RECHERCHES ECOLOGIQUES DANS LA SAVANE DE LAMTO (COTE D'IVOIRE): LES TRAITS QUANTITATIFS DU PEUPLEMENT DES OPHIDIENS.

par Robert Barbault

Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure *

Les données quantitatives qui sont à l'origine de cette étude ont été réunies de juillet 1964 à juillet 1968. Les récoltes ont été faites avec la collaboration de Kwassi Konan et d'une équipe de collecteurs africains selon une technique de ramassage liée au défrichement de la savane. Les détails de cette technique, mise au point par M. Lamotte au Nimba, puis à Lamto, ont été exposés déjà dans un travail précédent (Barbault, 1967) .

Au total, 38 espèces ont été recensées lors de ces prospections ; une étude morphologique détaillée en a été faite (Roux, 1969).

Les observations accumulées permettent en premier lieu de définir les variations locales des peuplements d'Ophidiens dans les divers faciès de la savane de Lamto. Elles permettent également d'établir le cycle saisonnier de leurs effectifs et de leurs biomasses. Enfin la comparaison de ce cycle avec ceux décrits antérieurement pour les Amphibiens et les Lézards (Barbault, 1967) mettra en relief quelques caractéristiques des relations trophiques au sein de la biocénose.

I. — Variations locales des densités et des biomasses d'ophidiens

Les importantes variations qualitatives et quantitatives que montre le peuplement d'Ophidiens sont conditionnées par le milieu (bas-fonds humides ou savane de plateau) et par les feux de brousse, selon que la savane brûle chaque année ou qu'elle est protégée du feu pendant plusieurs années.

^{* 24,} rue Lhomond, Paris (5e).

A. Le peuplement dans les trois principaux faciès de la savane brûlée. — La savane étudiée présente trois faciès différents. Le premier, ou « faciès de plateau », comprend la savane proprement dite, au-delà d'une étroite bande de lisière. Il a été étudié à plus de 200 mètres de toute galerie forestière, mare ou marigot. Le second faciès, physionomiquement semblable au précédent, est constitué par la bordure de plateau qui longe la galerie forestière. Le dernier faciès est représenté par des dépressions inondées pendant la saison humide, d'abord par suite de la stagnation des eaux de pluie, puis par les crues du fleuve ou du marigot tout proche.

TABLEAU I

Les densités et les biomasses moyennes de Serpents dans les différents faciès de la savane brûlée et de la savane non brûlée.

	Sa	vane brûl	ée	Savane non brûlée			
Faciès:	Bas- fonds	Plateau (lisière)	Plateau	Bas- fonds	Plateau (lisière)	Plateau	
Effectifs récoltés	37	39	266	99	38	81	
Biomasse (en g) .	221,3	1121,2	11.291,5	1.405,9	759,8 *	2.096,4	
Surface prospec- tée (en m²	29.850	90.000	731.100	29.150	27.350	69.400	
Densité à l'hectare	12,4	4,3	3,6	33,9	13,8	11,6	
Biomasse à l'hectare (en g) .	74	125	154	482	278	320	

^{*} dont un Naja nigricollis de 595 g.

Le tableau I présente, dans sa partie gauche, les résultats quantitatifs cumulés, de 1964 à 1968, qui montrent les différences de peuplement entre ces trois faciès de la savane brûlée. On voit que :

- 1) sur le plateau, tant le long de la lisière qu'en pleine savane, les densités du peuplement d'Ophidiens sont identiques ;
- 2) si l'on exclut la part trop irrégulière représentée par la grosse espèce *Bitis arietans*, la biomasse moyenne à l'hectare est de 75 g dans les trois faciès;
- 3) le nombre des Serpents est trois fois plus élevé dans les bas-fonds que sur les plateaux. Si la biomasse par hectare n'est pas significativement plus élevée, c'est que la population des bas-fonds est spécifiquement différente de celle des plateaux. Elle se compose essentiellement de petites couleuvres batrachophages

appartenant aux trois principaux genres Natriceteres, Gonionotophis et Chlorophis. Le tableau II montre que leur densité par hectare y est de 8,4 (contre 0,2 sur les plateaux). Ces valeurs n'étonneront pas si l'on sait que ces bas-fonds sont des lieux humides, partiellement inondés pendant la saison des pluies, où pullulient les petits Amphibiens dont se nourrissent ces Colubridés.

