

RECHERCHES ECOLOGIQUES
DANS LA SAVANE DE LAMTO (COTE D'IVOIRE) :
LE PEUPLEMENT AVIEN.
ESSAI D'ETUDE QUANTITATIVE.

par J.-M. THIOLLAY

*Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure **

La présente ébauche d'étude quantitative du peuplement avien de la savane de Lamto a été réalisée au cours de deux séjours de un an chacun, effectués entre septembre 1967 et mars 1970. Au cours de cette période, j'ai entrepris l'inventaire et l'étude écologique des oiseaux vivant dans une zone de 50 kilomètres de rayon autour de la Station, zone qui comprenait donc également des habitats forestiers et des cultures. L'exposé détaillé des résultats obtenus fera l'objet d'une autre publication. Je n'en ai extrait ici que les données fondamentales relatives aux oiseaux de la savane proprement dite. Celles-ci sont basées sur les résultats de mes dénombrements et sur la capture de plus de 4 000 spécimens de 385 espèces (dont près des 2/3 ont du être sacrifiés pour l'étude du régime alimentaire et des gonades). Les indications sur la reproduction et la fécondité reposent sur l'examen de plus de 600 nids de 201 espèces.

I. — PRÉSENTATION DU MILIEU ET DE L'AVIFAUNE

Le Milieu. — La savane de Lamto a déjà fait l'objet de tant d'études (cf. par ex. : *La Terre et la Vie*, 1967, 21 : 197-329), qu'il est inutile de revenir sur sa description. Rappelons seulement les principaux éléments qui conditionnent la distribution des oiseaux. Zone de contact entre la grande forêt dense semidécidue et les savanes guineo-soudaniennes, c'est essentiellement une savane boisée à palmiers rôniers (*Borassus æthiopum*), sillonnée de galeries forestières généralement étroites (auxquelles nous assimilerons les bosquets isolés, de composition floristique et faunistique pourtant différente).

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

Les 1 400 mm de pluie (moyenne annuelle), tombant principalement de mai à juillet et en septembre-octobre (seul le mois de janvier est vraiment sec) apparentent la région au climat forestier, d'autant plus que le degré hygrométrique est toujours élevé.

La température moyenne oscille toute l'année autour de 25-28° C, avec une amplitude de variation quotidienne excédant rarement 10° (extrêmes en janvier : 14° et 37°).

La savane, outre les nombreuses galeries à sous-bois dense, riches en palmiers et centrées sur des marigots, se présente sous deux faciès principaux : les zones à *Hyparrhenia* à couverture herbacée haute et dense et à boisement très fourni (tant en ronniers qu'en feuillus divers de 5 à 15 m de haut) et les zones à *Loudetia*, plus basses, beaucoup moins boisées et à faune plus pauvre.

Après le passage du feu, entre janvier et avril, les jeunes pousses d'herbes apparaissent aussitôt ; un mois plus tard elles ont 10 cm de haut et couvrent 20 % du sol, pour atteindre au bout de 5 mois, 60 cm (couverture 100 %). La croissance est maximum début octobre (1,50 m). Les graines apparaissent alors et tombent en novembre-décembre sous un enchevêtrement de paille sèche. Malgré le feu et le lessivage des premières pluies, une grande partie de ces graines restera disponible de février à mars. Il s'y ajoute l'apport des *Brachyaria*, petite graminée très appréciée des oiseaux, et celui des rudérales des bords de pistes (appoints importants pour les *Estrilda*, *Turtur*, *Francolinus*. etc...).

A toutes saisons (maximum de mai à novembre) il y a des fruits disponibles (nombreuses essences à cycles différents), du moins dans les galeries forestières voisines. La plupart des oiseaux étant plus ou moins polyphages, cette ressource, toujours abondante, joue un rôle prépondérant. Il en va de même pour les Arthropodes dont, parmi la prodigieuse variété, il y a toujours quelques groupes à leur apogée. Or, très peu d'oiseaux ayant un régime spécialisé, la plupart trouvent toute l'année une nourriture suffisante. En savane le minimum se situe en saison sèche dans le mois qui suit le passage du feu, mais même alors, l'accessibilité des survivants et le repeuplement immédiat au voisinage des galeries permettent le maintien des populations de consommateurs. Durant les pluies, l'ordre de grandeur des densités est de 20-30 Arthropodes au mètre carré dans la strate herbacée de savane (Gillon et Gillon, 1967). S'y ajoutent les fourmis (environ 7 000 fourmilières par ha avec souvent une population de l'ordre de 1 000 individus par nid. Levieux, 1967) et les termites, plus abondants encore (Josens, inédit), extrêmement importants surtout par leurs essaimages de sexués (sauf en décembre-janvier). La faune des arbres et des galeries est plus considérable encore.

La biomasse des Amphibiens et Lézards est de l'ordre de 200 g/ha dans la couronne des ronniers et de 60 à 450 g/ha au

sol (Barbault, 1967). La grande faune a pratiquement disparu et les micro-mammifères ont une densité de moins de 10 individus/ha (Bellier, 1967).

Allumé chaque année, le feu imprime à la savane un faciès caractéristique (limitation du boisement, sélection des espèces ligneuses pyro-résistantes) et un cycle d'évolution biologique qui accentue les processus liés aux variations climatiques saisonnières. S'il intervient en fin de saison sèche, il n'affecte guère que des végétaux en sommeil et des animaux à leur minimum de densité. De plus il régénère le tapis herbacé et permet la mise à nu de proies autrement inaccessibles. Deux Arthropodes sur trois survivent au passage du feu, mais un sur deux disparaît dans le mois qui suit ; deux mois après son passage, ils réaugmentent (D. Gillon, Y. Pernès, ce fascicule).

L'avifaune. — Seules les espèces dominantes, les plus caractéristiques de la savane de Lamto et des galeries étroites qui la parcourent, seront citées ici (1). Au total 263 espèces y ont été identifiées, soit 57 % des 457 espèces reconnues dans l'ensemble de la région (rayon de 50 km autour de la station).

PLEGADIDÆ : *Hagedashia hagedash* niche dans la galerie du Bandama et vient régulièrement pâturer en savane tant que l'herbe n'est pas trop haute.

FALCONIDÆ : ce groupe est important et très diversifié. On trouve :

- en savane claire *Falco cuvieri*, chasseur de haut vol, *F. ardosiacus* qui chasse à l'affût du sommet des rôniers, *Butastur rufipennis* plus bas (décembre à mars) et *Milvus migrans* (septembre à mai) grégaire, éclectique et vagabond.
- en savane boisée, *Kaupifalco monogrammicus* qui chasse à l'affût et *Accipiter badius* (septembre à juin) qui chasse surtout au vol.
- aussi bien en galerie qu'en savane, *Gymnogenis typicus* exploite spécialement la couronne des rôniers que *Gypohierax angolensis* n'utilise que pour nicher.
- *Aviceda cuculoïdes*, hôte des galeries, affectionne les chenilles et les Orthoptères.

PHASIANIDÆ : *Francolinus bicalcaratus*, *Numida meleagris* et quelques *Excalfactoria adansoni* ont à eux seuls une biomasse supérieure à celle de tous les autres oiseaux réunis.

(1) La séparation entre espèces de savane et de galerie est arbitraire. Toutes celles citées ici comme attachées aux galeries fréquentent aussi accessoirement la savane. Lorsque la période de présence principale est donnée, c'est que l'espèce est migratrice. Sans indication, elle est pratiquement sédentaire.

OTIDIDÆ : *Lissotis melanogaster* est la seule outarde caractéristique. On la trouve par couples isolés en savane claire.

BURHINIDÆ : *Ædicnemus senegalensis*, commun de novembre à mai, est strictement nocturne.

CHARADRIIDÆ : *Afribyx senegalus*, se rencontre en savane brûlée peu boisée, de décembre à avril.

COLUMBIDÆ : C'est une famille dominante dont 3 espèces sont abondamment répandues de la savane claire aux galeries. Il s'agit de *Turtur afer* (terrestre et granivore-baccivore), *Streptopelia semitorquata* (terrestre-arboricole et baccivore-frugivore) et de *Vinago calva* (arboricole et frugivore).

PSITTACIDÆ : frugivores stricts, les perroquets sont communs en savane (*Poicephalus senegalus* et *P. robustus*) où on les rencontre par couples, comme dans la galerie forestière où *Psittacus erithacus* vit en bandes (surtout en saison des pluies).

Les principaux **STRIGIDÆ** sont : *Otus senegalensis* et *Bubo africanus* en savane, *Strix woodfordi* en galerie.

MUSOPHAGIDÆ : *Crinifer piscator* s'observe en savane et *Turacus persa* en galerie. Ces touracos sont plus bruyants que nombreux.

CUCULIDÆ : les coucous (4 *Cuculus*, 2 *Clamator*, 3 *Chryso-coccyx* et 1 *Pachycoccyx*) sont arboricoles, parasites, et mangeurs de chenilles ; on les rencontre sporadiquement. Par contre les coucals (5 espèces) sont bien représentés grâce à *Centropus senegalensis* (strate basse en savane, insectivore et prédateur).

CAPRIMULGIDÆ : les engoulvents sont nombreux en savane (surtout *Scotornis climacurus*) de novembre à mai.

APODIDÆ : A part *Apus apus*, migrateur paléarctique (septembre à mai) qui chasse en bande très haut, 2 espèces indigènes communes chassent à hauteur des ronciers où elles nichent (*Cypsiurus parvus* dans les palmes et *Chætura ussheri* dans les troncs morts).

CORACIIDÆ : *Coracias cyanogaster*, sédentaire, assez sociable, capture la plupart de ses proies au sol, tandis qu'*Eurystomus afer* (octobre à mai), farouchement territorial, chasse uniquement au vol.

PHŒNICULIDÆ : *Phœniculus purpureus*, en bandes vagabondes, exploite écorces et branchages.

ALCEDINIDÆ : *Halcyon chelicuti* en savane et *H. malimbicus* en galerie sont également fréquents.

MEROPIDÆ : Des 5 espèces, toutes secondaires, c'est le paléarctique, *Merops apiaster* (septembre à mai) qui est le plus régulier, avec *M. albicollis* (migrateur sahélien).

BUCEROTIDÆ : Outre l'omniprésent *Tockus semifasciatus*,

on trouve en savane le *T. nasutus* qui disparaît presque totalement en saison des pluies, époque où *Bycanistes fistulator* augmente considérablement dans les galeries.

CAPITONIDÆ : *Lybius vieilloti* en savane et *Pogoniulus leucolaima* en galerie sont les représentants les plus typiques des barbus.

