
Eléphants et dissémination des graines de quelques espèces végétales dans le Ranch de Gibier de Nazinga (sud du Burkina Faso)

Hien Mipro, Boussim I. Joseph, Guinko Sita

Université Ougadougou, FAST-Laboratoire de Biologie et Ecologie Végétales
BP 7021 Ouagadougou, Burkina Faso
fax : +226 307242; email: hien@fasonet.bf

Mot clé supplémentaire : germination

Résumé

L'étude de la dissémination des graines par les éléphants a été menée de juillet 1996 à juin 1997 par une collecte mensuelle des tas de crottes, une estimation des graines qui y sont contenues et une germination naturelle simulée. Les résultats révèlent une forte consommation des fruits pendant la saison sèche. Ils révèlent en outre une forte variation de la densité de graines au fil des mois et suggèrent que les fruits constituent, à coup sûr, une alimentation d'appoint pour les éléphants pendant la saison sèche avec un maximum obtenu en avril. Environ 20% des espèces ligneuses qui ont des graines dans les crottes sont potentiellement disséminées par les éléphants à travers les habitats. Par ailleurs, seules les graines collectées en début de saison sèche ont un taux de germination plus élevé comparativement à ce qui est obtenu en fin de saison sèche. L'ensemble des résultats obtenus révèle le rôle important joué par les éléphants comme agents de dissémination de graines dans la région de Nazinga.

Abstract

The dispersal of seeds by elephant was surveyed from July 1996 to June 1997 by collecting dung monthly, counting seeds contained in the dung piles and simulating natural germination. The results showed that elephants feed on fruits mainly during the dry season. Seed densities varied greatly between months, with a maximum in April, suggesting that fruits replace green forage as the food supply for elephants during the dry season. It was found that elephants dispersed about 20% of the woody species in various habitats of the ranch. The seeds collected at the beginning of the dry season germinated at a higher rate than those collected towards the end of the season. These results showed the important role that elephants play in disseminating seeds in the Nazinga area.

Additional key word: germination

Introduction

Une importante stratégie de pérennisation des plantes supérieures repose sur la dissémination des graines à partir d'un parent (Carlquist 1974). Mais il faut que la dispersion se fasse dans un environnement où la germination est non seulement possible mais aussi où les plantules auront une chance optimale d'atteindre la maturité et d'avoir la capacité de produire d'autres graines (Fenner 1985). Dans les

conditions xérophytiques, la stratégie semble plus tributaire de l'évolution de la dispersion des graines selon qu'elle coïncide ou non avec la saison des pluies (Opler *et al.* 1978, Foster 1986). La faune est, entre autres, l'un des principaux agents de dissémination.

Nombre de travaux rapportent le rôle très important des fruits dans le régime alimentaire des éléphants, notamment les éléphants de forêt (Feer 1995, Merz 1981, Short 1983, Wing et Buss 1970). La conséquence bénéfique et immédiate de cet intérêt

pour les fruits est la dissémination des graines. En effet, des graines de diverses formes sont rejetées dans les crottes (Alexandre 1978, Short 1983, Gautier-Hion *et al.* 1985, Lieberman et Lieberman 1986, Feer 1995). Alexandre (1978) avait montré que près de 30% des espèces d'arbres de la forêt de Taï doivent leur dispersion à l'éléphant de forêt.

En outre, certaines espèces végétales doivent leur survie à cette action disséminatrice des éléphants. Ainsi, l'éléphant est passé pour être le principal agent de dissémination des graines de *Balanites wilsoniana* au Ghana et en Ouganda (resp. Lieberman *et al.* 1987, Chapman *et al.* 1992). De même, Lewis (1987) notait que la germination des graines et la vigueur des plantules de *Sclerocarya caffra* sont améliorées par l'ingestion des graines par l'éléphant.

Par ailleurs, la recherche des fruits mûrs par les éléphants semble fortement influencer leurs déplacements saisonniers (Short 1983, White 1994).

Peu de données portent cependant sur les éléphants de savane pour ce qui est de leur consommation des

fruits. La présente étude a été menée afin de déterminer les espèces ligneuses dont les fruits sont consommés par les éléphants lors de leur quête de nourriture et qui sont disséminés dans les crottes à travers les habitats.