TABLEAU II

Les densités et biomasses moyennes des petits Colubridés batrachophages (genres Natriceteres, Gonionotophis et Chlorophis) sur le plateau et dans les bas-fonds de savane brûlée.

Faciès :	Bas-fonds	Plateau
Effectifs récoltés	25	22
Biomasse (en gramme)	130,5	182,1
Surface (en m²)	29.850	821.100
Densité à l'hectare	8,4	0,26
Biomasse à l'hectare (en grammes)	43,7	2,0

B. Comparaison des peuplements en savane non brûlée et en savane brûlée. — Dans une savane qui n'a pas brûlé depuis cinq ans, on a réalisé une série de défrichements répartis entre les trois faciès fondamentaux. Le tableau I dresse le bilan de ces prospections (partie droite du tableau). Comme pour la savane brûlée, on peut distinguer un peuplement de plateau, d'une densité moyenne de 12 serpents par hectare, et un peuplement de bas-fonds trois fois plus dense (33,9 serpents par hectare).

La comparaison de ces résultats avec ceux obtenus en savane brûlée (moitié gauche du tableau I) montre que, pour deux faciès équivalents, le nombre de serpents est environ trois fois plus élevé en savane non brûlée. Bien que les surfaces échantillonnées en savane non brûlée ne soient pas considérables, il apparaît que la biomasse par hectare, sur le plateau, est sensiblement plus importante en savane non brûlée (282 g par hectare) qu'en savane brûlée (154 g par hectare).

C. Discussion. — Le peuplement d'Ophidiens présente des variations tant qualitatives que quantitatives selon que l'on considère les bas-fonds ou le plateau, la savane qui brûle chaque année ou celle qui échappe au feu. Le tableau III permet la comparaison des densités par hectare, dans les deux principaux faciès étudiés, entre savane brûlée et savane non brûlée, 1) des petites espèces batrachophages, appartenant aux genres Natriceteres, Gonionoto-

phis, Chlorophis, Dromophis, Crotaphopeltis, et 2) des autres serpents,

TABLEAU III

Densités moyennes comparées de l'ensemble des Colubridés batrachophages dans les deux principaux faciès de savane brûlée et de savane non brûlée.

	Savane no	on brûlée	Savane brûlée		
Faciès	Bas-fonds	Bas-fonds Plateaux		Plateaux	
Colubridés batrachophages * collectés	29	59	67	72	
Densité à l'hectare (Colubr. batrachoph.)	9,7	0,7	22,9	7,4	
Autres serpents	8	246	32	47	
Densité à l'hectare (autres serpents)	2,6	3	11	4,8	

(*) Genres Natriceteres, Gonionotophis, Chlorophis, Dromophis et Crotaphopeltis.

On remarque que, sur les plateaux, l'augmentation de la densité du peuplement en savane non brûlée porte essentiellement sur la fraction « batrachophage ». De fait, la densité de ces espèces passe de 0,7 en savane brûlée à 7,4 en savane non brûlée, soit dix fois plus, alors que celle des autres serpents varie seulement de 3 à 4,8, soit une fois et demie. Tout se passe comme si l'évolution de la savane protégée de tout feu de brousse aboutissait à un effacement du contraste qui existe entre bas-fonds et plateaux dans la savane brûlée. De fait, l'absence du feu permet à la savane de constituer une épaisse litière qui, s'ajoutant à la strate arbustive qui se développe parallèlement, contribue à atténuer au niveau du sol, les contrastes thermiques et hygrométriques tant saisonniers que journaliers (Roland, 1967). Ce sont ces changements du milieu qui entraînent une modification de l'équilibre de la biocénose : on observe l'apparition, en lisière certes, mais aussi sur les plateaux, d'espèces forestières (Aparallactus modestus, Natriceteres variegatus) ainsi qu'une extension jusque sur le plateau d'espèces considérées comme caractéristiques des bas-fonds (Natriceteres olivaceus, Gonionotophis granti...). Certaines autres, au contraire, régressent sensiblement (Echis carinatus, Bitis arietans).

