

ÉCOLOGIE DE MIGRATEURS TROPICAUX
DANS UNE ZONE PREFORESTIÈRE DE CÔTE D'IVOIRE *

par J.M. THIOLLAY

*Laboratoire de Zoologie de l'École Normale Supérieure,
46, rue d'Ulm, 75005 Paris.*

Un grand nombre d'oiseaux africains effectuent des migrations saisonnières, cause majeure de fluctuations numériques dans les avifaunes. La savane de Lamto (6° 13' N - 5° 02' W) est riche en espèces migratrices dont la place a été définie lors d'une étude générale préliminaire (Thiollay, 1970a et b et 1971c). Afin d'aborder le problème de ces déplacements, quelques migrateurs caractéristiques, objet d'observations poussées, ont été comparés à leurs homologues sédentaires dans les deux familles suivantes : Guépriers (Meropidés) et Rolliers (Coraciadidés). Le statut et la biologie de ces oiseaux dans notre région ont déjà été étudiés, de même que leur mode d'exploitation des essaimages d'insectes sociaux (Thiollay, 1970c et 1971b). Afin de mieux discerner les caractéristiques des populations sédentaires et migratrices, nous ne traiterons dans ce travail que des espèces les plus abondantes.

Le secteur de Lamto a été fréquemment décrit dans cette revue (1967, 21 : 197-329 ; 1970, 24 : 3-144 ; 1971, 25 : 203-272). Rappelons qu'il se caractérise par le contact entre la pointe sud des savanes boisées guinéennes et la limite nord de la forêt dense semi décidue. Cette dernière se prolonge en galeries forestières qui sillonnent la savane, couverte elle-même d'un épais tapis graminéen (brûlant chaque année en saison sèche) et d'un beau peuplement de Palmiers Rôniers, *Borassus aethiopum*. Selon l'importance du boisement arbustif on distingue schématiquement : 1) la savane claire, associée à une couverture graminéenne peu épaisse (*Loudetia*) ; 2) la savane moyennement boisée, où le tapis herbacé est plus haut (*Hyparrhenia* dominant) ; 3) la savane dense, où les graminées sont

* Cette étude entre dans le cadre des Recherches poursuivies à la station d'Écologie Tropicale de Lamto (Côte-d'Ivoire) installée par l'E.N.S. de Paris avec l'aide du C.N.R.S. (R.C.P. n° 60) dans le but d'analyser la structure et le fonctionnement d'une biocénose terrestre tropicale.

très fournies (beaucoup d'*Imperata*). Des bosquets isolés, très appréciés des *Merops* et des *Eurystomus*, forment une transition entre la savane et les galeries.

Sur 2 700 hectares que compte la réserve de Lamto, la savane représente 1 950 ha, la forêt ou les bosquets 720, et le cours du fleuve Bandama 30. Les pluies (moyenne annuelle de 1 282 mm) débutent en février et se font plus fréquentes en mars, sous forme de tornades assez courtes. Dès avril, et plus encore en mai, les périodes pluvieuses sont plus longues et plus fréquentes. De juin à octobre la saison des pluies bat son plein. Les précipitations diminuent rapidement en novembre pour se terminer dans le courant de décembre. La saison sèche est brève (deux mois) et coupée d'averses (106 mm en moyenne de décembre à février), offrant des conditions très favorables aux migrants.

La multiplicité des insectes à cycles différents permet une répartition de leur abondance tout au long de l'année. Le minimum de beaucoup d'espèces en saison sèche est compensé par l'éclaircissement du milieu qui en facilite la capture.

Les galeries forestières constituent un milieu totalement différent, aux limites très tranchées. Les Rolles et Guépriers n'en habitent que les lisières, la cime des arbres, les trouées et les bosquets. Les couples de Rolles à gorge bleue, *Eurystomus gularis*, sédentaires, y sont régulièrement répartis. Ils se mêlent à l'occasion aux Rolles africains, *Eurystomus glaucurus*, migrants de savane beaucoup plus nombreux, pour exploiter, surtout le soir, les essaimages de *Crematogaster* par exemple. D'octobre à mai, les Guépriers à gorge blanche, *Merops albicollis*, en bandes bruyantes et instables de 10 à 80 individus évoluent surtout dans les grands arbres. Ils profitent des sexués de fourmis arboricoles et des insectes attirés par les fleurs ou les fruits que portent alors beaucoup d'essences. Volant plus bas et très discrets, quelques couples isolés et bien cantonnés de Guépriers noirs, *Merops gularis* (1) s'échelonnent le long de certains marigots boisés.

En savane on rencontre l'omniprésent Rollier à ventre bleu, *Coracias cyanogaster*, sédentaire, caractéristique des savanes guinéennes à Rôniers, ou du moins des savanes humides et très boisées. Bien qu'apparemment territorial et intolérant, il forme souvent des groupes lâches de 3 à 15 individus. En revanche son homologue migrant, le Rollier varié, *Coracias naevius*, qui se nourrit comme lui de gros insectes pris au sol, est rare à Lamto même, mais régulier de décembre à mai dans les savanes dégradées à l'extérieur de la réserve. Les Guépriers, présents seulement d'octobre à avril, occupent des niches écologiques très différentes.

(1) De taille un peu supérieure au précédent (poids moyen : 28 g au lieu de 21), il est, comme lui, beaucoup plus répandu dans toute la zone forestière dégradée de Basse Côte d'Ivoire, mais en faible nombre.

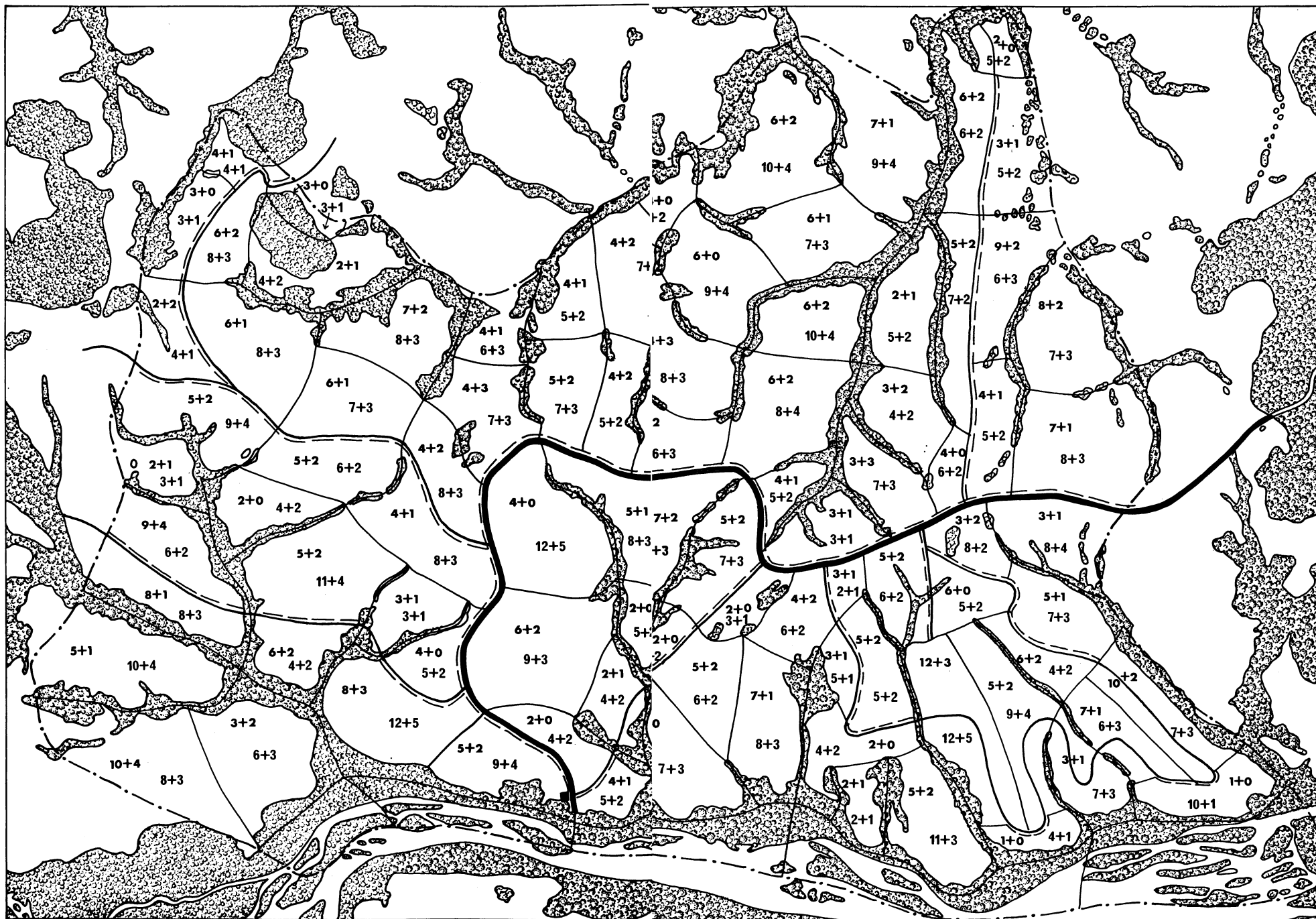


Figure 1. — Carte de la réserve de Lamto et répartition numérique des *Coracias cyanogaster* (chiffres généralement les plus hauts et les plus petits en caractères gras) et des *Eurystomus glaucurus* (chiffres les plus gros et généralement les plus

bas) dans chaque parcelle de décompte. Pour les deux espèces, le premier chiffre indique le nombre moyen d'adultes ou subadultes stationnés de novembre à avril, et le second chiffre le nombre moyen de jeunes comtés à l'envol.

