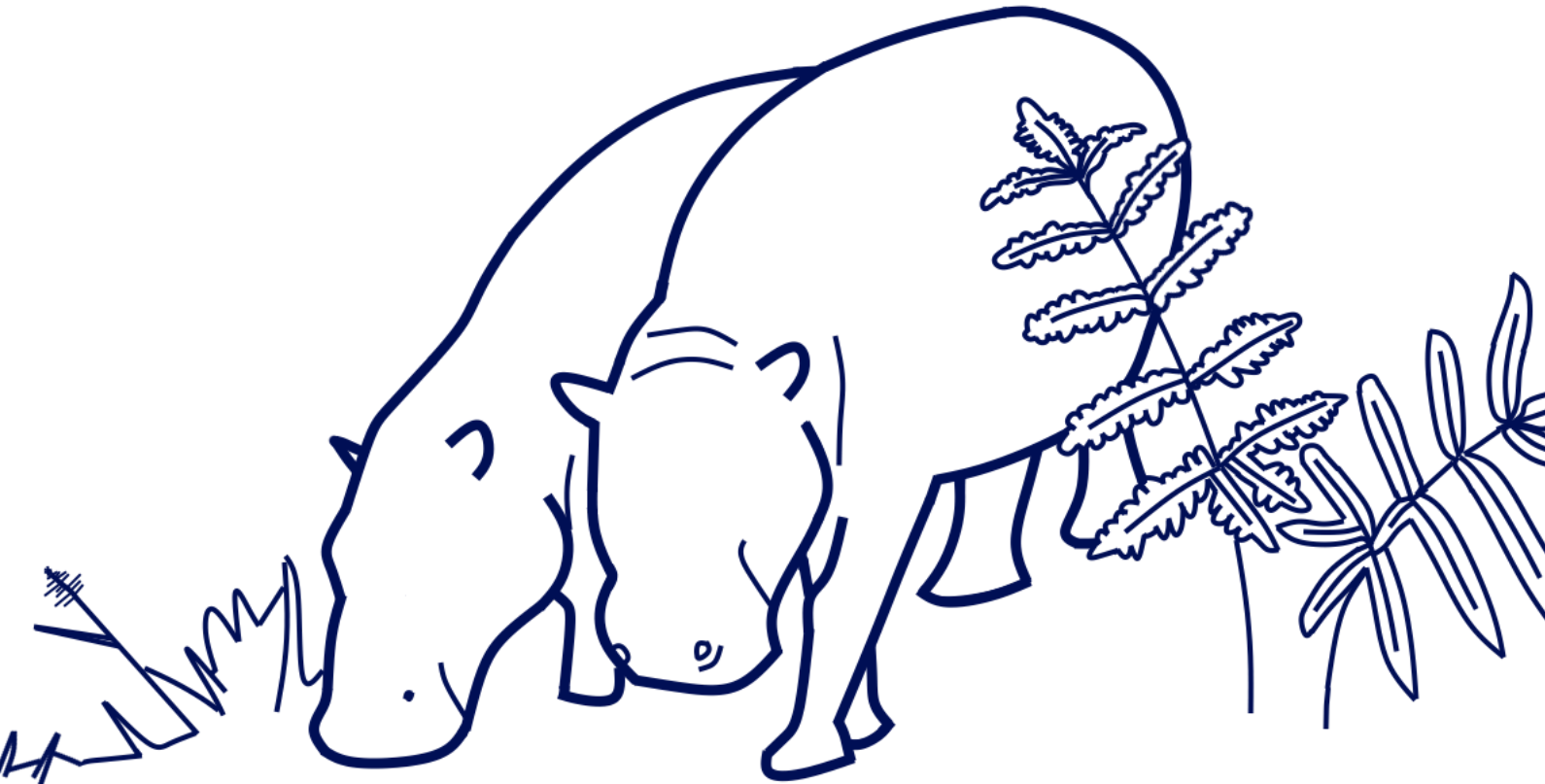


Mémoire de projet de recherche de master, Biologie, Université de Leyde

**Facteurs environnementaux influençant les schémas de densité à fine échelle de l'hippopotame nain *Choeropsis liberiensis* dans la forêt tropicale humide primaire de plaine du Parc national de Taï, Côte d'Ivoire**



Par Jop Benjamin Kempkes  
Master Biologie : Biodiversité et durabilité  
Correspondance : [jop.kempkes@gmail.com](mailto:jop.kempkes@gmail.com)

Encadrement par :  
Dr Monique Paris (superviseure principale)  
*Institute for Breeding Rare and Endangered African Mammals (IBREAM)*  
9 Ainslie Place, EH3 6AT Édimbourg, Royaume-Uni

Dr Yali Si (superviseure interne)  
Ing. Maarten van 't Zelfde (assistant technique)  
*Institute of Environmental Sciences (CML) – department of Environmental Biology*  
Einsteinweg 2, 2333 CC Leyde, Pays-Bas

19-08-2024 / 07-07-2025  
Version étendue, français

**FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX INFLUENÇANT LES SCHÉMAS DE  
DENSITÉ À FINE ÉCHELLE DE L'HIPPOPOTAME NAIN CHOEROPSIS  
LIBERIENSIS DANS LA FORÊT TROPICALE HUMIDE PRIMAIRE DE PLAINE DU  
PARC NATIONAL DE TAÏ, CÔTE D'IVOIRE**

**Contribution au Projet Hippo Taï IBREAM-CSRS  
et au programme IBREAM « Bending the Curve » 2025–2030**

**Par Jop Benjamin Kempkes<sup>1</sup>**

**encadrement par :**

**Monique Paris<sup>2</sup>**

**Yali Si<sup>3</sup>**

**Maarten van 't Zelfde<sup>4</sup>**

**Version étendue, français  
Leyde, Pays-Bas  
2025-07-07**



**Universiteit  
Leiden**  
Institute of  
Environmental Sciences

---

<sup>1</sup> Université de Leyde, Pays-Bas, Master Biologie, [jop.kempkes@gmail.com](mailto:jop.kempkes@gmail.com)

<sup>2</sup> Institute for Breeding Rare and Endangered African Mammals, [www.ibream.org](http://www.ibream.org), [mparis@ibream.org](mailto:mparis@ibream.org)

<sup>3</sup> Université de Leyde, Pays-Bas, Institute of Environmental Sciences, [y.si@cml.leidenuniv.nl](mailto:y.si@cml.leidenuniv.nl)

<sup>4</sup> Université de Leyde, Pays-Bas, Institute of Environmental Sciences, [zelfde@cml.leidenuniv.nl](mailto:zelfde@cml.leidenuniv.nl)



## **Table des matières**

<b>Résumé</b>	<b>6</b>
<b>1. Introduction</b>	<b>8</b>
<b>2. Matériel et méthodes</b>	<b>11</b>
2.1 Zone d'étude	11
2.2 Densité de l'hippopotame nain et conditions environnementales	12
2.2.1 Enquête sur la densité de l'hippopotame nain	12
2.2.2 Inventaire environnemental	13
2.2.2.1 Fréquence des échantillonnages	13
2.2.2.2 Fermeture de la canopée	13
2.2.2.3 Propriétés des arbres	14
2.2.2.4 Diversité et abondance des fougères	15
2.2.2.5 Structure du sous-bois et de la couche de litière	15
2.2.2.6 Données géospatiales	16
2.2.3 Traitement des données et modélisation	16
2.2.3.1 Estimation de la densité fécale	16
2.2.3.2 Classification des fougères	17
2.2.3.3 Modélisation	17
2.3 Autres activités de recherche	18
2.3.1 Piégeage photographique	18
2.3.2 Échantillons fécaux	18
2.3.3 Études pilotes sur la dégradation fécale et la bioacoustique	18
<b>3. Résultats</b>	<b>19</b>
3.1 Densité du hippopotame nain	19
3.2 Composition et structure de la végétation	21
3.3 Effets des conditions environnementales sur la densité des fèces	26
3.4 Piégeage photographique	30
<b>4. Discussion</b>	<b>33</b>
<b>5. Conclusions</b>	<b>37</b>
<b>6. Remerciements</b>	<b>38</b>
<b>7. Références</b>	<b>39</b>
<b>Annexe 1. Fougères consommées par l'hippopotame nain</b>	<b>47</b>
<b>Annexe 2. Vérification des ruisseaux en activité permanente dans la zone d'étude</b>	<b>48</b>
<b>Annexe 3. Projet pilote de surveillance acoustique de l'hippopotame nain</b>	<b>49</b>
<b>Annexe 4. Liste des fougères dans le secteur Djouroutou du PN de Taï</b>	<b>58</b>
<b>Annexe 5. Plantes observées comme étant consommées par l'hippo nain</b>	<b>61</b>
<b>Annexe 6. Carte complète de toutes les fèces d'hippopotame nain observées</b>	<b>69</b>



## Résumé

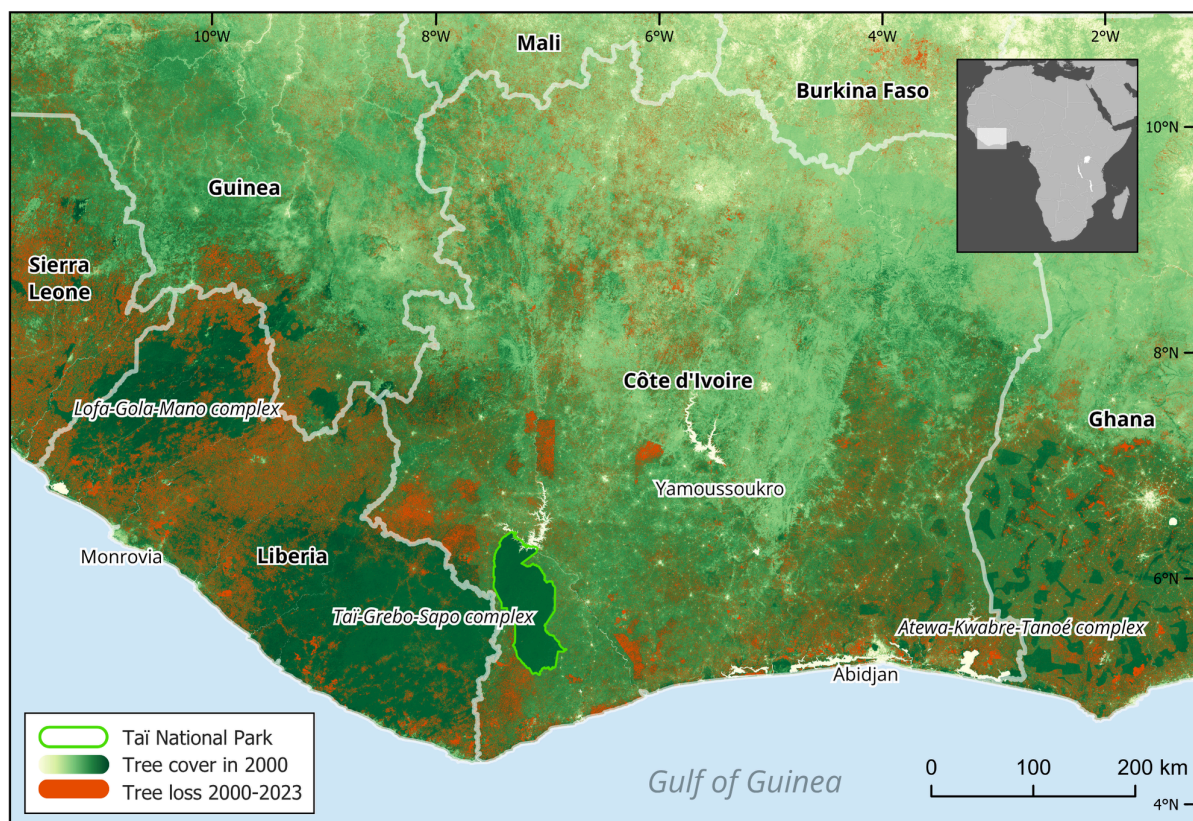
Dans un contexte de déforestation persistante et de perte d'habitats, il est urgent de mieux comprendre quels facteurs influencent la densité des populations de la faune vivant dans la forêt guinéenne supérieure en Afrique de l'Ouest, afin d'éclairer les politiques de conservation. Des études antérieures sur l'hippopotame nain *Choeropsis liberiensis*, un grand mammifère endémique de la région, ont révélé une variation spatiale de leur abondance qui ne peut être expliquée uniquement par des facteurs anthropiques. Dans cette étude, nous combinons les densités de crottes d'hippopotame nain obtenues par transects linéaires avec des données de terrain et géospatiales portant sur la structure et la composition de la végétation ainsi que d'autres caractéristiques clés de l'habitat dans le parc national de Taï, en Côte d'Ivoire. Notre modèle linéaire mixte a expliqué 19,0 % de la variance des densités de crottes par les effets fixes seuls, et 62,7 % en tenant compte de la variation au niveau des transects. Nous avons observé un effet positif significatif lié à la proximité des petits cours d'eau forestiers, ainsi que des effets négatifs significatifs liés à la proximité des sentiers piétonniers humains et à la profondeur de la couche de litière. Des effets positifs marginalement significatifs ont également été relevés pour la proximité des grands fleuves, la hauteur du sous-bois angiosperme et l'abondance des fougères, tandis qu'un effet négatif marginalement significatif a été noté en lien avec la proximité des campements. Grâce au piégeage photographique, nous enrichissons également la liste des sources alimentaires connues de l'hippopotame nain avec quatre espèces végétales supplémentaires et observons un individu mutilé, probablement victime d'un filet de pêche abandonné. Nous proposons aussi une classification phytosociologique des espèces de fougères les plus communes dans la zone d'étude. L'importance observée des petits cours d'eau pluviaux pour l'hippopotame nain a des implications pour la planification de la conservation, car cette caractéristique de l'habitat pourrait être menacée par l'aridification induite par la déforestation dans la région élargie.

**Mots-clés :** Afrique de l'Ouest, forêt de Haute Guinée, conservation, sélection de l'habitat, recherche de nourriture, Ptéridophyta, phytosociologie, physiognomonie de la végétation, aridification.



## 1. Introduction

La forêt de Haute Guinée est une enclave géographiquement distincte de forêt tropicale humide de plaine en Afrique de l'Ouest, centrée sur plusieurs refuges importants et points chauds de spéciation, donnant naissance à un écosystème unique et diversifié, caractérisé par un fort endémisme (Chapman, 1983 ; Hardy et al., 2013). Au cours du siècle dernier, l'agriculture sur abattis-brûlis, la production de cultures commerciales destinées à l'exportation, l'extraction minière et l'exploitation forestière ont entraîné une forte diminution de la couverture forestière (Erazo-Mera et al., 2024). La forêt de Haute Guinée est désormais sans doute mieux considérée comme un ensemble historique fragmenté en trois blocs de forêt tropicale humide, le complexe Taï-Grebo-Sapo du Libéria et de la Côte d'Ivoire étant le plus grand mais aussi largement non protégé et vulnérable à une dégradation supplémentaire (Sayer et al., 1992) (Fig. 1). L'intégrité écologique de ces forêts est souvent évaluée à travers le statut d'espèces emblématiques, dont l'hippopotame nain (*Choeropsis liberiensis* Morton, 1849), qui s'est vu limité à la forêt de Haute Guinée suite à l'extinction de la sous-espèce nigériane (Robinson, 2013).



**Fig. 1.** Localisation du parc national de Taï (incluant la réserve partielle de faune du N'Zo) dans la forêt de Haute Guinée en Afrique de l'Ouest. Couverture arborée en 2000 (teinte verte) et déforestation entre 2000 et 2023 (rouge), adapté d'après le jeu de données actualisé de Hansen et al. (2013).

L'hippopotame nain est généralement considéré comme l'un des plus grands mammifères cryptiques de la forêt de Haute Guinée, car les rencontres en milieu sauvage avec des individus vivants sont extrêmement rares et presque toujours fugaces (Robinson et al., 2017). La plupart des connaissances sur la physiologie, le comportement et l'histoire de vie de cette espèce proviennent d'animaux en captivité (Flacke et al., 2015). Comparé à son

parent vivant le plus proche, l'hippopotame commun, l'hippopotame nain mène une vie plus terrestre et solitaire. Bülow (1987), utilisant des émetteurs VHF sur des hippopotames nains transloqués du parc national (PN) de Taï vers le PN d'Azagny, a conclu que les femelles défendent de petits territoires de 0,4 à 0,6 km<sup>2</sup>, tandis que les mâles occupent des territoires plus vastes (1,5 à 1,6 km<sup>2</sup>) qui chevauchent ceux de plusieurs femelles. Des hippopotames nains ont été observés utilisant des cavités sous les racines des arbres le long des berges comme sites de repos diurnes (Eltringham, 1993) ; il est supposé que ces terriers servent de nœuds centraux dans un réseau de sentiers utilisés pour naviguer dans la forêt, avec une activité maximale juste après le coucher du soleil et avant le lever du jour (Ouattara et al., 2019).

Des travaux récents ont mis en évidence une variation de la densité de population de l'hippopotame nain sur l'ensemble de son aire de répartition, y compris au sein de zones d'habitat supposément adaptées. Bogui et al. (2016) rapportent une variation spatiale importante de la densité de crottes et d'autres indicateurs de présence au sein du PN de Taï. Les auteurs attribuent principalement cette variation à la perturbation anthropique historiquement plus forte dans la moitié est du parc (voir aussi N'Goran et al., 2013 ; Waltert et al., 2010), bien que la quantification des indices de braconnage, d'exploitation minière et d'exploitation forestière n'explique qu'une partie de la variance observée. De plus, plusieurs années d'enquêtes écologiques approfondies dans le complexe forestier transfrontalier Lofa-Gola-Mano, au Libéria et en Sierra Leone, ont permis de recenser relativement peu de signes d'hippopotame nain dans les zones protégées comparativement au nombre de signes relevés dans les zones gérées par les communautés et les anciennes zones agricoles (Garteh, 2013 ; Hillers et al., 2017 ; Klop et al., 2008). L'hypothèse selon laquelle l'activité humaine ne serait pas le seul facteur influençant les effectifs d'hippopotames nains est renforcée par les taux d'observation élevés dans des zones de végétation secondaire au sein du PN de Taï (Hoppe-Dominik et al., 2011) ainsi que par des rapports d'hippopotames nains cherchant leur nourriture dans des plantations en Sierra Leone (Conway, 2013).

L'hétérogénéité environnementale et les préférences d'habitat pourraient potentiellement expliquer une partie de cette variation. Bien que l'hippopotame nain ait traditionnellement été considéré comme assez flexible en matière de sélection d'habitat au sein de la forêt tropicale (Roth et al., 2004), des travaux récents ont indiqué que la variation de la structure végétale pourrait influencer leur densité à l'échelle locale (Ouattara et al., 2019 ; Rijkers, 2024). Cela pourrait s'expliquer par l'effet que la structure et la composition de la végétation ont sur des caractéristiques abiotiques importantes de l'habitat, telles que la température et l'humidité (Jiang et al., 2016 ; Slik et al., 2009). Un facteur alimentaire pourrait également intervenir : bien que l'étendue complète de leur régime alimentaire reste à déterminer, les études menées jusqu'à présent montrent que l'hippopotame nain présente des préférences pour certaines ressources spécifiques (Bülow, 1987 ; Hendier et al., 2021 ; Hentschel, 1990), ce qui pourrait à son tour influencer la sélection de l'habitat (Bobrowski et al., 2020 ; Etzenhouser et al., 1998 ; Regolin et al., 2021).

Les difficultés à fournir une explication cohérente de l'abondance de l'hippopotame nain sur l'ensemble de son aire de répartition soulignent que notre compréhension de son écologie reste limitée. Cela entrave notre capacité à identifier des noyaux de population importants, à désigner des corridors de population viables et à élaborer des plans de gestion efficaces

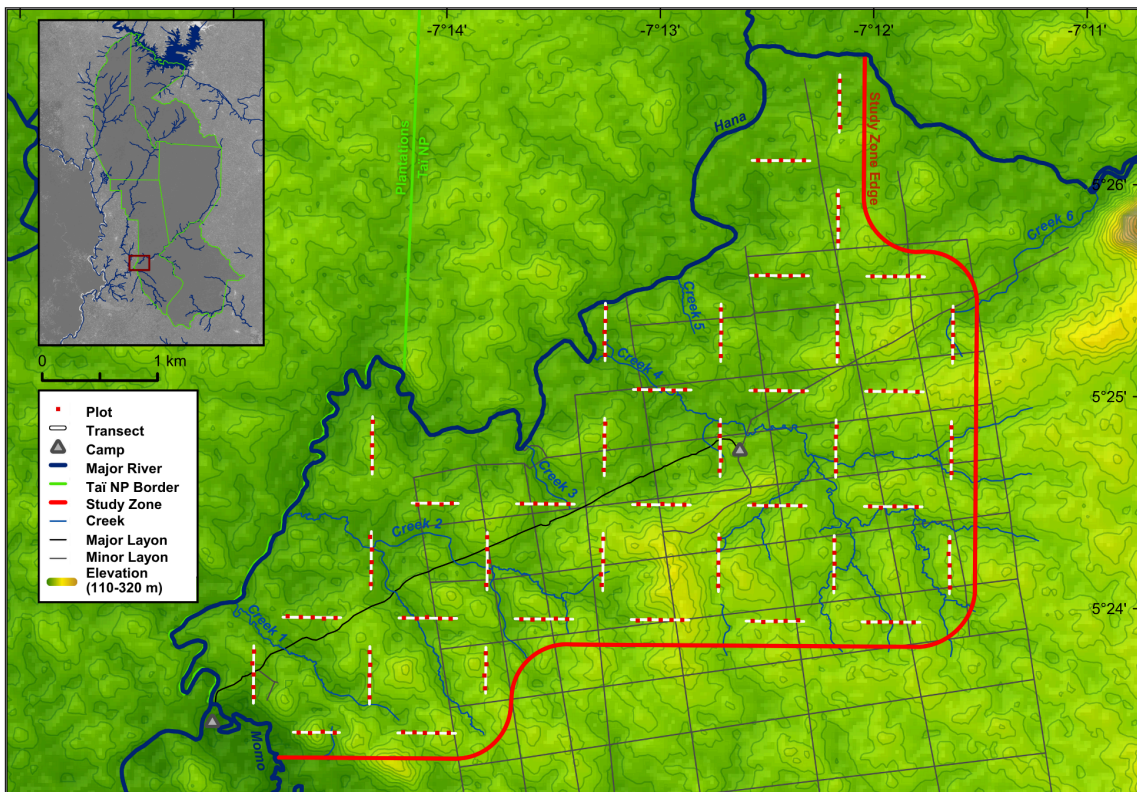
(Freeman et al., 2019). Dans un contexte de déforestation galopante (Hansen et al., 2013), d'un déclin démographique supposé continu (Ransom et al., 2015) et de discussions en cours concernant la création de zones protégées supplémentaires (Crawford, 2013 ; Junker et al., 2015 ; Ouattara et al., 2018, 2022 ; Wild Chimpanzee Foundation, 2011, 2023), il est urgent de mieux comprendre l'interaction entre l'hippopotame nain et son environnement naturel (Adou Yao et al., 2005 ; Bogui et al., 2016 ; Chatelain et al., 2001 ; Hillers et al., 2017).