PICIDÆ : Le pic le plus abondant est l'espèce forestière *Mesopicos pyrrhogaster* ; il existe par ailleurs 5 espèces de savane et 3 autres particulières à la galerie forestière.

MOTACILLIDÆ : *Macronyx croceus* en savane claire, *Anthus leucophrys* (janvier à mars) en savane brûlée et *A. trivialis* (novembre à avril) en savane boisée, sont les seuls passereaux terrestres notables.

PYCNONOTIDÆ : *Pycnonotus barbatus* (savane boisée) et *Andropadus virens* (galerie) sont les plus abondantes des 13 espèces présentes.

MUSCICAPIDÆ : ces petits insectivores arboricoles sont importants, mais sur 18 espèces présentes aucune ne se place parmi les 20 oiseaux les plus nombreux. Les principaux gobe-mouches sont, en savane *Batis senegalensis* et *Bradornis pallidus*, en galerie *Platysteira cyanea* et *Tchitreia nigriceps*, et de septembre à avril *Muscicapa striata* (savane) et *Ficedula hypoleuca* (galerie).

TURDIDÆ : à part *Saxicola rubetra* (octobre à avril) en savane claire, tous habitent les fourrés bas (*Turdus libonyanus* en savane et *Cossypha niveicapilla* en galerie).

SYLVIIDÆ : c'est la famille qui groupe le plus grand nombre d'individus, la plupart en savane : *Cisticola brachyptera*, *C. lateralis*, *C. natalensis*, *Prinia subflava*, *Melocichla mentalis*, etc... dans les hautes herbes, *Eremomela pusilla* dans les arbres à feuilles caduques. Les migrateurs (septembre à mai) sont secondaires (*Hippolais*, *Phylloscopus* et *Sylvia*). En galerie, seul *Camaroptera brevicaudata* est commun.

DICRURIDÆ : *Dicrurus adsimilis* (galerie) mérite d'être cité pour son agressivité territoriale.

LANIIDÆ : *Tchagra senegala* (strate basse en savane) et *Dryoscopus gambensis* (haut des arbres, plutôt en galerie) sont les espèces les plus répandues.

PARIDÆ : *Melaniparus niger*, seule représentante de sa famille, est secondaire mais caractéristique.

CORVIDÆ : *Corvus albus*, omnivore, est fréquent partout en savane.

NECTARINIIDÆ : les soui-mangas sont répandus dans tous les milieux et ont un régime assez homogène (petits arthropodes, notamment araignées) ; *Cinnyris cupreus* et *C. cocciniger* en

savane, *C. chloropygius*, *Anthreptes collaris* et *Cyanomitra verticalis* en lisière, *C. olivacea* en galerie, sont les espèces les plus importantes.

FRINGILLIDÆ : *Serinus mozambicus* est nombreux, par endroits seulement. Il en va de cette famille comme des **STURNIDÆ**, **HIRUNDINIDÆ** et **ALAUDIDÆ**, si abondants dans les milieux ouverts des zones paléarctiques et sahélo-soudaniennes, mais réduits ici à quelques espèces accessoires.

PLOCEIDÆ : *Coliuspasser macrourus* est l'espèce la plus abondante en savane, mais les 16 autres ne suffisent pas à donner à la famille l'importance qu'elle a dans les savanes du Nord (*Estrilda melpoda* et *Ploceus superciliosus* dans la strate herbacée, *P. brachypterus* dans la strate arbustive et *P. heuglini* dans les ronciers). La variété des granivores baccivores de galerie est remarquable (*Ploceus*, *Malimbus*, *Pirenestes*, *Nigrita*, *Spermophaga*).

II. — LES CARACTÉRISTIQUES DU PEUPLEMENT DE LA SAVANE

Comme dans la plupart des milieux tropicaux de type forestier, on trouve ici un petit nombre d'espèces numériquement dominantes (moins de 20) et un cortège d'autres à densités de population très faibles, mais néanmoins caractéristiques (plus de 180). Les 3 principales espèces (*Coliuspasser macrourus*, *Pycnonotus barbatus* et *Cisticola brachyptera*) groupent selon les mois 20 à 38 % du total des oiseaux de la parcelle (50 % pour les 8 plus abondantes).

Du point de vue de leurs affinités biogéographiques, les oiseaux de Lamto se répartissent de la façon suivante : 43 % des espèces ont une répartition forestière, 7 % sont des espèces guinéennes, 28 % sont des espèces soudaniennes, et 22 % sont des formes à très vaste répartition.

23 % du total des espèces sont des grands migrateurs (et au moins 6 % se livrent à des déplacements erratiques saisonniers importants), mais 2 % à peine de ceux-ci fréquentent les galeries. C'est-à-dire que près de la moitié des espèces de savane sont migratrices (13 % d'origine paléarctique et 26 % d'origine soudano-sahélienne). Toutes sont plus ou moins complètement insectivores et présentes en saison sèche. La plupart des migrateurs paléarctiques sont des petits passereaux (Muscicapidæ, Sylviidæ, Motacillidæ, petits Turdidæ, Apodidæ, Hirundinidæ, etc...) et les éthiopiens des non passereaux (Falconidæ, Coraciidæ, Meropidæ, Caprimulgidæ, Burhinidæ, Charadriidæ, Bucerotidæ, Cuculidæ, etc...). Parmi ces derniers, un tiers seulement nichent pendant leur séjour à Lamto. Ils forment environ 30 % des effectifs et 40 % de la biomasse totale des oiseaux de la parcelle de décompte et sont responsables de 65 % de sa marge de fluctuation annuelle.

TABLEAU I

Habitat de quelques espèces caractéristiques de la savane de Lamto.
 ++ = régulier ; + = occasionnel ; (+) = rare.

	Biotope normal			Strate habituelle			Recherche de la nourriture					Emplacement du nid				
	Savane claire	Savane boisée	Bosquets, petites galeries	0 à 2 m	2 à 10 m	10 à 30 m	Milieu aérien	Sol	Herbes	Arbres et arbustes	Roniers	Sol	Herbes	Petits arbres	Grands arbres ou couronne des roniers	Troncs morts des roniers
<i>Falco cuvieri</i> ..	++	+			+	++	++								++	
<i>Kaupifalco monogrammicus</i>	+	++	+		++	+		++	+		(+)			++	+	
<i>Gymnogenis typicus</i>	+	++	++	(+)	(+)	++		(+)	(+)	+	++				++	
<i>Francolinus bicalcaratus</i> ...	++	++	(+)	++				++	+			++				
<i>Numida meleagris</i>	(+)	+	++	++	+			++	+			++				
<i>Lissotis melanogaster</i> ..	++	+		++				++	+			++				
<i>Streptopelia semitorquata</i> ..	+	++	+	+	++	+		+		++				++	(+)	
<i>Turtur afer</i>	+	++	+	++	+			++	+	+				++		
<i>Vinago calva</i> ..		+	++		++	++				++				++	+	
<i>Poicephalus robustus</i>	++	+			+	++				++	(+)					++
<i>Poicnhalus</i>										++	(+)					++
<i>piscator</i>	+	++	+		++	+				++				(+)	++	
<i>Centropus senegalensis</i> ...	+	++	+	++	+	(+)		+	++	+				++		
<i>Scotornis climacurus</i>	++	+		++	+	(+)	++	+								
<i>Cypsiurus parvus</i>	++	+(+)			(+)	++	++								++	
<i>Chætura ussheri</i>	++	+(+)			(+)	++	++									++
<i>Coracias cyanogaster</i> ...	++	++	+		++	++	+	++	+							++
<i>Eurystomus afer</i>	++	++	+		++	++	++									++
<i>Phœniculus purpurus</i>	+	++	+		++	++				+(+)	++					++
<i>Halcyon chelicuti</i>	++	+(+)		+	++			+	++	+				++		+
<i>Tockus nasutus</i>	++	+			++	+	+	(+)	(+)	++	(+)					++
<i>Tockus semifasciatus</i> ..	+	+(+)	++		+(+)	++	+			++	(+)				++	+
<i>Lybius vieilloti</i>	+	++	(+)	(+)	++	+				++				+	+	++
<i>Mesopicos pyrrhogaster</i> ...		+	++		+	++				++	+			+	+	++
<i>Macronyx croceus</i>	++			++	(+)			++	(+)			++				
<i>Pycnonotus barbatus</i>	+	++	+	+	++	+	+	+	+	++	+			++	+	
<i>Andropadus virens</i>		+	++	++	+		(+)	(+)		++				++		
<i>Muscicapa striata</i>	+	++	(+)	+	++	+	++		(+)	(+)						

TABLEAU I (Suite)

Habitat de quelques espèces caractéristiques de la savane de Lamto.

++ = régulier ; + = occasionnel ; (+) = rare.

	Biotope normal			Strate habituelle			Recherche de la nourriture					Emplacement du nid				
	Savane claire	Savane boisée	Bosquets, petites galeries	0 à 2 m	2 à 10 m	10 à 30 m	Milieu aérien	Sol	Herbes	Arbres et arbustes	Roniers	Sol	Herbes	Petits arbres	Grands arbres ou couronne des roniers	Troncs morts des roniers
<i>Batis senegalensis</i> ...	+	++		+	++		+		(+)	++				++		
<i>Saxicola rubetra</i>	++	+		+	++			++	+							
<i>Eremomela pusilla</i>	+	++			++	+				++				++		
<i>Cisticola lateralis</i>	+	++		++	+				++	+			++	+		
<i>Cisticola brachyptera</i>	+(+)	++		++	+	(+)			++	(+)			++			
<i>Cisticola natalensis</i>	++	+		++	+			+	++				++			
<i>Melocichla mentalis</i>	+	++		++	+				++	+			+	++		
<i>Prinia subflava</i>	+(+)	++	(+)	++	+			+	++	+			++	+		
<i>gambensis</i>		+	++		+	++				++	(+)			+	++	
<i>Tchagra senegala</i>	(+)	++	+	++	+(+)			+	+	++				++		
<i>Melaniparus niger</i>	+	++	(+)	(+)	++	(+)				++				++		
<i>Corvus albus</i> ..	++	+(+)			+	++		++	+	+					++	
<i>Onychognathus fulgidus</i>	+	++	+		+	++				++	+					++
<i>Cinnyris coccinigaster</i> ..	+(+)	++	(+)	(+)	++	+				++	+			++		
<i>Serinus mozambicus</i> ...	+	++		+	++			++	+					++		
<i>Ploceus he</i>	++	+		+	+(+)	++			++				uglini		++	
<i>Ploceus superciliosus</i> ...	++	+		++				(+)	++				++			
<i>Coliuspasser macrourus</i>	++	++		++	+			+	++				++			
<i>Estrilda melpoda</i>	++	+		++				+	++				++			

III. — ECOLOGIE GÉNÉRALE DES OISEAUX DE LA SAVANE DE LAMTO

Biotoques et strates fréquentés. — Au maximum 25 % des espèces peuvent habiter la savane claire, mais une partie d'entre elles s'étendent en savane plus ou moins boisée, biotope caractéristique de 20 % au moins des espèces. 52 %, d'affinité forestière, sont liées essentiellement aux bosquets et aux galeries qui leur permettent seuls de pénétrer en savane. Enfin 5 autres espèces (3 %) nichent uniquement dans les galeries mais se nourrissent régulièrement en savane.

