2). Depending on the species, the probability of colonisation ranged from 0.32 [SE 0.27] to 0.67 [SE 0.21], and the probability of extinction from 0.29 [SE 0.08] to 0.83 [SE 0.14] (Table 4.2).

**Table 4.2.** Occupancy dynamics of three duiker species through years.  $\lambda$ : occupancy change rate;  $\gamma$ : colonisation;  $\epsilon$ : extinction; SE: Standard Error; CI: Confidence Intervals.

	Parameters	Values	SE	95% CI
<i>C. castaneus</i>	$\lambda_{2016-2017}$	1.36	0.89	0.37 - 3.10
	$\lambda_{2017-2018}$	0.88	0.25	0.38- 1.36
	$\lambda_{2018-2019}$	1.08	0.18	0.72 - 1.43
	$\gamma$	0.67	0.21	0.25 - 0.92
	$\epsilon$	0.83	0.14	0.40 - 0.97

<i>C. silvicultor</i>	$\lambda_{2016-2017}$	0.83	0.25	0.34 - 1.31
	$\lambda_{2017-2018}$	0.94	0.17	0.61 - 1.26
	$\lambda_{2018-2019}$	0.98	0.08	0.81 - 1.15
	$\gamma$	0.32	0.27	0.04 - 0.85
	$\epsilon$	0.38	0.25	0.07 - 0.83
<i>P. congica</i>	$\lambda_{2016-2017}$	0.84	0.15	0.56 - 1.13
	$\lambda_{2017-2018}$	0.96	0.05	0.87 - 1.06
	$\lambda_{2018-2019}$	0.99	0.01	0.97 - 1.02
	$\gamma$	0.52	0.12	0.29 - 0.73
	$\epsilon$	0.29	0.08	0.16 - 0.46

#### *Richness of vegetal species in dungs and rumens*

A total of 424 dung samples (1 sample =  $251 \pm 176$  dung units) were collected, and 5481 seedlings obtained. They belonged to 79 plant species, representing 22 families. Red duiker dung had the highest number of species (3535 seedlings, 69 species,  $n = 212$  samples) followed by *P. congica* (1163 seedlings, 49 species,  $n = 183$  samples) and *C. silvicultor* (783 seedlings, 34 species,  $n = 29$  samples) (Figure 4.3A). The average number of seedlings and species by duiker group varied from 6.4 to 27.0 seedlings/dung, and from 1.7 to 2.6 species/dung, respectively (Table 4.3). 41.8% of the species obtained are woody. The most dominant species (highest Importance Value Index) in the dung is *Phyllanthus* sp., with an IVI of 15.7%, 6.6% and 9.6% for *P. congica*, *C. silvicultor*, and red duikers respectively (Table 4.4). Two timber species were poorly represented (Low IVI). These are *Milicia excelsa* (*P. congica* IVI = 0.1%, red duiker IVI = 0.01%) and *Nauclea diderrichii* (red duiker IVI = 0.01%) (Annex 9).

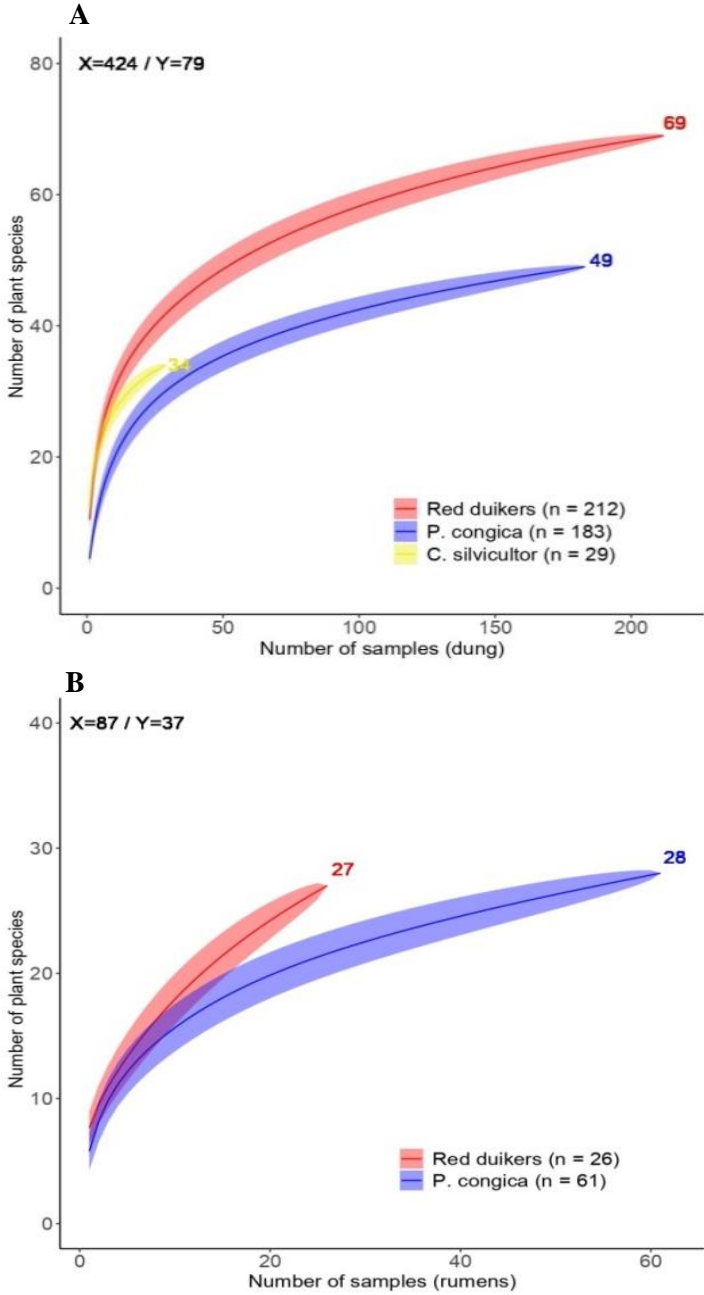
The rumens of two groups of duikers were collected: *P. congica* (2975 seedlings, 28 species,  $n = 61$  rumens), and red duikers (2250 seedlings, 27 species,  $n = 26$  rumens) (Figure 4.3B). From the 87 rumens processed, 37 species belonging to 18 families were obtained. An average of 48.8 seedlings/rumen and 1.9 species/rumen were recorded for *P. congica*, and 86.5 seedlings/rumen and 2.8 species/rumen for red duikers (Table 4.3). The species obtained from the rumens are mostly woody (trees and shrubs: 70.3%). *Musanga cecropioides* is the most dominant taxon, with an IVI of 28.2% for *P. congica* and 29.2% for red duikers (Table 4.4). Two timber species were observed and poorly represented, namely *Erythrophleum suaveolens* (Red duikers IVI = 0.001%, *P. congica* IVI < 0.001%) and *Milicia excelsa* (*P. congica* IVI = 0.009%) (Annex 10).



Analysis of indicator species indicated *Ficus wildemaniana* (Indval = 0.1,  $P = 0.042$ ) and *Strophanthus gratus* (Indval = 0.1,  $P = 0.041$ ) as indicator species for red duiker rumen contents (Table 4.4). In the dung of *C. silvicultor*, *Paspalum conjugatum* (Indval = 0.2,  $P = 0.018$ ), *Kyllinga* sp. (Indval = 0.1,  $P = 0.011$ ), *Oplismenus burmannii* (Indval = 0.1,  $P = 0.005$ ), *Ficus barteri* (Indval = 0.03,  $P = 0.044$ ), and *Ficus wildemaniana* (Indval = 0.1,  $P = 0.004$ ) represented the indicator species, while *Ageratum conyzoides* (Indval = 0.1,  $P = 0.029$ ) was the indicator species for red duiker dung. No indicator species were noted for *P. congica* in either dung or rumen.

**Table 4.3.** Richness of plants observed in dung and rumen. n species: number of species, n seedlings: number of seedlings, sd: standard deviation.

<b>Dung</b>	n species	jack 1	jack1.se	chao	chao.se	n seedlings	seedlings/dung	sd	species/dung	sd
<i>P. congica</i>	49	65.9	4.8	69.5	13.4	1163	6.4	10.5	1.7	1.6
<i>C. silvicultor</i>	34	53.3	6	66.2	20.3	783	27.0	35.4	2.6	2.1
Red duikers	69	93.9	5.5	103.6	18.9	3535	16.7	38.4	2.6	1.7
<b>Rumen</b>	n species	jack 1	jack1.se	chao	chao.se	n seedlings	seedlings/rumen	sd	species/rumen	sd
<i>P. congica</i>	28	40.8	3.8	44.6	12.5	2975	48.8	141.9	1.9	1.3
Red duikers	27	44.3	6.7	182.8	172.7	2250	86.5	194.3	2.8	2.1



**Figure 4.3.** Species rarefaction curves with increasing samples of dung (A) and rumen (B) showing average (lines) and standard deviation (shading) for diiker species. Numbers near the curves represent alpha diversity. X: total number of samples, Y: gamma diversity, n: number of samples for each diiker species.

**Table 4.4.** Ten most dominant species in dung (A) and rumen (B) according to the IVI. IVI: importance value index, RA: relative abundance, RF: relative frequency, Indval: indicator value index and its p-value (Pval). Ns: Not significant.

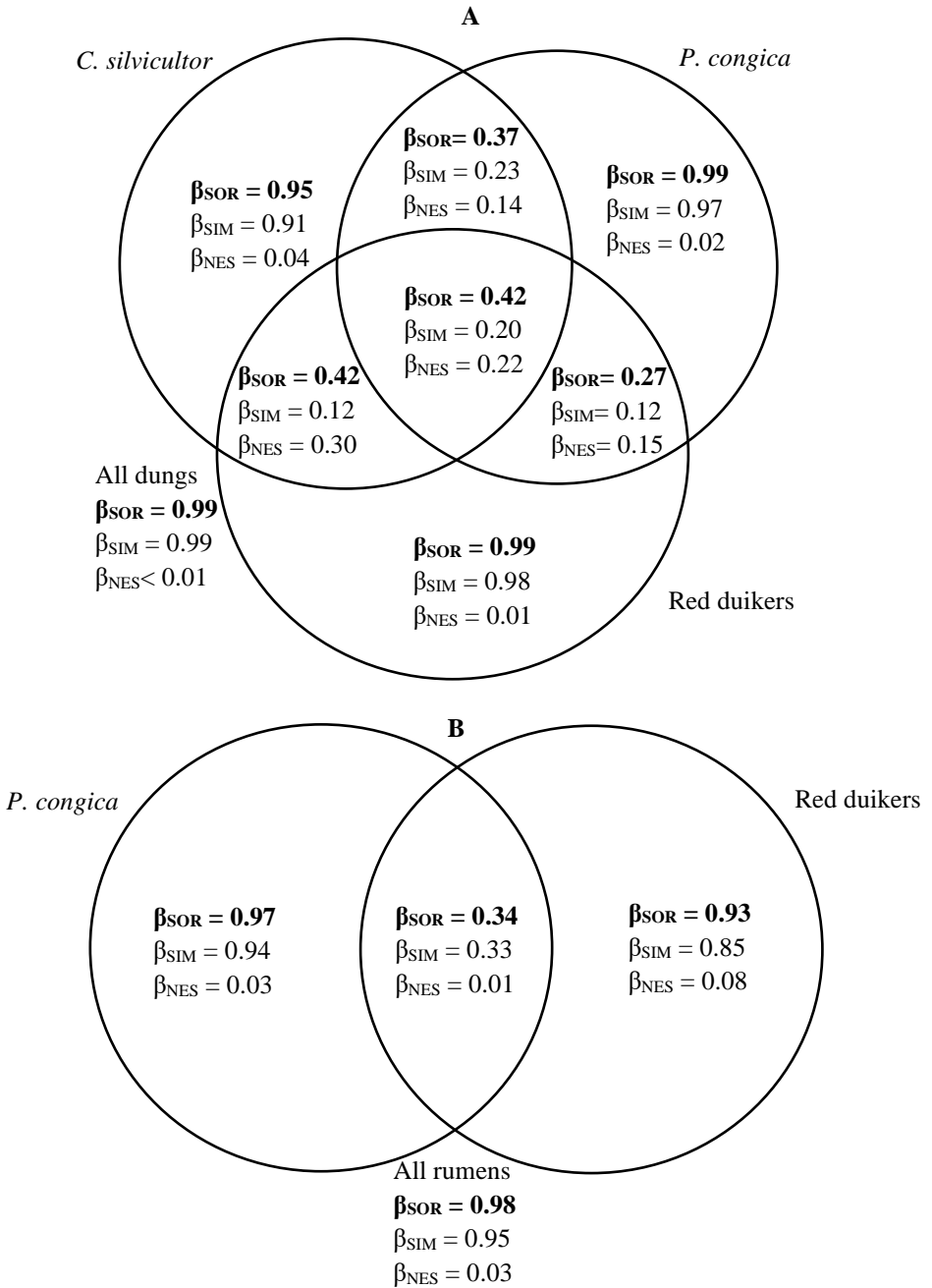
	IVI%	RA%	RF%	Indval%	Pval
<b>(A) Dungs</b>					
<b>Species in <i>P. congica</i></b>					
<i>Phyllanthus</i> sp.	15.696	33.8	46.5	0.120	Ns
<i>Oxalis</i> sp.	0.627	5.0	12.6	0.052	Ns
<i>Cardamine</i> sp.	0.552	7.2	7.7	0.015	Ns
<i>Mitracarpus hirtus</i>	0.422	11.0	3.8	0.016	Ns
<i>Musanga cecropioides</i>	0.398	4.0	9.8	0.016	Ns
<i>Oxalis barrelieri</i>	0.207	2.9	7.1	0.030	Ns
<i>Panicum laxum</i>	0.199	4.0	4.9	0.008	Ns
<i>Axonopus compressus</i>	0.141	2.2	6.6	0.021	Ns
<i>Torenia thouarsii</i>	0.141	4.3	3.3	0.004	Ns
<i>Ageratum conyzoides</i>	0.117	2.2	5.5	0.003	Ns
<b>Species in <i>C. silvicultor</i></b>					
<i>Phyllanthus</i> sp.	6.605	12.8	51.7	0.214	NS
<i>Paspalum conjugatum</i>	3.743	21.7	17.2	0.157	0.018
<i>Ficus wildemaniana</i>	1.069	10.3	10.3	0.102	0.004
<i>Kyllinga</i> sp.	0.881	5.1	17.2	0.124	0.011
<i>Cardamine</i> sp.	0.581	5.6	10.3	0.067	NS
<i>Oplismenus burmannii</i>	0.546	4.0	13.8	0.115	0.005
<i>Panicum laxum</i>	0.507	2.9	17.2	0.081	NS
<i>Laportea aestuans</i>	0.242	7.0	3.5	0.030	NS
<i>Mitracarpus hirtus</i>	0.199	1.9	10.3	0.0320	NS
<i>Fimbristylis</i> sp.	0.189	5.5	3.5	0.0320	NS
<b>Species in Red duikers</b>					
<i>Phyllanthus</i> sp.	9.598	16.4	58.5	0.192	Ns
<i>Ageratum conyzoides</i>	2.148	15.7	13.7	0.125	0.029
<i>Musanga cecropioides</i>	1.211	7.1	17.0	0.13	Ns
<i>Torenia thouarsii</i>	0.562	10.8	5.2	0.039	Ns
<i>Paspalum conjugatum</i>	0.467	3.0	15.6	0.012	Ns
<i>Panicum laxum</i>	0.393	3.8	10.4	0.039	Ns
<i>Kyllinga</i> sp.	0.273	2.6	10.4	0.024	Ns
<i>Oxalis barrelieri</i>	0.198	1.5	13.2	0.076	Ns
<i>Cyperus</i> sp.3	0.193	2.6	7.6	0.039	Ns
<i>Ficus</i> sp.1	0.181	5.5	3.3	0.022	Ns
<b>(B) Rumens</b>					
<b>Species in <i>P. congica</i></b>					
<i>Musanga cecropioides</i>	28.240	82.0	34.4	0.152	Ns
<i>Phyllanthus</i> sp.	4.249	8.1	52.5	0.167	Ns
<i>Oxalis barrelieri</i>	0.242	1.3	18.0	0.17	Ns
<i>Landolphia</i> sp.	0.195	2.0	9.8	0.023	Ns
<i>Xylopia hypolampra</i>	0.095	1.5	6.6	0.062	Ns
<i>Oxalis</i> sp.	0.082	0.7	11.5	0.025	Ns
<i>Bridelia micrantha</i>	0.019	1.1	1.6	0.016	Ns
<i>Drymaria cordata</i>	0.018	1.1	1.6	0.016	Ns
<i>Kyllinga</i> sp.	0.016	0.2	8.2	0.009	Ns

<i>Paspalum conjugatum</i>	0.012	0.2	4.9	0.021	Ns
<b>Species in Red duikers</b>					
<i>Musanga cecropioides</i>	29.245	58.5	50.0	0.279	Ns
<i>Phyllanthus</i> sp.	6.394	9.8	65.4	0.446	Ns
<i>Ficus wildemania</i>	2.442	21.2	11.5	0.115	0.042
<i>Landolphia</i> sp.	0.852	3.7	23.1	0.177	Ns
<i>Oxalis</i> sp.	0.273	1.4	19.2	0.15	Ns
<i>Kyllinga</i> sp.	0.113	1.0	11.5	0.103	Ns
<i>Ficus</i> sp.	0.106	2.8	3.9	0.038	Ns
<i>Strophanthus gratus</i>	0.025	0.2	11.5	0.106	0.041
<i>Paspalum conjugatum</i>	0.021	0.2	11.5	0.066	Ns
<i>Melanthera</i> sp.	0.017	0.2	7.7	0.066	Ns

### *Vegetal species diversity and traits in dungs and rumens*

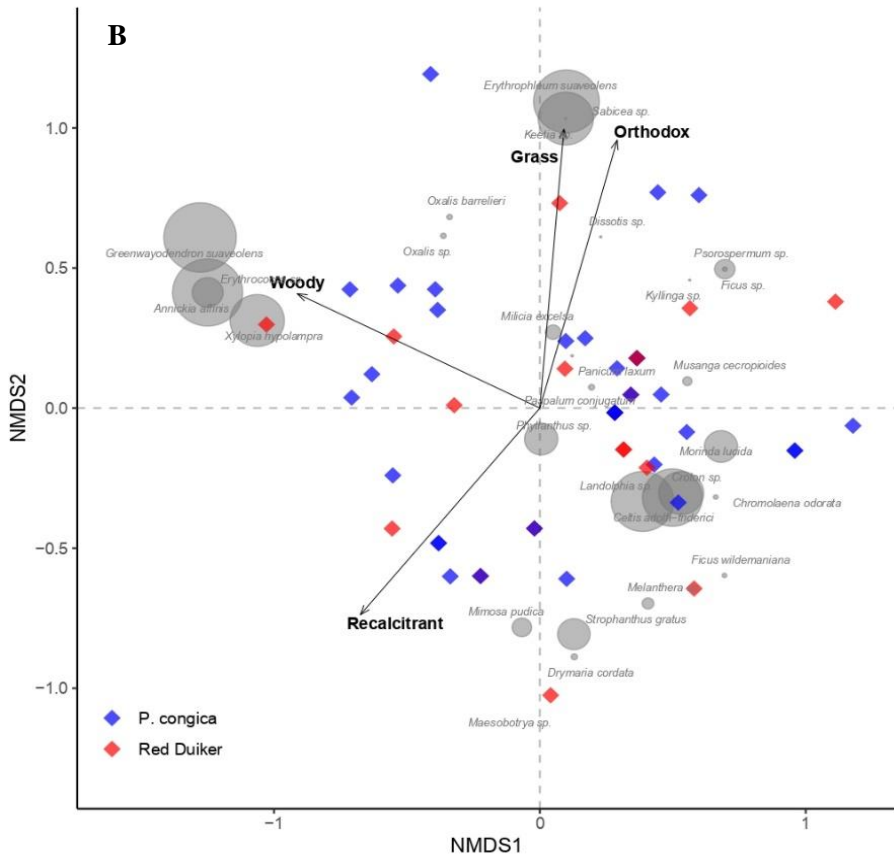
Beta diversity is dominated by the substitution of plant species for both the dung set ( $\beta$ -diversity = 0.99, Turnover = 0.99) and the rumen set ( $\beta$ -diversity = 0.98, Turnover = 0.95) without distinction of group (Figure 4.4). This trend was also observed in all duiker groups separately, with turnover ranging from 0.85 ( $\beta$ -diversity = 0.93, Red duiker rumens) to 0.98 ( $\beta$ -diversity = 0.99, Red duiker dungs). This implies that the specific composition of plants communities is not similar within a group of duikers and for all groups considered together. This dissimilarity is explained by the replacement of some plant species by other from one sample (dung or rumen) to another.

The relatively low  $\beta$ -diversity (similar specific composition of plants community) between the dung of the different duiker groups (Figure 4.4A) is linked to a nestedness of up to 71.4% of the  $\beta$ -diversity (*C. silvicultor* and Red duikers :  $\beta$ -diversity = 0.42; *P. congica* and Red duikers :  $\beta$ -diversity = 0.27). This indicates that between these groups of duikers considered the biotas of dung samples with smaller numbers of species are subsets of the biotas at richer samples. In contrast, the low  $\beta$ -diversity between the rumens of *P. congica* and Red duikers is mainly explained by turnover ( $\beta$ -diversity = 0.34, Turnover = 0.33) (Figure 4.4B).



**Figure 4.4.**  $\beta$ -diversity ( $\beta_{SOR}$ ) partitioning in turnover ( $\beta_{SIM}$ ) and nestedness ( $\beta_{NES}$ ) components for plant species in duiker dung (A) and rumens (B). Values outside the circles correspond to overall comparisons among dung and rumens. Plant life forms (grass, woody) of the species are not related to any duiker group (PERMANOVA, Dung:  $F = 0.7, P = 0.5$ ; Rumen:  $F = 0.3, P = 0.7$ ). This observation is identical for the





**Figure 4.5.** Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordination plot illustrating differences among plant species in duiker dung (A) and duiker rumens (B) in species space. Colours (blue, yellow, red) correspond to the different groups of duikers. Gray points correspond to plant species, with point size proportional to the weight of the plant seed. Arrows show the projection of supplementary variables. For better visualisation, seed weight has been log-transformed; dung and rumen samples less than 4 and 2 plant species respectively have been removed. NMDS stress value was 0.25 for dungs and 0.14 for rumens.

#### *Duiker specific identification*

A total of 51 dung samples were submitted for genetic identification. Five samples were associated with *C. callipygus*, 12 with *C. castaneus*, 3 with *C. silvicultor*, and 9 with *P. congica*. Nineteen of the collected rumens were identified by CO1 genetic analysis and 54 rumens by direct observation of the species. All 73 rumens identified belong to *C. callipygus* (n = 1), *C. castaneus* (n = 11), or *P. congica* (n = 61).



Tables 4.5 and 4.6 show the plant species observed in dung (genetic identification of duikers) and rumen (genetic and direct identification) samples respectively.

**Table 4.5.** Specification of viable seeds in the dungs of four duiker species based on genetic identification of duikers.

	<i>C. callipygus</i> (n=5)	<i>C. castaneus</i> (n=12)	<i>C. silvicultor</i> (n=3)	<i>P. congica</i> (n=9)
<i>Ageratum conyzoides</i>		Yes		Yes
<i>Alstonia boonei</i>				Yes
<i>Axonopus compressus</i>		Yes		Yes
<i>Bridelia micrantha</i>				Yes
<i>Cardamine</i> sp.			Yes	
<i>Chromolaena odorata</i>	Yes	Yes		Yes
<i>Cyperus</i> sp.1				Yes
<i>Cyperus</i> sp.2		Yes		
<i>Drymaria cordata</i>		Yes		
<i>Eleusine indica</i>	Yes			
<i>Emilia praetermissa</i>		Yes		
<i>Emilia</i> sp.		Yes		
<i>Ficus barteri</i>		Yes		
<i>Ficus calyptrata</i>	Yes			
<i>Ficus craterostoma</i>		Yes	Yes	Yes
<i>Ficus mucoso</i>				Yes
<i>Ficus recurvata</i>		Yes		
<i>Ficus</i> sp.1		Yes		
<i>Ficus</i> sp.2		Yes		
<i>Ficus</i> sp.3	Yes	Yes		
<i>Ficus</i> sp.4		Yes		
<i>Ficus</i> sp.5		Yes		
<i>Ficus</i> sp.9		Yes		
<i>Ficus thonningii</i>		Yes		
<i>Ficus wildemaniana</i>			Yes	
<i>Kyllinga</i> sp.		Yes		
<i>Laportea aestuans</i>	Yes	Yes	Yes	Yes
<i>Milicia excelsa</i>	Yes			Yes
<i>Mitracarpus hirtus</i>				Yes
<i>Musanga cecropioides</i>	Yes	Yes	Yes	Yes
<i>Oplismenus burmannii</i>				Yes
<i>Oxalis barrelieri</i>	Yes	Yes		Yes
<i>Oxalis</i> sp.	Yes	Yes	Yes	Yes
<i>Panicum laxum</i>		Yes	Yes	
<i>Paspalum conjugatum</i>	Yes		Yes	Yes
<i>Phyllanthus</i> sp.	Yes	Yes	Yes	Yes
<i>Sporobolus pyramidalis</i>		Yes		Yes
<i>Torenia thouarsii</i>		Yes		Yes
<i>Trema orientalis</i>		Yes		
<i>Vismia</i> sp.		Yes		

**Table 4.6.** Specification of viable seeds in the rumens of three duiker species based on genetic and direct identification of duikers.

	<i>C. callipygus</i> (n=1)	<i>C. castaneus</i> (n=11)	<i>P. congica</i> (n=61)
<i>Annickia affinis</i>		Yes	
<i>Aorantho</i> sp.			Yes
<i>Bridelia micrantha</i>			Yes
<i>Celtis adolfi-friderici</i>		Yes	
<i>Chromolaena odorata</i>			Yes
<i>Chrysophyllum pruniforme</i>			Yes
<i>Croton</i> sp.			Yes
<i>Dissotis</i> sp.		Yes	Yes
<i>Drymaria cordata</i>			Yes
<i>Erythrococca</i> sp.		Yes	
<i>Erythrophleum suaveolens</i>		Yes	Yes
<i>Ficus craterostoma</i>			Yes
<i>Ficus</i> sp.		Yes	
<i>Ficus wildemaniana</i>		Yes	Yes
<i>Greenwayodendron suaveolens</i>		Yes	Yes
<i>Keetia</i> sp.		Yes	
<i>Kyllinga</i> sp.		Yes	Yes
<i>Landolphia</i> sp.		Yes	Yes
<i>Maesobotrya</i> sp.			Yes
<i>Melanthera</i> sp.			Yes
<i>Milicia excelsa</i>			Yes
<i>Mimosa pudica</i>			Yes
<i>Morinda lucida</i>			Yes
<i>Musanga cecropioides</i>	Yes	Yes	Yes
<i>Oxalis barrelieri</i>		Yes	Yes
<i>Oxalis</i> sp.		Yes	Yes
<i>Paspalum conjugatum</i>		Yes	Yes
<i>Phyllanthus</i> sp.		Yes	Yes
<i>Psorospermum</i> sp.		Yes	
<i>Sabicea</i> sp.		Yes	
<i>Samanea leptophylla</i>			Yes
<i>Strophanthus gratus</i>			Yes
<i>Trema orientalis</i>		Yes	Yes
<i>Xylopia cupularis</i>			Yes
<i>Xylopia hypolampra</i>		Yes	Yes

## 4.4. Discussion

Although duikers are assumed to be seed dispersers due to their frugivorous diet (Beaune et al., 2013), or their ability to eject seeds during rumination (Feer, 1995), our study is the first to confirm this role based on rumen and dung seed germination trials.

