

LES PARTICULARITES DEMOGRAPHIQUES  
ET SOCIOECOLOGIQUES DU COLIOU STRIE  
DANS LE NORD-EST DU GABON

I. — DONNEES D'OBSERVATION

Jean Paul DECoux \*

Laboratoire ECOTROP, C.N.R.S., Paris

Les Coliiformes constituent un groupe d'oiseaux original, qui a dû se différencier très tôt des Piciformes, des Apodiformes et des Cuculiformes (Verheyen, 1956 ; Balmann, 1969). *Colius striatus* est l'espèce la plus répandue des six espèces de Coliours. Elle habite dans les savanes arborées et les forêts-galeries africaines, du Nigéria au Cap. Une douzaine de sous-espèces de Coliours striés ont été décrites dans les zones défrichées de la forêt équatoriale (Chapin, 1932). Certaines particularités de l'espèce et de son habitat ont déjà été décrites (Rowan, 1967 ; Decoux, 1975, 1976, 1978 a, 1978 b).

Petite espèce généraliste, hétérotherme en cas de sous-alimentation, très féconde et sociale, le Coliou strié du nord-est du Gabon vit dans des milieux saisonniers, à évolution imprévisible du fait des activités humaines, et distribués comme des îlots dans la forêt équatoriale. Il constitue donc un sujet de choix pour une étude démographique et socio-écologique.

METHODES

*Situation géographique de l'étude.* — La ville de Makokou est située dans une vaste région boisée au nord-est du Gabon, à 50 km au nord de l'équateur et à 500 m d'altitude. La majorité des observations ont été effectuées sur 100 ha dans la grande zone défrichée autour de cette localité. Elles ont été complétées par des contrôles effectués, dans des habitats plus restreints, autour des villages et sur un rayon de 15 km (fig. 1).

---

\* Adresse actuelle : Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, BP 812, Yaoundé, Cameroun.

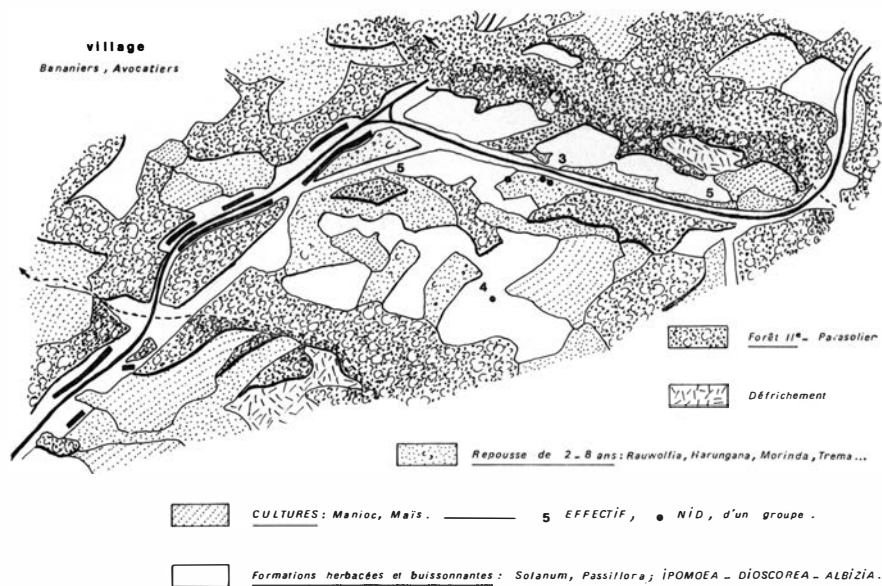


Figure 1. — Reproduction d'une photographie aérienne du secteur « Route de M'Passa », août 1977, visée de 30° à 70°. Trois groupes résident dans les 20 ha séparant les deux marigots. Près de ce village le cycle de la jachère dure 3-4 ans, avec tous les 10-15 ans un défrichement de la forêt secondaire voisine.

*Périodes d'étude.* — Plus de 3 000 heures de prises de notes sur le terrain ont été comptabilisées : 852 heures de janvier 1973 à mai 1975, principalement aux abords de la ville, 1 595 heures d'octobre 1975 à juillet 1976 le long de l'ancienne piste d'aviation, et 666 heures de juin à septembre 1977 sur une ligne de 10 km partant de la ville et se terminant dans la clairière du laboratoire de M'Passa.

*Méthode de capture.* — Les colious se prennent difficilement dans les filets. Nous avons donc préféré, à partir de mai 1975, une technique très rentable et peu traumatisante : la capture dans une haute nasse aménagée, appâtée avec des bananes ou des papayes. Les captifs, exclusivement des colious, sont prélevés de nuit et relâchés un à un à l'aube sur le lieu de capture. Etant donné leur grégarisme alimentaire, des groupes entiers se font ainsi prendre ; parfois un compagnon dormant suspendu à l'extérieur de la nasse peut même être capturé à la main. Les oiseaux sont marqués à l'aide de bagues de couleur et de combinaisons de traits colorés peints sur la queue. Ces dernières taches restent visibles pendant 3 à 5 mois.

*Méthode d'observation.* — Il est facile de repérer les colious car ils s'exposent longuement au soleil, et restent rarement silen-

cieux en dehors des périodes de repos. L'observation aux jumelles est aisée, excepté de 11 à 15 heures quand ils séjournent à l'ombre du feuillage d'un arbre-refuge.

Chaque année nous avons suivi plus particulièrement 2 ou 3 groupes sédentaires, intégralement bagués à partir de 1975. A partir de cette date des stations d'observation, approvisionnées de 1 à 3 bananes-appâts, étaient aménagées tous les 300 à 400 m, et de préférence à proximité d'un dortoir traditionnel.

*Identification des sexes.* — L'espèce est monomorphique (tableau I et fig. 2). Cependant un individu lourd, au bec trapu, et présentant de grandes rémiges est très probablement une femelle. Par ailleurs, les mâles adultes ont deux sortes de pénis latéro-dorsaux, faisant saillie de part et d'autre de la paroi uroproctodéale. En août 1977, une série de 161 laparotomies (Risser, 1971) a permis de vérifier le sexe de tous les colious capturés, jeunes et adultes.

TABLEAU I

*Comparaison des poids, de la longueur de l'aileron et de la queue entière, selon le sexe et l'habitat.*

Chez les femelles la variance est plus grande.

	N	Limites	M	♂
<b>POIDS g</b>				
♂ ville	21	46 - 63	55,4	4,59
♀ ville	25	49 - 76	58,8	6,37
♂ t.avia	92	44 - 62	52,8	3,68
♀ t.avia	67	48 - 66	54,3	4,03
<b>AILERON</b>				
♂ mm	86	90-98	93,3	1,64
♀	53	89-99	93,8	2,29
<b>QUEUE</b>				
♂ mm	39	176 - 224	199	11,2
♀	28	178 - 214	195	10,6

*Détermination de l'âge.* — On reconnaît un jeune de moins de 5 mois à ses couvertures alaires marron, et à ses tectrices médio-dorsales blanches. La mandibule inférieure s'éclaircit progressivement depuis l'âge de 2 mois ; mais l'intérieur du bec reste franchement noir jusqu'à l'âge de la première mue (5 mois).

Les subadultes de 5 à 10 mois se distinguent des adultes par les caractères suivants. La queue étagée est équilibrée, car les rec-

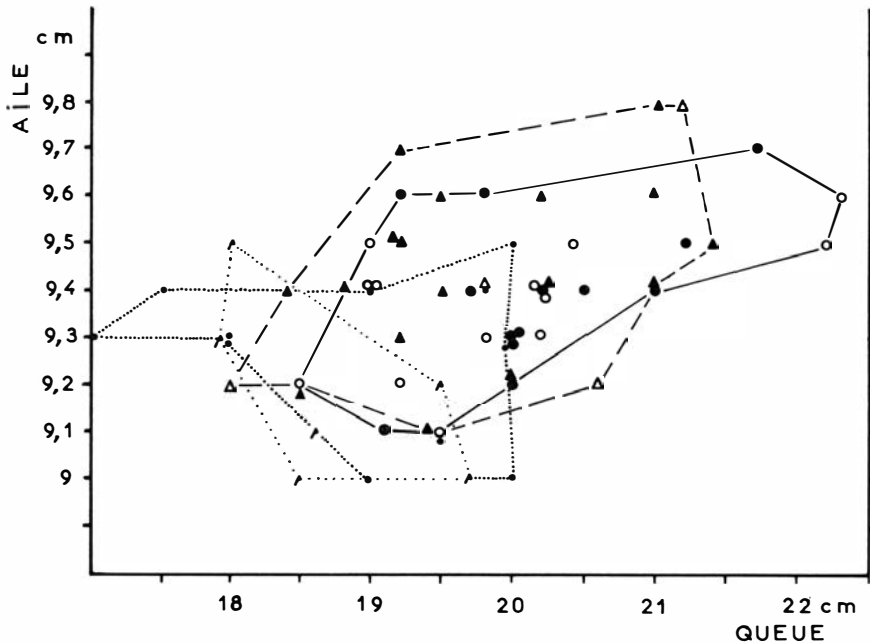


Figure 2. — Recherche d'un dimorphisme sexuel dans les dimensions de l'aile et de la queue. En pointillés les individus de poids inférieur à la moyenne. Les triangles représentent les femelles ; les ronds, les mâles et les signes blancs, les sujets de poids inconnu.

trices muent symétriquement et non pas alternativement comme chez l'adulte. L'intérieur du cloaque est sans exception hypersensible. L'intérieur du bec, la gorge ou le bord des choanes sont encore gris. Comme certains de ces subadultes ont de gros testicules, le qualificatif « d'immature » nous paraît impropre, tout au moins pour les mâles.

*Critique.* — Nous disposons de peu de données démographiques pour les années 1973 et 1974. En effet, les méthodes efficaces et fiables de capture et de détermination du sexe n'ont été utilisées qu'à partir de mai 1975. L'anthropophilie du Coliou a parfois eu des conséquences néfastes pour l'étude. Ainsi, la destruction

de ses domaines vitaux, causée par le développement urbain de Makokou en 1974 et 1975, et l'intervention parfois prédatrice des habitants ont réduit la signification statistique de certaines données périurbaines. Par contre, certains comportements inhabituels ont pu être observés à la suite de dérangements causés par l'Homme (une ponte communautaire, en janvier 1974 ; un élevage au sol d'une nichée, en mai 1976).

## PARTICULARITES DEMOGRAPHIQUES

### LES DIFFÉRENTS TYPES DE GROUPEMENTS

*Les groupes sédentaires.* — Nous appelons « individus sédentaires » ceux qui restent pendant au moins un an dans le même secteur. Ils sont associés en petits groupes familiaux de forte cohésion dont les mâles sont apparentés. Chaque groupe défend un territoire où les membres forment pour dormir une « grappe » suspendue et nichent éventuellement. Ils présentent entre eux des comportements de toilette-contact, d'offrande de fruits ou de feuilles, et échangent des signaux gestuels et sonores particuliers (Decoux, 1978 b). Le groupe se déplace d'un secteur à l'autre à la queue leu leu et par étapes, en suivant un itinéraire habituel. Il arrive qu'un groupe se scinde en deux pour la journée ou la nuit, ou bien encore qu'il s'associe momentanément avec un individu dit « satellite » parce que sédentaire mais risquant de se faire évincer par certains membres du groupe.

C'est en fin de saison de première reproduction que l'effectif de ces groupes est le plus élevé. Par exemple au mois de juin, et sur une moyenne de 7 membres ( $N = 16$ ), on compte : 2 mâles et 1,6 femelle adultes, 0,8 mâle subadulte et 2,6 jeunes (tableau II). Les individus qui leur sont associés pendant plusieurs jours sont des femelles adultes. Les jeunes femelles séjournent moins longtemps dans un groupe sédentaire car elles se font systématiquement attaquer par les subadultes et les femelles appariées.

*Les groupes vagabonds.* — Des groupes erratiques apparaissent dès les mois de mars et d'octobre, quand les pluies recommencent. La capture des individus, souvent non bagués, est en général suivie de leur disparition, ce qui rend difficile l'analyse des groupements. Sur le terrain on repère aisément un groupe vagabond grâce à son comportement : les 2 à 7 membres volent en groupe compact et silencieux, suivent des itinéraires originaux en préférant les cimes des plus grands arbres, et s'abattent à l'occasion « en masse » sur une source alimentaire.

Il semble que ces individus erratiques soient associés en groupes familiaux ou bien en groupes composites, comme en témoignent les deux observations suivantes :

TABLEAU II

*Composition en juin des groupes totalement bagués.*

SA ♂ : subadultes restés dans le groupe natal. J : jeunes. A ? : adultes de sexe inconnu. En moyenne, il y a 56,7 % de mâles chez les adultes.

	effect.	A♂	A♀	SA♂	J	A?	± captés
SMK 75	11	4	3	?	4		(j♀)
SP2 76	10	3	2	1.	3		j 3 mois
SB 76	10	2	2	1	5		
TAB 77	10	2	2	2	3	JA	
B 76	9	2	2	1.	4		
NSP 77	9	2	2	2	3		
MP 76	8	2	2	1	2		A♀
SP2 77	8+2	2+1	0+1	1	4		j♀
SMK 76	7	3	3		1		
MP 77	7	2	2		2	1	
SB2 76	6	1	1	1	2	JA	
NSP 76	6	1	1	1	2		A♀
NC <sub>p</sub> 76	5	1	1		2	1	
B 77	5	2	1		1		j♀
SP1 77	5	1	1	1	1		j4 mois
OMP 77	4	1			3		

Avril 1976. Un groupe de 6 colious erratiques contient un couple et ses deux jeunes bagués en 1975. Retrouvé après 7 mois de disparition, il se déplace à plus d'un kilomètre de la ville où se trouvait son ancien territoire perturbé par l'urbanisation. Il ne sera plus revu.

Juillet 1977. Un groupe de 7 colious arrive dans la clairière du laboratoire de M'Passa. Tous ces oiseaux, les seuls de l'endroit, sont capturés et marqués : 2 mâles, 3 femelles adultes et 2 femelles subadultes. Des conflits interindividuels fréquents sont observés, alors qu'ils sont exceptionnels dans les groupes familiaux.

La composition globale de la partie vagabonde de la population peut être estimée à l'aide des données du tableau III, obtenues en fin de période de vagabondage. Les « nouveaux », bagués

en août 1977, sont surtout des erratiques en raison de l'ampleur et de l'efficacité des captures systématiquement réalisées depuis juin 1977 sur l'ensemble des 100 ha. Les femelles ne sont pas plus nombreuses que dans les groupes sédentaires (42,5 %, N = 34, contre 43,3 %, N = 58 chez les sédentaires du tableau II). L'abondance des femelles chez les colious erratiques de la clairière de M'Passa, notés ci-avant, semble donc être une exception, peut-être en relation avec l'excentricité de ce biotope isolé dans la forêt

TABLEAU III

*Sexe, déterminé par laparotomie, de 138 individus, en août 1977, en fonction du domaine et de la date de première capture, dans le secteur de 100 ha le plus étudié.*

« < 77 » : bagués avant août 1976. « 77 (2 mois) » : bagués en juin-juillet 1977. « Nouveaux » : première capture (essentiellement erratiques). Les sigles sont ceux des différentes « core areas ». Moyenne générale : 57,5 % de mâles chez les adultes.