En cette région de lisière, c'est donc le feu qui perpétue le contraste rigoureux entre la savane et la forêt, tant du point de vue de la physionomie botanique que du point de vue des peuplements animaux.

II. — CYCLE ANNUEL DU PEUPLEMENT OPHIDIEN

Nous avons suivi mois par mois, en savane brûlée et en savane non brûlée, l'évolution de la densité et de la biomasse des Ophidiens sur les plateaux. Cette étude permet de dégager les grands traits du cycle saisonnier des Ophidiens dans la savane de Lamto.

A. Le cycle annuel de la densité en savane brûlée. — Le tableau IV indique les effectifs récoltés mois par mois dans la savane de Lamto (résultats cumulés de juillet 1964 à juillet 1968), ainsi que les densités rapportées à l'hectare (moyennes mensuelles). Dans la colonne « janvier » ne figurent que des relevés effectués avant le passage du feu de brousse, tandis que la colonne « février » correspond à des relevés tous réalisés après le feu. Ces résultats, qu'illustre la figure 1 montrent que :

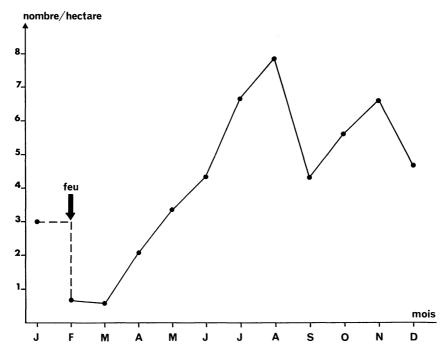


Fig. 1. — Cycle annuel de la densité des Serpents en savane brûlée (densités mensuelles correspondant à la période juillet 1964 à juillet 1968).

- 1) le passage annuel du feu de brousse provoque une chute brutale de la densité du peuplement d'Ophidiens, qui atteint alors son minimum (0,6 à 0,7 par hectare);
 - 2) cette densité accuse une augmentation en avril, au début

de la saison des pluies, et s'élève progressivement jusqu'en août, où elle atteint sa valeur maximale (7 à 8 par hectare);

- 3) le peuplement diminue ensuite avec l'apparition progressive de la saison sèche ; à la fin du mois de janvier, au moment où le feu survient, la densité n'est plus que de trois serpents par hectare au lieu de 8 à la période optimale.
- B. Le cycle annuel de la biomasse en savane brûlée. Parmi les espèces collectées en savane brûlée, Bitis arietans constitue à elle seule, avec 8 individus, 48 % de la biomasse totale, il est donc nécessaire de considérer cette espèce séparément. On admettra que sa biomasse (6026,5 g), représentée essentiellement par quelques individus de grande taille et de forte longévité qui survivent au feu annuel, est à peu près constante tout au long de l'année. Rapportée à un hectare, cette biomasse est de 73 g. Le tableau V indique alors, déduction faite des Bitis arietans, les biomasses mensuelles des serpents (d'après les résultats cumulés des années 1965, 1966, 1967 et 1968.

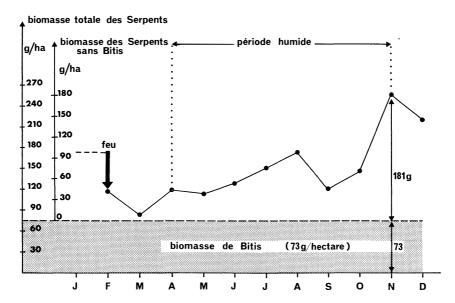


Fig. 2. — Cycle annuel de la biomasse des Serpents en savane brûlée : 1º) Bitis ; 2º) autres Serpents.