Sur 56 espèces principales dont j'ai trouvé le nid en savane, 16 l'établissent sur le sol, dans les hautes herbes ou les buissons bas, 18 dans les arbres de taille moyenne, 10 dans la couronne des ronniers et 12 dans les troncs de ronniers morts. Sur 80 espèces, 43 prélèvent la plus grande partie de leur nourriture dans la strate herbacée, au sol ou dans les buissons bas (moins de 2 m), 21 dans les petits arbres (1,5 à 12 m), 6 sur les ronniers et 10 dans la strate aérienne.

Variations saisonnières. Effet de lisière. — En février-mars, après les feux, lorsque la couverture végétale est à son minimum, les espèces de savane boisée (*Cisticola lateralis*, *Eremomela*, *Phœniculus*, *Pycnonotus*, *Melocichla*, *Tchagra*, *Nectariniidæ*, etc.) désertent en grande partie les zones claires pour se réfugier dans les boisements. Elles se répandront à nouveau en saison des pluies.

A la même époque la savane claire se peuple d'oiseaux exigeant une couverture herbacée réduite, qui disparaîtront (*Afribyx*, *Anthus*, etc...) ou diminueront (*Macronyx*, *Lissotis*, etc...) dès que l'herbe sera trop haute. Beaucoup d'espèces forestières, confinées aux galeries en saison sèche, se répandent en savane bien boisée durant les pluies et à l'occasion d'essaimage ou de fructifications abondantes.

Le passage de la forêt à la savane est brutal, sans zone intermédiaire, et ne possède pas d'espèce avienne caractéristique. Près de la moitié des oiseaux recensés sur la parcelle fréquentent à la fois les galeries et la savane, celle-ci étant très enrichie en oiseaux plus ou moins forestiers aux alentours des premières, surtout dans les zones à boisement dense (Tableau VII) en saison des pluies, et tôt le matin ou le soir. Par contre les espèces strictement savanicoles (*Cisticola*, *Coliuspasser*, *Macronyx*, etc...) ne pénètrent jamais en galeries, mais ne sont pas gênées par leur proximité.

Régimes alimentaires et chaînes trophiques. — Le tableau II, qui résume les analyses des contenus stomacaux de quelques espèces dominantes, met en évidence l'absence de spécificité des régimes alimentaires. Environ 90 % des espèces aviennes sont polyphages : 20 % à régime franchement mixte (bulbuls, *Sturnidæ*, *Corvus*, etc...) 20 % à dominante granivore (*Phasianidæ*, *Ploceidæ*)

ou frugivores (calaos, barbus), 40 % à dominante insectivore (coucous, engoulevents, martinets, martins pêcheurs, moqueurs, guépriers, pics, gobe-mouches, Sylviidæ, drongos, piegriches, soui-mangas, etc...) et 10 % sont prédateurs d'insectes ou de petits Vertébrés : Rapaces, *Coracias*, etc... Enfin 7 % sont spécialisés (mais pas exclusivement) sur les fruits (pigeons, perroquets, touracos), 3 % sur les graines (Estrildinæ) et moins de 1 % sur d'autres proies (par exemple *Clamator levaillanti* sur les chenilles).

Tout se passe comme si la profusion des sources de nourriture ne rendait pas nécessaire la spécialisation des régimes, la concurrence alimentaire n'étant jamais importante. On peut dire que la majorité des oiseaux de Lamto mangent indistinctement tout ce qu'ils trouvent et que les différences qu'on peut déceler dans les régimes alimentaires sont dues beaucoup plus aux aptitudes de chasse des différents oiseaux, à la strate et au biotope qu'ils fréquentent, ou à la saison, qu'à une spécialisation constante et bien marquée.

Des végétaux, les oiseaux ne mangent guère que les fructifications, mais la quasi totalité des graines, baies, fruits, etc... est exploitée, et généralement par de nombreuses espèces à la fois. Ils en sont certainement les principaux consommateurs, surtout après l'extermination des Mammifères moyens. Parmi les Invertébrés, les vers, mollusques et myriapodes, malgré leur nombre, jouent un rôle négligeable dans la nourriture des oiseaux, de même que les papillons, alors que les chenilles, (et toutes les larves accessibles) sont très appréciées de beaucoup d'espèces. A part les Diptères et Hyménoptères, retrouvés en quantité variable dans les estomacs, 3 ordres constituent la base de la nourriture de plus de la moitié des oiseaux : les Coléoptères, les Orthoptères et les Hémiptères, capturés du sol au sommet des arbres, aussi bien posés qu'au vol, de jour comme de nuit. Au moins aussi importantes sont les termites et fourmis qui pullulent partout. Les ouvriers et soldats sont picorés par une centaine d'espèces au sol, sur les herbes, le feuillage, les troncs, etc... Quant aux sexués essayant, ils sont chassés par la quasi totalité des oiseaux et conditionnent la présence de plusieurs migrants. Quant aux araignées, 45 % des espèces aviennes étudiées en avaient régulièrement dans l'estomac et certaines en sont de véritables spécialistes (la plupart des soui-mangas). Les Reptiles et Amphibiens de petite taille sont abondamment capturés (rapaces, échassiers, rolliers, martins pêcheurs, corbeaux, etc...). Par contre ceux de taille plus forte, tout comme les oiseaux et les Mammifères en général ont très peu de prédateurs aviens, même parmi les rapaces (ce rôle est ici dévolu aux serpents et aux carnassiers).

Périodes de reproduction — Fécondité. — Sur les 124 espèces principales de la parcelle étudiée, dont la période de reproduction a pu être déterminée, 62 % nichent en saison des pluies,

TABLEAU III

Période de reproduction et fécondité de quelques espèces en savane de Lamto.

	JANVIER	FEVRIER	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AOUT	SEPTEMBRE	OCTOBRE	NOVEMBRE	DECEMBRE	Nombre moyen de	
													Œufs par ponte	Jeunes à l'envol
<i>Falco cuvieri</i>			+	+	+								3	2,1
<i>Kaupifalco monogrammicus</i>			+	+	+								2,5	2
<i>Gypohierax angolensis</i>	+	+	+									+	1	1
<i>Accipiter badius</i>	+	+	+	+									2,5	1,8
<i>Gymnogenis typicus</i>	+	+	+	+	+	+								1
<i>Francolinus bicalcaratus</i>	+	+						+	+	+	+	+	5,5	4
<i>Numida meleagris</i>			+	+	+	+	+	+					5	3,6
<i>Streptopelia semitorquata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1,2	1
<i>Vinago calva</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1
<i>Poicephalus robustus</i>				+	+	+	+	+	+	+			2	1,2
<i>Centropus senegalensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	4	2,5
<i>Cypsiurus parvus</i>					+	+	+	+	+	+	+	+	2	1,9
<i>Chaetura ussheri</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2	1,8
<i>Coracias cyanogaster</i>		+	+	+	+	+	+	+	+					2,2
<i>Eurystomus afer</i>			+	+	+	+								2
<i>Phœniculus purpureus</i>	+	+	+	+								+	4	2,6
<i>Halcyon chelicuti</i>				+	+	+	+	+	+	+	+		3	2
<i>Bycanistes fistulator</i>	+	+	+	+										2
<i>Tockus nasutus</i>	+	+	+	+	+									2
<i>Macronyx croceus</i>				+	+	+	+	+	+	+			3	2
<i>Pycnonotus barbatus</i>	+				+	+	+	+	+	+	+	+	2	1,9
<i>Andropadus virens</i>					+	+	+	+	+	+	+	+	2	1,7
<i>Batis senegalensis</i>	+	+	+	+	+	+							2	1,8
<i>Bradornis pallidus</i>				+	+	+	+						2	1,6
<i>Tchitrea nigriceps</i>		+	+	+	+	+	+	+	+				2	1,5
<i>Turdus libonyanus</i>					+	+	+	+	+	+			2,4	1,9
<i>Eremomela pusilla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			2	1,2
<i>Camaroptera brevicaudata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+				2	1,4
<i>Cisticola lateralis</i>				+	+	+	+	+	+	+	+	+	3,3	2,6
<i>Cisticola natalensis</i>				+	+	+	+	+	+	+	+		2,5	2
<i>Cisticola brachyptera</i>						+	+	+	+	+	+	+	2,8	2,2
<i>Prinia subflava</i>			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2,9	2,3
<i>Melocichla mentalis</i>					+	+	+	+	+	+	+		3	2
<i>Dryoscopus gambensis</i>				+	+	+	+	+	+				2	2
<i>Tchagra senegala</i>						+	+	+	+	+			2	2
<i>Corvus albus</i>				+	+	+	+						3,5	2
<i>Onychognathus fulgidus</i>									+	+	+	+		2
<i>Cinnyris cupreus</i>			+	+	+	+	+	+	+	+	+		2	1,2
<i>Cyanomitra olivacea</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		2	1
<i>Serinus mozambicus</i>						+	+	+	+	+	+	+	2	1,8
<i>Ploceus heuglini</i>			+	+	+	+	+	+	+	+			2,5	2
<i>Ploceus superciliosus</i>			+	+	+	+	+	+	+				3	2
<i>Coliuspasser macrourus</i>						+	+	+	+	+	+		2,7	2,3
<i>Lonchura cucullatus</i>					+	+	+	+	+	+	+		5	3,8
<i>Estrilda melpoda</i>			+	+	+	+	+	+	+	+			5	3,5

23 % en saison sèche et 15 % à peu près toute l'année (ou largement à cheval sur les 2 grandes saisons). En règle générale, parmi les oiseaux de savane, les petits insectivores et granivores nichent surtout en saison des pluies, les gros insectivores plutôt en saison sèche et les frugivores soit pendant les pluies (perroquet, barbus, touracos) soit en saison sèche (Calaos), soit toute l'année (Columbidæ).