Le Guêpier d'Europe, *Merops apiaster*, hivernant paléarctique de forte taille (60 g) évolue en bandes de 10 à 30 individus, souvent à grande hauteur (20 à 50 m), se perchent sur les arbres de taille moyenne en savane claire. Le Guêpier à queue d'hirondelle, *Merops hirundineus*, plus petit (22 g), affectionne la savane moyennement boisée où il chasse entre 2 et 5 m, isolément ou par petits groupes dépassant rarement 5 oiseaux. Enfin le Guêpier nain, *Merops pusillus* (15 g) préfère certains bas fonds avec des buissons et hautes herbes où il se perche entre 0,5 et 2 m de haut, le plus souvent par petits groupes stables de 2 à 6 individus. *Merops albicollis* pour sa part s'arrête aussi en savane boisée quand elle est assez verte.

I — LES POPULATIONS DE ROLLIERS EN SAVANE

1) MÉTHODES DE DÉCOMPTE. — Seules furent recensées les deux espèces dominantes, *Coracias cyanogaster* et *Eurystomus glaucurus*, nicheuses et suffisamment abondantes partout en savane. Au cours du premier cycle annuel (Thiollay, 1970b), j'ai compté tous les oiseaux repérés sur 100 m de chaque côté d'un chemin tracé au hasard et recoupant une sélection représentative des divers faciès. Le parcours se faisait à pied, le matin entre 7 h 30 et 11 h 30, par bonnes conditions météorologiques. Cet itinéraire de 20 km de long était divisé en 5 tronçons distincts de 4 kilomètres recensés chaque semaine en 3 heures, soit au total 80 km de décompte par mois en 60 heures réparties sur 20 séances. Le chiffre retenu était la moyenne de ces 4 décomptes mensuels. Bien que le résultat puisse être considéré comme une densité absolue (bande de 400 ha), on ne retiendra ici que son caractère d'abondance relative, sorte d'indice kilométrique, comparable entre les différentes saisons. En effet sur une telle largeur bien des oiseaux, immobiles et silencieux, peuvent n'être pas détectés, d'autant plus que l'attention était accaparée par le recensement d'autres espèces. Mais, s'agissant de populations mal fixées, il n'est pas possible de calculer le degré d'incertitude de ces décomptes.

De mars 1969 à mars 1970, les Rolliers furent à nouveau comptés sur une largeur illimitée (en pratique inférieure à 150 m) de chaque côté de la ligne de progression. L'itinéraire mesurait alors 25 km, divisés en 4 tronçons de 6 à 6,5 km parcourus, toujours à pied, chacun en 3 h 30 - 4 h, soit un total mensuel de 100 km en 60 heures réparties sur 16 séances. Les résultats perdent alors beaucoup de précision puisqu'au-delà de 30-40 m les oiseaux sont très inégalement repérables. Mais la surface prospectée est accrue, donc plus en rapport avec la densité moyenne des espèces considérées. Enfin du 1^{er} septembre 1971 au 3 juin 1972, tous les individus furent dénombrés sur l'ensemble de la réserve de Lamto. Celle-ci fut divisée en 93 parcelles, limitées par des pistes et les galeries forestières (fig. 1). Le nombre de Rolliers posés sur chacune

d'elles fut compté au moins deux fois par mois (soit 18 passages sur 195 jours) entre 7 h et 12 h et de 15 h à 18 h. En tenant compte des déplacements observés d'une parcelle à l'autre, on obtient pour chaque secteur un effectif qui est la moyenne de tous les recensements. Deux chiffres sont retenus :

a) La population totale de la réserve de novembre à avril, somme des 93 moyennes de 12 décomptes chacune. En effet l'observation d'un nombre stable d'oiseaux dans les zones souvent parcourues montre que l'effectif global varie peu au cours de cette période. L'erreur par défaut (oiseaux manqués, surtout parmi les non nicheurs) est sans doute supérieure à l'incertitude par excès (individus mobiles comptés en deux endroits différents).

b) La population du mois de mai (93 fois au moins deux décomptes) qui comprend la plupart des jeunes apparus alors. Ces derniers sont impossibles à recenser avec exactitude en si peu de temps, d'autant plus que les vols sont étalés. Le chiffre donné est donc approximatif.

Entre novembre et avril, les sexes et âges de ces deux espèces sont pratiquement indiscernables dans la nature. Les seules indications reposent sur le comportement. Les couples d'*Eurystomus* sont en général très unis, défendant clairement un territoire. Cela permettait de noter à chaque visite la localisation des couples cantonnés et, dès avant la reproduction, la plupart d'entre eux étaient identifiés ainsi que, par comparaison, le nombre des individus excédentaires. Chez *Coracias cyanogaster*, l'absence d'un tel comportement et la dispersion des individus sur un vaste espace vital commun à plusieurs oiseaux ne permit pas d'obtenir le même résultat.

2) RÉSULTATS OBTENUS ET DISCUSSION. — Les moyennes mensuelles des décomptes effectués au cours des deux premiers cycles annuels en savane de Lamto sont exposés dans le tableau I. Une autre image en est donnée par les courbes des figures 2 et 3, montrant l'évolution saisonnière des populations de ces deux Rolliers par celle de leur « biomasse consommante » (poids vif élevé à la puissance 0,7) qui permet de comparer des oiseaux de taille différente en tenant compte du rapport surface/volume et donc de leurs besoins énergétiques.

Coracias cyanogaster paraît sédentaire. Ses habitudes casanières permettent de vérifier la permanence d'effectifs à peu près constants dans certains secteurs de savane tout au long de l'année. Pourtant les chiffres font apparaître une variation de 23 à 35 % entre le minimum et le maximum en dehors de la reproduction. Cette dernière ne provoque qu'un accroissement de 10 à 20 % (taux de réussite très bas ? échelonnement des vols ?).

La distribution de ces Rolliers, par groupements lâches où les couples s'individualisent mal, laissait penser à une certaine poly-

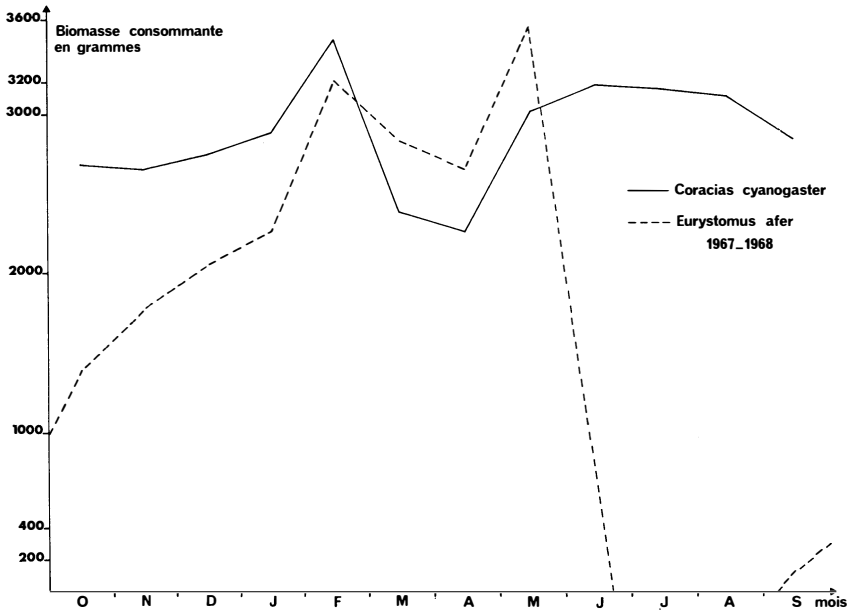


Figure 2. — Evolution annuelle de la biomasse (élevée à la puissance 0,7) des deux Rolliers en savane de Lamto en 1967-1968.