1 <sup>er</sup> capt.	< 77		77 (2 mois)		nouveaux	
	A ♂	J ♂	A ♂	J ♂	A ♂	J ♂
JMK	3/4		0/1	1/1	10/17	6/9
VAR	2/4	2/2	1/4	4/5	2/4	3/6
NP	0/2	1/1	0/1	2/2	1/1	2/2
NSP	3/5	2/2	3/5	1/1	0/1	3/4
B	2/3	3/3	0/1	4/6	1/1	
Cp	4/10	2/2	2/3	4/9	5/10	4/6
total	50%	100%	40%	67%	56%	67%

agée. Les jeunes de l'année sont plus nombreux chez les erratiques que chez les sédentaires (44,3 %, N = 61, contre 33,1 %, N = 77), ce qui doit être le résultat de leur dispersion pendant la saison sèche. Le sex-ratio des deux catégories de jeunes semble être le même : 67 % de mâles, N = 27 chez les nouveaux bagués, contre 65 % de mâles, N = 20, chez les jeunes intégrés dans les groupes sédentaires connus.

#### RÉPARTITION SPATIALE

*Domaine vital des groupes sédentaires.* — Le domaine vital annuel couvre 10 à 15 ha, avec un maximum de mars à juillet et

d'octobre à décembre, c'est-à-dire quand l'aliment de base est rare (fig. 3, et Decoux, 1978 a). La majorité du temps est passée sur 3 à 5 ha (« core area »). Les membres d'un même groupe passent la nuit et nichent sur une zone de moins d'un hectare, correspondant à leur territoire, où l'on est certain de les trouver en début de matinée et le soir après 16 h 30, près de l'arbre de toilette matinale ou autour des emplacements où ils prennent habituellement un « bain » de poussière.

Les itinéraires suivis quotidiennement sont courts, et le groupe reste le plus souvent dans un rayon de 200 m autour de l'arbre de toilette matinale. Même pendant la saison de pénurie alimentaire, de mai à juillet, les colious à dortoirs fixes sont exceptionnellement vus à plus de 400 m de là : 800 et 900 m sont les limites atteintes, respectivement par un vieux mâle isolé et un couple de jeunes en juillet 1976.

Comme les dortoirs sont distants de 130 à 300 m, dans le secteur le plus peuplé de Makokou et dans les habitats marginaux, les domaines se recouvrent largement et il n'est pas rare de compter deux ou trois groupes connus pour sédentaires dans un

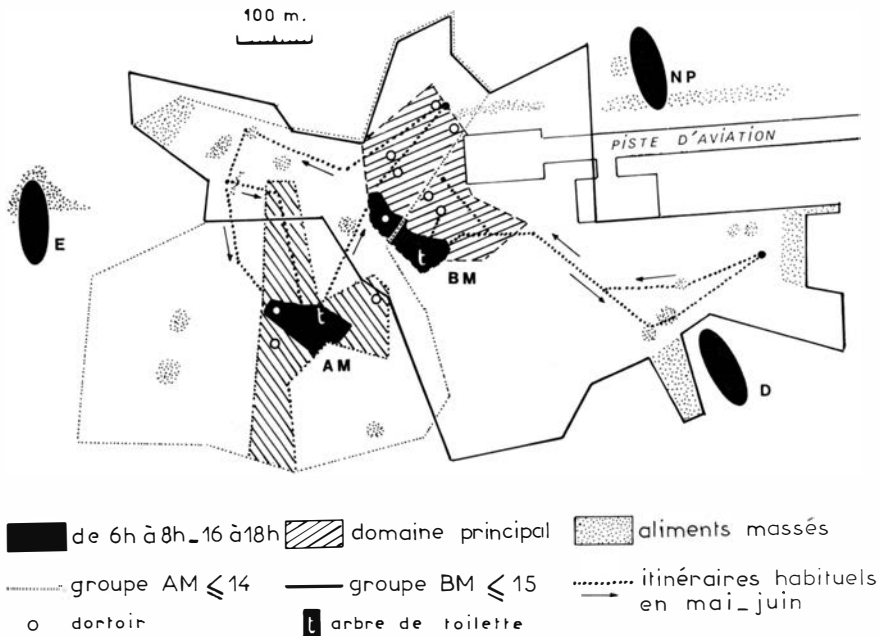


Figure 3. — Domaines vitaux des groupes AM et BM de janvier à septembre 1973 (cf. Decoux, 1978 a, pour ceux des groupes B, SP et CP d'octobre à décembre 1975). Les domaines principaux (« core areas ») correspondent à la zone de dominance dans la récolte de nourriture. Les zones noires sont également les aires de ponte, pouvant déborder dans la zone précédente.



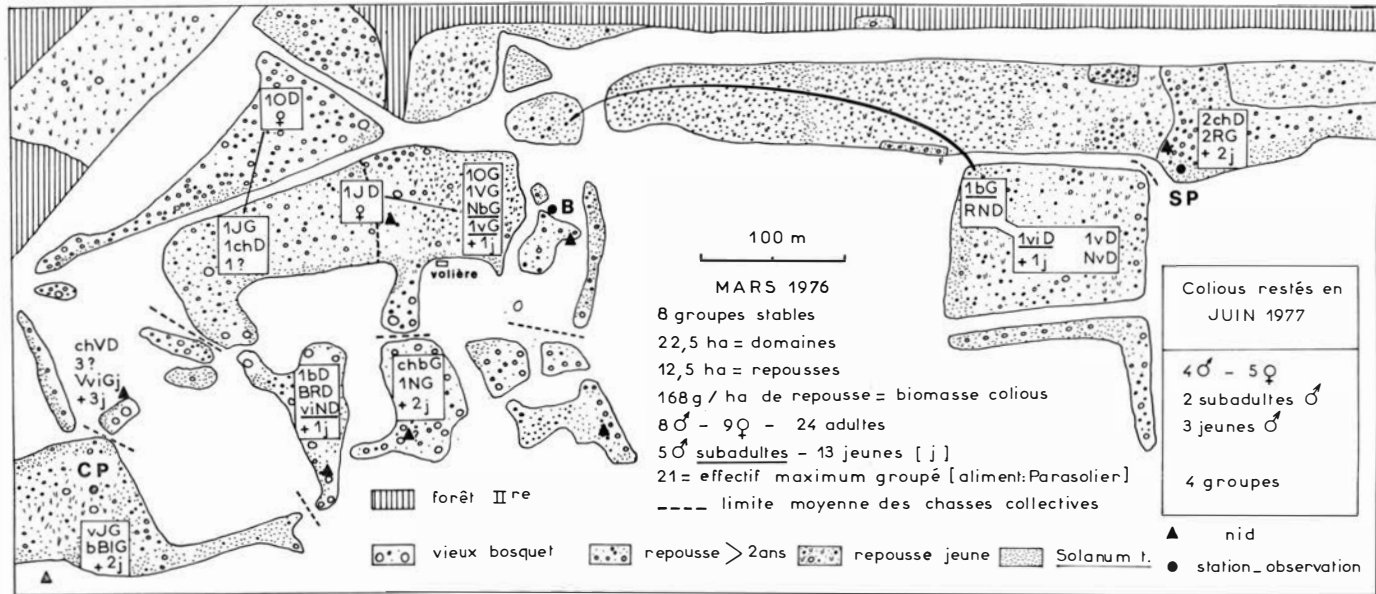
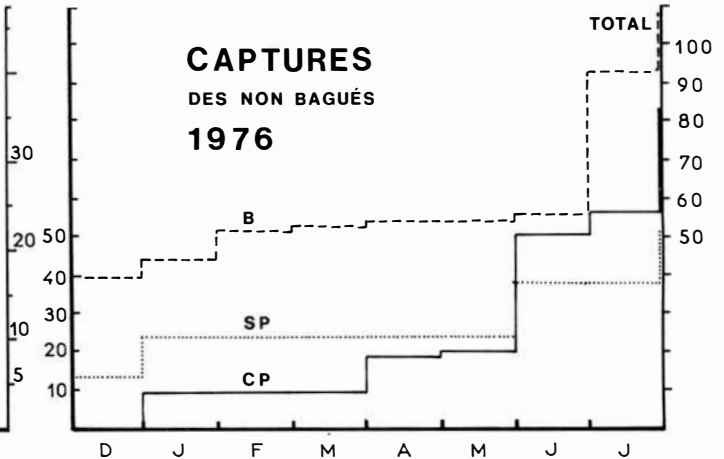
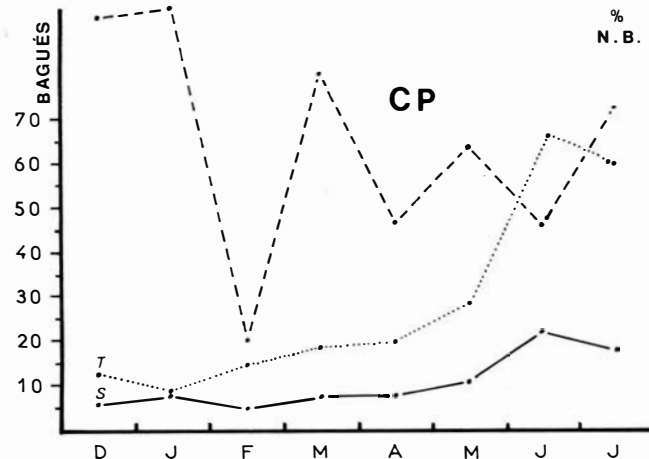
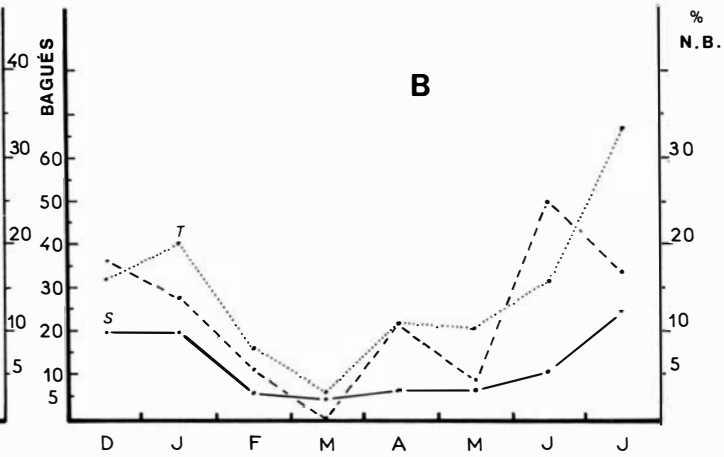
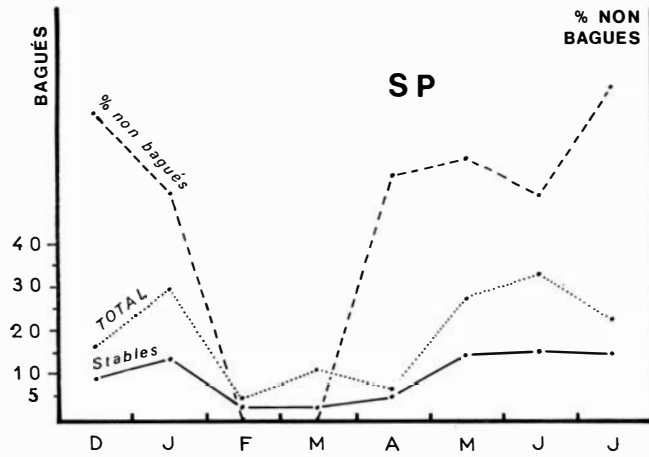


Figure 4. — Emplacements des groupes sédentaires en mars 1976, avant l'arrivée du premier groupe vagabond. Le parasolier de CP attirait des groupes non figurés sur cette carte, cependant les oiseaux des groupes B et SP ne s'y rendaient pas. (Cf. Decoux, 1978 a, pour la carte des nids et la phénologie végétale de ces secteurs.)



même secteur d'alimentation. Ces rencontres sont particulièrement fréquentes après les saisons d'intense reproduction, quand les fruits des arbustes deviennent rares ou inexistantes.

*Variation de densité dans le milieu le plus peuplé.* — Au sein des 100 ha principalement étudiés, un secteur de 22,5 ha a été choisi pour l'étude de la densité, d'octobre 1975 à juillet 1976 (fig. 4). Ces formations végétales, entrecoupées de zones dénudées ou cultivées, forment ici une bande de 400 m de large entre un vallon boisé et la piste d'aviation. Trois stations d'observation y furent implantées (SP, B, et CP), auprès desquelles les captures ont eu lieu pendant deux ou trois jours, groupés en fin et début de chaque mois (fig. 5). L'observation a permis de distinguer trois catégories d'individus : (1 a) des bagués sédentaires (« stables ») repérés souvent dans une station donnée, (1 b) des bagués, visiteurs occasionnels, et (2) des non-bagués, erratiques pour la plupart dès le mois de décembre.

C'est en février-mars, saison principale de reproduction, que les groupes sont les plus stables, les moins mobiles et les plus spatialement dispersés. Les colious étant presque tous bagués, la densité de la population peut être mesurée par comptage direct sur le terrain. Elle était alors (mars 1976) de 1,3 adulte et sub-adulte et 0,6 jeune par hectare, et la biomasse correspondante de 94 grammes (poids frais) par hectare.

Avec les grandes pluies de la fin mars, les fruits mûrs de *Solanum torvum*, aliment de base, pourrissent sur pied et les groupes erratiques font à nouveau leur apparition. Les passages atteignent leur maximum pendant la grande saison sèche (juin-juillet) et en novembre-décembre. Estimer la densité globale devient alors difficile, d'autant plus que la capture des erratiques écourte probablement leur séjour. Les comptages effectués dans les stations pendant la deuxième quinzaine de chaque mois entre 6 et 7 heures du matin, donnent une bonne appréciation des effectifs cumulés car les groupes ont l'habitude de s'assembler pour la nuit en cette saison.

La densité des colious installés varie de 2,5 à 3 par hectare de juin à juillet. Ceci correspond à une biomasse moyenne de 146 g/ha, compte tenu des variations saisonnières de poids (Decoux, 1976). mais il est évident que certains groupes ne font que

---

Figure 5. — Analyse de la « charge » réelle et potentielle des 3 secteurs principalement étudiés de décembre 1975 à fin juillet 1976 (cf. fig. 4). Le qualificatif de « stables » s'applique aux oiseaux bagués repérés dans plus de 80 % des observations mensuelles ; celui de « total » au nombre d'oiseaux bagués observés dans le secteur pendant un mois. La fréquence des non bagués (NB, en tirets) est obtenue en effectuant la moyenne des différentes observations mensuelles. Le secteur CP est un carrefour de plusieurs voies empruntées par les groupes vagabonds. Les secteurs SP et B sont situés dans une large bande dont SP représente l'« entrée » relativement pauvre en fruits.

passer, tout en utilisant temporairement les ressources de ce secteur. Les données de la figure 5 permettent d'estimer la charge potentielle en colious des 22,5 ha pendant la grande saison sèche de 1976. Le total des individus, bagués et contrôlés au moins une fois, a varié de 108 en juin à 134 en juillet, dont 3 seulement avaient été bagués les années précédentes à 1 100 m de là. Certains de ces individus ont été vus dans deux stations : B et SP = 9, B et CP = 14, CP et SP = 0 en juin puis, en juillet, B et SP = 5, B et CP = 11, CP et SP = 1. Ces chevauchements restent cependant limités, notamment entre CP et SP distants de 700 m. Ainsi, la stabilité spatiale des sédentaires et l'ampleur du vagabondage se trouvent confirmées. Par exemple, seuls 4 habitués de SP étaient des visiteurs de B, et 2 jeunes du groupe B venaient occasionnellement en CP. En tenant compte des nouvelles captures et de l'amplitude des chevauchements, le secteur aurait contenu un minimum de 125 colious bagués et non-bagués en juin, et 178 en juillet. Or, 56 de ces oiseaux se sont stabilisés en juin (45 %) et 68 en juillet (38 %). Les autres n'ont fait que passer. Le « brassage » de la population peut donc être important chez cette espèce.