### *Duiker community and impact of logging*

The studied duiker community consisted of four species: *C. callipygus*, *C. castaneus*, *C. silvicultor*, and *P. congica*. Line transect and camera trap surveys performed in the same area by Mathot & Doucet (2006) and Lhoest et al. (2020) respectively confirm the presence of these same species.

We noted a slight decrease in duiker occupancy over time, except for *C. castaneus*. The increase in occupancy of *C. castaneus* may be due to a recolonisation of the species in the logged site. Indeed, unlike other species, *C. castaneus* recolonise slowly disturbed forest (Kingdon & Hoffman, 2013). However, there is no significant difference in duiker occupancy over four years. Similarly, our analyses showed no significant difference in occupancy of duikers between the logged and unlogged plot. This indicates that the dispersal role of the duiker community would not be altered as a result of certified logging. Indeed, through its FSC certification, Pallisco is committed to sustainable management of the forest concession by ensuring, among other things, the ecological integrity of the forests through reduced impact logging (on average one to two trees per ha every 30 years), and the protection of wildlife (through surveillance patrols) (Lhoest, 2020). In Gabon, White (1992) also found no impact of logging on duiker populations in low intensity logging forests (non-certified), while in Northern Congo, Poulsen et al. (2016) noted that in the absence of hunting activities, *P. congica* was significantly more abundant in unlogged than in logged FSC forests. However, impact of logging on duikers population remain poorly documented.

### *Seed dispersal patterns*

Germination trials revealed the presence of many viable seeds (often very small) in duiker dungs and rumens. The average number of viable seeds ranged from 6.4 to 27.0 per dung and from 48.8 to 86.5 per rumen. At the community level, 79 species were known to be dispersed by duikers (species observed in dung). Studies on ungulate communities show that they can disperse between 10 and 191 plant species by endozoochory (Baltzinger et al., 2019). Even though duikers are known to be mainly frugivorous, they disperse mainly herbaceous plants (58.2%) through their dung. This result is supported by the research of Albert et al. (2015), who point out that the plants dispersed by ungulates are mainly grasses typical of open habitats. Indeed, small herbaceous seeds can be inadvertently ingested by duikers when eating fruits or leaves (Janzen, 1984). Furthermore, the small size of the seeds of herbaceous plants explains

why they are ingested in greater quantities than woody plants. As a result, some herbaceous species are indicative of certain duiker groups.

According to Gautier-Hion et al. (1985) and Feer (1995) the release of seeds from rumens takes place in resting sites, usually far from seed sources. The regurgitated seeds are said to be tough, often large and proportional to the size of the ruminant. Thus, duikers could regurgitate seeds over a critical threshold of 2.2 cm, 2.8 cm, and 4.7 cm in diameter for *P. congica*, red duikers, and *C. silvicultor* respectively (Feer, 1995). However, small seeds can be dispersed both by conventional endozoochoory (release of seeds through dung) and partial endozoochoory (release of seeds during rumination) (Janzen, 1982; Castañeda et al., 2018). When the large seeds are rejected, some of the small seeds may remain attached to them and be expelled. When resting sites are reused, there could be a concentration of regurgitated seeds and thus increased seedling mortality as a result of competition (Delibes et al., 2019). *Cephalophus castaneus* and *P. congica* sometimes reuse resting sites (Castello, 2016). However, they stir up the site with their hooves before each rest (Castello, 2016), which could mitigate competition between seedlings.

Dissimilarity in dispersed taxa between duiker groups is as high as 42.0%, probably related to the preferential habitats (mature forests, old secondary forests, gallery forests, etc.) of duikers. Unlike the other species, *P. congica* can thrive in a wide range of forests (Groves et al., 2011; Kingdon & Hoffmann, 2013). This would explain the lower dissimilarity between *P. congica* and all other duikers. However, duiker populations predominantly disperse the same species (relatively low  $\beta$ -diversity between groups). This finding shows that the studied frugivore species play overlapping rather than complementary dispersal roles. Baltzinger et al. (2019) demonstrated that sympatric ungulates can provide an overlapping seed dispersal service. Indeed, a fundamental property of mutualistic assemblages in ecosystems is high functional redundancy, favoured by the convergence of biological traits between the species that compose them (Bascompte & Jordano, 2013; Schleuning et al., 2015). Nevertheless, the role of species in dispersal is not technically redundant, as the combined functional action of all species is useful for maintaining ecosystems (Stringer et al., 2020).

#### *Role of duikers in the restoration and regeneration of logged forests*

The home range of duikers can be up to 200ha depending on the species (Feer, 1988), which could allow duikers to disperse seeds over long distances of about 2km (diagonal of a 200ha square) from the mother plant. Whether herbaceous or woody, most of the species found in dung and rumen are orthodox pioneer colonisers, which play a major role in the recovery of disturbed environments such as fallows. Most of these seeds, if not in favourable conditions for germination, especially in terms of light, remain dormant and become part of the soil seed bank. Studies in Cameroon (Daïnou et al., 2011) and Congo (Douh, 2019) confirm the predominance of orthodox

pioneer coloniser species in the soil seed bank. These studies identified many species also observed in this study: *Ageratum conyzoides*, *Alstonia boonei*, *Celtis adolfi-frideric*, *Chromolaena odorata*, *Commelina diffusa*, *Eleusine indica*, *Erigeron* sp., *Erythrophleum suaveolens*, *Ficus calyptрата*, *Ficus craterostoma*, *Ficus* sp., *Ficus wildemaniana*, *Mitracarpus hirtus*, *Musanga cecropioides*, *Nauclea diderrichii*, *Phyllanthus* sp., *Sabicea* sp., *Trema orientalis*, *Vismia* sp. Many of these species are known to be involved in the healing of areas disturbed by shifting cultivation.

In addition, the presence of viable seeds in the dung and rumens of some commercially valuable species such as *Milicia excelsa*, *Nauclea diderrichii* and *Erythrophleum suaveolens*, gives duikers added value for their conservation in timber forests. The duiker community completes the array of dispersers of these species whose regeneration is deficient in mature forest (Dainou et al., 2012; Duminil et al., 2016). The first two, with very small seeds, are found in the dung. The third can only be expelled by regurgitation.

#### *Limitations of the study*

Our work took place in a particular environment where the management of forest resources is controlled according to the FSC label. Therefore, the results should only be interpreted at the scale of our study area, as it is currently managed.

Our study did not consider vegetation types as well as seasonal variations in the two plots. This could influence our results on rate of change in occupancy of duikers.

The grouping of duiker populations into three groups according to faecal size is widely adopted in the literature. However, it may be subject to bias (van Vliet et al., 2007). For instance, the dungs of a young red duiker could be mistaken for those of an adult blue duiker. Generally, the dungs of the rare species *C. silvicultor* are identified in the field without error (due to their large size) (van Vliet et al., 2007). Our genetic analyses have provided more precision on the seeds dispersed by species. However, they could not cover all the samples collected due to the costs. Similarly, some of the analysed samples could not be identified due to the rapid degradation of DNA in tropical environments (Soto-Calderón et al., 2009).

Our research specifically focused on viable species in dung and rumen. It therefore cannot make a statement on the diet of duikers. The plant species obtained were identified between six months and one year after potting, as is generally recommended (Baltzinger et al., 2019). However, studies have reported germination of some seeds between three and seven years after the start of the experiments (Young, 2012; Jaroszewicz et al., 2013). Furthermore, our study focused exclusively on partial and conventional endozoochory. Seeds that duikers could disperse by their fur and hoofs (fur-epizoochory and hoof-epizoochory) were not taken into account.

## **4.5. Conclusion**

Our results demonstrated for the first time the presence of viable seeds in the dung and rumen of duikers from the rainforests of central Africa. Although duikers are known to be frugivorous, they can disperse both herbaceous and woody plants, which gives them an important ecological role in forest regeneration, particularly in the recovery of areas disturbed following logging or by shifting cultivation. By dispersing commercially valuable species, duikers also help to maintain timber production capacity in the long term. Controlling hunting pressure, as is done in forest concessions that are certified for sustainable management, seems essential to ensure the resilience of forest ecosystems.



# Chapitre 5

---

## Discussion Générale et Perspectives







## 5.1. Principaux résultats

Cette thèse avait pour objectif de contribuer à l'enrichissement des connaissances sur l'écologie des populations de céphalophes (genres *Cephalophus* et *Philantomba*) des forêts denses humides d'Afrique centrale. La synthèse bibliographique (**Chapitre 2**) a permis de noter une importante littérature sur les céphalophes, notamment en lien avec l'impact de la chasse. Toutefois, des informations cruciales étaient manquantes, notamment : la coexistence spatio-temporelle des espèces, le rôle des céphalophes dans la dispersion des graines, et l'impact de l'exploitation forestière sur les populations de céphalophes. Ces différentes thématiques ont constitué les piliers de la thèse.

L'étude des rythmes d'activité (**Chapitre 3**) effectuée sur base de données régionales issues de 315 pièges photographiques a permis de quantifier les patrons d'activité de six espèces de céphalophes. Il a été observé une espèce généralement nocturne (*C. silvicultor*), deux espèces généralement diurnes (*C. callipygus* et *C. nigrifrons*), deux espèces strictement diurnes (*P. congica* et *C. leucogaster*) et une espèce strictement nocturne (*C. castaneus*). Le taux d'activité journalier le plus faible a été enregistré pour *P. congica* (0,31 IC : 0,31–0,37) et le plus élevé pour *C. silvicultor* (0,46 IC : 0,41–0,58). L'analyse des interactions temporelles entre ces taxons sympatriques a révélé un fort chevauchement d'activités entre espèces diurnes et nocturnes respectivement, et un faible chevauchement d'activité entre espèces nocturnes et diurnes. L'évaluation des interactions spatiales a indiqué une relation non compétitive entre espèces.

Les tests de germination des graines contenues dans les fèces et les rumens ont révélé l'aptitude des céphalophes à disséminer des graines viables (**Chapitre 4**). Soixante-dix-neuf espèces végétales ont été obtenues des fèces et 37 des rumens. La plupart de ces espèces sont des espèces colonisatrices pionnières, réputées pour intervenir dans la cicatrization des milieux dégradés. Il a été également noté le rôle redondant que la communauté de céphalophes étudiée joue dans la dispersion des graines. Enfin, aucun impact de l'exploitation sélective du bois d'œuvre n'a été observé sur ces bovidés sur quatre années de suivis. On peut donc en déduire que l'exploitation à faible impacte, en l'absence de chasse, n'altère pas la dispersion des graines par les céphalophes.

## 5.2. La problématique de la taxonomie des céphalophes a-t-elle pu influencer nos résultats ?

L'un des principaux constats soulignés dans la synthèse bibliographique est la problématique liée à la taxonomie des céphalophes. En effet, le concept d'espèce demeure un sujet longuement débattu dans la communauté scientifique. Un consensus clair n'est pas encore défini par les taxonomistes.

La taxonomie des ongulés s'est stabilisée après Ellerman en 1953, seuls quelques changements ont été apportés par Ansell en 1972 (Castello, 2016). La définition d'une

espèce était principalement basée sur le concept d'espèce biologique (Biology Species Concept : BSC). Le BSC soutient l'idée que les espèces sont des unités isolées sur le plan reproductif. Ainsi, seuls les accouplements conspécifiques peuvent donner des descendants fertiles (Zachos & Lovari, 2013). Cependant, le critère d'isolement reproductif peut être difficile à évaluer, notamment lorsque les populations sont allopatriques. De même, il arrive d'obtenir des descendants fertiles entre taxons qui présentent des différences comportementales, morphologiques, écologiques et génétiques, ce qui témoigne des limites du BSC (Zachos & Lovari, 2013). La difficulté de déterminer l'isolement reproductif entre taxons induit une sous-estimation du nombre réel d'espèces (Groves et al., 2011). Baker et Bradley (2006) affirment qu'il existerait plus de 2000 espèces de mammifères non reconnues.

L'évolution de la science a par la suite conduit certains chercheurs à définir les espèces selon le concept d'espèce phylogénétique (Phylogenetic Species Concept : PSC). Il existe plusieurs versions du PSC. Les deux versions les plus utilisées définissent respectivement une espèce comme la plus petite unité ou le plus petit groupe de populations présentant des différences diagnostiquables sans équivoques (version I), ou le plus petit groupe de populations monophylétiques (version II) (Wheeler, 1999 ; Zachos et al. 2013).

L'adoption de plus en plus courante du PSC conduit très souvent à la séparation ou à l'unification des genres, ou encore à la réorganisation des sous-espèces en espèces (cas des céphalophes). Groves et Grubb (2011) dans leur révision de la taxonomie des ongulés ont défini les espèces en fonction des traits héréditaires fixes et constamment différents entre taxons (PSC, version I). En effet, s'il y a de différences cohérentes claires entre populations (sur base d'analyse morphologique), ils concluaient de l'existence d'espèces distinctes (Huffman, communication personnelle). Cette approche a eu une incidence majeure sur le nombre d'espèces d'ongulés, lequel est passé de 250 à 450 espèces (Huffman, 2020)<sup>1</sup>. La révision de Groves et Grubb (2011) est actuellement controversée car elle se base uniquement sur la version I du PSC sacrifiant la réalité biologique des espèces (Zachos et Lovari, 2013). Cependant, Huffman (2020) affirme que même si le PSC rencontre actuellement une résistance, son application aux ongulés n'est pas nouvelle. Elle est généralement bien acceptée pour des taxons comme les babiroussas, les chevrotains et les cerfs musqués.

Vu l'absence de consensus entre scientifiques, cette thèse s'est basée principalement sur la classification la plus récente (Groves & Grubb, 2011 ; Groves et al., 2011 ; Castello, 2016). L'utilisation de cette classification n'a aucune incidence sur les résultats de cette recherche, car les correspondances avec d'autres classifications, notamment celles utilisées par l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), ont été précisées dès le deuxième chapitre (Tableau 5.1). Nous avons toutefois regroupé *C. callipygus* et *C. crusalbum* (*C. ogilbyi*) sous *C. callipygus*. Plusieurs études ont noté que *C. callipygus* et *C. crusalbum* sont phylogénétiquement

---

<sup>1</sup> <http://www.ultimateungulate.com/NewTaxonomy.html>

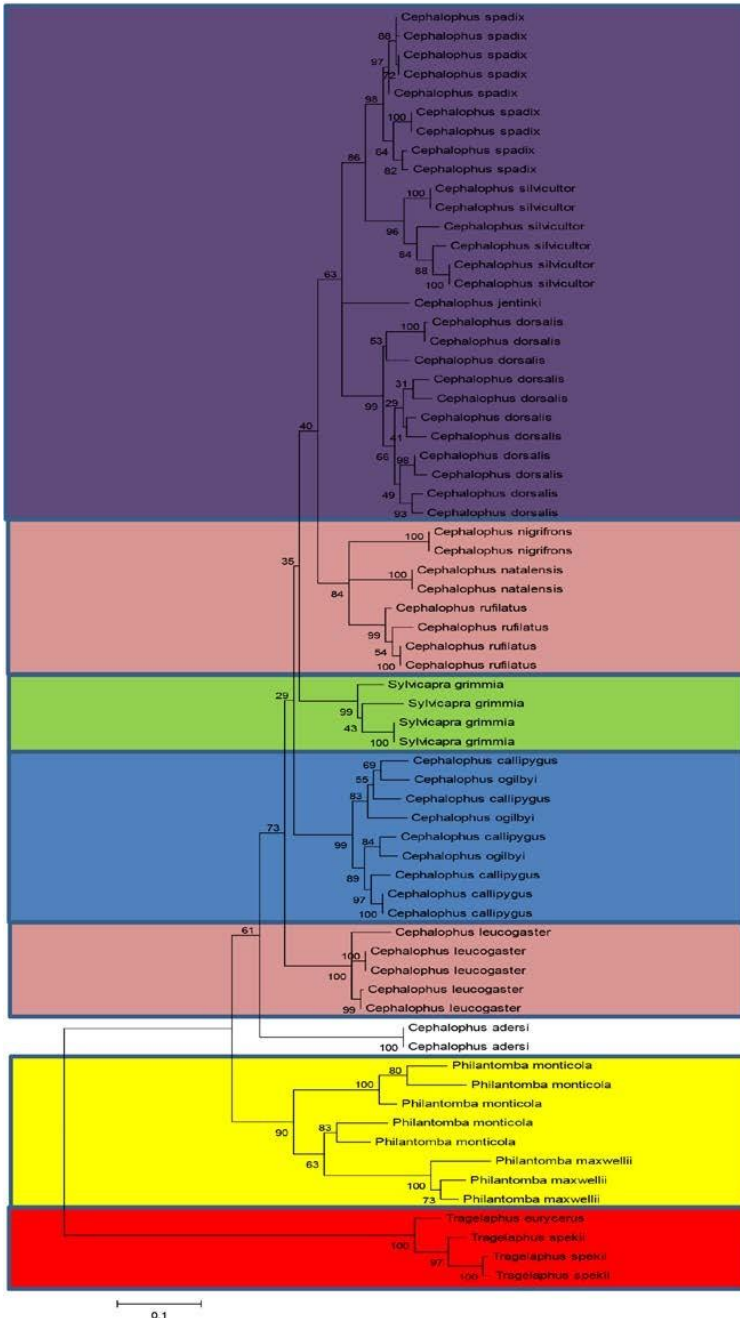
proches (Ntie et al., 2010 ; Hassanin et al., 2012 ; Ghassemi-Khademi et al., 2019) et ne forment pas de groupes monophylétiques séparés (Figure 5.1). Nos résultats concernant les rythmes d'activité semblent valider ce regroupement puisqu'aucune différence significative n'a été observée (Chapitre 3).

L'existence de groupes mixtes d'espèces de céphalophes observées dans notre étude (chapitre 3) devrait encourager les recherches à clarifier la possibilité de reproduction entre taxons. De plus, les recherches utilisant des données moléculaires du cortège d'espèces identifié par Groves et Grubb (2011) et provenant de différentes régions devraient donner plus de précision quant à l'application du PSC (version II).

Par application du principe de précaution, nous proposons, l'adoption de la classification de Groves et Grubb (2011) adaptée en fonction des études phylogénétiques ultérieures. Cette recommandation se base notamment sur l'observation de l'aire de distribution de *Philantomba monticola* sensus UICN (Figure 5.2). En effet, considérant les barrières biogéographiques séparant de vastes entités et reconnues comme ayant permis une spéciation tant au niveau végétal (Linder et al., 2012 ; Droissart et al., 2018) qu'animal (Linder et al., 2012 ; Holt et al., 2013), il nous paraît peu crédible que les individus d'Afrique centrale appartiennent à la même espèce que ceux d'Afrique du Sud.

**Tableau 5.1.** Nom des espèces de céphalophes des forêts denses humides d'Afrique centrale selon Groves et Grubb (2011) et l'UICN ([www.redlist.org](http://www.redlist.org), 02/2022).

Nom selon Groves et Grubb (2011)	Nom selon l'UICN
<i>Cephalophus arrhenii</i>	<i>Cephalophus leucogaster</i>
<i>Cephalophus leucogaster</i>	
<i>Cephalophus callipygus</i>	<i>Cephalophus callipygus</i>
<i>Cephalophus castaneus</i>	<i>Cephalophus dorsalis</i>
<i>Cephalophus crusalbum</i>	<i>Cephalophus ogilbyi</i>
<i>Cephalophus ogilbyi</i>	
<i>Cephalophus hypoxanthus</i>	<i>Cephalophus nigrifrons</i>
<i>Cephalophus nigrifrons</i>	
<i>Cephalophus johnstoni</i>	<i>Cephalophus weynsi</i>
<i>Cephalophus weynsi</i>	
<i>Cephalophus silvicultor</i>	<i>Cephalophus silvicultor</i>
<i>Philantomba aequatorialis</i>	<i>Philantomba monticola</i>
<i>Philantomba anchietae</i>	
<i>Philantomba congica</i>	
<i>Philantomba defriesi</i>	
<i>Philantomba melanorhea</i>	
<i>Philantomba simpsoni</i>	



**Figure 5.1.** Arbre phylogénétique construit par la méthode du maximum de vraisemblance sur base de la distance de Kimura à deux paramètres, en utilisant les séquences du gène tRNA-proline et des séquences de la boucle D. Les chiffres sur chaque branche correspondent aux valeurs du bootstrap. La couleur bleue représente la position de *C. crusalbum* (*C. ogilbyi*) et *C. callipygus*; Ghassemi-Khademi et al. (2019).



**Figure 5.2.** Distribution de *Philantomba monticola* sensu UICN. Carte réalisée sur base des données (shapefile) UICN (2022).

### 5.3. Des rythmes d'activité immuables ?

Les animaux délimitent très souvent une niche temporelle et spatiale pour maximiser leur survie sur un territoire (Bennie et al., 2014; van der Vinne et al., 2019). La connaissance des rythmes d'activité est essentielle pour appréhender l'écologie des espèces. Nous avons identifié dans cette étude quatre espèces diurnes (*C. callipygus*, *C. leucogaster*, *C. nigrifrons*, *P. congica*) et deux espèces nocturnes (*C. castaneus* et *C. silivicultor*) avec un rythme bimodal et des pics d'activité pour la plupart crépusculaires. En effet, les rythmes d'activité diurnes ou nocturnes sont uniquement observés chez les petits Cétartodactyles de forêts, le reste des espèces de cet ordre est souvent cathéméral (Feer, 1988). Les rythmes d'activité opposés entre certaines espèces de céphalophes leur permettent le partage des ressources nutritives dans le temps. Nos résultats sur les interactions spatiales (*naïve co-occurrence*; Veech, 2013) ont montré une relation positive dans l'utilisation de l'espace entre céphalophes. Cela

traduit en effet que les espèces concernées essaient activement de s'accepter pour le partage des ressources disponibles dans leur espace.

La connaissance des pics d'activité des populations de céphalophes est utile à plusieurs fins. Elle peut donner des indications de la période la plus propice pour une maximisation des taux de rencontre lors des inventaires diurnes. Elle peut également être un outil pour une gestion efficace des activités de chasse. Par exemple, une réduction des pressions de chasse lors des périodes de pics d'activités pourrait faciliter la reproduction.

Divers facteurs peuvent influencer les rythmes d'activité et perturber la coexistence des espèces (Wolf & Ripple, 2017). Pour approfondir les connaissances dans ce domaine, de futures recherches devraient dans un premier temps élucider l'impact des activités cynégétiques sur les rythmes d'activité des céphalophes. Par la suite, il serait nécessaire d'apprécier la variation des rythmes d'activité en réponse aux prédateurs naturels (panthère, civette, python, chat doré, chimpanzé), au climat, et aux caractéristiques biophysiques des espèces (âge, sexe, poids). Plusieurs études ont en effet révélé leur influence (Di Bitetti et al., 2008 ; Monterroso et al., 2013 ; Diete et al., 2017). Enfin, des recherches sur les mouvements des céphalophes seraient nécessaires pour l'évaluation des modèles de dispersion des graines.

## **5.4. Quel rôle pour les céphalophes dans la régénération des forêts ?**

La connaissance des mécanismes de dispersion des graines est centrale pour répondre à plusieurs questions d'ordre écologique (Schupp et al., 2010), à savoir : la dynamique des métapopulations (Spiegel & Nathan, 2007), la migration des plantes en réponse aux changements climatiques (Ibanez et al., 2007), les flux de gènes (Jordano, 2007), le maintien de la biodiversité (Bascompte & Jordano, 2007), la fragmentation des habitats (Cordeiro & Howe, 2003), et la restauration écologique (Nuttall & Haefner, 2007). La plupart de ces thèmes, impliquent en réalité une efficacité de dispersion des graines (SDE : Seed Dispersal Effectiveness, Figure 5.2), c'est-à-dire que non seulement les graines soient dispersées, mais aussi que cette dispersion entraîne le recrutement de nouveaux individus (Schupp et al., 2010). L'évaluation de l'efficacité de la dispersion des graines demande la prise en compte de deux facteurs : un facteur quantitatif (nombre de graines dispersées) et un facteur qualitatif (probabilité qu'une graine dispersée devienne une plante adulte) ( $SDE = \text{Quantité} \times \text{Qualité}$ ). En réalisant des tests de germination (en milieu contrôlé) des graines contenues dans les fèces et les rumens de céphalophes, cette thèse s'est principalement focalisée sur la composante qualitative du SDE en apportant quelques informations sur les paramètres démographiques (suivi des graines, germination des graines, survie et croissance des plantules) (Figure 5.2).

Nos résultats ont relevé le rôle non négligeable de la communauté de céphalophes dans la dispersion des graines et le recrutement des plantes. Un total de 79 espèces a

germé des fèces et 37 espèces des rumens (hormis les Ptéridophytes). La plupart des espèces sont des espèces des stades précoces de la succession (espèces pionnières). Ce sont des espèces qui présentent des traits et des caractéristiques physiologiques de bons colonisateurs (Ricklefs et al., 2005 ; Daïnou et al., 2012) :

- production abondante de petites graines dispersées à grande échelle,
- espèces longévives à graines dormantes facilement intégrées dans la banque de graine du sol,
- germination des graines donnant lieu à des plantules à croissance rapide afin de limiter la concurrence.

La dispersion par les céphalophes d'espèces colonisatrices pionnières leur attribue un rôle non négligeable dans la cicatrisation et la restauration des milieux dégradés. En effet, une bonne représentation de ces bovidés frugivores permettrait un recouvrement rapide des zones impactées notamment par l'exploitation forestière, comme les routes, les pistes de débardages, et les trouées d'abattage. Il en serait de même des zones naturellement dégradées. Par exemple, *Cephalophus castaneus* effectuerait une dispersion dirigée dans les chablis (gîtes préférentiels de l'espèce; Feer, 1988). De plus, en utilisant parfois les zones claires bordées de zones plus denses (Feer, 1988), les céphalophes pourraient contribuer aux recrutements de plantes dans les jachères agroforestières, mécanisme essentiel au maintien de la fertilité et de la productivité des sols.

Dispersant à la fois des herbacés et des ligneux, les céphalophes pourraient jouer un rôle de substitut partiel dans la dispersion des graines et la régénération forestière face aux déclinis de plus en plus prononcés des populations de grands mammifères (éléphants, gorilles, chimpanzés). Ce rôle pourrait être plus important que celui des rongeurs (Jansen et al., 2012) compte tenu de leur biomasse plus élevée. Toutefois, les céphalophes ne peuvent disperser que des graines de taille limitée, < 1 cm par les fèces, et 4,7 cm par régurgitation lors de la rumination (Feer, 1995). Les céphalophes ne peuvent donc que partiellement compenser la régression des populations de grands singes et des éléphants, lesquels peuvent disperser des graines de plus grosse taille (Yumoto et al., 1995, Petre et al., 2015).