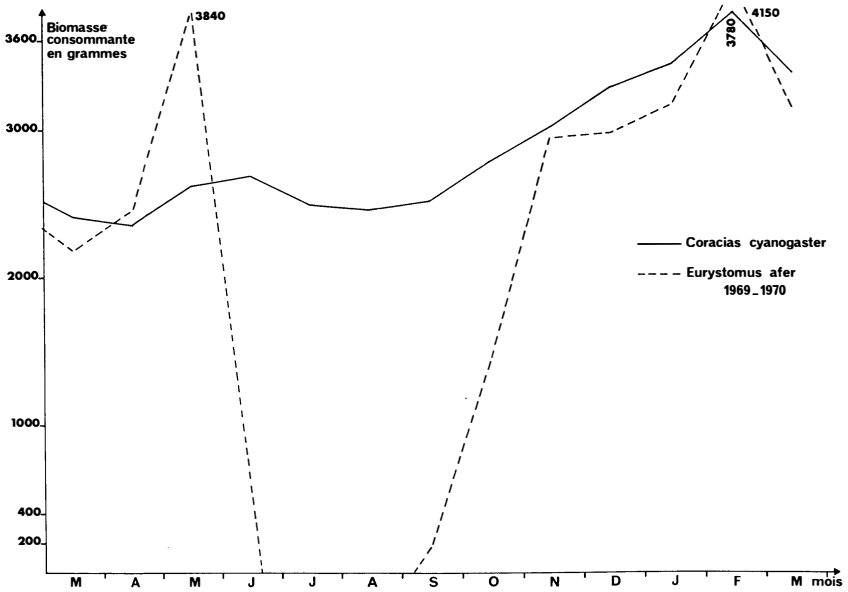


Figure 3. — Evolution annuelle de la biomasse (élevée à la puissance 0,7) des deux Rolliers en savane de Lamto en 1969-1970.

TABLEAU I

Nombre moyen de Rolliers comptés chaque mois en savane de Lamto sur 20 km en 1967-68
ou 25 km en 1969-70 (parcours différents) et biomasse brute (en kilos).

Année	Espèces		Mois												
			X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	
1967-68	<i>Coracias cyanogaster</i>	Nombre	81	80	83	87	105	72	68	91	96	95	94	86	
		Biomasse	12,1	11,9	12,4	13,0	15,6	10,7	10,1	13,6	14,3	14,2	14,0	12,8	
	<i>Eurystomus glaucurus</i>	Nombre	54	69	80	88	125	110	103	138	24			5	
		Biomasse	5,6	7,2	8,3	9,2	13,0	11,4	10,7	14,4	2,5			0,5	
Année	Espèces		Mois												
			III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III
1969-70	<i>Coracias cyanogaster</i>	Nombre	73	71	79	81	75	74	76	84	91	99	104	114	102
		Biomasse	10,9	10,6	11,8	12,1	11,2	11,1	11,3	12,5	13,6	14,8	15,5	17,0	15,2
	<i>Eurystomus glaucurus</i>	Nombre	85	88	149	19			7	56	114	115	123	161	122
		Biomasse	8,8	9,2	15,5	2,0			0,7	5,8	11,9	12,0	12,8	16,7	12,7

gamie. Cette impression a été confirmée par deux observations d'un mâle s'accouplant successivement avec deux femelles différentes (la première fois à 30 secondes d'intervalle avec 2 femelles côte à côte et la seconde à 10 minutes d'intervalle avec 2 femelles à 6 mètres l'une de l'autre).

Eurystomus glaucurus est absent de mi-juin à mi-septembre. Les premiers partent dès la mi-mai et l'effectif maximum n'est atteint de nouveau qu'en novembre. L'apparition des jeunes en mai est ici beaucoup plus sensible (20 à 40 % d'augmentation) par suite d'une meilleure reproduction ou d'envols moins étalés. Comme chez l'espèce précédente on note un maximum marqué en février (+ 28 à 36 %), alors qu'aucune arrivée n'a été remarquée à cette époque.

La distance de détection des oiseaux varie beaucoup en fonction de la physionomie du biotope qui change selon les saisons. Le maximum de février peut s'expliquer non seulement par un milieu éclairci (feu, chute de feuilles), mais aussi par le comportement plus bruyant et démonstratif des Rolliers à cette époque qui précède la ponte. Auparavant, défense du territoire et parades nuptiales étaient occasionnelles. Par la suite l'incubation fera « disparaître » une partie des individus. On peut vérifier l'importance du comportement sur le résultat des décomptes en refaisant ceux-ci quand les oiseaux sont peu actifs (chaleur du milieu de journée ou temps pluvieux) : les chiffres obtenus sont alors de 40 à 70 % inférieurs à ceux réalisés à une heure favorable. L'analyse de variance montre que l'accroissement constaté du nombre des Rolliers au cours de la saison sèche est hautement significatif (1) (mais davantage pour le migrateur que pour le sédentaire). Toutefois cela ne préjuge en rien de la cause de cette augmentation (biais d'observation ou afflux de migrants chassés par l'aggravation de la sécheresse (2). On remarque également une élévation du nombre des individus détectés au cours d'un même cycle annuel qui peut être due à une meilleure connaissance du terrain et de la localisation des couples que l'observateur tend à rechercher là où il connaît leur existence.

Les décomptes de 1971-72, postulant une relative stabilité des effectifs de novembre à avril, donnent, avec une marge d'erreur non mesurable, le nombre total d'individus sur les 2 700 hectares de la réserve. En fait la surface réellement habitable (savane plus quelques bosquets et lisières) est d'environ 2 000 ha. Toutefois les

(1) Pour *Eurystomus glaucurus* de novembre 1967 à avril 1968 le rapport des variances est 129 pour une valeur de F (table de Snedecor, coefficient de sécurité de 99 %) de 4,25. De novembre 1969 à mars 1970 : 249 pour F = 4,90. Chez *Coracias cyanogaster*, d'octobre 1967 à avril 1968 = 112 (pour F = 3,82) et d'octobre 1969 à mars 1970 = 4,39 (pour F = 4,25).

(2) Bannerman (1953) prête à *Coracias cyanogaster* une tendance migratrice dans la partie septentrionale de son aire.

Eurystomus glaucurus chassant fréquemment au-dessus des galeries et se posant au sommet des grands arbres, on peut admettre que pour eux la surface réellement exploitée est de l'ordre de 2 500 ha, bien qu'ils ne pénètrent jamais en sous-bois. Les résultats ne sont pas biaisés par un effet de lisière, ni par les couples à cheval sur les limites. Celles-ci sont en effet presque partout matérialisées par une forêt-galerie, et la densité des Rolliers paraît identique autour de la réserve.

Le décompte total de *Coracias cyanogaster* donne 414 individus, sans distinction d'adultes et d'immatures non nicheurs, plus 121 jeunes volants apparus en mai. Pour *Eurystomus glaucurus* on obtient 569 oiseaux de novembre à avril, plus 206 jeunes en mai. Sur les 569 « adultes » il a été possible de reconnaître (1) 226 couples unis et cantonnés, et 117 individus excédentaires probablement non appariés (20 % de la population totale). Sur 226 couples, 40 (15 %) paraissent ne pas avoir pondu (stérilité ou manque d'emplacements ?). Des 186 couples restant, 147 seulement ont donné des jeunes à l'envol (soit 21 % des nichées qui échouent). Les 206 jeunes repérés représentent donc une moyenne de 1,4 juv. par nichée réussie (0,9 par couple) et une production annuelle équivalant à 26,5 % de la population globale (contre 22,6 % pour le *Coracias*). S'il y a équilibre, la mortalité annuelle totale doit être à peu près identique. On remarquera que le taux de reproduction est légèrement supérieur chez le migrateur (ce qui correspond peut-être à une plus forte mortalité) (2).

La densité des deux espèces est très proche : 1 *Eurystomus glaucurus* pour 4,3 ha, jeunes non compris et 1 *Coracias cyanogaster* pour 4,8 ha, compte tenu de la moindre surface réelle exploitée par le second. Pour l'ensemble de la réserve la moyenne est de 1 *C. cyanogaster* pour 6,5 ha et 1 *E. glaucurus* pour 4,8 ha.

En raison de leur instabilité les Guépriers n'ont pas été dénombrés avec précision. L'ordre de grandeur moyen des effectifs notés de décembre 1971 à avril 1972 pour toute la réserve est de quelques dizaines de *Merops pusillus*, plus de 100 *M. hirundineus*, 150 à 200

(1) Il s'agit plutôt d'une estimation impliquant une marge d'appréciation personnelle inévitable puisqu'il est impossible de visiter les nids, situés dans les troncs morts de Rôniers qui ne résistent pas à l'escalade.

(2) La différence entre la dynamique des populations de migrateurs et de sédentaires est aussi indiquée par les chiffres suivants. Sur onze nichées réussies d'*Eurystomus gularis*, neuf comprenaient un seul jeune volant et les deux autres deux, soit en moyenne 1,18 jeune par couple (contre 1,40 pour *Eurystomus glaucurus*). La taille moyenne des pontes (d'après Bannerman, 1953, Macworth Praed et Grant, 1970) est d'autant plus élevée que l'espèce est migratrice sur une plus grande échelle. Ainsi parmi les *Merops* de Côte d'Ivoire, les deux espèces sédentaires (*M. gularis* et *M. mülleri*) pondent deux œufs ; *M. bullocki*, erratique en savane, deux à trois ; *M. hirundineus*, nicheur guinéo-soudanien, trois à quatre ; *M. nubicus*, nicheur soudano-sahélien, quatre à cinq, et *M. albicollis*, sahélo-désertique, six.