Milieu d'étude

Le Ranch de Gibier de Nazinga se situe dans la partie sud du Burkina Faso, entre 11°01' et 11°18' de latitude Nord et entre 1°18' et 1°43' de longitude ouest (Dekker 1985). Il se localise à mi-chemin entre les chefs-lieux des provinces du Nahouri et de la Sissili, mais relève administrativement de la première. La superficie du ranch est estimée à 940 km² et délimitée par une piste périphérique dont la portion sud marque la frontière entre le Burkina Faso et le Ghana (fig.1). L'altitude moyenne du ranch est de 300 m, le paysage est constitué par une plaine doucement vallonnée, mais de façon générale, la zone présente une inclinaison légère du nord-est vers le sud, à l'exception de la partie

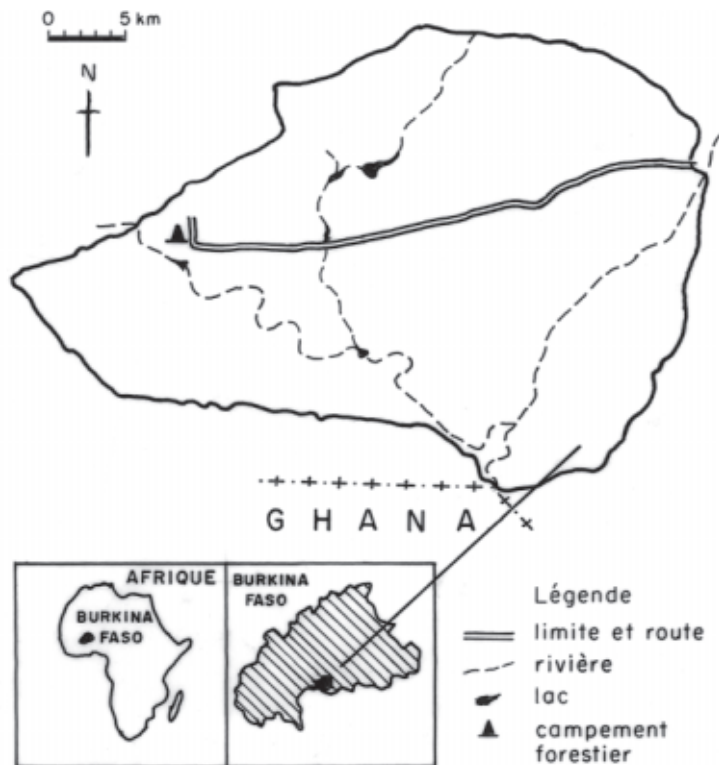


Figure 1. Ranch de Gibier de Nazinga, localisation du milieu d'étude.

sud-ouest où une pente rapide échoue dans le lit de la rivière Sissili (Spinage 1984).

Kaloga (1968) dans son étude pédologique de la région du centre-sud du Burkina avait identifié sept familles de sols. Celles-ci sont réparties dans les classes des sols minéraux bruts, des sols évolués et des sols hydromorphes.

Le ranch se situe dans une zone de climat sud soudanien (Guinko 1984) avec des précipitations moyennes annuelles de plus 1000 millimètres. Ce climat est caractérisé par une saison de pluies allant de mai ou d'avril à septembre et une saison sèche couvrant la période d'octobre à avril (fig. 2). La figure 3 présente la température des dix dernières années de la station météorologique de la ville de Pô située à 20 km de la périphérie est du ranch.

Matériel et méthodes

Les tas de crottes ont été ramassés mensuellement de juillet 1996 jusqu'en juin 1997. Les ramassages ont eu lieu dans la dernière semaine de chaque mois afin de marquer la différence éventuelle des fruits consommés au fil des mois. Les tas de crottes de plus grand diamètre, issus des sujets adultes ont été préférés à ceux de petit diamètre des jeunes éléphants, beaucoup plus sélectifs dans leur alimentation. Une partie des tas de crottes retenus a été séchée à l'air libre. Vingt autres tas, ramassés de façon aléatoire dans la zone d'étude ont été passés à l'eau en vue du comptage systématique des graines après tri manuel pour chaque tas de crotte. Les graines comptées sont celles qui ont été reconnaissables à l'œil nu. Au

total 240 tas de crottes ont été examinés au cours des douze mois d'investigation. Une analyse des variances a été appliquée sur les densités mensuelles des graines dans les tas de crottes tandis qu'un test de Student a permis la comparaison par paire de moyennes. L'interprétation est basée sur le signe (+ ou -) de la valeur obtenue. Ces analyses ont concerné les douze mois d'investigation et le programme JMP®. Statistics a été utilisé. Une analyse exploratoire des données par le calcul de « skewness » et « kurtosis » a permis de vérifier les conditions de distribution normale des données. En effet, si les valeurs respectives de skewness et de kurtosis sont en dehors de l'intervalle -2 à +2 du coefficient standard, les données pourraient s'éloigner de façon significative de la distribution normale (Manugistics Inc. 1994).