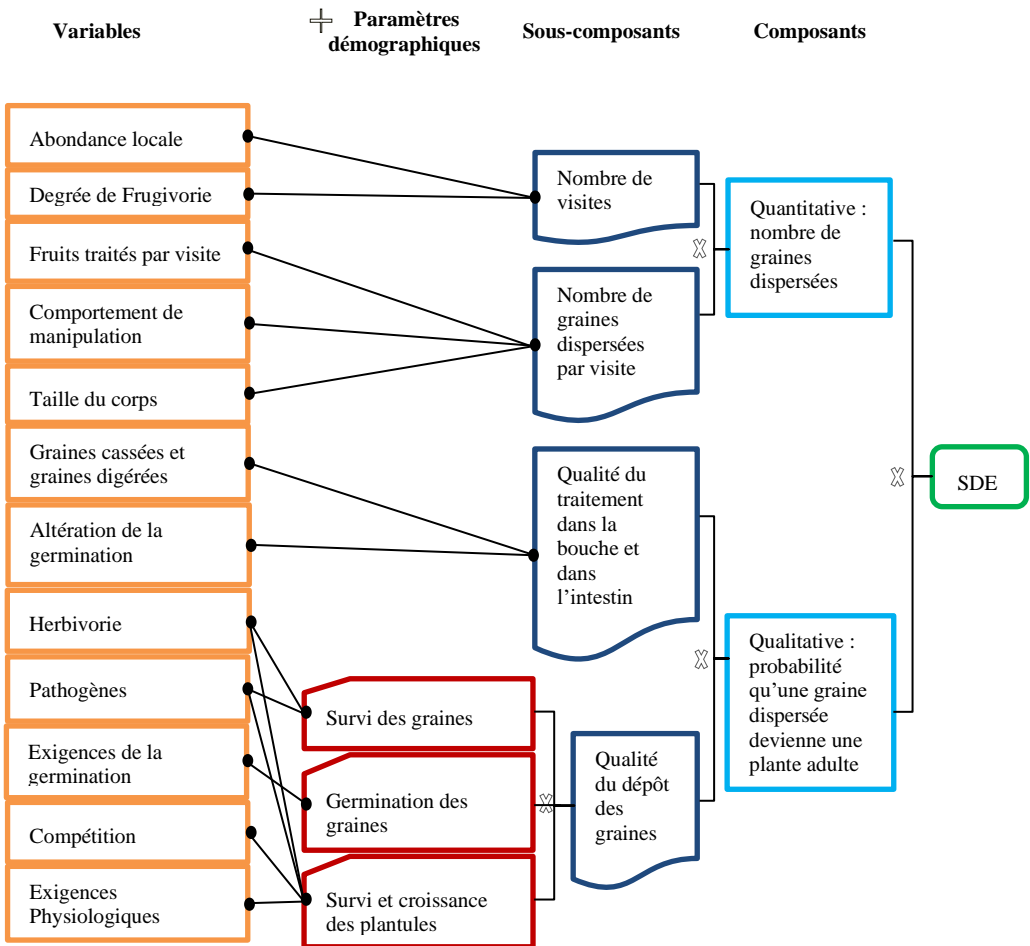
Pour l'enrichissement des informations concernant le rôle des céphalophes dans la dispersion des graines, les recherches futures devraient répondre à toutes les étapes du SDE, notamment les composants, les sous-composants et les variables (Figure 5.2). Cela implique en réalité des études éthologiques, des études sur l'impact du passage dans le tractus intestinal sur la germination, des études sur la probabilité de germination des graines et la vitesse de croissance des plantules *in natura*.

Enfin, le rôle des céphalophes dans le recrutement d'espèces végétales pourrait être nuancé si l'on prend en compte l'abroustissement de plantules. En effet, mise à part les fruits, les céphalophes consomment également des feuilles (et des matières animales) en de faibles proportions (voir chapitre 2). Ce sont les espèces du sous-bois qui sont souvent concernées (Feer, 1988). Dans ses recherches au Gabon, Feer (1988) a



observé dans les rumens des céphalophes (*C. callipygus* et *C. castaneus*) la présence des feuilles des taxons tels que *Scaphopetalum thonneri* De Wild. & T. Durand, des Malvaceae, des Marantaceae et surtout des fougères, de même que de jeunes pousses avec leurs cotylédons (notamment des Fabaceae). L'observation de Ptérydophytes dans nos tests de germination, et que nous avons exclus de nos résultats par risque de contamination, pourrait donc aussi s'expliquer par la consommation de feuilles portant de spores. La consommation de feuilles inhibe la croissance des semis et pourrait être une cause de mortalité (Putman, 1996). La prédation de plantules diminue le taux de recrutement de nouvelles plantes (Putman, 1996). Tout ceci a un effet négatif direct sur la régénération forestière (Petersson et al., 2019; Kupferschmid et al., 2019).

L'étude de l'impact de la prédation de plantules par les céphalophes pourrait se faire par l'utilisation de piège photographique (mode vidéo) dont le champ de vision serait orienté vers les plantules concernées. Ensuite, un suivi de la vitesse de croissance de ces plantules serait nécessaire.



**Figure 5.2.** Organigramme hiérarchique représentant les déterminants de l'efficacité de la dispersion des graines (SDE) pour un système endozoochore. Les « composants » et les « sous-composants » de l'organigramme constituent le cadre organisationnel principal pour le développement des études et pour le calcul de l'efficacité de la dispersion des graines. Les « paramètres démographiques » représentent une table de survie simplifiée pour déterminer la « qualité du dépôt de graines ». Les « variables » sont des variables mesurables représentatives qui sont pertinentes pour les études SDE. Les cases reliées par des lignes à angle droit avec un « x » représentent des facteurs qui sont multiplicatifs (par exemple, le nombre de visites x le nombre de graines dispersées par visite = le nombre de graines dispersées). Les lignes droites avec des cercles fermés à leurs extrémités indiquent que la variable affecte la « sous-composante » ou le « paramètre démographique », mais pas de manière multiplicative. Le signe « + » indique que les paramètres concernés par cette recherche.

Adapter de Schupp et al. (2010).

## **5.5. Pas d'impacts de l'exploitation forestière sélective sur les populations de céphalophes ?**

L'appréciation de l'impact de l'exploitation forestière qui constitue la principale forme d'affectation des terres en Afrique centrale, sur les populations animales est fondamentale. Bien que l'exploitation sélective du bois d'œuvre ait un impact réduit sur le couvert forestier, son impact sur les communautés animales reste mal compris (White, 1992; Berry et al., 2010; Poulsen et al., 2011; Putz et al., 2012). Nos résultats n'ont montré aucun impact de l'exploitation sélective du bois (à court terme : 3 à 6 ans après exploitation) sur trois espèces de céphalophes (*C. castaneus*, *C. silvicultor*, et *P. congica*). En effet, Brodie et al. (2014) dans une concession certifiée pour sa gestion durable, notent qu'après l'exploitation sélective du bois, on assiste très souvent à une diminution de l'abondance de mammifères, puis à une récupération très rapide de la richesse spécifique. Clark et al. (2009) observent même une augmentation des densités de céphalophes après le passage de l'exploitation dans une concession certifiée FSC du nord Congo. Toutefois, avant de généraliser ce constat, il faudrait répéter ces études dans des concessions forestières supplémentaires en considérant aussi l'impact de la certification, comparativement à d'autres formes d'affectation des terres (Lhoest et al., 2019).

Néanmoins, dans un milieu où les pressions de chasse ne sont pas contrôlées, les densités de certains taxons peuvent drastiquement régresser. Les études de Poulsen et al. (2011), effectuées au Congo, ont noté qu'ensemble l'exploitation sélective et la chasse ont déplacé l'abondance relative de la communauté animale des moyens et grands mammifères (céphalophes, primates, potamochères) vers les petites espèces (écureuils et oiseaux). Cela est dû à une forte pression cynégétique favorisée par l'ouverture des routes d'exploitation (Robinson et al., 1999; Laurence et al., 2009). Les efforts pour la réduction de l'impact de l'exploitation sélective du bois doivent donc être focalisés essentiellement sur la gestion des routes. La minimisation de l'ouverture des routes, les barrières de contrôle sur certains axes principaux (qui mènent par exemple au cœur des forêts), les patrouilles de surveillances régulières, et la destruction des accès aux anciennes routes (démantèlement des ponts par exemple) sont des priorités (Haurez et al., 2020).

## **5.6. Quelles perspectives de gestion des populations de céphalophes ?**

Les diverses études menées sur les céphalophes révèlent entre autres la place prépondérante qu'occupent ces espèces dans les tableaux de chasse (chapitre 2). On en déduit l'importance des céphalophes sur les plans (i) alimentaire par l'apport de protéine animale aux populations locales, (ii) et économique par la contribution aux besoins financiers des ménages locaux via la vente d'animaux chassés (Fargeot, 2013). La forte demande de venaison des populations urbaines constitue cependant

une sérieuse menace pour ces espèces. Les estimations du prélèvement de viande de brousse dans le bassin du Congo sont très élevées (1 à 5 millions de tonnes/an; Wilkie et Carpenter, 1999; Fa et al., 2003; Brown, 2003), et sont qualifiées d'insoutenables par certains chercheurs (Fa et al., 2002; Fa et al., 2003). Néanmoins, l'appréciation de la durabilité de la chasse à l'échelle d'une espèce dépend du prélèvement maximum soutenable ( $P_{RR}$ ) qui nécessite la maîtrise des densités réelles de l'espèce concernée, la maîtrise de la croissance démographique annuelle maximale, et du facteur de longévité (Robinson & Redford, 1991). Ces différents facteurs peuvent fluctuer selon les localités ou selon les méthodes de calcul. Cela justifie les avis divergents observés dans la littérature quant à la durabilité de la chasse de certaines espèces de céphalophes (voir Feer, 1993; Fa et al., 1995; Fimbel et al., 2000; Yasuoka, 2006; van Vliet & Nasi, 2008). Dans les contextes actuels de connaissance imprécise de ces paramètres, il serait important de repenser des modèles alternatifs de production animale conventionnelle ou non conventionnelle (notamment des céphalophes) afin de réduire les pressions cynégétiques. L'élevage non conventionnel (ou mini-élevage non conventionnel) est l'un des moyens qui permet de mieux valoriser la faune sauvage sur les plans scientifiques, alimentaires, et économiques (Mensah, 1998). Toutefois, la réussite de ce type d'élevage sur les céphalophes nécessiterait l'implémentation de recherches plus avancées, notamment sur les pathologies et les traitements afférents, les performances zootechniques, les espèces susceptibles d'être valorisées selon les zones et la reproduction.

Les données existantes sur la reproduction des céphalophes indiquent une maturité sexuelle rapide des femelles (9 mois au plus tôt). La précocité de la maturité sexuelle serait liée à une croissance rapide due à une bonne alimentation et un environnement social propice (Dubost, 1980). Le genre *Philantomba* enregistre la durée de gestation la plus courte (7 mois) avec une portée pouvant aller à 2 petits (rarement observée chez *Cephalophus*). Cela justifierait la plus grande abondance du genre *Philantomba* dans les forêts. En effet, les données issues d'inventaires directs ou indirects des céphalophes révèlent très souvent une abondance plus élevée du genre *Philantomba* (Viquerat et al., 2012 ; Kamgaing et al., 2018). L'utilisation croissante des pièges photographiques permet des estimations plus précises de l'abondance des céphalophes et renforce ce constat (Lhoest et al., 2020 ; Fonteyn et al., 2021 ; Amin et al., 2021 ; Poulain, 2021). Les stratégies de sélection des espèces de céphalophes pour l'élevage non conventionnel pourraient par exemple cibler les espèces moins abondantes, si toutefois leur viande est appréciée par les populations.

Les initiatives de gestion de la chasse villageoise et de la filière de viande de brousse (dans sa globalité) sont incontournables pour une gestion durable des populations de céphalophes. Dans les forêts denses humides d'Afrique centrale, la gestion de la chasse n'a pas encore trouvé un modèle approprié. Selon Vermeulen et al. (2009), cet état s'expliquerait par : (1) la complexité d'établir des quotas de chasse prenant en compte des pratiques de chasse non sélectives, (2) la difficulté d'évaluer la pression

de chasse illégale liée au braconnage, et (3) la complexité de modéliser la démographie. Dans leur recherche effectuée dans une concession forestière située au Cameroun, les auteurs proposent un modèle alternatif de gestion basé sur la rotation dans le temps et dans l'espace des prélèvements (assiette annuelle de chasse) à l'image du système rotatif des assiettes annuelles de coupe pour l'exploitation du bois. Le principe du modèle proposé se base sur le fait que les assiettes de chasse non exploitées pourraient servir de réservoir naturel pour la recolonisation (animale) des assiettes exploitées. Toutefois, l'application d'un tel modèle nécessite un suivi à long terme de la recolonisation des espèces, et une inclusion dudit modèle dans un plan global de gestion de la faune impliquant par exemple la surveillance des activités cynégétiques.

Par ailleurs, de nouvelles tentatives sous régionales de gestion durable de la faune sont actuellement portées par le programme SWM (*Sustainable Wildlife Management*). Ce projet plurisectoriel est mis en œuvre par le Cirad (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement), la FAO (*Food and Agriculture Organisation*), le CIFOR (*Center for International Forestry Research*) et WCS (*Wildlife Conservation Society*). Il vise notamment l'amélioration de la réglementation de la chasse de la faune sauvage, l'accroissement de l'offre en viandes et en poissons d'élevage produits de manière durable, le renforcement des capacités de gestion des communautés autochtones et rurales, la réduction de la demande de viande provenant d'animaux sauvages, en particulier dans les villes et métropoles<sup>2</sup>. Au Gabon, les premiers résultats du projet relèvent encore une fois la place prépondérante qu'occupe les bovidés frugivores dans les prélèvements de chasse. Un suivi de 114 chasseurs a montré un prélèvement annuel de viande sauvage de 88kg/km<sup>2</sup> dominé par les céphalophes. Le projet suggère notamment :

- L'instauration de quotas de prélèvement annuel sur base de l'évaluation d'un ensemble d'indicateurs de bonne santé des populations d'espèces sauvages chassées. La régulation des prélèvements annuels et l'ajustement des quotas nécessiteraient entre autres l'enregistrement des prélèvements de chasse par les communautés de chasseurs, et le suivi de l'évolution des populations animales chassées.
- La mise en réserve d'une partie des terroirs de chasse pour une saison de prélèvements, afin de permettre la reconstitution ou la recolonisation du gibier.
- la mise en place d'un système de certification d'une filière de viandes sauvages durables et légales à moyen terme.
- La production locale en aliments d'origine animale domestique.

Les résultats finaux de ce projet, prévus pour 2024, donneront sans doute de nouvelles orientations dans la gestion durable de la faune chassée plus particulièrement des populations de céphalophe.

---

<sup>2</sup> <https://www.swm-programme.info/fr/homepage>

## 5.7. Les limites de la thèse et perspectives

Notre recherche a nécessité une approche pluridisciplinaire, combinant faune et flore, et mobilisant différentes méthodes et disciplines, notamment : des statistiques linéaires et circulaires, des analyses de la diversité des communautés végétales, des techniques génétiques pour identifier les espèces de céphalophes, et des méthodes d'inventaire de la faune. Elle a permis d'obtenir des résultats nouveaux et originaux concernant les rythmes d'activité et le rôle des céphalophes dans la dispersion des graines. Des études complémentaires pourraient permettre d'affiner davantage ces résultats.

L'étude des patrons d'activité des céphalophes pourrait gagner en précision si elle prenait en compte les types d'habitats échantillonnés et les affectations de terres (zone protégée, zone exploitée pour le bois d'œuvre, zone agroforestière, etc.). De même, l'analyse des interactions spatiales entre céphalophes devrait intégrer les détections imparfaites (Rota et al., 2016) et utiliser le modèle *Occupancy multi-species* (Devarajan et al., 2020).

L'étude de la dispersion des graines pourrait donner des résultats encore plus robustes si elle intégrait un suivi *in situ* de la dispersion partielle (régurgitation des graines) et conventionnelle (via les fèces). Les contraintes majeures d'une telle étude seraient de deux ordres : (1) difficulté de suivre les céphalophes dans leur milieu naturel, notamment pour l'observation de la régurgitation des graines lors de la rumination, (2) difficulté de discriminer les graines qui germeraient de la banque naturelle du sol des graines provenant d'un matériel de céphalophes (graines des fèces ou du bolus). La pose de colliers GPS permettrait d'atténuer plus ou moins les freins du premier ordre.

Enfin, comme évoqué précédemment, quantifier l'impact de l'exploitation sélective sur les populations de céphalophes nécessiterait une approche à une échelle bien plus grande que celle adoptée dans le cadre de cette thèse.



# Références bibliographiques

---







- Abernethy, K.A., Coad, L., Taylor, G., Lee, M.E., Maisels, F., 2013. Extent and ecological consequences of hunting in Central African rainforests in the twenty-first century. *Philos. Trans. R. Soc. B* 368, 20120303. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0303>
- Albert, A., Auffret, A. G., Cosyns, E., Cousins, S. A. O., D'Hondt, B., Eichberg, C., et al., 2015. Seed dispersal by ungulates as an ecological filter: A trait-based meta-analysis. *Oikos* 124, 1109–1120. doi: 10.1111/oik.02512
- Alexandre D.Y., 1982. La dispersion de *Solanum verbascifolium* en Côte d'Ivoire : rôle des céphalophes. *Rev. Ecol.*, **36**, 293-295.
- Amin, R., Klair, H., Wachter, T., Ndjassi, C., Fowler, A., Olson, D., & Bruce, T., 2021. Estimating forest antelope population densities using distance sampling with camera traps. *Oryx*, 1-7.
- André, A., Mouton, A., Millien, V., & Michaux, J., 2017. Liver microbiome of *Peromyscus leucopus*, a key reservoir host species for emerging infectious diseases in North America. *Infection, Genetics and Evolution*, 52, 10-18.
- Arnhem E., 2008. Réponse éco-éthologique des grands singes et autres mammifères à l'exploitation forestière sélective au Cameroun. Thèse de doctorat : Université Libre de Bruxelles (Belgique).
- Aslan, C. E., Zavaleta, E. S., Tershy, B., & Croll, D., 2013. Mutualism disruption threatens global plant biodiversity: a systematic review. *PLoS one*, 8(6), e66993.
- Atuo, F. A., Ivande, S. T., Wala, Z. J., Manu, S., & O'Connell, T. J., 2016. Current distribution, breeding population and habitat use of the globally threatened Grey-necked Picathartes *Picathartes oreas* in south-eastern Nigeria: a call for conservation action. *Ostrich*, 87(2), 101-112.
- Azevedo, F.C.; Lemos, F.G.; Freitas-Junior, M.C.; Rocha, D.G.; Azevedo, F.C.C. Puma Activity Patterns and Temporal Overlap with Prey in a Human-Modified Landscape at Southeastern Brazil. *J. Zool.* **2018**, 305, 246–255. [CrossRef]
- Baker, R. J., & Bradley, R. D., 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of mammalogy*, 87(4), 643-662.
- Baldi, R., Pelliza-sbriller, A., Elston, D., & Albon, S., 2004. High potential for competition between guanacos and sheep in Patagonia. *The Journal of Wildlife Management*, 68(4), 924-938.
- Baltzinger, C.; Karimi, S.; Shukla, U. Plants on the Move: Hitch-Hiking with Ungulates Distributes Diaspores across Landscapes. *Frontiers in Ecology and Evolution*. Frontiers Media S.A., 2019. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00038>.
- Bascompte, J., & Jordano, P., 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38, 567-593.

- Bascompte, Jordi, and Pedro Jordano. *Mutualistic networks*. Princeton University Press, 2013.
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>.
- Baselga, A., Orme, C.D.L., 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol. Evol.* 3, 808–812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>.
- Beaune, D.; Bretagnolle, F.; Bollache, L.; Hohmann, G.; Surbeck, M.; Fruth, B. Seed Dispersal Strategies and the Threat of Defaunation in a Congo Forest. *Biodivers. Conserv.* **2013**, 22 (1), 225–238. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0416-x>.
- Beckman, N. G., Aslan, C. E., Rogers, H. S., Kogan, O., Bronstein, J. L., Bullock, J. M., ... & Zambrano, J., 2020. Advancing an interdisciplinary framework to study seed dispersal ecology. *AoB Plants*, 12(2), plz048.
- Bennett, E. L., & Gumal, M. T., 2001. 16. The Interrelationships of Commercial Logging, Hunting, and Wildlife in Sarawak: Recommendations for Forest Management. In *The cutting edge* (pp. 359-374). Columbia University Press.
- Bennie, J.J.; Duffy, J.P.; Inger, R.; Gaston, K.J. Biogeography of Time Partitioning in Mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2014**, 111, 13727–13732. [[CrossRef](#)]
- Berry, N. J., Phillips, O. L., Lewis, S. L., Hill, J. K., Edwards, D. P., Tawatao, N. B., ... & Hamer, K. C., 2010. The high value of logged tropical forests: lessons from northern Borneo. *Biodiversity and Conservation*, 19(4), 985-997.
- Bessone, M.; Kühn, H.S.; Hohmann, G.; Herbinger, I.; N’Goran, K.P.; Asanzi, P.; da Costa, P.B.; Dérozier, V.; Fotsing, E.D.B.; Beka, B.I.; et al. Drawn out of the Shadows: Surveying Secretive Forest Species with Camera Trap Distance Sampling. *J. Appl. Ecol.* **2020**, 57, 963–974. [[CrossRef](#)]
- Bicknell, J., & Peres, C. A. (2010). Vertebrate population responses to reduced-impact logging in a neotropical forest. *Forest Ecology and Management*, 259(12), 2267-2275.
- Blaser, J., Sarre, A., Poore, D. & Johnson, S., 2011. Status of tropical forest management. ITTO Technical Series 38. International Tropical Timber Organization, Yokohama, Japan.
- Bodmer, R. E., 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian Ungulates. *Biotropica* 23, 255–261. doi: 10.2307/2388202

- Bond W.J., 1995. Assessing the risk of plant extinction due to pollinator and disperser failure. In: Lawton JH, May RM (eds) Extinction rates. Oxford University Press, Oxford, pp 131–146.
- Borah, B., & Beckman, N. G., 2021. Studying seed dispersal through the lens of movement ecology. *Oikos*.
- Botts, R. T., Eppert, A. A., Wiegman, T. J., Rodriguez, A., Blankenship, S. R., Asselin, E. M., ... & Mooring, M. S., 2020. Circadian activity patterns of mammalian predators and prey in Costa Rica. *Journal of mammalogy*, 101(5), 1313-1331.
- Bourgoïn, G.; Garel, M.; Blanchard, P.; Dubray, D.; Maillard, D.; Gaillard, J.M. Daily Responses of Mouflon (*Ovis Gmelini* Musimon × *Ovis* Sp.) Activity to Summer Climatic Conditions. *Can. J. Zool.* **2011**, 89, 765–773. [CrossRef]
- Bowkett, A. E.; Rovero, F.; Marshall, A. R. The Use of Camera-Trap Data to Model Habitat Use by Antelope Species in the Udzungwa Mountain Forests, Tanzania. *Afr. J. Ecol.* 2007, 46 (4), 479–487. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2007.00881.x>.
- Bowland, A.E.; Perrin, M.R. Temporal and Spatial Patterns in Blue Duikers *Philatomba Monticola* and Red Duikers *Cephalophus natalensis*. *J. Zool.* **1995**, 237, 487–498. [CrossRef]
- Brodie, J. F., Giordano, A. J., & Ambu, L., 2015. Differential responses of large mammals to logging and edge effects. *Mammalian Biology*, 80(1), 7-13.
- Brown D., 2003. *Bushmeat & poverty alleviation: implication for development policy*, <https://www.odi.org/sites/odi.org.uk/files/odi-assets/publications-opinion-files/3308.pdf>, (19/05/2017).
- Burnham KP, Anderson D.R., 2002. Model selection and multi-model inference: a practical-theoretic approach, 2nd edn. Springer, New York
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R., 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research*, 33, 261–304.
- Camera Base. Available online: <http://www.atrium-biodiversity.org/tools/camerabase/> (accessed on 4 June 2019).
- Caravaggi, A.; Gatta, M.; Vallely, M.C.; Hogg, K.; Freeman, M.; Fadaei, E.; Dick, J.T.A.; Montgomery, W.I.; Reid, N.; Tosh, D.G. Seasonal and Predator-Prey Effects on Circadian Activity of Free-Ranging Mammals Revealed by Camera Traps. *PeerJ* **2018**, 6, e5287. [CrossRef] [PubMed]
- Carson, W., & Schnitzer, S. (Eds.), 2011. Tropical forest community ecology. John Wiley & Sons.