La présente étude vise à quantifier l'importance relative de nombreux facteurs environnementaux supposés influencer les variations de densité de l'hippopotame nain à l'échelle locale. Nous posons la question suivante : quels sont les facteurs environnementaux qui déterminent la densité de l'hippopotame nain dans le PN de Taï ? À cette fin, nous combinons des données de densité d'hippopotames nains, obtenues par des relevés systématiques en transects linéaires, avec un protocole novateur d'évaluation de certaines caractéristiques de la végétation. Concernant la structure physique (physiognomonie), nous incluons un ensemble de mesures allant de la couche de litière à la canopée. En termes de composition, nos efforts se concentrent sur les fougères (Ptéridophytes), qui semblent constituer une source alimentaire importante pour l'hippopotame nain (Bülow, 1987 ; Hendier et al., 2021 ; Hentschel, 1990) et sont de bons indicateurs des variations subtiles des conditions locales (De Rouw, 1991). Nous émettons l'hypothèse que les densités d'hippopotames nains sont les plus élevées dans les zones proches des rivières et éloignées des sources de perturbations anthropiques, présentant une faible fermeture de la canopée, une forte surface terrière, un sous-bois dense, une abondance élevée de fougères, une faible couverture de la litière et une faible altitude. Nos résultats offrent de nouvelles perspectives sur les exigences d'habitat de ce mammifère semi-aquatique discret, avec des implications pour la planification de la conservation et les recherches futures.

## 2. Matériel et méthodes

### 2.1 Zone d'étude

L'étude a été réalisée de janvier à mars 2025 dans le secteur de Djouroutou, au sein du site du patrimoine mondial de l'UNESCO du PN de Taï, situé dans le sud-ouest de la Côte d'Ivoire (Fig. 2). Le PN de Taï relève de la compétence de l'Office Ivoirien des Parcs et Réserves (OIPR). La majeure partie du paysage, légèrement vallonné, se situe entre 100 et 200 mètres d'altitude, avec un inselberg à l'est de la zone d'étude culminant à environ 400 mètres. Les températures moyennes varient entre 24 et 27 °C, avec une humidité supérieure à 85 % tout au long de l'année. Le PN de Taï connaît un gradient pluviométrique allant de la côte vers l'intérieur des terres, avec une pluviométrie annuelle moyenne de 2200 mm dans le sud-ouest, contre 1700 mm dans le nord-est. La saison des pluies s'étend de mars à novembre (avec une courte période sèche en juillet et août), tandis que la grande saison sèche couvre la période de décembre à mars (Waitkuwait, 1985). La zone d'étude de 21,5 km<sup>2</sup> se situe dans le plus grand bassin versant du PN de Taï, celui de la rivière Cavally, la limite nord étant délimitée par le ruisseau Hana. Les deux camps présents dans la zone de recherche (Ecotel Touraco et Camp Chimpanzé) sont reliés par un grand layon (sentier piétonnier permanent aménagé par l'homme) emprunté presque quotidiennement, entouré d'un réseau de layons secondaires. À notre connaissance, seules les marges extérieures de notre zone d'étude ont fait l'objet d'études antérieures sur l'hippopotame nain : des recherches basées sur Hana par Digbeu et al. (2024) et Rijkers (2024), un transect en coupe rase de longueur inconnue à l'extrême ouest par Hoppe-Dominik et al. (2011), ainsi que cinq transects dans le nord-est réalisés par l'OIPR et rapportés par Bogui et al. (2016). Ces derniers ont été intégrés à notre plan d'échantillonnage (section 2.2.1).



**Fig. 2.** Zone d'étude et plan d'échantillonnage dans le PN de Taï, avec camps (Ecotel Touraco à l'ouest, Camp Chimpanzé à l'est), layons (sentiers permanents ; crédit MPI EVA) et cours d'eau actifs toute l'année. Fond : MNE NASA SRTM (30 m).

## **2.2 Densité de l'hippopotame nain et conditions environnementales**

### **2.2.1 Enquête sur la densité de l'hippopotame nain**

Les densités relatives de population ont été estimées par des comptages de crottes le long de transects linéaires, une méthode reconnue pour les ongulés difficiles à observer (Barnes, 2001 ; Hoppe-Dominik et al., 2011), y compris pour l'hippopotame nain (Roth et al., 2004). Les comptages ont été réalisés par deux observateurs sur 39 transects de 500 mètres, centrés sur les bords d'une grille systématique de carrés de 1 x 1 km (Fig. 2). Ce dispositif a été historiquement utilisé pour le biomonitoring dans le PN de Taï (Bogui et al., 2016 ; Diarrassouba et al., 2019) et ailleurs dans la forêt de Haute Guinée (Furnell et al., 2015). Lorsqu'un transect longeait un layon (sentier piétonnier permanent aménagé par l'homme), un effort était fait pour rester à au moins dix mètres, même si cela impliquait un léger écart par rapport à la direction prévue. Les transects étaient parcourus lentement (<1 km/h), à l'aide d'un GPS Garmin GPSMAP 65s et d'une boussole pour la navigation, en dégagant les obstacles au machette. À trois reprises, un transect a été raccourci de 100 m à une extrémité en raison de difficultés d'accès au terrain.

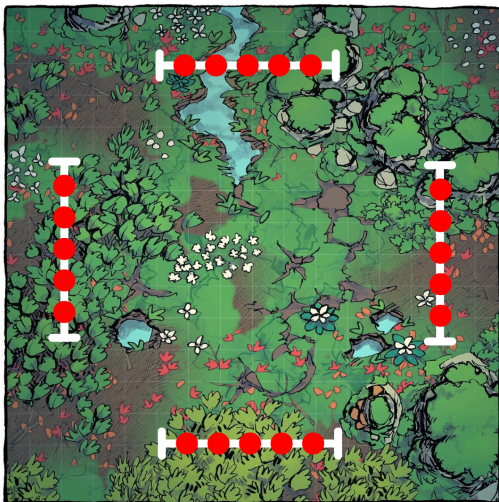
Toutes les crottes rencontrées au cours du projet ont été enregistrées, mais n'étaient comptabilisées comme « sur le transect » que si elles étaient trouvées directement sur celui-ci, et non lors d'explorations ultérieures s'en écartant. Pour tous les signes de présence de l'hippopotame nain, les informations suivantes ont été consignées :

1. Date et lieu
2. Découvreur
3. Collecté ou non collecté (voir section 2.3.2)
4. Type de signe
  - a. Crottes territoriales (TER)
  - b. Crottes de défécation (DEF)
  - c. Empreinte (IMP)
  - d. Potentiel terrier (POT)
5. Niveau de dégradation des crottes (Hendier, 2019)
  - a. Niveau 1 : Très frais, odeur, 1 ou 2 jours.
  - b. Niveau 2 : Frais, odeur moindre, 3 à 5 jours.
  - c. Niveau 3 : Un peu vieux, plus d'une semaine, absence de champignons, assez sec, sans odeur.
  - d. Niveau 4 : Vieux, plus de 2 semaines, champignons présents, quantité fécale pouvant rester élevée.
  - e. Niveau 5 : Très vieux, résidus noirs et très sec.
  - f. Niveau 5+ : Presque disparu, traces sèches noires/brunes, plus de résidus.

## 2.2.2 Inventaire environnemental

### 2.2.2.1 Fréquence des échantillonnages

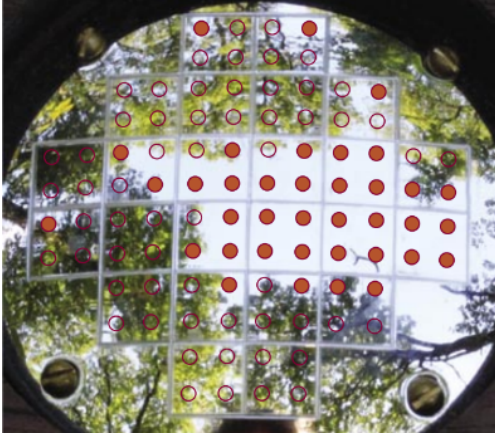
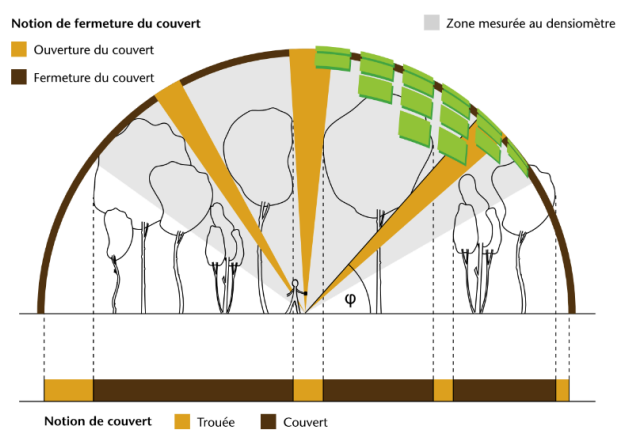
Les données sur les conditions environnementales le long des transects ont été recueillies à intervalles de cent mètres (à 50 m, 150 m, 250 m, 350 m et 450 m) (Fig. 3). Tout d'abord, à chaque point d'inventaire environnemental, une parcelle carrée a été délimitée à l'aide de piquets métalliques marqués de rubans colorés. Les coordonnées, l'altitude et l'angle de pente ont été relevés. Ensuite, les mesures décrites aux sections 2.2.2.2 à 2.2.2.5 ont été effectuées.



**Fig. 3.** Visualisation approximative des cinq parcelles d'échantillonnage (en rouge) positionnées le long de quatre transects de 500 m (en blanc).

### 2.2.2.2 Fermeture de la canopée

Les conditions du sol forestier et la composition de la végétation basse dépendent fortement de la densité de la canopée au-dessus (MacDougall & Kellman, 1992 ; Pfeifer et al., 2019 ; Senior et al., 2017). Ce facteur a été inclus dans des études antérieures sur l'écologie de l'hippopotame nain en classant les conditions locales comme « ouverte » ou « fermée » (Ouattara et al., 2019 ; Rijkers, 2024). Dans cette étude, la fermeture de la canopée a été quantifiée à l'aide d'un densitomètre sphérique convexe (Forestry Suppliers Inc., 2021). Il s'agit d'un petit miroir portable divisé en cellules, permettant de déterminer la proportion du ciel non obstrué visible dans l'image (Fig. 4). Cette mesure a été répétée quatre fois à chaque parcelle, en tournant de 90 degrés à chaque fois, puis en calculant la moyenne. Bien que le densitomètre sphérique ne soit pas aussi précis que certaines techniques électroniques modernes, il est facile à utiliser et sensible à des variations relativement faibles de la fermeture de la canopée et de la pénétration de la lumière (Baudry et al., 2014).

**A****B**

**Fig. 4.** Application d'un densitomètre sphérique. A : L'utilisateur imagine quatre points équidistants à l'intérieur de chaque cellule du miroir et les note comme « ouvert » (rouge) ou « fermé » (transparent). B : Étendue de la canopée prise en compte lors de l'utilisation d'un densitomètre sphérique. Adapté de Baudry et al. (2014).

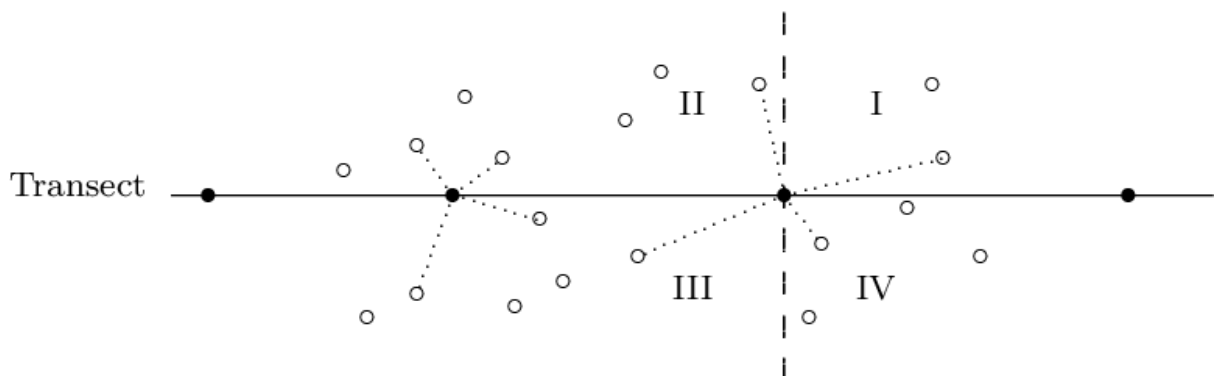
### 2.2.2.3 Propriétés des arbres

La taille des arbres et la densité des tiges sont des caractéristiques importantes de la composition forestière globale, et la méthode des quarts centrés sur un point a été choisie pour les quantifier (Mitchell, 2023). À chaque parcelle, quatre quarts imaginaires ont été définis en fonction de la position des quatre piquets (voir section 2.2.2.1). La circonférence ( $C$ ) de l'arbre le plus proche (défini comme une tige ligneuse d'un diamètre  $>10$  cm à hauteur de poitrine, c'est-à-dire à 130 cm du sol) dans chaque quart a été mesurée, ainsi que la distance ( $d$ ) de cet arbre au centre de la parcelle (Fig. 5). Pour les analyses ultérieures, ces mesures ont été combinées en une seule valeur selon la formule suivante :

$$\text{basal area (m}^2/\text{ha)} = \frac{\sum(c_i^2)}{(\bar{d})^2} \times 10000$$

avec  $c_i$  la circonférence de l'arbre  $i$  (en centimètres)

avec  $\bar{d}$  la distance moyenne aux quatre arbres du plot (en centimètres)



**Fig. 5.** Application de la méthode des quarts centrés sur un point, où la distance et la circonférence des arbres le long du transect sont mesurées à intervalles réguliers dans quatre quarts imaginaires (I-IV). Adapté de Mitchell (2023).

#### *2.2.2.4 Diversité et abondance des fougères*

Une flore complète étant trop chronophage, nous avons concentré nos efforts sur les fougères (Ptéridophytes). Ce groupe réagit particulièrement bien à l'hétérogénéité environnementale à petite échelle (De Rouw, 1991) et est aussi bien représenté dans la rare littérature sur le régime alimentaire de l'hippopotame nain. Les 16 espèces de fougères connues comme consommées par l'hippopotame nain (Annexe 1) représentent une grande partie du nombre total d'espèces disponibles dans le PN de Taï (Chatelain et al., 2001 ; Roux, 2009), bien que les fougères ne soient classiquement pas considérées comme une source alimentaire importante pour les herbivores (Page, 2002 ; Richardson & Walker, 2010).

Dans chaque parcelle d'inventaire, toutes les fougères ont été identifiées et leur couverture notée en pourcentage de la surface totale (excluant les fougères situées à plus de 1,30 mètre de hauteur, les espèces rampantes semblables à de la mousse des Selaginellaceae, ainsi que les espèces épiphytes presque microscopiques des Hymenophyllaceae, jugées peu intéressantes pour l'hippopotame nain). Une surface de 3x3 mètres a été choisie, les petites herbes occupant généralement de petites surfaces. Une surface plus grande aurait théoriquement permis un échantillon plus représentatif, mais aurait réduit le nombre total d'observations, ce que nous avons jugé moins favorable compte tenu des objectifs de l'étude (De Rouw, 1991 ; Dengler, 2017). Nous avons également noté, pour les quatre arbres du paragraphe 2.2.2.3, la présence ou l'absence de fougères épiphytes basses et de fougères grimpanes.

L'identification des fougères a été réalisée à l'aide d'une clé élaborée spécialement pour ce projet, couvrant toutes les fougères connues des forêts de basse altitude du Liberia et/ou de la Côte d'Ivoire (Roux, 2009), avec un accent particulier sur les caractères végétatifs. Cette clé, inspirée de Crouch et al. (2011), compile des informations provenant de clés régionales et synthèses (Benl., 1978, 1980, 1982, 1988, 1991 ; Harley, 1955, 1976), de monographies taxonomiques et révisions (Holttum, 1986 ; Jongkind & De Winter, 2015), ainsi que des bases fernsof africa.com et pteridoportal.org. Elle a été affinée après une semaine d'examen manuel d'échantillons d'herbier au Naturalis Biodiversity Center, le produit final étant joint en document supplémentaire 1. Sur le terrain, des spécimens témoins ont été collectés lors de la première observation de chaque espèce, en cas de doute sur l'identification ou pour des spécimens particulièrement bien développés. Les doublons ont été déposés au Centre Suisse de Recherches Scientifiques (CSRS) et à l'Institute for Breeding Rare and Endangered African Mammals (IBREAM).

#### *2.2.2.5 Structure du sous-bois et de la couche de litière*

Non seulement la couverture des différentes espèces de fougères a été estimée, mais aussi la couverture totale de toutes les fougères ainsi que celle de toutes les angiospermes (plantes à fleurs). Une estimation de la couverture moyenne et de la hauteur totale du sous-bois a été réalisée en tant que proxy pour la visibilité, car la hauteur du sous-bois a montré une forte corrélation avec celle-ci (Higgins et al., 2012), tandis que les techniques

directes de mesure de la couverture horizontale sont relativement chronophages (Pop, 2020). La couverture et la hauteur moyenne de la litière foliaire ont également été mesurées.

#### 2.2.2.6 Données géospatiales

Enfin, le jeu de données environnementales recueillies sur le terrain a été complété par des données spatiales et issues de la télédétection (Tableau 1). La plupart ont été choisies car elles se sont révélées importantes pour le hippopotame nain dans d'autres études de modélisation (Bogui et al., 2016 ; Freeman et al., 2019 ; Hillers et al., 2017), à l'exception de la « distance aux camps », incluse car ces derniers représentent des sources majeures de perturbations et d'activité humaine dans notre zone d'étude.

**Tableau 1.** Données géospatiales incluses dans l'analyse de la densité de l'hippopotame nain. OIPR : Office Ivoirien des Parcs et Réserves. MPI EVA : Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology.

Variable	Source
Distance aux principales rivières (Hana, Momo)	OIPR (avec quelques ajustements basés sur des vérifications sur le terrain)
Distance aux ruisseaux	Relevé sur le terrain ; répartition des sections entièrement vérifiées sur le terrain et des sections partiellement déduites disponible en Annexe 2
Distance aux principaux layons (parcours quasi quotidiennement)	Relevé sur le terrain
Distance aux layons petits (parcours rarement)	MPI EVA
Distance aux camps	Relevé sur le terrain
Distance à la limite du parc	OIPR
Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer Enhanced Vegetation Index (MODIS EVI)	NASA MODIS/Terra Indices de Végétation 16 Jours L3 Global 250m SIN Grid V061 ; couche 2025033, niveau de qualité 3/8

### 2.2.3 Traitement des données et modélisation

#### 2.2.3.1 Estimation de la densité fécale

Le traitement des données a été effectué sous RStudio version 2024.12.1 (Posit Team, 2024) et ArcGIS Pro version 3.1.2 (Esri, 2023). ChatGPT (OpenAI, 2025) a été utilisé pour le dépannage et l'optimisation des scripts. Dans un premier temps, l'outil intégré de densité par noyau d'ArcGIS Pro a permis d'attribuer une valeur de densité fécale à chaque parcelle d'inventaire environnemental. Étant donné que la principale variation observée semblait se situer à l'intérieur des transects plutôt qu'entre eux, le rayon de recherche a été fixé à 350 mètres, soit la valeur maximale permettant d'éviter toute interaction entre transects différents. Le paramètre de sortie sélectionné était « expected counts », car il générerait légèrement moins de zéros. Lors de l'extraction à partir du raster, l'interpolation a été activée (« oui »).