En fait le grand étalement des pluies (février à décembre) et l'échelonnement des fructifications et essaimages permettent à la plupart des oiseaux d'avoir une période de nidification très étendue : 40 % nichent sur 3 à 5 mois, autant sur 6 à 8 mois et 20 % sur 9 à 12 mois. Chez certaines espèces à régime assez spécialisé dont la période de reproduction est bien délimitée, on constate que l'élevage et l'envol des jeunes correspondent à la période d'abondance maximum de la nourriture (par exemple *Eurystomus afer* et les essaimages de fourmis). Dans d'autres cas, c'est la possibilité d'établir le nid qui règle la date de la nidification (les Cisticoles et *Colius passer*, par exemple, doivent attendre que les herbes soient assez hautes pour commencer à nicher, d'où un retard quand les pluies ne sont pas assez abondantes en début de saison). Ou bien c'est l'accessibilité des insectes terrestres qui paraît favoriser les rapaces après les feux, bien qu'ils ne soient pas à leur abondance maximum. Mais, dans bien des cas, le déterminisme de la reproduction n'apparaît pas clairement.

Fécondité. — Le tableau III montre que la taille des pontes des oiseaux de cette savane est en général très faible (elle l'est plus encore en forêt). Celles de 5 œufs sont exceptionnelles. La plupart des oiseaux ne pondent que 2 ou 3 œufs et des familles entières, parmi les plus importantes (Pycnonotidæ, Muscicapidæ, Nectariniidæ, etc...), n'en produisent jamais plus de 2 à ma connaissance. Cette basse fécondité des oiseaux tropicaux est bien connue (Lack, 1968 ; Moreau, 1944 ; Ashmole, 1961). Elle va de pair avec un métabolisme énergétique peu élevé (activité réduite pendant la plus grande partie de la journée, besoins nutritifs inférieurs à ceux des oiseaux paléarctiques, plus grande longévité, etc...). Les oiseaux de notre région ne trouveraient d'ailleurs pas un surplus saisonnier suffisant pour élever une nichée importante, puisque leur nombre n'est pas réduit périodiquement par une saison défavorable. Il semble donc qu'ils « saturent » leur milieu en temps normal (1).

Toutefois l'étalement de la période de reproduction laisserait

(1) Un taux de reproduction aussi bas implique une mortalité également faible si les populations sont en équilibre (Allee et al., 1949 ; Kipp, 1948 ; Lack, 1954-1966 ; Moreau, 1944 ; etc.), d'où un taux de renouvellement des populations assez lent. Les premières données des captures-recaptures au filet depuis 1963 (Bellier) le confirment.

TABLEAU IV

Fécondité et taux de réussite des nichées de 4 espèces de passereaux en savane de Lamto.

	Nombre de nids trouvés	Nombre d'œufs pondus	Moyenne d'œufs par ponte	Nombre de nids ayant donné des jeunes à l'envol	Pourcentage de nids ayant échoués	Nombre de jeunes envolés	Nombre moyen de jeunes par nichée réussie	Pourcentage total d'œufs ayant donné un jeune à l'envol
<i>Cisticola lateralis</i>	23	76	3,3	13	44 %	34	2,6	44 %
<i>Cisticola brachyptera</i>	27	76	2,8	15	45 %	33	2,2	43 %
<i>Prinia subflava</i>	36	105	2,9	21	42 %	48	2,3	45 %
<i>Coliuspasser macrourus</i>	31	84	2,7	20	36 %	47	2,3	55 %

penser qu'un même couple pond plus d'une fois dans l'année. De nombreux marquages m'ont prouvé qu'il en était parfois ainsi, mais que cela ne s'observe que chez quelques espèces seulement de petits passereaux (1). Si une seconde ponte intervient, c'est le plus souvent après échec de la première nichée (au moins 4 cas sur 6 chez *Cisticola brachyptera* et *Prinia subflava*). Presque toutes les espèces sont monogames avec souvent une stabilité et une sédentarité remarquables des couples. Toutefois il y a des cas de promiscuité et même de polygynie régulière (*Coliuspasser macrourus*) qui semblent améliorer le rendement de la nidification. Dans le tableau IV on voit, par exemple, que 43 *Coliuspasser* adultes (31 femelles et 12 mâles) ont donné 47 jeunes, contre une moyenne de 0,6 à 0,7 jeune par adulte pour les 3 Sylviidæ monogames dont la ponte est pourtant un peu supérieure.

La proportion des œufs clairs n'est pas négligeable (3 à 5 %), mais la mortalité des jeunes dans les nichées réussies est relativement faible (18 % en moyenne). Ces chiffres, respectivement de 2 % et 13 % chez *Coliuspasser*, montrent qu'une femelle seule peut obtenir d'aussi bons résultats dans l'élevage des jeunes que celles assistées de leur conjoint. Par contre la proportion des nids pillés est très élevée (serpents, mangoustes, Viverridés, écureuils, oiseaux, hommes, etc...). Elle est toutefois un peu moindre chez *Coliuspasser* dont le mâle, uniquement occupé à cela, assure probablement une défense assez efficace du nid.

IV. — ÉTUDE QUANTITATIVE DU PEUPEMENT D'UNE PARCELLE DE SAVANE

Méthodes de décomptes et discussion des résultats. — Les caractéristiques du peuplement de la savane de Lamto, comme de beaucoup de milieux tropicaux, rendent inutilisables les méthodes de dénombrement employées en Europe et basées sur la localisation de couples nicheurs repérés grâce au chant du mâle cantonné. En effet, les périodes de reproduction sont très variables selon les espèces et très étalées dans l'année, de sorte qu'en toute saison on trouve une partie plus ou moins importante des populations en train de nicher à côté d'une fraction inoccupée. En outre le chant, souvent polymorphe et même émis par certaines femelles, n'a pas toujours une signification territoriale stricte et provient fréquemment de mâles non nicheurs. De plus, beaucoup d'espèces chantent peu au cours de la nidification ou n'ont pas de chant bien caractérisé. Enfin l'attachement des adultes à un canton n'est pas toujours rigoureux. De plus les cas de polygamie, polyandrie ou parasitisme sont fréquents.

Le travail proposé visant à connaître la variation annuelle

(1) Seul, à ma connaissance, l'Estrildinae *Lonchura cucullatus* peut pondre régulièrement 2 à 3 fois par an.

du nombre et de la biomasse des oiseaux par unité de surface dans cette savane, la seule technique possible était de dénombrer tous les individus présents aux diverses saisons sur une surface-échantillon, sans considération a priori de leur comportement, sexe ou âge. Après plusieurs essais, le choix d'un ou deux quadrats de 25-30 ha s'est avéré décevant car ceux-ci n'étaient, d'une part, jamais représentatifs de l'ensemble de la savane, biotope trop hétérogène, et ils recélaient rarement, d'autre part, plus du tiers des espèces caractéristiques.

Finalement la technique la moins mauvaise s'est avérée celle de l'itinéraire-échantillon, balisé de façon à obtenir des résultats « absolus », rapportables à une superficie définie. J'ai donc tracé au hasard une bande itinéraire, recoupant tous les types de savane, y compris les galeries étroites, longue de 12,5 km et large de 40 m — soit, au total, une surface de 50 ha ayant la forme d'un ruban étroit divisé en 5 tronçons distincts de 2 à 3 km. L'ensemble comprend 11 ha de savane claire, très peu boisée, le plus souvent à *Loudetia* dominant, 28 ha de savane moyennement boisée, généralement à *Hyparrhenia*, 4 ha densément boisés (*Hyparrhenia* dominant) et 7 ha à proximité immédiate d'une galerie ou d'un bosquet, en incluant même des morceaux lorsque le transect les traverse ou les longe.

Chacun des tronçons est parcouru une fois par semaine en 2 h. 30 (4 de 6 h. 30 à 9 heures et 1 de 16 heures à 18 h. 30) (1). Au total les 12,5 km furent recensés 4 fois par mois en 50 heures réparties sur 20 séances et la valeur donnée est la moyenne du nombre d'individus notés sur les 4 parcours. La bande comportait un chemin central, suffisamment étroit pour ne pas perturber le milieu, mais entretenu pour permettre une progression facile. Parallèlement, à 20 m de chaque côté, une ligne matérialisée par des piquets et des taches de peinture sur les arbres, fut tracée de façon à savoir à tous moments si l'oiseau repéré est à l'intérieur ou à l'extérieur de la bande. Au cours d'une marche lente (1 km/heure), régulière mais ponctuée d'arrêts, j'ai noté tous les oiseaux vus posés (ou en vol de chasse pour les hirondelles et martinets) sur la bande au moment de mon passage, sans considération du comportement, du sexe ou de l'âge. Les oiseaux étaient détectés directement à vue, à l'ouïe ou lorsqu'ils s'envolaient à mon passage. La largeur de 20 m de chaque côté du chemin central fut choisie uniquement en fonction de la visibilité

(1) L'heure de décompte a une grosse importance, les oiseaux étant très inégalement actifs au cours de la journée. Pour la majorité des espèces, la période d'activité maximum s'étend du lever du soleil au milieu de la matinée et, à un moindre degré, dans les deux dernières heures de l'après-midi. Entre 10 h. 30 et 15 h. 30, les oiseaux se manifestent si peu que les décomptes effectués durant cette période ont donné des nombres d'oiseaux de 4 à 9 fois inférieurs à ceux obtenus sur les mêmes parcours aux heures favorables de début de matinée.

TABLEAU V

Abondance au cours d'un cycle annuel des espèces dominantes sur une parcelle de 50 ha.