Les graines contenues dans les crottes séchées à l'air libre, ont été soigneusement triées à l'aide d'une pince et mises à germer. La germination a été réalisée dans des pots de 20 cm³ remplis de terre en guise de germoirs. Les germoirs contenant chacun quarante graines réparties proportionnellement entre les différentes espèces en présence, ont été arrosés régulièrement à l'eau de forage. L'apparition des plantules a été régulièrement enregistrée afin de comparer les taux mensuels de germination.

L'identification des espèces dont les fruits sont consommés s'est faite par la reconnaissance directe des restes des enveloppes, par la comparaison des graines issues des crottes avec d'autres graines déjà connues ou issues des fruits cueillis sur place et par leur identification après germination.

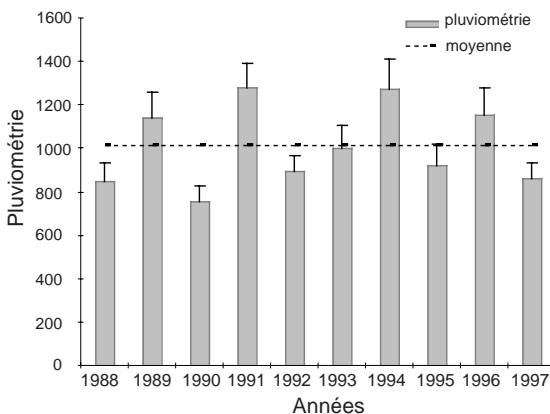


Figure 2. Pluviosité de 1988 à 1997 à Pô.

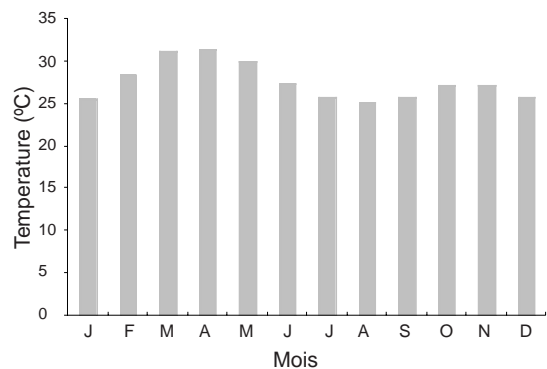


Figure 3. Température mensuelle moyenne de 1988 à 1997 à Pô.

Résultats

Densité des graines dans les tas de crottes

Les graines contenues dans les tas de crottes examinés varient énormément (0–188) d'un tas à l'autre et ceci au cours des mois. L'exploration des données a donné skewness = 0,8062 et kurtosis = -0,8822. Ces valeurs indiquent la relative distribution normale de nos données et permettent l'application de l'analyse de variances. Ainsi, l'ANOVA a donné une différence hautement significative ($F = 818,58, p < 0,0001$. $DI = 11$). Le nombre de graines, toutes espèces confondues, s'élève à 13 441. De par la densité de graines dans les tas de crottes, il s'est avéré que le mois d'avril est le mois au cours duquel les éléphants consomment le maximum de fruits (fig. 4). De part et d'autre de la grande moyenne (ligne horizontale de la fig. 4), les mois sont distribués conformément aux densités de graines.

Les valeurs critiques de comparaison par le test de Student pour chaque paire sont consignées dans le tableau I. Les valeurs positives donnent les paires de mois où les densités moyennes de graines sont significativement différentes.