### 2.2.3.2 Classification des fougères

Afin de réduire la dimensionnalité, une analyse phytosociologique a été réalisée sur les données de présence des fougères. Le concept fondamental de la phytosociologie repose sur l'idée que des groupes discrets d'espèces végétales peuvent être définis, occupant des positions écologiques similaires et ayant tendance à coexister. Inversement, la présence d'espèces peu fréquentes peut être déduite par la présence d'espèces plus communes appartenant au même groupe phytosociologique, ce qui permet de réduire l'erreur d'échantillonnage en cas de surface de parcelle limitée. Un ou plusieurs groupes phytosociologiques peuvent être présents en un même lieu, formant ensemble la communauté végétale locale (De Rouw et al., 1990 ; Dengler, 2017). En suivant les travaux botaniques précédents dans le PN de Taï (De Rouw et al., 1990 ; Denguéadé Kolongo et al., 2006), notre classification a été obtenue en introduisant les données de couverture par parcelle dans l'algorithme de classification hiérarchique TWINSpan (Two-Way Indicator Species Analysis ; Hill, 1979), porté dans RStudio via le package *twinspan* (Oksanen, 2019). TWINSpan attribue automatiquement une valeur « *iclass* » à chaque espèce, partagée par les espèces présentant un comportement similaire. Seules les espèces de fougères présentes dans au moins cinq parcelles ont été incluses. Une étape de correction manuelle a ensuite été appliquée, comparant les classifications automatiques aux observations de terrain sur la niche perçue de chaque espèce. Les espèces ont été reclassées en cas d'écart majeur, conformément à la méthode décrite par De Rouw (1991). La couverture totale de chaque groupe phytosociologique a ensuite été calculée pour chaque parcelle et utilisée dans les modèles ultérieurs.

### 2.2.3.3 Modélisation

Les données ont ensuite été préparées pour la modélisation en vérifiant la colinéarité entre les variables indépendantes à l'aide d'une matrice de corrélation de Pearson, en supprimant l'une des variables de chaque paire pour laquelle  $|r| > 0,7$ . Nous avons également évalué la multicolinéarité en calculant les Facteurs d'Inflation de la Variance (VIF) à partir d'un modèle linéaire incluant tous les prédicteurs fixes à l'aide du package *car* (Fox & Weisberg, 2019), en omettant celles ayant un VIF  $> 5$  de l'analyse ultérieure. Toutes les variables indépendantes restantes ont été centrées et réduites à l'aide d'une transformation *z*, puis incluses dans un modèle linéaire mixte (LMM) supposant une distribution d'erreur gaussienne, avec un intercept aléatoire par transect à l'aide du package *lme4* (Bates et al., 2015). L'ajustement du modèle a été réalisé par estimation du maximum de vraisemblance. Les simplifications du modèle ont été évaluées en appliquant un processus de sélection exhaustive (*dredging*) avec le package *MuMIn* (Bartoń, 2025), mais cela n'a entraîné que des améliorations mineures de l'AIC au prix d'une interprétabilité réduite, ce qui nous a conduits à conserver tous les effets fixes. Afin d'obtenir des estimations robustes de l'incertitude autour des effets fixes, un bootstrap paramétrique a été effectué ( $n = 2\ 000$  itérations). Enfin, les résidus du modèle ont été examinés pour détecter une autocorrélation spatiale en les important dans ArcGIS Pro et en calculant l'indice de Moran *I* pour les huit plus proches voisins de chaque point. La normalité des résidus du modèle a été évaluée avec le package *DHARMA* (Hartig, 2024).

## **2.3 Autres activités de recherche**

### **2.3.1 Piégeage photographique**

Des pièges photographiques (7 Browning BTC-5HDPX ; 6 Browning BTC-8A) ont été installés de manière ad hoc dans toute la zone d'étude. Leur objectif principal était de contextualiser les densités de fèces observées. Ils étaient donc principalement placés dans des zones à forte densité de fèces, notamment près des cours d'eau ou là où des passages fauniques bien définis étaient visibles (Fig. 10). En général, une caméra était installée par emplacement, mais parfois deux ou trois étaient regroupées. Les déploiements successifs duraient en moyenne environ 12 nuits, mais selon le succès du site et la disponibilité d'une nouvelle caméra, certaines étaient remplacées immédiatement, prolongeant la durée moyenne de surveillance par site à 17 nuits (minimum : 8, maximum : 51). Lorsqu'un comportement alimentaire était filmé, un effort était fait pour identifier les plantes et une brève description de la végétation environnante était réalisée.

### **2.3.2 Échantillons fécaux**

Chaque fois que des crottes fraîches ou géographiquement isolées étaient rencontrées, elles étaient prélevées dans le cadre des programmes de biobanque et de chiens détecteurs de conservation (CDC) d'IBREAM. Trois méthodes de collecte étaient utilisées pour chaque échantillon : (1) application d'une fine couche de fèces sur une carte Whatman FTA, stockée ensuite dans des sachets ziplock achetés dans le commerce après un court séchage à l'air ; (2) application d'une fine couche de fèces sur une carte Whatman 903 Proteinsaver, placée dans deux sachets ziplock et congelée dès que possible ; (3) conservation dans des tubes en plastique de 1,5 à 2,0 mL, placés dans deux sachets ziplock et congelés dès que possible. Pour chaque tas de crottes, un nouvel ensemble de gants en latex jetables et un applicateur en bois étaient utilisés. Les cartes FTA ont été transférées à l'Université de Wageningen, avec analyse prévue pour septembre 2025 ; les cartes Proteinsaver sont conservées par le programme CDC d'IBREAM en attente des résultats génétiques ; les tubes plastiques restent en stockage au CSRS.

### **2.3.3 Études pilotes sur la dégradation fécale et la bioacoustique**

Au cours de ce projet, des contributions ont été apportées à des axes de recherche plus expérimentaux à l'IBREAM. Une expérience a été réalisée pour évaluer l'efficacité de différentes méthodes de conservation des excréments d'hippopotame nain en l'absence de réfrigération, dans le cadre des analyses CDC. Une autre expérience a été menée pour évaluer comment la détectabilité des excréments par un CDC évolue avec leur ancienneté. Enfin, un essai a été effectué à la fois en zoo et en forêt tropicale pour explorer les applications potentielles de la surveillance bioacoustique pour des études futures. Ce dernier point est développé en détail en Annexe 3, tandis que les contributions au programme CDC feront l'objet d'un rapport séparé (Snelleman & Kempkes, en préparation).

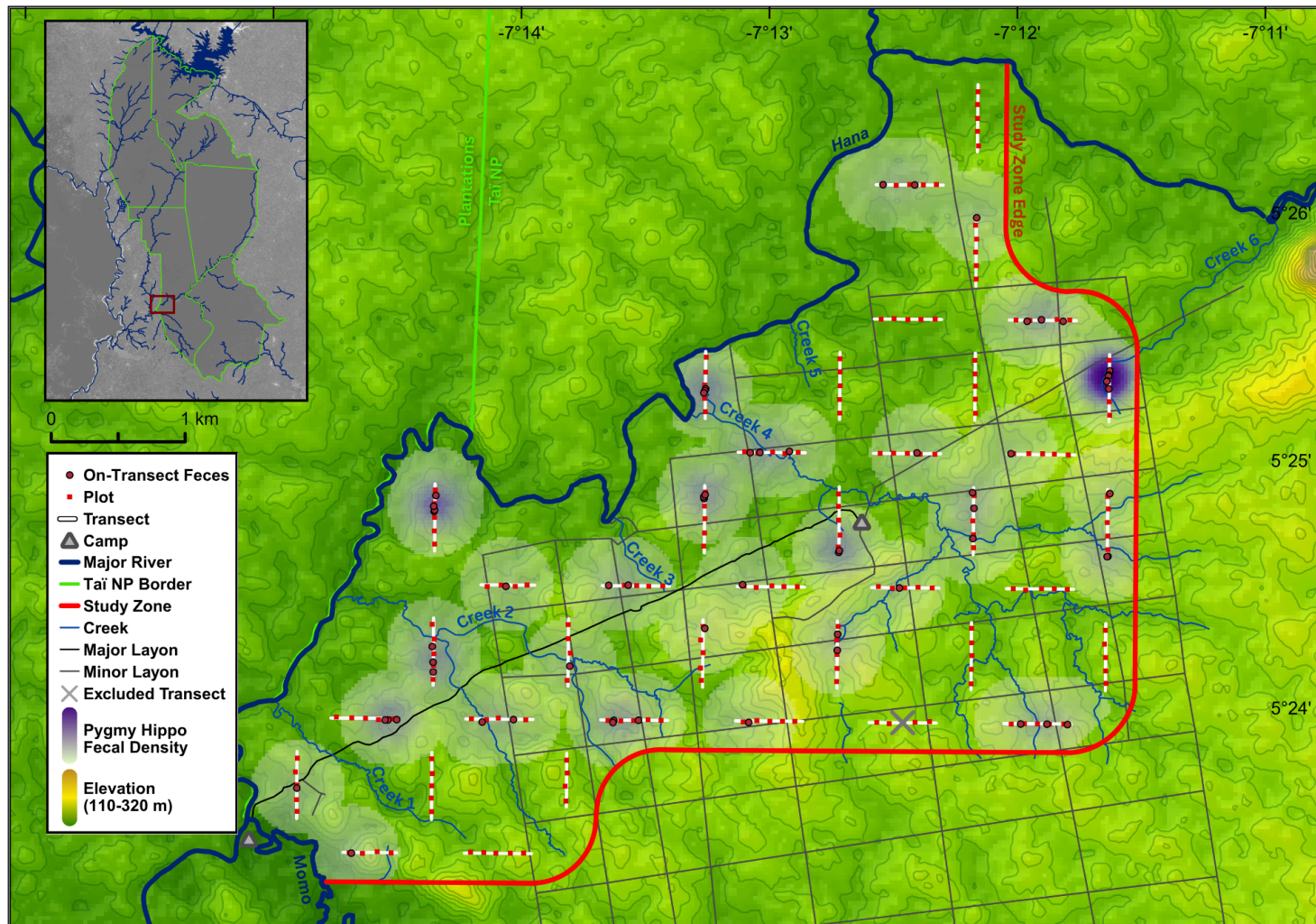
### 3. Résultats

#### 3.1 Densité du hippopotame nain

Au cours du projet, un total de 406 crottes de hippopotame nain ont été recensées. Les statistiques globales sur l'âge et le type des excréments sont présentées dans le Tableau 2. Parmi ces crottes, 76 ont été rencontrées le long des transects (N=39). Un transect a enregistré un record de 14 crottes, bien au-dessus de la moyenne de 1,59 crottes pour tous les autres transects (écart-type = 1,50), ou du deuxième plus haut dénombrement (6). Nous attribuons cela à la présence d'un passage animal clairement discernable qui longeait presque parfaitement le transect sur la majeure partie de sa longueur. Ce transect a été considéré comme un outlier et exclu de la modélisation, laissant 38 transects avec 62 crottes (dont dix transects sans crottes) comme base pour l'analyse ultérieure. Les densités de crottes extrapolées le long des transects sont visualisées à la Fig. 6.

**Tableau 2.** Caractéristiques de toutes les crottes de hippopotame nain rencontrées au cours de la période d'étude (sur et hors transect). Catégories d'âge et de type des excréments d'après Hendier (2019).

	<b>Crottes territoriales</b>	<b>Crottes de défécation</b>	<b>Inconnu</b>	<b>Total</b>
<b>Niv. 1</b>	16	0	0	16 (3,94%)
<b>Niv. 2</b>	9	5	0	14 (3,45%)
<b>Niv. 3</b>	47	9	0	56 (13,8%)
<b>Niv. 4</b>	1	12	0	13 (3,20%)
<b>Niv. 5</b>	236	14	0	250 (61,6%)
<b>Niv. 5+</b>	41	1	0	42 (10,3%)
<b>Âge mixte</b>	8	0	0	8 (1,97%)
<b>Inconnu</b>	1	0	6	7 (1,72%)
<b>Total</b>	<b>359 (88,4%)</b>	<b>41 (10,1%)</b>	<b>6 (1,48%)</b>	<b>406 (100%)</b>



**Fig. 6.** Distribution des crottes d'hippopotame nain sur les transects et valeurs associées de densité par noyau dans la zone d'étude. Couche de base : altitude NASA SRTM DEM (30 m), disposition des layons mineurs avec l'aimable autorisation du MPI EVA.

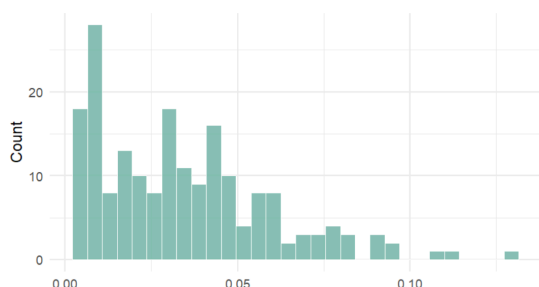
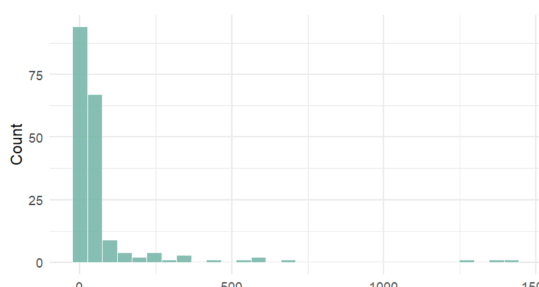
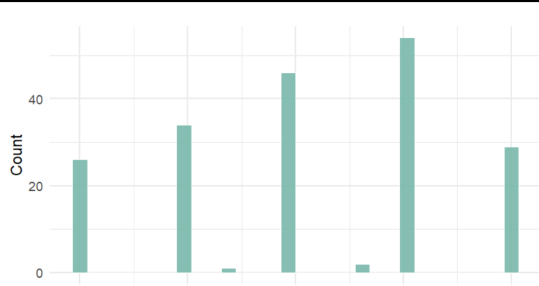
### 3.2 Composition et structure de la végétation

Le protocole d'inventaire environnemental a été réalisé tous les cent mètres le long de tous les transects, pour un total de 187 observations. Au cours du projet, 42 espèces de ptéridophytes ont été rencontrées. Parmi celles-ci, 19 n'ont été observées qu'en dehors des parcelles d'inventaire environnemental. Des 23 espèces restantes présentes à l'intérieur des parcelles, 11 ont été observées dans cinq parcelles ou plus et ont été incluses dans les analyses ultérieures. TWINSPAN a réparti ces espèces en quatre classes. Après inspection manuelle, deux espèces ont été reclassées par rapport à l'indication initiale de TWINSPAN : *Pteris burtonii* et *Asplenium variable*. À l'origine, *P. burtonii* était regroupée avec le Groupe D. Toutefois, selon nos observations personnelles, cette espèce semble occuper une niche plus proche de celle du Groupe C. La classification alternative de TWINSPAN résulte très probablement de l'inclusion d'un grand nombre de parcelles en milieu de pente dans le jeu de données, où cette espèce est encore relativement abondante (comparée aux autres membres du Groupe C) parmi les espèces dominantes du Groupe D, mais elle disparaît en position plus élevée, contrairement aux autres espèces du Groupe D. *A. variable* était regroupée avec le Groupe C mais a été déplacée au Groupe A. Contrairement aux vrais membres du Groupe C, *A. variable* peut se rencontrer même au sommet des collines (notamment en tant que lithophyte), bien que dans des densités très faibles, ce qui la rend susceptible d'être sous-échantillonnée à ces endroits. Les groupements phytosociologiques finaux inclus dans le modèle de niche de l'hippopotame nain sont présentés dans le Tableau 3 ; une liste complète des espèces, avec des notes écologiques, se trouve en Annexe 4. Les valeurs et la répartition des variables physiologiques sont résumées dans le Tableau 4.

**Tableau 3.** Classification phytosociologique de toutes les espèces de fougères terrestres, lithophytes et épiphytes basses rencontrées dans plus de 5 parcelles (3x3 mètres, N=187). Les espèces connues pour faire partie du régime alimentaire de l'hippopotame nain (Hentschel, 1990) sont indiquées par un ✓.

Association	Espèce	% des parcelles	Rang	Alimentation
Groupe A	<i>Lomariopsis guineensis</i>	81,8%	1	✓
	<i>Asplenium variable</i>	12,5%	5	
Groupe B	<i>Adiantum vogelii</i>	3,1%	9	✓
	<i>Asplenium africanum</i>	3,1%	9	
Groupe C	<i>Pteris burtonii</i>	24,0%	4	✓
	<i>Triplophyllum pilosissimum</i>	7,8%	6	✓
	<i>Nephrolepis biserrata</i>	6,8%	7	✓
	<i>Arthropteris palisotii</i>	4,7%	8	
Groupe D	<i>Triplophyllum protensum</i>	34,9%	2	✓
	<i>Lomariopsis rossii</i>	31,8%	3	
	<i>Triplophyllum fraternum</i>	3,1%	9	

**Tableau 4.** Répartition des valeurs des indicateurs environnementaux physiognomiques parmi les parcelles. La colonne « normalité » indique la valeur p du test de Shapiro-Wilk, avec des valeurs significatives indiquant une distribution non paramétrique des données (\*  $p \leq 0,05$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , \*\*\*  $p \leq 0,001$ ).

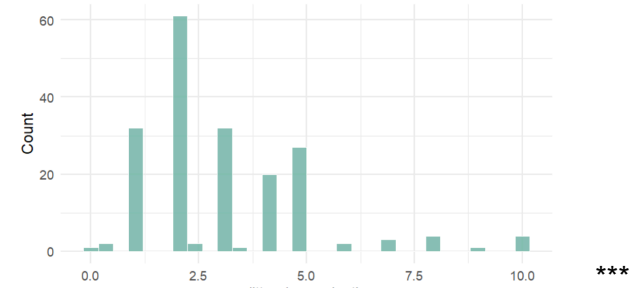
Facteur	Minimum	Moyenne	Maximum	Écart-type	Distribution	Normalité
Canopy openness (%) <i>Ouverture de la canopée</i>	0.26	3.49	12.76	2.50		***
Basal area (m2 / ha)	2.32	78.26	1421.66	191.03		***
Trees with epiphytic ferns (%) <i>Arbres avec fougères épiphytes</i>	0	53.47	100	31.62		***

---

Litter layer depth

*Profondeur de la couche de litière*

0.00      3.07      10.00      1.96

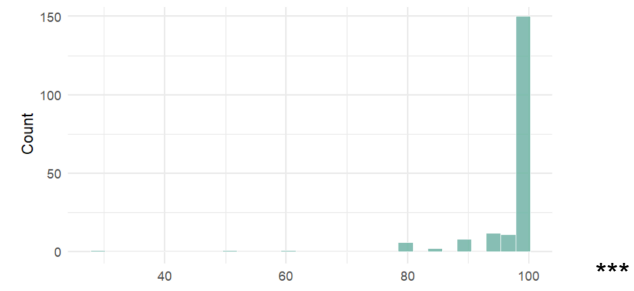


---

Litter layer coverage (%)

*Couverture de la couche de litière*

30.00      97.01      100.00      7.75

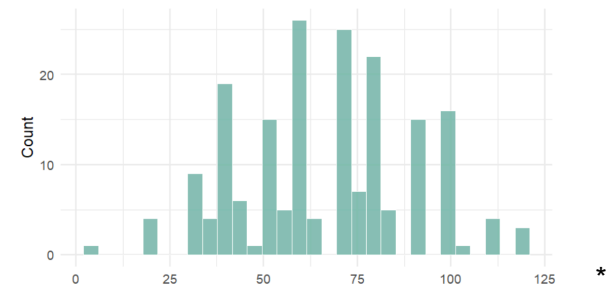


---

Average angiosperm height (cm)

*Hauteur moyenne des angiospermes*

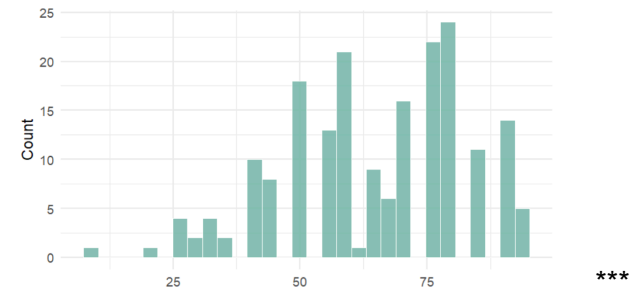
5.00      66.32      120.00      23.01



---

Angiosperm coverage (%)

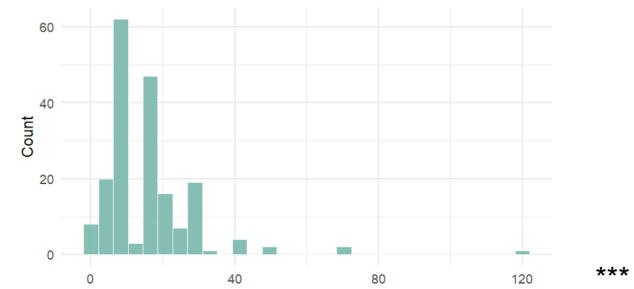
*Couverture des angiospermes*    10.00    64.89    95.00    17.84



---

Average fern height (cm)

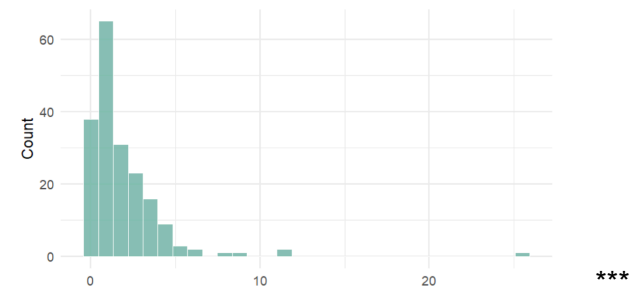
*Hauteur moyenne des fougères*    0.00    15.92    120.00    13.22



---

Fern coverage (%)