	OCTOBRE		NOVEMBRE		DECEMBRE		JANVIER		FEVRIER	
	Nombre	Biomasse	Nombre	Biomasse	Nombre	Biomasse	Nombre	Biomasse	Nombre	Biomasse
<i>Francolinus bicalcaratus</i>	23	12600	21	11.500	18	9900	17	9400	23	12600
<i>Numida meleagris</i> ...	8	10400	5	6500	5	6500	6	7800	9	11700
<i>Streptopelia semitorquata</i>	10	1880	8	1500	8	1500	7	1300	9	1600
<i>Vinago calva</i>	14	2600	11	2000	9	1700	7	1400	8	1500
<i>Poicephalus senegalus</i>	5	780	5	780	4	620	4	620	5	780
<i>Cypsiurus parvus</i>	4	60	4	60	3	50	2	30	2	30
<i>Chætura ussheri</i>	4	160	3	120	3	120	2	80	2	80
<i>Coracias cyanogaster</i>	16	2400	9	1400	10	1500	14	2100	21	3200
<i>Eurystomus afer</i>	11	1100	13	1300	16	1600	16	1600	25	2600
<i>Phœniculus purpureus</i>	14	1330	15	1430	16	1520	15	1430	20	1900
<i>Halcyon chelicuti</i>	5	180	5	180	5	180	4	140	6	210
<i>Tockus semifasciatus</i>	3	800	3	800	4	1100	5	1300	5	1300
<i>Pycnonotus barbatus</i> .	46	1700	40	1480	39	1440	32	1180	29	1070
<i>Andropadus virens</i> .	8	200	8	200	6	150	5	130	5	130
<i>Eremomela pusilla</i> ...	8	60	7	60	7	60	5	40	4	30
<i>Cisticola lateralis</i> ...	22	270	19	220	11	190	9	150	10	170
<i>Cisticola natalensis</i> ..	15	320	13	270	10	210	7	150	7	150
<i>Cisticola brachyptera</i>	39	310	32	260	27	220	28	220	20	160
<i>Melocichla mentalis</i> .	8	260	8	260	7	220	6	190	6	190
<i>Prinia subflava</i>	13	130	13	130	15	150	23	230	26	260
<i>Cinnyris coccinigaster</i>	7	100	6	80	6	80	5	70	5	70
<i>Coliuspasser macrourus</i>	62	1300	41	860	38	800	42	880	81	1700
<i>Estrilda melpoda</i> ...	31	250	30	240	37	300	63	500	36	290

TABLEAU V (suite)

Abondance au cours d'un cycle annuel des espèces dominantes sur une parcelle de 50 ha.

	MARS		AVRIL		MAI		JUIN		JUILLET		AOÛT		SEPTEMB.	
	Nombre	Biomasse	Nombre	Biomasse	Nombre	Biomasse	Nombre	Biomasse	Nombre	Biomasse	Nombre	Biomasse	Nombre	Biomasse
	17	9400	16	8800	18	9900	19	10400	27	14800	28	15300	24	13200
	10	13000	6	7800	8	10400	14	18200	14	18200	11	14300	8	10400
	8	1500	7	1300	6	1200	12	2200	12	2200	13	2400	12	2200
	10	1900	9	1700	14	2600	21	3900	48	8900	36	6700	17	3200
	4	620	4	620	4	620	5	780	5	780	5	780	5	780
	2	30	2	30	2	30	3	50	4	60	4	60	3	50
	2	80	2	80	2	80	2	80	3	120	4	160	4	160
	13	2000	13	2000	18	2700	18	2700	19	2900	20	3000	16	2400
	23	2400	26	2700	21	2200	5	500					1	100
	23	2190	22	2090	21	2000	20	1900	20	1900	22	2090	18	1710
	6	210	5	180	5	180	5	180	6	210	7	240	6	210
	4	1100	4	1100	4	1100	6	1600	6	1600	5	1300	5	1300
	32	1180	33	1200	38	1410	48	1780	59	2180	55	2040	56	2070
	6	150	6	150	7	180	7	180	7	180	9	230	9	230
	7	60	7	60	9	70	10	80	11	90	11	90	8	60
	23	290	21	260	22	270	22	270	27	360	27	360	26	340
	8	170	9	190	9	190	15	320	16	340	21	440	19	400
	21	170	23	180	27	220	32	260	40	320	49	390	51	410
	6	190	6	190	6	190	8	260	10	320	12	380	13	420
	25	250	13	130	13	130	14	140	14	140	15	150	15	150
	6	80	6	80	6	80	7	100	9	130	11	150	10	140
	108	2270	178	3730	55	1160	60	1260	71	1490	79	1660	79	1660
	69	550	34	270	25	200	28	220	29	230	34	270	30	240

moyenne et de la distance de fuite des oiseaux dans ce milieu. Tous les décomptes ont été effectués par moi-même, selon la même technique, à des heures identiques, avec le soleil dans le dos, par des conditions météorologiques favorables (en évitant particulièrement la grosse chaleur, le vent, la menace de pluie et le brouillard).

Discussion des résultats. — L'étroitesse de la bande de décompte fait qu'elle n'englobe probablement jamais la totalité du territoire de nidification d'un couple, et à plus forte raison son domaine vital tout au long de l'année. Cependant le hasard, sur lequel est basé la méthode, fait que la fréquence avec laquelle l'oiseau se trouve sur la bande est proportionnelle à l'empiètement de celle-ci dans son territoire ou son domaine. Le nombre de contacts obtenus sur ce type de surface est donc bien proportionnel à la densité de l'espèce dans le milieu considéré, même en valeur absolue et dans le cas d'une espèce vagabonde. Mais ce résultat est statistique, c'est-à-dire qu'il doit être établi sur le plus grand nombre de cas possibles, soit 4 décomptes au minimum qui ne peuvent guère être assurés en moins de 3 semaines, vu le petit nombre d'heures favorables. C'est la durée maximum pendant laquelle on peut considérer que les populations ne varient pas dans de trop grandes proportions.

En théorie donc, si tous les oiseaux étaient ainsi enregistrés sur une telle surface, les résultats devraient être comparables d'un mois à l'autre et donner une densité représentative de l'ensemble de l'habitat étudié. *Mais les causes d'erreur sont si importantes qu'il ne faut accorder aux résultats obtenus que la valeur de simples estimations* (le calcul d'un « coefficient de détection » ou d'un « rendement » ne pouvant s'effectuer que sur des populations fixes). La comparaison avec les données obtenues sur des carrés voisins indique que le nombre d'oiseaux notés sur une bande étroite a tendance à y être parfois un peu plus élevé, à superficie égale, que sur un quadrat. Mais cette erreur « par excès » est toutefois bien moins importante que les erreurs « par défaut ». En effet dans cette savane assez dense, tous les oiseaux ne sont pas suffisamment farouches pour s'envoler au passage d'un observateur et beaucoup passent inaperçus. Par de multiples recoupements (longs stationnements, parcours refaits plusieurs fois de suite ou à des heures différentes ou à deux observateurs, surtout avec un africain aux facultés de détection très supérieures à celles de l'européen, on s'aperçoit que l'on peut facilement « manquer » jusqu'à 25 % des oiseaux, le pourcentage variant avec l'espèce, la saison et l'heure d'observation. Il faut encore ajouter à cette sous-estimation des effectifs tous les oiseaux qui sont impossibles à recenser, soit parce qu'ils sont nocturnes (chouettes, engoulevents, œdicnèmes), ou qu'ils ont un rayon d'action trop vaste (rapaces, corbeaux, ibis), ou sont trop vagabonds (certains guépriers, martinets, hirondelles) ou

changent de milieu en fonction de l'heure et de la saison (pintades, francolins, etc...).

Les chiffres donnés dans les pages qui suivent ne représentent donc que des ordres de grandeurs minimums.

Estimations de densités et de biomasses. — 183 espèces ont été vues sur les 50 ha de décomptes, c'est-à-dire 98 % des espèces représentatives et 69 % de l'avifaune totale de la savane de Lamto. Sur ce nombre, 28 seulement (15 %) peuvent être considérées comme dominantes. Leurs variations mensuelles de densité et de biomasse sont portées sur le tableau V. Dans ce dernier sont indiquées les moyennes du nombre d'oiseaux notés au cours des 4 décomptes mensuels sur les 50 ha, moyennes arrondies à l'unité la plus proche. Les biomasses (en grammes) ont été calculées d'après le poids moyen des spécimens collectés et arrondies à la dizaine ou centaine de grammes selon le degré de précision acceptable.

Le tableau VI résume l'importance numérique et pondérale de l'ensemble des espèces de la parcelle, rassemblées par groupes trophiques au cours du cycle annuel. Comme précédemment, les biomasses sont arrondies et données cette fois en kg pour ne pas exagérer leur précision apparente.

V. — DYNAMIQUE DU PEUPEMENT AU COURS D'UN CYCLE ANNUEL

Analyse des fluctuations numériques. — A l'encontre des savanes soudanaises et sahéliennes, qui se caractérisent par une courte saison d'abondance (pluies) et une longue saison sèche défavorable, les savanes pré-forestières et particulièrement celle de Lamto, offrent des ressources beaucoup plus égales tout au long de l'année grâce à l'étalement des pluies et à une vraie saison sèche très courte (janvier). Paradoxalement c'est le cœur de la saison des pluies (juin-juillet et septembre-octobre) qui, trop arrosé pour un climat de savane, serait la période la moins favorable.

Au total, les variations quantitatives globales de l'avifaune sont relativement peu importantes puisque le minimum est inférieur de 30 % seulement au maximum. On observe un premier « pic » en milieu et fin de saison sèche (février à mai) dû à l'arrivée des migrateurs nordiques et à la nidification de certaines espèces. Le second maximum, en milieu et fin de saison des pluies (juillet à septembre), correspond à la reproduction de beaucoup de sédentaires et à l'afflux des frugivores. Le minimum se place en décembre, c'est-à-dire au début de la saison sèche, lorsque les fruits mûrs sont les moins abondants, que les graines sont tombées, que les arthropodes diminuent, et que le feu n'a pas encore détruit la couverture herbacée.

La densité de peuplement des deux principaux granivores

TABLEAU VI

Nombre total d'oiseaux et biomasse (en kg) sur 50 ha en savane de Lamto.

		OCTOBRE	NOVEMBRE	DECEMBRE	JANVIER	FEVRIER	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AOUT	SEPTEMBRE
GRANIVORES Phasianidæ, Ploceidæ, etc...	Nombre	147	124	123	151	173	228	256	132	143	164	174	163
	Biomasse ..	25	19,6	18,1	19	26,8	25,6	21,1	22,1	30,5	35	32	26
FRUGIVORES Columbidæ, Psittacidæ, Bucerotidæ, Capitonidæ, Sturnidæ, Musophagidæ.	Nombre	51	46	43	41	45	45	44	48	68	97	82	58
	Biomasse ..	9,4	8,1	7,7	7,3	7,9	8,1	8,2	9,1	13,6	19,7	15,8	10,8
PETITS INSECTIVORES Apodidæ, Motacillidæ, Pycnotidæ, Muscicapidæ, Turdidæ, Sylviidæ, Hirundinidæ, Melaniparus, Nectariniidæ.	Nombre	240	221	202	198	191	200	198	199	224	255	273	270
	Biomasse ..	5	4,6	4,3	4,1	4	4,1	4,1	4,1	4,8	5,5	5,7	5,7
GROS INSECTIVORES Hagedashia, Crecopsis, Lissotis, Afribyx, Œdicnemus, Cuculidæ, Caprimulgidæ, Coraciidæ, Phœniculidæ, Alcedinidæ, Meropidæ, Picidæ, etc.	Nombre	77	85	92	97	125	115	106	102	81	74	78	75
	Biomasse ..	8,1	8,6	9,5	11,2	16,4	13,8	13,3	12,3	10	8,2	8,6	7,8
RAPACES Falconiformes, Strigiformes.	Nombre	8	9	10	10	12	11	10	7	4	4	4	5
	Biomasse ..	3,6	4	4,2	4,3	7	6,5	5,7	4,4	2	1,9	2	2,2
Nombre total d'oiseaux		523	485	470	497	546	599	614	488	520	594	611	571
Biomasse totale (moyenne mensuelle) ..		51,1	44,9	43,4	45,9	62,1	58,1	52,4	52	60,9	70,3	64,1	52,5

sédentaires suit assez bien le cycle d'abondance des graines. La Veuve à dos d'or, *Colius passer macrourus*, nicheur le plus abondant, se reproduit de début juin à mi-novembre et se nourrit alors essentiellement d'insectes. Après les pluies, adultes et jeunes se réunissent en bandes erratiques qui profiteront des feux découvrant les graines tombés, auparavant difficilement accessibles sous l'enchevêtrement d'herbes sèches. Puis en avril-mai, lorsqu'elles ont germé, ils exploitent les graminées précoces telles que *Brachyaria* et les premières générations d'insectes, tandis que les mâles s'isolent à nouveau dans leurs cantons respectifs en reprenant leur plumage nuptial.