*Comparaison avec d'autres habitats.* — Les fortes concentrations de colious notées en Afrique du Sud n'ont jamais été observées dans notre région ; peut-être en raison de l'absence de vergers. Rowan (1967) a, par exemple, observé 137 colious dormant dans une rangée de douze figuiers en été. Cet effectif réel est comparable à celui, potentiel, que nous avons calculé ci-dessus pour la mauvaise saison de la région de Makokou.

Les secteurs présentant de plus fortes densités de gros arbres fruitiers, tels que des parasoliers (« Route de M'Passa » et « Labo »), apparaissent moins propices à l'espèce que la zone principale étudiée autour de la ville de Makokou (tableau IV). Les taux de renouvellement de la population y sont faibles, probablement en raison de l'isolement en forêt de ces petites colonies.

Les immigrations sont restreintes dans de telles clairières marginales, comme en témoigne la rareté des individus non-bagués après les captures de juillet 1977. Au contraire, les vastes zones défrichées autour de la ville pourraient jouer le rôle d'un « réservoir » provisoire, en relation avec les cinq pistes forestières rayonnantes joignant la ville aux villages installés dans de plus petites clairières.

#### DYNAMIQUE DE LA POPULATION

*Evolution du sex-ratio avec l'âge.* — En fin de grande saison sèche les jeunes mâles sont plus nombreux que les jeunes femelles dans la population étudiée. Cette différence semble s'amplifier avec l'âge, jusqu'au stade subadulte où l'on compte entre 2/3 et 3/4 de mâles (tableaux IV et V).

TABLEAU IV

*Comparaison des 4 types de milieux colonisés.  
Données démographiques correspondantes.*

La Route de M'Passa est à 6 km de la ville ; « Labo » : clairière en bout de piste, dans la forêt âgée et à 10 km de la ville. La biomasse indiquée en poids frais est celle de juin-juillet (maximum).

Secteur	VILLE -	T. AVIA.	R <sup>le</sup> M'PAS.	LABO
Paysage	haies	mosaïque ouverte	jachère fermée	clairière
Surface favorable	50 ha	200 ha	20 ha	20 ha
Stabilité	aléatoire	3.4 ans	cycles sur 9-12ans	9 mois
Dispersion des fruits	points	points ou surfaces	points ou surfaces	massés
Biomasse de colious	72 g / ha	146 g / ha	46 g / ha	0 à 19 g / ha
Poids d'un adulte en juin-juillet	55,6 g	53,9 g	53,8 g	54,3 g
Réussite des nichées	58 %	36 - 50 %	33 %	?
Jeunes en juin	40 - 56 %	48 %	35 %	29 %
Adultes ♂	12/22 = 59 %	36/65 = 55 %	4/7 = 57 %	2/5 = 40 %
Subadultes ♂	3/4	11/15 = 73 %	4/6 = 67 %	0/2

La même prédominance numérique des mâles subadultes se retrouve dans un secteur moins peuplé, à 5 km de la ville (tableau IV, « route de M'Passa). Cette masculinisation du sex-ratio ne continue pas à s'amplifier chez les adultes, où l'on compte

TABLEAU V

*Evolution du sex-ratio au cours de la croissance.  
Données d'août 1977.*

	Oiseaux de :		
	moins de 2 mois	de 2 à 5 mois	de 5 à 10 mois
Proportion de jeunes mâles	4/7 (57 %)	16/25 (64 %)	14/19 (74 %)

57,5 % de mâles (N = 87). Chez les sédentaires il ne reste plus que 50 % de mâles (N = 28, tableau III) parmi les colieux installés depuis plus d'un an et demi. Mais, chez ces derniers, la diminution relative du nombre de mâles adultes est plus que compensée par le fait que les mâles subadultes demeurent dans leur groupe d'origine, contrairement aux femelles. Ainsi, 63 % des individus capturés en 1975-76 et repris en 1977 étaient des mâles (N = 38, tableau III).

*Mortalité, selon l'âge et le sexe.* — Dans l'ensemble, en ville et autour du terrain d'aviation, la mortalité est de 76,5 % depuis la ponte jusqu'à l'âge de 2 mois (56 % des nids échouent ; Decoux, 1978 a). Une femelle pond en général 2 œufs, exceptionnellement 3, et elle renouvelle sa ponte 4 à 8 fois dans l'année ; ce qui représente au maximum une production d'œufs égale à 78 % de son propre poids. La cohorte du premier semestre double presque la population (coefficient d'accroissement  $r = 1,93$  ; Decoux, 1978 a), et celle du deuxième semestre peut encore en renouveler la moitié ( $r = 1,28$ ).

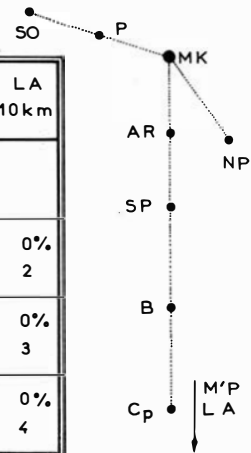
Il devient difficile d'estimer la mortalité des jeunes après l'âge de 2 mois, parce qu'elle interfère avec leur dispersion à l'extérieur de la zone étudiée. De la même manière, il n'est pas commode d'apprécier la mortalité des adultes, parce que près de 50 % des groupes sédentaires reconnus et marqués disparaissent

TABLEAU VI

*Fréquence des adultes déjà bagués dans les lots annuels de captures en fonction du secteur (% et nombre d'adultes capturés).*

Position des secteurs les uns par rapport aux autres ; MK, en bordure sud-est de Makokou, comprend JMK, MA et MB.

lieu	MK 0m	AR 300	NP 400	P 300 ville	SO 600	SP 600	B 1000	C <sub>p</sub> 1400	M'P 5 km	LA 10 km
1973 -74	19% 16									
1974 -75	26% 31									0% 2
1975 -76	41% 17	50% 6	8% 13			11% 27	2% 80	0% 55		0% 3
1977	35% 40	63% 40	46% 13	21% 14	29% 7	64% 14	75% 20	62% 34	0% 11	0% 4



de la zone d'étude l'année suivante, et que certaines femelles peuvent quitter un groupe installé et émigrer. Néanmoins, il semble que la mortalité annuelle des adultes et subadultes reste faible, comme en témoigne la forte proportion d'oiseaux déjà bagués parmi les adultes capturés entre juin et septembre 1977, malgré la fréquence des erratiques souvent non-bagués (tableau VI). D'autre part, la figure 6 montre que la longévité dépasse 5 ans autour de la ville.

C'est sur les secteurs CP, B, SP et NP, moins perturbés et intensément étudiés de 1975 à 1977 que nous possédons le plus de données. En 1975-76 le sexe de 45 oiseaux sédentaires est connu : 19 mâles et 19 femelles capturés au stade adulte, et 7 jeunes mâles nés pendant le premier semestre de 1975 et restés dans leur groupe d'origine. Un an plus tard, 11 des mâles adultes et autant de femelles sont retrouvés. Un seul des 7 jeunes n'est pas revu. Trois des 8 mâles adultes disparus sont effectivement morts, dont 2 du groupe B au début d'une couvaison (février et juillet 1976). Le troisième est retrouvé mourant en octobre 1976 (infection à la suite d'un coup de griffe de petit carnivore au niveau de la tête). L'histoire des 8 femelles manquantes est inconnue ; mais leur disparition est postérieure à juillet 1976. Ces données, qui montrent une plus forte mortalité des mâles adultes sédentaires, sont en accord avec l'évolution du sex-ratio à cet âge. En revanche, la survie des jeunes mâles sédentaires apparaît particulièrement élevée, ce qui doit être rapproché de l'évolution du sex-ratio en leur faveur.

*Dispersion des cohortes.* — Dans les groupes sédentaires dont la reproduction a été suivie systématiquement sur deux ans au moins (groupes AM, B et SP2), un jeune mâle sur 4 ou 5 jeunes ayant quitté le nid est resté dans son groupe familial après la grande saison sèche. Les autres ont été perdus de vue. En 1977, 23,8 % des jeunes de moins de 5 mois marqués en 1975-76 ont été revus ( $N = 151$ ). Sur 26 de ces oiseaux capturés, aucun des 10 opérés pris au hasard ne possédait d'ovaire et 20 présentaient des pseudopénis. Il est donc probable qu'un jeune mâle sur 2 ou 3 reste dans son domaine d'origine ; alors que toutes les jeunes femelles se dispersent. L'attachement d'un jeune mâle à son père (Decoux, 1978 b) et/ou au domaine familial peut se prolonger au-delà de 3 ans (groupe AM, près de la ville).

Dans le groupe AM, un jeune est resté en compagnie de son père de mai 1973 à juillet 1976, et un autre de février 1973 à juin 1975 (la mère a disparu en 1974). Le groupe B a conservé le jeune NbG pendant plus de deux ans, alors que le jeune 1vG a quitté son groupe après l'âge de 14 mois, après la mort du père. Le groupe SP2 a gardé 3 mâles surnuméraires de juin-juillet 1975 jusqu'après septembre 1977. Mais ces 3 mâles, accompagnés d'un mâle né en juillet 1976 et de 2 jeunes de l'année, se sont implantés à 400 m du dortoir des parents en août 1977. Les liens familiaux peuvent également se prolonger quand le groupe est obligé d'émigrer, comme en témoigne le groupe errant observé en avril 1976 et contenant deux jeunes de l'année précédente.

Les jeunes quittant les groupes connus sont perdus de vue, ce qui signifie que leur rayon de dispersion dépasse probablement le kilomètre. Nous avons essayé de mesurer l'amplitude de la dispersion des jeunes de chaque sexe en capturant de nouveau, un an après, ceux de moins de 5 mois considérés comme erratiques.

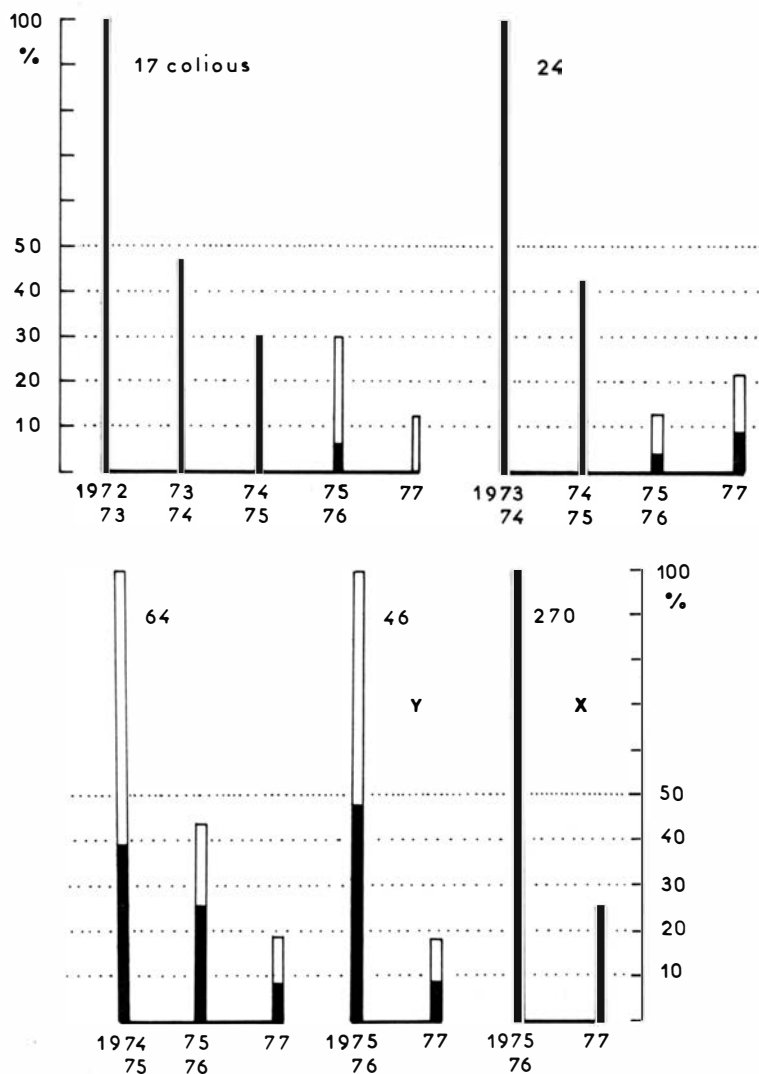


Figure 6. — Tables de survie-sédentarité des lots annuels capturés de février 1973 à septembre 1977. En noir, les jeunes ; en blanc, les adultes ; Y se réfère aux colicids étudiés en ville et X à ceux qui le furent autour de la piste d'aviation, de 1973 à 1974-75, dans le triangle MK.AR.NP.



34 % de ceux qui ont été retrouvés sont restés dans un rayon de 300 à 600 m (N = 38). Parmi ceux-ci la différence entre les sexes n'est pas significative (fig. 7). Les deux tiers ont été revus dans un rayon de 600 à 1 400 m autour du premier point de capture. Dans ce cas, les femelles sont trois fois plus nombreuses que les mâles (12 contre 4). Cette instabilité apparente des jeunes femelles est en relation avec leur expulsion systématique hors des groupes installés.

Leur dispersion facilite aussi la colonisation de milieux nouveaux et le « brassage » de la population. La richesse en femelles de la clairière isolée de M'Passa plaide dans ce sens (tableau IV).

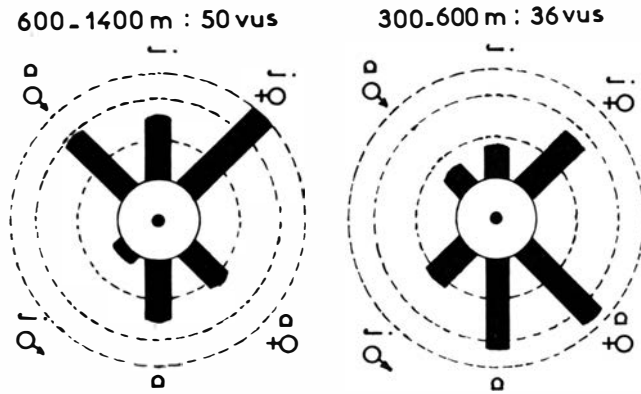


Figure 7. — Déplacement différentiel, selon le sexe et l'âge, des individus erratiques capturés de nouveau au bout d'un an. L'échelle des proportions est donnée par le cercle central qui correspond à 20 %. Données de 1977/1976 pour la plupart. a, désigne les adultes, et j, les jeunes (en 1976).