*Couverture des fougères*    0.00    1.91    25.5    2.60



---

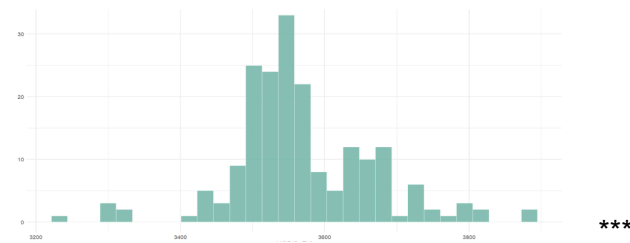
MODIS EVI

0.323

0.357

0.388

0.010

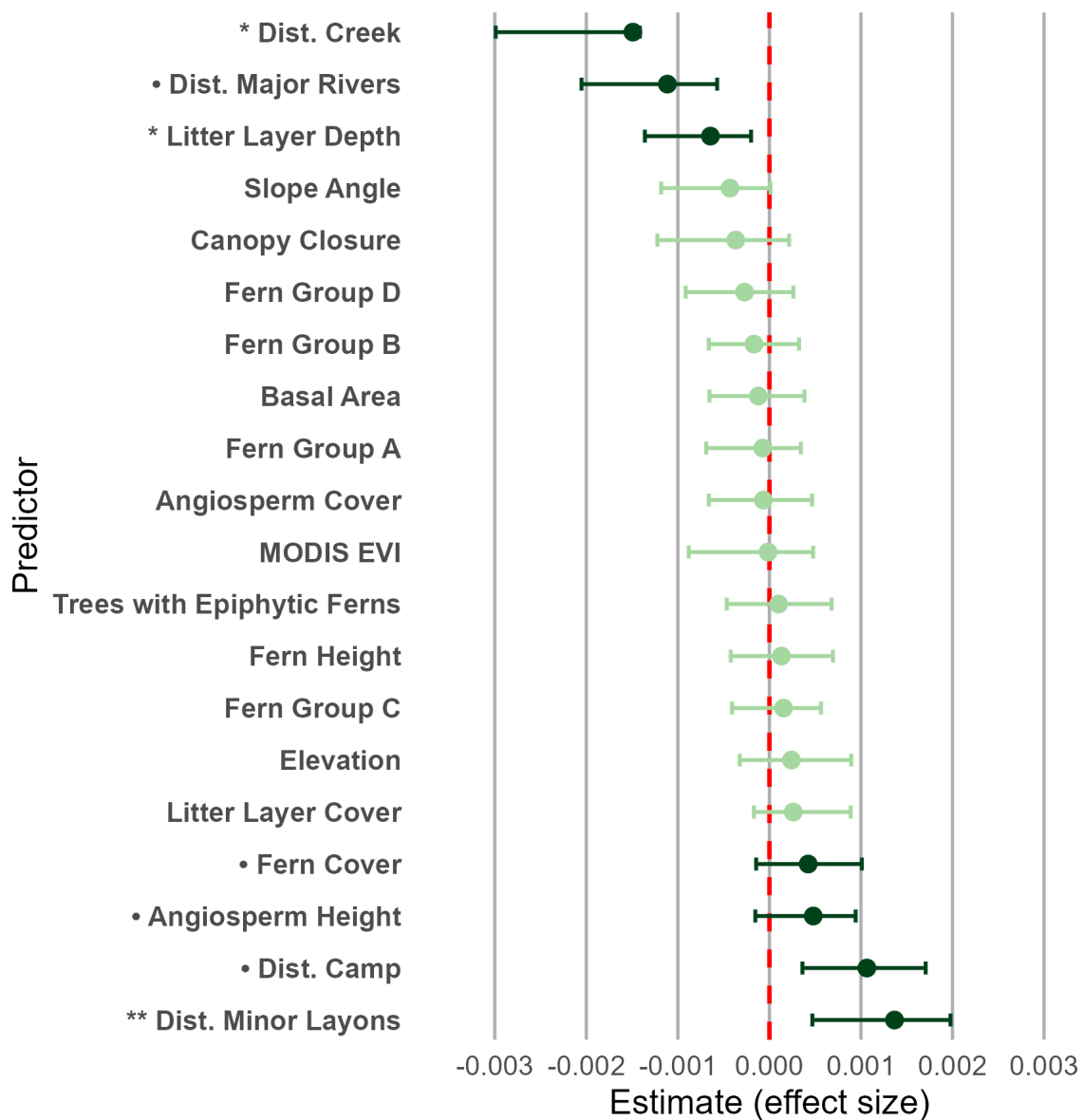


### 3.3 Effets des conditions environnementales sur la densité des fèces

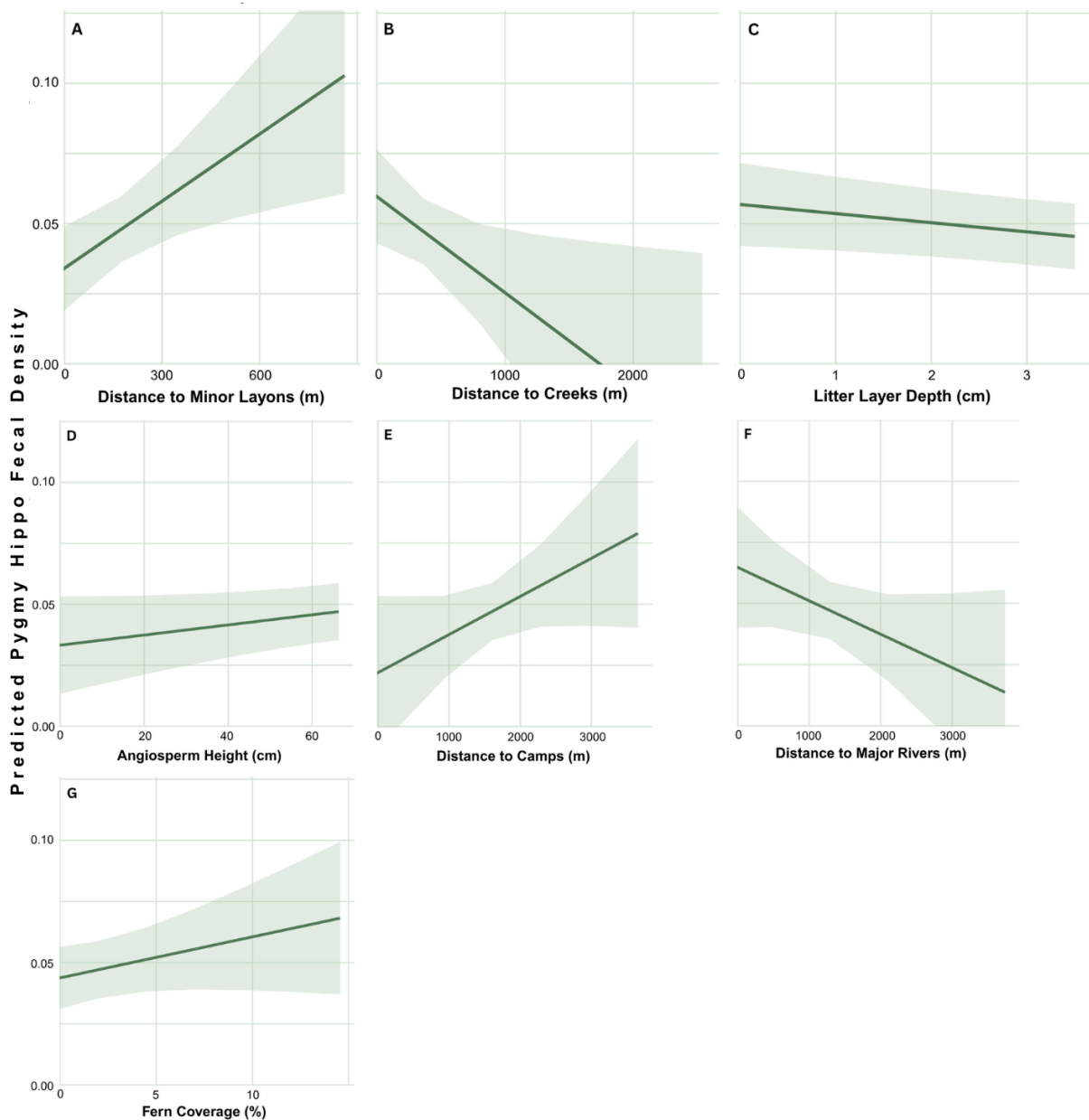
Le dépistage initial de la colinéarité a conduit à l'exclusion de deux prédicteurs : « distance à la limite du parc » ( $r = 0,707$  avec « distance aux grandes rivières » ;  $VIF = 10,49$ ) et « distance au layon majeur » ( $VIF = 7,96$ ). Parmi les vingt prédicteurs restants, « distance aux layons mineurs » (effet positif), « distance au ruisseau » (effet négatif) et « profondeur de la couche de litière » (effet négatif) ont montré une corrélation significative avec la densité des fèces. Notamment, bien que  $p > 0,05$  pour « distance au camp » et « distance aux grandes rivières », l'intervalle bootstrapé de leur taille d'effet estimée reste éloigné de zéro, suggérant un effet directionnel constant lors d'échantillonnages répétés. La « hauteur des angiospermes » et la « couverture des fougères » présentent également des valeurs  $p$  marginalement significatives (Tableau 5 ; Fig. 7). Les courbes de réponse des trois effets significatifs et des quatre effets marginalement significatifs sont présentées à la Fig. 8.

**Tableau 5.** Tailles d'effet estimées des variables à effets fixes sur la densité des fèces de l'hippopotame nain, avec intervalles de confiance à 95 % basés sur un bootstrap paramétrique ( $N = 2\ 000$ ). Valeurs  $p$  marginalement significatives et significatives marquées : •  $p \leq 0,15$ , \*  $p \leq 0,05$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , \*\*\*  $p \leq 0,001$ . Noms des variables en anglais.

Predictor	Estimate	95% CI lower	95% CI upper	t value	p value
dist. minor layons	0.001367	0.000469	0.001978	2.722	0.00732 **
dist. creeks	-0.001491	-0.002990	-0.001415	-2.237	0.02948 *
litter layer depth	-0.000644	-0.001360	-0.000200	-2.142	0.03371 *
angiosperm height	0.000479	-0.000154	0.000942	1.698	0.09140 •
dist. camp	0.001065	0.000361	0.001707	1.709	0.09469 •
dist major rivers	-0.001114	-0.002053	-0.000571	-1.639	0.10806 •
fern cover	0.000424	-0.000145	0.001010	1.449	0.14935 •
slope angle	-0.000431	-0.001183	0.000012	-1.393	0.16577
canopy closure	-0.000368	-0.001224	0.000216	-0.926	0.35560
litter layer cover	0.000261	-0.000170	0.000888	0.965	0.33620
fern group D	-0.000271	-0.000915	0.000261	-0.844	0.39999
elevation	0.000241	-0.000322	0.000894	0.722	0.47098
fern group B	-0.000169	-0.000661	0.000323	-0.642	0.52166
fern group C	0.000154	-0.000408	0.000564	0.609	0.54376
fern height	0.000131	-0.000422	0.000694	0.462	0.64485
basal area	-0.000121	-0.000655	0.000383	-0.444	0.65733
trees w. epi. ferns	0.000100	-0.000466	0.000679	0.325	0.74546
fern group A	-0.000073	-0.000691	0.000344	0.275	0.78395
angiosperm cover	-0.000066	-0.000661	0.000466	-0.224	0.82336
MODIS EVI	-0.000015	-0.000881	0.000478	-0.038	0.97009

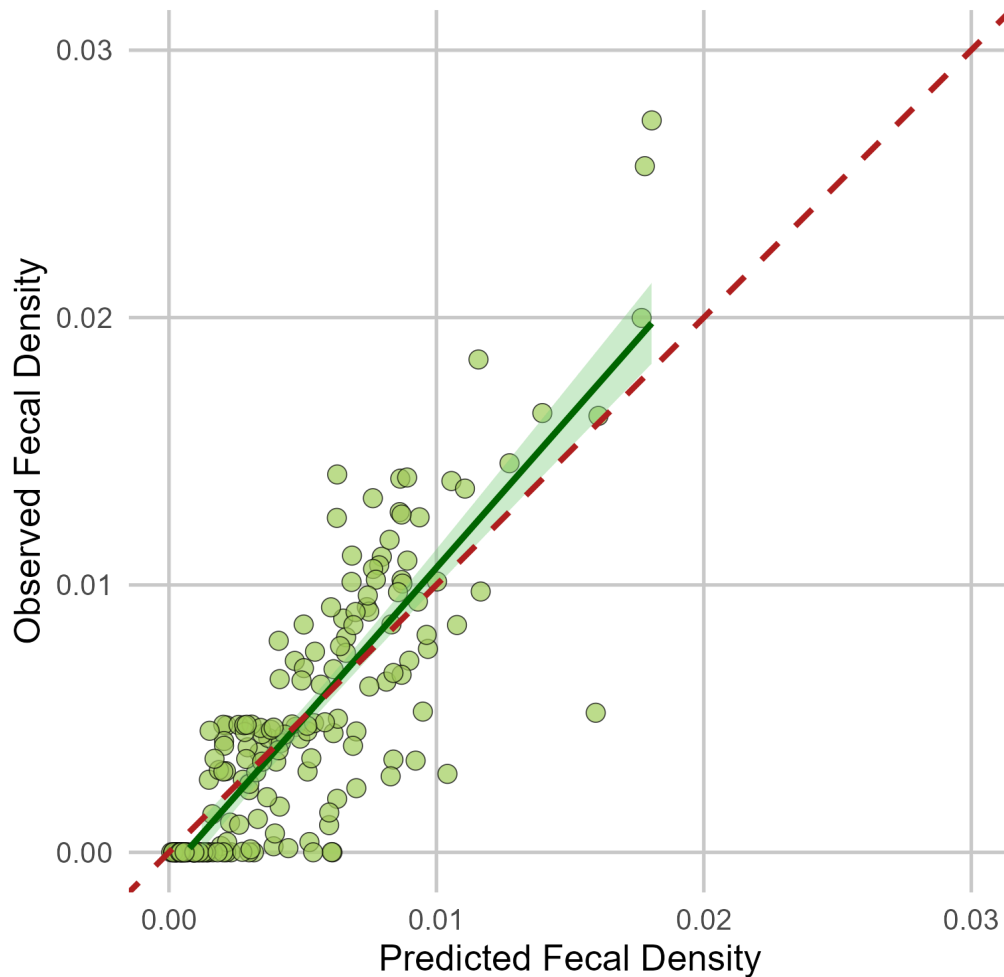


**Fig. 7.** Taille estimée des effets des variables à effets fixes sur la densité de fèces d'hippopotame nain, incluant des intervalles de confiance à 95 % basés sur 2 000 réplicats de bootstrap paramétrique. Les effets non significatifs sont montrés en vert clair, les effets significatifs et marginalement significatifs en vert foncé, avec les marques suivantes : •  $p \leq 0,15$ , \*  $p \leq 0,05$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , \*\*\*  $p \leq 0,001$ . Noms des variables en anglais.



**Fig. 8.** Courbes de réponse des trois effets significatifs ( $p \leq 0,05$ ) et des quatre effets marginalement significatifs ( $0,05 \leq p \leq 0,15$ ) sur la densité de fèces d'hippopotame nain. A : Distance aux petits layons (\*\*). B : Distance aux ruisseaux (). C : Profondeur de la couche de litière (). D : Hauteur des angiospermes. E : Distance au camp. F : Distance aux grandes rivières. G : Couverture en fougères.

Le modèle a expliqué 19,0 % de la variance uniquement par les effets fixes ( $R^2$  marginal = 0,190), et 62,7 % en tenant compte de la variation au niveau des transects ( $R^2$  conditionnel = 0,627). La Fig. 9 visualise les valeurs prédites par le modèle par rapport aux valeurs observées. L'indice global de Moran I des résidus du modèle a donné une valeur de 0,267, indiquant un degré modéré mais acceptable d'autocorrélation spatiale.



**Fig. 9.** Densités de fèces observées versus prédites d'après le modèle. La ligne rouge en pointillés montre la régression idéale 1:1, la ligne verte continue montre la relation linéaire réelle (erreur standard en ombré).

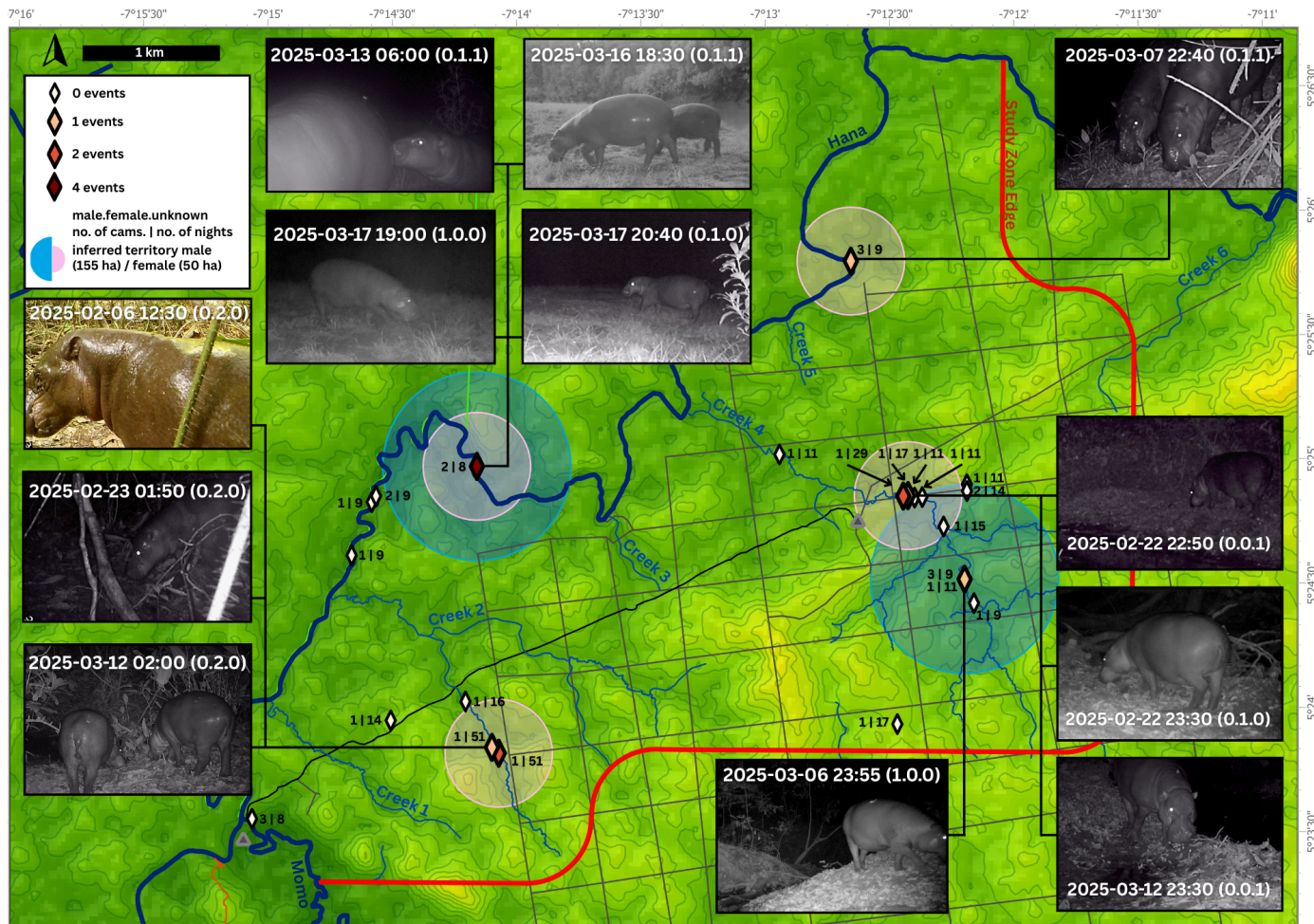
### **3.4 Piégeage photographique**

Au cours d'un total de 365 nuits de piégeage réparties sur 21 sites, 12 passages uniques ont été enregistrés sur 7 sites (Fig. 10), soit une moyenne de 3,3 captures pour 100 nuits de piégeage. Ces observations ont révélé un minimum de neuf individus dans la zone d'étude : deux mâles adultes, une femelle adulte sans jeune et trois femelles adultes chacune accompagnée d'un jeune (un jeune femelle, les deux autres de sexe inconnu).

Lors de cinq occasions, nous avons filmé un hippopotame nain en train de se nourrir passant devant la caméra. Sept espèces de plantes ont ainsi été confirmées comme faisant partie du régime alimentaire de l'hippopotame nain. L'identification des Marantacées est considérée comme provisoire, car il manquait les inflorescences ou les fruits, rendant difficile d'écarter avec certitude des espèces alliées. Ces observations sont résumées dans le Tableau 6, des photos des spécimens d'herbier sont disponibles en Annexe 5.

Au site « Grand Pont » sur le Ruisseau 4, deux événements de piégeage photographique ont eu lieu, aucun ne permettant d'attribuer un sexe, et lors du second passage l'œil gauche ne reflétait pas le flash infrarouge, alors que lors du premier oui. Par précaution, nous considérons qu'il s'agit du même animal avec une nouvelle blessure et supposons qu'il s'agit de la même femelle filmée non loin de là seulement 40 minutes après la première observation.

En plus de l'animal mentionné avec un œil blessé, un autre animal blessé a été observé. La femelle occupant le territoire nord-ouest (Fig. 10) avait perdu son sabot antérieur gauche, ce qui provoquait une boiterie visible. Nous avons ainsi pu confirmer que cette femelle avait déjà été observée à moins d'un kilomètre d'ici, de l'autre côté de la Hana, par un piège photographique d'IBREAM opéré par Kevin Tanguy en 2023. Les autres hippopotames nains n'ont pas pu être reliés aux résultats de suivis antérieurs.



**Fig. 10.** Implantations des pièges photographiques, échelle de couleurs selon le nombre de passages d'hippopotames nains. Les chiffres à côté des symboles des caméras indiquent le nombre de caméras actives à un moment donné et le nombre de nuits de surveillance (nombre de caméras | nombre de nuits), tandis que les chiffres à côté de la date et de l'heure indiquent le sexe des animaux observés (mâle.femelle.inconnu). Tailles des territoires déduites d'après Bülow (1987). Fond de carte : modèle numérique d'élévation NASA SRTM (30 m), tracé des layons mineurs avec l'aimable autorisation de MPI EVA.