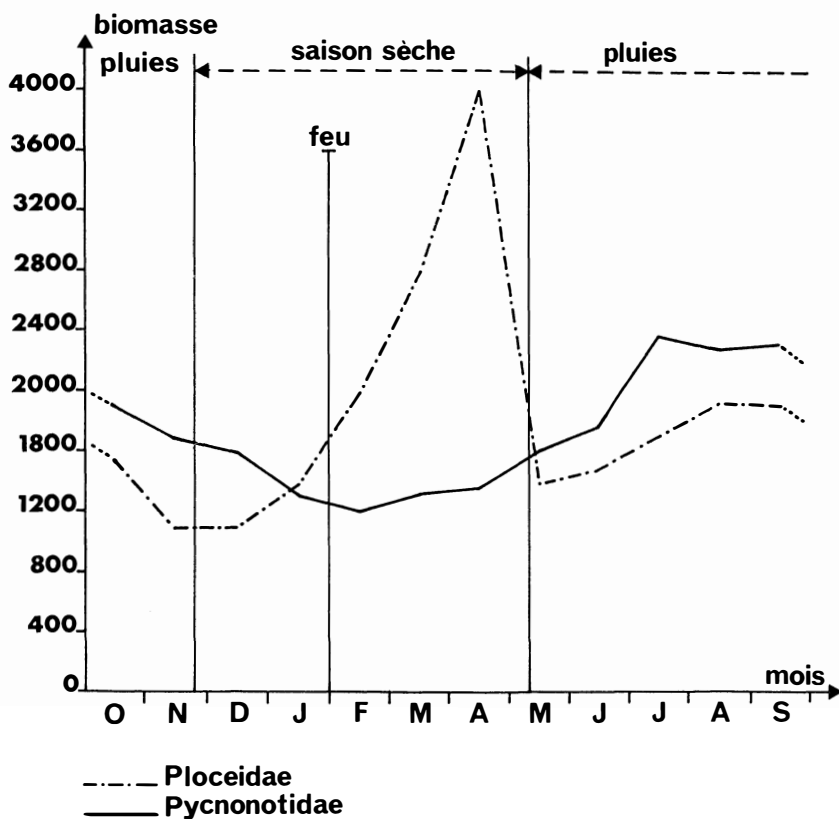


Fig. 1. — Variations, au cours du cycle annuel, de la biomasse des principales familles d'oiseaux en savane de Lamto : Ploceidae et Pycnonotidae.

La seconde espèce granivore abondante est le francolin, *Francolinus bicalcaratus*. Il se reproduit en fin de saison des pluies et début de saison sèche. Après les feux, il se concentre autour des galeries, n'en sortant que pour se nourrir le matin et le soir. Quand l'herbe a poussé, il se tient surtout en savane et, quand

la couverture devient trop haute, il pâtre essentiellement sur les affleurements rocheux et les pistes (c'est pourquoi les décomptes donnent un maximum en saison des pluies qui ne correspond peut-être pas à la réalité).

Les populations de frugivores comprennent surtout des espèces forestières, qui trouvent des fruits en galerie la plus grande partie de l'année. Elles sont donc très stables et ont des périodes de reproduction étendues qui échelonnent la production de jeunes à l'instar des fructifications dont ils dépendent. Pourtant, des bandes nombreuses de Calaos (*Bycanistes fistulator*), de perroquets (*Psittacus erithacus*) et de pigeons (*Vinago calva*) apparaissent de juin à août pour exploiter un surplus momentané.

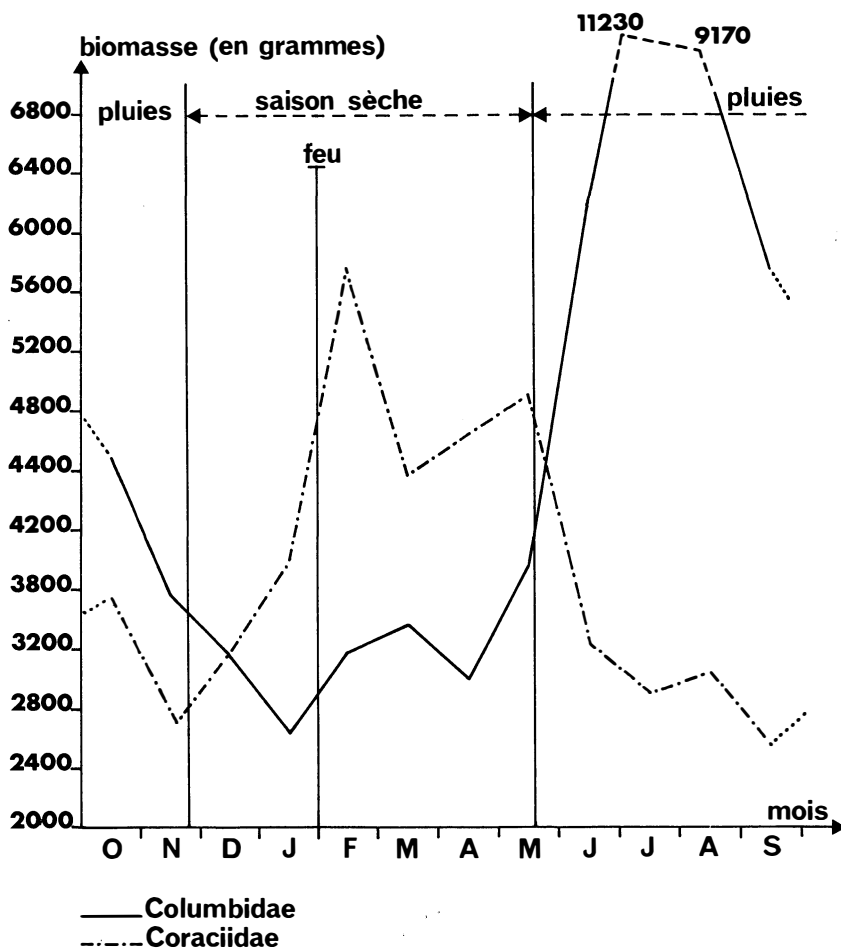


Fig. 2. — Variations, au cours du cycle annuel, de la biomasse des principales familles d'oiseaux en savane de Lamto : Columbidae et Coraciidae.

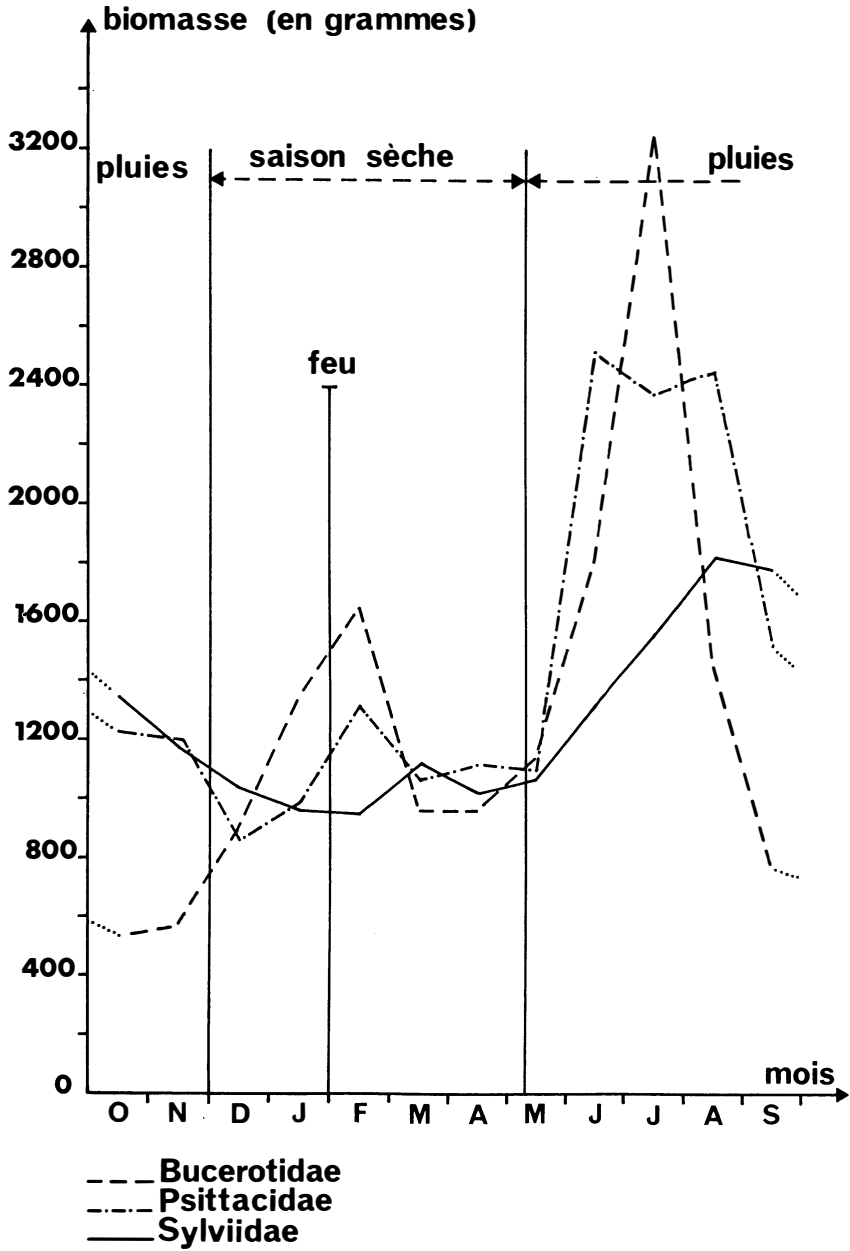


Fig. 3. — Variations, au cours du cycle annuel, de la biomasse des principales familles d'oiseaux en savane de Lamto : Bucerotidae, Psittacidae et Sylviidae.