- Castañeda, I., Fedriani, J. M., and Delibes, M., 2018. Potential of red deer (*Cervus elaphus*) to disperse viable seeds by spitting them from the cud. *Mamm. Biol.* 90, 89–91. doi: 10.1016/j.mambio.2017.10.004
- Castello J.R., 2016. *Bovids of the world. Antelopes, gazelles, cattle, goats, sheep, and relatives*. Princeton, NJ, USA; Oxford, UK: Princeton University Press.
- Caughlin, T. T., Ferguson, J. M., Lichstein, J. W., Zuidema, P. A., Bunyavechewin, S., & Levey, D. J., 2015. Loss of animal seed dispersal increases extinction risk in a tropical tree species due to pervasive negative density dependence across life stages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1798), 20142095.
- Chapman, C.A., Balcomb, S.R., Gillespie, T.R., Skorupa, J.P., Struhsaker, T.T., 2000. Long-term effects of logging on African primate communities: a 28 year comparison from Kibale National Park, Uganda. *Conserv. Biol.* 14, 207–217.
- Clark C.J., Poulsen J.R., Malonga R. & Elkan Jr P.W., 2009. Logging concessions can extend the conservation estate for central African tropical forests. *Conserv. Biol.*, **23**(5), 1281-1293.
- Clinchy, M., Zanette, L. Y., Roberts, D., Suraci, J. P., Buesching, C. D., Newman, C., & Macdonald, D.W., 2016. Fear of the human “super predator” far exceeds the fear of large carnivores in a model mesocarnivore. *Behavioral Ecology*, 27(6), 1826-1832.
- Colyn M. et al., 2010. Discovery of a new duiker species (Bovidae: Cephalophinae) from the Dahomey Gap, West Africa. *Zootaxa*, **2637**, 1-30.
- Cordeiro, N.J., & Howe, H. F., 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(24), 14052-14056.
- Corlett, R.T., 2017. Frugivory and seed dispersal by vertebrates in tropical and subtropical Asia: an update. *Global Ecology and Conservation*, 11, 1-22.
- Corlett, R., 2014. *The ecology of tropical East Asia*. Oxford University Press, USA.
- Côrtes, M. C., & Uriarte, M., 2013. Integrating frugivory and animal movement: a review of the evidence and implications for scaling seed dispersal. *Biological Reviews*, 88(2), 255-272.
- Creel, S., 2018. The control of risk hypothesis: Reactive vs. proactive antipredator responses and stress-mediated vs. food-mediated costs of response. *Ecology letters*, 21(7), 947-956.
- Croes, B.M.; Laurance, W.F.; Lahm, S.A.; Tchignoumba, L.; Alonso, A.; Lee, M.E.; Campbell, P.; Buij, R. The Influence of Hunting on Antipredator

- Behavior in Central African Monkeys and Duikers. *Biotropica* **2006**, *39*, 257–263. [CrossRef]
- Cruz, P.; Iezzi, M.E.; de Angelo, C.; Varela, D.; di Bitetti, M.S.; Paviolo, A. Effects of Human Impacts on Habitat Use, Activity Patterns and Ecological Relationships among Medium and Small Felids of the Atlantic Forest. *PLoS ONE* **2018**, *13*, e0200806. [CrossRef]
  - Cusack, J.J.; Dickman, A.J.; Rowcliffe, J.M.; Carbone, C.; Macdonald, D.W.; Coulson, T. Random versus Game Trail-Based Camera Trap Placement Strategy for Monitoring Terrestrial Mammal Communities. *PLoS ONE* **2015**, *10*, e0126373. [CrossRef] [PubMed]
  - Daïnou, K.; Bauduin, A.; Bourland, N.; Gillet, J. F.; Fétéké, F.; Doucet, J. L. Soil Seed Bank Characteristics in Cameroonian Rainforests and Implications for Post-Logging Forest Recovery. *Ecol. Eng.* 2011, *37* (10), 1499–1506. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.05.004>.
  - Daïnou, K.; Laurenty, E.; Mahy, G.; Hardy, O. J.; Brostaux, Y.; Tagg, N.; Doucet, J. L. Phenological Patterns in a Natural Population of a Tropical Timber Tree Species, *Milicia Excelsa* (Moraceae): Evidence of Isolation by Time and Its Interaction with Feeding Strategies of Dispersers. *Am. J. Bot.* 2012, *99* (9), 1453–1463. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200147>.
  - Daïnou, K., Doucet, J. L., Sinsin, B., & Mahy, G., 2012. Identité et écologie des espèces forestières commerciales d'Afrique Centrale: le cas de *Milicia* spp. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, *16*, 229-241.
  - De Sá Alves, L.C.P.; Andriolo, A. Camera traps used on the mastofaunal survey of Araras Biological Reserve. *IEF-RJ. Rev. Bras. Zoociências* **2005**, *7*, 231–246.
  - Delibes, M.; Castañeda, I.; Fedriani, J. M. Spitting Seeds From the Cud: A Review of an Endozoochory Exclusive to Ruminants. *Front. Ecol. Evol.* **2019**, *7*, 265. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00265>.
  - Delvingt W., Dethier M., Auzel P. & Jeanmart P., 2001. La chasse villageoise Badjoué, gestion coutumière durable ou pillage de la ressource gibier ? In : Delvingt W., éd. *La forêt des hommes. Terroirs villageois en forêt tropicale africaine*. Gembloux, Belgique : Les Presses agronomiques de Gembloux, 65-92.
  - Devarajan, K., Morelli, T. L., & Tenan, S., 2020. Multi-species occupancy models: Review, roadmap, and recommendations. *Ecography*, *43*(11), 1612-1624.
  - Di Bitetti MS, Paviolo A, Ferrari CA, De Angelo C, Di Blanco Y., 2008. Differential responses to hunting in two sympatric species of brocket deer (*Mazama americana*) and *M. nana*). *Biotropica* *40*:636–645. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00413.x>

- Di Bitetti, M. S., Di Blanco, Y. E., Pereira, J. A., Paviolo, A., & Pérez, I. J., 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy*, 90(2), 479-490.
- Diете, R. L.; Meek, P. D.; Dickman, C. R.; Lisle, A.; Leung, L. K.-P. Diel Activity Patterns of Northern Australian Small Mammals: Variation, Fixity, and Plasticity. *J. Mammal.* **2017**, 98 (3), 848-857. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx003>.
- Dirzo, R., Raven, P.H., 2003. Global State of Biodiversity and Loss. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28, 137-167. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105532>
- Douh, C. Rôle de La Banque de Graines Du Sol Dans La Régénération Des Forêts Denses Humides d'Afrique Centrale. *Bois Forests Des Trop.* **2019**, 342. <https://doi.org/10.19182/bft2019.342.a31816>.
- Dray, S.; Dufour, A.B. The Ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *J. Stat. Softw.* **2007**, 22, 1-20. [CrossRef]
- Droissart, V., Dauby, G., Hardy, O. J., Deblauwe, V., Harris, D. J., Janssens, S., ... & Couvreur, T. L., 2018. Beyond trees: Biogeographical regionalization of tropical Africa. *Journal of biogeography*, 45(5), 1153-1167.
- Dubost G., 1980. L'écologie et la vie sociale du céphalophe bleu (*Cephalophus monticola* Thunberg), petit ruminant forestier africain. *Z. Tierpsychol.*, **54**, 205-266.
- Dubost G., 1984. Comparison of the diets of frugivorous forest ruminants of Gabon. *J. Mammal.*, **65**(2), 298-316. Dubost G. & Feer F., 1992. Saisons de reproduction des petits ruminants dans le nord-Gabon, en fonction des variations des ressources. *Mammalia*, **56**(1), 25-43.
- Dubost, G. The Size of African Forest Artiodactyls as Determined by the Vegetation Structure. *Afr. J. Ecol.* **1979**, 17, 1-17. [CrossRef]
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67, 345-366.
- Duminil, J.; Daïnou, K.; Kaviriri, D. K.; Gillet, P.; Loo, J.; Doucet, J. L.; Hardy, O. J. Relationships between Population Density, Fine-Scale Genetic Structure, Mating System and Pollen Dispersal in a Timber Tree from African Rainforests. *Heredity (Edinb).* 2016, 116 (3), 295-303. <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.101>.
- Edgar, R., 2010. Usearch. Lawrence Berkeley National Lab.(LBNL), Berkeley, CA (United States).
- Edwards, F. A., Edwards, D. P., Larsen, T. H., Hsu, W. W., Benedick, S., Chung, A., ... & Hamer, K.C., 2014. Does logging and forest conversion to

- oil palm agriculture alter functional diversity in a biodiversity hotspot?. *Animal conservation*, 17(2), 163-173.
- Fa J.E., Juste J., Perez del Val J. & Castroviejo J., 1995. Impact of market hunting on mammal species in Equatorial Guinea. *Conserv. Biol.*, **9**, 1107-1015.
  - Fa, J. E., Peres, C. A., & Meeuwig, J., 2002. Bushmeat exploitation in tropical forests: an intercontinental comparison. *Conservation biology*, 16(1), 232-237.
  - Fa, J. E., Currie, D., & Meeuwig, J., 2003. Bushmeat and food security in the Congo Basin: linkages between wildlife and people's future. *Environmental conservation*, 30(1), 71-78.
  - FAO, 2010. *Prise en compte de la biodiversité dans les concessions forestières d'Afrique Centrale. Document de travail sur la biodiversité forestière, n°1*. Rome : FAO.
  - Fargeot C., 2013. *La chasse commerciale en Afrique Centrale : une menace pour la biodiversité ou une activité économique durable ? Le cas de la république centrafricaine*. Thèse de doctorat : Université Paul Valéry, Montpellier (France).
  - Farwig, N., & Berens, D.G., 2012. Imagine a world without seed dispersers: a review of threats, consequences and future directions. *Basic and Applied Ecology*, 13(2), 109-115.
  - Fayolle, A.; Picard, N.; Doucet, J. L.; Swaine, M.; Bayol, N.; Bénédet, F.; Gourlet-Fleury, S. A New Insight in the Structure, Composition and Functioning of Central African Moist Forests. *For. Ecol. Manage.* **2014**, 329, 195–205. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.014>.
  - Feer F., 1988. *Stratégie écologique de deux espèces de bovidés sympatriques de la forêt sempervirente africaine (Cephalophus callipygus et C. dorsalis) : influence du rythme d'activité*. Thèse de doctorat : Université Pierre et Marie Curie, Paris (France).
  - Feer F., 1989a. Comparaison des régimes alimentaires de *Cephalophus callipygus* et *C. dorsalis*, bovidés sympatriques de la forêt sempervirente africaine. *Mammalia*, **53**, 563-604.
  - Feer F., 1989b. The use of space by 2 sympatric duikers (*Cephalophus callipygus* and *Cephalophus dorsalis*) in an African rain-forest - The role of activity rhythms. *Rev. Ecol. Terre Vie*, **44**, 225-248.
  - Feer F., 1993. The potential for sustainable hunting and rearing of game in tropical forests. In: Hladik C.M. et al., eds. *Tropical forests, people and food*. Paris: Unesco/ MAB, 691-708.
  - Feer F., 1995. Seed dispersal in African forest ruminants. *J. Trop. Ecol.*, **11**(4), 683-689.



- Feer, F. Stratégies Écologiques de Deux Espèces de Bovidés Sympatriques de La Forêt Sempervirente Africaine (*Cephalophus Callipygus* et *C. Dorsalis*): Influence du rythme d'activité. Ph.D. Thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris, France, 1988. (In French).
- Fernández-Durán, J.J. Circular Distributions Based on Nonnegative Trigonometric Sums. *Biometrics* **2004**, *60*, 499–503. [CrossRef]
- Fimbel C., Curran B. & Usongo L., 2000. Enhancing the sustainability of duiker hunting through community participation and controlled access in the Lobéké region of southeastern Cameroon. *In*: Robinson J.G. & Bennett E.L., eds. *Hunting for sustainability in tropical forest*. New York, NY, USA: Colombia University Press, 356-374.
- Fonteyn, D.; Vermeulen, C.; Deflandre, N.; Cornelis, D.; Lhoest, S.; Houngbégnon, F. G. A.; Doucet, J. L.; Fayolle, A. Wildlife Trail or Systematic? Camera Trap Placement Has Little Effect on Estimates of Mammal Diversity in a Tropical Forest in Gabon. *Remote Sens. Ecol. Conserv.* **2020**, 1–16. <https://doi.org/10.1002/rse2.191>.
- Forget, P., Mazer, S. J., Barbara, S., Jansen, P. A., and Kitamura, S., 2007. “Seed allometry and disperser assemblages in tropical rainforests: a comparison of four floras on different continents” in *Seed dispersal: Theory and its application in a changing world*, ed A. J. Dennis (Wallingford: CAB International), 5–36. doi: 10.1079/9781845931650.0005.
- Forget, P.M.; Jordano, P.; Lambert, J. E.; Böhning-Gaese, K.; Traveset, A.; Wright, S. J. Frugivores and Seed Dispersal (1985-2010); the “seeds” Dispersed, Established and Matured. *Acta Oecologica* **2011**, *37* (6), 517–520. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.09.008>.
- Fragoso, J.M., 1991. The effect of selective logging on Baird’s tapir. *Latin-American mammalogy: history, biodiversity and conservation*. University of Oklahoma Press, Norman, OK, 295-304.
- Frey, S.; Fisher, J.T.; Burton, A.C.; Volpe, J.P. Investigating Animal Activity Patterns and Temporal Niche Partitioning Using Camera-Trap Data: Challenges and Opportunities. *Remote Sens. Ecol. Conserv.* **2017**, *3*, 123–132. [CrossRef]
- Frid, A., & Dill, L., 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation ecology*, 6(1).
- FRMi, Forêt Ressources Management ingénierie. Vision Stratégique et Industrialisation de La Filière Bois Dans Les 6 Pays Du Bassin Du Congo: Horizon 2030. 2018, No. 33, 232.
- Frumhoff, P.C., 1995. Conserving wildlife in tropical forests managed for timber. *BioScience*, 45(7), 456-464.

- Garber, P.A. 1986. The Ecology of Seed Dispersal in Two Species of Callitrichid Primates (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*). *American Journal of Primatology* 10: 155-170.
- Garber P.A. & Lambert J.E., 1998. Primates as seed dispersers: ecological processes and directions for future research. *Am. J. Primatol.*, 45, 3-8.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S., 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol. Lett.* 12, 561–582. <https://doi.org/10.1111/j.14610248.2009.01294.x>
- Gause, G. F., 1934. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79(2036), 16-17.
- Gautier-Hion A. et al., 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, **65**, 324-337.
- Gautier-Hion, A.; Gautier, J.-P. *Cephalophus ogilbyi crusalbum* Grubb 1978, described from coastal Gabon, is quite common in the forêt des abeilles, central Gabon. *Rev. Ecol.* **1994**, 49, 177–180.
- Gessner, J.; Buchwald, R.; Wittemyer, G. Assessing Species Occurrence and Species-Specific Use Patterns of Bais (Forest Clearings) in Central Africa with Camera Traps. *Afr. J. Ecol.* **2014**, 52, 59–68. [[CrossRef](#)]
- Ghassemi-Khademi, T.; Hamidi, K. Re-Evaluation of Molecular Phylogeny of the Subfamily Cephalophinae (Bovidae: Artiodactyla); with Notes on Diversification of Body Size. *Jordan J. Biol. Sci.* **2019**, 12, 637–647.
- Gillet, F., Tiouchichine, M. L., Galan, M., Blan, F., Némoz, M., Aulagnier, S., & Michaux, J.R., 2015. A new method to identify the endangered Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*) and to study its diet, using next generation sequencing from faeces. *Mammalian Biology*, 80(6), 505-509.
- Giombini, M. I.; Bravo, S. P.; Sica, Y. V.; Tosto, D. S. Early Genetic Consequences of Defaunation in a Large-Seeded Vertebrate-Dispersed Palm (*Syagrus Romanzoffiana*). *Heredity (Edinb)*. 2017, 118 (6), 568–577. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.130>.
- Gómez, H.; Wallace, R.B.; Ayala, G.; Tejada, R. Dry Season Activity Periods of Some Amazonian Mammals. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* **2005**, 40, 91–95. [[CrossRef](#)]
- Gond, V.; Fayolle, A.; Pennec, A.; Cornu, G.; Mayaux, P.; Camberlin, P.; Doumenge, C.; Fauvet, N.; Gourlet-Fleury, S. Vegetation Structure and Greenness in Central Africa from Modis Multi-Temporal Data. *Philos. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.* **2013**, 368, e20120309. [[CrossRef](#)]
- González-Varo, J.P., 2010. Fragmentation, habitat composition and the dispersal/predation balance in interactions between the Mediterranean myrtle

- and avian frugivores. *Ecography*, 33, 185–197. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06021.x>
- González-Varo, J.P.; Carvalho, C. S.; Arroyo, J. M.; Jordano, P. Unravelling Seed Dispersal through Fragmented Landscapes: Frugivore Species Operate Unevenly as Mobile Links. *Mol. Ecol.* **2017**, 26 (16), 4309–4321. <https://doi.org/10.1111/mec.14181>.
  - Gotelli, N. J.; Colwell, R. K. Quantifying Biodiversity: Procedures and Pitfalls in the Measurement and Comparison of Species Richness. *Ecol. Lett.* **2001**, 4 (4), 379–391. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>.
  - Grande-Vega M., Farfán M.A., Ondo A. & Fa J.E., 2016. Decline in hunter offtake of blue duikers in Bioko Island, Equatorial Guinea. *Afr. J. Ecol.*, **54**, 49-58.
  - Griffith, D.M.; Veech, J.A.; Marsh, C.J. Cooccur: Probabilistic Species Co-Occurrence Analysis in R. *J. Stat. Softw.* **2016**, 69. [[CrossRef](#)]
  - Groves, C.; Grubb, P. *Ungulate Taxonomy*; Johns Hopkins University Press: Baltimore, ML, USA, 2011; p. 317.
  - Groves C.P. et al., 2011. Family Bovidae (hollow-horned ruminants). *In: Wilson D.E. & Mittermeier R.A. Handbook of the mammals of the world. Vol. 2. Hoofed Mammals*. Barcelona, Spain: Lynx Edicions, 755- 773.
  - Grubb P. & Groves C.P., 2001. Revision and classification of the Cephalophinae. *In: Wilson V.J., ed. Duikers of Africa: masters of the African forest floor*. Bulawayo, Zimbabwe: Chipangali Wildlife Trust, 703-728.
  - Halle, S., & Stenseth, N. C. (Eds.), 2000. Activity Patterns in Small Mammals: An Ecological Approach; with 11 Tables (Vol. 141). Springer Science & Business Media.
  - Hansen, M.C.; Potapov, P.V.; Moore, R.; Hancher, M.; Turubanova, S.A.; Tyukavina, A.; Thau, D.; Stehman, S.V.; Goetz, S.J.; Loveland, T.R.; et al. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* **2013**, 342, 850–853. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
  - Harmsen, B.J.; Foster, R.J.; Silver, S.C.; Ostro, L.E.T.; Doncaster, C.P. Jaguar and Puma Activity Patterns in Relation to Their Main Prey. *Mamm. Biol.* **2011**, 76, 320–324. [[CrossRef](#)]
  - Hart J.A. & Kingdon J., 2013. *Philantomba monticola* blue duiker. *In: Kingdon J. & Hoffmann M., eds. The mammals of Africa. Volume VI: pigs, hippopotamuses, chevrotain, giraffes, deer and bovids*. London: Bloomsbury, 228-234.
  - Hart J.A., 2000. Impact and sustainability of indigenous hunting in the Ituri forest, Congo-Zaire: a comparison of hunted and unhunted duiker populations. *In: Robinson J.G. & Bennett E.L., eds. Hunting for sustainability*

- in tropical forests*. New York, NY, USA: Columbia University Press, 106-155.
- Hassanin, A., Delsuc, F., Ropiquet, A., Hammer, C., van Vuuren, B. J., Matthee, C., ... & Couloux, A., 2012. Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes. *Comptes rendus biologies*, 335(1), 32-50.
  - Haurez B., 2015. Rôle du gorille des plaines de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*) dans la régénération des forêts denses humides et interaction avec l'exploitation sélective du bois d'œuvre. Thèse de doctorat. Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique. 133 p.+ annexe, 20 tabl., 24 fig.
  - Haurez, B., Fonteyn, D., Toint, S., Bracke, C., Doucet, J. L., Daïnou, K., & Vermeulen, C., 2020. Élaboration et mise en oeuvre d'un plan de gestion de la faune. Guide technique à destination des gestionnaires des forêts de production d'Afrique. Presses Agronomiques de Gembloux.
  - Havmøller, R.W. Assessing the Activity Pattern Overlap among Leopards (*Panthera Pardus*), Potential Prey and Competitors in a Complex Landscape in Tanzania. *J. Zool.* **2020**, *311*, 175–182. [[CrossRef](#)]
  - Hearn, A. J.; Ross, J.; Bernard, H.; Bakar, S. A.; Goossens, B.; Hunter, L. T. B.; MacDonald, D. W. Responses of Sunda Clouded Leopard *Neofelis Diardi* Population Density to Anthropogenic Disturbance: Refining Estimates of Its Conservation Status in Sabah. *Oryx* 2019, 53 (4), 643–653. <https://doi.org/10.1017/S0030605317001065>.
  - Hedwig, D.; Kienast, I.; Bonnet, M.; Curran, B.K.; Courage, A.; Boesch, C.; Kühl, H.S.; King, T. A Camera Trap Assessment of the Forest Mammal Community within the Transitional Savannah-Forest Mosaic of the Batéké Plateau National Park, Gabon. *Afr. J. Ecol.* **2018**, *56*, 777–790. [[CrossRef](#)]
  - Hempson, G.P.; Archibald, S.; Bond, W.J.A. Continent-Wide Assessment of the Form and Intensity of Large Mammal Herbivory in Africa. *Science* **2015**, *350*, 1056–1061. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)].
  - Herrera, C.M., 2002. “Seed dispersal by vertebrates,” in *Plant–Animal Interactions: An Evolutionary Approach*, eds C. M. Herrera and O. Pellmyr (Oxford: Blackwell), 185–208.
  - Herrera, C.M. and Pellmyr, O., 2002. *Plant-Animal Interactions : An Evolutionary Approach*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
  - Hertel, A. G., Swenson, J. E., & Bischof, R., 2017. A case for considering individual variation in diel activity patterns. *Behavioral Ecology*, 28(6), 1524-1531.
  - Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25:1965–1978. doi:[10.1002/joc.1276](https://doi.org/10.1002/joc.1276)

- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M., & Mayfield, M. M., 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 43, 227-248.
- Holt, B. G., Lessard, J. P., Borregaard, M. K., Fritz, S. A., Araújo, M. B., Dimitrov, D., ... & Rahbek, C., 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 339(6115), 74-78.
- Houngbégnon, F. G. A.; Sonké, B.; Vermeulen, C.; Doucet, J. L. State of Knowledge on Duikers (Genera *Cephalopus* and *Philantomba*) of Central Africa Rainforests. a Review. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* **2019**, 23 (2), 104–124. <https://doi.org/10.25518/1780-4507.17808>.
- Houngbégnon, F. G. A.; Cornelis, D.; Vermeulen, C.; Sonké, B.; Ntie, S.; Fayolle, A.; Fonteyn, D.; Lhoest, S.; Evrard, Q.; Yapi, F.; Sandrin, F.; Vanegas, L.; Ayaya, I.; Hardy, C.; Bel, S. Le; Doucet, J. L. Daily Activity Patterns and Co-Occurrence of Duikers Revealed by an Intensive Camera Trap Survey across Central African Rainforests. *Animals* **2020**, 10 (12), 1–17. <https://doi.org/10.3390/ani10122200>.
- Howe, F.; Smallwood, J. Ecology of Seed Dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 13, **1982**, 201–228. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>.
- Huffman, 2020. <http://www.ultimateungulate.com/NewTaxonomy.html>
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Population Studies: Animal Ecology and Demography*. Cold Spring Har-bor Symposium on Quantitative Biology, 22, 415–457
- Ibáñez, I., Clark, J. S., LaDeau, S., & Lambers, J. H. R., 2007. Exploiting temporal variability to understand tree recruitment response to climate change. *Ecological Monographs*, 77(2), 163-177.
- Illius, A.W.; Gordon, I.J. Modelling the Nutritional Ecology of Ungulate Herbivores: Evolution of Body Size and Competitive Interactions. *Oecologia* **1992**, 89, 428–434. [CrossRef] [PubMed]
- Isabirye-Basuta, G., and J. M. Kasenene, 1987. Small rodent populations in selectively felled and mature tracts of Kibale Forest, Uganda. *Biotropica* 19: 260-2
- Jansen, P. A., Hirsch, B. T., Emsens, W. J., Zamora-Gutierrez, V., Wikelski, M., & Kays, R., 2012. Thieving rodents as substitute dispersers of megafaunal seeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(31), 12610-12615.
- Janzen, D.H., 1982. Differential seed survival and passage rates in cows and horses, surrogate Pleistocene dispersal agents. *Oikos* 150–156. doi: 10.2307/3544014

- Janzen, D. H. Dispersal of Small Seeds by Big Herbivores: Foliage Is the Fruit. *Am. Nat.* **1984**, *123* (3), 338–353. <https://doi.org/10.1086/284208>.
- Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Am. Nat.* 104 : 501-528
- Jaroszewicz, B., 2013. Endozoochory by European bison influences the build-up of the soil seed bank in subcontinental coniferous forest. *Eur J Forest Res.* 132, 445–452. doi: 10.1007/s10342-013-0683-4
- Jędrzejewski, W., Vivas, I., Abarca, M., Lampo, M., Morales, L. G., Gamarra, G., & Breitenmoser, U., 2021. Effect of sex, age, and reproductive status on daily activity levels and activity patterns in jaguars (*Panthera onca*). *Mammal Research*, 66(4), 531-539.
- Johns, A.D., 1992. Species conservation in managed tropical forests. *Tropical deforestation and species extinction*, 15-53.
- Johns, A. G., 1997. *Timber production and biodiversity conservation in tropical rain forests*. Cambridge University Press.
- Johnsingh, T.A.J. Large Mammalian Prey-Predators in Bandipur. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* **1983**, *80*, 1–57.
- Johnson, D.H. The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology* **1980**, *61*, 65–71. [CrossRef]
- Johnston A.R. & Anthony N.M., 2012. A multi-locus species phylogeny of African forest duikers in the subfamily Cephalophinae: evidence for a recent radiation in the Pleistocene. *BMC Evol. Biol.*, **12**, 120.
- Jones, A., Breuning-Madsen, H., Brossard, M., Dampha, A., Deckers, J., Dewitte, O., Hallett, S., Jones, R., Kilasara, M., Le Roux, P., Micheli, E., Montanarella, L., Spaargaren, O., Tahar, G., Thiombiano, L., Van Ranst, E., Yemefack, M., Zougmore, R. (Eds.), 2013. *Soil Atlas of Africa*. European Commission. Publication Office of the European Union, Luxembourg. 176 pp
- Jordano, P., 2007. Frugivores, seeds and genes: analysing the key elements of seed shadows. *Frugivory and seed dispersal: theory and applications in a changing world*, 229-251.
- Jordano, P., 2013. Fruits and frugivory. In R. S. Gallagher (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration of plant communities* (pp. 18–61). Wallingford, UK: CABI.
- Jordano, P.; Forget, P. M.; Lambert, J. E.; Böhning-Gaese, K.; Traveset, A.; Wright, S. J. Frugivores and Seed Dispersal: Mechanisms and Consequences for Biodiversity of a Key Ecological Interaction. In *Biology Letters*; 2011; Vol. 7, pp 321–323. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0986>.
- Kamgaing, T.O.W., Bobo, K. S., Djekda, D., Azobou, K. B. V., Hamadjida, B. R., Balangounde, M. Y., ... & Yasuoka, H., 2018. Population density

- estimates of forest duikers (*Philantomba monticola* & *Cephalophus* spp.) differ greatly between survey methods. *African Journal of Ecology*, 56(4), 908-916.
- Kingdon J. & Hoffmann M., 2013. *Mammals of Africa. Volume VI: Pigs, hippopotamuses, chevrotain, giraffes, deer and bovids*. London: Bloomsbury Publishing.
  - Kingdon J., 2013. *The Kingdon field guide to African mammals*. London: Bloomsbury Publishing.
  - Kingdon, J. *The Kingdon Field Guide to African Mammals*, 2nd ed.; Bloomsbury Publishing: London, UK, 2015.
  - Kingdon, J.; Lahm, S.A. *Cephalophus silvicultor* Yellow-backed Duiker. In *Mammals of Africa: Volume VI: Pigs, Hippopotamuses, Chevrotain, Giraffes, Deer and Bovids*; Kingdon, J., Hoffmann, M., Eds.; Bloomsbury Publishing: London, UK, 2013; Volume 6, pp. 288–293.
  - Kneitel, J.M.; Chase, J.M. Trade-Offs in Community Ecology: Linking Spatial Scales and Species Coexistence. *Ecol. Lett.* **2004**, 7, 69–80. [[CrossRef](#)]
  - Koster S. & Hart J., 1988. Methods of estimating ungulate populations in tropical forests. *Afr. J. Ecol.*, **26**, 117-126.
  - Kranz K.R. & Lumpkin S., 1982. Notes on the yellow- backed duiker *Cephalophus sylvicultor* in captivity with comments on its natural history. *Int. Zoo Yearbook*, **22**, 232-240.
  - Kronfeld-Schor, N., & Dayan, T., 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 153-181.
  - Kupferschmid, A. D., Bütikofer, L., Hothorn, T., Schwyzer, A., & Brang, P., 2019. Quantifying the relative influence of terminal shoot browsing by ungulates on tree regeneration. *Forest Ecology and Management*, 446, 331-344.
  - Lahm S.A., 1993. *Ecology and economics of human/wildlife interaction in Northeastern Gabon*. PhD Thesis: New York University, New York (USA).
  - Landler, L.; Ruxton, G.D.; Malkemper, E.P. The Hermans-Rasson Test as a Powerful Alternative to the Rayleigh Test for Circular Statistics in Biology. *BMC Ecol.* **2019**, 19. [[CrossRef](#)]
  - Lashley, M.A.; Cove, M.V.; Chitwood, M.C.; Penido, G.; Gardner, B.; Deperno, C.S.; Moorman, C.E. Estimating Wildlife Activity Curves: Comparison of Methods and Sample Size. *Sci. Rep.* **2018**, 8, 1–11. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
  - Laurance W.F. et al., 2006. Impacts of roads and hunting on central African rainforest mammals. *Conserv. Biol.*, **20**(4), 1251-1261.