Cette clairière se trouve en effet dans la vieille forêt, à l'extrémité d'une piste empruntée par les groupes erratiques ; elle est saisonnièrement abandonnée par les colious en raison d'un défrichage effectué chaque année en août par le personnel du laboratoire. Cette dispersion plus grande des jeunes femelles augmente probablement aussi leur vulnérabilité, d'où l'évolution du sex-ratio en leur défaveur (25 à 33 % des femelles subadultes selon l'habitat, tableaux IV et V).

*Mouvements migratoires des adultes.* — 38 % des colious sédentaires adultes en juillet 1976 ont disparu avant juillet 1977 (N = 45). Quatre des 8 groupes installés suivis en 1975-76 n'ont pas été retrouvés en 1977. Ils ont probablement émigré. Les autres ont conservé leurs dortoirs habituels. La capacité d'émigration du Coliou strié est également attestée par les données de la figure 6. En 1975-76, par exemple, nous avons capturé 115 adultes erratiques dans les secteurs SP, B et CP. Sur ce total, 13,9 % ont

été retrouvés en 1977, ce qui est faible compte tenu de l'ampleur de notre prospection (264 captures en 3 mois, sur plus de 150 ha le long d'une ligne de 10 km). Alors que 72 adultes et 41 jeunes ont été marqués entre février 1973 et juin 1975 dans le triangle MK, AR, NP, 2 seulement ont été capturés de nouveau en 1975-76, et aucun en 1977, entre 1 et 1,4 km de là dans les secteurs B et CP. Tout ceci plaide en faveur d'une « saturation » de l'habitat et permet de prévoir une forte compétition pour l'acquisition des territoires.

Comme pour les jeunes, nous avons essayé d'estimer l'amplitude migratoire différentielle des deux sexes en capturant de nouveau l'année suivante les adultes considérés comme erratiques (fig. 7). 23 ont été retrouvés entre 300 et 600 m du lieu de première capture, et 25 entre 600 et 1 400 m. Parmi les individus de sexe connu, 68,4 % étaient des femelles (N = 19). Compte tenu du sex-ratio de l'ensemble de la population adulte, ces données peuvent signifier que les femelles adultes migrent moins loin que les mâles, et/ou que les mâles vagabonds sont plus vulnérables que les femelles. Bien que nos données portent sur de faibles effectifs, elles vont dans le sens d'une plus grande stabilité spatiale des femelles (tableau III). En effet 8 des 14 adultes nouvellement capturés en juin 1977 et repris en août sont des femelles. De plus, si on ne considère que les secteurs riches en fruits pendant cette saison sèche de 1977 (figuier et papayers en JMK, parasolier et papayers en VAR, station B enrichie expérimentalement en pâtée), on trouve 5 femelles pour 1 mâle. Par contre, les secteurs très pauvres en fruits (NP, NSP et CP) semblent avoir conservé plus de mâles (5 pour 3 femelles). Enfin, cette différence de comportement entre les sexes est en accord avec les comportements territoriaux des groupes installés, et avec la fixation des femelles adultes « satellites » de ces derniers.

*Réserves de population.* — Les démographes entendent par « réserve » de population l'ensemble des individus qui ne se reproduisent pas malgré leur maturité sexuelle. Il est commode d'utiliser cette notion quand les saisons de reproduction sont nettement définies. Mais, en région équatoriale la reproduction des oiseaux présente une périodicité saisonnière le plus souvent diffuse, avec deux maximums (Fogden, 1972). Ainsi, le Coliou strié du Gabon peut se reproduire à n'importe quel moment de l'année, avec deux périodes préférentielles, en février-mars et août-septembre (Decoux, 1978 a, et fig. 11). Les réserves de géniteurs ne sont donc pas évidentes comme en région tempérée. Une difficulté supplémentaire vient de la fréquence des groupes vagabonds. On peut à la limite considérer l'ensemble des adultes et subadultes de ces groupes comme une réserve mobile, et occasionnellement colonisatrice. D'autant plus que les maximums de reproduction de cette espèce ne coïncident pas nécessairement

d'une localité à l'autre sous la même latitude (Rowan, 1967, pour l'Afrique du Sud et observations personnelles dans le nord-est du Gabon). Par ailleurs, nos données révèlent l'existence de deux autres catégories de réserves démographiques.

a) Les « femelles satellites » des groupes installés.

Sur les 22,5 ha les mieux étudiés, 2 femelles vivaient en « satellites » des 6 groupes totalement bagués et sédentaires, contenant eux-mêmes au total 6 femelles, 8 mâles adultes et 5 mâles subadultes.

En octobre 1975, la femelle 1JD restait en compagnie du groupe SP2 ou bien du groupe B. Elle avait l'habitude de dormir avec les membres du groupe SP2. En mars elle s'est appariée avec le jeune NbG, mâle surnuméraire du groupe B. Le couple n'a niché qu'en mai, et il a conservé le territoire du groupe jusqu'en juillet 1977, après la mort de l'autre mâle adulte du groupe en juillet 1976.

En octobre 1975, la femelle 10D restait en compagnie du groupe MP ou du groupe B. En décembre elle se joignait soit au groupe MP, soit au groupe CP. En avril elle s'est accouplée avec l'autre jeune mâle, 1vG, du groupe B ; mais ce couple s'est vite dissocié. En 1977 cette femelle était associée à l'ancien groupe MP resté en place.

Cet attachement de certaines femelles adultes à des groupes sédentaires contenant des mâles célibataires a également été noté autour de notre élevage en grande volière. Dans les deux cas recensés (novembre 1974 et juin-juillet 1976), ces femelles se faisaient offrir des aliments au travers du grillage ; elles restaient dans le voisinage de la volière et nous avons pu les prendre à la main alors qu'elles dormaient suspendues à l'extérieur contre une « grappe » de captifs.

Ce sont des femelles adultes satellites qui peuvent s'accoupler et ainsi se stabiliser dans un groupe sédentaire, en devenant des « femelles bêta », dominées par la première femelle du groupe. Nous n'avons pas observé de tels comportements chez les jeunes femelles, lesquelles se font rudement expulser hors des groupes installés. Ainsi, sur 21 femelles erratiques adultes de 1976 retrouvées en 1977, 13 l'ont été entre 300 et 600 m de leur premier point de capture, et 8 entre 600 et 1 400 m. Comparativement, sur 16 jeunes femelles erratiques de 1976, 4 ont été revues en 1977 entre 300 et 600 m, et 12 entre 600 et 1 400 m.

b) Les mâles subadultes sédentaires.

Les couples de reproducteurs isolés sont rares chez le Coliou strié parce qu'un jeune mâle sur deux ou trois produits reste dans sa famille, tout en différant sa propre reproduction. De ce fait, les groupes contiennent en moyenne 1,2 mâle surnuméraire pour 1,6 couple de géniteur (tableau II). Ces mâles constituent une réserve de reproducteurs, pouvant à l'occasion s'apparier à des femelles satellites et se reproduire à leur tour. Mais le mécanisme de la reproduction peut être plus complexe, comme le montrent les exemples des deux groupes les mieux connus.

En octobre 1975, les groupes sédentaires B et SP2 comprennent chacun 2 mâles et une femelle adultes, plus 2 jeunes mâles nés en mai, juin et juillet 1975.

Pendant la première saison de reproduction de 1976, le groupe B a perdu ses 2 mâles adultes (février et juillet). Le second s'est accouplé en mars avec la veuve du premier. Les deux subadultes ont secondé les parents dans les tâches

de reproduction, avant que l'un d'eux ne se reproduise en mai avec une ancienne femelle satellite. En août 1977 ce groupe était réduit à ce dernier couple, accompagné de son fils né en juin 1976 et d'un autre jeune mâle né en février 1977. Le deuxième subadulte, n'ayant pas pu se reproduire en 1976, a quitté le groupe. Je l'ai retrouvé en juin 1977 à un kilomètre de là dans un groupe d'erratiques non bagués.

Les mâles du groupe SP2 ont niché de la manière suivante : de janvier à juillet 1976 pour le premier adulte 1vD, et en avril-mai pour le second, RND, et l'un des deux jeunes mâles, 1bG. Le deuxième subadulte, 1vioD, a assisté les reproducteurs de son groupe, puis je l'ai vu s'accoupler en mai avec la femelle du premier mâle 1vD, constituant ainsi un triplet de reproducteurs s'occupant de la construction du nid et de l'élevage d'un jeune. En juin 1977 ces quatre mâles étaient toujours installés sur le même territoire, lequel fut agrandi par l'annexion de celui du groupe B, dès le mois de septembre et grâce à l'aide du jeune mâle né en juin 1976 et élevé par le triplet. Ces mâles, devenus dominants en B, n'étaient plus associés à aucune femelle. Seul le vieux couple de géniteurs s'était maintenu, et restait dans son ancien territoire, parfois en compagnie de toute la famille.

Il apparaît donc que le Coliou strié présente une double stratégie de reproduction, jouant à la fois sur une réserve de géniteurs vagabonds et sur un « capital » sédentaire de jeunes mâles et de femelles adultes satellites de certains groupes installés. Les exemples choisis montrent la flexibilité d'un tel mécanisme.

*Stades du développement.* — Un jeune Coliou peut quitter le nid très tôt, dès l'âge de 8 à 10 jours : il est « semi-nidicole ». Il s'envole entre le 18<sup>e</sup> et le 21<sup>e</sup> jour. Ses parents continuent d'avalier ses déjections jusqu'à ce qu'il ait un mois, c'est-à-dire jusqu'à la fin du nourrissage par régurgitation (Decoux, 1976 et 1978 b). Le poids moyen d'un adulte n'est atteint qu'après la première mue, vers le dixième mois.

Déterminer l'âge de la première reproduction dans la nature n'est pas facile en raison des reproductions coopératives, du développement des activités de jeu chez cette espèce et de la disparition des jeunes femelles. En captivité les jeunes peuvent se reproduire dès l'âge de 6 mois, à condition de les séparer des parents (Schifter, 1969, et observations personnelles).

Dans notre élevage en grande volière en France, un groupe familial, composé d'un couple âgé de plus de 5 ans et de 4 jeunes, s'est comporté de manière originale. La mère est morte en mars 1979. Un jeune mâle a tenté de s'accoupler avec sa sœur, laquelle réagissait par des comportements de type ludique. En août 1980 ce couple incestueux a pu nicher. Les partenaires étaient alors âgés de 20 et 21 mois. Tous les membres du groupe ont construit le nid. Mais la couvaison a été effectuée par le couple et le vieux père âgé de plus de 7 ans. Celui-ci fut le principal nourrisseur de l'oisillon, pendant que le père du poussin passait son temps à pourchasser son frère aîné.

Les parades de type précopulatoire sont fréquentes chez les mâles subadultes, voire même chez les jeunes, mais elles s'intègrent le plus souvent dans des sortes de jeux, bien reconnaissables à des signaux gestuels particuliers. L'agressivité de type territorial apparaît dès l'âge de 3 mois chez les mâles, en même temps que l'aptitude à nourrir les jeunes par régurgitation. Aucune des

9 femelles subadultes laparotomisées ne présentait de gros ovules ; alors que 2 des 18 mâles subadultes opérés avaient de gros testicules, sans que nous sachions pour autant si la spermatogénèse avait commencé (août 1977). Nous n'avons d'autre part observé de grosse papille vaginale dans le cloaque que chez des adultes.

Les quatre jeunes mâles sédentaires, restés en présence du père et observés régulièrement pendant plus d'un an, ne se sont pas reproduits avant l'âge de 10 mois, et l'un d'eux est resté sans nicher pendant deux saisons consécutives d'intense reproduction, soit jusqu'à l'âge de 15 mois. Il est donc probable qu'existe, dans la nature comme en volière, une régulation de l'âge à la première reproduction, tout au moins chez les mâles. Dans les groupes B et SP2 les jeunes mâles ont niché en avril et mai de l'année suivant celle de leur naissance, c'est-à-dire après les premières reproductions des couples d'adultes de leur groupe et en fin de saison d'abondance des aliments. En début de saison ces jeunes aidaient les premiers couples à élever leurs nichées. Il est intéressant de noter que les jeunes mâles que nous avons vu nicher étaient séparés de leur père, lequel était mort dans un cas, alors que dans un autre le nouveau couple s'était implanté à 400 m du territoire parental.

## CARACTERISTIQUES SOCIO-ÉCOLOGIQUES

### COMPORTEMENTS TERRITORIAUX ET HIÉRARCHIQUES

Nous appelons « territoire », selon le sens de Noble (1939), toute surface sur laquelle les individus résidents pourchassent les congénères étrangers, ou bien les maintiennent dans une posture de subordination. La « hiérarchie sociale » est plus difficile à définir parce qu'elle implique généralement un comportement agressif, bien extériorisé chez certains oiseaux par le « peck-order » (« hiérarchie de dominance »), et la notion de « série ordonnée de pouvoirs », généralement liée à des rôles sociaux (ordre dans la consommation des aliments, l'accouplement, la ponte, le déplacement, etc.). Territorialisme et hiérarchie impliquent, à notre avis et dans le cas de l'espèce étudiée, une priorité et non pas nécessairement une exclusion.

*Structures sociales.* — Tout Coliou étranger au groupe familial se fait expulser hors des abords immédiats du nid ou d'un jeune de moins d'un mois ayant quitté le nid. Il en est de même des petits prédateurs potentiels (*Tchagra australis*, *Alcyon* sp.) ou des espèces nichant dans les mêmes sites (*Pycnonotus barbatus*, Estrildinés). Ce « domaine réservé », de près d'un mètre carré autour de l'emplacement de la progéniture, correspond à la défi-

nition du territoire choisie par Pitelka (1959) et Richard (1970). Des expériences en volière ont permis de mieux situer sa fonction.

Les colious de notre volière avaient l'habitude, même quand ils ne se reproduisaient pas eux-mêmes, d'entrer en conflit avec les groupes commençant à nicher à l'extérieur. En avril 1974 nous introduisons dans la volière un nid étranger et ses deux œufs. Après des comportements agonistiques collectifs, ceux-ci sont promptement cassés et leur contenu dévoré. L'introduction d'un nid contenant deux oisillons de 6 et 8 jours provoque, un mois plus tard, les mêmes comportements d'agression envers les petits. Nous les sortons alors de leur nid et ils s'agrippent à la végétation, comme le font les oisillons dans la nature à la suite d'un dérangement par les prédateurs. Dès lors un couple déjà constitué de captifs et un subadulte prennent en tutelle les deux petits, les nourrissant et avalant leurs déjections, sans toutefois dormir à leurs côtés. Les comportements d'agression notés ci-dessus peuvent également se produire dans la nature si on perturbe trop le site du nid, ou bien encore si on introduit dans le cloaque des oisillons une matière qui semble étrange aux parents.