La figure 2 représente, outre le niveau moyen constant de la biomasse par hectare de *Bitis arietans*, l'évolution saisonnière de la biomasse des autres serpents. On voit que celle-ci passe par un minimum juste après le feu de brousse et qu'elle atteint ses valeurs les plus élevées (250 g) en novembre, à la fin de la période

TABLEAU IV

Cycle annuel des effectifs et des densités de Serpents par hectare en savane brûlée (plateau) (moyennes des années 1965, 1966, 1967, 1968).

MOIS:	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Effectifs	14	11	3	12	17	42	54	35	16	28	49	29
Surface (en m²)	48.200	156.300	47.100	56.200	50.400	95.600	80.200	44.600	36.600	50.100	73.400	62.500
Densité à l'ha	3	0,7	0,6	2,1	3,3	4,3	6,7	7,8	4,3	5,6	6,6	4,6

TABLEAU V

Cycle annuel des biomasses de Serpents (sauf Bitis) en savane brûlée.

MOIS:	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Biomasse (en g) .	485	676,2	31,9	253,2	196,3	498,6	620,7	473,6	181,7	368,1	1329,3	920,7
Surface (en m²)	48.200	156.300	47.100	56,200	50.400	95.600	80.200	44.600	36.600	50.100	73.400	62.500
Biomasse à l'ha	100	43	7	45	39	52	77	98	49	73	181	147

TABLEAU VI
Cycle annuel des effectifs de Serpents en savane non brûlée.

MOIS:	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Effectifs	5	12	3	13	8	23	17	11	2	16	12
Surface (en m²)	5.700	12.400	2.500	10.700	5.300	13.500	10.450	10.450	3.700	12.900	9.500
Densité à l'ha	8,7	9,6	12	12	15	17	16	10	1	.0	12

humide. La courbe s'abaisse ensuite jusqu'à janvier, alors que sévit la saison sèche.

C. Le cycle annuel des effectifs en savane non brûlée. — Les effectifs et biomasses relevés chaque mois en savane non brûlée sont reportés sur le tableau VI. Les deux courbes de la figure 3, dont l'une est tirée de la figure 2, comparent l'évolution annuelle de la densité par hectare des serpents en savane non brûlée et en savane brûlée.

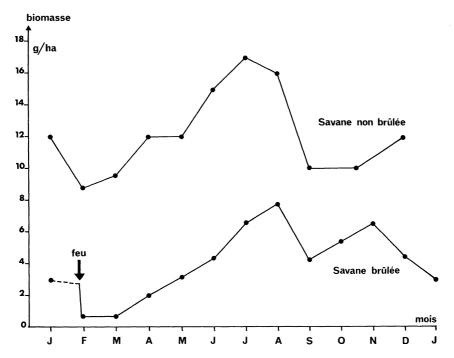


Fig. 3. — Les cycles annuels des densités de Serpents en savane brûlée et en savane non brûlée.

On constate ainsi que:

- 1) l'allure générale du cycle annuel est la même en savane non brûlée qu'en savane brûlée;
- 2) tout au long de l'année, le peuplement est en moyenne trois fois plus dense en savane non brûlée;
- 3) à défaut d'une chute brutale de la densité entre janvier et février dans la savane non brûlée, on y remarque cependant, comme en savane brûlée, que le peuplement est minimal en février-mars.
 - D. Discussion. La densité du peuplement en Ophidiens

de la savane de Lamto présente un cycle saisonnier caractéristique. Ses différentes phases dépendent du cycle biologique des espèces, cycle réglé par les rythmes saisonniers, et en particulier par la pluviométrie. C'est ainsi que, sur la fig. 3, la remontée des courbes qui s'amorce en avril et se prolonge jusqu'en juillet-août correspond à la phase d'éclosion des jeunes serpents, pendant la première saison des pluies (avril-août). Le peuplement d'Ophidiens atteint alors sa densité maximale. A mesure que s'installe et s'affirme la saison sèche, au contraire, l'apparition des jeunes devient rare et l'effectif du peuplement régresse. En janvier, la densité descend même à 40 ou 50 % de ce qu'elle est en juillet-août, tant en savane non brûlée qu'en savane brûlée. Dans cette dernière, l'effectif n'atteint plus en février-mars que 20 % du niveau qu'il avait en janvier, avant le passage du feu annuel.