**Table 6.** Tableau 6. Espèces végétales observées comme étant consommées par l'hippopotame nain grâce au piégeage photographique. Les abréviations sous « végétation associée » indiquent le port (T : arbres, H : herbacées, R : rotins).

<b>Espèce consommée</b>	<i>Landolphia incerta</i>	<i>Hymenocoleus hirsutus</i>	cf. <i>Marantochloa purpurea</i>	<i>Glinus oppositifolius</i>	<i>Steinchisma laxum</i>	<i>Nelsonia smithii</i>	<i>Ruellia primuloides</i>
<b>Famille</b>	Apocynaceae	Rubiaceae	Marantaceae	Molluginaceae	Poaceae	Acanthaceae	Acanthaceae
<b>Port et traits remarquables</b>	Liane herbacée ; feuilles avec pointe gouttelette apicale prononcée, faiblement pliées le long de la nervure principale, rougeâtres quand jeunes.	Herbacée rampante ; feuilles cordiformes, poilues au-dessus sur la nervure principale, dessous aussi sur les nervures secondaires ; ressemble à <i>Geophila afzelii</i> .	Grand monocotylédone ; pétiole long ; limbe asymétrique, relativement étroit, apex cuspidé ; poils faibles le long de la nervure médiane dessous.	Herbacée ; feuilles petites, verticillées, glabres, apex faiblement crénelé ; racine pivotante marquée ; ressemble à <i>Mollugo</i> spp.	Graminée ; panicules à ± angle droit par rapport à la tige centrale dressée, chaque panicule portant de nombreux épillets blancs à pourpres.	Herbacée rampante ; feuilles avec poils courts et épais au-dessus ; bractées poilues formant une petite structure conique ; ressemble à <i>Phaulopsis</i> spp.	Arbuste ligneux ; paires de feuilles inégales, base asymétrique, cystolithes visibles, poils dispersés sur les marges ; ressemble à <i>Lankesteria</i> spp..
<b>Occurrences</b>	2025-02-06 (femelle subadulte)	2025-03-13 (femelle adulte avec femelle subadulte)		2025-03-07 (femelle adulte avec jeune)		2025-03-12 (adulte, probablement femelle)	2025-03-06 (mâle adulte)
<b>Lieu d'observation de l'alimentation</b>	Piste animale en amont, plaine basse du Ruisseau 2, sur sol ferme.	Piste animale en amont, plaine basse du Ruisseau 2, sur sol faiblement marécageux.		Berge du Hana, inondée saisonnièrement, partiellement exposée au soleil.		Lit du Ruisseau 4, sujet à des inondations périodiques.	Haut de berge du Ruisseau 4.
<b>Notes sur la végétation associée</b>	R: <i>Calamus deeratus</i> . H: <i>Arthropteris palisotii</i> , <i>Lomariopsis</i> spp. <i>guineensis</i> & <i>rossii</i> , <i>Pteris burtonii</i> .	À proximité de l'observation de consommation de <i>L. incerta</i> ; présence également du grand monocotylédone <i>Palisota hirsuta</i> , avec des signes d'herbivorie d'origine incertaine.		T: <i>Uapaca heudelotii</i> . H: <i>Oldenlandia lancifolia</i> (des signes d'herbivorie d'origine incertaine), <i>Alternanthera sessilis</i> , <i>Ceratopteris cornuta</i> , <i>Pityrogramma calomelanos</i> .		H: <i>Aneilema umbrosum</i> (des signes d'herbivorie d'origine incertaine).	T: <i>Sacoglottis gabonensis</i> , <i>Scytopetalum tieghemii</i> . H: <i>Lomariopsis guineensis</i> , <i>Pteris burtonii</i> , <i>Triplophyllum protensum</i> .

#### 4. Discussion

Cette étude avait pour objectif de quantifier l'importance relative de nombreux facteurs environnementaux susceptibles d'influencer la répartition du hippopotame nain à l'échelle locale. Nous avons combiné les données de 187 relevés des conditions environnementales pertinentes avec les comptages de crottes de hippopotame nain sur 38 transects linéaires, révélant plusieurs relations importantes. Trois d'entre elles étaient statistiquement significatives : les hippopotames nains montraient une nette préférence pour les zones éloignées des pistes, proches des ruisseaux forestiers et avec une couche de litière peu épaisse. De plus, quatre autres variables présentaient une corrélation marginalement significative, ce qui implique qu'elles sont également d'une importance considérable : les hippopotames nains préféraient les zones éloignées des camps, avec une strate herbacée angiosperme haute et une forte couverture en fougères, ainsi que les zones proches des rivières majeures.

La dépendance générale du hippopotame nain à la disponibilité des cours d'eau concorde avec ce qui est connu d'études antérieures (Bogui et al., 2016 ; Conway, 2013 ; Hillers et al., 2017), bien qu'à notre connaissance aucune recherche n'ait auparavant tenté de dissocier les effets des différents types de rivières. Les innombrables petits ruisseaux forestiers alimentés par la pluie dans le PN de Taï n'ont pas été cartographiés de manière exhaustive et tendent donc à être exclus des études de modélisation de niche. Après avoir effectué un relevé sur le terrain dans notre petite section de forêt, nous avons montré que ces ruisseaux offrent un habitat encore plus important que les rivières Hana et Momo. Compte tenu du fait que ces grandes rivières sont relativement rares dans le Parc et que le hippopotame nain est censé défendre de petits territoires fixes (Bülow, 1987), elles sont probablement tout simplement inaccessibles à une grande part de la population. Comparativement, la longueur cumulée de tous les ruisseaux forestiers est beaucoup plus importante, ce qui permet à plus de territoires de s'y centrer. Un aspect supplémentaire pourrait être lié à la végétation associée : les grandes rivières dans la zone d'étude sont (partiellement) bordées de plaines inondables avec des herbes, des plantes herbacées hautes et des arbustes, ainsi que des peuplements pauvres en peuplements de *Plagiosiphon* plus à l'intérieur (Guillaumet, 1967), au lieu des « forêts hautes » et bas-fonds habituels qui bordent les ruisseaux.

L'augmentation de la densité de crottes avec la distance accrue aux layons mineurs (pistes humaines très fréquentées) et aux camps correspond bien à la caractérisation générale du hippopotame nain comme un animal timide cherchant à éviter les humains. Cependant, la relation avec les pistes humaines nécessite une interprétation plus nuancée. Le nombre de crottes rencontrées hors transect dépasse largement le nombre sur transect, certaines des grappes les plus denses ayant même été observées directement sur les layons (Annexe 6). Il nous semble que la densité de crottes en s'éloignant d'un layon est en réalité quelque peu bimodale, avec un pic marqué directement le long des pistes (non détecté par notre modèle) et un pic diffus plus loin dans les broussailles (détecté par notre modèle). Des densités élevées de crottes de hippopotame nain le long des clairières humaines ont déjà été rapportées (Hentschel, 1990). Même si leur facilité de déplacement et leur abondance relative en petites herbes (obs. pers.) conduisent à une forte fréquentation des layons, cela n'explique toujours pas la relative absence de crottes à leur immédiate proximité. Nous émettons donc l'hypothèse qu'une défécation préférentielle est à l'origine de ce schéma, ces corridors représentant des emplacements avantageux pour la défense territoriale et la

communication olfactive. Une telle variation dans la probabilité de défécation a déjà été observée chez d'autres espèces de mammifères territoriaux dans le contexte des routes humaines (Krofel et al., 2017 ; Rafiq et al., 2020). En effet, nos résultats suggèrent également une sélection active des sites de défécation de différentes manières : un petit nombre de crottes « d'âge mixte » ont été observées, suggérant que le marquage des anciennes zones par réapplication est parfois pratiqué, et parmi un total de 41 crottes de type défécation, huit ont été trouvées dans un seul groupe sur 50 mètres dépourvu de crottes de type pulvérisation. Avec des probabilités spatiales de défécation probablement non aléatoires chez cette espèce, les préférences écologiques déduites de cette étude devraient être validées par d'autres formes de biomonitoring, telles que le piégeage photographique systématique ou le suivi par GPS.

La relation négative entre la densité de crottes du hippopotame nain et la hauteur de la couche de litière, bien que faible, n'avait jamais été établie ni étudiée auparavant. La plupart des recherches sur l'interaction entre les grands mammifères et la litière foliaire proviennent de régions tempérées (par exemple, Dhimi et al., 2023 ; Neupane et al., 2022). Une expérience d'exclusion, dans laquelle les grands mammifères étaient empêchés d'entrer, a montré que la litière foliaire dans les forêts tempérées peut s'accumuler en l'absence de passage de grands mammifères (Ramirez et al., 2019), ce qui pourrait être le cas ici. En effet, nous avons généralement observé des couches de litière plus épaisses dans des poches de forêt particulièrement difficiles à traverser à cause d'arbres et de branches tombés, ce qui pourrait avoir un effet similaire à une exclusion. Un autre facteur important pourrait être que des couches plus épaisses de litière sèche produisent davantage de bruit lors de la marche. Si cela est vrai, cet effet serait probablement plus prononcé durant la saison sèche.

À part la profondeur de la litière, peu de mesures de la végétation expliquaient une grande partie de la variance dans les densités de crottes. La couverture totale en fougères ainsi que la hauteur de la strate herbacée angiosperme méritent cependant d'être incluses dans de futures études en raison de leurs effets proches de la significativité, qui suivent les schémas hypothétiques. La hauteur des angiospermes est étroitement liée à la densité globale de la strate herbacée, que le hippopotame nain préfère être fermée selon Ouattara et al. (2019). Cette étude rapportait également avoir observé des signes d'activité du hippopotame nain surtout sous un couvert « ouvert », mais notre approche quantifiée de cette caractéristique d'habitat ne confirme pas cette préférence. Par ailleurs, nous nous attendions à ce que la disponibilité des fougères soit importante pour le hippopotame nain, car elles constituent un élément important de son régime alimentaire (Hentschel, 1990). Nos données soutiennent une telle relation positive.

Une analyse plus détaillée de la couverture en fougères, répartie en plusieurs groupes phytosociologiques, n'a révélé aucune corrélation avec la densité de crottes, bien qu'elle offre des perspectives écologiques intéressantes sur les espèces elles-mêmes. L'enquête sur les fougères a abouti à la reconnaissance de quatre groupes sociologiques, chacun correspondant à une niche relativement distincte. Le groupe A était présent dans presque toutes les parcelles, reflétant sa capacité à se développer à travers toute la forêt haute. La seule zone où il est généralement absent des autres groupes de fougères est la zone dominée par *Plagiosiphon*, juste derrière les digues de la Hana. Le groupe B se développe

le plus souvent dans les zones inondées saisonnièrement et semble prospérer sous des perturbations relativement fortes, se développant aussi le long de certains layons. Le groupe C est également indicatif de conditions de croissance humides, mais semble préférer des sols qui restent humides durant la saison sèche. Enfin, le groupe D correspond aux espèces qui se rencontrent sur des positions bien drainées en pente. La zone de transition entre les groupes C et D couvre une grande partie de la zone d'étude. Bien qu'il n'existe pas d'études phytosociologiques antérieures dans la forêt guinéenne supérieure avec un niveau de détail aussi local que le nôtre, rendant les comparaisons directes difficiles, De Rouw et al. (1990) placent les espèces de fougères les plus communes le long d'un gradient similaire de dépendance à l'humidité. Il est à noter que, malgré la représentation de types de végétation différents, tous les groupes de fougères incluaient des membres connus pour faire partie du régime alimentaire du hippopotame nain. Cela pourrait encourager le hippopotame nain à s'alimenter dans différentes parties du paysage.

La capture par pièges photographiques s'est avérée une technique fructueuse pour découvrir de nouvelles informations sur le régime alimentaire de l'hippopotame nain, notre taux de capture de 3,3 événements pour 100 nuits dépassant celui des efforts (plus systématiques) de Conway (2013) et Van Heukelum (2011). Ainsi, sept espèces végétales ont pu être identifiées comme consommées, dont quatre n'avaient jamais été rapportées auparavant (les exceptions étant *Hymenocoleus hirsutus* et *Steinchisma laxum* sous des synonymes dans Hentschel, 1990, ainsi que *Marantochloa purpurea* dans Hendier et al., 2021). Parmi ces quatre nouvelles espèces, deux (*Glinus oppositifolius* et *Nelsonia smithii*) sont de petites herbes du sol forestier, et une (*Landolphia incerta*) est une espèce grimpante mais non ligneuse. En ce sens, elles correspondent bien au type de végétation que l'hippopotame nain préfère (Robinson et al., 2017). *Ruellia primuloides* est un arbuste ligneux, mais notre spécimen d'herbier suggère que l'hippopotame nain le défolierait sans manger les tiges ligneuses plus grosses. C'est aussi une espèce relativement abondante dans cette partie du PN de Taï (Van Rompaey et al., 2001), ce qui concorde avec l'idée que l'hippopotame nain adapte son régime alimentaire aux conditions locales (Hendier et al., 2021 ; Mo, 2022).

L'importance particulière des petits ruisseaux de montagne, mentionnée précédemment, a des implications pour la planification de la conservation. Tous les ruisseaux inclus dans notre modèle sont restés actifs durant la saison sèche 2025, mais ils se sont réduits au point d'être facilement franchissables à gué à la plupart des endroits. Les bancs de sable et de gravier exposés étaient courants, les zones suffisamment profondes pour que l'hippopotame nain puisse s'y vautrer n'étaient que sporadiques, et les racines qui pourraient servir de terriers en saison des pluies étaient largement exposées. Avec le temps, l'assèchement provoqué par la déforestation dans le sud-ouest de la Côte d'Ivoire (Brou, 2010 ; Kühl et al., 2012) pourrait entraîner la disparition progressive de ces éléments d'habitat cruciaux. Des preuves s'accumulent indiquant que les conditions climatiques au sein du PN de Taï sont déjà en train de changer. Les relevés phénologiques suggèrent que plusieurs espèces d'arbres montrent des signes de stress hydrique (Taï Chimpanzee Project, en préparation). Nous ajoutons à cela l'observation que la fougère *Triplophyllum protensum* est désormais l'élément dominant de la strate herbacée en pente dans notre zone d'étude, plutôt que l'espèce plus associée à l'eau *Pteris burtonii* (Tableau 3). Cela contraste fortement avec De Rouw et al. (1990), qui considéraient l'apparition de *P. burtonii* sur les crêtes comme une

caractéristique distinctive du sud relativement plus humide du PN de Taï (limite située environ 30 km au nord de notre zone d'étude). Nous notons également que notre indice moyen MODIS EVI (Tableau 4) est inférieur à ceux rapportés pour d'autres forêts pluviales semi-décidueuses africaines (Gond et al., 2013). Alors que la déforestation continue d'aggraver la tendance à l'assèchement dans la région, il existe un risque que la surface des habitats adaptés au hippopotame nain commence elle aussi à diminuer en raison de la disparition des ruisseaux, même dans les zones protégées. Étant donné que cette menace n'est actuellement pas prise en compte dans l'évaluation de la Liste rouge de l'UICN (Ransom et al., 2015), le risque que fait peser l'aridification sur le hippopotame nain mérite une investigation urgente.

Enfin, le piégeage photographique a aussi révélé une femelle hippopotame nain manquant son sabot antérieur gauche. En l'absence de signalements de pièges à mâchoires utilisés dans la forêt ou les plantations adjacentes (Couturier, comm. pers.), et sachant que les léopards ne ciblent pas particulièrement les sabots (Blanco & Luzardo-Vera, 2021), nous estimons qu'il est le plus probable que cet hippopotame nain ait été pris dans un filet de pêche alors qu'il était plus jeune. Au cours de ce projet, un nombre considérable de filets de pêche ont été récupérés dans la rivière Hana, beaucoup semblant abandonnés depuis un certain temps. Nous attirons l'attention sur le fait que les filets de pêche, en particulier lorsqu'ils sont abandonnés et recouverts superficiellement par des sédiments, pourraient constituer une menace supplémentaire pour le hippopotame nain. Dans les zones où la pêche légale coïncide avec des habitats importants pour le hippopotame nain, comme certaines parties du paysage Lofa-Gola-Mano (Garteh, 2013), des initiatives de sensibilisation communautaire pourraient aider à réduire cette pression supplémentaire sur une espèce déjà confrontée à de nombreux défis et qui continuera d'en faire face dans les années à venir.

## 5. Conclusions

Un total de 62 crottes d'hippopotame nain, réparties sur 38 transects, ont été combinées à 187 points de données collectées au sol et issues de sources géospatiales concernant la composition et la structure de la végétation ainsi que d'autres caractéristiques clés de l'habitat. Cette approche a permis d'élaborer un modèle expliquant environ 18,2 % de la variance de la densité fécale par ses effets fixes seuls. Le modèle a révélé que la densité des crottes d'hippopotame nain est positivement associée à la proximité de petits cours d'eau forestiers (creeks) et négativement associée à l'épaisseur de la litière et à la proximité des layons. Des effets marginalement significatifs ont été observés pour la hauteur de la strate herbacée des angiospermes, la couverture en fougères, la proximité des grandes rivières et la proximité des campements. L'importance apparente des petits creeks alimentés par les pluies pour l'hippopotame nain pourrait représenter un risque dans une région touchée par l'aridification — un phénomène qui mérite une enquête urgente et qui souligne l'importance de stopper la déforestation en Afrique de l'Ouest. Enfin, le piégeage photographique a permis d'ajouter quatre nouvelles espèces végétales à la liste connue des plantes consommées par l'hippopotame nain, et a fourni les premières indications suggérant que les filets de pêche pourraient représenter une menace pour l'espèce.

## 6. Remerciements

Cette étude s'inscrit dans le cadre du Projet Hippo Taï IBREAM-CSRS ainsi que du programme 2025-2030 d'IBREAM intitulé « Bending the Curve ». Je tiens à remercier Monique Paris, Thomas Lehmborg, Inza Koné, Karim Ouattara, Elie Bandema Bogui et Hermann Digbeu pour m'avoir accueilli à bras ouverts, m'avoir accordé une grande liberté pour définir mon protocole, m'avoir impliqué dans la gestion du programme sur l'hippopotame nain et m'avoir accompagné tout au long de la route, tant littérale que métaphorique, vers le PN de Taï. Je remercie également les anciens membres du programme, Mark van Heukelum, Lisa Rijkers et Alba Hendier, pour leurs précieux conseils et pour m'avoir inspiré à m'engager dans ce domaine de recherche. Je souhaite également exprimer ma gratitude à mes encadrants de l'Institute of Environmental Sciences de l'université de Leyde, Yali Si et Maarten van 't Zelfde, pour avoir pris le pari de faire confiance à un étudiant inexpérimenté mais ambitieux, et pour leurs contributions essentielles à l'analyse des données et à la structure générale de ce rapport. Harald van Mil m'a aussi apporté son expertise en statistiques.

Je suis profondément redevable à Innocent Toile, mon extraordinaire assistant de terrain dans le PN de Taï. Sans lui, le protocole ne serait resté qu'un document abstrait, et le camp aurait manqué cruellement de musique au petit matin. Même lorsque le planning changeait sans cesse, que les fournitures s'épuisaient et que nous avons fini par travailler tous les jours de la semaine, il n'a jamais perdu sa gentillesse, sa joie de vivre et son engagement envers le projet.

Je souhaite remercier l'OIPR pour avoir autorisé cette étude, pour m'avoir accueilli à Djouroutou et pour l'intérêt marqué porté à notre travail. Je remercie également notre hôte, Taï Forest Lodges, pour s'être toujours montré très accommodant face à l'évolution constante de nos besoins. Je remercie aussi Chloé Couturier et Valentina San Martin, les « chimp ladies » du Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, pour m'avoir fait sentir chez moi au Camp Chimpanzé et pour leur soutien matériel et scientifique à plusieurs reprises.

Pour m'aider à prendre mes marques dans le monde de la botanique, je remercie sincèrement Michael Kessler, Anneke de Rouw et Susana Arias Guerrero. Je remercie également le Naturalis Biodiversity Center pour m'avoir permis d'utiliser leurs collections d'herbiers. L'identification des angiospermes a été rendue possible grâce aux apports inestimables de Saturnin Dougouné, Sander van Zon, Ton van der Zon et Carel Jongkind. Le projet pilote en bioacoustique a pu être mené grâce à Hans Slabbekoorn et Jeroen Hubert. Nous remercions le Hortus Botanicus de Leyde, Emsflower Erlebnispark, le ZooParc Overloon et le Zoo de Rotterdam pour avoir accueilli nos recherches à différentes étapes. Nous remercions également le Safaripark Beekse Bergen et le Zoo de Duisbourg pour nous avoir envoyé des échantillons de fèces, ainsi que le Leidse Biologen Club pour avoir mis leur congélateur à disposition.

J'ai eu la chance d'être soutenu par des bourses du LUF International Study Fund, du Minerva Scholarship Fund et de FONA Conservation. Le Projet Hippo Taï IBREAM-CSRS remercie ses partenaires pour avoir rendu cette étude possible.