Densité de graines et leur taux général de germination

La densité des graines dans les tas de crottes est quasiment inversement proportionnelle à leur taux de germination (fig. 5). En effet, cette densité est crois-

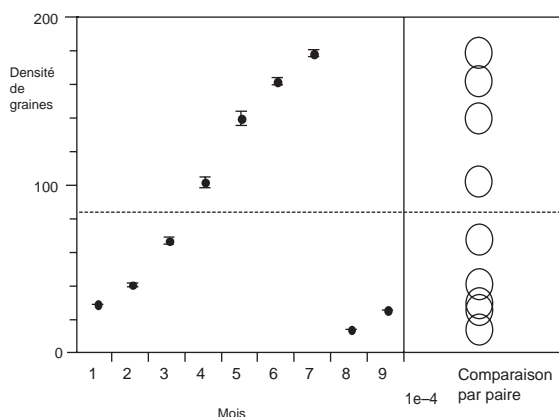


Figure 4. Densité mensuelle de graines dans les tas de crottes.

sante d'octobre à avril avant de chuter brutalement en juin. En revanche, le taux de germination décroît progressivement d'octobre à juin.

Identification des espèces dont les fruits sont recherchés

Le tableau 2 donne par mois la liste des espèces dont les fruits servent de nourriture pour les éléphants. Au moins seize (16) espèces ont été identifiées, appartenant à 12 familles, soit environ 20% des espèces ligneuses enregistrées dans le parc. Conformément au plan d'échantillonnage retenu, des graines ont été retrouvées dans les crottes pour 9 mois sur 12, à savoir d'octobre à juin. Ceci indique que les mois de juillet, août et septembre sont caractérisés par la consommation de graminées abondantes à cette période de l'année.

Dominance des graines de *Bauhinia thonningii* et de *Cassia sieberiana*

La densité des graines dans les tas de crottes est fortement influencée par la présence des graines de *Bauhinia thonningii* et de *Cassia sieberiana*. La figure 6 qui compare le taux global mensuel de germination des graines issues des crottes à celui des deux espèces prises séparément illustre très bien cet état de fait. En effet l'allure générale du taux de germination de l'ensemble des espèces (fig. 6) dont les graines ont germé épouse assez fidèlement celle du taux de germination des deux espèces.

Discussion

Les fruits constituent une source assez importante de nourriture pour les éléphants, en particulier pendant la saison sèche. Ceci est exprimé par la densité moyenne de 56 graines par tas de crottes. Cette densité est nettement plus élevée que celle de 15,7 obtenue par Feer (1995) dans son étude sur la dispersion des fruits par des éléphants de forêt au Gabon. Cette différence est probablement due à la différence des espèces dont les fruits sont consommés, la grande quantité de graines obtenues à Nazinga provenant des gousses de *Bauhinia thonningii* et de *Cassia sieberiana*. En revanche un faible nombre d'espèces (16 au moins) a été noté dans la présente étude en comparaison avec les 55 espèces obtenues par Feer

Tableau 1. Comparaisons inter-mensuelles des densités moyennes de graines par le test de Student pour chaque paire

Mois	Avr.	Mar.	Fév.	Jan.	Déc.	Nov.	Mai	Oct.	Juin	Juil.	Août	Sept.
Avr.	-6,0	10,3	33,1	70,8	105,4	131,3	137,7	143,5	147,0	160,6	160,6	160,6
Mar.	10,3	-6,0	16,7	54,4	89,0	114,9	121,3	127,1	130,6	144,2	144,2	144,2
Fév.	33,1	16,7	-6,0	31,6	66,2	92,1	98,5	104,3	107,8	121,4	121,4	121,4
Jan.	70,8	54,4	31,6	-6,0	28,5	54,4	60,8	66,6	70,1	8,7	83,7	83,7
Déc.	105,4	89,08	66,2	28,5	-6,0	19,8	26,2	32,0	35,5	49,1	49,1	49,1
Nov.	131,3	114,9	92,1	54,4	19,8	-6,0	0,3	6,1	9,6	23,2	23,2	23,2
Mai	137,7	121,3	98,5	60,8	26,2	0,3	-6,0	-0,2	3,3	16,8	16,8	16,8
Oct.	143,5	127,1	104,3	66,6	32,0	6,1	-0,2	-6,0	-2,4	11,0	11,0	11,0
Juin	147,0	130,6	107,8	70,1	35,5	9,6	3,3	-2,4	-6,0	7,5	7,5	7,5
Juil.	160,6	144,2	121,4	83,7	49,1	23,2	16,8	11,0	7,5	-6,0	-6,0	-6,0
Août	160,6	144,2	121,4	83,7	49,1	23,2	16,8	11,0	7,5	-6,0	-6,0	-6,0
Sept.	160,6	144,2	121,4	83,7	49,1	23,2	16,88	11,0	7,5	-6,0	-6,0	-6,0