TABLEAU VII

Peuplement au cours de l'année des principaux types de milieux en savane de Lamto.

	Savane claire à <i>Loudetia</i>		Savane boisée à <i>Hyparrhenia</i>		Savane non brûlée		Bordures de galeries et bosquets	
	Nombre d'indi- vidus	Nombre d'espèces	Nombre d'indi- vidus	Nombre d'espèces	Nombre d'indi- vidus	Nombre d'espèces	Nombre d'indi- vidus	Nombre d'espèces
Novembre à janvier	60	33	102	67	121	69	125	79
Février à avril	51	28	117	61	144	65	178	83
Mai à juillet	59	32	111	72	137	67	142	85
Août à octobre	62	34	115	69	128	71	149	78

Le nombre d'espèces et d'individus a été noté tout au long de l'année sur 3 tronçons de 10 hectares, aussi homogènes que possible, du parcours de décompte, plus un 4^e dans une parcelle non brûlée depuis 6 ans. Le nombre d'individus est la moyenne des 12 décomptes par milieu, chaque trimestre, alors que le nombre d'espèces est le total observé dans le même temps.

En savane proprement dite, les petits insectivores sont représentés, outre les bulbuls à régime mixte, principalement par les Sylviidæ dans la strate basse (*Cisticola*, *Prinia*, *Melocichla* dans les hautes herbes, *Camaroptera* dans les buissons, *Eremomela* dans les petits arbres), les Muscicapidæ dans la strate arborée et les Apodidæ dans la strate aérienne. Ces trois familles comportent, d'une part, des espèces sédentaires, dont la plupart nichent par couples isolés durant les pluies et vagabondent en petites bandes lâches durant la saison sèche ; leurs effectifs ne varient pas dans une large proportion au cours de l'année. Il s'y ajoute, de septembre à mai, des migrants, tous paléarctiques.

Les gros insectivores sont les seuls à présenter de fortes fluctuations avec des effectifs de saison sèche triple de ceux de saison des pluies, grâce à l'afflux de migrants essentiellement soudanais (rolliers, guépiers, rapaces, engoulevents, œdicnèmes, coucous, râles, vanneaux, etc...). Les essaimages massifs qui se produisent de février à mai et les feux qui découvrent les insectes, jouent un rôle prépondérant dans cette augmentation.

Facteurs limitants. — Le tableau VII, qui met en évidence la différence du peuplement entre les divers faciès de cette savane, montre que la densité des oiseaux, tant en individus qu'en espèces, est d'autant plus forte que le tapis herbacé est plus fourni, le boisement plus important et les galeries plus proches (augmentation des espèces de savane boisée et apparition d'éléments forestiers).

Ainsi le peuplement d'un bas-fond bien boisé peut être couramment le triple de celui d'une savane claire de plateau. La couverture herbacée est importante par la microfaune qu'elle abrite, les graines qu'elle produit et les supports de nids qu'elle fournit aux espèces les plus abondantes (Sylviidæ, Ploceidæ). Ce sont les facteurs les plus constants qui règlent la composition qualitative et quantitative de notre avifaune. Les autres agissent surtout de façon indirecte.

Le feu réduit la densité générale du boisement et de la strate herbacée (comme l'a montré l'évolution des parcelles protégées), donc celle de certaines espèces d'oiseaux, mais en éclaircissant le milieu, il en favorise d'autres. Au total, il contribue donc à diminuer la biomasse globale et à modifier la composition spécifique du peuplement. Mais s'il intervient en dehors de la saison sèche (mai à novembre), il détruit le couvert, les nids, les jeunes, les graines sur pied, les larves d'Arthropodes, etc... et interdit pratiquement la réinstallation des oiseaux. Ainsi sur une centaine d'hectares incendiés en août 1967, la densité avienne était encore en novembre de 80 % inférieure à celle des zones voisines normalement brûlées en janvier.

Le régime des pluies, en réglant la croissance des végétaux, les éclosions d'insectes, etc... peut aussi avoir une importance

Si les prédateurs naturels, au moins des adultes, sont assez négligeables, l'homme et ses multiples activités constitue par contre, la principale cause de réduction du nombre des oiseaux. Il détruit la faune par la chasse (pratiquée intensivement, toute l'année, par tous les moyens) et la dégradation complète du milieu (destruction des rôniers pour la production de vin de palme, défrichements pour les cultures et feux, souvent allumés hors saison deux fois par an et assortis de battues). Les sondages effectués hors de la réserve indiquent que la densité des oiseaux y est généralement de 2 à 9 fois inférieure à celle de notre zone protégée, alors que les biotopes étaient initialement identiques).

VI. — PROBLÈMES GÉNÉRAUX

Occupation des diverses niches écologiques et compétition interspécifique. — La richesse de l'avifaune est telle que toutes les niches écologiques possibles paraissent occupées et que jamais deux espèces ne cohabitent en ayant exactement la même niche. L'électisme et l'opportunisme de la plupart des régimes alimentaires font cependant que ceux-ci se chevauchent souvent largement, d'où une compétition possible malgré l'abondance de beaucoup de sources de nourriture. Nous avons vu également que ce n'était guère non plus par les périodes de reproduction que la plupart des espèces pouvaient se différencier. L'observation montre en fait que c'est par le choix de milieux différents que se séparent les espèces taxonomiquement voisines. Par exemple, il est fréquent que la même niche écologique soit occupée par une espèce d'un certain genre en savane (*Halcyon chelicuti*, *Tockus nasutus*), une autre en lisière (*H. senegalensis*, *T. semifasciatus*) et une autre encore en galerie (*H. malimbicus*, *T. hartlaubi*). La concurrence qui résulte de leurs similitudes suffit à les confiner dans leur biotope optimum lorsqu'elles cherchent à s'étendre.

Si deux espèces à régime alimentaire presque identique cohabitent dans le même milieu, plusieurs solutions sont possibles :

a) Les deux espèces peuvent être abondantes mais occuper seulement une partie de l'habitat (*Cypsiurus parvus* la couronne des rôniers et *Chaetura ussheri* leurs troncs creux) ou une strate légèrement différente (*Cinnyris cupreus* plus bas et en savane plus claire que *C. coccinigaster*).

b) Elles peuvent être toutes les deux assez rares (*Oriolus brachyrhynchus* et *O. nigripennis* dans la voute des galeries).

c) L'une peut être beaucoup plus abondante que l'autre (*Pogoniulus leucolaima* et *P. subsulphureus*, *Andropadus virens* et *A. latirostris*).

d) Ou bien elles peuvent n'être qu'exceptionnellement présentes simultanément au même endroit (*Poicephalus senegalus* et *P. robustus*, *Chrysococcyx caprius* et *Ch. Klaasi*).

e) A l'extrême, une espèce éclectique et vigoureuse envahit tout et chasse les autres (*Pycnonotus barbatus* en savane).

L'existence de ces divers types de relations entre espèces proches et l'apparente nécessité de leur micro-spécialisation locale (elle n'est pas constante d'une région à l'autre) plaident en faveur d'une compétition interspécifique assez vive, que l'observation directe permet parfois de déceler (parades d'intimidation, attaques et poursuites).

Superposition des faunes sédentaires et migratrices. — Les migrateurs arrivent dans la savane de Lamto en fin de saison des pluies (septembre à novembre). La productivité du milieu est alors maximum, mais commence bientôt à décroître et sera presque nulle au milieu de la saison sèche (janvier). Toutefois de février

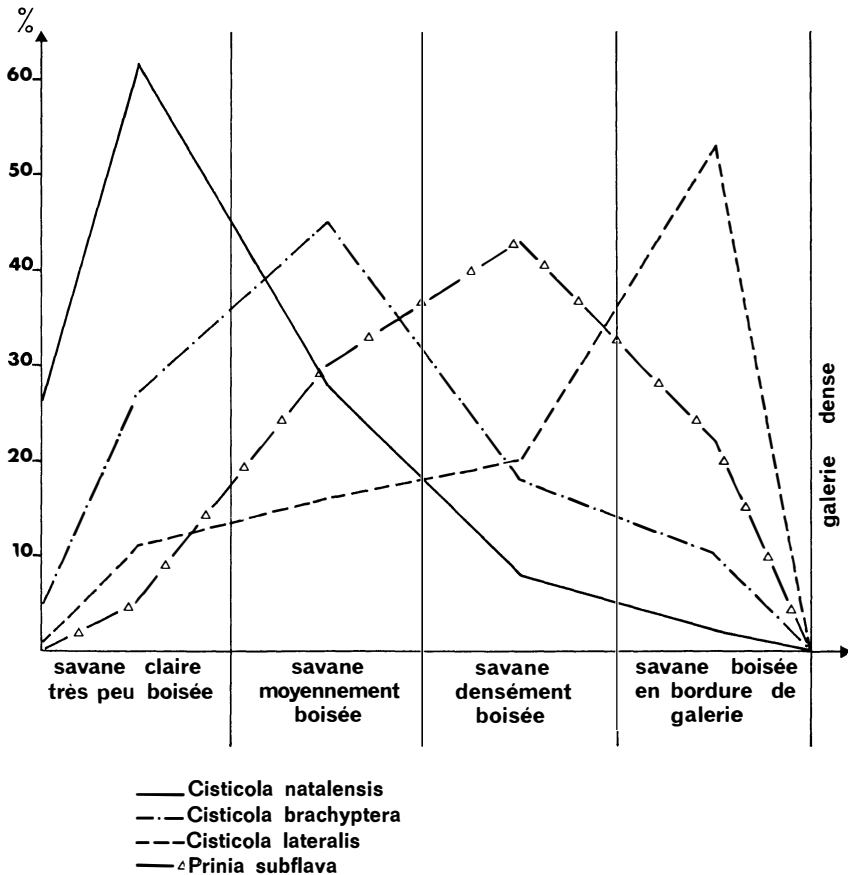


Fig. 5. — Séparation écologique des principales cisticoles dans la savane de Lamto. Les courbes sont celles du pourcentage du nombre total d'observations dans les 4 grands types de savane sur la parcelle de décompte à Lamto.