Le territoire du Coliou correspond à l'aire des pontes et des dortoirs d'un groupe sédentaire. Tout groupe étranger, erratique ou bien installé au voisinage, est violemment attaqué par les résidents dès qu'il cherche à nicher dans cette zone. L'intention des étrangers se manifeste par des comportements collectifs particuliers, tels que des visites de sites de nidification potentiels accompagnées de cris de contact reconnaissables. L'imitation humaine ou l'émission par magnétophone de ces cris déclenche à chaque fois le regroupement défensif des oiseaux installés, même s'ils n'ont pas de nid. Tout le groupe participe à cette défense, avec force cris et signaux gestuels de cohésion (Decoux, 1978 b). Les luttes par groupes de deux ou trois sont inévitables, et les blessures aux pattes (rouges chez cette espèce) et sur la peau dénudée blanche de la tête, fréquentes. Nous avons pu capturer à la main un couple de combattants, tellement leur attention est déviée quand ils luttent ainsi sur le sol. Le « concert » de cris est audible à plus de 200 m et l'énergie engagée dans ces véritables « batailles rangées » est considérable, et surprend chez des oiseaux ordinairement si tranquilles. La preuve en est qu'un tel conflit dure en moyenne 14 mn (de 2 à 60 mn, N = 51). En moyenne 4,1 oiseaux par groupe y participent (de 1 à 11, N = 94). c'est dire tous les adultes et subadultes, excepté, le cas échéant, les femelles satellites. Les jeunes de plus de 3 mois peuvent également participer aux poursuites, mais ceci ressemble plutôt à un jeu car les participants passent d'un groupe à l'autre. A moins qu'ils ne se fassent mordre par un étranger, ou bien qu'ils ne se fassent offrir un fruit ou une feuille par leur père, ce qui les maintient du côté de leur groupe (Decoux, 1978 b). L'affrontement se solde le plus souvent par la fuite du groupe intrus. Mais nous avons cependant observé deux cas d'implantation d'un couple étranger à proximité d'un nid (à 15 et 25 m du nid, en mars et avril), et deux cas d'expulsion du groupe local par des étrangers (couple d'étrangers erratiques prenant possession du prolongement territorial du groupe SP2, en mai 1976, et expulsion du

groupe B par 4 mâles du groupe voisin SP2, en août 1977). L'effectif des groupes en présence ne détermine pas à lui seul l'issue du conflit, puisque nous avons observé l'implantation de couples isolés dans un territoire défendu dans un cas par un couple et deux mâles, et dans un autre cas par deux couples et un mâle célibataire.

Les ressources alimentaires du domaine principal sont défendues par les individus y résidant, mais d'autant moins que ceux-ci sont plus repus. Nous avons déjà décrit en détail ce type de défense (Decoux, 1978 b). Les individus dominants sont les habitants du territoire. Cependant il existe une hiérarchie entre les divers groupes sédentaires se partageant le domaine. Par exemple, le groupe SP2 était dominé en B par les membres du groupe B local, mais il dominait en ce lieu les autres groupes, voisins ou vagabonds. Les individus subordonnés sont, dans l'ordre croissant établi par les sociogrammes : les femelles adultes, erratiques ou satellites, les femelles subadultes erratiques, les reproducteurs voisins. En revanche, les jeunes des groupes voisins ou erratiques sont nourris par les habitants quand ils les sollicitent, comme d'ailleurs, par n'importe quel congénère adulte ou subadulte. Le mutualisme peut se généraliser dans les situations d'alimentation, quand les ressources sont abondantes. Ainsi, certains adultes erratiques des deux sexes peuvent se faire offrir des fruits par des individus installés. Lors d'une expérience sur le terrain nous avons même noté l'inverse : les membres du groupe local ont pris une posture de soumission devant des étrangers introduits expérimentalement, et se sont fait offrir des fruits inconnus d'eux-mêmes et également importés (Decoux, 1978 b). Cette hiérarchie dans les situations d'alimentation apparaît donc complexe, et l'on doit la situer dans le contexte écologique du moment.

La hiérarchie est discrète au sein d'un groupe. Elle est basée sur les offrandes de fruits par les mâles adultes ; ce qui fait penser à la trophallaxie des sociétés d'insectes ou à l'offrande alimentaire dans les meutes de lycaons. Les femelles nouvellement intégrées sont dominées par les plus anciennement installées, et par les mâles subadultes. Cette dominance peut aboutir à leur expulsion systématique hors des abords d'un fruit. Mais ce type d'éviction n'a été noté qu'après la saison d'intense reproduction, quand la fréquence des groupes erratiques est plus grande et la densité de la population la plus forte, c'est-à-dire quand les fruits des arbustes se raréfient (groupes B et SP2, en juin et juillet 1976).

#### ROLE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES

*Ressources alimentaires.* -- Les reproducteurs trouvent le plus souvent leurs aliments dans un rayon de 100 m quand les fruits sont abondants et bien répartis dans l'espace — 300 m étant

la distance maximum observée en mars-avril 1974 (Decoux, 1978 a). Le territoire est parfois dépourvu de fruits. Aussi les reproducteurs vont-ils s'alimenter dans celui d'un groupe voisin, en compagnie de ses habitants et selon les « règles de préséance » précédemment mentionnées.

Les membres d'un groupe de reproduction s'alimentent ensemble, et nourrissent les oisillons par régurgitation d'un mélange d'aliments fraîchement prédigérés et de fiente (« cœcotrophie », Decoux, 1976). Il est probable que la matière végétale en décomposition du nid est consommée, dans les cas de pénurie tout au moins (Decoux, 1978 a). Autre fait à retenir, les aliments pour oisillons consistent en feuilles vertes, en bourgeons et boutons floraux toujours disponibles, et non pas seulement en fruits. En dehors de la saison de reproduction, un territoire peut être occupé et défendu malgré sa pauvreté en ressources alimentaires. Ceci est probablement rendu possible par d'autres adaptations réduisant les dépenses énergétiques, telles que la formation de grosses « grappes de réchauffement », les longues expositions au soleil et la consommation de feuilles vertes et/ou de fleurs jusqu'à réplétion. Ce dernier comportement, habituel en fin d'après-midi et en toute saison, est suivi d'une notable ingestion de terre argileuse que l'on retrouve dans les déjections sous le dortoir.

Ces particularités éco-physiologiques permettent de comprendre pourquoi nous n'avons pas trouvé au Gabon de rassemblements de reproducteurs, par exemple auprès d'une zone isolée riche en fruits (Rowan, 1967 ; Wilson, 1975). La reproduction coopérative, par groupes familiaux autonomes contenant éventuellement une réserve de géniteurs, présente l'avantage de la souplesse, d'autant plus que les fruits situés sur un territoire peuvent être partagés entre plusieurs groupes. Il nous restait à expliquer, dans ces conditions, ce qui pousse, au Gabon, les familles à dépenser autant d'énergie et de temps à repousser les autres reproducteurs potentiels, puisqu'en Afrique du Sud les reproducteurs semblent pouvoir se regrouper.

*Prédation.* — La défense des ressources en fruits d'un territoire devient plus stricte en début de saison d'intense reproduction, bien que l'aliment de base soit alors très abondant. La défense des sites de nidification s'intensifie, quant à elle, en mars-avril et en août-septembre, quand les aliments sont plus rares (fig. 8). Dans ces circonstances les rencontres ne se soldent plus par une subordination des étrangers, mais bien par une exclusion collective expliquant l'éloignement des groupes. La complexité de ces comportements nous a conduit à supposer l'intervention d'un autre paramètre déterminant : la prédation des nichées.

L'augmentation locale de la densité des reproducteurs provoque, chez certaines espèces de petite taille dont les nids sont mal protégés, une augmentation du taux de prédation des nichées



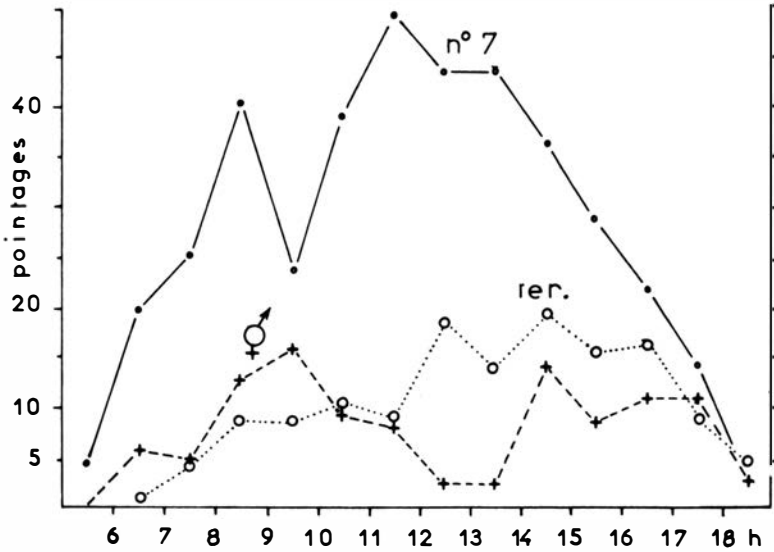
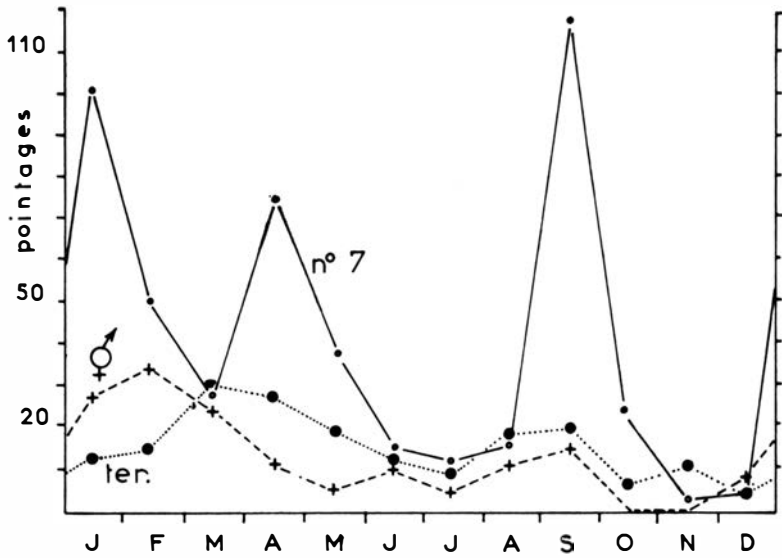


Figure 8. — Répartition temporelle des comportements liés à la reproduction (en haut : saisons, en bas : journée). Signal acoustique n° 7 : cris d'isolement territorial, émis le plus souvent par le mâle depuis son poste de guet, près du nid. ♂ / ♀ : accouplements, pouvant avoir lieu loin du territoire. « ter » : conflits territoriaux collectifs. Une correction a été faite pour tenir compte des durées relatives de prises de notes : minimum en septembre (131 heures), maximum en juin (487 heures) ; minimum de 18 à 19 h (130 heures), maximum de 6 à 7 h (322 heures). Le deuxième maximum des cris n° 7 correspond à l'apparition des groupes erratiques (avril). Le premier « pic » des conflits territoriaux (mars) correspond aux tentatives d'élargissement des territoires de début de saison de reproduction (groupes B/SB ou MP, et SP2/SP1).

(Skutch, 1935 et 1949 ; Murton, 1958 ; Horn, 1968 ; Krebs, 1971). Ce risque existe aussi chez le Coliou du Gabon (Decoux, 1978 a). Le taux de prédation des nichées est en effet très fort en début de saison d'intense reproduction. Cette forte pression de prédation, s'ajoutant à l'augmentation des concentrations de colious en fin de saison sèche, pousse sans doute les groupes de reproduction à se disperser. La compétition pour les sites de nidification devient donc plus forte, et les aires de ponte relativement mieux protégées sont énergiquement défendues. La figure 8 le montre. C'est en avril que certains groupes deviennent vagabonds et cherchent à s'implanter, alors que d'autres groupes continuent à se reproduire, même dans de mauvaises conditions d'alimentation. C'est également l'après-midi que les groupes erratiques cherchent à se rassembler pour la nuit. Nous constatons alors simultanément une recrudescence des conflits territoriaux collectifs. Il semble que ces conflits coïncident plus exactement avec la deuxième saison de reproduction, ceci étant probablement en relation avec la persistance des groupes erratiques tout au long de la grande saison sèche.

#### LES PONTES COMMUNAUTAIRES

La distribution spatio-temporelle des nids et de leur contenu a déjà été décrite en détail (Decoux, 1978 a). Les nids contemporains sont en moyenne distants de 81 m, le maximum de densité étant de 3 nids dans 55 ares. Celui-ci est donc plus faible qu'en Afrique du Sud. Le territoire, couvrant en général moins d'un hectare, peut contenir 1 à 3 nids d'un même groupe familial. La figure 9 schématise les trois structures observées. Dans deux groupes, SP en janvier 1974 et B en janvier 1976, nous avons de plus observé une variante du type 1 : deux femelles ont pondu dans un même nid, qui contenait de ce fait 5 et 4 œufs au lieu des 2 habituels. Ces pontes communautaires, constituant dans la région étudiée près de 2 % des cas, semblent être plus fréquentes en Afrique du Sud (Rowan, 1967).

A Makokou, les deux cas recensés correspondent à la ponte de remplacement d'une deuxième femelle du même groupe, venue pondre dans le nid de la première après avoir perdu sa nichée. Dans le premier cas, le nid d'accueil contenait déjà un poussin qui venait de naître, et le nid de la seconde femelle venait d'être accidentellement détruit lors de sa construction. Dans le second cas, les œufs de la deuxième femelle venaient de disparaître. Celle-ci a alors déposé ses deux autres œufs avec ceux d'une femelle dont le même nid avait servi à l'élevage d'un oisillon envolé 15 jours auparavant. Les Colious seraient-ils sensibles à ce point au degré de protection des sites de nidification ? Une autre observation semble l'attester, mais cette fois-ci en « association » avec une autre espèce. En effet une femelle de Coliou a pondu dans

un nid de Pie grièche (*Lanius mackinnoni*) qui venait juste d'être abandonné par ses trois oisillons (avril 1974, nichée réussie). Les colious de Makokou ont de plus tendance à aménager leur nid au-dessus de celui des *Spermestes* (nids de reproduction ou nids-dortoirs, Decoux, 1978 a). De telles « associations de nidification » peuvent si bien réussir que les colious utilisent le nid pendant

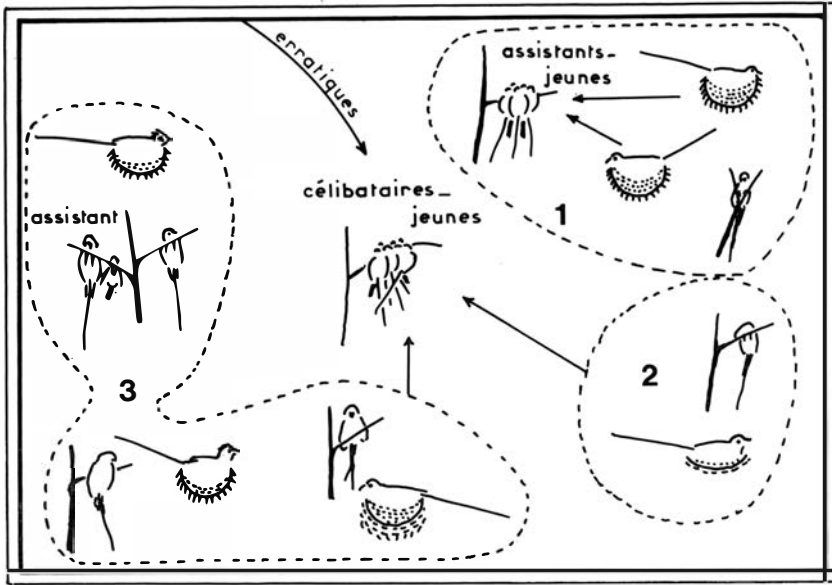


Figure 9. — Représentation schématique des 3 types de structures sociales de reproduction observées simultanément sur 20 ha d'avril à juillet 1976. Les flèches montrent où vont les jeunes nés dans un groupe. Le type 1 a donné une ponte communautaire. Deux jeunes issus du type 2 ont quitté leurs parents puis les ont à nouveau rejoints à l'âge de 3 mois, jouant alors le rôle d'assistants de reproduction, aidant à nourrir un oisillon et à expulser un couple expérimentalement introduit dans ce secteur.

plusieurs saisons d'intense reproduction, parfois en alternance avec les *Spermestes* eux-mêmes.