M. apiaster et une à plusieurs centaines de *M. albicollis* selon l'époque.

II — ECOLOGIE COMPAREE DES SEDENTAIRES ET DES MIGRATEURS

Les grands traits de la biologie des guépriers et rolliers dans la région de Lamto ayant été exposés (Thiollay, 1971b), nous ne les reprendrons ici que dans l'optique d'une comparaison entre sédentaires et migrants. Les 3 couples d'espèces envisagés sont : 2 Guépriers (*Merops gularis*, sédentaire et *M. albicollis*, migrateur), 2 Rolles (*Eurystomus gularis*, sédentaire et *E. glaucurus*, migrateur) et enfin 2 Rolliers (*Coracias cyanogaster*, sédentaire, et *C. naevius*, migrateur).

1. HABITAT. — Notre seul Guéprier sédentaire est forestier. Il habite certaines lisières, clairières de défrichement, bordures de pistes et plantations, entre 2 et 7 mètres de hauteur. Son homologue migrateur, beaucoup plus abondant, fréquente des milieux analogues mais plus variés, déborde jusqu'en savane boisée et se tient la plupart du temps autour de la couronne des arbres de moyenne et grande taille (5 à 40 m). Tous les Guépriers de savane, milieu ouvert et soumis à de plus fortes fluctuations saisonnières, sont migrants.

Chez deux Rolliers considérés, le migrateur se cantonne uniquement sur certaines parcelles de savane claire récemment brûlée, alors que le sédentaire en fréquente tous les types, même très boisés. Enfin le Rolle sédentaire est forestier, bien qu'il se tienne plutôt dans la voûte des arbres, près des trouées, lisières, etc. En revanche, le migrateur, beaucoup plus abondant et répandu, habite la savane.

2. METHODES DE CHASSE. — Tous les guépriers capturent leurs proies en s'élançant d'un perchoir auquel ils reviennent après un vol bref. Tous ont l'habitude de tuer au moins les plus grosses prises en les pinçant du bec et en les frappant contre un support. Il ne semble donc pas y avoir de différence fondamentale entre les techniques de capture des sédentaires et des migrants. Pourtant j'ai vu plusieurs fois *M. gularis*, et lui seul, cueillir des insectes sur les feuilles et les troncs, ce qui indiquerait un degré moindre de spécialisation.

Les *Coracias* chassent à l'affût, capturant leurs proies au sol, mais le migrateur se perche toujours entre 2 et 8 m et ne fréquente que les zones récemment brûlées. Au contraire le sédentaire utilise souvent un perchoir élevé (10-15 m), chasse dans les hautes herbes, attrape volontiers des insectes sur les arbustes ou au vol et reste actif plus tard le soir. Ce plus grand électisme lui permet d'exploiter des catégories de proies et des milieux plus variés.

Les *Eurystomus* chassent au vol, soit à partir d'un arbre auquel ils retournent, soit en de longs vols zigzagants. Mais l'espèce sédentaire, en milieu plus fermé picore assez couramment sur les feuilles, les branches, les bourgeons de palmiers et même au sol (1).

3. RÉGIME ALIMENTAIRE (Tableau II). — Les sexués ailés de fourmis et termites constituent plus de la moitié de la nourriture du Guépier migrateur, contre un tiers à peine pour le sédentaire qui exploite une plus grande variété d'insectes. Cette plus stricte spécialisation des migrants se retrouve chez les rolliers : 98 % des proies de *Coracias naevius* sont exclusivement terrestres contre moins de 80 % chez *C. cyanogaster*. Celui-ci prend tous les insectes assez gros, les chenilles et autres larves, les araignées, les myriapodes, les vers de terre, les petits reptiles et batraciens, des baies et des fruits de palmier à huile.

Malgré la prépondérance des sexués d'insectes sociaux dans son régime, *Eurystomus gularis* se rassemble moins systématiquement que son congénère migrateur autour des essaimages. Il prend plus d'arthropodes divers et attend patiemment les insectes de toutes sortes passant à sa portée, au lieu d'exploiter, comme *E. glaucurus*, une entomofaune élevée ou des pullulations localisées.

4. COMPORTEMENT. — Les *Merops albicollis*, sociables, vagabondent à la recherche de concentrations d'insectes, ressources abondantes mais irrégulières. Par contre, *M. gularis* vit par couples isolés, attachés à un territoire restreint. Ses proies sont en moyenne moins nombreuses mais plus variées et plus stables. Il chasse dès le lever du jour et jusqu'à la nuit, alors que *M. albicollis* passe souvent ces heures extrêmes (où volent des catégories particulières d'insectes) à se déplacer vers des dortoirs.

La même différence se retrouve chez les *Eurystomus* pourtant tous deux nicheurs en fin de saison sèche. Leur agressivité territoriale ne se manifeste que dans les limites étroites de leur canton. A toute heure, spécialement le soir, les *E. glaucurus* sont prêts à s'éloigner parfois très loin (1 à 2 km) du nid, pour se rassembler sur les essaimages. Entre ces périodes, assez courtes, de chasse active ils passent la plupart de leur temps immobiles ou à défendre leur territoire. *E. gularis* a des habitudes plus casanières. Il chasse tout au long de la journée d'un poste d'affût relativement fixe.

Chez les *Coracias* enfin, le migrateur (contrairement au sédentaire, en période de reproduction) est très attiré par les savanes brûlées sur lesquelles il s'installe immédiatement et qu'il quitte dès que l'herbe repousse trop.

(1) C'est ainsi que furent identifiés dans ses estomacs : une petite grenouille arboricole, deux Diplopodes caractéristiques du bois pourri, des ouvrières de Fourmis (*Poneridae* des genres *Plectroctena* et *Psalidomyrmex*) terricoles de sous-bois ((Lévieux, com. pers.) et cinq petits fruits.

TABLEAU II

Régime alimentaire des principaux Guépiers et Rolliers d'après l'analyse des contenus stomacaux.

	<i>Coracias cyanogaster</i>		<i>Coracias naevius</i>		<i>Eurystomus glaucurus</i>		<i>Eurystomus gularis</i>		<i>Merops albicollis</i>		<i>Merops gularis</i>	
	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%
Coléoptères	128	28,6	7	17,9	150	15,3	145	7,5	162	11,7	14	6,1
Orthoptère et Mantes	136	30,4	29	74,4	15	1,5	7	0,4	13	0,9	2	0,8
Hémiptères	45	10,1			122	12,4	47	2,4	40	2,8	5	2,1
Hyménoptères	26	5,8			25	2,5	12	0,7	336	24,4	113	48,8
Fourmis et Termites ailés	143	16,1	1	2,0	1 329	68,0	3 397	88,2	764	55,4	76	32,7
Autres insectes	5	1,1			2	0,2	7	0,4	65	4,7	22	9,5
Divers	35	7,8	2	5,1	1	0,1	8	0,4	1	0,1		
Nombre d'estomacs analysés	21		3		37		20		51		8	

(Pour le calcul des pourcentages de proies de chaque type trouvés dans les estomacs, le nombre des sexués de fourmis et termites a été divisé par 2 pour les Rolliers en raison de leur petite taille par rapport aux autres proies.)

En résumé les migrateurs sont bien adaptés à l'exploitation d'un surplus alimentaire saisonnier. Ils occupent soit des milieux permanents (*Merops* et *Eurystomus* en savane), soit des biotopes provisoires dédaignés par les sédentaires (*Coracias naevius*), soit des strates différentes de celles habitées par le sédentaire (*M. albicollis* en forêt dégradée). Leur comportement grégaire et vagabond leur permet de se concentrer rapidement sur toute source importante de nourriture aisément accessible (éclosions, essaimages, parcelles incendiées, défrichements récents). Ces occasions, alors fréquentes, autorisent un régime relativement spécialisé (1) laissant aux résidents moins mobiles des ressources plus constantes et plus diversifiées. Ces derniers sont donc plus éclectiques mais moins abondants.

Remarquons aussi que plus un milieu est modifié (savane brûlée, défrichement, plantation) plus il est riche en migrateurs. Il y règne en effet des conditions instables qui favorisent la prolifération temporaire de certaines espèces capables de nourrir de nombreux prédateurs qui doivent ensuite se déplacer.

5. LE CYCLE ANNUEL DES MIGRATEURS ET LEUR PÉRIODE DE PRÉSENCE A LAMTO. — Les dates et la durée du séjour des migrateurs à Lamto ne peut pas s'expliquer par les conditions qui y règnent, mais par celles qui dominent dans leur aire de reproduction (abondance de l'entomofaune notamment). Ce sont les migrateurs les plus nordiques qui séjournent le plus longtemps à Lamto (octobre à mai) en relation avec la brièveté de la période favorable dans le Sahel (*Merops albicollis*) et les pays méditerranéens (*M. apiaster*). Ceux venant des savanes soudaniennes ou nord-guinéennes ne restent que 4 à 6 mois seulement (novembre à avril pour *Merops hirundineus* et *M. pusillus* ; décembre à mars pour *Coracias naevius*). En effet, la saison des pluies, plus longue dans leur patrie (avril-mai à octobre-novembre) leur permet d'y subsister plus longtemps. Mais lorsqu'ils arrivent dans le sud l'abondance des insectes est en train de diminuer. Elle passera par un minimum en janvier et quand ils repartiront leurs proies seront en pleine augmentation à Lamto.