- Lhoest, S.; Fonteyn, D.; Daïnou, K.; Delbeke, L.; Doucet, J. L.; Dufrière, M.; Josso, J. F.; Ligot, G.; Oszwald, J.; Rivault, E.; Verheggen, F.; Vermeulen, C.; Biwolé, A.; Fayolle, A. Conservation Value of Tropical Forests: Distance to Human Settlements Matters More than Management in Central Africa. *Biol. Conserv.* **2020**, *241* (July 2019). <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108351>.
- Linder, H. P., de Klerk, H. M., Born, J., Burgess, N. D., Fjeldsa, J., & Rahbek, C., 2012. The partitioning of Africa: Statistically defined biogeographical regions in sub-Saharan Africa. *Journal of Biogeography*, *39*(7), 1189-1205.
- Linkie, M.; Ridout, M.S. Assessing Tiger-Prey Interactions in Sumatran Rainforests. *J. Zool.* **2011**, *284*, 224–229. [[CrossRef](#)]
- Lumpkin, S.; Kranz, K.R. *Cephalophus Sylvicultor*. *Mamm. Species* **1984**, *225*, 1–7. [[CrossRef](#)]
- Lynam, A.J.; Jenks, K.E.; Tantipisanuh, N.; Chutipong, W.; Ngoprasert, D.; Gale, G.A.; Steinmetz, R.; Sukmasuang, R.; Bhumpakphan, N.; Grassman, L.I.; et al. Terrestrial activity patterns of wild cats from camera-trapping. *Raffles Bull. Zool.* **2013**, *61*, 407–415.
- MacArthur, R., & Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The american naturalist*, *101*(921), 377-385.
- MacKenzie D.I., Nichols J.D., Royle J.A., Pollock K.H., Bailey L.L., 2006. Hines J.E. *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Elsevier. 324.
- MacKenzie, D. & Hines, J., 2018. *RPresence: R Interface for Program PRESENCE*.
- Manlick, P. J., & Pauli, J.N., (2020). Human disturbance increases trophic niche overlap in terrestrial carnivore communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(43), 26842-26848.
- Marcon, E., 2015. *Mesures de la biodiversité* (Doctoral dissertation, AgroParisTech).
- Mathot, L.; Doucet, J.-L. Méthode d’inventaire Faunique Pour Le Zonage Des Concessions En Forêt Tropicale. *Bois Forests Des Trop.* 2006, *287* (287), 59–70. <https://doi.org/10.19182/bft2006.287.a20324>.
- Maurois C., Chamberlan C. et Maréchal C., 1997. Aperçu du régime alimentaire de l’éléphant de forêt, *Loxodonta africana cyclotis*, dans le Parc National d’Odzala, République du Congo. *Mammalia*, t. 61, n°1, 1997 : 127-130.
- McConkey, K. R., Nathalang, A., Brockelman, W. Y., Saralamba, C., Santon, J., Matmoon, U., et al. (2018). Different megafauna vary in their seed dispersal effectiveness of the megafaunal fruit *Platymitra macrocarpa* (Annonaceae). *PLoS ONE* *13*:0198960. doi: 10.1371/journal.pone.0198960.



- Mensah, G.A., 1998. Elevage non conventionnel des espèces animales et développement durable en République du Bénin. *Bull Recherche Agron*, 21, 13-27.
- Milner-Gulland, E. J., E. L. Bennett, and the SCB 2002 Annual Meeting Wild Meat Group., 2003. Wild meat: the bigger picture. *Trends in Ecology & Evolution* 18:351–357.
- Mockrin H.M., 2009. Duiker demography and dispersal under hunting in Northern Congo. *Afr. J. Ecol.*, **48**, 239-247.
- Monterroso, P.; Alves, P. C.; Ferreras, P. Catch Me If You Can: Diel Activity Patterns of Mammalian Prey and Predators. *Ethology* **2013**, 119 (12), 1044–1056. <https://doi.org/10.1111/eth.12156>.
- Monterroso, P.; Alves, P.C.; Ferreras, P. Plasticity in Circadian Activity Patterns of Mesocarnivores in Southwestern Europe: Implications for Species Coexistence. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **2014**, 68, 1403–1417. [CrossRef]
- Morán-López, T., Carlo, T. A., & Morales, J. M., 2018. The role of frugivory in plant diversity maintenance—a simulation approach. *Ecography*, 41(1), 24-31.
- Morgan, B.J., 2007. Group size, density and biomass of large mammals in the reserve De Faune Du Petit Loango, Gabon. *Afr. J. Ecol.* 45, 508–518.
- Mori, E.; Nerva, L.; Lovari, S. Reclassification of the Serows and Gorals: The End of a Neverending Story? *Mamm. Rev.* **2019**, 49, 256–262. [CrossRef]
- Muller-Landau, H. C., 2001. Seed dispersal in a tropical forest: empirical patterns, their origins, and their consequences for community dynamics. Princeton University.
- Muñoz-Gallego, R., Fedriani, J.M., Traveset, A., 2019. Non-native mammals are the main seed dispersers of the ancient mediterranean palm *Chamaerops humilis* L. in the Balearic Islands: rescuers of a lost seed dispersal service? *Front Ecol Evol* 7, 1–16. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00161>.
- Nakashima Y., Fukasawa K. & Samejima H., 2018. Estimating animal density without individual recognition using information derivable exclusively from camera traps. *Afr. J. Ecol.*, **55**, 735-744.
- Nakashima, Y.; Hongo, S.; Akomo-Okoue, E.F. Landscape-Scale Estimation of Forest Ungulate Density and Biomass Using Camera Traps: Applying the REST Model. *Biol. Conserv.* **2020**, 241, e108381. [CrossRef]
- Nasi R. & van Vliet N., 2011. Mesure de l'abondance des populations d'animaux sauvages dans les concessions forestières d'Afrique Centrale. *Unasylva*, **238**(62), 49-55. Nasi R., Billand A. & van Vliet N., 2012. Managing for timber and bioersivity in the Congo Basin. *For. Ecol.Manage.*, **268**, 103-111.

- Newing, H. Bushmeat Hunting and Management: Implications of Duiker Ecology and Interspecific Competition. *Biodivers. Conserv.* **2001**, *10*, 99–118.
- Noor, A.; Mir, Z.R.; Veeraswami, G.G.; Habib, B. Activity Patterns and Spatial Co-Occurrence of Sympatric Mammals in the Moist Temperate Forest of the Kashmir Himalaya, India. *Folia Zool.* **2017**, *66*, 231–241. [CrossRef]
- Ntie S., Soto-Calderon I.D., Eaton M.J. & Anthony N.M., 2010. Cross-species amplification of bovid microsatellites in central African duikers (genus *Cephalophus*) and other sympatric artiodactyls. *Mol. Ecol. Resour.*, **10**, 1059- 1065.
- Ntie, S.; Johnston, A.R.; Mickala, P.; Bowkett, A.E.; Jansen van Vuuren, B.; Colyn, M.; Telfer, P.; Maisels, F.; Hymas, O.; Rouyer, R.L.; et al. Molecular Diagnostic for Identifying Central African Forest Artiodactyls from Faecal Pellets. *Anim. Conserv.* **2010**, *13*, 80–89. [CrossRef]
- Nummelin, M., & Borowiec, L., 1991. Cassidinae beetles in virgin and managed forests in Kibale Forest, western Uganda. *Afr. J. Ecol.*, *30*, 10-17.
- Nuttle, T., & Haefner, J. W., 2007. Design and validation of a spatially explicit simulation model for bottomland hardwood forests. *Ecological Modelling*, *200*(1-2), 20-32.
- O'Brien T.G., Baillie J.E.M., Krueger L., Cuke M., 2010. The Wildlife Picture Index: monitoring top trophic levels. *Animal Conservation*. Volume 13, Issue 4: pages 335-343.
- Oksanen, J., et al., 2018. vegan: Community Ecology Package.
- Osipov, S. V. The Importance of a Species in a Biocoenosis, a Class of Biocoenoses, and a Region: A Review of Combined Indexes. *Biol. Bull.* **2021**, *48* (3), 379–393. <https://doi.org/10.1134/S1062359021030109>.
- Overview of the Overlap Package. Available online: <https://cran.r-project.org/web/packages/overlap/vignettes/overlap.pdf> (accessed on 18 July 2019).
- Package ‘Activity’. Available online: <https://cran.r-project.org/web/packages/activity/activity.pdf> (accessed on 4 September 2020).
- Package ‘CircMLE’. Available online: <https://cran.r-project.org/web/packages/CircMLE/CircMLE.pdf> (accessed on 28 October 2020).
- Package ‘Circular’. Available online: <https://cran.r-project.org/web/packages/circular/circular.pdf> (accessed on 10 May 2019).
- Pedrosa, F., Bercê, W., Levi, T., Pires, M., & Galetti, M., 2019. Seed dispersal effectiveness by a large-bodied invasive species in defaunated landscapes. *Biotropica*, *51*(6), 862-873.

- Petersson, L. K., Milberg, P., Bergstedt, J., Dahlgren, J., Felton, A. M., Götmark, F., ... & Lof, M., 2019. Changing land use and increasing abundance of deer cause natural regeneration failure of oaks: Six decades of landscape-scale evidence. *Forest Ecology and Management*, 444, 299-307.
- Petre, C. A., Tagg, N., Beudels-Jamar, R., & Doucet, J.L., 2011. Seed dispersal by western lowland gorillas (*G. g. gorilla*) in South East Cameroon.
- Petre, C.; Tagg, N.; Haurez, B.; Beudels-jamar, R.; Huynen, M.; Doucet, J. Role of the Western Lowland Gorilla ( *Gorilla Gorilla* Implications of Its Decline. *Biotechnot* **2013**, 17 (3), 517–526.
- Petre, C. A., Tagg, N., Beudels-Jamar, R. C., Haurez, B., & Doucet, J. L., 2015. Western lowland gorilla seed dispersal: are seeds adapted to long gut retention times?. *Acta Oecologica*, 67, 59-65.
- Pewsey, A.; Neuhäuser, M.; Ruxton, G.D. *Circular Statistics in R*, 1st ed.; Oxford University Press: New York, NY, USA, 2013; p. 183.
- Plumptre A.J., 2000. Monitoring mammal populations with line transect techniques in African forests. *J. Appl. Ecol.*, **37**, 356-368.
- Poulain, F., 2021. Caractérisation de la communauté animale du Parc National de Lobéké au moyen d'un inventaire par pièges photographiques. (Unpublished master's thesis). Université de Liège, Liège, Belgique. Retrieved from <https://matheo.uliege.be/handle/2268.2/13054>
- Poulsen J.R., Clark C.J. & Bolker B.M., 2011. Decoupling the effects of logging and hunting on an Afrotropical animal community. *Ecol. Appl.*, 21, 1819-1836.
- Poulsen J.R., Clark C.J., Mavah G. & Elkan P.W., 2009. Bushmeat supply and consumption in a tropical logging concession in Northern Congo. *Conserv. Biol.*, **23**, 1597- 1608.
- Putman, R.J., 1996. Ungulates in temperate forest ecosystems: perspectives and recommendations for future research. *Forest Ecology and Management*, 88(1-2), 205-214.
- Putz, F. E., Sist, P., Fredericksen, T., & Dykstra, D. (2008). Reduced-impact logging: challenges and opportunities. *Forest ecology and management*, 256(7), 1427-1433.
- Putz, F.E., Zuidema, P. A., Synnott, T., Peña-Claros, M., Pinard, M. A., Sheil, D., ... & Zagt, R., 2012. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: the attained and the attainable. *Conservation Letters*, 5(4), 296-303.
- R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing.

- Ratnasingham, S., & Hebert, P. D., 2007. BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). *Molecular ecology notes*, 7(3), 355-364.
- Redford, K. H., 1992. The empty forest. *BioScience*, 42(6), 412-422.
- Reid, N., 1989. Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology* 70: 137-145.
- Réjou-Méchain, M., Mortier, F., Bastin, J. F., Cornu, G., Barbier, N., Bayol, N.,... & Gourlet-Fleury, S., 2021. Unveiling African rainforest composition and vulnerability to global change. *Nature*, 593(7857), 90-94.
- Remis, M. J., & JOST ROBINSON, C.A., 2012. Reductions in primate abundance and diversity in a multiuse protected area: Synergistic impacts of hunting and logging in a Congo Basin forest. *American Journal of Primatology*, 74(7), 602-612.
- Ricklefs R.E. & Miller G.L., 2005. *Écologie*. Bruxelles : Éditions De Boeck Université.
- Ridout, M.S.; Linkie, M. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* **2009**, 14, 322–337. [[CrossRef](#)]
- Robinson C.A.J., Zollner P.A. & Kpanou J.-B., 2016. Night and day: evaluating transect methodologies to monitor duikers in the Dzanga-Sangha protected areas, central African Republic. *Afr. J. Ecol.*, **55**, 222-232.
- Robinson J.G. & Redford K.H., 1991. Sustainable harvest of neotropical forest mammals. In: Robinson J.G. & Redford K.H., eds. *Neotropical wildlife use and conservation*. Chicago, IL, USA: University of Chicago Press, 415-429.
- Robinson, J. G., Redford K. H., and Bennett E. L., 1999. Wildlife harvest in logged tropical forests. *Science* 284:595–596.
- Ross, J.; Hearn, A.J.; Johnson, P.J.; Macdonald, D.W. Activity patterns and temporal avoidance by prey in response to Sunda clouded leopard predation risk. *J. Zool. Lond.* **2013**, 290, 96–106. [[CrossRef](#)]
- Rota, C.T.; Ferreira, M.A.R.; Kays, R.W.; Forrester, T.D.; Kalies, L.; Mcshea, W.J.; Parsons, A.W.; Millspaugh, J.J. A Multispecies Occupancy Model for Two or More Interacting Species. *Methods Ecol. Evol.* **2016**, 7, 1164–1173. [[CrossRef](#)]
- Rowcliffe, J.M.; Kays, R.; Kranstauber, B.; Carbone, C.; Jansen, P.A. Quantifying Levels of Animal Activity Using Camera Trap Data. *Methods Ecol. Evol.* **2014**, 5, 1170–1179. [[CrossRef](#)]
- Sadoti, G.; Zuckerberg, B.; Jarzyna, M. A.; Porter, W. F. Applying Occupancy Estimation and Modelling to the Analysis of Atlas Data. *Divers. Distrib.* **2013**, 19 (7), 804–814. <https://doi.org/10.1111/ddi.12041>.

- Saint-Girons, M.C. Le rythme circadian d'activité chez les mammifères *holarctiques*. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat. Sér. A Zool.* **1966**, *40*, 101–187. (In French)
- Schleuning, M. et al., 2015. Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait- based concepts to plant–animal interactions. – *Ecography* **38**: 380–392.
- Schoener, T.W. Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science* **1974**, *185*, 27–39. [[CrossRef](#)]
- Schupp, E. W. Quantity, Quality and the Effectiveness of Seed Dispersal by Animals. In *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. *Vegetatio* **1993**, *107/108* (1), 15–29.
- Schupp, E. W.; Jordano, P.; Gómez, J. M. Seed Dispersal Effectiveness Revisited: A Conceptual Review. *New Phytologist*. Blackwell Publishing Ltd October 1, 2010, pp 333–353. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03402.x>.
- Schwarm, A., Ortmann, S., Wolf, C., Jürgen Streich, W., and Clauss, M., 2008. Excretion patterns of fluid and different sized particle passage markers in banteng (*Bos javanicus*) and pygmy hippopotamus (*Hexaprotodon liberiensis*): two functionally different foregut fermenters. *Comp. Biochem. Physiol.* **150**, 32–39. doi: 10.1016/j.cbpa.2008.02.022.
- Semeki N.J., Belani M.J., Ntoto M.R. & Vermeulen C., 2014. Consommation de produits d'origine animale dans la concession forestière 039/11 de la SODEFOR à Oshwe (R.D. Congo). *Tropicultura*, **32**(3), 147-155.
- Sévêque, A., Gentle, L. K., Vicente López-Bao, J., Yarnell, R. W., & Uzal, A., 2021. Impact of human disturbance on temporal partitioning within carnivore communities. *Mammal Review*.
- Soto, C., & Palomares, F., 2015. Coexistence of sympatric carnivores in relatively homogeneous Mediterranean landscapes: functional importance of habitat segregation at the fine-scale level. *Oecologia*, **179**(1), 223-235.
- Soto-Calderon, I. D.; Ntie, S.; Mickala, P.; Maisels, F.; Wickings, E. J.; Anthony, N. M. Effects of Storage Type and Time on DNA Amplification Success in Tropical Ungulate Faeces: TECHNICAL ADVANCES. *Mol. Ecol. Resour.* **2009**, *9* (2), 471–479. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2008.02462.x>.
- Spiegel, O., & Nathan, R., 2007. Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in a patchy environment. *Ecology letters*, **10**(8), 718-728.
- Stiles, E.W., 2000. Animals as seed dispersers. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, **2**, 111-124.

- Stockman, A.; Sharpe, L.T. Into the Twilight Zone: The Complexities of Mesopic Vision and Luminous Efficiency. *Ophthalm. Physl. opt.* **2006**, *26*, 225–239. [[CrossRef](#)]
- Stringer, S. D.; Hill, R. A.; Swanepoel, L.; Dalrymple, S. E.; Linden, B.; Koyama, N. F. Assessing the Role of a Mammalian Frugivorous Species on Seed Germination Potential Depends on Study Design: A Case Study Using Wild Samango Monkeys. *Acta Oecologica* **2020**, *106* (April), 103584. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103584>.
- Tempel, D. J.; Gutiérrez, R. J. Relation between Occupancy and Abundance for a Territorial Species, the California Spotted Owl. *Conserv. Biol.* **2013**, *27* (5), 1087–1095. <https://doi.org/10.1111/cobi.12074>.
- Terborgh, J., Nuñez-Iturri, G., Pitman, N. C., Valverde, F. H. C., Alvarez, P., Swamy, V., ... & Paine, C. T. (2008). Tree recruitment in an empty forest. *Ecology*, *89*(6), 1757-1768.
- The R Project for Statistical Computing. Available online: <https://www.r-project.org/> (accessed on 10 April 2016).
- Thomas L. et al., 2010. Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *J. Appl. Ecol.*, **47**, 5-14.
- Tobler, M.W., 2015. Camera Base Version 1.7, User guide. Retrieved from. <http://www.atrium-biodiversity.org/tools/camerabase/>.
- Traveset, A., & Richardson, D.M., 2014. Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *45*, 89-113.
- Traveset, A., Heleno, R., & Nogales, M., 2014. The ecology of seed dispersal. In R. S. Gallager (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (pp. 62–93). Oxfordshire, UK: CAB Int. <https://doi.org/10.1079/9781780641836.0000>
- Tutin C.E.G. & Fernandez M., 1993. Composition of the diet of chimpanzees and comparisons with that of sympatric lowland gorillas in the Lope Reserve, Gabon. *Am. J. Primatol.*, *30*, 195-211.
- Tutin C.E.G., White L.J.T. & Mackanga-Missandzou A., 1997. The use by rain forest mammals of natural forest fragments in an Equatorial African savana. *Conserv. Biol.*, **11**(5), 1190-1203.
- Umunay, P. M.; Gregoire, T. G.; Gopalakrishna, T.; Ellis, P. W.; Putz, F. E. Selective Logging Emissions and Potential Emission Reductions from Reduced-Impact Logging in the Congo Basin. *For. Ecol. Manage.* **2019**, *437* (November 2018), 360–371. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.049>.
- USNO. Available online: [https://aa.usno.navy.mil/faq/docs/world\\_tzones.php](https://aa.usno.navy.mil/faq/docs/world_tzones.php). (accessed on 4 April 2019).

- Valeix, M., Loveridge, A. J., Chamailé-Jammes, S., Davidson, Z., Murindagomo, F., Fritz, H., & Macdonald, D. W., 2009. Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology*, 90(1), 23-30.
- van der Vinne, V., Tachinardi, P., Riede, S. J., Akkerman, J., Scheepe, J., Daan, S., & Hut, R.A., 2019. Maximising survival by shifting the daily timing of activity. *Ecology letters*, 22(12), 2097-2102.
- Van Schaik, C.P.; Griffiths, M. Activity Periods of Indonesian Rain Forest Mammals. *Biotropica* **1996**, 28, e105. [CrossRef]
- van Vliet N. & Nasi R., 2007. Mise en évidence des facteurs du paysage agissant sur la répartition de la faune dans une concession forestière. *Bois For. Trop.*, **292**(2), 23-37.
- van Vliet, N.; Zundel, S.; Miquel, C.; Taberlet, P.; Nasi, R. Distinguishing Dung from Blue, Red and Yellow-Backed Duikers through Noninvasive Genetic Techniques. *Afr. J. Ecol.* **2007**, 46, 411–417. [CrossRef]
- van Vliet N. & Nasi R., 2008. Why do models fail to assess properly the sustainability of duiker (*Cephalophus* spp.) hunting in central Africa? *Oryx*, **42**(3), 392-399.
- van Vliet N., Nasi R. & Lumaret J.P., 2009. Factors influencing duiker dung decay in north-east Gabon: are dung beetles hiding duikers? *Afr. J. Ecol.*, **47**(1), 40-47.
- van Vliet, N., Nebesse, C., & Nasi, R., 2015. Bushmeat consumption among rural and urban children from Province Orientale, Democratic Republic of Congo. *Oryx*, 49(1), 165-174.
- van Vuuren B.J. & Robinson T.J., 2001. Retrieval of four adaptive lineages in duiker antelope: evidence from mitochondrial DNA sequences and fluorescence *in situ* hybridization. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **20**, 409-425.
- Van Vuuren, B.J.; Robinson, T.J. Retrieval of Four Adaptive Lineages in Duiker Antelope: Evidence from Mitochondrial DNA Sequences and Fluorescence in Situ Hybridization. *Mol. Phylogenet. Evol.* **2001**, 20, 409–425. [CrossRef] [PubMed].
- Vanthomme, H.; Bellé, B.; Forget, P.-M. Bushmeat Hunting Alters Recruitment of Large-Seeded Plant Species in Central Africa. *Biotropica* **2010**, 42 (6), 672–679. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00630.x>.
- Veech Research Group in Ecology. Available online: <http://ecology.wp.txstate.edu/publications-2/> (accessed on 28 October 2019).
- Veech, J.A.A. Probabilistic Model for Analysing Species Co-Occurrence. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **2013**, 22, 252–260. [CrossRef]

- Vermeulen Cedric, Cecilia Julve, Jean-Louis Doucet, David Monticelli. 2009 Community hunting in logging concessions: towards a management model for Cameroon's dense forests. *Biodivers Conservation* 18:2705–2718.
- Viquerat, S. M. A., Muller, M., Kiffner, C., Waltert, M., & Bobo, K. S., 2012. Estimating forest duiker (Cephalophinae) density in Korup National Park: a case study on the performance of three line transect methods. *South African Journal of Wildlife Research-24-month delayed open access*, 42(1), 1-10.
- Viquerat S., Bobo K.S., Kiffner C. & Waltert M., 2013. A comparison of regression-based estimates of dung decay in two African forest duiker species (*Philantomba monticola*, *Cephalophus ogilbyi*). *Ecotropica*, **19**, 33-38.
- Voeten, M. M., & Prins, H. H., 1999. Resource partitioning between sympatric wild and domestic herbivores in the Tarangire region of Tanzania. *Oecologia*, 120(2), 287-294.
- Vrba E.S., 1995. The fossil record of African antelopes (Mammalia, Bovidae) in relation to human evolution and paleoclimate. In: Vrba E.S., Partridge T.C. & Burckle L.H., eds. *Paleoclimate and evolution with emphasis on human origins*. New Haven, CT, USA: Yale University Press, 385-424.
- Wang, B. & Smith, T. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends Ecol. Evol.* 17, 379–385. (doi:10.1016/S0169-5347(02)02541-7).
- Wang, B. C.; Sork, V. L.; Leong, M. T.; Smith, T. B. Hunting of Mammals Reduces Seed Removal and Dispersal of the Afrotropical Tree Antrocaryon Klaineana (Anacardiaceae). *Biotropica* **2007**, 39 (3), 340–347. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00275.x>.
- Weitzman, M.S. *Measures of the Overlap of Income Distribution of White and Negro Families in the United States*; Bureau of the Census: Washington, DC, USA, 1970; Volume 22.
- Wheeler, Q. D. Why the Phylogenetic Species Concept? - Elementary. *J. Nematol.* **1999**, 31 (2), 134–141.
- White L.J.T., 1992. Vegetation history and logging disturbance: effects on rain forest mammals in the Lopé Reserve, Gabon (with special emphasis on elephants and apes). PhD thesis: University of Edimburg, Edimburg (Scotland).
- White L.J.T., 1994. Biomasse des mammifères de forêt pluviale dans la réserve de la Lopé, Gabon. *J. Anim. Ecol.*, **63**, 499-512.
- White, F. The vegetation of Africa: A descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. *Nat. Resour. Res.* **1983**, 20, 351–356.
- Whytock, R. C., Świeżewski, J., Zwerts, J. A., Bara-Słupski, T., Koumba Pambo, A. F., Rogala, M., ... & Abernethy, K. A., 2021. Robust ecological



- analysis of camera trap data labelled by a machine learning model. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(6), 1080-1092.
- Wilkie, D. S., & Carpenter, J. F., 1999. Bushmeat hunting in the Congo Basin: an assessment of impacts and options for mitigation. *Biodiversity & Conservation*, 8(7), 927-955.
  - Wilkie, D. S., Bennett, E. L., Peres, C. A., & Cunningham, A. A., 2011. The empty forest revisited. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 120-128.
  - Wilkie, D., Shaw, E., Rotberg, F., Morelli, G., & Auzel, P., 2000. Roads, development, and conservation in the Congo Basin. *Conservation Biology*, 14(6), 1614-1622.
  - Wolf, C., & Ripple, W. J., 2017. Range contractions of the world's large carnivores. *R. Soc. Open Sci.* 4, 170052.
  - WorldClim Global Climate Data (2015) <http://www.worldclim.org/bioclim>
  - Yasuoka H., 2006. The sustainability of duiker (*Cephalophus* spp.) hunting for the baka hunter-gatherers in southeastern Cameroon. *Afr. Study Monogr., Suppl.*, **33**, 95-120.
  - Yasuoka, H.; Hirai, M.; Kamgaing, T.O.W.; Dzefack, Z.C.B.; Kamdoun, E.C.; Bobo, K.S. Changes in the Composition of Hunting Catches in Southeastern Cameroon: A Promising Approach for Collaborative Wildlife Management between Ecologists and Local Hunters. *Ecol. Soc.* **2015**, *20*. [[CrossRef](#)]
  - Young, L.M., 2012. Seed Dispersal Mutualisms and Plant Regeneration in New Zealand Alpine Ecosystems. Doctoral dissertation, University of Canterbury, New Zealand.
  - Yumoto, T., Maruhashi, T., Yamagiwa, J., & Mwanza, N., 1995. Seed-dispersal by elephants in a tropical rain forest in Kahuzi-Biega National Park, Zaire. *Biotropica*, 526-530.
  - Zachos, F. E., & Lovari, S., 2013. Taxonomic inflation and the poverty of the Phylogenetic Species Concept-a reply to Gippoliti and Groves. *Hystrix*, 24(2).