Etant donné la rareté des nichées communautaires, celles-ci n'ont guère d'effet sur le taux d'accroissement de la population. La prédation paraissant dépendre, au Gabon, de la densité des reproducteurs, l'espèce n'a aucun intérêt à développer un tel comportement. On peut dire que la présence des mâles surnuméraires des groupes familiaux permet seulement cette éventualité. Celles-ci serait donc une conséquence des particularités démographiques de cette espèce.

## LA NON-DISPERSION DE CERTAINS JEUNES MALES

Aucune observation ne permet de dire que les jeunes se font chasser de leur groupe familial dans la nature et nous ne savons pas ce qui conduit certains à se disperser. Il reste donc à expliquer le mécanisme de l'attachement de certains mâles à leur famille et/ou à leur domaine. Il est probable que la maturité des gonades est plus précoce chez les mâles, car nous avons observé de gros testicules chez les subadultes. Ceux-ci seraient ainsi conduits à défendre très tôt le territoire familial. Les offrandes de fruits, les simulacres de régurgitation et d'autres rituels de cohésion ont été observés notamment juste avant et pendant l'expulsion des groupes de reproduction intrus. Les sociogrammes ont montré que c'est le père qui présente les comportements que nous venons de mentionner vis-à-vis de ses jeunes, des subadultes et de sa conjointe qui l'aident à défendre le territoire. Il reste donc à démontrer que ce rôle du père — qui fait penser à celui des vieux mâles de *Corcorax melanorhamphus* (Rowley, 1978) — contribue principalement à l'attachement des jeunes, en relation avec l'apprentissage des relations sociales et de la structure du territoire. Une observation avec un groupe suivi pendant 3 ans précise cette idée d'attachement des jeunes à leur famille, lié aux défenses territoriales.

La seule disparition d'un subadulte (13 mois) et de son frère (4 mois) s'étant produite sous observation continue fut notée en juillet 1977 (groupe B). Les deux jeunes frères ont fini par disparaître après plusieurs « fugues ». Leur groupe, numériquement plus faible, venait d'abandonner son territoire à un groupe de mâles voisins (SP2). Les conflits territoriaux, très violents et prolongés, avaient duré 3 jours consécutifs. C'était la première fois en 3 ans que le père était supplanté chez lui par des étrangers. Il était obligé d'attendre que ceux-ci fussent repus pour s'alimenter lui-même, ou bien il était amené à quêter une becquée avec une posture de soumission. Chose curieuse, après la disparition de sa progéniture, ce fut la mère et non pas le père qui tenta d'attirer un erratique en lui offrant, pendant plusieurs jours, des aliments. En septembre le couple B était à nouveau isolé et défendait une partie excentrique de son ancien territoire contre le groupe MP voisin.

Il semble que les jeunes mâles qui demeurent dans le territoire familial naissent surtout en fin de première saison d'intense reproduction. Ainsi, nous avons revu l'année suivante : 16,7 % (3/18) des jeunes nés en août-septembre, 22,4 % (13/58) nés de décembre à février, 24,4 % (11/45) en mars-avril et 30 % (9/30) de mai à juillet. De la même manière, les mâles surnuméraires des groupes suivis régulièrement étaient nés en janvier (1), mars (2), juin (6), juillet (2) et octobre (2). Il semble donc que, plus les naissances deviennent rares, plus la probabilité de sédentarisation des jeunes sur leur domaine natal est grande. L'étude du nombre de petits par nid apporte des arguments concordants ; il n'y a le plus souvent qu'un poussin par nid en fin de saison, et ces jeunes uniques atteignent alors des poids-record (Decoux, 1978 a).

La présence d'un seul jeune par nid vient du fait qu'un des deux œufs ne se développe pas.

Nous pensons que trois faits seraient également susceptibles d'expliquer l'attachement à leurs parents des jeunes nés en fin de saison de reproduction : (1) le grégarisme augmente avec l'imprévisibilité spatiale des ressources alimentaires, (2) les parents, et non plus leurs aides, peuvent s'occuper eux-mêmes des jeunes sortis du nid, et (3) ces jeunes, nés entre mars et juillet, ont plus de trois mois quand leurs parents se reproduisent de nouveau ; ils peuvent alors les aider dans leurs rôles de reproducteurs. Lors de cette nouvelle saison de reproduction les fruits sont plus dispersés, et les parents moins disponibles pour leur progéniture déjà en âge de s'émanciper. Toutes les conditions sont donc en apparence réunies pour que les jeunes s'éloignent de leur groupe d'origine. Cependant, l'attitude de leurs parents, et peut-être le stade atteint dans la maturation de leurs propres gonades, pourraient déterminer la sédentarisation de certains mâles (Davies, 1978).

#### LES ASSISTANTS DE LA REPRODUCTION

*Partage des tâches revenant d'ordinaire aux géniteurs.* — Nous appelons « assistants » les individus observés dans les rôles qui sont le plus souvent réservés aux seuls géniteurs (Skutch, 1961, les appelle « helpers »). Leur intervention avait déjà été pressentie chez le Coliou strié (Rowan, 1967 ; Lack, 1968, p. 77).

La construction du nid est effectuée dans la nature par le mâle qui apporte des brindilles à sa conjointe. Certains nids sont utilisés plusieurs fois et, comme dans les cas de pontes communautaires, ce dernier comportement ne se manifeste alors pas. Des feuilles vertes et des fibres sont portées au nid jusqu'au départ des oisillons par le mâle ou un assistant. Le mâle et la femelle se relaient sur les œufs. Si d'autres membres du groupe peuvent venir près du nid ils ne semblent pas pouvoir relayer les parents pendant la couvaison. Dans la volière tous les membres de la famille peuvent porter des matériaux au nid, mais seule la paire de géniteurs couve pendant la journée.

Plusieurs oiseaux, autres que les parents, peuvent par contre nourrir les oisillons au nid. Sur 9 nichées ayant fait l'objet d'observations prolongées, en septembre-octobre et de décembre à juillet, 4 ont reçu des aliments d'oiseaux surnuméraires : 2/2 en janvier, 1/4 en mai-juin et 1/1 en octobre. Dans les autres cas il faut dire que les oiseaux surnuméraires nourrissaient les jeunes des nichées précédentes restés sur le territoire. Ces assistants, apparentés ou non aux géniteurs, pouvaient rester en leur compagnie ou bien les relayer, comme des auxiliaires. En janvier et juin 1976 il s'agissait respectivement d'un subadulte mâle de 9 mois et d'un jeune de 3 mois de sexe inconnu. Ce dernier remplaçait longuement les

parents en nourrissant le poussin, sans toutefois avaler ses déjections. En mai 1975 une femelle adulte a relayé un congénère sur une nichée bien emplumée du deuxième couple du groupe AM. Elle venait d'abandonner son deuxième nid de la saison au stade de la construction. Il s'agissait d'une « femelle bêta », conjointe d'un mâle né en octobre de l'année précédente.

Le grégarisme nocturne des colious, lié à leur thermorégulation, peut amener les congénères d'un même groupe à dormir sur un nid. Ceci est habituel dans la volière, et nous l'avons observé dans les deux cas de nids communautaires. Sur 15 nids observés de nuit ou à la pointe du jour dans la nature, 6 contenaient des oiseaux surnuméraires. Une note de terrain montre bien la complexité du système coopératif.

Octobre 1973. Le nid n° 11 est observé de façon continue. Ce soir-là il tombe une pluie fine, annonçant la saison des pluies. Les conjoints attendent sur le nid, alors que d'habitude le mâle s'attarde en compagnie des autres membres du groupe. Un coliou au plumage adulte s'approche, mais se fait évincer. Il revient en portant une foliole d'*Albizia* au bec : il se fait accepter et va passer la nuit posé sur le dos des parents, eux-mêmes placés sur deux oisillons d'une douzaine de jours. Le lendemain matin la pluie continue et aucun des trois oiseaux ne s'éloigne. Un parent régurgite dans le bec d'un oisillon la fiente qu'il vient d'avalier. Plus tard un quatrième oiseau arrive sur le nid et régurgite immédiatement et abondamment la pâte alimentaire dans le bec des oisillons. Les nuits précédentes, non pluvieuses, les parents ont dormi seuls sur le nid ; et nous n'avons pas non plus noté d'aide extérieure pendant la journée.

L'observation est plus facile quand les jeunes ont quitté le nid. L'entraide est alors quasi-généralisée (Decoux, 1978 b). Comme les parents nichent rapidement de nouveau, ils n'assurent que 41 % des nourrissages au sein du groupe, et les mâles célibataires 42 % (N = 179). Les étrangers nourrissent les jeunes de plus d'un mois dans plus de 20 % des cas (N = 224). 43 % des toilettes des jeunes s'effectuent entre eux, et 37 % sont assurées par les parents (N = 52).

Les mâles célibataires sont particulièrement agressifs dans les plus grands groupes, qu'il s'agisse de la défense des aliments ou bien de celle des sites de nidification (Decoux, 1978 b). Nous avons vérifié, lors des émissions d'enregistrements de cris d'alarme et de cris de « type territorial » (alarme et cri spécifique n° 7, fig. 8), que les membres d'un groupe de reproduction s'éloignent peu du territoire et arrivent vite quand le géniteur, généralement posté à proximité de son nid, lance des cris d'alarme modulés de manière particulière. Cette présence permet de multiplier les rôles de « sentinelles » et de « guetteurs » face aux prédateurs (observations devant des mangoustes, un rat et des coucals). L'admission d'étrangers sur le territoire augmente encore le nombre d'yeux. Quand les oisillons sont ainsi alarmés, il peuvent sauter hors du nid comme le font les petits des *Crotophaginés* (anis et hoatzin, Sibley et Ahlquist, 1973). Leur chute se termine dans l'herbe, où ces petits « oiseaux-souris » se fauillent comme des rongeurs et s'échappent tant et si bien que nous avons eu du mal à baguer au

nid des oisillons de plus de 9 jours. Si la perturbation se reproduit, par exemple parce qu'un *Centropus* construit à proximité son propre nid (février 1975), les petits abandonnent définitivement leur nid et vont vivre dans les fourrés, ou dans l'herbe sur le sol, où ils se dispersent à la moindre alerte comme des poussins de nidifuges. Dans ce dernier cas les membres de la famille restent à proximité et pratiquent une sorte de parade de diversion sonore et gestuelle, voire même un « mobbing » collectif quand un prédateur s'approche. Le plus souvent les oisillons reviennent ensuite dans leur nid en grim pant, guidés par les cris particuliers des parents et des « assistants ».

Chez le Coliou strié les activités ludiques sont fréquentes et complexes, ce qui est rare chez des oiseaux de petite taille (Gaston, 1977). Le plus souvent ce sont les subadultes et les jeunes aînés qui déclenchent ces sortes de jeux, quand la température est clémente et que le groupe se repose. Mais les situations déclenchantes sont nombreuses, par exemple quand le groupe prend un bain de rosée, ou bien quand un mâle parade devant sa conjointe ou quand il tire sur les écorces pour en extraire les fibres. On reconnaît sans ambiguïté ce type de comportements à des signaux particuliers (« métasignaux », Richard, 1971) : mouvements saccadés de la tête exagérant ceux qui accompagnent une alarme légère, courses éperdues et bonds avec volte-face — comme chez les petits de Carnivores ou chez les lapins. Les activités ludiques les plus complexes ont été notées dans des groupes de jeunes et de subadultes, le plus souvent apparentés mais pouvant également contenir de jeunes étrangers. Les comportements observés dans ces groupes sont les suivants : poursuites, lutt es entrecoupées de toilette-contact, simulacres d'accouplement, de régurgitation ou de construction d'un nid, effilochements d'écorces, destructions de nids d'oiseaux ou de mammifères arboricoles (cf. Bannerman, 1964, qui paraît en avoir déduit que le Coliou strié était un prédateur occasionnel).

*Essai de bilan socio-écologique.* — Au cours du développement de la progéniture on assiste à une généralisation de l'entraide des adultes, des subadultes, voire même des jeunes. Celle-ci commence entre conjoints (construction du nid, couva ison) ; le couple se fait ensuite aider éventuellement par un subadulte ou une autre paire de géniteurs sans nichée (nourrissage et réchauffement sur le nid) ; puis ces assistants peuvent prendre en tutelle les jeunes sortis du nid, et même partager leurs rôles avec des congénères étrangers. Plus générale est l'entraide, plus faible est le taux de prédation de la progéniture. En effet, l'évolution de la mortalité imputable à cette dernière est la suivante : 42 % au moment de la couva ison, 23 % pendant la période d'élevage au nid, et 22 % entre l'essor et l'âge de 3 mois mais surtout juste après la sortie du nid (Decoux, 1978 a). Bien entendu, ceci ne signifie pas que la coopé-

ration entre les membres d'un groupe fasse directement diminuer le taux de prédation. C'est parfois l'inverse. Le groupe B, par exemple, a perdu son plus vieux mâle alors qu'il dormait sur le nid communautaire, ce qui a conduit à l'abandon des quatre œufs. Comparativement les cinq autres nichées de ce groupe ont réussi ; les parents dormaient seuls dans ces cas.

La variation du nombre d'œufs par nid est très faible chez le Coliou strié du Gabon, comme chez les autres oiseaux des basses latitudes. L'entraide ne semble donc pas avoir d'effet à ce niveau. Les plus grands groupes installés ne semblent pas contenir plus de jeunes en juin : 0,52 jeune par adulte et subadulte dans 10 groupes contenant plus d'une femelle, contre 0,50 jeune chez 5 petits groupes contenant un mâle jeune ou célibataire en plus du couple de géniteurs. Nous n'avons observé que deux paires de reproducteurs isolés, sans assistants. Leurs 3 nichées ont disparu au stade des œufs. Mais il s'agissait d'immigrés récents ayant pu se faire plus repérer par les prédateurs, en raison notamment de la fréquence des conflits territoriaux bruyants provoqués par leur implantation.

Par faute d'éléments de comparaison nous ne pouvons pas dire si l'entraide profite directement aux assistants, ou augmente la durée de vie des parents aidés. Les paramètres intervenant dans un tel problème sont nombreux et non indépendants. Les paires de reproducteurs élevant leur progéniture sans aide extérieure sont trop rares dans cette espèce pour nous fournir assez de « témoins », et la dispersion des jeunes constitue une difficulté supplémentaire.