Tous nichent en début de saison pluvieuse pour profiter de l'afflux d'insectes qui se produit alors. Mais suivant l'avance graduelle du front intertropical, ils se reproduisent soit en mars-avril en zone guinéenne pour remonter ensuite (*Eurystomus glaucurus* à Lamto), soit en mai-juin en savane soudanienne et ils quittent donc Lamto précocement (*Coracias naevius*), soit en juillet-août dans les steppes sahéliennes ; ces derniers séjournent à Lamto plus longtemps (*Merops albicollis*).

(1) Borrero (1953) a montré aussi que les Columbides erratiques de la forêt tropicale colombienne sont plus sténophages que les sédentaires.

Pour ces migrateurs les savanes méridionales sont un refuge relativement favorable pendant la saison sèche (qui est, dans leur aire d'origine, longue et sévère). Mais pour *Eurystomus glaucurus* qui s'y reproduit et y passe 8 à 9 mois de l'année, on peut considérer qu'elles sont sa véritable patrie. L'absence de Lamto en saison humide des migrateurs nichant dans les savanes septentrionales s'explique par l'existence d'une période d'abondance au nord, tandis que le départ des migrateurs qui s'y reproduisent serait dû à l'apparition de conditions défavorables au sud. Le fait qu'aucun migrateur ne reste à Lamto de juin à septembre et qu'aucun sédentaire de régime alimentaire analogue ne niche à cette époque, semble confirmer que c'est ici la période la moins propice à ces insectivores, bien que beaucoup d'invertébrés atteignent alors leur maximum.

Mais cette saison est aussi caractérisée par des pluies fréquentes, une forte nébulosité, une humidité saturante, une baisse de la température, des coups de vent et un épaississement considérable de la végétation. De telles conditions ne favorisent pas la chasse régulière d'insectes au vol. Les essaimages, principale ressource des migrateurs, se produisent surtout de mi-février à mi-mai et diminuent beaucoup à partir de juin (Thiollay, 1970c).

Une illustration de l'influence du mauvais temps sur la chasse des Guépriers pourrait être fournie par les *Merops albicollis* collectés dans une plantation. Le 7 mars, au coucher du soleil et à l'issue d'une journée de beau temps, 3 mâles pesaient en moyenne 24 g. Le lendemain, à la fin d'une journée pluvieuse et fraîche, 2 femelles et 1 mâle avaient un poids moyen de 20 g, ne présentaient aucun dépôt de graisse (contrairement aux précédents) et leurs estomacs étaient moins remplis. Certes, cette comparaison est basée sur un trop petit nombre d'individus des deux sexes pour que l'on puisse en tirer autre chose qu'une indication de tendance. Mais une différence de poids de 20 % entre un jour ensoleillé et pluvieux est assez importante pour être signalée, d'autant plus que la tendance est la même chez tous les spécimens (26, 22 et 24 g pour le premier groupe, 20, 21 et 19 g pour le second). L'examen des *Merops gularis* obtenus dans des circonstances analogues n'a pas montré de différences. De fait, ce guépier sédentaire chasse couramment sous la pluie qui immobilise en général l'espèce migratrice.

Les conditions météorologiques locales influencent-elles les dates de migration ? Le départ des *Eurystomus glaucurus* de leur zone de reproduction s'effectue à peu près deux semaines plus tôt qu'à Lamto dans les savanes de Basse Côte d'Ivoire (1° de Latitude plus au Sud) et environ deux semaines plus tard qu'à Lamto dans la région de Bouaké-Katiola (1 à 2° de Latitude plus au Nord). Ce départ apparaît donc (tableau III) d'autant plus précoce que les pluies tombent plus tôt et plus abondamment.

L'évolution des effectifs de *Merops albicollis* a été suivie, autour de Lamto et d'Adiopodoumé. En 1967, 1969 et 1971 respectivement, les premiers guépriers apparurent le 25 septembre, le 14 octobre et le 25 octobre. Le gros du passage (plusieurs centaines

TABLEAU III

Relation entre les chutes de pluie et le départ de la majorité des Eurystomus glaucurus en Basse et Moyenne Côte-d'Ivoire (moyenne des observations réalisées en 1968 et 1969). La pluviosité est la moyenne sur 30 ans pour Abidjan et Bouaké, sur 10 ans pour Lamto.

	Pluviosité (en mm)		Départ des migrateurs
	Mai	Juin	
ABIDJAN	362	574	5 au 25 mai
LAMTO	172	201	20 mai au 10 juin
BOUAKÉ	145	126	5 au 25 juin

de migrateurs chaque jour au-dessus de Lamto) eut lieu respectivement du 16 au 30 octobre, du 1^{er} au 14 novembre et du 10 au 20 novembre — soit avec 2 ou 3 semaines de décalage suivant les années. A l'exception de quelques tornades isolées, l'installation de la majorité des oiseaux fait toujours suite à la dernière période pluvieuse importante de la saison.

En revanche, le calendrier des départs fut à peu près identique en 1968, 1969 et 1972. La plupart se produisirent pendant et juste après une période de pluies relativement importante, située dans les deux premières décades d'avril. Ils se poursuivirent régulièrement dans les 3 semaines suivantes, qu'il y ait eu ou non accalmie (à Lamto, la pluviosité en mai 1968, 1969 et 1972 fut respectivement de 253, 73 et 69 mm). Les derniers individus furent toujours notés entre le 15 et le 25 mai (1).

Lors du départ des migrateurs la photopériode augmente faiblement : de 5 minutes en janvier, de 8 en février, de 10 en mars, de 10 en avril, de 8 en mai et de 4 en juin.

III — ASPECTS PHYSIOLOGIQUES DU CYCLE DES MIGRATEURS TROPICAUX

1) RAPPEL DES PHÉNOMÈNES CONNUS. — Les mouvements saisonniers d'oiseaux africains sont aussi importants que ceux qui affectent l'avifaune paléarctique, sinon par les distances parcourues, du moins par le nombre d'espèces en cause. Cependant si leur cause ultime est probablement identique (manque de nourri-

(1) Une recrudescence générale des pluies au milieu de mai provoqua en 1973 une brusque remontée des derniers vols de guépiers.

ture lors de la saison écologiquement défavorable), le déclenchement du phénomène est peut-être différent.

Autour de l'équateur les gonades de beaucoup d'oiseaux se développent sans augmentation de la photopériode (Moreau et al. 1947). Toutefois le cycle de mue de certains Ploceidés africains peut être influencé par des modifications minimales de la durée d'éclairement (Brown et Rollo, 1940 ; Rollo et Domm, 1943).

La faculté d'emmagasiner des graisses de réserve est connue chez les oiseaux tropicaux. Ainsi Ward (1969) décrit un cycle d'engraissement journalier et saisonnier chez un Bulbul forestier à Singapour. Au Nigéria, Fry (1971) a trouvé chez plusieurs passe-reaux des gains de poids de 5 à 15 % en saison des pluies. La migration des *Quelea quelea*, due au manque de nourriture, est précédée d'une accumulation de graisse pouvant atteindre 12 % du poids de l'oiseau, ce qui permet à celui-ci de couvrir ses dépenses énergétiques de déplacement et de supporter la période de disette (Ward, 1965). Chapin (1932) signale que les *Macrodipteryx longipennis* de passage au Congo sont extrêmement gras. Britton (1969) a constaté une augmentation de poids des *Macrodipteryx vexillarius* de Zambie avant leur départ. Brosset (1968) note l'état d'engraissement très prononcé des *Charadrius tricoloris* qui viennent hiverner au Gabon, alors que les *Crex egregia* sont « très maigres » à leur arrivée. Enfin Fry (1967) a pu suivre les *Merops albicollis* sur l'ensemble de leur cycle annuel au Nigeria. Le taux moyen d'adiposité des spécimens de janvier, au cœur de l'hivernage à Ibadan, est de 3,6 %. Fin avril, au moment du départ, à mi-chemin de leur remontée, il est de 7,7 %. En juillet à Mallamfatori, sur les lieux de reproduction, il est de 2,5 à 11,3 % (les non-nicheurs sont alors plus gras).

Les distances à parcourir, relativement faibles, et l'absence d'étendues désertiques ou marines à traverser rendent ces migrations tropicales beaucoup moins éprouvantes que celles des oiseaux paléarctiques. Il est probable que les migrateurs éthiopiens subissent alors un bouleversement physiologique moins profond, qui se traduit par l'accumulation d'une moindre quantité de graisse. Ces circonstances favorables autorisent aussi une plus grande indépendance des dates de mue par rapport aux déplacements. Ainsi Traylor (1970) a montré que la migration intervient à un stade de mue différent pour chaque population de *Cinnyricinclus leucogaster*.

Le 29 octobre 1969 près d'Adiopodoumé, en Basse Côte-d'Ivoire, j'ai suivi un passage de cette espèce. Par vols de 20 à 400 individus, plus de 13 000 furent comptés de 15 h 25 à 17 h 45. Deux mâles alors collectés présentaient un estomac presque vide, aucun dépôt de graisse visible, des testicules totalement quiescents, et une mue prononcée des rectrices, rémiges et plumes de couverture.

L'absence de réserves et le mauvais état du plumage ne facilitent

pourtant pas un vol prolongé, mais cela n'avait pas empêché cette migration importante.