# Annexes

---



**Annexe 1.** Caractéristiques descriptives des céphalophes des forêts denses humides d'Afrique Centrale (Groves et al., 2011; Kingdon & Hoffmann, 2013; Castello, 2016).

Espèces	Description
<p><i>Cephalophus arrhenii</i>  <i>Cephalophus cataneus arrhenii</i>  <b>Lönnberg, 1917</b>            Fr : Céphalophe d'Arrhenius            En : Uele white-bellied duiker            Eastern white-bellied duiker            Statut UICN : Préoccupation mineure (sous <i>C. leucogaster</i>)            CITES : non inscrit</p>	<p>Longueur totale 105 cm, queue 10,5 cm (mesure effectuée sur un seul individu), hauteur aux épaules 42-51 cm, poids 14,7-21 kg. Les femelles pèsent environ 11% de plus que les mâles. L'espèce est légèrement plus grande que <i>C. leucogaster</i>. Le pelage est brun (plus vif que <i>C. leucogaster</i>), le ventre, la gorge et la croupe sont blanchâtres. Les épaules et les pattes antérieures sont grises, les jarrets des membres postérieurs sont marqués de poils noirs. L'espèce possède une bande dorsale noire de la même caractéristique que chez <i>C. leucogaster</i>, mais plus large. La largeur moyenne de cette bande dorsale est de 10,9 cm (à l'endroit le plus large). Les bords de la bande ont tendance à être diffus, apparaissant parfois dentelés. On observe une touffe prononcée de poils noirs et blancs à la pointe de la queue. Les parties faciales de l'espèce sont généralement rougeâtres, avec une bande noire qui va du pont du nez et se dilate sur le front. Les cornes sont courtes et pointues, avec des bases fortement striées. Chez les mâles, elles mesurent 2,1-6,9 cm et chez les femelles 1,8-2,9 cm.</p>
<p><i>Cephalophus callipygus</i>  <b>Peters, 1876</b>            Fr : Céphalophe de Peters            En : Peter's Duiker            Statut UICN : Préoccupation mineure            CITES : non inscrit</p>	<p>Longueur totale 101,2-135 cm, queue 13-16,5 cm, hauteur aux épaules 50-57,6 cm, poids 17,2-26,9 kg. Les femelles sont généralement plus grandes que les mâles. L'ensemble du pelage peut varier du brun-roux au brun-foncé ou du fauve au roux. Une fine bande dorsale noire s'étend des épaules et longe la colonne vertébrale jusqu'aux pattes arrière, de sorte que l'ensemble de la croupe (y compris la queue) est noir. Les parties abdominales sont plus pâles que le reste du corps. On retrouve au-dessus de chaque œil deux taches blanches (0,8-1 cm de diamètre). On note la présence d'une touffe de poils roux au-dessus de la tête. Les oreilles sont blanches à leur surface intérieure et disposent d'une bande noire et blanche sur leurs bords. Les cornes sont courtes et pointues chez les deux sexes. Elles sont de 6,2-9,1 cm chez les mâles, 4-5,8 cm chez les femelles.</p>
<p><i>Cephalophus castaneus</i>  <i>Cephalophus dorsalis castaneus</i>  <b>Thomas, 1892</b>            Fr : Céphalophe bai            En : Eastern bay duiker            Eastern black-backed duiker            Statut UICN : Préoccupation mineure            CITES : annexe II</p>	<p>Longueur totale 88,3-103,2 cm, queue 8,1-12,6 cm, hauteur aux épaules 45-52 cm, poids 18,4-24,2 kg. Les femelles sont légèrement plus grandes que les mâles. Le pelage est globalement brun rougeâtre. Les parties abdominales sont légèrement plus brillantes que le dos. Une large bande dorsale noire s'étend du cou à la croupe et se rétrécit par la suite en formant une ligne fine qui va jusqu'à la fin de la queue. La largeur de cette bande dorsale est généralement supérieure à 8 cm, bien que dans certaines localités elle ne dépasse pas 4,6 cm. Les quatre pattes sont brun foncé. La queue est noire bordée de blanc et d'une touffe terminale blanche. La gorge est blanchâtre. Une tache blanche est habituellement présente au-dessus de chaque œil. Une bande frontale rougeâtre va du pont du nez pour former un large triangle sur le front. La tête porte une touffe brillante rouge-châtain. La face de l'animal et sa crête sont habituellement rouges. Les cornes des mâles sont plus longues que celles des femelles. Elles sont parallèles et lisses d'une base à l'autre et mesurent 5,1-9,3 cm.</p>

***Cephalophus crusalbus***  
***Cephalophus ogilbyi crusalbus***  
**Grubb, 1978**

Fr : Céphalophe à pattes blanches  
 En : White-legged duiker  
 Statut UICN : Préoccupation mineure  
 (sous *C. ogilbyi crusalbus*)  
 CITES : annexe II (sous *C. ogilbyi*)

Longueur totale 96,5-104,1 cm, queue 13-16 cm, poids 20 kg. *Cephalophus crusalbus* est plus petit que *C. ogilbyi*. Le pelage est brun doré. Les parties arrière et la croupe sont plus foncées que les côtés. Le ventre et le cou sont grisâtres. Une bande dorsale noire de 2,5-6 cm de largeur (plus large que *C. ogilbyi*) s'étend des épaules jusqu'à la croupe, où elle se rétrécit à 1 cm et va jusqu'à la pointe de la queue. Des poils noirs peuvent former une bande secondaire (jusqu'à 10 cm de largeur) près de la queue. Mis à part la bande médiane noire, la surface dorsale de la queue est brun doré. La face inférieure de la queue a des poils blancs plus longs. La queue porte également une longuetouffe terminale gris-brun (environ 7,5 cm). Les quatre pattes sont relativement longues et nettement blanches sous le carpe et le tarse. Une étroite bande brunese retrouve à l'avant des pattes, elle s'élargit et s'assombrit autour des sabots. La tête de l'espèce est grise, avec un front brun foncé, le museau est noir. Les cornes sont présentes chez les deux sexes, elles mesurent 8,7-10,9 cm pour les mâles et environ 5 cm pour les femelles.

***Cephalophus hypoxanthus***  
***Cephalophus nigrifrons***  
***hypoxanthus* Grubb et Groves, 2001**

Fr : Céphalophe d'Itombwe  
 En : Itombwe duiker  
 Statut UICN : En danger (sous *C. nigrifrons rubidus*)  
 CITES : non inscrit

Peu de données disponibles. Données de mensuration probablement similaires à *C. nigrifrons*. Longueur totale 85-95 cm, queue 11-15 cm, poids 13-16 kg. Le pelage est châtain tirant vers le jaune, il est distinctement plus pâle que *C. nigrifrons*. Il n'y a pas de bande dorsale noire. Cependant, la base des poils tire vers du noir. Les pattes sont légèrement plus foncées que le reste du corps. Le menton est blanc. Des cornes sont sans doute présentes chez les deux sexes.

***Cephalophus johnstoni***  
**Thomas, 1901**

Fr : Céphalophe de Johnston  
 En : Johnston's duiker  
 Statut UICN : Préoccupation mineure (sous *C. weynsi*)  
 CITES : non inscrit

Très peu d'informations disponibles sur cette espèce. Longueur totale 89,7 cm (mesure effectuée sur un seul spécimen), queue 10 cm, poids inconnu (probablement inférieur à celui de *C. weynsi*). Pelage brun rougeâtre, devenant plus foncé aux épaules et au cou. Les parties abdominales sont brunes. Les pattes sont également brunes et s'assombrissent vers le sabot qui est noir. La queue est rousse (tendant vers le noir) à sa surface supérieure et blanche à sa surface inférieure. La touffe terminale de la queue présente un mélange de poils blancs et bruns. Le front quant à lui est recouvert d'un mélange de poils roux et noirs. Le museau est noir, les lèvres et le menton sont blancs. Les oreilles (dotées d'une bordure blanche) sont brunes à leur face extérieure et blanches à leur face intérieure. Les cornes sont longues de 8,8-10,7 cm chez les mâles et 3,5-3,7 cm chez les femelles.

***Cephalophus leucogaster***  
**Gray, 1873**

Fr : Céphalophe à ventre blanc  
 En : Western white-bellied duiker  
 Statut UICN : Quasi menacé  
 CITES : non inscrit

Longueur totale 92-100 cm, queue 12-15 cm, hauteur aux épaules 42-51 cm, poids 14-17,5 kg. Les femelles ont tendance à être plus lourdes que les mâles (différence de 8%). Les poils du céphalophe à ventre blanc sont courts sur tout le corps. Le pelage est globalement brun doré avec des tons rougeâtres. Cette coloration est plus intense le long du dos et vers la croupe. Les quatre pattes sont grises et noircissent vers les sabots. On retrouve des taches noires sur les jarrets. Les parties inférieures (la gorge, la poitrine, les surfaces ventrales, les fesses et les entrejambes) sont blanches. On distingue une bande dorsale noire partant de la nuque (ou des épaules) qui s'élargit au milieu du dos, puis se rétrécit ensuite jusqu'à la base de la queue. La bande dorsale est plus rétrécie que celle de *C. arrhenii* et peut présenter des bords irréguliers chez certains individus. Sa largeur va de 3,6 à 6,9 cm. La queue est rougeâtre à sa surface supérieure et dénudée à sa surface inférieure. Elle dispose d'une touffe terminale de poils blancs avec des extrémités noires. La touffe de poils au-dessus de la tête est rousse et brillante, parfois mélangée

<p><b><i>Cephalophus nigrifrons</i></b>  <b>Gray, 1871</b>          Fr : Céphalophe à front noir          En : Black-fronted duiker2 sous-espèces :          - <i>C. nigrifrons nigrifrons</i>          - <i>C. nigrifrons kivuensis</i>          Statut UICN : Préoccupation mineure          CITES : non inscrit</p>	<p>avec des poils noirs. De courtes cornes très baguées se retrouvent chez les deux sexes. Elles sont en moyenne de 4,7 cm chez les mâles et 2,4 cm chez les femelles. Cependant, des cornes d'une longueur de 12,7 cm ont été enregistrées au Gabon.</p> <p>Longueur totale 85-107 cm, queue 10-16 cm, hauteur aux épaules 53,5-57,8 cm, poids 13-16 kg. Les femelles sont légèrement plus grandes que les mâles. La sous-espèce <i>nigrifrons</i> est généralement plus grande que la sous-espèce <i>kivuensis</i>. Le pelage dans son ensemble est châtain et brillant. Chaque poil a une base brune et un bout rougeâtre. Le pelage est épais, surtout chez <i>kivuensis</i>. On note une absence de bande dorsale noire. Toutefois, on observe une grandetache ou bande noire au niveau de la poitrine. Les pattes sont remarquablement longues. Leur coloration s'assombrit devenant presque noire aux sabots. Les sabots sont allongés et étroits. La queue est longue, noire avec une touffe terminée par des poils blancs. Les parties faciales sont colorées à l'identique du reste du corps. On y note une bande noire qui va du nez et englobe tout le front. Le front est plus noir chez <i>kivuensis</i>. Une fine bande rousse borde la bande noire du front au-dessus des yeux. Les oreilles sont noires, avec une tâche blanche à l'intérieur. Les cornes ont une longueur de 6,5-11,5 cm chez les mâles et 1,3-5,2 cm chez les femelles.</p>
<p><b><i>Cephalophus ogilbyi</i></b>  <b>Waterhouse, 1838</b>          Fr : Céphalophe d'Ogilby          En : Ogilby's duiker          Statut UICN : Vulnérable (sous <i>C. ogilbyi ogilbyi</i>)          CITES : annexe II (sous <i>C. ogilbyi</i>)</p>	<p>Longueur totale 90 cm, queue 15 cm, hauteur aux épaules 56 cm, poids 18-20 kg. Les pattes sont relativement longues. Le pelage est brun et fortement doré. La croupe a tendance à être très colorée. La nuque et les côtés du cou sont très poilus et plus bruns que le reste du corps. Une large zone de poils se retrouve sur la nuque. Des poils noirs s'étendent de la ligne médiane du couet deviennent de plus en plus denses vers le bas en formant une bande dorsale noire bien définie qui va des épaules jusqu'à la base de la queue (chez certains individus, la bande n'est pas distincte des épaules jusqu'au milieu du dos). Cette bande est relativement étroite, de 1,1 à 3 cm de largeur. Les pattes sont de la même couleur que le corps, mais elles s'assombrissent autour des sabots. Des bandes brun foncé peuvent être présentes à l'avant des pattes antérieures. La queue a une touffe terminale grise parfois assez grande. La touffe de poils au-dessus de la tête peut varier de l'orange clair au brun foncé. Des cornes légèrement ascendantes sont présentes chez les deux sexes. Chez les mâles, elles sont épaisses, avec des anneaux rugueux sur la moitié basale et peuvent être longues de 9 cm. Celles des femelles ont environ 6 cm de long.</p>
<p><b><i>Cephalophus silvicultor</i></b>  <b><i>Antelope sylvicultrix</i></b>  <b>Afzelius, 1815</b>          Fr : Céphalophe à dos jaune          En : Western yellow-backed duiker3 sous-espèces dont  <i>C. s. longiceps</i> et <i>C. s. ruficrista</i>          dans les forêts denses humides d'Afrique Centrale          Statut UICN : Quasi menacé          CITES : annexe II</p>	<p>Longueur totale du corps 115-145 cm, queue 11-18 cm, hauteur aux épaules 65-85 cm, poids 45-80 kg. <i>Cephalophus silvicultor</i> est la plus grande espèce de céphalophe. Le pelage est noir brunâtre et brillant, d'un aspect doux et huileux. Les pattes peuvent être légèrement plus foncées. Les parties abdominales (y compris la région inguinale) sont également noires. On note particulièrement au niveau de la colonne vertébrale de l'espèce une bande triangulaire de poils jaunes érectiles qui s'élargit vers la croupe. L'étendue de la bande jaune est variable selon les individus. Cependant, les poils à ce niveau sont toujours plus longs que les poils noirs adjacents (environ 6-7 cm de long au niveau de la partie la plus large du triangle). La croupe a des poils très courts et tend à être plus pâle par rapport au reste du corps. Elle peut être bordée de poils jaunes. La queue est courte et mince, avec une petite touffe noire à l'extrémité. Les lèvres sont blanches. Les oreilles sont noires à l'extérieur et bordées de poils blancs à l'intérieur. Une touffe de poils (5-8 cm de long) rousse ou orange est présente au sommet de la tête et entoure généralement les bases des cornes. Les cornes sont présentes chez les deux sexes. Elles sont des pointes lisses et fines qui s'inclinent vers l'arrière du crâne. La longueur maximale enregistrée est de 21,3 cm.</p>
<p><b><i>Cephalophus weynsi</i></b>  <b>Thomas, 1901</b></p>	<p>Longueur totale 94-100,3 cm, queue 12,7-20,3 cm (mesures effectuées sur trois spécimens de la Forêt de l'Ituri, RD Congo), poids 14-17,5 kg. Le pelage est châtain ou ocre délavé. L'abdomen est plus pâle que le</p>

Fr : Céphalophe de Weyns  
 En : Weyns's duiker  
 Statut UICN : Préoccupation mineure  
 CITES : non inscrit

reste du corps et l'aîne est blanche. L'espèce ne possède pas une bande dorsale ou ventrale distincte. Toutefois, on note une zone noire au milieu du dos. La queue a une ligne noire à sa surface supérieure. On observe des stries blanches aux parties intérieures des pattes antérieures. Le museau est brun noir ou chocolat et la ligne médiane du visage est noire. Le front présente un mélange de poils noirs et rouges. Les oreilles sont courtes, arrondies et blanches aux extrémités. Les cornes sont présentes chez les deux sexes. Les cornes des femelles sont nettement plus courtes. Les bases des cornes sont gonflées. Longueur des cornes : 8,7-11,1 cm chez les mâles, 3,3-5,5 cm chez les femelles.

***Philantomba aequatorialis***  
***Cephalophus aequatorialis***  
**Matschie, 1892**

Fr : Céphalophe équatorial  
 En : Estern blue duiker, Equatorial blue duiker, Zanzibar blue duiker  
 3 sous-espèces dont *P. a. aequatorialis* dans les forêts denses humides d'Afrique Centrale  
 Statut UICN : Préoccupation mineure (sous *P. monticola*)  
 CITES : annexe II (sous *P. monticola*)

Données de mensuration insuffisantes. Longueur totale 60-67 cm, queue 8-12 cm, oreille 4,7-5,6 cm (pour les deux sexes, Ouganda). La mesure du crâne indique que les femelles sont légèrement plus grandes que les mâles. Le pelage est globalement brun terne. La surface dorsale a tendance à être plus foncée que les flancs. Une tache noire est présente de chaque côté des hanches supérieures vers la base de la queue. La transition entre les hanches (pâles) et la croupe (plus foncée) est relativement forte mais moins que celle de *P. congica* et *P. melanorhea*. Les parties abdominales sont gris pâle. Les cornes sont toujours présentes chez les mâles et tendent à être assez longues. La présence de cornes chez les femelles est très variable.

***Philantomba anchietae***  
***Cephalophus anchietae***  
**Bocage, 1879**

Fr : Céphalophe d'Angola  
 En : Angolan blue duiker  
 Statut UICN : Préoccupation mineure (sous *P. monticola*)  
 CITES : annexe II (sous *P. monticola*)

Longueur totale 60-67 cm, queue 7-11 cm, oreille 6 cm, poids 5 kg. Sur base des mesures du crâne, c'est l'une des plus grandes espèces du genre *Philantomba*. Les individus des zones côtières ont tendance à être plus grands que ceux des terres intérieures. Le pelage de l'espèce est pâle ou brun-gris, s'assombrissant au niveau des surfaces dorsales (typique au genre *Philantomba*) jusqu'à la base de la queue. La queue est noire à sa surface supérieure et blanche en dessous. Les côtés sont gris pâle, tirant vers le rouge au niveau des hanches postérieures. Les pattes sont rouge-brun (pâle). Les cornes sont généralement présentes chez les deux sexes mais peuvent être absentes chez les femelles. Leur longueur moyenne est de 4,1-4,6 cm chez les mâles et de 2,6 cm chez les femelles.

***Philantomba congica***  
***Cephalophus nyasae congicus***  
**Lönnberg, 1908**

Fr : Céphalophe du Congo  
 En : Western blue duiker  
 Congo blue duiker  
 Statut UICN : Préoccupation mineure (sous *P. monticola*)  
 CITES : annexe II (sous *P. monticola*)

Longueur totale 56-66 cm, queue 8 cm, hauteur aux épaules 32-38 cm, poids 3,9-5 kg chez le mâle et 4,2-6,1 kg chez la femelle. Le pelage est globalement gris-marron pâlisant au gris sur les flancs. Le dos est plus foncé. Une bande horizontale noire distincte traverse les hanches jusqu'à la base de la queue, contrastant remarquablement avec la croupe et les cuisses qui sont d'une couleur brune très pâle. Les parties abdominales sont blanchâtres. La queue est noire au-dessus et blanche en dessous. Les pattes sont grises ou brun-gris. Des marques noires sont présentes au-dessus des sabots. L'espèce a une face noire avec des joues tirant vers le rouge. Des cornes simples semblables à des pointes sont présentes chez les deux sexes. Elles sont généralement de 2,8-4,5 cm chez le mâle et de 2,4-3 cm chez la femelle.

***Philantomba defriesi***  
***Cephalophus nyasae defriesi***  
**Rothschild, 1904**

Fr : Céphalophe De Fries  
 En : Zambia blue duiker  
 Statut UICN : Préoccupation mineure (sous *P. monticola*)  
 CITES : annexe II (sous *P. monticola*)

Longueur totale 54-56 cm, queue 8 cm, poids 5,4 kg (mâles) et 7,3 kg (femelles). Poids le plus important du genre *Philantomba*. Le pelage est généralement gris-brun, bien qu'il existe des variations considérables entre les individus. Les pattes sont nettement rousses. Les surfaces avant des pattes ont tendance à être plus brillantes. Les régions abdominales sont blanchâtres et celles axillaires sont blanches et brillantes. La face de l'animal est marquée d'une bande foncée qui va du museau jusqu'au sommet de la tête. Une large séquence de poils roux se retrouve autour des yeux et borde la bande foncée. Les joues sont plus pâles que le reste du corps. Les oreilles portent à leur surface extérieure des poils blancs dispersés. La surface intérieure des oreilles est

<p><i>Philantomba melanorhea</i>  <i>Cephalophus melanorheus</i>  <b>Gray, 1846</b>  Fr : Céphalophe de Bioko  En : Bioko blue duiker  Statut UICN : Préoccupation mineure (sous <i>P. monticola</i>)  CITES : annexe II  (sous <i>P. monticola</i>)</p>	<p>blanche. Les cornes sont présentes chez les deux sexes, en moyenne 4,4 cm chez les mâles et 3,1 cm chez les femelles. Elles sont largement espacées et ont tendance à avoir une légère courbure.</p> <p>Longueur totale 50-59 cm, queue 6-10 cm, oreille 4,3-5,3 cm, poids 3,9-5 kg. Espèce généralement plus petite que <i>P. congica</i>. Le pelage est gris-marron avec des parties nettement foncées. Les poils sont longs et épais. Les flancs sont gris-rosâtre et les parties abdominales sont blanchâtres. La couleur noire du dos se répand jusqu'à la base de la queue pour former une bande horizontale. La surface dorsale de la queue est noire et celle inférieure est blanche. La face de l'animal et les pattes ont une couleur semblable à celle du corps. Les cornes sont présentes chez les deux sexes. Elles sont relativement longues, en moyenne 4,31 cm chez le mâle et 3,35 cm chez la femelle.</p>
<p><i>Philantomba simpsoni</i>  <i>Cephalophus simpsoni</i>  <b>Thomas, 1910</b>  Fr : Céphalophe de Simpson  En : Simpson's blue duiker  Statut UICN : Préoccupation mineure (sous <i>P. monticola</i>)  CITES : annexe II  (sous <i>P. monticola</i>)</p>	<p>Longueur totale 60 cm, queue 10 cm, poids 5 kg. Le céphalophe bleu de Simpson est le plus petit du genre <i>Philantomba</i>. Le pelage est rougeâtre. La tête, le cou et le corps sont brun rougeâtre et se foncent en brun-noir le long de la ligne médiane du dos. Les parties abdominales sont blanchâtres. Les pattes sont rouge-brun. Les hanches sont plus rouges que le reste du corps. La transition entre la partie dorsale plus foncée et les pattes arrière (rouges) est peu marquée. Des cornes sont généralement présentes chez les deux sexes. Elles peuvent cependant être absentes chez les femelles.</p>



**Annexe 2.** Fruits consommés par six espèces de céphalophes sur base de trois études menées au nord-est du Gabon (classification APG III) (Dubost, 1984; Feer, 1989a; Feer, 1995).

Espèce végétale	<i>Philantomba congica</i>	<i>Cephalophus callipygus</i>	<i>Cephalophus castaneus</i>	<i>Cephalophus silvicultor</i>	<i>Cephalophus leucogaster</i>	<i>Cephalophus nigrifrons</i>
<b>ANACARDIACEAE</b>						
<i>Antrocaryon klaineanum</i> Pierre	X	X	X		X	
<i>Pseudospondias longifolia</i> Engl.	X	X	X	X	X	X
<i>Tricoschlypha</i> spp.		X	X			
Indéterminée (1 espèce)	X					
<b>ANNONACEAE</b>						
<i>Anonidium mannii</i> (Oliv.) Engl. & Diels			X			
<i>Artabotrys le-testui</i> Pellegr.	X	X	X		X	
<i>Artabotrys congolensis</i> De Wild. & T.Durand		X	X	X	X	X
<i>Annickia polycarpa</i> (DC.) Setten & Maas ex I.M. Turner	X					
<i>Monanthotaxis</i> sp.			X			
<i>Duguetia confinis</i> (Engl. & Diels) Chatrou		X	X			
<i>Greenwayodendron suaveolens</i> (Engl. & Diels) Verdc.	X	X	X	X	X	X
<i>Uvaria klaineana</i> Engl. & Diels	X	X	X			
<i>Xylopia hypolampra</i> Mildbr.	X	X	X			
<i>Xylopia staudtii</i> Engl. & Diels	X	X	X			
Indéterminées (7 espèces)	X	X	X			
<b>APOCYNACEAE</b>						
<i>Cylindropsis parvifolia</i> Pierre		X	X		X	
<i>Dictyophleba stipulosa</i> (S.Moore ex Wernham) Pichon		X	X			
Indéterminées (27 espèces)	X	X	X	X	X	X
<b>APTANDRACEAE</b>						
<i>Ongokea gore</i> (Hua) Pierre	X	X	X		X	X
<b>ARECACEAE</b>						
<i>Ancistrophyllum</i> sp.		X	X			
<i>Calamus deerratus</i> G.Mann & H.Wendl.		X				
<i>Eremospatha wendlandiana</i> Dammer ex Becc.		X	X	X		
<i>Eremospatha</i> sp.		X		X		
Indéterminées (4 espèces)	X				X	
<b>ASPARAGACEAE</b>						
<i>Dracaena arborea</i> (Willd.) Link			X			

J..

## Annexe 2. (suite 1)

Esèce végétale	<i>Philantomba congica</i>	<i>Cephalophus callipygus</i>	<i>Cephalophus castaneus</i>	<i>Cephalophus silvicultor</i>	<i>Cephalophus leucogaster</i>	<i>Cephalophus nigrifrons</i>
<b>BALANOPHORACEAE</b>						
<i>Thonningia sanguinea</i> Vahl		X	X		X	
<b>BURSERACEAE</b>						
<i>Canarium schweinfurtii</i> Engl.	X	X	X			
<i>Dacryodes buettneri</i> (Engl.) H.J.Lam	X	X	X		X	X
<i>Dacryodes igaganga</i> Aubrév. & Pelleg.						X
<i>Dacryodes klaineana</i> (Pierre) H.J.Lam		X	X			
<i>Dacryodes normandii</i> Aubrév. & Pelleg.		X				
<i>Santiria trimera I</i> (Oliv.) Aubrév.		X	X		X	
<i>Santiria trimera II</i>		X	X			
Indéterminée (1 espèce)	X					
<b>CALOPHYLLACEAE</b>						
<i>Mammea africana</i> Sabine		X	X	X	X	
<b>CAPPARIDACEAE</b>						
Indéterminée (1 espèce)			X			
<b>CELASTRACEAE</b>						
<i>Salacia</i> sp. (5 espèces)		X	X			
<b>CHRYSOBALANACEAE</b>						
<i>Maranthes glabra</i> (Oliv.) Prance		X				
<b>CLUSIACEAE</b>						
<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	X					
Indéterminées (2 espèces)		X				
<b>CONNARACEAE</b>						
<i>Rourea myriantha</i> Baill.	X					
<i>Cnestis</i> sp.		X				
Indéterminées (4 espèces)	X	X				
<b>CONVOLVULACEAE</b>						
<i>Neuropeltis acuminata</i> (P.Beauv.) Benth.		X				
<b>COULACEAE</b>						
<i>Coula edulis</i> Baill.			X			
<b>CUCURBITACEAE</b>						
Indéterminée (1 espèce)			X			
<b>EBENACEAE</b>						
<i>Diospyros crassiflora</i> Hiem		X	X			

/..