#### LES LIENS PROLONGÉS ENTRE CONJOINTS

Un couple de reproducteurs est stable pendant au moins une saison d'intense reproduction, ce qui permet à la « femelle alpha » de pondre 3 à 7 fois consécutives. Sur 12 couples identifiés avec certitude, 7 ont été retrouvés l'année suivante, 5 ont été suivis pendant deux ans et 1 pendant trois ans. Dans les autres cas le couple entier, sinon la femelle seule, disparaissait. Les génitrices d'un groupe sédentaire disparaissent après la grande saison sèche n'ont jamais été revues. On ne peut pas dire pour autant qu'elles sont mortes, puisqu'elles peuvent tout aussi bien se faire expulser (« femelles bêta », Decoux, 1978 b). Après la mort d'un mâle nous avons noté deux types de réactions chez sa conjointe. Ou bien celle-ci s'apparie avec un mâle surnuméraire du groupe (mars 1976), ou bien elle abandonne sa ponte et disparaît. Nous n'avons jamais eu la preuve de reproductions incestueuses au sein des groupes les mieux connus. Dans le groupe SP2, en mai 1976, la femelle dominante s'est accouplée avec son conjoint habituel, mais aussi avec le fils de ce dernier (âgé de 12 mois). L'histoire



de cette femelle est mal connue, mais elle avait dû remplacer la conjointe précédente disparue en décembre 1975.

Le Coliou strié, vivant en groupes familiaux très soudés et défendant énergiquement un territoire collectif, présente donc un type de pariade intermédiaire entre celui des *Spermestes* (Güttinger, 1970) et celui de *Malurus cyaneus* (Rowley, 1965). Sa stratégie de reproduction peut également, par ses pontes communautaires occasionnelles, être rapprochée de celle des Crotophaginés (Davis, 1942). Chez toutes ces espèces très sociales on retrouve un sex-ratio en faveur des mâles, comme chez les guépriers africains, lesquels semblent présenter un système social plus souple et plus complexe encore (Fry, 1972 ; Emlen, 1978).

#### LE GRÉGARISME ALIMENTAIRE ET LES RISQUES DE PRÉDATION

*Effectifs des groupes d'alimentation.* — Dans une aire d'alimentation, élément d'une mosaïque de successions écologiques post-culturelles, les membres d'un même groupe ou de groupes voisins se réunissent dans un arbre-refuge, et exploitent en com-

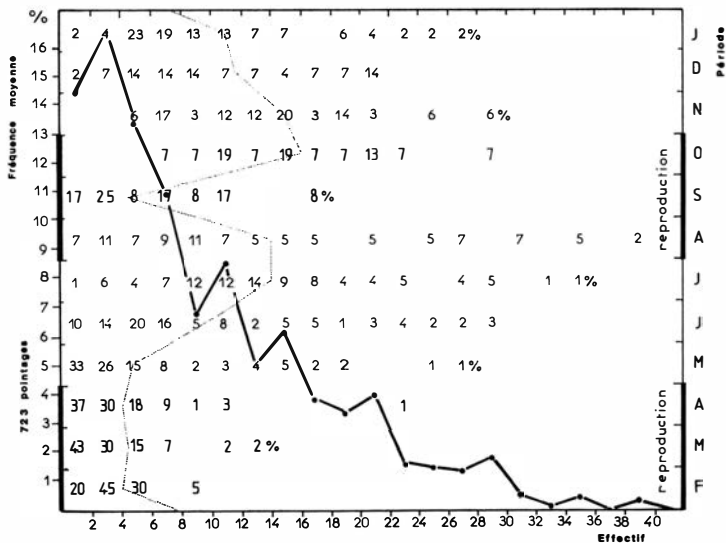


Figure 10. — Matrice de la « stratégie » de groupement autour des ressources alimentaires. Les chiffres indiquent la fréquence relative des effectifs observés en fonction de la saison (ordonnées de droite). La courbe en pointillés suit l'évolution saisonnière de la moyenne de ces fréquences (cf. aussi fig. 11). La courbe grasse synthétique montre la fréquence de chaque effectif pour l'ensemble des observations (ordonnées de gauche). Méthode : dénombrement de l'effectif total, bagués et non bagués, venant s'alimenter à une station d'observation (secteurs CP, B, SP, AR et NP), soit pendant 30 mn lors des fortes concentrations ou par tranches d'une heure en période de reproduction. Les colious sont ainsi attirés à plus de 150 m.

mun les fruits locaux. Un ensemble de traits comportementaux permet d'affirmer que les congénères présents profitent des découvertes alimentaires individuelles : cri particulier associé à une découverte, cris spécialisés de préenvol et de vol, offrande du fruit ramené dans l'arbre-refuge et porté à un congénère, comportements de suite et d'imitation du porteur de fruit revenant sur la source alimentaire (Decoux, 1978 b).

Il n'est pas toujours facile d'apprécier le nombre de colious qui s'alimentent, parce qu'avec l'arrivée des groupes vagabonds le décompte devient difficile en raison des passages d'un arbre-refuge à l'autre. Nous avons donc contrôlé expérimentalement ces effectifs dans les stations d'observation. La figure 10 regroupe l'ensemble des données (N = 723) en forme de matrice fournissant à la fois la courbe de fréquence de chaque effectif observé, et l'évolution saisonnière des fréquences mensuelles moyennes. On retrouve dans l'ensemble la tendance à l'autonomie des groupes soudés (effectifs inférieurs à 11), mais également celle de l'association de plusieurs groupes — l'aire correspondant à cette dernière apparaît plus faible. Le grégarisme alimentaire, s'extériorisant par la réunion de plusieurs groupes, culmine de juin à août et en octobre-novembre. Ces deux saisons correspondent à la raréfaction des fruits, ou à leur apparition en groupe sur un gros arbre fruitier (Parasolier ou Figuier) ou sur un arbuste isolé dont les fruits sont moins prisés (*Phytolacca* sp. et diverses espèces indéterminées, peu abondantes). Ces périodes coïncident aussi avec celles du plus fort erratisme des groupes. Au contraire, les regroupements sont évités pendant les deux saisons d'intense reproduction, pendant lesquelles fructifient des arbustes très recherchés, fréquents et bien distribués dans les repousses jeunes (*Solanum*, *Rauwolfia*, *Psidium*).

Le tableau VII montre que les plus fortes agrégations se forment en début de matinée, et correspondent aux rassemblements

TABLEAU VII

*Effectif des groupes d'alimentation, en fonction de la saison et de l'heure. Les nombres entre parenthèses sont ceux des contrôles.*

	Février à avril			Juin à août	
	de 6 à 9 h	de 11 à 16 h		de 6 à 9 h	de 11 à 16 h
Février	3,3 (13)	5,3 (7)	Juin	10,2 (105)	7,5 (28)
Mars	4,6 (39)	3,2 (6)	Juillet	13,7 (100)	13,9 (10)
Avril	4,3 (79)	3,3 (22)	Août	14,9 (38)	11,8 (6)
MOYENNE	4,3 (131)	3,7 (35)		14,4 (243)	9,5 (44)

du soir autour d'un dortoir. En saison sèche, de décembre à février et de juin à août, les groupes ne se dispersent pas après le lever du jour et séjournent sur l'arbre de toilette traditionnel d'un groupe sédentaire (Decoux, 1978 b). Le tableau VII montre également que cette association des groupes de colious se prolonge dans la journée, surtout en juillet ; c'est dire pendant le mois le moins chaud, le plus brumeux et le plus écologiquement défavorable, comme on peut le constater par l'évolution des poids corporels. C'est en cette saison que nous avons observé les plus grosses « grappes » diurnes de colious, alors qu'en d'autres périodes ceux-ci peuvent s'exposer individuellement aux premiers rayons du soleil (Decoux, 1976). Le climat ajoute ici ses effets à ceux des paramètres alimentaires.

*Réaction aux prédateurs.* — D'après nos observations, les éperviers (*Accipiter* spp.) chasseraient les colious surtout en juin-juillet. Les rapaces, les mangoustes, et même les genettes (NP, 18 h, juillet 1976), sont attirés par ces attroupements d'oiseaux parfois bruyants notamment pendant les défenses territoriales. Deux cas seulement de colious enlevés par un épervier ont été observés (juillet-août 1977) ; mais ils révèlent la vulnérabilité des deux catégories d'individus capturés : un jeune de 3 mois isolé pendant que son groupe se gavait de figues, et une femelle subadulte immigrée de la clairière de M'Passa (individu très dominé, resté en arrière du groupe quand l'épervier s'est mis à poursuivre systématiquement les résidents).

Face à un épervier qui se cantonne pendant plusieurs jours dans un domaine de colious, ceux-ci réagissent de la manière suivante. Des petits groupes compacts se constituent mais ne se réunissent plus sur les fruits, même quand ceux-ci sont localement surabondants (papayes, bananes, fruits de Figuier ou de Parasolier). Cependant, les 5 à 10 compagnons s'abattent en un seul vol silencieux sur un fruit, et s'en gavent jusqu'à s'en dilater l'œsophage dépourvu de jabot. Puis le groupe rejoint, toujours en vol serré et rapide, le fourré dans lequel se reconstitue vite une « grappe », abdomen contre abdomen. Les congénères ne s'alimentent plus toutes les 30 minutes comme d'ordinaire, mais ils peuvent rester plus d'une heure sans bouger. Cette « attitude de résistance » est la même que celle adoptée par temps froid et brumeux, en saison sèche. Nous avons observé 3 attaques d'épervier sur de telles grappes de colious. Elles sont restées vaines malgré la ténacité du Rapace. La « grappe » d'oiseaux éclate littéralement. Les colious plongent dans toutes les directions et se faufilent comme des souris dans les fourrés ou les herbes. Leur plumage, camaïeux de marron, blanc et noir les dissimule au point qu'un épervier ayant suivi l'un des colious ne peut plus le repérer. Les compagnons n'émergent pas avant 30 à 45 minutes plus tard

et se regroupent, souvent après un véritable « concert » de cris d'alarme (Zahavi, 1977 ; Harvey et Greenwood, 1978).

Cette alarme collective peut se transformer en une sorte de harcellement (« mobbing »), par exemple devant un Coucal (*Centropus* sp.). Cet oiseau est dépourvu de serres et n'est pas agile comme un Rapace, mais nous l'avons observé en train de fouiller systématiquement dans les herbes à la recherche de nids de petits rongeurs ou de cisticoles qu'il éventre aisément avec son bec puissant. D'autre part, il attaque les petits oiseaux en mauvais état ou en mauvaise posture, par exemple ceux pris dans un filet. Nous avons assisté à deux de ces attaques sur des colious.

La première eut lieu sur un jeune se débattant dans un filet. Comme le coliou criait, ses congénères se sont regroupés autour du prédateur, becs grands ouverts, ébouriffés, ailes déployées, faisant un vacarme de cris d'alarme. Le prédateur a lâché prise et s'est enfui. La seconde attaque a porté sur un reproducteur ébouriffé sur son poste de guet, à découvert. Le coliou a plongé dans un fourré, puis dans l'herbe. L'oiseau a dû se faire capturer car il a poussé un cri de détresse. Les congénères ont réagi comme dans le premier cas, et cette diversion d'aspect offensif a permis au coliou de se sauver. Comme le coucal avait construit son nid à 6 mètres de celui des colious, l'oisillon de ces derniers a quitté le nid pour aller vivre suspendu dans les fourrés voisins, sous la surveillance de ses congénères groupés. Ceux-ci ne s'enfuyaient pas quand ils voyaient le coucal. Les derniers jours avant l'envol de l'oisillon ils ne criaient même plus ; l'alarme s'extériorisait seulement par des hochement saccadés de la tête ou des cris brefs (« pit ») quand le coucal s'envolait.

*Résistance au parasitisme.* — Si les fortes densités d'animaux attirent les prédateurs, elles peuvent également favoriser la contamination par les parasites. On peut donc s'attendre à trouver de nombreux endo- et ectoparasites chez les Colious, puisque les contacts corporels sont étroits chez cette espèce, surtout en grande saison sèche (« grappes » de repos, attroupement sur un gros fruit ou dans la poussière). Or, les trois colious aimablement examinés par l'équipe du Dr Chabaud n'ont pas révélé d'endoparasites (août 1977, adultes pris au hasard). Les Coliidés hébergent bien des Cestodes (Markus, 1965 et observation personnelle chez un mâle de *Colius striatus*, mai 1974, groupe MB), mais ces Vers ont un cycle hétérotypique. En revanche, les ectoparasites sont très nombreux chez le Coliou strié (Ledger, 1968), particulièrement autour de la tête et sur les rémiges qui peuvent être très ajourées.

Les plumes de la tête et du cou d'un oisillon pris au nid sont très souvent infestées de parasites. Ce serait la preuve que les parents en sont les vecteurs et que la toilette mutuelle n'en limite pas le nombre. Or, nous n'avons jamais trouvé une telle prolifération d'ectoparasites chez les adultes et subadultes sédentaires. Par contre, deux des trois femelles satellites reconnues avaient des régimes attaquées par des acariens. Ces derniers avaient disparu après l'appariement de ces femelles. L'erratisme semble donc favoriser l'infestation par les ectoparasites ; certains groupes capturés en grande saison sèche étaient très parasités au niveau des rémiges, voire même des retrices. Par exemple, sur 61 colious

très probablement non-sédentaires (37 mâles et 24 femelles) capturés en août 1977, 4 femelles et 1 mâle adultes avaient des ailes en mauvais état.

Le bain de poussière, qui est une activité quotidienne des groupes sédentaires, pourrait limiter la population des ectoparasites chez le Coliou. Un groupe « installé » peut attirer les individus vagabonds dans la poussière, mais ceux-ci se font souvent chasser et attendent à proximité le départ des résidents. Les individus les plus pourchassés sont les femelles, comme pendant l'alimentation. Les congénères qui attendent dans le voisinage, s'exposent individuellement au soleil tout en jouant le rôle de sentinelles.

Cette activité collective a lieu au même endroit, dans le territoire, et en général le soir vers 17 heures, quand la poussière est encore chaude, à proximité de l'arbre dont les feuilles sont consommées avant le coucher des colious. Le même emplacement a été utilisé depuis janvier 1973 jusqu'à juin 1975 dans le secteur MB, et ceci malgré l'abri d'observation que nous avons construit à 5 mètres de « l'épouiloir ».

#### EFFECTIF DES GROUPES NOCTURNES ET EN DÉPLACEMENT

*Les groupes nocturnes.* — Les colious dorment sur leur territoire, dans des arbres ou des buissons très touffus du même type que les sites de nidification. Le groupe est suspendu de part et d'autre d'une petite branche, les pattes enfouies dans les plumages duveteux. Un dortoir est abandonné si le groupe est dérangé pendant la nuit, ou bien si l'on construit un abri d'observation à proximité, ou encore si un couple niche à l'intérieur. Le dortoir du groupe AM, en ville, est resté le même depuis janvier 1973 jusqu'à octobre 1975. Ailleurs le groupe change fréquemment de site. Avant la tombée de la nuit un ou deux adultes essayent plusieurs dortoirs avant d'être rejoints par leurs compagnons. En général un vieux mâle reste au-dessus des feuillages, jouant le rôle de sentinelle jusqu'au crépuscule, et signalant l'emplacement du dortoir aux attardés.