Que sont devenus les effectifs dont on constate ainsi la disparition? Echappent-ils aux recherches par suite d'une hypothétique estivation? S'il est vrai qu'après les feux les serpents se rencontrent principalement dans des terriers, termitières ou troncs creux, ils ne sauraient cependant échapper aux investigations que de façon exceptionnelle. L'idée que la chute observée dans la densité du peuplement résulte du fait qu'une fraction de ce dernier a pu s'abriter dans quelques refuges inaccessibles doit donc être rejetée: les courbes présentées ne sont donc pas la conséquence de cycles saisonniers d'activité mais bien de cycles d'abondance, abondance exprimée ici en valeurs absolues.

L'hypothèse d'une migration d'une partie de la faune ophidienne peut également être avancée. Où pourraient toutefois se rendre d'éventuels migrateurs? Nos espèces savanicoles ne se rencontrent pas en forêt-galerie et la presque totalité des savanes de l'Ouest africain brûlent régulièrement chaque année.

L'analyse démographique des populations des principales espèces montre d'ailleurs que l'accroissement d'effectif observé dès les mois d'avril-mai résulte exclusivement des éclosions qui se produisent alors : c'est bien la venue de la nouvelle génération qui détermine l'augmentation d'effectif et non le retour d'hypothétiques migrateurs.

Il y a, certes, pendant ou après le passage du feu de brousse, un certain déplacement d'individus vers des secteurs de savane moins brûlés ou non brûlés, mais il s'agit de mouvements de très faible amplitude et de durée généralement limitée.

Au total, on peut affirmer que 90 % des effectifs d'Ophidiens sont renouvelés chaque année en savane brûlée. Il importe toute-fois de souligner que, si le feu contribue à accentuer le contraste saisonnier, au niveau des microclimats et des micromilieux, et, partant, à accuser la chute du peuplement observée pendant la saison sèche, il ne peut être aucunement considéré comme la cause du cycle d'abondance des Ophidiens de la savane.

III. — PLACE DES OPHIDIENS DANS LES CHAINES NUTRITIONNELLES

A. Les serpents batrachophages. — Un certain nombre de serpents se nourrissent essentiellement d'Amphibiens. Ce sont les genres Natriceteres, Chlorophis, Crotaphopeltis, Gonionotophis, Dromophis et Causus. Sans doute arrive-t-il parfois que Dromophis lineatus et Gonionotophis granti consomment aussi quelques lézards, mais c'est toujours en quantité relativement négligeable.

En revanche, la place que tiennent les Batraciens dans le régime alimentaire d'un autre Serpent qui n'est pas spécialement batrachophage, *Psammophis sibilans*, doit entrer en considération, étant donnée l'abondance de cette belle espèce.

TABLEAU VII

Cycles comparés de la biomasse des Ophidiens batrachophages et de la biomasse des Batraciens.

	Déc. Janvier	Février Mars	Avril Mai	Juin Juillet	Août Sept.	Octobre Nov.
Biomasse des Ser- pents batracho- phages (en g)	167,2	25,9	64,2	306,2	91,4	266,4
Surface (en m²)	110.700	203.400	105.700	175.800	81.200	135.900
Biomasse à l'hectare	15	1,2	6	17	11	19
Biomasse des batraciens à l'ha.	99	77	107	190	177	258