Annexe 2. (suite 2)

Espèce végétale	<i>Philantomba congica</i>	<i>Cephalophus callipygus</i>	<i>Cephalophus castaneus</i>	<i>Cephalophus silvicultor</i>	<i>Cephalophus leucogaster</i>	<i>Cephalophus nigrifrons</i>
<b>ERYTHROPALACEAE</b>						
<i>Heisteria parvifolia</i> Sm.	X	X	X	X	X	
<b>EUPHORBIACEAE</b>						
<i>Alchornea cordifolia</i> (Schumach. & Thonn.) Müll.Arg.	X	X				X
<i>Maprounea membranacea</i> Pax & K.Hoffm.		X				
<i>Plagiostyles africana</i> (Müll.Arg.) Prain		X	X		X	X
<i>Ricinodendron heudelotii</i> subsp. <i>Heudelotii</i>		X	X	X		
Indéterminées (3 espèces)			X		X	
<b>FABACEAE</b>						
<i>Albizia dinklagei</i> (Harms) Harms		X				
<i>Angylocalyx oligophyllus</i> (Baker) Baker f.		X	X			
<i>Arachis hypogaea</i> L.			X			
<i>Detarium macrocarpum</i> Harms		X	X	X		
<i>Dialium dinklagei</i> Harms		X	X			
<i>Dialium tessmannii</i> Harms			X			
<i>Griffonia physocarpa</i> Baill.		X	X			
<i>Pachyelasma tessmannii</i> (Harms) Harms		X	X			
<i>Parkia bicolor</i> A.Chev.					X	
<i>Pentaclethra eetveldeana</i> De Wild. & T.Durand		X	X	X		
<i>Pentaclethra macrophylla</i> Benth.		X	X			
<i>Physostigma venenosum</i> Balf.						X
<i>Scorodophloeus zenkeri</i> Harms		X	X			
Indéterminées (2 espèces)		X	X		X	
Indéterminée (1 espèce)		X	X			
Indéterminées (31 espèces)	X	X	X	X	X	
<b>GENTIANACEAE</b>						
<i>Anthocleista schweinfurthii</i> Gilg	X	X				
<i>Anthocleista vogelii</i> Planch.	X		X			
<b>HUACEAE</b>						
<i>Afrostryax lepidophyllus</i> Mildbr.		X	X			
<b>IRVINGIACEAE</b>						
<i>Iringia gabonensis</i> (Aubry-Lecomte ex O'Rorke) Baill.	X	X	X	X	X	
<i>Iringia grandifolia</i> (Engl.) Engl.	X	X	X	X	X	X

J..

## Annexe 2. (suite 3)

Espèce végétale	<i>Philantomba congica</i>	<i>Cephalophus callipygus</i>	<i>Cephalophus castaneus</i>	<i>Cephalophus silvicultor</i>	<i>Cephalophus leucogaster</i>	<i>Cephalophus nigrifrons</i>
<i>Klainedoxa gabonensis</i> Pierre	X	X	X	X	X	X
<b>LAMIACEAE</b>						
<i>Vitex ferruginea</i> Schumach. & Thonn.			X			
<b>LECYTHIDACEAE</b>						
<i>Petersianthus macrocarpus</i> (P.Beauv.) Liben		X				
<i>Oubanguia africana</i> Baill.	X					
<i>Scytopetalum klaineum</i> Pierre ex Engl.		X			X	
<b>LINACEAE</b>						
<i>Hugonia planchonii</i> Hook.f.	X	X	X		X	X
<i>Hugonia platysepala</i> Welw. ex Oliv.	X	X	X			
<i>Hugonia spicata</i> Oliv.	X	X	X			
<b>LOGANIACEAE</b>						
<i>Strychnos aculeata</i> Soler.			X			
<i>Strychnos camptoneura</i> Gilg & Busse			X			
<i>Strychnos ngoumiensis</i> Pellegr.						X
<b>MALVACEAE</b>						
<i>Bombax buonopozense</i> P.Beauv.			X			
<i>Cola rostrata</i> K.Schum.		X	X			
<i>Duboscia macrocarpa</i> Bocq.		X	X			
<i>Microcos barombiensis</i> (K.Schum.) Cheek		X				
<b>MARANTACEAE</b>						
<i>Hypselodelphys violacea</i> (Ridl.) Milne-Redh.		X				
<b>MELIACEAE</b>						
<i>Entandrophragma candollei</i> Harms			X			
<i>Trichilia gilgiana</i> Harms		X	X			
<b>MENISPERMACEAE</b>						
<i>Stephania</i> sp.		X				
Indéterminée (1 espèce)		X		X	X	X
<b>MORACEAE</b>						
<i>Ficus lingua</i> Warb. ex De Wild. & T.Durand		X				
<i>Ficus</i> sp.			X			

J..

Annexe 2. (suite 4)

Espèce végétale	<i>Philantomba congica</i>	<i>Cephalophus callipygus</i>	<i>Cephalophus castaneus</i>	<i>Cephalophus silvicultor</i>	<i>Cephalophus leucogaster</i>	<i>Cephalophus nigrifrons</i>
<b>MYRISTICACEAE</b>						
<i>Coelocaryon preussii</i> Warb. or <i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Warb.	X	X	X		X	X
<i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Warb.			X			
<i>Scyphocephalum manni</i> (Benth. & Hook.f.) Warb.	X					
<i>Staudtia kamerunensis</i> var. <i>gabonensis</i> (Warb.) Fouilloy	X	X	X		X	
<i>Staudtia kamerunensis</i> var. <i>gabonensis</i> (Warb.) Fouilloy		X	X			
<b>OCHNACEAE</b>						
<i>Lophira alata</i> Banks ex C.F. Gaertn.		X	X			
<b>PANDACEAE</b>						
<i>Panda oleosa</i> Pierre		X	X		X	
<b>PHYLLANTHACEAE</b>						
<i>Margaritaria discoidea</i> var. <i>discoidea</i>	X					
<i>Phyllanthus polyanthus</i> Pax	X	X	X		X	
<i>Uapaca guineensis</i> Müll.Arg. or <i>Uapaca paludosa</i> Aubrév. & Leandri	X	X				
<b>PUTRANJIVACEAE</b>						
<i>Drypetes gossweileri</i> S.Moore		X	X			
<i>Drypetes spinosodentata</i> (Pax) Hutch.		X	X			
<i>Drypetes</i> sp. (4 espèces)		X	X			
<b>RHAMNACEAE</b>						
<i>Ventilago africana</i> Exell			X			
<b>RHIZOPHORACEA</b>						
<i>Anopyxis klaineana</i> (Pierre) Pierre ex Engl.	X	X	X		X	
<b>RUBIACEAE</b>						
<i>Massularia acuminata</i> (G.Don) Bullock ex Hoyle		X	X			
<i>Nauclea diderrichii</i> (De Wild.) Men.	X	X	X		X	
<i>Sarcocephalus pobeguini</i> Hua ex Pobég.			X			X
<i>Nauclea vanderghuchtii</i> (De Wild.) E.M.A.Petit			X			

J..

## Annexe 2. (suite 5)

Espèce végétale	<i>Philantomba congica</i>	<i>Cephalophus callipygus</i>	<i>Cephalophus castaneus</i>	<i>Cephalophus silvicultor</i>	<i>Cephalophus leucogaster</i>	<i>Cephalophus nigrifrons</i>
<i>Oxyanthus speciosus</i> subsp. <i>mollis</i> (Hutch.) Bridson			X			
<i>Parapentas setigera</i> (Hiern) Verdc.						X
<i>Rytigynia</i> sp.	X		X			
<i>Sherbournia kiliotricha</i> N.Hallé			X			
<i>Sherbournia batesii</i> (Wernham) Hepper			X			
Indéterminées (3 espèces)			X			X
<b>SALICACEAE</b>						
<i>Oncoba glauca</i> (P.Beauv.) Planch.					X	
<b>SAPINDACEAE</b>						
<i>Blighia wehwitschii</i> (Hiern) Radlk.		X	X			
<i>Eriocelum macrocarpum</i> Gilg.		X	X			
<i>Pancovia turbinata</i> Radlk.	X					X
Indéterminée (1 espèce)		X				
<b>SAPOTACEAE</b>						
<i>Baillonella toxisperma</i> Pierre		X				
<i>Chrysophyllum beguei</i> Aubrév. & Pellegr.	X	X	X	X		
<i>Chrysophyllum lacourtianum</i> De Wild.			X			
<i>Chrysophyllum pruniforme</i> Engl.	X	X	X	X	X	X
<i>Omphalocarpum procerum</i> P.Beauv.		X				
<i>Synsepalum longicuneatum</i> De Wild.			X			
Indéterminées (2 espèces)	X	X				
<b>SOLANACEAE</b>						
<i>Solanum torvum</i> Sw.	X		X			
<b>STROMBOSIACEAE</b>						
<i>Diogoia zenkeri</i> (Engl.) Exell & Mendonça	X					
<b>URTICACEAE</b>						
<i>Musanga cecropioides</i> R.Br. ex Tedlie	X	X	X		X	
<i>Myrianthus arboreus</i> P.Beauv.		X	X			
Indéterminée (1 espèce)				X		
<b>VITACEAE</b>						
<i>Cissus dinklagei</i> Gilg & M.Brandt		X				
<b>ZINGIBERACEAE</b>						
<i>Aframomum</i> sp.			X			

Indéterminée — *undetermined* : famille uniquement connue — *family only known* ; X : espèces consommées — *species consumed*.

**Annexe 3.** Rôle des céphalophes dans la dispersion des graines (classification APG III) (Feer, 1995).

Espèce végétale	Taille des graines	<i>Philantomba congica</i>	<i>Cephalophus callipygus</i>	<i>Cephalophus castaneus</i>	<i>Cephalophus silvicultor</i>
<b>ANACARDIACEAE</b>					
<i>Antrocaryon klaineanum</i> Pierre	C		n/d	n/d	
<i>Pseudospondias longifolia</i> Engl.	B	d	d	n/d	d
<b>BURSERACEAE</b>					
<i>Canarium schweinfurtii</i> Engl.	B	d	d	d	
<b>CALOPHYLLACEAE</b>					
<i>Mammea africana</i> Sabine	D		n	n	n/d
<b>EUPHORBIACEAE</b>					
<i>Ricinodendron heudelotii</i> (Baill.) Heckel	B		d	d	d
<i>Drypetes</i> sp.	B			d	
<b>FABACEAE</b>					
<i>Detarium macrocarpum</i> Harms	E		n	n	n/d
<b>IRVINGIACEAE</b>					
<i>Irvingia gabonensis</i> (Aubry-Lecomte ex O'Rorke) Baill.	C	n	n/d	n/d	d
<i>Klainedoxa gabonensis</i> Pierre	C	n	n	n	n
<b>LAMIACEAE</b>					
<i>Vitex ferruginea</i> Schumach. & Thonn.	B			d	
<b>LINACEAE</b>					
<i>Hugonia planchonii</i> Hook.f.	B	d	d	d	
<i>Hugonia platysepala</i> Welw. ex Oliv.	B	d	d	d	
<i>Hugonia spicata</i> Oliv.	A	d	d		
<b>MENISPERMACEAE</b>					
<i>Stephania</i> sp.	B		d		
<b>RUBIACEAE</b>					
<i>Rytigynia</i> sp.	A	d		d	
<b>SAPOTACEAE</b>					
<i>Chrysophyllum beguei</i> Aubrév. & Pellegr.	B	n	d	d	p
<i>Chrysophyllum pruniforme</i> Engl.	B	d	p	P	

---

**ESPÈCES INDÉTERMINÉES**

N°1	B	d	d
N°2	A	d	
N°3	A	d	

---

p : prédateur — *predator*; d : disperseur — *dispenser*; n : neutre — *neutral*; A : < 1 cm; B : 1-2 cm; C : 2-3 cm; D : 3-4 cm; E : 4-5 cm.

**Annex 4.** Scientific names and IUCN red list catégories of the studied duikers. In the absence of consensus this paper is based on the taxonomy proposed by Groves & Grubb (2011).

Scientific Name (Groves & Grubb, 2011)	Scientific Name (IUCN)	Groups (Colors and sizes)	Red List Category (IUCN)
<i>Cephalophus callipygus</i>	<i>Cephalophus callipygus</i>	red duiker (medium duiker up to 25kg)	Least Concern
<i>Cephalophus castaneus</i>	<i>Cephalophus dorsalis</i>	red duiker (medium duiker up to 25kg)	Near Threatened
<i>Cephalophus crusalbum</i>	<i>Cephalophus ogilbyi</i>	red duiker (medium duiker up to 25kg)	Least Concern
<i>Cephalophus leucogaster</i>	<i>Cephalophus leucogaster</i>	red duiker (medium duiker up to 25kg)	Near Threatened
<i>Cephalophus nigrifrons</i>	<i>Cephalophus nigrifrons</i>	red duiker (medium duiker up to 25kg)	Least Concern
<i>Cephalophus silvicultor</i>	<i>Cephalophus silvicultor</i>	yellow-backed duiker (large duiker: 80kg)	Near Threatened
<i>Philantomba congica</i>	<i>Philantomba monticola</i>	blue duiker (small duiker up to 10kg)	Least Concern

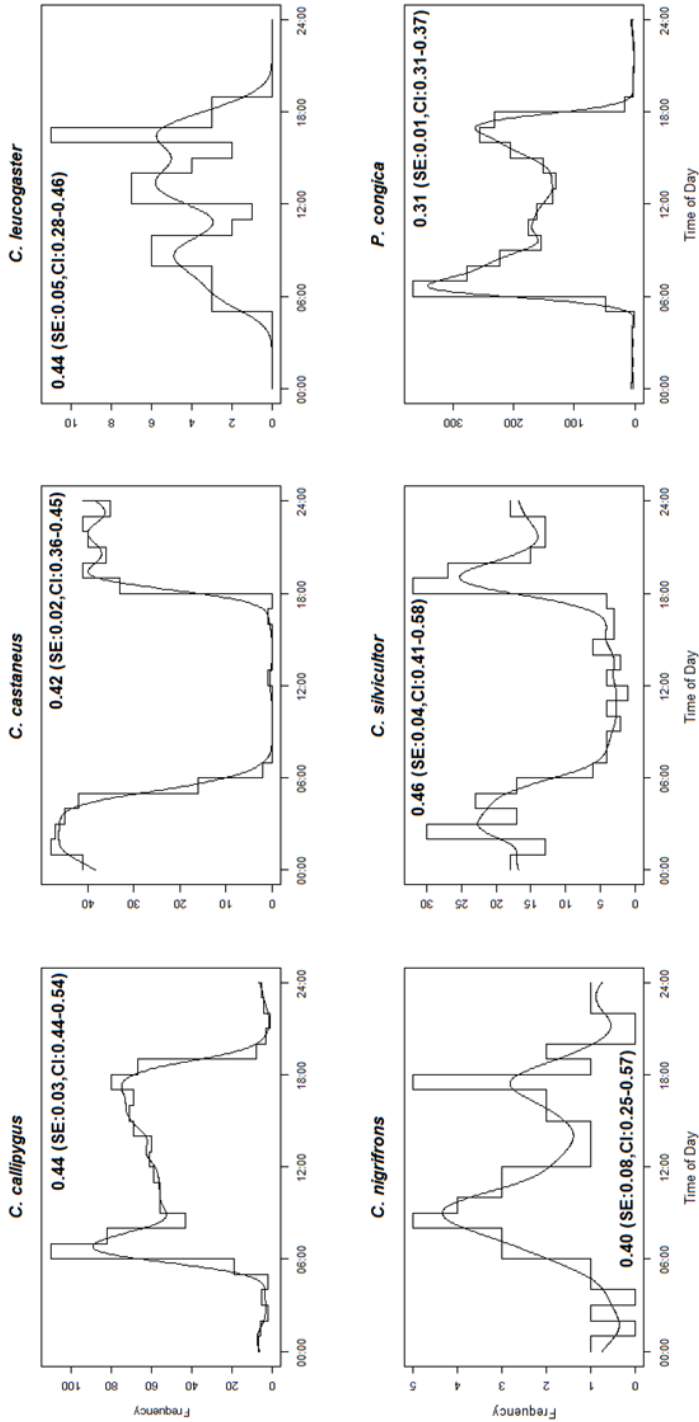
---



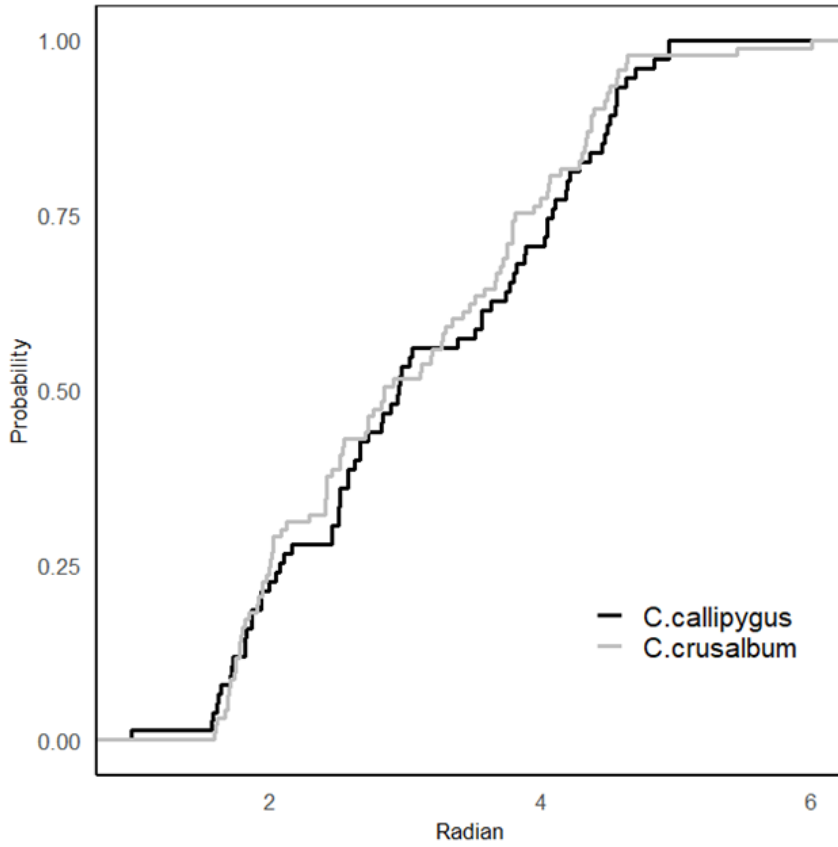
**Annex 5.** Sunrise and sunset variation for each site according to sampling periods.

		<b>Min</b>	<b>Max</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
	<b>Sampling periods</b>	<b>Sunrise</b>	<b>Sunrise</b>	<b>Sunset</b>	<b>Sunset</b>
Dja CMR	April-July 2017	05:57	06:08	18:13	18:23
Makalaya (A) CMR	Apr-June 2016	05:51	06:02	18:07	18:16
Makalaya (B) CMR	Feb-June 2018	05:51	06:17	18:07	18:17
Mindourou 1 CMR	Feb-May 2017	05:54	06:20	18:10	18:20
Mindourou 2 (A) CMR	May-July 2017	05:53	06:04	18:10	18:21
Mindourou 2 (B) CMR	Jan-Apr 2018	05:56	06:20	18:07	18:20
Mindourou 3 CMR	Mar-June 2017	05:53	06:16	18:10	18:19
Ingolo COG	May-Aug 2014	06:03	06:13	18:01	18:11
Ngombe COG	May-Aug 2014	05:49	05:59	17:58	18:09
Bambidie GBN	Nov2018-Fev 2019	05:47	06:17	17:52	18:22
Djoutou GBN	April-Aug 2014	06:02	06:12	18:04	18:14
Ndambie GBN	Oct2018-Janv 2019	05:48	06:19	17:56	18:24
Ovan GBN	May-Sept 2014	05:58	06:14	18:04	18:21
Maduda RDC	April-July 2014	06:07	06:18	18:00	18:13

CMR: Cameroun, GBN: Gabon, COG: Congo, DRC: Democratic Republic of Congo.



**Annex 6.** Activity patterns of six duikers of the Central African rainforests and activity levels. The curves are fitted circular kernel distributions, the steps are observed frequencies. Estimates of activity level, Standard Error (SE), 95% Confidence Intervals (CI) derived from the fitted distributions are bold. See table 1 for sample sizes.



**Annex 7.** Empirical Cumulative Distribution Function (ECDF) of *C. crusalbum* (n=93, total events observed), and *C. callipygus* (n=75, total events where *C. crusalbum* was present). Watson's two-sample test  $U^2 = 0.04$ ,  $P > 0.1$ .

**Annex 8.** Occupancy probability ( $\psi$ ) and detection probability (P) of three duiker species over four survey years, according to the best multiseason model. CI: Confidence intervals. SE: Standard Error.

	Parameters	Values	SE	CI 95%
<b><i>C. castaneus</i></b> $\psi(t)p(t)Y(t)E(t)$	$\psi_1$	0.36	0.18	0.11-0.72
	$\psi_2$	0.49	0.14	0.24-0.74
	$\psi_3$	0.42	0.09	0.27-0.60
	$\psi_4$	0.46	0.10	0.27-0.65
	$P_1$	0.29	0.18	0.07-0.70
	$P_2$	0.32	0.12	0.15-0.57
	$P_3$	0.08	0.04	0.03-0.20
	$P_4$	0.24	0.08	0.12-0.43
<b><i>C. silvicultor</i></b> $\psi(t)p(t)Y(t)E(t)$	$\psi_1$	0.61	0.26	0.15-0.93
	$\psi_2$	0.51	0.12	0.28-0.73
	$\psi_3$	0.47	0.10	0.30-0.66
	$\psi_4$	0.47	0.10	0.28-0.66
	$P_1$	0.30	0.14	0.11-0.61
	$P_2$	0.22	0.08	0.10-0.40
	$P_3$	0.12	0.04	0.06-0.23
	$P_4$	0.36	0.09	0.20-0.56
<b><i>P. congica</i></b> $\psi(t)p(t)Y(t)E(t)$	$\psi_1$	0.80	0.15	0.38-0.96
	$\psi_2$	0.67	0.07	0.53-0.79
	$\psi_3$	0.65	0.07	0.51-0.77
	$\psi_4$	0.64	0.07	0.50-0.76
	p	0.43	0.04	0.36-0.50

**Annex 9.** Summary of the seedlings which germinated from duiker dung. RA: relative abundance. RF: relative frequency. IVI: importance value index. Indval: indicator value index and its p-value (Pval). Seed weight: average 1000 seed weight(g). Seed weights and behaviour are obtained from the Royal Botanical Gardens (Kew) website. Where a species is not fully identified or is not referenced in the Kew database. The average seed weight of the genus of the species has been considered. Ns: not significant. NA: not available.

	Family APGIII	RA %	FR %	IVI %	Indval %	Pval	Seed Weight	Behaviour	Types
<i>P. congica</i>									
<i>Acroceras zizanioides</i> (Kunth) Danay	Poaceae	0.77	3.28	0.0253	0.007	Ns	3.26	Orthodox	Grass
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	Asteraceae	2.15	5.46	0.1174	0.003	Ns	0.11	Orthodox	Grass
<i>Alstonia boonei</i> De Wild.	Apocynaceae	0.09	0.55	0.0005	0.005	Ns	2.27	Orthodox	Woody
<i>Aorantho</i> sp.	Rubiaceae	0.17	0.55	0.0009	0.001	Ns	50.09	Orthodox	Woody
<i>Axonopus compressus</i> (Sw.) P. Beauv.	Poaceae	2.15	6.56	0.141	0.021	Ns	0.39	Orthodox	Grass
<i>Brachiaria</i> sp.	Poaceae	0.09	0.55	0.0005	-	Ns	1.65	Orthodox	Grass
<i>Bridelia micrantha</i> (Hochst.) Baill.	Phyllanthaceae	0.26	1.64	0.0043	0.013	Ns	5	Orthodox	Woody
<i>Cardamine</i> sp.	Phyllanthaceae	7.22	7.65	0.5523	0.015	Ns	2.06	Orthodox	Grass
<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R. M. King & H. Rob.	Asteraceae	0.77	3.28	0.0253	0.005	Ns	0.4	Orthodox	Grass
<i>Commelina diffusa</i> Burm. f.	Commelinaceae	0.26	0.55	0.0014	0.005	Ns	5.27	Orthodox	Grass
<i>Crotalaria</i> sp.	Fabaceae	1.46	2.19	0.032	0.022	Ns	24.34	Orthodox	Grass
<i>Cyperus</i> sp.1	Cyperaceae	0.95	2.19	0.0208	0.011	Ns	0.3	NA	Grass
<i>Cyperus</i> sp.3	Cyperaceae	2.84	3.83	0.1088	0.008	Ns	0.3	Orthodox	Grass
<i>Desmodium</i> sp.	Fabaceae	0.17	1.09	0.0019	0.004	Ns	1.93	Orthodox	Grass
<i>Desplatsia</i> <i>chrysochlamys</i> (Mildbr. & Burret) Mildbr. & Burret	Malvaceae	0.09	0.55	0.0005	0.005	Ns	NA	Orthodox	Woody
<i>Dissotis</i> sp.	Melastomataceae	0.09	0.55	0.0005	0.005	Ns	0.09	Orthodox	Grass
<i>Drymaria cordata</i> (L.) Willd. ex Roem. & Schult.	Caryophyllaceae	0.43	1.09	0.0047	0.002	Ns	0.65	Orthodox	Grass
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	Poaceae	0.26	1.64	0.0043	0.002	Ns	0.4	Orthodox	Grass
<i>Emilia</i> sp.	Asteraceae	0.09	0.55	0.0005	0.001	Ns	1.07	Orthodox	Grass
<i>Erigeron</i> sp.	Asteraceae	0.34	1.64	0.0056	0.007	Ns	0.27	Orthodox	Grass
<i>Ficus calyprata</i> Thonn. ex Vahl	Moraceae	0.69	1.09	0.0075	0.002	Ns	0.39	Orthodox	Woody
<i>Ficus craterostoma</i> Warb. ex Mildbr. & Burret	Moraceae	0.17	1.09	0.0019	0.002	Ns	0.39	Orthodox	Woody
<i>Ficus mucoso</i> Welw. ex Ficalho	Moraceae	0.34	1.09	0.0037	0.009	Ns	0.44	Orthodox	Woody
<i>Ficus recurvata</i> De Wild.	Moraceae	0.26	0.55	0.0014	0.002	Ns	0.39	Orthodox	Woody
<i>Ficus</i> sp.1	Moraceae	0.6	1.09	0.0065	-	Ns	0.39	NA	NA