à mai, les essaimages considérables qui accompagnent les premières pluies (plus précoces que dans le Nord) sont une ressource primordiale pour la plupart d'entre eux. Ils exploitent donc bien, au moins une partie du temps, un surplus qui serait sous-employé par les seuls sédentaires. A bien des égards, la saison « sèche » apparaît, ici, comme la plus favorable (conditions climatiques, accessibilité des proies, etc...).

Certains migrateurs nichent à Lamto et aucun n'exploite une catégorie de ressources non utilisées par les sédentaires. Mais beaucoup sont grégaires et vagabonds et en tout cas la plupart sont capables de se rassembler en grand nombre chaque fois qu'une nouvelle source de nourriture apparaît (incendies, essaimages, etc...). Cette faculté n'est presque pas développée chez les sédentaires qui, même délivrés des exigences d'un comportement territorial, demeurent dans un canton restreint aux ressources réduites et plus occasionnelles.

Une petite partie seulement des insectivores sédentaires niche lors du séjour des migrateurs, ce qui minimise la compétition qui interdirait autrement aux migrateurs d'importantes surfaces. Les migrateurs jouissent donc là encore d'un avantage.

Dans la majorité des cas les migrateurs occupent des niches écologiques laissées vacantes par les sédentaires, sans doute parce qu'elles ne seraient pas avantageuses, ou même possibles, en saison des pluies dans ce type de savane (*Eurystomus Merops*, *Crecopsis*, *Afribyx*, *Ædicnemus*, *Caprimulgidæ*, etc...). Il existe cependant quelques migrateurs qui occupent des niches écologiques très proches de celles de leurs homologues sédentaires avec lesquels ils cohabitent (par exemple *Muscicapa striata* et *Bradornis pallidus*). Souvent cependant les deux catégories d'oiseaux occupent une strate différente (par exemple *Apus apus* chasse plus haut que les *Chaetura* ou les *Cypsiurus* et par bandes se déplaçant constamment) ou bien les migrateurs sont suffisamment localisés ou peu nombreux pour ne pas concurrencer les espèces indigènes, elles-mêmes rares ou sporadiques (cas de *Lanius senator* et de *L. collaris*, d'*Hirundo rustica* et d'*H. semirufa*).

CONCLUSION

L'importance des pluies, leur répartition au cours de l'année, la relative stabilité de la température et du haut degré d'humidité atmosphérique apparentent la savane de Lamto à la zone forestière, dont elle recèle d'ailleurs un grand nombre d'espèces grâce à la présence des galeries. Celles-ci influent aussi sur le peuplement de la savane en apportant un complément de nourriture (essaimages, fruits). A l'encontre des savanes plus septentrionales, et malgré la biomasse élevée des graminées, l'importance des granivores est réduite, la plupart des oiseaux étant frugivores ou

insectivores. Les facteurs limitant le peuplement semblent liés beaucoup plus aux modifications saisonnières du milieu (surtout croissance de la couverture herbacée) et à la compétition interspécifique qu'à la quantité de nourriture.

L'absence de saison vraiment défavorable permet le maintien tout au long de l'année d'une densité élevée d'oiseaux (ordre de grandeur : 10 individus par hectare, d'une biomasse approximative de 1 kg). La reproduction étalée et une faible fécondité des éléments indigènes donnent une importance réduite aux fluctuations internes du peuplement (optimum en saison des pluies). Par contre l'afflux de migrants paléarctiques et surtout soudano-sahéliens, dû aux conditions trop rigoureuses qui règnent alors dans leur patrie d'origine, provoque un maximum en saison dite sèche et permet l'exploitation des surplus alimentaires produits à cette époque.

Les conditions de vie des oiseaux dans cette savane préforestière (et dans l'ensemble des savanes guinéennes probablement) sont donc complémentaires de celles existant dans les grandes savanes septentrionales ; la courte période d'abondance alimentaire dans ces dernières (juin à septembre) tombe précisément au seul moment où la survie des grands insectivores serait difficile au Sud.

SUMMARY

The avifauna of the Lamto area has been studied during a two year period. 263 species have been recorded and the habitat preferences, diet, breeding periodicity and fecundity of the major species studied. 43 % of the birds are forest species. Only very few of them are abundant, eight species accounting for half of the total numbers of birds counted. Migrants are numerous in the savanna ; one third of them are palearctic passerines, while local migrants are represented mainly by non-passerine families. 90 % of the species are more or less omnivorous, but all migrants show a distinct preference for insect food. Breeding occurs throughout the year : among the 124 commoner species, 62 % breed during the rains and 23 % during the dry season. Fecundity is low and the same female seldom reproduces twice during the year.

Counts have been made regularly on a line-transect 12.5 km long and 40 m wide. Monthly variations of numbers and biomasses are given in tables V and VI. Contrary to the situation further North, seasonal variations are small in the forest-savanna mosaic. There are two peaks : the first one, from February to May, corresponds to an influx of northern migrants ; the second, from July to September, is attributable to the natural increase of sedentary species and an influx of fruit-eaters. Minimum values are found in December, at the beginning of the dry season. The average yearly

biomass of birds for the Lamto savanna is in the order of 1 kg/ha (fresh weight).

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEE, W.C. ; EMERSON, A.E. et al. (1949). — *Principles of Animal Ecology*. Philadelphia and London.
- ASHMOLE, N.P. (1961). — *The biology of certain terns*. Ph. D. thesis. Oxford University.
- BARBAULT, R. (1967). — Le cycle annuel de la biomasse des amphibiens et des lézards dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *La Terre et la Vie*, 21 : 297-318.
- BELIER, L. (1967). — Densités et biomasses des petits mammifères dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *La Terre et la Vie*, 21 : 319-329.
- BIGOT, I. et ROUX, F. (1966). — Premières données sur l'avifaune de la savane et de la forêt-galerie de Lamto (Côte d'Ivoire). *L'Oiseau*, 36 : 145-152.
- BLONDEL, J. (1965). — Etude des populations d'oiseaux dans une garrigue méditerranéenne. *La Terre et la Vie*, 4 : 311-341.
- CROOK, J.H. (1963). — Monogamy, Polygamy and Food Supply. *Discovery*, January 1963 : 35-41.
- ELGOOD, J.H. (1959). — Bird migration at Ibadan, Nigeria. *Ostrich*, Suppl. 3 : 306-316.
- ELGOOD, J.H. et SIBLEY (1964). — The tropical forest edge avifauna of Ibadan, Nigeria. *Ibis*, 106 : 221-248.
- EMLEN, J.T. (1966). — Some quantitative representation of ecological distribution and faunal structure applied to african birds. *Ostrich*, Suppl. 6 : 271-283.
- FRY, C.H. (1966). — The ecological distribution of birds in the northern guinea savanna, Nigeria. *Ostrich*, Suppl. 6 : 335-355.
- GILLON, Y. (1963). — Données écologiques sur la population acridienne d'une savane de Côte d'Ivoire. *Rapport ORSTOM*, 36 p.
- GILLON, Y. (1964). — Données relatives au cycle de la biomasse du peuplement acridien d'une savane. *Rapport ORSTOM*, 5 p.
- GILLON, Y. (1966). — Le peuplement de Mantes dans la savane de Lamto. *Rapport ORSTOM*, 16 p.
- GILLON, Y. et GILLON, D. (1967). — Cycle annuel des effectifs et des biomasses d'arthropodes de la strate herbacée dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *La Terre et la Vie*, 21 : 262-277.
- GILLON, D. et PERNÈS, J. (1968). — Etude de l'effet du feu de brousse sur certains groupes d'arthropodes dans une savane guinéenne. *Rapport ORSTOM*, 70 p.
- HAARTMAN, L. Von (1955). — Clutch size in polygamous species. *Acta xi. Int. Orn. Congr.*, Basel 1954 : 450-453.
- KIPP, F. (1948). — Uber die Eierzahl der Vögel. *Biol. Zbl.*, 67 : 250-267.
- LACK, D. (1937). — Review of birds census work and bird population problems. *Ibis*, 1937 : 369-395.
- LACK, D. (1947-48). — The significance of clutch size. *Ibis*, 89 : 302-352 et 90 : 25-45.
- LACK, D. (1954). — *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford, Clarendon Press.
- LACK, D. (1966). — *Population studies of birds*. Oxford, Clarendon Press.
- LACK, D. (1968). — *Adaptations for breeding in birds*, London, Methuen.
- LACK, D. et MOREAU, R.E. (1965). — Clutch size in tropical passerine birds of forest and savanna. *L'Oiseau*, 35 (n° spécial) : 76-89.
- LEVIEUX, J. (1967). — Données préliminaires sur le peuplement en fourmis terricoles dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *La Terre et la Vie*, 21 : 278-296.
- MONNIER, Y. (1968). — Les effets des feux de brousse sur une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Etudes éburnéennes*, n° 9.
- MOREAU, R.E. (1944). — Clutch size : a comparative study, with special reference to African birds. *Ibis*, 86 : 286-347.
- MOREAU, R.E. (1950). — The breeding seasons of African birds. *Ibis*, 92 : 223-267.
- MOREAU, R.E. (1966). — *The bird faunas of Africa and its islands*. Academic Press, London et New-York.
- MOREL, G. (1968) — Contribution à la synécologie des oiseaux du Sahel sénégalais. *Mémoire ORSTOM*, Paris.

- MOREL, G. et BOURLIÈRE, F. (1963). — Relations écologiques des avifaunes sédentaires et migratrices dans une savane sahélienne du Bas-Sénégal. *La Terre et la Vie*, 17 : 371-393.
- MOREL, G. et MOREL, M.Y. (1962). — La reproduction des oiseaux dans une région semi-aride : la vallée du Sénégal. *Alauda*, 30 : 161-203 et 241-269.
- MOREL, M.Y. (1964). — Natalité et mortalité dans une population naturelle d'un passereau tropical : le *Lagonosticta senegala*. *La Terre et la Vie*, 18 : 436-451.
- MOREL, M.Y. (1967). — Les oiseaux tropicaux élèvent-ils autant de jeunes qu'ils peuvent en nourrir ? Le cas de *Lagonosticta senegala*. *La Terre et la Vie*, 21 : 77-82.
- ROLAND, J.-Cl. (1967). — Données préliminaires sur le cycle annuel de la végétation herbacée. *La Terre et la Vie*, 21 : 228-248.
- RUWET, J.C. (1964). — Quelques exemples de séparation écologique d'espèces congénériques de l'avifaune katangaise. *Gerfaut*, 54 : 159-166.
- RUWET, J.C. (1964). — La périodicité de la reproduction chez les oiseaux du Katanga. *Gerfaut*, 54 : 84-110.