## 7. Références

- Adou Yao, C. Y., Blom, E. C., Dengueadhé, K. T. S., Van Rompaey, R. S. A. R., N'Guessan, E. K., Wittebolle, G., & Bongers, F. (2005). *Diversité Floristique et Végétation dans le Parc National de Taï, Côte d'Ivoire* (No. 5; Tropenbos - Côte d'Ivoire Série).
- Barnes, R. F. W. (2001). How reliable are dung counts for estimating elephant numbers? *African Journal of Ecology*, 39(1), 1–9.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2001.00266.x>
- Bartoń, K. (2025). *MuMIn: Multi-Model Inference* (Version 1.48.11) [Computer software].
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). *Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4* [Computer software].
- Baudry, O., Charmetant, C., Collet, C., & Ponette, Q. (2014). Estimating light climate in forest with the convex densiometer: Operator effect, geometry and relation to diffuse light. *European Journal of Forest Research*, 133(1), 101–110.  
<https://doi.org/10.1007/s10342-013-0746-6>
- Benl., G. (1978). The pteridophyta of Fernando Po (contribution to a Flora of the island). I: Lycopodiaceae, Selaginellaceae, Psilotaceae, Schizaeaceae, Gleicheniaceae, Osmundaceae, Cyatheaceae. *Acta Botánica Barcinonensia*, 31.
- Benl., G. (1980). The pteridophyta of Fernando Po (contribution to a Flora of the island). II: Marattiaceae, Hymenophyllaceae, Adiantaceae, Hemionitidaceae. *Acta Botánica Barcinonensia*, 32.
- Benl., G. (1982). The pteridophyta of Fernando Po (contribution to a Flora of the island). III: Ophioglossaceae, Sinopteridaceae, Vittariaceae, Polypodiaceae, Grammitaceae, Loxogrammeaceae, Davalliaceae, Oleandraceae, Nephrolepidaceae. *Acta Botánica Barcinonensia*, 33.
- Benl., G. (1988). The pteridophyta of Bioko (Fernando Po) (contributions to a Flora of the island). IV: Isoëtaceae, Pteridaceae, Acrostichaceae, Dennstaedtiaceae, Hypolepidaceae, Athyriaceae, Thelypteridaceae, Blechnaceae. *Acta Botánica Barcinonensia*, 38.
- Benl., G. (1991). The pteridophyta of Bioko (Fernando Po) (contributions to a Flora of the island). V: Aspleniaceae, Aspidiaceae, Lomariopsidaceae, Elaphoglossaceae, Addendum. Key to families. Acknowledgements. References. Index. *Acta Botánica Barcinonensia*, 40.
- Blanco, R. E., & Luzardo-Vera, D. E. (2021). A biomechanical model to assess the injury risk of leopards (*Panthera pardus*) hunting by free falling from trees. *Biological Communications*, 66(3). <https://doi.org/10.21638/spbu03.2021.305>
- Bobrowski, M., Gillich, B., & Stolter, C. (2020). Nothing else matters? Food as a driving factor of habitat use by red and roe deer in winter? *Wildlife Biology*, 2020(4), 1–9.  
<https://doi.org/10.2981/wlb.00723>

- Bogui, E. B., Kone, I., Ouattara, K., Kouakou, C. Y., & Gnagbo, A. (2016). Distribution of Pygmy hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*) in Taï National Park, Ivory Coast: Influences of natural and anthropogenic factors. *International Journal of Research in Biosciences*, 5(4), 27–35.
- Brou, T. (2010). Variabilité climatique, déforestation et dynamique agrodémographique en Côte d'Ivoire. *Sécheresse*, 21(4), 327–329. <https://doi.org/10.1684/sec.2010.0266>
- Bülow, W. (1987). *Untersuchungen am Zwergflußpferd, Choeropsis liberiensis im Azagny—Nationalpark, Elfenbeinküste* [Thesis]. Technische Universität Braunschweig.
- Chapman, C. A. (1983). Speciation of tropical rainforest primates of Africa: Insular biogeography. *African Journal of Ecology*, 21(4), 297–308. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1983.tb00329.x>
- Chatelain, C., Kadjo, B., Kone, I., & Refisch, J. (2001). *Relations Faune—Flore dans le Parc National de Taï: Une étude bibliographique* (Tropenbos - Côte d'Ivoire Série).
- Conway, A. L. (2013). *Conservation of the Pygmy Hippo (Choeropsis liberiensis) in Sierra Leone, West Africa* [PhD Dissertation]. University of Georgia.
- Crawford, A. (2013). *Conflict prevention and resolution in Taï National Park, Côte d'Ivoire*. Wild Chimpanzee Foundation.
- Crouch, N. R., Klopper, R. R., J. E. Burrows, & Burrows, S. M. (Eds.). (2011). *Ferns of Southern Africa: A comprehensive guide*. Struik Nature ; New Holland [distributor].
- De Rouw, A. (1991). *Rice, weeds and shifting cultivation in a tropical rain forest: A study of vegetation dynamics* [PhD Dissertation]. Wageningen University & Research.
- De Rouw, A., Vellema, H. C., & Blokhuis, W. A. (1990). *Land Unit Survey of the Taï Region, South-West Cote d'Ivoire* (Tropenbos - Côte d'Ivoire Série).
- Dengler, J. (2017). Phytosociology. In D. Richardson, N. Castree, M. F. Goodchild, A. Kobayashi, W. Liu, & R. A. Marston (Eds.), *International Encyclopedia of Geography* (1st ed., pp. 1–6). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781118786352.wbieg0136>
- Denguéadé Kolongo, T. S., Decocq, G., Adou Yao, C. Y., Blom, E. C., & Van Rompaey, R. S. A. R. (2006). Plant Species Diversity in the Southern Part of the Taï National Park (Côte d'Ivoire). *Biodiversity and Conservation*, 15(7), 2123–2142. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-6686-1>
- Dhami, B., Bhusal, A., Neupane, B., Kc, N., Lamichhane, S., Bhattarai, D., & Shrestha, B. (2023). Fine-scale habitat characteristics influence the winter habitat use of swamp deer (*Rucervus duvaucelii*) in Shuklaphanta National Park, Nepal. *Global Ecology and Conservation*, 47, e02648. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02648>
- Diarrassouba, A., Gnagbo, A., Kouakou, C. Y., Campbell, G., Tiedoué, M. R., Tondossama, A., Kühl, H. S., & Kone, I. (2019). Differential response of seven duiker species to human activities in Taï National Park, Côte d'Ivoire. *African Journal of Ecology*, 58(1),

58–68. <https://doi.org/10.1111/aje.12680>

- Digbeu, H. E. O., Ouattara, K., Bogui, E. B., Vale, D. P., Coulibaly, M., Diarrassouba, A., Paris, M., & Kone, I. (2024). Influence of water quality on the distribution of pygmy hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*, Morton 1849) in Taï National Park in Côte d'Ivoire. *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences*, 25(5), 87–97.
- Eltringham, S. K. (1993). The Pygmy Hippopotamus (*Hexaprotodon liberiensis*). In W. L. R. Oliver, *Status Survey and Conservation Action Plan: Pigs, Peccaries and Hippos*.
- Erazo-Mera, E., Younes, N., Horwood, P. F., Paris, D., Paris, M., & Murray, N. (2024). Forest loss during 2000–2019 in pygmy hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*) habitats was driven by shifting agriculture. *Environmental Conservation*, 51(1), 55–63. <https://doi.org/10.1017/S0376892923000310>
- Esri. (2023). *ArcGIS Pro* (Version 3.1.2) [Computer software].
- Etzenhouser, M. J., Owens, M. K., Spalinger, D. E., & Murden, S. B. (1998). Foraging behavior of browsing ruminants in a heterogeneous landscape. *Landscape Ecology*, 13, 55–64.
- Flacke, G. L., Chambers, B. K., Martin, G. B., & Paris, M. C. J. (2015). The Pygmy Hippopotamus *Choeropsis liberiensis* (Morton, 1849): Bringing to Light Research Priorities for the Largely Forgotten, Smaller Hippo Species. *Der Zoologische Garten*, 84(5–6), 234–265. <https://doi.org/10.1016/j.zoolgart.2015.07.006>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression* (Version Third edition) [Computer software].
- Freeman, B., Roehrdanz, P. R., & Peterson, A. T. (2019). Modeling endangered mammal species distributions and forest connectivity across the humid Upper Guinea lowland rainforest of West Africa. *Biodiversity and Conservation*, 28(3), 671–685. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-01684-6>
- Furnell, S., Dowd, D., Tweh, C., Zoro Gone Bi, I. B., Vergnes, V., Normand, E., & Boesch, C. (2015). *Report on Phase 2 in the proposed Grebo-Krahn National Park (February-June 2015)*. Wild Chimpanzee Foundation.
- Garteh, J. C. (2013). *Studying the distribution and abundance of the Endangered pygmy hippopotamus (Choeropsis liberiensis) in and around the Gola Rainforest National Park in southeastern Sierra Leone* [Masters Thesis]. Njala University.
- Gond, V., Fayolle, A., Penneç, A., Cornu, G., Mayaux, P., Camberlin, P., Doumenge, C., Fauvet, N., & Gourlet-Fleury, S. (2013). Vegetation structure and greenness in Central Africa from Modis multi-temporal data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1625), 20120309. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0309>
- Guillaumet, J.-L. (1967). *Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Cote d'Ivoire)* (Memoires ORSTOM).

- 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., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C. O., & Townshend, J. R. G. (2013). High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, *342*(6160), 850–853. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>
- Hardy, O. J., Born, C., Budde, K., Daïnou, K., Dauby, G., Duminil, J., Ewédjé, E.-E. B. K., Gomez, C., Heuertz, M., Koffi, G. K., Lowe, A. J., Micheneau, C., Ndiade-Bourobou, D., Piñeiro, R., & Poncet, V. (2013). Comparative phylogeography of African rain forest trees: A review of genetic signatures of vegetation history in the Guineo-Congolian region. *Comptes Rendus. Géoscience*, *345*(7–8), 284–296. <https://doi.org/10.1016/j.crte.2013.05.001>
- Harley, W. J. (1955). The Ferns of Liberia. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, *177*, 58–101.
- Harley, W. J. (1976). *Handbook of Liberian Ferns*. Granta Mission.
- Hartig, F. (2024). *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models* (Version 0.4.7) [Computer software].
- Hendier, A. (2019). *Diet determination of wild Pygmy Hippopotamus (Choeropsis liberiensis)* [Masters Thesis]. University of Neuchâtel.
- Hendier, A., Chatelain, C., Du Pasquier, P., Paris, M., Ouattara, K., Kone, I., Croll, D., & Zuberbühler, K. (2021). A new method to determine the diet of pygmy hippopotamus in Taï National Park, Côte d'Ivoire. *African Journal of Ecology*, *59*(4), 809–825. <https://doi.org/10.1111/aje.12888>
- Hentschel, K. M. (1990). *Untersuchung zu Status, Ökologie und Erhaltung des Zwergflusspferdes (Choeropsis liberiensis) in der Elfenbeinküste* [PhD Dissertation]. Technische Universität Braunschweig.
- Higgins, K. F., Jenkins, K. J., Clambey, G. K., Uresk, D. W., Naugle, D. E., Klaver, R. W., Norland, J. E., Jensen, K. C., & Barker, W. T. (2012). Vegetation sampling and measurement. In *The wildlife techniques manual: Research* (Vol. 1, pp. 318–409).
- Hill, M. O. (1979). *TWINSPAN—A Fortran Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-way Table by Classification of The Individuals and Attribute* [Computer software]. Cornell Univ., Dept of Ecology and Systematics.
- Hillers, A., Buchanan, G. M., Garteh, J. C., Tommy, S. M., Fofana, M. L., & Lindsell, J. A. (2017). A mix of community-based conservation and protected forests is needed for the survival of the Endangered pygmy hippopotamus *Choeropsis liberiensis*. *Oryx*, *51*(2), 230–239. <https://doi.org/10.1017/S003060531600020X>
- Holtum, R. E. (1986). Studies in the Fern-Genera Allied to *Tectaria* V *Triplophyllum*, a New Genus of Africa and America. *Kew Bulletin*, *41*(2), 237. <https://doi.org/10.2307/4102928>
- Hoppe-Dominik, B., Köhl, H. S., Radl, G., & Fischer, F. (2011). Long-term monitoring of large

- rainforest mammals in the Biosphere Reserve of Taï National Park, Côte d'Ivoire: Long-term monitoring Taï National Park. *African Journal of Ecology*, 49(4), 450–458. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2011.01277.x>
- Jiang, Y., Zang, R., Letcher, S. G., Ding, Y., Huang, Y., Lu, X., Huang, J., Liu, W., & Zhang, Z. (2016). Associations between plant composition/diversity and the abiotic environment across six vegetation types in a biodiversity hotspot of Hainan Island, China. *Plant and Soil*, 403(1–2), 21–35. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2723-y>
- Jongkind, C., & De Winter, W. (2015). *Blotiella confusa* Jongkind & W. de Winter, sp. Nov. (Dennstaedtiaceae), a new species from lowland tropical West Africa, and its distinction from *B. reducta* (C. Chr) R.M. Tryon. *Adansonia*, 37(1), 7–12. <https://doi.org/10.5252/a2015n1a1>
- Junker, J., Boesch, C., Freeman, T., Mundry, R., Stephens, C., & Kühl, H. S. (2015). Integrating wildlife conservation with conflicting economic land-use goals in a West African biodiversity hotspot. *Basic and Applied Ecology*, 16(8), 690–702. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.07.002>
- Klop, E., Lindsell, J., & Alhaji Siaka. (2008). *Biodiversity of Gola Forest, Sierra Leone*. The Royal Society for the Protection of Birds. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1177.9444>
- Krofel, M., Hočevár, L., & Allen, M. L. (2017). Does human infrastructure shape scent marking in a solitary felid? *Mammalian Biology*, 87, 36–39. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.05.003>
- Kühl, H. S., N'Guessan, A., Riedel, J., Metzger, S., & Deschner, T. (2012). The Effect of Climate Fluctuation on Chimpanzee Birth Sex Ratio. *PLoS ONE*, 7(4), e35610. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035610>
- MacDougall, A., & Kellman, M. (1992). The Understorey Light Regime and Patterns of Tree Seedlings in Tropical Riparian Forest Patches. *Journal of Biogeography*, 19(6), 667. <https://doi.org/10.2307/2845708>
- Mitchell, K. (2023). *Quantitative Analysis by the Point-Centered Quarter Method*. <https://people.hws.edu/mitchell/PCQM.pdf>
- Mo, M. (2022). The case of a pygmy hippopotamus 'Choeropsis liberiensis' in the Northern Territory, Australia: Extrapolating from a Colombian experience. *The Victorian Naturalist*, 139(4), 103–111.
- Neupane, B., Dhami, B., Bista, S., Sadadev, B. M., Regmi, S., Shrestha, S., Shrestha, B., Traxmandlová, I., Varachova, S., & Kindlmann, P. (2022). Ecological Factors Determining Barking Deer Distribution and Habitat Use in the Mid-Hills of Nepal. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 894369. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.894369>
- N'Goran, P. K., Kouakou, C. Y., N'Goran, E. K., Konaté, S., Herbinger, I., Yapi, F. A., Kuehl, H., & Boesch, C. (2013). Chimpanzee conservation status in the World Heritage Site Taï National Park, Côte d'Ivoire. *International Journal of Innovation and Applied Studies*, 3(2), 326–336.

- Oksanen, J. (2019). *Jarioksa/twinspace* [Computer software].  
<https://github.com/jarioksa/twinspace>
- OpenAI. (2025). *ChatGPT* [Computer software].
- Ouattara, K., Bomey, C. G., Kone, I., & Paris, M. (2019). Habitat use in wild pygmy hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*) in Taï National Park, Côte d'Ivoire. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 12(6), 2578.  
<https://doi.org/10.4314/ijbcs.v12i6.9>
- Ouattara, K., Schaffner, B., & Yeo, E. N. (2018). Preserving biodiversity in a cross-border context. *Rural* 21, 38–40.
- Ouattara, K., Yeo, E. N., Kone, I., & Schafner, B. (2022). Identification des critères et risques de la création du corridor écologique transfrontalier entre le Liberia et la Côte d'Ivoire: Identification of criteria and risk for the creation of the transboundary ecological corridor between Côte d'Ivoire and Liberia. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 16(4), 1631–1645.  
<https://doi.org/10.4314/ijbcs.v16i4.22>
- Page, C. N. (2002). Ecological strategies in fern evolution: A neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 119(1–2), 1–33.  
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(01\)00127-0](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(01)00127-0)
- Pfeifer, M., Boyle, M. J. W., Dunning, S., & Olivier, P. I. (2019). Forest floor temperature and greenness link significantly to canopy attributes in South Africa's fragmented coastal forests. *PeerJ*, 7, e6190. <https://doi.org/10.7717/peerj.6190>
- Pop, P. (2020). *Modified Staff-ball Technique for Densely Vegetated Areas*. Protocol Exchange. <https://doi.org/10.21203/rs.3.pex-753/v1>
- Posit Team. (2024). *RStudio: Integrated Development Environment for R* (Version 2024.12.1) [Computer software]. Posit Software, PBC, Boston, MA.  
<https://www.posit.co>
- Rafiq, K., Jordan, N. R., Meloro, C., Wilson, A. M., Hayward, M. W., Wich, S. A., & McNutt, J. W. (2020). Scent-marking strategies of a solitary carnivore: Boundary and road scent marking in the leopard. *Animal Behaviour*, 161, 115–126.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.12.016>
- Ramirez, J. I., Jansen, P. A., Den Ouden, J., Goudzwaard, L., & Poorter, L. (2019). Long-term effects of wild ungulates on the structure, composition and succession of temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 432, 478–488.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.049>
- Ransom, C., Robinson, P. T., & Collen, B. (2015). *Pygmy Hippopotamus (Choeropsis liberiensis)* [Dataset]. IUCN Red List.  
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T10032A18567171.en>
- Regolin, A. L., Oliveira-Santos, L. G., Ribeiro, M. C., & Bailey, L. L. (2021). Habitat quality, not habitat amount, drives mammalian habitat use in the Brazilian Pantanal.

*Landscape Ecology*, 36(9), 2519–2533. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01280-0>

Richardson, S. J., & Walker, L. R. (2010). Nutrient ecology of ferns. In K. Mehltreter, L. R. Walker, & J. M. Sharpe (Eds.), *Fern Ecology* (1st ed., pp. 111–139). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511844898.005>

Rijkers, L. (2024). *Searching for West Africa's ghost: The elusive pygmy hippopotamus* [Masters Thesis]. Wageningen University & Research.

Robinson, P. T. (2013). Choeropsis liberiensis Pygmy Hippo. In J. Kingdon & M. Hoffman, *Mammals of Africa: Vol. Volume VI: Pigs, Hipppopotamuses, Chevrotain, Giraffes, Deer and Bovids* (pp. 80–83). Bloomsbury Publishing.

Robinson, P. T., Flacke, G. L., & Hentschel, K. M. (2017). *The Pygmy Hippo Story: West Africa's Enigma of the Rainforest*. Oxford University Press.

Roth, H. H., Hoppe-Dominik, B., Mühlenberg, M., Steinhauer-Burkart, B., & Fischer, F. (2004). Distribution and status of the hippopotamids in the Ivory Coast. *African Zoology*, 39(2), 211–224. <https://doi.org/10.1080/15627020.2004.11657218>

Roux, J. P. (2009). *Synopsis of the Lycopodiophyta and Pteridophyta of Africa, Madagascar and neighbouring islands*. South African National Biodiversity Institute.

Sayer, J. A., Harcourt, C. S., & Collins, N. M. (1992). *The Conservation Atlas of Tropical Forests: Africa*. Macmillan Publishers. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.44930>

Senior, R. A., Hill, J. K., González Del Pliego, P., Goode, L. K., & Edwards, D. P. (2017). A pantropical analysis of the impacts of forest degradation and conversion on local temperature. *Ecology and Evolution*, 7(19), 7897–7908. <https://doi.org/10.1002/ece3.3262>

Slik, J. W. F., Raes, N., Aiba, S., Brearley, F. Q., Cannon, C. H., Meijaard, E., Nagamasu, H., Nilus, R., Paoli, G., Poulsen, A. D., Sheil, D., Suzuki, E., Van Valkenburg, J. L. C. H., Webb, C. O., Wilkie, P., & Wulffraat, S. (2009). Environmental correlates for tropical tree diversity and distribution patterns in Borneo. *Diversity and Distributions*, 15(3), 523–532. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00557.x>

Van Heukelum, M. J. D. (2011). *In search of the illusive Pygmy Hippo; Establishment of methods to determine population structure of Pygmy Hippos in Tai forest, and assessment of their role in seed dispersal* [Masters Thesis]. Wageningen University & Research.

Van Rompaey, R. S. A. R., Adou Yao, C. Y., Blom, E. C., Dégueadhé Kolongo, S. T., Aké Assi, L., Wittebolle, G., & N'Guessan, K. E. (2001). *Biodiversité végétale et écologie du paysage dans le Sud du Parc National de Taï* (Tropenbos - Côte d'Ivoire Série).

Waitkuwait, W. E. (1985). Investigations of the breeding biology of the West-african slender-snouted crocodile *Crocodylus cataphractus* Cuvier, 1824. *Amphibia-Reptilia*, 6, 387–399.

Waltert, M., Seifert, C., Radl, G., & Hoppe-Dominik, B. (2010). Population size and habitat of

the White-breasted Guineafowl *Agelastes meleagrides* in the Taï region, Côte d'Ivoire. *Bird Conservation International*, 20(1), 74–83.  
<https://doi.org/10.1017/S0959270909990189>

Wild Chimpanzee Foundation. (2011). *Inventory of the proposed landscape corridors between Taï National Park, Côte d'Ivoire and Grebo National Forest, Liberia*. Wild Chimpanzee Foundation.