Le tableau VII compare les biomasses bimensuelles moyennes à l'hectare des Amphibiens et des Ophidiens batrachophages. Les graphiques superposés de la figure 4 montrent les cycles saisonniers des biomasses respectives de la population prédatrice et de la population proie. L'échelle choisie pour présenter les résultats relatifs aux serpents est dans un rapport de 10 à 1 avec celle utilisée pour la figuration des biomasses de Batraciens. Cette représentation fait ressortir mieux encore le parallélisme des deux peuplements. On peut estimer que, comte tenu de la participation de *Psammophis sibilans*, les courbes coïncident presque complètement, ce qui revient à dire que les biomasses de la population proie et de la population prédatrice se maintiennent approximativement dans un rapport voisin de 10 à 1 tout au long de l'année.

B. Les serpents sauriphages. — Cinq espèces de serpents de la savane de Lamto se nourrissent essentiellement de Lézards :

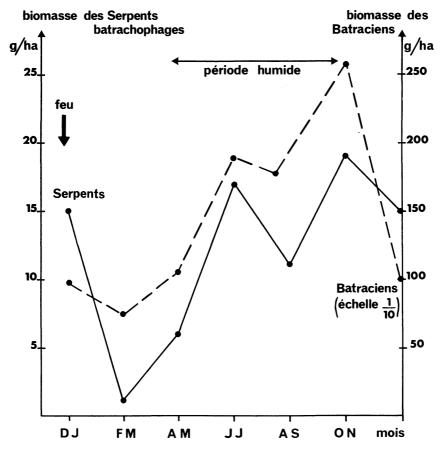


Fig. 4. — Cycles comparés de la biomasse des Serpents batrachophages et de la biomasse des Batraciens (pour les Batraciens, l'échelle adoptée est dans un rapport 1/10 avec celle retenue pour les Serpents).

Psammophis sibilans, Lycophidion irroratum, Lycophidion semicinctum, Meizodon regularis et Meizodon coronatus. Parmi ces espèces, Psammophis sibilans occupe la première place: pour la savane brûlée de plateau étudiée, il totalise 2066 g sur 90 hectares contre 343 g pour les autres espèces réunies. S'il est vrai que cette espèce est largement euryphage, puisqu'elle se nourrit aussi de Batraciens, d'Oiseaux, de petits Mammifères, voire de Serpents, on peut néanmoins estimer que les Lézards entrent pour plus de 50 % dans son économie nutritionnelle. De fait, sur 23 Psammophis sibilans récoltés avec un estomac plein, les Lézards représentaient près de 60 % de la biomasse des proies. Les biomasses de Serpents et de Lézards sont inscrites dans le tableau VIII. Les cycles saisonniers superposés sont représentés dans la figure 5 selon

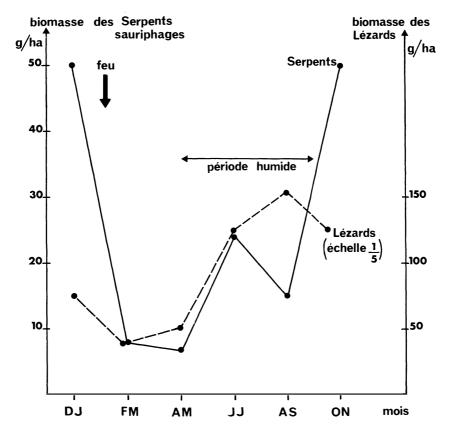


Fig. 5. — Cycles comparés de la Biomasse des Serpents sauriphages et de la biomasse des Lézards (pour les Lézards, l'échelle adoptée est dans un rapport 1/5 avec celle retenue pour les Serpents).

des échelles différant dans le rapport 5 à 1. Ce rapport a été adopté dans le but de compenser le fait que l'alimentation de *Psammophis sibilans* ne comprend que 50 % de Lézards. On arrive ainsi à la conclusion que la biomasse des prédateurs qui vivent au détriment de la biomasse des Lézards est dans un rapport de 1/10 avec celle-ci. Les courbes de la figure 5 montrent que ces deux peuplements sont affectés de fluctuations saisonnières parallèles.