<i>Ficus</i> sp.9	Moraceae	0.09	0.55	0.0005	0.002	Ns	0.39	NA	NA
<i>Ficus wildemaniana</i> Warb.	Moraceae	0.09	0.55	0.0005	-	Ns	0.39	Orthodox	Woody
<i>Fimbristylis</i> sp.	Cyperaceae	1.38	1.64	0.0226	0.001	Ns	0.45	Orthodox	Grass
<i>Kyllinga</i> sp.	Cyperaceae	1.55	2.73	0.0423	0.001	Ns	0.07	Orthodox	Grass
<i>Laportea aestuans</i> (L.) Chew	Urticaceae	1.38	3.83	0.0529	0.002	Ns	1.77	Orthodox	Grass
<i>Lindernia</i> sp.	Linderniaceae	0.6	1.09	0.0065	0.01	Ns	0.03	Orthodox	Grass
<i>Milicia excelsa</i> (Welw.) C. C. Berg	Moraceae	2.15	4.92	0.1058	0.032	Ns	1.931	Orthodox	Woody
<i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) DC.	Rubiaceae	11.01	3.83	0.4217	0.016	Ns	0.15	Orthodox	Grass
<i>Musanga cecropioides</i> R. Br.	Urticaceae	4.04	9.84	0.3975	0.016	Ns	0.76	Orthodox	Woody
<i>Olyra latifolia</i> L.	Poaceae	0.17	0.55	0.0009	0.004	Ns	9.93	Orthodox	Grass
<i>Oplismenus burmannii</i> (Retz.) P. Beauv.	Poaceae	1.12	2.73	0.0306	0.002	Ns	0.43	Orthodox	Grass
<i>Oxalis barrelieri</i> L.	Oxalidaceae	2.92	7.1	0.2073	0.03	Ns	0.53	Orthodox	Grass
<i>Oxalis</i> sp.	Phyllanthaceae	4.99	12.57	0.6272	0.052	Ns	0.53	Orthodox	Grass
<i>Panicum laxum</i> Sw.	Poaceae	4.04	4.92	0.1988	0.008	Ns	0.11	Orthodox	Grass
<i>Paspalum conjugatum</i> P. J. Bergius	Poaceae	1.38	7.1	0.098	0.001	Ns	0.1	Orthodox	Grass
<i>Phyllanthus</i> sp.	Phyllanthaceae	33.79	46.45	15.6955	0.12	Ns	35.76	Orthodox	Grass
<i>Polystachya</i> sp.	Orchidaceae	0.17	0.55	0.0009	-	Ns	0.002	Orthodox	Grass
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Portulacaceae	0.09	0.55	0.0005	0.005	Ns	0.1	Orthodox	Grass
<i>Setaria barbata</i> (Lam.) Kunth	Poaceae	0.09	0.55	0.0005	-	Ns	0.8	Orthodox	Grass
<i>Sida</i> sp.	Malvaceae	0.09	0.55	0.0005	0.001	Ns	2.94	Orthodox	Grass
<i>Sporobolus pyramidalis</i> P. Beauv.	Poaceae	1.38	2.73	0.0377	0.004	Ns	0.14	Orthodox	Grass
<i>Torenia thourarii</i> (Cham. & Schltdl.) Kuntze	Linderniaceae	4.3	3.28	0.141	0.004	Ns	0.01	Orthodox	Grass
<i>Trema orientalis</i> (L.) Blume	Cannabaceae	0.43	0.55	0.0024	0.003	Ns	2.7	Uncertain	Woody
<i>Vismia</i> sp.	Hypericaceae	0.09	0.55	0.0005	0.001	Ns	NA	NA	NA
<b><i>C. silvicultor</i></b>									
<i>Acroceras zizanioides</i> (Kunth) Danay	Poaceae	0.51	6.9	0.0352	0.041	NS	3.26	Orthodox	Grass
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	Asteraceae	0.38	6.9	0.0262	0.002	Ns	0.11	Orthodox	Grass
<i>Amaranthus</i> sp.	Amaranthaceae	0.13	3.45	0.0045	0.034	NS	0.3	Orthodox	Grass
<i>Axonopus compressus</i> (Sw.) P. Beauv.	Poaceae	0.26	3.45	0.009	0.006	NS	0.39	Orthodox	Grass
<i>Brachiaria</i> sp.	Poaceae	0.38	3.45	0.0131	0.017	NS	1.65	Orthodox	Grass
<i>Cardamine</i> sp.	Phyllanthaceae	5.62	10.34	0.5811	0.067	NS	2.06	Orthodox	Grass
<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R. M. King & H. Rob.	Asteraceae	0.26	3.45	0.009	0.008	NS	0.4	Orthodox	Grass

Ecologie des céphalophes d'Afrique centrale : Rythmes d'activité et rôle dans la dispersion des graines

<i>Combretum</i> sp.	Combretaceae	0.13	3.45	0.0045	0.034	NS	312.93	Orthodox	Woody
<i>Cyperus</i> sp.1	Cyperaceae	0.13	3.45	0.0045	0.01	NS	0.3	NA	Grass
<i>Cyperus</i> sp.3	Cyperaceae	0.77	6.9	0.0531	0.018	NS	0.3	Orthodox	Grass
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	Poaceae	0.26	3.45	0.009	0.016	NS	0.4	Orthodox	Grass
<i>Emilia praetermissa</i> Milne-Redh.	Asteraceae	2.81	3.45	0.0969	0.034	NS	0.78	Orthodox	Grass
<i>Ficus barteri</i> Sprague	Moraceae	0.38	3.45	0.0131	0.033	0.044	0.39	NA	NA
<i>Ficus craterostoma</i> Warb. ex Mildbr. & Burret	Moraceae	0.13	3.45	0.0045	0.02	NS	0.39	Orthodox	Woody
<i>Ficus</i> sp.1	Moraceae	1.53	3.45	0.0528	0.01	NS	0.39	NA	NA
<i>Ficus</i> sp.3	Moraceae	4.6	3.45	0.1587	0.02	NS	0.39	NA	NA
<i>Ficus</i> sp.5	Moraceae	4.6	3.45	0.1587	0.026	NS	0.39	NA	NA
<i>Ficus</i> sp.8	Moraceae	0.13	3.45	0.0045	0.034	NS	0.39	NA	NA
<i>Ficus wildemaniana</i> Warb.	Moraceae	10.34	10.34	1.0692	0.102	0.004	0.39	Orthodox	Woody
<i>Fimbristylis</i> sp.	Cyperaceae	5.49	3.45	0.1894	0.032	NS	0.45	Orthodox	Grass
<i>Kyllinga</i> sp.	Cyperaceae	5.11	17.24	0.881	0.124	0.011	0.07	Orthodox	Grass
<i>Laportea aestuans</i> (L.) Chew	Urticaceae	7.02	3.45	0.2422	0.03	NS	1.77	Orthodox	Grass
<i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) DC.	Rubiaceae	1.92	10.34	0.1985	0.032	NS	0.15	Orthodox	Grass
<i>Morinda lucida</i> Benth.	Rubiaceae	1.66	3.45	0.0573	0.034	NS	11.24	Orthodox	Woody
<i>Musanga cecropioides</i> R. Br.	Urticaceae	0.38	6.9	0.0262	0.005	NS	0.76	Orthodox	Woody
<i>Optismenus burmannii</i> (Retz.) P. Beauv.	Poaceae	3.96	13.79	0.5461	0.115	0.005	0.43	Orthodox	Grass
<i>Oxalis</i> sp.	Phyllanthaceae	0.89	6.9	0.0614	0.022	NS	0.53	Orthodox	Grass
<i>Panicum laxum</i> Sw.	Poaceae	2.94	17.24	0.5069	0.081	NS	0.11	Orthodox	Grass
<i>Paspalum conjugatum</i> P. J. Bergius	Poaceae	21.71	17.24	3.7428	0.157	0.018	0.1	Orthodox	Grass
<i>Phyllanthus</i> sp.	Phyllanthaceae	12.77	51.72	6.6046	0.214	NS	35.76	Orthodox	Grass
<i>Polystachya</i> sp.	Orchidaceae	0.38	3.45	0.0131	0.029	NS	0.002	Orthodox	Grass
<i>Sida</i> sp.	Malvaceae	0.13	3.45	0.0045	0.027	NS	2.94	Orthodox	Grass
<i>Sporobolus pyramidalis</i> P. Beauv.	Poaceae	1.15	6.9	0.0793	0.036	NS	0.14	Orthodox	Grass
<i>Torenia thourarii</i> (Cham. & Schldtl) Kuntze	Linderniaceae	1.15	3.45	0.0397	0.004	NS	0.01	Orthodox	Grass
<b>Red Duikers</b>									
<i>Acroceras zizanioides</i> (Kunth) Danay	Poaceae	0.28	0.94	0.0026	0.002	Ns	3.26	Orthodox	Grass
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	Asteraceae	15.7	13.68	2.1478	0.125	0.029	0.11	Orthodox	Grass
<i>Aoranthus</i> sp.	Rubiaceae	0.25	0.47	0.0012	0.004	Ns	50.09	Orthodox	Woody
<i>Axonopus compressus</i> (Sw.) P. Beauv.	Poaceae	1.33	8.02	0.1067	0.042	Ns	0.39	Orthodox	Grass
<i>Brachiaria</i> sp.	Poaceae	0.59	1.89	0.0112	0.009	Ns	1.65	Orthodox	Grass
<i>Bridelia micrantha</i> (Hochst.) Baill.	Phyllanthaceae	0.03	0.47	0.0001	0.001	Ns	5	Orthodox	Woody

<i>Cardamine</i> sp.	Phyllanthaceae	2.09	4.25	0.0888	0.006	Ns	2.06	Orthodox	Grass
<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R. M. King & H. Rob.	Asteraceae	1.07	10.85	0.1161	0.065	Ns	0.4	Orthodox	Grass
<i>Cyperus alternifolius</i> L.	Cyperaceae	0.06	0.47	0.0003	0.005	Ns	0.06	Orthodox	Grass
<i>Cyperus haspan</i> L.	Cyperaceae	0.28	1.89	0.0053	0.019	Ns	0.06	Orthodox	Grass
<i>Cyperus</i> sp.1	Cyperaceae	0.17	0.94	0.0016	0.002	Ns	0.3	NA	Grass
<i>Cyperus</i> sp.2	Cyperaceae	0.06	0.94	0.0006	0.009	Ns	0.19	Orthodox	Grass
<i>Cyperus</i> sp.3	Cyperaceae	2.55	7.55	0.1925	0.039	Ns	0.3	Orthodox	Grass
<i>Desmodium</i> sp.	Fabaceae	0.11	1.89	0.0021	0.012	Ns	1.93	Orthodox	Grass
<i>Dinophora</i> sp.	Melastomataceae	0.23	0.47	0.0011	0.005	Ns	NA	Orthodox	Grass
<i>Drymaria cordata</i> (L.) Willd. ex Roem. & Schult.	Caryophyllaceae	0.85	2.83	0.0241	0.024	Ns	0.65	Orthodox	Grass
<i>Echinochloa</i> sp.	Poaceae	0.03	0.47	0.0001	0.005	Ns	1.62	Orthodox	Grass
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	Poaceae	0.37	2.83	0.0105	0.012	Ns	0.4	Orthodox	Grass
<i>Emilia praetermissa</i> Milne-Redh.	Asteraceae	0.06	0.94	0.0006	-	Ns	0.78	Orthodox	Grass
<i>Emilia</i> sp.	Asteraceae	0.2	1.42	0.0028	0.012	Ns	1.07	Orthodox	Grass
<i>Eragrostis</i> sp.	Poaceae	0.03	0.47	0.0001	0.005	Ns	0.13	Orthodox	Grass
<i>Erigeron</i> sp.	Asteraceae	0.2	2.36	0.0047	0.014	Ns	0.27	Orthodox	Grass
<i>Ficus barteri</i> Sprague	Moraceae	0.03	0.47	0.0001	-	Ns	0.39	NA	NA
<i>Ficus calyptrata</i> Thonn. ex Vahl	Moraceae	1.02	3.77	0.0385	0.03	Ns	0.39	Orthodox	Woody
<i>Ficus craterostoma</i> Warb. ex Mildbr. & Burret	Moraceae	0.08	1.42	0.0011	0.003	Ns	0.39	Orthodox	Woody
<i>Ficus exasperata</i> Vahl	Moraceae	0.06	0.47	0.0003	0.005	Ns	0.39	NA	NA
<i>Ficus mucoso</i> Welw. ex Ficalho	Moraceae	0.03	0.47	0.0001	0.001	Ns	0.44	Orthodox	Woody
<i>Ficus recurvata</i> De Wild.	Moraceae	0.14	0.47	0.0007	0.003	Ns	0.39	Orthodox	Woody
<i>Ficus</i> sp.1	Moraceae	5.49	3.3	0.1812	0.022	Ns	0.39	NA	NA
<i>Ficus</i> sp.2	Moraceae	0.03	0.47	0.0001	0.005	Ns	0.39	NA	NA
<i>Ficus</i> sp.3	Moraceae	5.18	1.42	0.0736	0.006	Ns	0.39	NA	NA
<i>Ficus</i> sp.4	Moraceae	0.06	0.94	0.0006	0.009	Ns	0.39	NA	NA
<i>Ficus</i> sp.5	Moraceae	2.4	1.42	0.0341	0.003	Ns	0.39	NA	NA
<i>Ficus</i> sp.6	Moraceae	0.03	0.47	0.0001	0.005	Ns	0.39	NA	NA
<i>Ficus</i> sp.7	Moraceae	0.03	0.47	0.0001	0.005	Ns	0.39	NA	NA
<i>Ficus</i> sp.9	Moraceae	0.06	0.94	0.0006	0.006	Ns	0.39	NA	NA
<i>Ficus</i> sp.10	Moraceae	0.06	0.47	0.0003	0.005	Ns	0.39	NA	NA
<i>Ficus thonningii</i> Blume	Moraceae	3.2	3.3	0.1056	0.033	Ns	0.39	NA	NA
<i>Ficus wildemaniana</i> Warb.	Moraceae	0.14	1.42	0.002	-	Ns	0.39	Orthodox	Woody



Ecologie des céphalophes d'Afrique centrale : Rythmes d'activité et rôle dans la dispersion des graines

<i>Fimbristylis</i> sp.	Cyperaceae	0.25	0.94	0.0023	-	Ns	0.45	Orthodox	Grass
<i>Kyllinga</i> sp.	Cyperaceae	2.63	10.38	0.273	0.024	Ns	0.07	Orthodox	Grass
<i>Laportea aestuans</i> (L.) Chew	Urticaceae	1.02	2.36	0.0241	0.002	Ns	1.77	Orthodox	Grass
<i>Lindernia</i> sp.	Linderniaceae	0.03	0.47	0.0001	0.001	Ns	0.03	Orthodox	Grass
<i>Massularia</i> sp.	Rubiaceae	0.03	0.47	0.0001	0.005	Ns	NA	Orthodox	Woody
<i>Melanthera</i> sp.	Asteraceae	0.08	0.94	0.0008	0.009	Ns	1.81	Orthodox	Grass
<i>Milicia excelsa</i> (Welw.) C. C. Berg	Moraceae	0.42	2.83	0.0119	0.01	Ns	1.931	Orthodox	Woody
<i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) DC.	Rubiaceae	2.83	2.36	0.0668	0.007	Ns	0.15	Orthodox	Grass
<i>Musanga cecropioides</i> R. Br.	Urticaceae	7.13	16.98	1.2107	0.13	Ns	0.76	Orthodox	Woody
<i>Nauclea diderrichii</i> (De Wild. & T. Durana) Merr.	Rubiaceae	0.54	1.89	0.0102	0.019	Ns	0.3	Orthodox	Woody
<i>Olyra latifolia</i> L.	Poaceae	0.03	0.47	0.0001	0.001	Ns	9.93	Orthodox	Grass
<i>Oplismenus burmannii</i> (Retz.) P. Beauv.	Poaceae	0.85	3.77	0.032	0.004	Ns	0.43	Orthodox	Grass
<i>Oxalis barrelieri</i> L.	Oxalidaceae	1.5	13.21	0.1982	0.076	Ns	0.53	Orthodox	Grass
<i>Oxalis</i> sp.	Phyllanthaceae	1.24	8.02	0.0994	0.022	Ns	0.53	Orthodox	Grass
<i>Panicum laxum</i> Sw.	Poaceae	3.79	10.38	0.3934	0.039	Ns	0.11	Orthodox	Grass
<i>Paspalum conjugatum</i> P. J. Bergius	Poaceae	3	15.57	0.4671	0.012	Ns	0.1	Orthodox	Grass
<i>Phyllanthus</i> sp.	Phyllanthaceae	16.41	58.49	9.5982	0.192	Ns	35.76	Orthodox	Grass
<i>Polystachya</i> sp.	Orchidaceae	0.06	0.47	0.0003	-	Ns	0.002	Orthodox	Grass
<i>Psychotrya</i> sp.	Rubiaceae	0.06	0.47	0.0003	0.005	Ns	0.003	Orthodox	Woody
<i>Richardia</i> sp.	Araceae	0.08	0.47	0.0004	0.005	Ns	1.65	Orthodox	Grass
<i>Sabicea</i> sp.	Rubiaceae	0.03	0.47	0.0001	0.005	Ns	0.03	Orthodox	Woody
<i>Samanea leptophylla</i>	Fabaceae	0.11	0.94	0.001	0.009	Ns	160	Orthodox	Woody
<i>Setaria barbata</i> (Lam.) Kunth	Poaceae	0.88	2.36	0.0208	0.023	Ns	0.8	Orthodox	Grass
<i>Sida</i> sp.	Malvaceae	0.03	0.47	0.0001	-	Ns	2.94	Orthodox	Grass
<i>Sporobolus pyramidalis</i> P. Beauv.	Poaceae	1.16	4.72	0.0548	0.015	Ns	0.14	Orthodox	Grass
<i>Synedrella nodiflora</i> (L.) Gaertn.	Asteraceae	0.06	0.47	0.0003	0.005	Ns	0.68	Orthodox	Grass
<i>Torenia silvicola</i> A. Raynal	Linderniaceae	0.06	0.47	0.0003	0.005	Ns	0.02	Orthodox	Grass
<i>Torenia thourarii</i> (Cham. & Schtdl.) Kuntze	Linderniaceae	10.83	5.19	0.5621	0.039	Ns	0.01	Orthodox	Grass
<i>Trema orientalis</i> (L.) Blume	Cannabaceae	0.11	1.42	0.0016	0.006	Ns	2.7	Uncertain	Woody
<i>Vismia</i> sp.	Hypericaceae	0.2	0.47	0.0009	0.004	Ns	NA	NA	NA

**Annex 10.** Summary of the seedlings which germinated from duiker rumens. RA: relative abundance, RF: relative frequency, IVI: importance value index, Indval: indicator value index and its p-value (Pval), Seed weight: average 1000 seed weight(g). Seed weights and behaviour are obtained from the Royal Botanical Gardens (Kew) website. Where a species is not fully identified or is not referenced in the Kew database, the average seed weight of the genus of the species has been considered. Ns: not significant, NA: not available.

	Family APGIII	RA %	RF %	IVI %	Indval %	Pval	Seed weight	Behaviour	Types
<i>P. congica</i>									
<i>Aoranth</i> sp.	Rubiaceae	0.03	1.64	0.0005	0.016	Ns	50.09	Orthodox	Woody
<i>Bridelia micrantha</i> (Hochst.) Baill.	Phyllanthaceae	1.14	1.64	0.0187	0.016	Ns	70	Orthodox	Woody
<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R. M. King & H. Rob.	Asteraceae	0.17	3.28	0.0056	0.033	Ns	0.4	Orthodox	Grass
<i>Chrysophyllum pruniforme</i> Pierre ex Engl.	Sapotaceae	0.03	1.64	0.0005	0.016	Ns	1561.62	Recalcitrant	Woody
<i>Croton</i> sp.	Euphorbiaceae	0.03	1.64	0.0005	0.016	Ns	78.07	Orthodox	Woody
<i>Dissotis</i> sp.	Melastomataceae	0.03	1.64	0.0005	0.003	Ns	0.09	Orthodox	Grass
<i>Drymaria cordata</i> (L.) Willd. ex Roem. & Schult.	Caryophyllaceae	1.08	1.64	0.0177	0.016	Ns	0.65	Orthodox	Grass
<i>Erythrophleum suaveolens</i> (Guill. & Perr.) Brenan	Caesalpiniaceae	0.03	1.64	0.0005	0.005	Ns	629.06	Orthodox	Woody
<i>Ficus craterostoma</i> Warb. ex Mildbr. & Burret	Moraceae	0.03	1.64	0.0005	0.016	Ns	0.39	Orthodox	Woody
<i>Ficus wildemaniana</i> Warb.	Moraceae	0.03	1.64	0.0005	-	Ns	0.39	Orthodox	Woody
<i>Greenwayodendron suaveolens</i> (Engl. & Diels) Verdc.	Annonaceae	0.17	4.92	0.0084	0.025	Ns	1228.49	Recalcitrant	Woody
<i>Kyllinga</i> sp.	Cyperaceae	0.2	8.2	0.0164	0.009	Ns	0.07	Orthodox	Grass
<i>Landolphia</i> sp.	Apocynaceae	1.98	9.84	0.1948	0.023	Ns	460.2	Recalcitrant	Woody
<i>Maesobotrya</i> sp.	Euphorbiaceae	0.07	1.64	0.0011	0.005	Ns	NA	Orthodox	Woody
<i>Melanthera</i> sp.	Asteraceae	0.07	3.28	0.0023	0.005	Ns	1.81	Orthodox	Grass
<i>Milicia excelsa</i> (Welw.) C. C. Berg	Moraceae	0.2	4.92	0.0098	0.049	Ns	3	Orthodox	Woody
<i>Mimosa pudica</i> L.	Fabaceae	0.1	3.28	0.0033	0.018	Ns	5.2	Orthodox	Grass
<i>Morinda lucida</i> Benth.	Rubiaceae	0.03	1.64	0.0005	0.016	Ns	23.18	Orthodox	Woody
<i>Musanga cecropioides</i> R. Br.	Urticaceae	82.02	34.43	28.2395	0.152	Ns	1.2	Orthodox	Woody
<i>Oxalis barrelieri</i> L.	Oxalidaceae	1.34	18.03	0.2416	0.17	Ns	0.53	Orthodox	Grass
<i>Oxalis</i> sp.	Oxalidaceae	0.71	11.48	0.0815	0.025	Ns	0.53	Orthodox	Grass
<i>Paspalum conjugatum</i> P.J. Bergius	Poaceae	0.24	4.92	0.0118	0.021	Ns	0.6	Orthodox	Grass
<i>Phyllanthus</i> sp.	Phyllanthaceae	8.1	52.46	4.2493	0.167	Ns	23.4	Orthodox	Grass
<i>Samanea leptophylla</i> (Harms) Brenan & Brummitt	Fabaceae	0.3	1.64	0.0049	0.016	Ns	160	Orthodox	Woody

Ecologie des céphalophes d'Afrique centrale : Rythmes d'activité et rôle dans la dispersion des graines

<i>Strophanthus gratus</i> (Wall. & Hook.) Baill.	Apocynaceae	0.03	1.64	0.0005	0.001	Ns	21.54	Orthodox	Woody
<i>Trema orientalis</i> (L.) Blume	Cannabaceae	0.27	3.28	0.0089	0.025	Ns	2.7	Uncertain	Woody
<i>Xylopia cupularis</i> Mildbr.	Annonaceae	0.1	3.28	0.0033	0.013	Ns	197.93	Orthodox	Woody
<i>Xylopia hypolampra</i> Mildbr.	Annonaceae	1.45	6.56	0.0951	0.062	Ns	197.93	Orthodox	Woody
<b>Red duikers</b>									
<i>Albizia adianthifolia</i> (Schumach.) W. Wight	Fabaceae	0.13	3.85	0.005	0.038	Ns	67.56	Orthodox	Woody
<i>Annickia affinis</i> (Exell) Versteegh & Sosef	Annonaceae	0.13	3.85	0.005	0.038	Ns	970.17	Orthodox	Woody
<i>Celtis adolfi-friderici</i> Engl.	Cannabaceae	0.04	3.85	0.0015	0.038	Ns	349.11	Orthodox	Woody
<i>Dissotis</i> sp.	Melastomataceae	0.09	3.85	0.0035	0.032	Ns	0.09	Orthodox	Grass
<i>Erythrococca</i> sp.	Euphorbiaceae	0.04	3.85	0.0015	0.038	Ns	18.44	Orthodox	Woody
<i>Erythrophleum suaveolens</i> (Guill. & Perr.) Brenan	Caesalpiniaceae	0.04	3.85	0.0015	0.027	Ns	629.06	Orthodox	Woody
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	2.76	3.85	0.1063	0.038	Ns	0.39	Orthodox	Woody
<i>Ficus wildemaniana</i> Warb.	Moraceae	21.16	11.54	2.4419	0.115	0.042	0.39	Orthodox	Woody
<i>Greenwayodendron suaveolens</i> (Engl. & Diels) Verdc.	Annonaceae	0.09	3.85	0.0035	0.019	Ns	1228.49	Recalcitrant	Woody
<i>Keetia</i> sp.	Rubiaceae	0.04	3.85	0.0015	0.038	Ns	216.89	Orthodox	Woody
<i>Kyllinga</i> sp.	Cyperaceae	0.98	11.54	0.1131	0.103	Ns	0.07	Orthodox	Grass
<i>Landolphia</i> sp.	Apocynaceae	3.69	23.08	0.8517	0.177	Ns	460.2	Recalcitrant	Woody
<i>Maesobotrya</i> sp.	Euphorbiaceae	0.09	3.85	0.0035	0.027	Ns	NA	Orthodox	Woody
<i>Melanthera</i> sp.	Asteraceae	0.22	7.69	0.0169	0.066	Ns	1.81	Orthodox	Grass
<i>Mimosa pudica</i> L.	Fabaceae	0.04	3.85	0.0015	0.017	Ns	5.2	Orthodox	Grass
<i>Musanga cecropioides</i> R. Br.	Urticaceae	58.49	50	29.245	0.279	Ns	1.2	Orthodox	Woody
<i>Oxalis barrelieri</i> L.	Oxalidaceae	0.04	3.85	0.0015	0.002	Ns	0.53	Orthodox	Grass
<i>Oxalis</i> sp.	Oxalidaceae	1.42	19.23	0.2731	0.15	Ns	0.53	Orthodox	Grass
<i>Panicum laxum</i> Sw.	Poaceae	0.04	3.85	0.0015	0.038	Ns	0.11	Orthodox	Grass
<i>Paspalum conjugatum</i> P.J. Bergius	Poaceae	0.18	11.54	0.0208	0.066	Ns	0.6	Orthodox	Grass
<i>Phyllanthus</i> sp.	Phyllanthaceae	9.78	65.38	6.3942	0.446	Ns	23.4	Orthodox	Grass
<i>Psorospermum</i> sp.	Hypericaceae	0.04	3.85	0.0015	0.038	Ns	5.69	Orthodox	Woody
<i>Sabicea</i> sp.	Rubiaceae	0.04	3.85	0.0015	0.038	Ns	0.03	Orthodox	Woody
<i>Strophanthus gratus</i> (Wall. & Hook.) Baill.	Apocynaceae	0.22	11.54	0.0254	0.106	0.041	21.54	Orthodox	Woody
<i>Trema orientalis</i> (L.) Blume	Cannabaceae	0.04	3.85	0.0015	0.009	Ns	2.7	Uncertain	Woody
<i>Xylopia cupularis</i> Mildbr.	Annonaceae	0.09	3.85	0.0035	0.023	Ns	197.93	Orthodox	Woody
<i>Xylopia hypolampra</i> Mildbr.	Annonaceae	0.04	3.85	0.0015	0.002	Ns	197.93	Orthodox	Woody