(1995) et celles (au moins 72 espèces dans 311 tas de crottes examinés) également obtenues au Gabon par White *et al.* (1993). Ce résultat représentant environ 20% des espèces est en deçà des 30% obtenus par Alexandre (1978) dans la forêt de Taï en Côte d'Ivoire. Il convient toutefois de faire remarquer que seules des graines de taille perceptible ont été recherchées dans les crottes.

La recherche de fruits par les éléphants est notable pendant la saison sèche et semble atteindre son point culminant en avril, c'est à dire en pleine saison sèche. Ceci serait lié au manque accru de fourrage vert

marquant cette saison. Des résultats similaires ont été trouvés par Devineau (1999) dans son étude sur la dispersion des graines par le bétail dans l'ouest du Burkina. A Nazinga, cette situation est très difficile, non seulement pour les éléphants dans leur quête de nourriture, mais aussi pour l'ensemble des autres espèces animales du parc. Le passage des feux de brousse est un facteur qui aggrave ce manque de fourrage vert. En effet après le passage des feux, tardifs notamment, seuls quelques fruits subsistent encore sur quelques arbres et arbustes. Les éléphants à cette période se déplacent pour faire la cueillette à

travers les peuplements ciblés des espèces fruitières. Ces résultats suggèrent que les fruits de ces espèces interviennent comme nourriture d'appoint pour les éléphants en saison sèche.

Le taux général de germination des graines est nettement plus élevé au début de saison sèche qu'en fin de saison sèche. En outre, la dissémination précoce des graines de certaines espèces par l'éléphant favorise la conservation et la germination de celles-ci. Ceci suggère que plus les fruits restent dans les arbres, plus la viabilité des graines décroît. C'est le cas des espèces telles que *Bauhinia thonningii* et

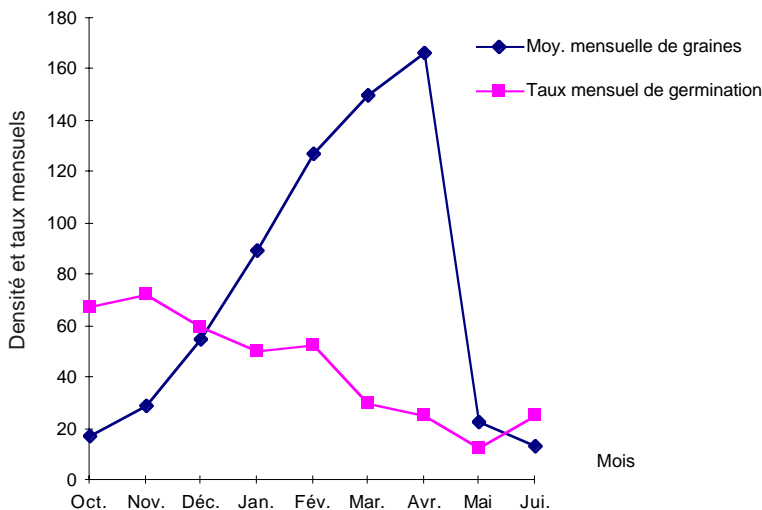


Figure 5. Densité moyenne mensuelle de graines dans les tas de crottes et leur taux de germination.



Photo n° 1 : Des jeunes plantules de *Saba senegalensis* ayant germé naturellement dans ce tas de crottes ont vu certaines de leurs feuilles mangées par des insectes (all photos by author).

Photo n° 2 : Tas de crottes renfermant des graines de *Balanites aegyptiaca* dont une est en début de germination naturelle.



Photo n°3 : Diverses espèces dont les graines en germination dans ce tas de crottes, ne sont pas identifiables à ces stades.