2) MODALITÉS DES MIGRATIONS DE *Merops albicollis* : OBSERVATIONS PERSONNELLES. La remontée des Guépriers à gorge blanche a pu être suivie en 1968, 1969 et 1971 en Côte-d'Ivoire, Mali, Haute-Volta, Niger, Dahomey et Ghana. Six semaines environ s'écoulent entre le départ des premiers et des derniers individus de la zone d'hivernage (10 avril au 20 mai) et à peu près autant pour leur arrivée sur les lieux de reproduction (15 mai au 20 juin). Les dates centrales de ces deux périodes sont séparées par environ 30 jours, que l'on peut considérer comme représentant la durée moyenne de la migration. La distance séparant les latitudes des centres de l'aire de reproduction et de la zone d'hivernage est de l'ordre de 1 100 km (Thiollay, 1971 b). Ces Guépriers couvriraient donc en moyenne 36 km par jour (en supposant un trajet Nord-Sud, direction générale des vols).

Les oiseaux semblent voyager uniquement de jour par groupes de 5-10 à 80-100 individus criant constamment, entre 15 et 100 m de hauteur (1). Ils semblent par moment attraper des insectes tout en poursuivant leur route. Le passage ne débute que vers 8-9 h, parfois même à 10-11 h, car les guépriers se nourrissent avant de partir. De même ils descendent avant le coucher du soleil pour chasser tout en se déplaçant jusqu'à la nuit tombante. Mais on peut en voir arrêtés à toute heure du jour, ce qui confirme la brièveté générale des étapes et les possibilités de ravitaillement à peu près partout. Quand on remonte vers le Nord en mai-juin, on rencontre ces Guépriers dans toutes les savanes qui reverdissent. Mais au-delà ils attendent la première grosse pluie pour envahir les régions arides du Niger par exemple, car ils apparaissent alors du jour au lendemain en grand nombre. Pourtant, quand la saison avance (juin-juillet) ils s'installent souvent dans les steppes sahéliennes et commencent à nicher avant le début des pluies.

Les conditions météorologiques et/ou l'abondance de la nourriture paraissent donc agir sur le déclenchement du mouvement migratoire. Les oiseaux ont ainsi tendance à voyager par étapes en suivant le front des pluies.

3) RECHERCHE D'UN ENGRAISSEMENT PRÉMIGRATOIRE CHEZ LES ROLLIERS ET GUÉPIERS DE LAMTO. 116 spécimens des principales espèces ont été collectés aux différentes saisons, peu avant la tombée de la nuit, dans la région de Lamto (sauf une partie des Guépriers qui fut capturée en Basse Côte-d'Ivoire). Moins de 2 heures après leur mort ils étaient soumis aux opérations classiques : mensura-

(1) Mais j'en ai vu passer à 1 700 m d'altitude sur le Mont Nimba.

tion de l'aile aplatie au millimètre près ; examen de la mue et de l'état du plumage ; pesée au gramme près pour les Rolliers, au demi-gramme pour les Guêpiers ; incision ventrale et pectorale ; recherche des parasites et dépôts de graisse visibles ; prélèvement du contenu du tube digestif ; mensuration des gonades ; section de la tête et des pattes (tarses + pieds) et plumée complète ; pesée de cette carcasse ainsi dépourvue des parties non adipeuses et stockage au congélateur.

Malheureusement ce matériel, conservé en vue de l'extraction des graisses, a disparu avant d'avoir pu être traité. Il m'a donc fallu déceler un engraissement éventuel par l'observation directe des dépôts adipeux et les variations pondérales des individus.

Il est admis que le poids sans graisse est à peu près constant chez un oiseau adulte en conditions normales et que la longueur de l'aile pliée est proportionnelle à la taille et au poids de l'individu au sein d'une même espèce. C'est pourquoi la variation du rapport poids corporel/longueur d'aile reflète la variation du taux d'adiposité de manière satisfaisante (Connel et al., 1960). Cependant une partie de l'augmentation de poids prémigratoire est due à l'hypertrophie des muscles pectoraux (Evans, 1969 ; Fry et al., 1970) et l'augmentation des graisses peut se faire au détriment des tissus non adipeux (King et al., 1965), ce qui rend cette approche aléatoire.

La quantité de graisse accumulée par nos oiseaux ne fut jamais assez importante pour être appréciée sur le vivant, comme on le fait pour les migrateurs paléarctiques (niveau de remplissage de la fosse claviculaire par exemple). A la dissection, en suivant la classification de McNeil (1970), les plus gras atteignaient juste la moitié de l'embonpoint caractéristique des grands migrateurs paléarctiques au moment du départ. La plupart étaient au stade 0 (absence quasi totale de graisse visible, sauf des traces minces ici et là), quelques-uns au stade I (dépôts visibles, mais peu importants et surtout localisés aux viscères), et un très petit nombre se classaient au degré 2 (accumulation de graisse notable dans la cavité abdominale, sur les muscles pectoraux, le bas du dos, etc.).

Les mâles sont légèrement plus grands que les femelles, mais l'écart n'est significatif que pour *Merops albicollis* (Tableau IV). Afin de supprimer les différences individuelles, les poids bruts ont été ramenés à une longueur d'aile constante par simple proportionnalité. On obtient ainsi les moyennes des tableaux V à VII.

Le Guêpier migrateur montre une nette augmentation de poids peu avant son départ (Tableau V). La moyenne des poids entiers de novembre à février (22,9 g) est significativement différente de la moyenne de mars-avril (24,4 g) au seuil de 95 % ($t = 2,23$). De même, la moyenne des poids des carcasses de

TABLEAU IV

Longueur d'aile de 2 Guépriers et 2 Rolles, migrateurs et sédentaires, en Basse Côte-d'Ivoire.

Espèce	Sexe	Nombre d'individus mesurés	Longueur d'aile moyenne (en mm)
<i>Merops albicollis</i>	♂	30	94,6 ± 1,1
	♀	21	91,5 ± 1,2
<i>Merops gularis</i>	♂	3	91,3 ± 11,6
	♀	5	88,8 ± 4,3
<i>Eurystomus glaucurus</i>	♂	20	172,8 ± 2,1
	♀	16	168,2 ± 3,0
<i>Eurystomus gularis</i>	♂	12	153,2 ± 1,8
	♀	3	152,1 ± 2,1

novembre-décembre (15,5 g) est significativement différente de la moyenne de mars-avril (17,1 g) au seuil de 95 % ($t = 2,32$). *M. albicollis* pèse 1,5 g de plus, soit un gain de 7 % en poids total entre les moyennes de novembre à février et de mars-avril, ou 1,6 g de plus, soit une augmentation de 10 %, sur le poids des carcasses entre décembre et avril. Ceci correspond aux résultats de Fry (1967) au Nigeria qui trouve en plus un taux de 3,6 % de graisse dans le poids « normal » de l'oiseau. L'examen des poids bruts (non corrigés) par classes et par époques (Tableau VI) met en évidence la même évolution (1). En revanche l'homologue sédentaire, *Merops gularis*, ne montre pas de variation de poids significative entre février-avril et septembre.

Chez *Eurystomus glaucurus*, migrateur de moindre envergure et dont la région de Lamto constitue probablement la véritable patrie, on trouve un résultat opposé. La moyenne pondérale (Tableau VII) de mai-juin, époque du départ, est inférieure de 6,9 % (poids entier) et même 10 % (poids de la carcasse) à celle de mars-avril au début de la reproduction. Au seuil de 95 % cette diminution est significative pour les poids carcasse ($t = 2,40$),

(1) D'après la nomenclature classique, le degré d'adiposité de nos spécimens va de 1 à 2 (au maximum 2+) ce qui, d'après les analyses de Scherrer (1972) sur des migrateurs partiels (Mésanges) représente 4 à 11 % de graisse totale, résultat équivalent à celui obtenu avec *Merops albicollis*.

TABLEAU V

Evolution saisonnière de la moyenne des poids corrigés (ramenés à une longueur d'aile standard de 100 mm) de deux Guépriers en Basse Côte-d'Ivoire. Le poids entier est celui de l'oiseau frais, intact. Le poids « carcasse » est celui de l'oiseau plumé, sans tête ni pattes, estomac vide.

		Poids entier			Poids « carcasse »	
		Nombre d'individus examinés	Moyenne (en g)	Nombre d'individus d'adiposité ≥ 1	Nombre d'individus examinés	Moyenne (en g)
<i>Merops albicollis</i>	Novembre-décembre	9	22,9 \pm 1,0	0	8	15,5 \pm 0,8
	Janvier-février	5	22,8 \pm 1,9	0	2	16,9 \pm 10,1
	Mars	20	24,6 \pm 0,8	2	20	16,8 \pm 0,7
	Avril	18	24,2 \pm 0,6	3	17	17,1 \pm 0,5
<i>Merops gularis</i>	Février à avril	3	29,1 \pm 0,9	1	3	20,9 \pm 2,0
	Septembre	5	32,0 \pm 6,7	0	3	22,3 \pm 3,0

TABLEAU VI

*Evolution du poids des Merops albicollis collectés (presque tous en 1969)
au cours de leur séjour en Côte-d'Ivoire.*

	Dates	Nombre de spécimens examinés	Moins de 23 g		De 23,1 g à 25 g		Plus de 25 g	
			Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%
Poids entier	Du 12 octobre au 25 février	14	7	50	7	50	0	0
	Du 1 ^{er} mars au 2 avril	26	5	19	13	50	8	31
	Du 8 avril au 27 avril	12	1	8	7	58	4	34
	Dates	Nombre de spécimens examinés	Moins de 15,5 g		De 15,6 g à 18 g		Plus de 18 g	
			Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%
Poids « carcasse »	Du 12 octobre au 25 février	10	4	40	6	60	0	0
	Du 1 ^{er} mars au 2 avril	26	4	15	19	73	3	12
	Du 8 avril au 27 avril	11	1	9	8	73	2	18

Poids entier : oiseau frais, intact.