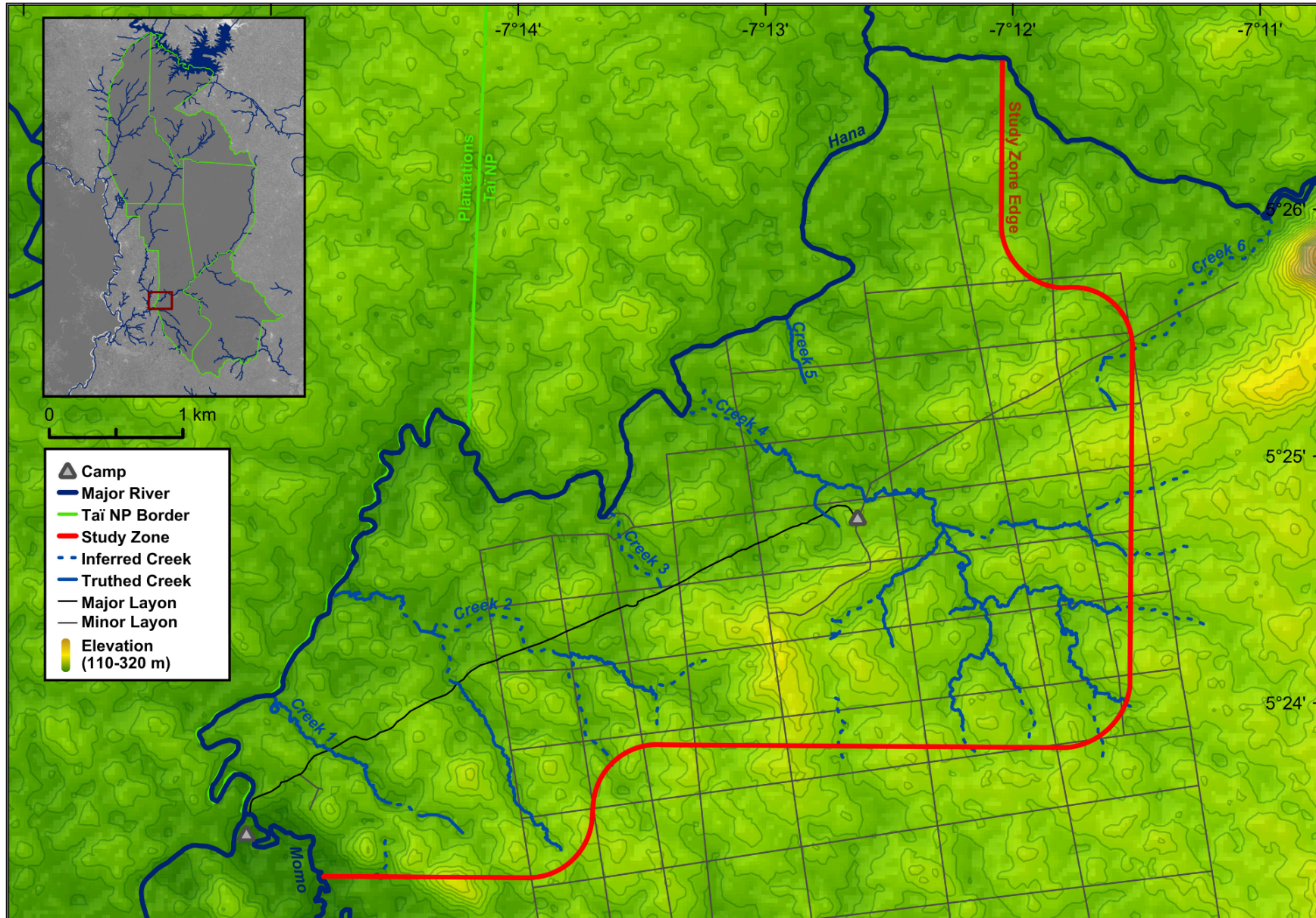
Wild Chimpanzee Foundation. (2023). *Creation of the Cavally Nature Reserve: A Beacon of Hope for Ivorian Forests*. Wild Chimpanzee Foundation.

## Annexe 1. Fougères consommées par l'hippopotame nain

Tableau s1-1. Fougères (Pteridophyta) confirmées comme étant consommées par l'hippopotame nain. Liste adaptée de Hentschel (1990), aucun ajout n'ayant été signalé dans le régime alimentaire de l'espèce depuis la soumission de cette thèse. La taxonomie suit Roux (2009). Les « synonymes présumés » renvoient à des plantes mentionnées par Hentschel (1990) sous des noms ne correspondant pas exactement à l'orthographe officielle d'une espèce ou de l'un de ses synonymes.

Family	Species	Comments
Adiantaceae	<i>Adiantum vogelii</i>	Également mentionnée par Bülow (1987).
Dryopteridaceae	<i>Lastreopsis currorii</i>	Sous le synonyme <i>Ctenitis efulensis</i> .
Gleicheniaceae	<i>Dicranopteris linearis</i>	
Lindsaeaceae	<i>Lomariopsis guineensis</i>	Également mentionnée par Bülow (1987); considérée comme une « préférée ».
Lygodiaceae	<i>Lygodium smithianum</i>	
	<i>Lygodium spec.?</i>	Mentionnée par Hentschel (1990) sous le nom <i>Lygodium cernum</i> : le nom valide le plus proche serait <i>Lycopodiella cernua</i> , mais étant donné les différences morphologiques marquées entre <i>Lygodium</i> et <i>Lycopodiella</i> ainsi que l'attribution explicite à la famille des Schizaceae, nous ne sommes pas en mesure de confirmer cette interprétation.
Nephrolepidaceae	<i>Nephrolepis biserrata</i>	Également mentionnée par Bülow (1987) et Hendier (2019); considérée comme une « préférée ».
Polypodiaceae	<i>Microsorium punctatum</i>	Sous le (présumé) synonyme <i>Microsorium punctatum</i> .
Pteridaceae	<i>Pteris burtonii</i>	Également mentionnée par Hendier (2019); considérée comme une « préférée ».
Selaginellaceae	<i>Selaginella myosurus</i>	Sous le synonyme <i>Selaginella scandens</i> .
	<i>Selaginella vogelii</i>	Sous le (présumé) synonyme <i>Selaginella vogelei</i> .
Tectariaceae	<i>Triplophyllum protensum</i>	Sous le synonyme <i>Ctenitis protensa</i> ; également mentionnée par Bülow (1987); considérée comme une « préférée ».
	<i>Triplophyllum pilosissimum</i>	Listée sous deux synonymes : <i>Ctenitis variabilis</i> et (présumé) <i>Ctenitis polissima</i> ; considérée comme une « préférée ».
Thelypteridaceae	<i>Christella dentata</i>	Sous le synonyme <i>Cyclosorus dentatus</i> .
	<i>Cyclosorus striatus</i>	Considérée comme une « préférée ».
Woodsiaceae	<i>Diplazium proliferum</i>	Sous le synonyme <i>Athyrium proliferatum</i> ; considérée comme une « préférée ».

## Annexe 2. Vérification des ruisseaux en activité permanente dans la zone d'étude



## **Annexe 3. Projet pilote de surveillance acoustique de l'hippopotame nain**

### **s3-1. Introduction**

La perception acoustique et la vocalisation chez l'hippopotame nain ont reçu très peu d'attention, les seuls projets connus étant ceux du Labex CeMEB PygmHippoCom, basé en France (Pezzino, 2018 ; Orliac et al., 2023), et de l'Association REC, basée en Italie (Santoro et al., 2024). Et pourtant, tant la vocalisation active que l'observation passive du paysage sonore local constituent très vraisemblablement un aspect important du comportement de ces habitants territoriaux du sous-bois dense de la forêt tropicale et des cours d'eau troubles. Le plus proche parent vivant de l'hippopotame nain, l'hippopotame commun (*Hippopotamus amphibius*), est connu pour occuper un paysage sonore « amphibie » complexe. Lorsqu'ils sont partiellement submergés, les hippopotames produisent une vaste gamme de sons transmis simultanément dans l'eau et dans l'air, et ils sont également capables d'émettre des « clics », « coassements » et « gémissements » exclusivement sous l'eau. Ces sons sont associés à des comportements spécifiques chez les congénères, ce qui implique une fonction communicative (Barklow, 1997). En captivité, les clics ont également été observés plus fréquemment lors du fourragement, ce qui laisse supposer une forme d'écholocation (Maust-Mohl et al., 2018).

Au cours de cette étude, nous avons cherché à répondre aux questions de recherche suivantes :

1. Les hippopotames nains vocalisent-ils sous l'eau ?
2. Les sites visités par les hippopotames présentent-ils un paysage sonore distinct de ceux sans visite d'hippopotames, que ce soit en surface ou sous l'eau ?
3. Dans quelle mesure cette différence peut-elle être directement attribuée à la présence d'hippopotames, telle que déterminée par piège photographique ?
4. Comment les mares isolées et les cours d'eau continus diffèrent-ils en termes de paysage sonore ?

Malheureusement, de nombreux obstacles ont été rencontrés dans la recherche de réponses à ces questions. Au moment de la rédaction du présent rapport, les enregistrements n'ont pas encore été entièrement analysés. Ainsi, la suite de cette annexe adopte une structure quelque peu atypique, combinant la méthodologie avec certains résultats préliminaires.

### **s3-2. Activités de recherche**

#### **s3-2.1 Matériel**

L'Institute of Biology Leiden a aimablement mis à disposition du projet quatre microphones : deux AudioMoth et deux HydroMoth. Ce type de microphone est reconnu comme l'une des options les plus abordables offrant encore une qualité suffisante pour la recherche scientifique. Il s'agit d'appareils extrêmement simples, avec toute l'électronique intégrée dans une petite plaque métallique à laquelle on peut fixer trois piles AA et une carte microSD. La configuration s'effectue en connectant l'appareil à un ordinateur portable à l'aide d'un câble USB et d'un logiciel de configuration très simple. Une fois configuré, le microphone est placé dans un boîtier plastique étanche fourni par le fabricant, et peut alors être déployé sur le terrain. Les fichiers audio ont été analysés à l'aide du logiciel Audacity version 3.0.2.

### s3-2.2 Projet pilote en ex situ

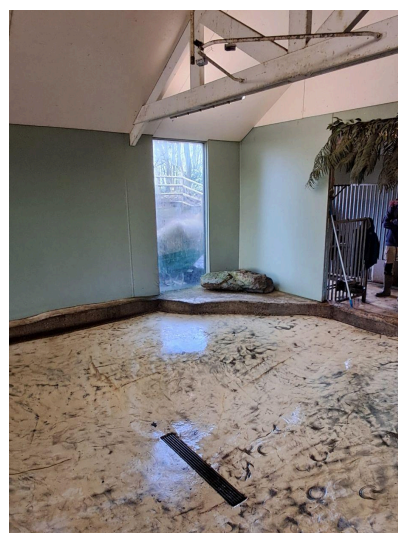
Le ZooParc Overloon et le Zoo de Rotterdam ont aimablement mis leurs installations à disposition pour un projet pilote, avec pour objectif de se familiariser avec le matériel et d'acquérir une compréhension de base de la vocalisation de l'hippopotame nain. Les deux zoos ont également été invités à placer de la nourriture dans l'eau afin d'encourager un éventuel comportement d'écholocation.

Au ZooParc Overloon, les soigneurs ont indiqué que les hippopotames nains (une mère et sa fille adulte) restaient majoritairement à l'intérieur en raison du froid. Tous les microphones ont donc été installés à l'intérieur : les deux HydroMoth ont été dissimulés dans l'évacuation du (petit) bassin, tandis que les AudioMoth ont été fixés à une canalisation hors service juste sous le plafond (Fig. s3-1). Tous les microphones étaient configurés pour enregistrer pendant 29 minutes, puis sauvegarder pendant 1 minute, avec une fréquence d'échantillonnage de 16000 Hz. En dehors de cela, différents réglages ont été testés selon les microphones (Tableau s3-1).

**A**



**B**



**Fig. s3-1.** Installation des microphones dans l'enclos des hippopotames nains au ZooParc Overloon. A : Vue d'ensemble de l'enclos. B : Emplacement des AudioMoth (installés le long d'une canalisation juste sous le plafond) et des HydroMoth (installés sous l'évacuation au centre du bassin désormais vidé).

Tableau s3-1 : Réglages des microphones pour le projet pilote au ZooParc Overloon (en anglais).

Microphone	Gain	Recording period
Audio1	Low-Medium	00.00-00.00
Audio2	Low	17.00-10.00
Hydro3	Low-Medium	00.00-00.00

---

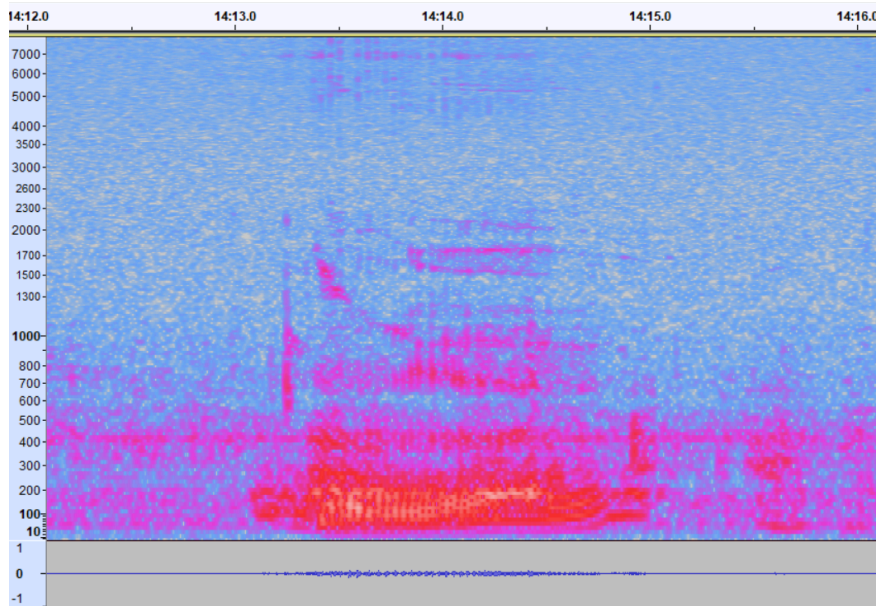
**Hydro4**

Low

17.00-10.00

---

Les microphones ont été activés le 07/12/2024 à 10h00. Le 10/12 à 09h00, Hydro3 a cessé d'enregistrer pour une raison inconnue. Les trois autres microphones ont continué à enregistrer jusqu'à leur retrait le 12/12 à 09h00. Hydro3 est le seul microphone dont une analyse limitée des enregistrements a été effectuée, le son le plus intéressant ayant été entendu le 07/12 vers 17h30 (Fig. s3-2).



**Fig. s3-2.** Spectrogramme d'un son entendu uniquement sous l'eau au ZooParc Overloon, et n'ayant pas été entendu à d'autres moments, potentiellement d'origine hippopotame nain. Enregistré le 07/12 vers 17h30.

Au Zoo de Rotterdam, la femelle solitaire semblait plus disposée à utiliser les installations intérieures et extérieures. Ainsi, un HydroMoth et un AudioMoth ont été installés dans les deux parties de l'enclos (Fig. s3-3). Nous avons conservé le même cycle d'enregistrement et de pause ainsi que la même fréquence d'échantillonnage qu'au ZooParc Overloon, et choisi un niveau de gain basé principalement sur la quantité d'écho attendue (Tableau s3-2).

**Tableau s3-2.** Réglages des microphones pour le projet pilote au Zoo de Rotterdam (en anglais).

Location	Microphone	Gain	Recording period
Inside	Audio1	Medium	16.30-10.30
	Hydro4	Medium	16.30-10.30
Outside	Audio2	Medium	16.30-10.30
	Hydro3	Low-Medium	16.30-10.30

Les microphones ont été activés le 15/12/2024 à 16h30 et ont tous fonctionné jusqu'à leur retrait le 19/12/2024 à 10h30, à l'exception d'Hydro3, qui avait cessé d'enregistrer trois heures plus tôt. Là encore, ces fichiers attendent une analyse systématique et approfondie. Sur l'HydroMoth intérieur, nous avons noté à deux reprises cinq petits pics sous 2,5 kHz en moins d'une demi-seconde, ce que nous jugeons intéressant (Fig. s3-4).

**A**



**B**



**C**

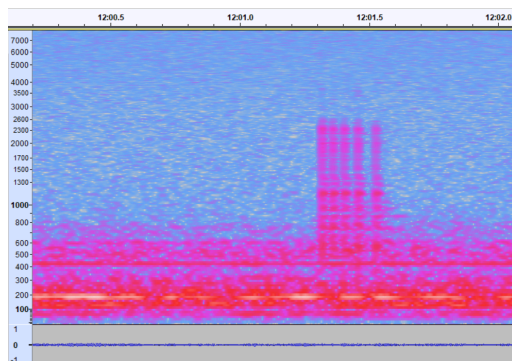


**D**

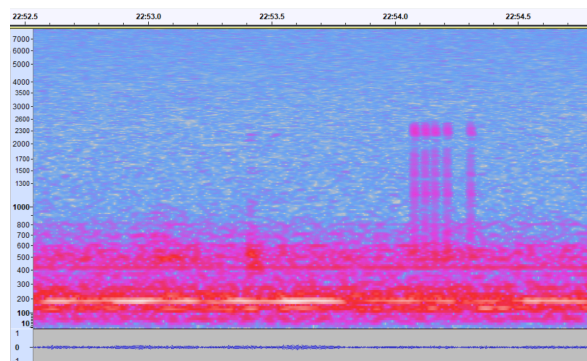


**Fig. s3-3.** Installation des microphones dans l'enclos des hippopotames nains au Zoo de Rotterdam. A : Installation de l'hydrophone dans l'enclos intérieur. B : Installation de l'AudioMoth dans l'enclos intérieur. C : Installation de l'AudioMoth dans l'enclos extérieur. D : Installation de l'HydroMoth dans l'enclos extérieur.

**A**



**B**



**Fig. s3-4.** Spectrogramme d'un son entendu uniquement sous l'eau au Zoo de Rotterdam, et n'ayant pas été entendu à d'autres moments, potentiellement d'origine hippopotame nain. A : Enregistré le 17/12 vers 03h00. B : Enregistré le 17/12 vers 16h30.

### s3-2.3 Projet pilote in situ

Comme mentionné dans l'introduction, nous avons initialement prévu de cibler deux types différents de plans d'eau pour le projet pilote in situ : des mares stagnantes et des cours d'eau connectés. Avec ce dispositif d'échantillonnage apparié, nous aurions tenu compte de la variation nocturne des conditions et constitué une base de données intéressante à analyser au niveau du paysage sonore, même si nous avons encore du mal à attribuer des espèces spécifiques aux bruits enregistrés. Cependant, il est rapidement apparu qu'il y avait très peu de mares stagnantes dans la zone d'étude, ce qui nous a amenés à modifier nos plans pour étudier la différence entre la rivière Hana et les petits ruisseaux forestiers.

Le 27/02/2025, nous sommes allés déployer la première session de ce dispositif d'enregistrement. Tout d'abord, un HydroMoth et un AudioMoth ont été installés près d'une probable tanière d'hippopotame nain le long du ruisseau 4. L'HydroMoth a été placé à l'accès nord de cette cavité. Il a été fixé à une branche imbibée d'eau à l'aide d'un serre-câble, cette branche étant elle-même attachée à une racine d'arbre avec une corde. L'AudioMoth a été fixé sur un petit arbre poussant directement au-dessus de la cavité. Trois caméras pièges ont été installées à proximité les unes des autres, couvrant toutes les voies d'accès probables à ce site à hautes berges (Fig. s3-5).

**A**



**B**



**Fig. s3-5.** Dispositif d'enregistrement au Ruisseau 4. A : Approche sud du site d'enregistrement, montrant la structure complexe des racines formée principalement par deux arbres *Sacoglottis gabonensis*, sous laquelle se trouve une cavité dans la berge s'étendant jusqu'à l'autre côté de ce méandre. L'une des trois caméras pièges déployées est visible à gauche de la photo. B : L'HydroMoth fixé à une branche imbibée d'eau, elle-même immergée à l'entrée nord de la cavité.

C'est à ce moment que nous avons constaté un dysfonctionnement du second AudioMoth. Le retour au camp pour le reconfigurer avec l'ordinateur portable semblait avoir résolu le

problème, mais dès notre arrivée au site d'enregistrement de la Hana, le microphone a de nouveau cessé de fonctionner. Nous avons depuis conclu qu'il s'agissait d'une panne matérielle, probablement causée par un dommage lors du transport vers la forêt, malgré un emballage soigneux. Le dispositif d'échantillonnage côte à côte prévu n'était donc plus possible. Nous avons alors modifié notre plan pour maximiser les chances de capter un passage d'hippopotame nain, en privilégiant moins de déploiements mais plus longs, au lieu de nombreux déploiements courts sur différents sites. Le HydroMoth restant a été fixé à un arbre mort largement submergé à l'aide de corde et serre-câbles, entouré de nouveau par trois caméras pièges (Fig. s3-6).



**Fig. s3-6.** Dispositif d'enregistrement sur les berges de la Hana. L'HydroMoth est fixé au tronc mort à gauche de la photo, l'une des trois caméras pièges est attachée aux racines échasses d'un *Uapaca heudelotii*.

Par précaution, la fréquence d'échantillonnage pour les deux sites a été augmentée à 32 000 Hz, tout en conservant le même cycle d'enregistrement-pause que lors des essais in situ précédents. Un aperçu des réglages et performances pour cette première session de déploiements est donné dans le Tableau s3-3.

**Tableau s3-3.** Réglages et performances des microphones pour le premier déploiement dans le PN de Taï (en anglais).

Location	Microphone	Gain	Recording period	Recording failure
Creek 4	Audio2	Medium	00.00-00.00	02/03 23.30
	Hydro1	Medium	00.00-00.00	02/03 09.00
Hana	Hydro4	Medium-High	00.00-00.00	05/03 04.00

Au ruisseau 4, un hippopotame nain mâle s'est approché (puis est reparti) du bord sud du dispositif après que les deux microphones ont cessé de fonctionner. À la Hana, une femelle accompagnée de son petit s'est approchée du dispositif (sans jamais entrer dans la rivière), mais là encore seulement après que le microphone avait arrêté d'enregistrer. Les

enregistrements n'ont pas encore été analysés pour détecter des vocalisations d'animaux plus éloignés.