Conclusions

Le peuplement d'Ophidiens de la savane subit des fluctuations saisonnières comparables à celles qui s'observent chez les Batraciens et les Lézards. Tous ces cycles d'abondance apparaissent

TABLEAU VIII

	Déc. Janvier	Février Mars	Avril Mai	Juin Juillet	Août Sept.	Oct. Nov.
Biomasse des Ser- pents sauriphages (en g)		178,5	70	425,3	127,2	621,3
Surface (en m²)	110.700	203.400	105.700	175.800	81.200	135.900
Biomasse à l'ha	84	8	6,6	24,1	15,6	50
Biomasse des Lézards à l'ha	77	39	51	125	153	128

^{*} dont un Psammophis de 420 g.

déterminés par le rythme des saisons, avec croissance des peuplements pendant la saison des pluies (période des éclosions ; fin de l'estivation pour certains Amphibiens) et décroissance pendant la saison sèche. Les effectifs des Serpents, qui sont de 0,5 par hectare juste après les feux, atteignent 7 à 8 individus par hectare en juillet-août. Des densités bien plus fortes peuvent être observées dans les bas-fonds ou en savane non brûlée par suite de l'abondance des petites espèces batrachophages dans les milieux humides.

La biomasse moyenne des Ophidiens est de 150 g par hectare, dont la moitié revient à la seule espèce Bitis arietans dont le poids par individu est relativement très élevé. En savane brûlée 90 % des effectifs sont renouvelés chaque année, le feu étant responsable de la moitié de la mortalité, moins d'ailleurs par ses effets immédiats que par son action sur le milieu. Enfin il est apparu que les biomasses des deux groupes trophiques d'Ophidiens étudiés — batrachophages et sauriphages — évoluaient en étroit parallélisme avec la biomasse des populations proies — Batraciens et Lézards — et se maintiennent avec elles dans un rapport voisin de 1/10 tout au long de l'année.

SUMMARY

The seasonal variations of the biomass of snakes in quadrats in the Lamto savanna have been studied, using hand collecting techniques. 37 species have been encountered in the study area, and an average yearly biomass of 150 g/ha (fresh weight) has been recorded. Seasonal fluctuations in numbers and biomass have been studied in the major habitats (plateau, slopes and low-lying

grounds) and in areas regularly burnt or protected from bushfires during five consecutive years.

Snakes are more numerous in low-lying areas and in unburnt savannas than on the plateau and regularly burnt savannas. In both high density areas, the increase is due to the abundance of Frog-eating species.

There are definite seasonal changes in numbers and biomass. Snake populations reach their peak of abundance at the end of the rains and their low in February and March. Births take place from April to August. Most snakes in Lamto complete their whole life-cycle in a year and their population turnover is very rapid. There is a close parallel between the seasonal variations of the Amphibian and Lizard biomasses on one hand and those of their snake predators on the other.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGEL, F.; Guibé, J.; Lamotte, M et Roy, R. (1954). La réserve intégrale du Mont Nimba: Serpents. *Mémoires de l'I.F.A.N.*, 40: 381-402.
- DOUCET (1963). Les Serpents de Côte d'Ivoire. Acta tropica, 20.
- BARBAULT, R. (1967). Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Le cycle annuel de la biomasse des Amphibiens et des Lézards. La Terre et la Vie, 21: 297-318.
- KLIMSTRA, W.D. (1958). Some observations on Snake activities and populations. *Ecology*, 39: 232-239.
- LAMOTTE, M. (1967). Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire):

 Présentation du milieu et du programme de travail. La Terre et la Vie,
 21: 197-215.
- ROLAND, J.-Cl. (1967). Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Données préliminaires sur le cycle annuel de la végétation herbacée. La Terre et la Vie, 21: 228-248.
- Roux, R. (1969). Les Serpents de la région de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan.* A paraître.
- VILLIERS, A. (1963). Les Serpents de l'Ouest africain. 26 édition. Dakar, IFAN.