Poids carcasse : oiseau dépouillé, estomac vidé.

TABLEAU VII

Evolution de la moyenne des poids corrigés (ramenés à une longueur d'aile de 170 mm pour E. glaucurus et de 160 mm pour E. gularis) des 2 Rolles de la région de Lamto.

		Poids entier		Poids « carcasse »		
		Nombre de spécimens	Moyenne (en g)	Nombre d'individus à adiposité ≥ 1	Nombre de spécimens	Moyenne (en g)
<i>Eurystomus glaucurus</i>	Octobre à Janvier	9	101,4 \pm 6,0	2	7	70,9 \pm 5,6
	Mars	14	107,5 \pm 4,5	3	14	75,2 \pm 3,8
	Avril	6	103,4 \pm 4,1	1	4	75,0 \pm 2,5
	2 mai au 4 juin	7	98,1 \pm 7,4	0	6	67,4 \pm 6,5
<i>Eurystomus gularis</i>	4 mars au 25 avril	6	95,5 \pm 9,1	3	5	66,6 \pm 10,4
	22 juillet au 3 sept.	7	99,1 \pm 8,6	1	5	67,9 \pm 6,8
	10 octobre au 9 janv.	7	98,4 \pm 6,1	2	5	65,2 \pm 4,6

mais pas pour les poids entiers ($t = 1,20$). Cet amaigrissement pré-migratoire pourrait être le résultat soit des fatigues de la reproduction (fin de l'élevage des jeunes), soit des conditions extérieures qui deviennent alors défavorables (pluviosité excessive ?) et provoquent peut-être le départ des oiseaux. Il est possible aussi qu'il soit accentué par un engraissement pré-nuptial (connu chez d'autres espèces) suggéré par l'écart entre les moyennes d'octobre à janvier et de mars.

Quant au sédentaire, *E. gularis*, il ne montre pas de variation saisonnière de poids qui soit significative (tests négatifs entre les moyennes de début des pluies, milieu de la saison des pluies et début de la saison sèche).

4) CYCLES DE LA MUE ET DES GONADES. — La mue, assez étalée, ne semble pas être un handicap dans ce type de migrations. D'ailleurs quelques Rolles et Guépriers sont en mue au moment de leur départ ou de leur arrivée à Lamto.

A l'issue de la saison des pluies, les *Merops albicollis* quittent leurs zones septentrionales de nidification et arrivent pour la plupart sur les lieux d'hivernage avec un plumage usé. Ils perdent progressivement celui-ci d'octobre à décembre et acquièrent leur nouvelle livrée de janvier à avril. Leur départ (1) coïncide donc avec la fin de la mue pré-nuptiale (Tableau VIII).

TABLEAU VIII

Déroulement de la mue chez le Guéprier Merops albicollis pendant la saison sèche en Basse Côte-d'Ivoire.

	Nombre d'individus examinés	Proportion des oiseaux en mue		
		du petit plumage	des rémiges	des rectrices
Du 12 nov. au 16 déc.	9	23 %	45 %	0
Du 16 janv. au 25 févr.	3	34 %	100 %	67 %
Du 1 ^{er} au 25 mars	19	100 %	100 %	90 %
Du 1 ^{er} au 27 avril	18	67 %	50 %	61 %

(1) Il en est de même de leur engraissement. Scherrer (1972) a déjà souligné que l'accumulation des réserves lipidiques se produit chez les Mésanges surtout à la fin de la mue.

La photopériode augmente alors sensiblement (40 minutes de janvier à mai à Lamto) de même que le volume des gonades (Tableau IX). Toutefois la taille de ces dernières est encore loin du maximum lors du départ de Côte-d'Ivoire (ces oiseaux ne nicheront que 1 à 2 mois plus tard).

TABLEAU IX

Accroissement prémigratoire de la taille des gonades chez le Guépier Merops albicollis en Basse Côte-d'Ivoire (longueur + largeur en millimètres de la plus grosse des 2 gonades mesurée au demi-millimètre près. Les testicules surtout peuvent cependant commencer à être actifs avant toute augmentation de taille mesurable.

	Mâles		Femelles	
	Nombre de spécimens mesurés	Dimension moyenne d'un testicule	Nombre de spécimens mesurés	Dimension moyenne d'un ovaire
Du 12 nov. au 25 févr.	7	2,4	3	7,0
Du 1 ^{er} au 25 mars	13	2,7	6	8,5
Du 1 ^{er} au 27 avril	7	3,6	11	8,8

L'augmentation de taille des testicules de *M. albicollis* avant le départ (50 % entre les périodes novembre à février et avril) est très significative au seuil de 99 % ($t = 3,15$), alors que celle des ovaires (25 % entre ces 2 périodes) ne l'est pas ($t = 0,87$). Les gonades des mâles entreraient donc en activité plus tôt que celles des femelles.

Le guépier de forêt, *M. gularis*, qui niche de mars à mai suit un rythme analogue : les 3 oiseaux collectés en septembre étaient en mue postnuptiale prononcée alors que ceux de février à avril étaient en plumage de noces parfait. Parallèlement les gonades sont actives au printemps et réduites en septembre.

Les deux *Eurystomus* nichent de mars à mai et leurs gonades sont quiescentes de juin à janvier. Leur mue postnuptiale débute en mai et se poursuit jusqu'en octobre au moins. Le migrateur quitte donc notre région avec des gonades en régression et un début de mue, pour y revenir avec des gonades inactives et une mue souvent inachevée.

Sur 14 *E. glaucurus* collectés du 3 au 28 mars, 4 avaient des traces de mue sur le petit plumage, et un seulement aux rémiges. Les 4 oiseaux d'avril avaient un plumage frais sans mue. Sur les 5 adultes examinés du 2 mai au 4 juin, juste avant leur départ, 2 présentaient déjà un début de mue dans les plumes de contour et les rémiges. Un immature obtenu le 16 août, au nord de nos limites, était en forte mue sur tout le corps. Sur 3 spécimens du 3 au 24 octobre, donc à leur retour, 2 étaient en mue du petit plumage et des rémiges et un des rectrices. Les 2 oiseaux de novembre et décembre en étaient exempts, alors qu'un seul des 2 de janvier présentait une rémige primaire en tuyau.

De même les 5 *E. gularis* examinés du 4 mars au 25 avril n'avaient aucune trace de mue (nidification), non plus que les 4 du 16 décembre au 9 janvier (mue postnuptiale terminée). En revanche, sur les 6 collectés du 22 juillet au 3 septembre 5 étaient en mue des plumes de contour, 3 des rémiges et 4 des rectrices, alors que les 3 du 10 octobre au 12 novembre maugiaient des petites plumes, 2 des rémiges et un des rectrices.

Enfin sur 17 *Coracias cyanogaster*, 6 étaient en mue (un en juillet, un en septembre et 4 en octobre), 2 sans mue avec un plumage usé (janvier et octobre) et les autres en plumage plus ou moins neuf sans mue (2 en juillet, un en août, 3 en décembre et 3 en janvier). Des accouplements ont été observés en novembre (2 fois), décembre (2), janvier (5), février (4), mars (3) et mai (2). Aucun spécimen n'avait des gonades développées en dehors de ces mêmes mois.

Ces oiseaux ont étonnamment peu de parasites bien visibles à l'œil nu. En moyenne 10 % sont porteurs de parasites externes (surtout Diptères ou Mallophages, rarement Tiques) et 15 % abritent des Nématodes en nombre notable dans le tube digestif. Ils ne semblent jamais assez abondants pour affecter sérieusement leur hôte. Mais il est possible que les microparasites internes soient importants. La mort fréquente d'oiseaux captifs par amaigrissement brutal témoigne d'un polyparasitisme latent qui peut devenir explosif lors d'un affaiblissement de l'organisme. Une coccidiose a été ainsi reconnue. Des prélèvements sanguins ont montré que la majorité des individus sont porteurs d'*Haemoproteus*, *Plasmodium*, Microfilaires et Trypanosomes.