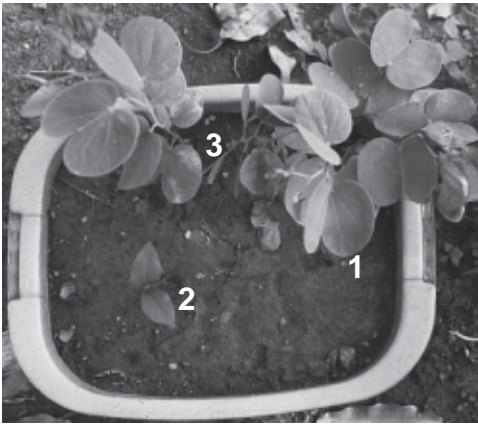


Photo n°4 : Essai de germination des graines issues des croïttes. L'on distingue des plantules de *Bauhinia thonningii* (1) bien développées, *Diospyros mespiliformis* (2) et *Cassia sieberiana* (3) en train d'apparaître.

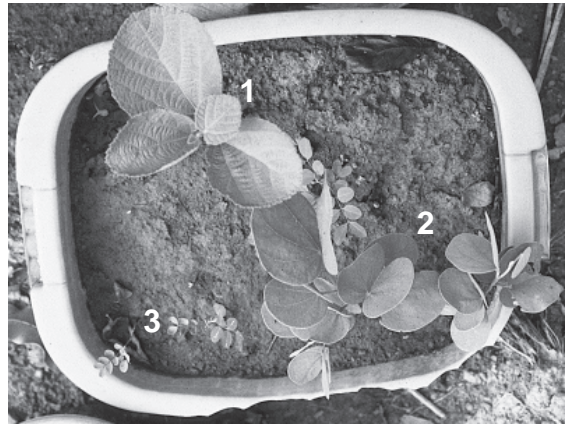


Photo n° 5 : Essai de germination des graines issues des croïttes, montrant *Grewia cissoides* (1), *Bauhinia thonningii* (2) et *Cassia sieberiana* (3).



Photo n°6 : Les tas de croïttes sont également un bon milieu de culture pour les champignons qui ont poussé ici en poquet.

Photo n°7 : Les céréales cultivées sont souvent la proie des éléphants, ici une graine de *Sorghum bicolor* a germé de façon naturelle dans ce tas de bouse.



Tableau 2. Liste mensuelle des espèces dont les fruits consommés par les éléphants sont potentiellement disséminés à Nazinga

Espèces	Mois									
	O	N	D	J	F	M	A	M	J	
<i>Adansonia digitata</i> L.		✓								
<i>Balanites aegyptiaca</i> (L.) Del.	✓	✓	✓	✓						
<i>Bauhinia thonningii</i> Schum.	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓		
<i>Cassia sieberiana</i> DC.	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓		
<i>Detarium microcarpum</i> Guill. et Perr.				✓	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Diospyros mespiliformis</i> . Hochst ex A. DC.			✓							
<i>Grewia cissoïdes</i> Hutch. et Dalz.	✓									
<i>Grewia lasiodiscus</i> K. Schum.				✓	✓	✓				
<i>Grewia mollis</i> Juss.			✓	✓	✓					
<i>Grewia villosa</i> Willd.			✓	✓	✓					
<i>Lannea acida</i> A. Rich						✓	✓	✓		
<i>Lannea kerstingii</i> Engl. et K. Krause							✓	✓	✓	
<i>Lannea microcarpa</i> Engl. et K. Krause							✓	✓	✓	
<i>Lannea velutina</i> A. Rich.							✓	✓	✓	
<i>Oncoba spinosa</i> Forssk.		✓	✓	✓						
<i>Saba senegalensis</i> Pichon							✓	✓	✓	
<i>Sorghum caudatum</i> Stapf	✓	✓	✓	✓						
<i>Sorghum durra</i> Stapf	✓	✓	✓	✓						
<i>Sorghum subglabrescens</i> Schweinf. et Aschers.	✓	✓	✓	✓						
<i>Strychnos innocua</i> Del			✓	✓	✓	✓	✓			
<i>Strychnos spinosa</i> Lam.		✓	✓	✓	✓	✓				
<i>Tamarindus indica</i> L.		✓	✓	✓						
<i>Triumfetta lepidota</i> K. Schum.		✓	✓	✓						
<i>Vitellaria paradoxa</i> Gaertn. f.							✓	✓	✓	
<i>Ximenia americana</i> L.				✓	✓	✓	✓	✓	✓	