Un seul autre déploiement a eu lieu, cette fois dans la partie ouest de la zone d'étude, en remontant la Hana depuis Ecotel Touraco à bord d'un bateau à moteur. Les microphones ont de nouveau été répartis entre deux sites, tous deux situés le long de la Hana sur des berges herbeuses présentant des signes d'activité d'hippopotames nains, chacun accompagné de deux caméras pièges (Fig. s3-7). Nous avons conservé les mêmes fréquences d'échantillonnage, cycles enregistrement-pause et durées d'enregistrement que pour le premier déploiement, les autres paramètres sont résumés dans le Tableau s3-4.

**A**



**B**



**Fig. s3-7.** Dispositif d'enregistrement à 'Hana aval'. A : Installation de l'une des deux caméras pièges. B : La seconde caméra piège, avec l'HydroMoth et l'AudioMoth installés sur un grand arbre mort juste derrière.

**Tableau s3-4.** Réglages et performances des microphones pour le second déploiement dans le PN de Taï (en anglais).

Location	Microphone	Gain	Recording commenced	Recording failure
Downstream	Audio2	Medium-High	09/03 13.00	12/03 11.30
	Hydro3	Medium-High	09/03 13.00	12/03 07.00
Hippo Beach	Hydro4	Medium-High	10/03 15.30	16/03 03.30

Les caméras pièges n'ont révélé aucun passage au site aval. Tandis que 'Hippo Beach' a enregistré un nombre record de quatre événements de passage différents, seul le tout premier (13/03 à 06h00) s'est produit alors que le microphone fonctionnait encore. L'analyse spectrographique et auditive de 2,5 heures d'enregistrement autour de cet événement n'a révélé aucun son particulièrement remarquable.

### s3-3. Discussion et recommandations

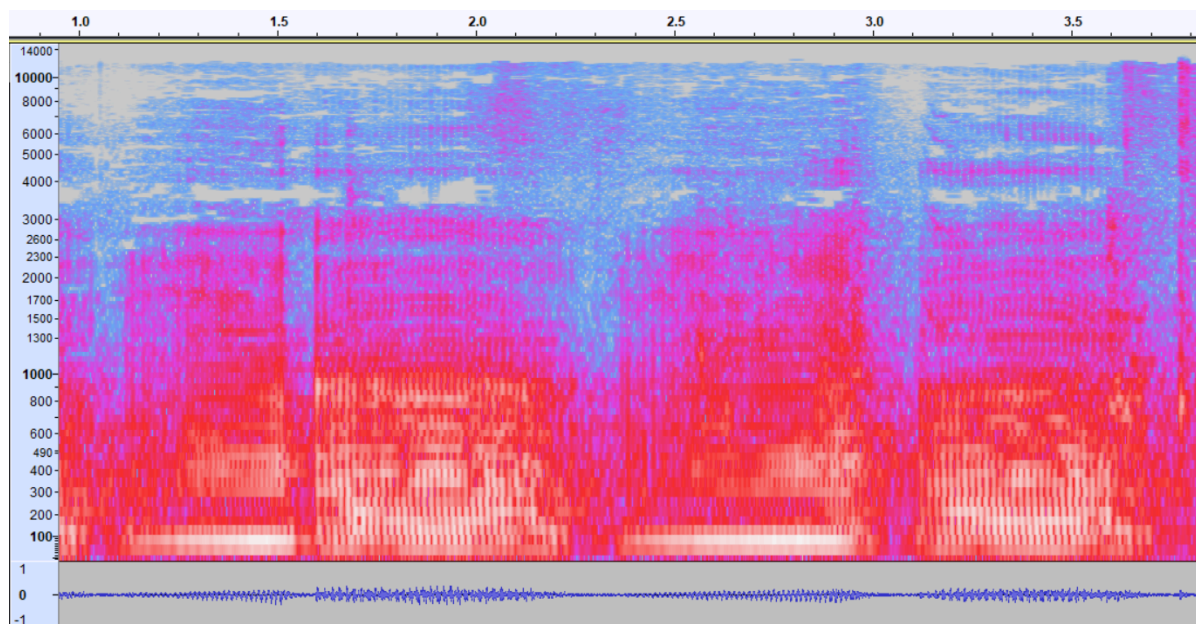
Aucune conclusion sur la vocalisation de l'hippopotame nain, ni au-dessus ni en dessous de l'eau, ne peut être tirée de ce projet pilote. Dans les segments audio qui ont été examinés,

au mieux, quelques petits couinements, croassements et reniflements pourraient être d'origine hippopotame, bien qu'il faille se demander s'ils ont réellement une fonction ou s'ils ne sont que des sous-produits de la respiration, de la digestion ou des mouvements.

Nous pensons que nos efforts ont échoué pour deux raisons principales. Premièrement, l'AudioMoth n'est tout simplement pas adapté à l'étude des hippopotames nains à l'état sauvage. Même dans des conditions favorables, il ne devrait pas durer plus d'une semaine, ce qui entre en contradiction avec le fait que ces hippopotames évitent généralement les zones récemment perturbées par l'homme (Conway, 2013). Selon le type de défaillance rencontrée, l'AudioMoth peut même réactiver ses voyants LED clignotants et effrayer activement tout animal qui s'en approche. De plus, sa calibration est réinitialisée chaque fois que ses batteries ou sa carte SD sont changées (ou si le dispositif est déplacé lors du transport), ce qui nécessite soit un retour au camp, soit d'emporter un ordinateur portable en forêt, ce qui est peu pratique.

Deuxièmement, les enregistrements ont été réalisés presque complètement « à l'aveugle » : c'est-à-dire sans aucune information visuelle pour contextualiser l'audio. La source des sons les plus significatifs captés reste donc totalement spéculative. Sans savoir à quoi ressemble la vocalisation de l'hippopotame nain (et, crucialement, celle des autres animaux (aquatiques) du PN de Taï), comment retrouver ces sons subtils dans des centaines d'heures d'enregistrements ? Les efforts actuels pour adapter l'acoustique à la biomonitoring équivalent à chercher une aiguille d'une description inconnue dans une botte de foin. Nous suggérons donc une approche éthologique mixte en zoo comme bon point de départ pour les études futures : lors des enregistrements, un observateur suivrait en détail les activités de l'animal (crucialement aussi la nuit). Cela permettrait non seulement de filtrer l'audio de façon plus ciblée et informée, mais aussi de recueillir des données « utiles » même si l'élément acoustique venait à s'avérer limité.

Cela ne veut pas dire que cette voie de recherche est vouée à l'échec. Au cours de cette étude, nous avons appris que d'autres ont parfois entendu des vocalisations majeures de l'hippopotame nain. Les guides des Taï Forest Lodges ont entendu de puissants « rugissements » provenant de plusieurs directions sur les berges de la Hana pendant la saison sèche la nuit, ce qui pourrait représenter une forme de démonstration territoriale ou sexuelle. Par ailleurs, le zoo de Rotterdam et le ZooParc Overloon ont tous deux des enregistrements diurnes de femelles grognant sur la terre ferme (Fig. s3-8). Les deux zoos soupçonnent que ces sons coïncidaient avec leur œstrus, et le ZooParc Overloon a précisé que la femelle avait commencé à émettre ce bruit lorsqu'elle est entrée dans l'enclos des mâles avant son nettoyage, semblant devenir agitée et renifler activement leur odeur. Le mâle produirait le même appel, mais plus faible, la femelle continuant à produire ces sons lorsque les animaux sont dans des enclos adjacents. Ces pistes valent absolument la peine d'être explorées, mais cela doit être fait avec des ressources dédiées et en comprenant que l'apprentissage du langage de l'hippopotame nain, généralement peu vocal, ne se fera pas en un jour.



**Fig. s3-8.** Spectrogramme des vocalisations terrestres diurnes d'une femelle hippopotame nain au ZooParc Overloon, supposées représenter un appel d'accouplement. La vocalisation est une répétition extensive de deux tonalités, la première montant en hauteur et la seconde, plus grondante, descendant en hauteur. Enregistrement réalisé par le personnel du ZooParc Overloon.

#### s3-4. References

- Barklow, W. E. (1997). Some underwater sounds of the hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology University*, 29, 237-249. <http://dx.doi.org/10.1080/10236249709379008>
- Conway, A. L. (2013). *Conservation of the Pygmy Hippo (Choeropsis liberiensis) in Sierra Leone, West Africa* [PhD Dissertation]. University of Georgia.
- Maust-Mohl, M., Soltis, J., Reiss, D. (2018). Underwater click train production by the hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*) suggests an echo-ranging function. *Behaviour*, 155, 231-251. <http://dx.doi.org/10.1163/1568539X-00003484>
- Orliac, M. J., Mourlam, M. J., Boisserie, J.-R., Costeur, L., Lihoreau, F. (2023). Evolution of semiaquatic habits in hippos and their extinct relatives: insights from the ear region. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 198(4), 1092–1105. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlac112>
- Pezzino, P. (2018). *Exploration des capacités olfactives et acoustiques de l'hippopotame pygmée Choeropsis liberiensis* [Masters Thesis]. Université de Rennes.
- Santoro, R., Buffi, G., Mercugliano, E., Diotallevi, F., Pagliarulo, L., Zinno, F., Yitzhak, Y., Di Giovanni, M., Bunert, C., & Capasso, M. (2024). *If you know how they communicate, you know how to preserve them: Behavioural and acoustic repertoire of captive pygmy hippo (Choeropsis liberiensis)* [Conference presentation]. EAZA Animal Welfare Forum, Bussolengo, Italy.

#### Annexe 4. Liste des fougères dans le secteur Djouroutou du PN de Taï

**Tableau s4-1.** Tous les ptéridophytes rencontrés au cours de la période d'étude dans la zone de recherche de Djouroutou, avec des notes écologiques (en anglais). Si aucun taux de présence dans les placettes (3 x 3 mètres, N = 187) n'est indiqué pour une espèce, cela signifie qu'elle n'a été observée qu'en dehors de celles-ci. Les groupes notés comme présents mais exclus de l'identification au niveau spécifique, et donc non inclus ci-dessous : Hymenophyllaceae épiphytes presque microscopiques ; Selaginellaceae à port rampant et semblable à de la mousse ; grandes épiphytes hautes telles que *Platyserium* et apparentés. Les espèces connues pour faire partie du régime alimentaire de l'hippopotame nain (Hentschel, 1990) sont signalées par un ✓.

Species	Family	Notes on ecology
<i>Abrodictyum guineense</i> (Afzel. ex Sw.) J.P.Roux	Hymenophyllaceae	Occurred in 1.5% of plots. Overall rare, but can form small dense clusters on steep slopes.
<i>Adiantum vogelii</i> Mett. ex Keyserl. ✓	Adiantaceae	Occurred in 3.1% of plots; Group B (found most commonly in seasonally inundated marshes and other high-disturbance locations, such as footpaths and Ecotel Touraco).
<i>Alsophila camerooniana</i> (Hook.) R.M.Tryon	Cyatheaceae	One known locality: two young specimens growing on a very steep slope bordering a seasonally active creek that drains south towards the Momo.
<i>Arthropteris palisotii</i> (Desv.) Alston,	Tectariaceae	Occurred in 4.7% of plots; Group C (found most commonly in year-round marshy area, though it can also be found at a much decreased density further upslope in some places).
<i>Asplenium aethiopicum</i> (Burm.f.) Bech.	Aspleniaceae	One known locality: some small specimens growing as lithophytes along a rocky footpath along the steep slopes up the mountain south of Camp Chimpanzee.
<i>Asplenium africanum</i> Desv.	Aspleniaceae	Occurred in 3.1% of plots; Group B (while seemingly abundant as a high epiphyte, as a low epiphyte it was only ever recorded in seasonally inundated marsh forests and on low slope positions).
<i>Asplenium cf. buettneri</i> Hieron. ex Brause	Aspleniaceae	One known locality: as a small lithophyte on the footpath on the north slope of Mont Niénokoué as one approaches the border between the <i>Plagiosiphon</i> forest and the savanna-like vegetation.
<i>Asplenium variabile</i> Hook.	Aspleniaceae	Occurred in 12.5% of plots; Group A (generalists; notable for occurring largely as a terrestrial species in lowland marshes, primarily as an epiphyte on the midslope and primarily as a lithophyte further upslope). At a very small stadium, this species can easily be confused with <i>Lomariopsis guineensis</i> .
<i>Blotiella currorii</i> (Hook.) R.M.Tryon	Dennstaedtiaceae	Occurred in 0.5% of plots. Exclusive to well-developed marsh forest.
<i>Bolbitis acrostichoides</i> (Afzel. ex Sw.) Ching	Dryopteridaceae	Exclusive to rocky streambeds, just above the water line (in association with <i>Lomariopsis palustris</i> and <i>Triplophyllum securidiforme</i> ).
<i>Bolbitis auriculata</i> (Lam.)	Dryopteridaceae	Occurred in 1.0% of plots. Borders rocky creeks and

Alston		occasionally seen in well-developed marsh forest.
<i>Christella dentata</i> (Forssk.) Brownsey & Jermy ✓	Thelypteridaceae	Only noted growing in a concrete crack at the edge of an anthropogenic clearing in full sun (Ecotel Touraco). It is possible it shares a niche with the more abundant <i>Cyclosorus striatus</i> , with which it bears a striking resemblance at a distance.
<i>Cyclosorus striatus</i> (Schumach.) Ching ✓	Thelypteridaceae	Forms large, dense stands in sunny, disturbed locations such as marsh clearings, the floodplains of the Momo and treefalls, otherwise does not occur within true high forest.
<i>Dicranopteris linearis</i> (Burm.f.) Underw. ✓	Gleicheniaceae	Occurred in 0.5% of plots (as a juvenile). Only observed one well-developed specimen in the high forest, growing over the base of an uprooted tree along a footpath. By contrast, it is by far the most abundant fern growing along the dirt road that connects the villages west of Taï NP, creating massive stands where it is occasionally joined by <i>Pteridium aquilinum</i> .
<i>Diplazium sammatii</i> (Kuhn) C.Chr.	Woodsiaceae	Restricted to well-developed marsh forests where it occurs in low densities.
<i>Lastreopsis currorii</i> (Mett. ex Kuhn) Tindale ✓	Dryopteridaceae	Occurred in 0.5% of plots. Exclusive to well-developed marsh forest. One time a small specimen was seen growing on a decaying log.
<i>Lomariopsis guineensis</i> (Underw.) Alston ✓	Lomariopsidaceae	Occurred in 81.8% of plots; Group A (generalist, by far the most common fern species in the high forest)
<i>Lomariopsis palustris</i> (Hook.) Mett. ex Kuhn	Lomariopsidaceae	Exclusive to rocky streambeds, just above the water line (in association with <i>Bolbitis acrostichooides</i> and <i>Triplophyllum securidiforme</i> ). In absence of fertile fronds, it is hard to distinguish between this species and <i>L. guineensis</i> with certainty.
<i>Lomariopsis rossii</i> Holttum	Lomariopsidaceae	Occurred in 31.8% of plots; Group D (most associated with dry upslope positions, though it is the least 'faithful' member of its group and the only fertile specimen was actually seen directly along Creek 2).
<i>Lygodium microphyllum</i> (Cav.) R.Br.	Lygodiaceae	Restricted to strongly disturbed areas, rare inside the rainforest: noted growing on the metal frame of a solar panel array in a grassy clearing at Ecotel Touraco.
<i>Lygodium smithianum</i> C.Presl ex Kuhn ✓	Lygodiaceae	Restricted to strongly disturbed areas, rare inside the rainforest: noted in direct sunlight on the exposed soil of a high-slope treefall alongside <i>Pityrogramma calomelanos</i> .
<i>Marattia fraxinea</i> Sm.	Marattiaceae	Occurred in 0.5% of plots. Restricted to steep slopes bordering creeks and bas-fonds.
<i>Microgramma mauritiana</i> (Willd.) Tardieu	Polypodiaceae	Occurred in 0.5% of plots. This species stands out most on savanna-like hilltops (such as Mont Niénokoué and Crête Robert), where it can creep widely on tree roots. Otherwise it was noted twice in the high forest on dead logs, possibly originally having grown in the canopy.
<i>Microlepia speluncae</i> (L.) T.Moore	Dennstaedtiaceae	Rare, only noted on three occasions, always in well-developed marsh forest, possibly preferentially near dead logs.
<i>Microsorium punctatum</i>	Polypodiaceae	Occurred in 0.5% of plots (on a fallen-over tree). High epiphyte that seems quite common.

(L.) Copel. ✓		
<i>Microsorium scolopendria</i> (Burm.f.) Copel.	Polypodiaceae	High epiphyte that seems relatively common. Also found as a low epiphyte outside of the high forest and terrestrially on Mont Niénokoué.
<i>Nephrolepis biserrata</i> (Sw.) Schott ✓	Nephrolepidaceae	Occurred in 6.8% of plots; Group C (marsh forest). Though it is very common outside of the rainforest, inside it is mainly seen growing on dead wood in marshy areas, as a low epiphyte on the base of <i>Raphia</i> palms or as a high epiphyte. In that latter context it can also occur outside of the bas-fonds.
<i>Nephrolepis undulata</i> (Afzel. ex Sw.) J.Sm.	Nephrolepidaceae	Occurred in 0.5% of plots. An uncommon species that seems to be restricted to dead logs.
<i>Pellaea doniana</i> J.Sm. ex Hook.	Sinopteridaceae	Restricted to savanna-like hilltops (such as Mont Niénokoué and Crête Robert).
<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link	Pteridaceae	This non-native species occurs prolifically in disturbed areas, such as the banks of the Hana, the clearings at Ecotel Touraco and Camp Chimpanzee and at treefalls, in association with <i>Cyclosorus striatus</i> .
<i>Pneumatopteris afra</i> (H.Christ) Holttum	Thelypteridaceae	Uncommon, restricted to well-developed marsh forest.
<i>Pteris burtonii</i> Baker ✓	Pteridaceae	Occurred in 24.0% of plots; Group C (most commonly in marsh forest, but also not uncommon on lowslopes and sometimes at reduced density if conditions are extremely marshy).
<i>Pteris hamulosa</i> (H.Christ) H.Christ	Pteridaceae	Occurred in 1.0% of plots. Uncommon, seemingly prefers growing along footpaths, not recorded in marshy areas.
<i>Pteris mildbraedii</i> Hieron.	Pteridaceae	Two known localities, both in well-developed marsh forest with open undergrowth.
<i>Selaginella versicolor</i> Spring	Selaginellaceae	Occurred in 1.5% of plots. Restricted to well-developed marsh forests, where it can occasionally form dense stands.
<i>Selaginella vogelii</i> Spring ✓	Selaginellaceae	Occurred in 0.5% of plots. Compared to <i>S. versicolor</i> seemingly slightly more drought-resistant. Generally at low densities.
<i>Tectaria fernandensis</i> (Baker) C.Chr.	Tectariaceae	Rare: the only well-developed specimens were growing directly along Creek 6, upstream, with smaller specimens seen a handful of times along footpaths in marshy areas.
<i>Triplophyllum fraternum</i> (Mett. ex Kuhn) Holttum	Tectariaceae	Occurred in 3,1% of plots; Group D (never in large numbers, densest on midslope positions but also seen upslope. Note: the species concepts of this species and <i>T. jenseniae</i> are not clearly delineated, but we deem our assemblage generally homogeneous. One small but fertile specimen (Kempkes 46) tentatively attributed to this species was collected in the well-developed upstream marsh of Creek 5).
<i>Triplophyllum pilosissimum</i> (J.Sm. ex T.Moore) Holttum ✓	Tectariaceae	Occurred in 7,8% of plots; Group C (marsh forests). Seems to span the same range of conditions as <i>Pteris burtonii</i> , but with peak density skewed slightly towards wetter conditions.

<i>Triplophyllum protensum</i> (Afzel. ex Sw.) Holttum ✓	Tectariaceae	Occurred in 34,9% of plots; Group D (generally restricted to midslope and higher). Note: the species concepts of this species and <i>T. vogelii</i> are not clearly delineated, but we deem our assemblage homogeneous.
<i>Triplophyllum securidiforme</i> (Hook.) Holttum	Tectariaceae	Restricted to rocky streambeds, just above the waterline (in association with <i>Lomariopsis palustris</i> and <i>Bolbitis acrostichoides</i> ).
<i>Triplophyllum</i> cf. <i>troupinii</i> (Pic.Serm.) Holttum	Tectariaceae	Only noted once along a footpath through a well-developed marsh forest. The shortly acuminate apices of the pinnules of this specimen (Kempkes 38) are the main reason for attributing it to this species.

**Annexe 5. Plantes observées comme étant consommées par l'hippo nain**



**Fig. s5-1.** *Landolphia incerta* (K.Schum.) J.G.M.Pers. Spécimen : Kempkes 209. Vérifié par S. B. G. Dougouné.



**Fig. s5-2.** *Hymenocoleus hirsutus* (Benth.) Robbr. Spécimen : Kempkes 200. Vérifié par C. C. H. Jongkind.



Fig. s5-3. cf. *Marantochloa purpurea* (Ridl.) Milne-Redh. Spécimen : Kempkes 207.



**Fig. s5-4.** *Glinus oppositifolius* (L.) Aug. DC. Spécimen : Kempkes 201. Vérifié par S. van Zon.



**Fig. s5-5.** *Steinchisma laxum* (Sw.) Zuloaga. Spécimen : Kempkes 204. Vérifié par T. van der Zon.



**Fig. s5-6.** *Nelsonia smithii* Oerst. Spécimen : Kempkes 202. Vérifié par S. van Zon.



Fig. s5-7. *Ruellia primuloides* (T.Anderson ex Benth.) Heine. Spécimen : Kempkes 208.  
Vérifié par S. van Zon.

Annexe 6. Carte complète de toutes les fèces d'hippopotame nain observées