CONCLUSION

Rolliers et guépiers occupent à Lamto des niches écologiques particulières, mais les relations entre sédentaires et migrateurs que nous venons d'esquisser pour eux semblent être identiques dans la plupart des familles. La forêt secondaire abrite 3 espèces dont une seule migratrice, contre 6 en savane dont une seule sédentaire. En milieu forestier, les variations climatiques, et donc les fluctuations saisonnières de la microfaune, sont très atténuées. Ceci favorise le sédentarisme mais laisse peu de surplus à d'éventuels migrateurs. En revanche la savane est soumise à des modifications saisonnières de climat, de physionomie et de faune qui rendent difficile le séjour continu de beaucoup d'insectivores mais produisent des surplus saisonniers à la disposition des migrateurs.

Ces derniers, souvent nombreux, occupent des biotopes inhabités par les sédentaires ou bien des strates et micromilieus différents. Les deux catégories d'oiseaux ne cohabitent qu'auprès des sources de nourriture surabondantes et localisées, dont les migrateurs sont d'ailleurs plus aptes à profiter grâce à leur comportement sociable et vagabond. Leur régime alimentaire enfin tend à être plus spécialisé (exploitation systématique des essaimages).

Les populations migratrices se superposent donc aux sédentaires sans les remplacer ni les concurrencer notablement puisque la niche écologique occupée par les migrateurs demeure vide en leur absence. D'ailleurs la reproduction et l'effectif maximum des sédentaires coïncide avec la présence des migrateurs. Si certains résidents se dispersent en savane boisée pendant les pluies, c'est sans doute parce que celle-ci leur convient mieux alors et non parce qu'ils y subissaient auparavant la pression des migrateurs. Les sédentaires profitent peu de l'excédent saisonnier exploité par les migrateurs en savane (éclosions aux premières pluies, feux de brousse découvrant les insectes, chute des feuilles facilitant la capture dans les branches). Les conditions de chasse en saison des pluies (gros insectes plus rares ou moins accessibles, milieu plus fermé, pluies fréquentes) sont peut-être parmi les facteurs limitant les espèces indigènes.

Les dates de séjour des migrateurs sont déterminées d'abord par la durée des conditions défavorables qui règnent alors dans leur patrie d'origine. Au même moment la « saison sèche » est à Lamto l'époque de l'année la plus propice à leur survie. Ainsi l'exploitation harmonieuse des savanes guinéennes et préforestières se réalise grâce à une complémentarité climatique avec les savanes soudano-sahéliennes qui permet aux premières d'accueillir les migrateurs en provenance des secondes quand celles-ci ne peuvent plus les nourrir.

Merops albicollis, migrateur caractéristique, nichant dans le Sahel et passant la saison sèche dans le sud de la Côte-d'Ivoire, présente avant son départ du lieu d'hivernage une augmentation de poids d'au moins 7 % et un début de maturation des gonades tout en achevant sa mue pré-nuptiale. Au contraire, *Eurystomus glaucurus*, qui niche à Lamto et remonte ensuite de quelques centaines de kilomètres au maximum (Thiollay, 1971 b), probablement pour éviter une saison trop pluvieuse, montre plutôt alors un léger amaigrissement, une réduction des gonades et un plumage usé.

SUMMARY

Rollers (Coraciadidae) and Bee eaters (Meropidae) have been studied during three years in a guinean savanna — with galleries and patches of dense forest — in the Ivory Coast. Annual cen-

suses of the breeding populations of savanna Rollers have been made by different methods. For the two species a mean density of 1 individual per 4 or 5 hectares has been recorded with a production of young of 22 to 26 %, mainly in May.

Three pairs of related species (*Merops gularis* and *M. albicollis*; *Eurystomus gularis* and *E. glaucurus*; *Coracias cyanogaster* and *C. naevius*) are compared from an ecological and physiological stand-point. The first-mentioned species of each pair is sedentary, the second migratory. Two of the three sedentary species are forest birds, while all the migrants are savanna birds, with the exception of *M. albicollis* which also lives in cleared and cultivated forest. Competition is avoided between the two populations through the occupancy of separate ecological niches.

Congeneric species live in different biotopes (or at least vegetation layers). Sedentaries hunt more easily in and around dense vegetation (adaptation to the conditions prevailing during the wet season), while the migrants prefer the most open spaces. The diet of the resident birds is more varied, the migratory species being more specialised in their feeding on swarms of winged ants and termites. Migratory species are much better adapted to the exploitation of this seasonal production or to the appearance of newly accessible prey (ground insects on recently burnt patches of savanna), being able to move rapidly from one place to another and to concentrate locally in large numbers.

Dates of arrivals and departures are compared with the calendar of rains and it is suggested that the timing of the migratory movements in the northern part of the breeding area of these birds is more under the dependence of the seasons than influenced by local conditions. But it is possible that the rainy season in the Ivory Coast would be too wet to allow a good survival for the populations of these species; this could also explain the disappearance of our breeding *Eurystomus glaucurus* from June to September.

Merops albicollis, a typical intra-african migrant, shows a premigratory fattening of about 7 %. This occurs at the end of the prenuptial moult and coincides with the beginning of the increase in the size of the gonads.

BIBLIOGRAPHIE

- BANNERMAN, D.A. (1953). — *The Birds of West and Equatorial Africa*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- BORRERO, H.J. (1953). — Notas preliminares sobre habitos alimenticios de palomas silvestres colombianas. *Caldasia*, 6 : 75-80.
- BRITTON, P.L. (1969). — Weights of the Pennant-winged Nightjar. *Bull. Brit. Orn. Club*, 89 : 21-24.

- BROSSET, A. (1968). — Localisation écologique des oiseaux migrateurs dans la forêt équatoriale du Gabon. *Biologia gabonica*, 4 : 211-226.
- BROWN, F. et ROLLO, M. (1940). — Light and moult in weaver finches. *Auk*, 57 : 485-498.
- CHAPIN, J.P. (1932). — The Birds of the Belgian Congo. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 75 (1).
- CONNEL, C., ODUM, E. et KALE, H. (1960). — Fat free weights of birds. *Auk*, 77 : 1-9.
- EVANS, P.R. (1969). — Ecological aspects of migration and premigratory fat deposition in the Lesser Redpoll, *Carduelis flammea cabaret*. *Condor*, 71 : 316-330.
- FRY, C.H. (1967). — Lipid levels in an intratropical migrant. *Ibis*, 109 : 118-120.
- FRY, C.H. (1971). — Migration, moult and weights of birds in northern Guinea savanna in Nigeria and Ghana. *Ostrich*, Suppl. 8 : 239-263.
- FRY, C.H., ASH, J. et FERGUSON-LEES, I. (1970). — Spring weights of some palaeartic migrants at Lake Chad. *Ibis*, 112 : 58-82.
- KING, J., FARNER, D. et MORTON, M. (1965). — The lipid reserves of White-crowned Sparrows on the breeding ground in central Alaska. *Auk*, 82 : 236-252.
- MCNEILL, R. (1970). — Hivernage et estivage d'oiseaux aquatiques nord-américains dans le nord-est du Venezuela (mue, accumulation de graisse, capacité de vol et routes de migration). *O.R.F.O.*, 40 : 185-302.
- MACKWORTH PRAED, C.W. et GRANT, C.H. (1970). — *Birds of West central and western Africa*. Longmans, London. Vol. 1.
- MOREAU, R.E., WILK, A.L. et ROWAN, W. (1947). — The moult and gonad cycles of three species of birds at five degrees south of the equator. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 117 : 345-364.
- MOREL, G. et BOURLIÈRE, F. (1962). — Relations écologiques des avifaunes sédentaire et migratrice dans une savane sahélienne du Bas-Sénégal. *Terre et Vie*, 109 : 371-393.
- ROLLO, M. et DOMM, L. (1943). — Light requirements of the Weaver Finch : light period and intensity. *Auk*, 60 : 357-367.
- SCHERRER, B. (1972). — Migration et autres types de déplacements de la Mésange noire en transit au col de la Golèze. *Terre et Vie*, 26 : 257-313.
- THIOLLAY, J.M. (1970 a). — *Le peuplement avien d'une savane préforestière (Lamto, Côte-d'Ivoire)*. Thèse de 3^e Cycle. Université d'Abidjan.
- THIOLLAY, J.M. (1970 b). — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : le peuplement avien. Essai d'étude quantitative. *Terre et Vie*, 24 : 108-144.
- THIOLLAY, J.M. (1970 c). — L'exploitation par les oiseaux des essaimages de fourmis et termites dans une zone de contact savane-forêt en Côte-d'Ivoire. *Alauda*, 38 : 255-273.
- THIOLLAY, J.M. (1971 a). — L'exploitation des feux de brousse par les oiseaux en Afrique occidentale. *Alauda*, 39 : 54-72.
- THIOLLAY, J.M. (1971 b). — Les guépriers et rolliers d'une zone de contact savane-forêt en Côte-d'Ivoire. *O.R.F.O.*, 41 : 148-162.
- THIOLLAY, J.M. (1971 c). — L'avifaune de la région de Lamto (moyenne Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, Série Ecologie*, 4 : 5-132.
- WARD, P. (1965). — Feeding ecology of the Black faced Dioch. *Quelea quelea*, in Nigeria. *Ibis*, 107 : 173-214.
- WARD, P. (1969). — Seasonal and diurnal changes in the fat content of an equatorial bird. *Physiol. Zool.*, 42 : 85-95.