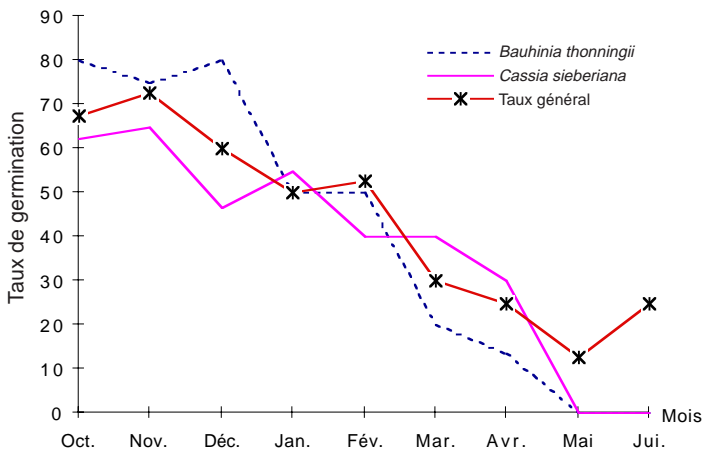


Figure 6. Taux de germination de *Bauhinia thonningii*, de *Cassia sieberiana* comparé au taux général de germination.

Cassia sieberiana qui ont fourni l'essentiel des graines retrouvées dans les crottes. Leurs fruits nombreux sur les branches renferment un nombre impressionnant de graines. Il faut noter que ces espèces se caractérisent par une présence prolongée des fruits sur le site (entre octobre et mai), par l'abondance de ces derniers ainsi que par l'abondance des graines dans les gousses. Il n'est donc pas rare de trouver certains pieds de ces deux espèces en plus de ceux de *Balanites aegyptiaca* entourés par des pistes circulaires «tracées» par les éléphants récoltant des fruits. La détérioration des graines serait liée à l'action de certaines larves d'insectes les ciblant pour hôtes, détruisant les graines au fur et à mesure qu'elles se développent. En effet, des fruits de plusieurs espèces de légumineuses passent pour être des hôtes privilégiés des larves d'insectes qui les rendent finalement inaptes à la germination. Ce qui expliquerait la baisse du taux de germination constatée pour les mois de mars et avril.

Des graines de certaines espèces amorcent la germination au cours du transit intestinal ou en séjournant dans les crottes : c'est le cas de *Detarium microcarpum*, *Saba senegalensis*, *Vitellaria paradoxa* et *Sorghum* spp. D'autres graines encore, bien que présentes et identifiées, n'ont pu germer par la méthode simulée. Ce sont celles de *Oncoba spinosa*, *Strychnos* spp., *Ximenia americana* et *Lannea* spp. Ces graines, si elles ne sont pas endommagées pendant le transit intestinal, auraient besoin d'un pré-traitement spécifique pour bien germer. En revanche, les graines qui germent bien après séchage sont celles de *Bauhinia thonningii*, *Cassia sieberiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Adansonia digitata*, *Diospyros mespiliformis* et *Grewia cissoides*. Ces espèces passent pour être les plus favorisées par la «loxodontochorie» dans la région de Nazinga.

Conclusion

A Nazinga, il est clairement établi que les fruits constituent une part importante du régime alimentaire des éléphants. Cet intérêt notable des éléphants pour les fruits constitue une action utile en termes de dispersion de graines à travers les habitats. En outre, cet intérêt des éléphants de Nazinga pour les fruits (remarquable pour les éléphants de forêt) semble supporter l'hypothèse que les populations d'éléphant de Nazinga seraient mixtes ou intermédiaires entre les deux races de savane et de forêt (Pfeffer 1989).

Au vu de ce qui précède, l'on peut affirmer que l'éléphant joue un rôle primordial dans la chorologie des espèces puisque des centaines de graines traversent son tube digestif sans être endommagées, donc aptes à germer. Ce rôle combien utile de dissémination de graines est, le plus souvent, masqué par la destruction du couvert végétal dont il est toujours accusé à tort ou à raison.

Remerciements

Nous remercions le programme DANIDA à travers le projet ENRECA-Botanique qui a financé entièrement cette étude. C'est également l'occasion pour nous d'exprimer notre gratitude au Ministère de l'Environnement et de l'Eau, à la D.G.E.F, à la D.F.C. ainsi qu'aux responsables du Ranch pour leur accueil et leur appui au cours des travaux de terrain.

Références bibliographiques

- Alexandre, D.Y. (1978) Le rôle disséminateur des éléphants en forêt de Taï, Côte d'Ivoire. *Revue d'Ecologie* 32, 47–72.
- Carlquist S. (1974) *Island biogeography*. Columbia University Press, New York. 74 p.
- Chapman, L.J., Chapman, C.A., and Wrangham, R.W. (1992) *Balanites wilsoniana*: elephant dependent dispersal? *Journal of Tropical Ecology* 8, 275–283.
- Dekker, A.J.F.M. (1985) Carte de paysage de la région du Ranch de Gibier de Nazinga, Burkina Faso. FAO: BKF/82/008. FAO Ouagadougou. Rapports spéciaux de Nazinga; Série C, n° 7.
- Devineau, J.-L. (1999) Rôle du bétail dans le cycle culture-jachère en région soudanienne : la dissémination d'espèces végétales colonisatrices d'espaces ouverts (Bondoukuy, Sud-Ouest du Burkina Faso). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 54, 97–121.
- Feer, F. (1995) Morphology of fruits dispersed by African forest elephants. *African Journal of Ecology* 33, 279–284.
- Fenner, M. (1985) *Seed ecology*. Chapman & Hall, New York. 151 pp.
- Foster, M. (1986) On the adaptative value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review* 52 (3), 260–299.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J.-M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J.-P., Dubost, G., Emmons, L., Erard, C., Hecketsweiler, P., Mougazi, A., Roussillon, C., and Thiollay, J.-M. (1985) Fruit characters as a basis of fruit

-
- choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65, 324–327.
- Guinko, S. (unpubl.) La végétation de Haute-Volta. Thèse de Doctorat d'Etat, tomes 1 et 2. 1984. Université de Bordeaux III. 394 pp.
- Kaloga, B. (1968) Etude pédologique de la Haute-Volta, région centre-sud. N° de convention 6500–399. ORSTOM de Dakar-Hann, Dakar, Sénégal. 330 pp.
- Lewis, D.M. (1987) Fruiting patterns, seed germination, and distribution of *Sclerocarya caffra* in an elephant-inhabited woodland. *Biotropica* 19(1), 50–56.
- Lieberman, D., Lieberman, M., and Martin, C. (1987) Notes on seeds in elephant dung from Bia National Park. *Biotropica* 19, 365–369.
- Lieberman, M., and Lieberman, D. (1986) An experimental study of seed ingestion and germination in a plant–animal assemblage in Ghana. *Journal of Tropical Ecology* 2, 113–136.
- Manugistics Inc. (1994) Statgraphics® PLUS user manual, version 1. USA.
- Merz, G. (1981) Recherche sur la biologie de nutrition et les habitats préférés de l'éléphant de forêt, *Loxodonta africana cyclotis* Matschie, 1900. *Mammalia* 45, 300–312.
- Opler, P.A., Franke, G.W., Baker, H.G. (1978) Rainfall as the factor in synchronization, release and timing of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3, 231–236.
- Pfeffer, P. (1989) *Vie et mort d'un géant : l'éléphant d'Afrique*. Flammarion, France. 192 pp.
- Short, J.C. (1983) Density and seasonal movements of forest elephants (*Loxodonta africana cyclotis* Matschie) in Bia National Park, Ghana. *African Journal of Ecology* 21, 175–184.
- Spinage, C.A. (1984) Analyse des données de climat de Pô et Léo en référence à Nazinga. Document de travail n° 4. FO : DP/UPV/82/008. FAO, Ouagadougou ; Rapports Spéciaux de Nazinga, Série C, n° 6. iii + 36 pp.
- White, L.J.T. (1994) *Sacoglottis gabonensis* fruiting and the seasonal movements of elephants in Lopé Reserve, Gabon. *Journal of Tropical Ecology* 10, 121–125.
- White, L.J.T., Tutin, C.E.G., and Fernandez, M. (1993) Group composition and diet of forest elephants, *Loxodonta africana cyclotis* Matschie 1900, in Lopé Reserve, Gabon. *African Journal of Ecology* 31, 181–199.
- Wing, L.D., and Buss, I.O. (1970) *Elephants and forests*. Wildlife Monographs 19. Wildlife Society, Washington, DC. 92 p.