L'effectif des groupes de sommeil, contrôlé au lever des oiseaux, dépend du nombre de reproducteurs dormant sur les nids, du nombre de jeunes produits et de l'association éventuelle de plusieurs groupes. Les périodes d'intense reproduction correspondent donc aux plus faibles effectifs (fig. 11). En revanche les groupes se rassemblent pendant la grande saison sèche, c'est dire quand les nuits sont fraîches, brumeuses, et que les oiseaux sont très maigres (Decoux, 1976 et 1978 b). En juin 1973 par exemple, nous avons compté deux « grappes » dans le même *Morinda lucida*, l'une avec 28 membres, l'autre avec 14. De tels rassemblements ne se produisent pas en août, probablement en raison de l'intensification des défenses territoriales. Nous ne les avons pas observés

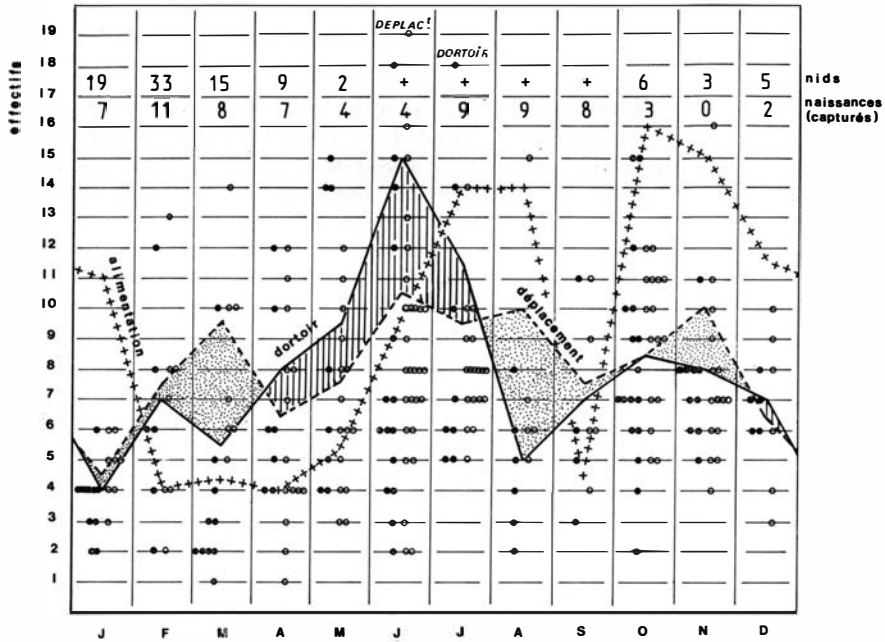


Figure 11. — Effectifs saisonniers des groupements selon la situation : alimentation (croix), grappes nocturnes (trait continu) et déplacements linéaires (tiretés). La saisonnalité de la reproduction est testée de deux manières : (1) en haut, nombre de nids découverts et (2), au-dessous, nombre de jeunes ayant quitté le nid, y compris ceux qui n'ont été capturés qu'entre les âges de 1 à 5 mois (cf. Decoux, 1978 a). La disproportion entre les deux séries de données fournit un indice saisonnier du taux de prédation.

en octobre-novembre, malgré la rareté des fruits, probablement parce que les saisons des pluies sont toujours plus chaudes.

Les plus grands rassemblements se produisent donc sur le territoire d'un groupe sédentaire, quand il est difficile de trouver des fruits. A cette période de l'année un ensemble de particularités comportementales et physiologiques semble bien constituer une adaptation aux mauvaises conditions alimentaires. Le rythme de recherche alimentaire est réduit et les colious s'exposent au soleil ou bien constituent des « grappes ». Après 16 h par exemple, ils se gavent en une seule fois de feuilles et/ou de fleurs, voire de terre argileuse, et s'immobilisent. Pendant la mauvaise saison ils se couchent tôt et se lèvent tard, bien après le premier chant de *Pycnonotus barbatus* (fig. 12). D'autre part, c'est en cette saison que nous avons observé les hypothermies nocturnes de certains colious de poids très faible (Decoux, 1976).

*Groupes en déplacement linéaire.* — Il est très rare que des groupes s'unissent pour partir au gagnage, même pendant la

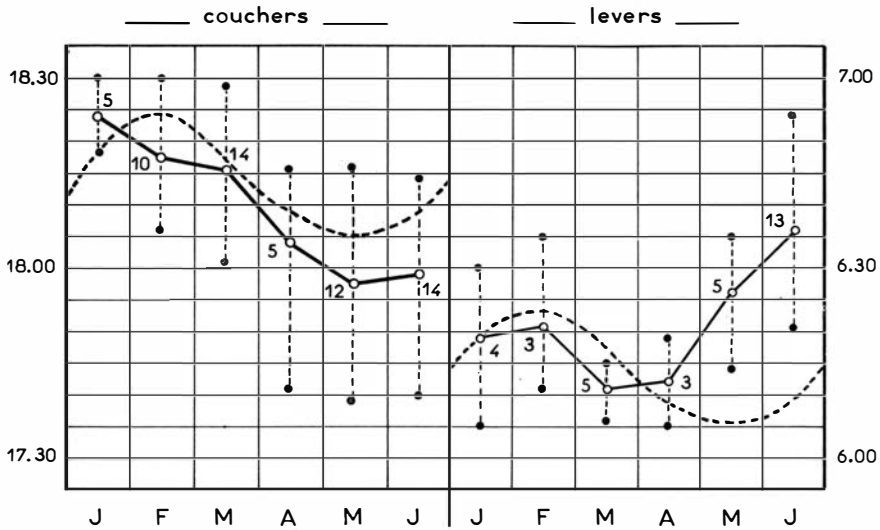


Figure 12. — Temps passé dans l'arbre-dortoir (« grappe » d'oiseaux suspendus) en fonction de la saison. La petite saison sèche se termine en février et la grande commence en juin (les mois de mars à mai correspondent à la saison des pluies). Comparaison avec les heures du coucher et du lever du soleil (en tiretés). Les chiffres indiquent le nombre d'observations (1973, groupes AM et BM).

saison de pénurie alimentaire (de juin à août, fig. 11, en tiretés). Pourtant un tel comportement grégaire de *Colius striatus* a été noté en Afrique du Sud au début de l'hiver, quand les rassemblements nocturnes sont également fréquents. Siegfried (1968) a, par exemple, observé des vols d'une quarantaine de colious, soit six fois plus que d'ordinaire, s'abattant dans les jardins, lieux peu fréquentés pendant la bonne saison.

Il semble qu'au Gabon l'effectif d'un groupe quittant par exemple son secteur matinal soit réglé par des comportements stéréotypés. Un à trois adultes et subadultes se placent bien en vue, à la cime d'un arbre, et émettent des cris particuliers de regroupement et de préenvol. Ces comportements attirent certains congénères et, à l'écoute de l'évolution de plus en plus rythmée des thèmes vocaux, on peut prévoir l'instant de l'envol collectif, voire même la direction prise et la longueur du vol. Il est probable que ce sont surtout des individus isolés qui partent avec ces petits groupes semblant déterminés dans leurs intentions.

## SUMMARY

A population of speckled mousebirds *Colius striatus* was colour-marked in Makokou, North-East Gabon, and studied from 1973 to 1977.

Two different types of social groupings were found : (1) *sedentary family groups*, generally consisting of 1 to 3 adult males, 1 to 3 adult females, 1 or 2 young bachelor males, and sometimes one « satellite » adult female, and (2) *nomadic groups* of 2 to 7 birds composed either of adult (mostly male) birds, or of young of the year (again mostly male). Such nomadic groups are most frequently seen in between the two annual breeding seasons.

The annual home range of a sedentary group varies from 10 to 15 ha. It contains a core area of about one hectare where the group roosts, breeds and takes its « dust baths », and which is defended against conspecific intruders. During the most favorable environmental conditions of the rainy season, sedentary mousebirds reach an average breeding density of 1.3 bird/ha, subsequently increasing their numbers to 3 birds/ha later during the dry season. During the dry « lean period » 55 to 62 % of the birds wander through the whole area and/or move away to colonize marginal habitats or patches of secondary growth scattered in the surrounding rain-forest area.

Males predominate among young and subadult speckled mousebirds ; up to 75 % males being found among subadults. However, the sex-ratio is more balanced among adults (57.5 % males), and is quite evenly divided among breeding individuals. The modal clutch-size is 2 eggs, but a female may lay clutches 4 to 8 times successively during a single year. The mortality rate during incubation and nestling stages is high (76.5 %), but much lower among sedentary adults which live more than 5 years in the study area.

Whereas all young females of the year leave their nesting grounds and scatter beyond the study area, one of the young males will often stay within the parental family group for a further 1 to 3 years. A reverse situation is found among adults, those moving away being more frequently males. Adult females are less nomadic ; they often settle temporarily in an area rich in fruit, before becoming « satellites » to an already established family group, or mating (as beta-females) with a sedentary male. The rate of population turnover is high amongst adult speckled mousebirds ; 38 % of the sedentary adults moved out from the study area between July 1976 and July 1977. Both the young bachelor males staying with their parents (thereby delaying their sexual maturity for 6 to 14 months), and the « satellite » adult females, can be considered as a « potential breeder reserve » for the local mousebird population.

The area surrounding the nest(s) and roost(s) of a sedentary group is defended by all group members against conspecific intruders. Food sources on the group's home range are also defended, at least to a certain extent. A dominant-subordinate hierarchy can be established between females of a given family group, and



between adjacent sedentary groups with partially overlapping home-ranges.

Two females belonging to a same family group may occasionally lay their eggs in the same, well protected, nest.

« Helpers at the nest » are of common occurrence among speckled mousebirds. In most cases they are subadult males from the preceding generation helping their own parents. However, helpers can also be unrelated adults of both sexes. « Bachelor » male offspring can provide as much food to their sibling nestlings as their parents do.

Pair bonds among sedentary breeders may be long-lasting. Out of 12 colour-marked pairs, 7 bred again the next year, 5 two years later and one three years later. One case of polyandry is reported.

The size of the foraging flocks increases when food resources become scarce. When threatened by a predator, flocks split up in smaller groups using a different foraging technique.

During the dry season, which is also the coldest in the Makokou area, mousebirds « huddle » in tight clusters at night, but separate during the day.

#### REMERCIEMENTS

Le manuscrit original a été lu et critiqué par Mme A. Gautier et MM. J. Blondel, F. Bourlière et A. Brosset. Je leur suis très reconnaissant de m'avoir ainsi aidé à organiser le texte. Je remercie également le Docteur S. Vehrencamp pour m'avoir initié à la technique de laparatomie. La mission effectuée à Makokou en 1977 a été financée par le Laboratoire de Primatologie et d'Ecologie Equatoriale du C.N.R.S.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BALLMANN, P. (1969). — Les oiseaux miocènes de la Grive-Saint-Alban (Isère). *Géobios*, 2 : 157-204.
- CHAPIN, J.P. (1932). — The birds of the belgian Congo. Part I. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York.
- DAVIES, N.B. (1978). — Parental meanness and offspring independence : an experiment with hand-reared Great tits *Parus major*. *Ibis*, 120 : 509-514.
- DECOUX, J.P. (1975). — Le dispositif d'accrochage automatique des griffes de *Colius striatus* (Coliiformes). *Alauda*, 43 : 271-278.
- DECOUX, J.P. (1976). — Régime, comportement alimentaire et régulation écologique du métabolisme chez *Colius striatus*. *Terre et Vie*, 30 : 395-420.
- DECOUX, J.P. (1978 a). — Les régulations écologiques de la reproduction chez *Colius striatus nigricollis*. *L'Oiseau et la R.F.O.*, I : 1-20.
- DECOUX, J.P. (1978 b). — Les rôles individuels dans les relations de cohésion et de répulsion chez *Colius striatus*. *Biology of Behaviour*, 4 : 141-158.
- EMLEN, S.T. (1978). — The evolution of cooperative breeding in birds. In *Behavioural ecology*, Krebs, J.R. & Davies, N.B. (Eds), Blackwell, Oxford : 317-350.

- FOGDEN, M.P.L. (1972). — The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis*, 114 : 308-342.
- FRY, C.H. (1972). — The social organization of Bee-eaters (Meropidae) and cooperative breeding in hot climate birds. *Ibis*, 114 : 1-14.
- GASTON, A.J. (1977). — Social behaviour within groups of Jungle babblers (*Turdoides striatus*). *Anim. Behav.*, 25 : 828-848.
- GUTTINGER, H.R. (1970). — Zur evolution von Verhaltensweisen und Lautausserungen bei Prachtfinken (Estrildidae). *Z. Tierpsychol.*, 27 : 1011-1075.
- HARVEY, P.H. et GREENWOOD, P.J. (1978). — Anti-predator defence strategies : some evolutionary problems. In *Behavioural ecology*, Krebs, J.R. & Davies, N.B., Blackwell, Oxford : 129-151.
- HORN, H.S. (1968). — The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology*, 49 : 682-694.
- KREBS, J.R. (1971). — Territory and breeding density in the Great tit *Parus major* L., *Ecology*, 52 : 2-22.
- LACK, D. (1968). — *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, Londres.
- LEDGER, J.A. (1968). — A liste of ectoparasites recorded from Colies. *Ostrich*, 12 : 231-235.
- MARKUS, M.B. (1965). — Method of infestation of Red-faced coly with Cestode parasites. *Ostrich*, 3 : 41-42.
- MURTON, R.K. (1958). — The breeding of Woodpigeon populations. *Bird Study*, 5 : 157-183.
- PITELKA, F.A. (1959). — Numbers, breeding schedule and territory in Pectoral sandpipers of northern Alaska. *Condor*, 61 : 233-264.
- RICHARD, G. (1971). — Réflexions sur les traits généraux de la communication chez les animaux. *J. Psychol. Norm. Path.*, 34 : 245-259.
- RICHARD, P.B. (1970). — Le comportement territorial chez les Vertébrés. In *Territoire et domaine vital*, Masson, Paris : 2-19.
- RISSER, A.C. (1971). — A technique for performing laparotomy on small birds. *Condor*, 73 : 376-379.
- ROWAN, M.K. (1967). — A study of the colies of southern Africa. *Ostrich*, 6 : 63-115.
- ROWLEY, I. (1965). — The life history of the Superb blue wren. *Emu*, 64 : 251-297.
- ROWLEY, I. (1978). — Communal activities among White-winged choughs *Corcorax melanorhamphus*. *Ibis*, 120 : 178-196.
- SCHIFTER, H. (1969). — Breeding experiences with Blue naped and Speckled mousebirds. *Avicult. Mag.*, 85 : 56-62.
- SIBLEY, C.G. et AHLQUIST, J.E. (1973). — The relationships of the Hoatzin. *Auk*, 90 : 1-11.
- SIEGFRIED, W.R. (1968). — Ecological composition of an avifaunal community in a Stellenbosh suburb. *Ostrich*, 39 : 123.
- SKUTCH, A.F. (1935). — Helpers at the nest. *Auk*, 52 : 257-273.
- SKUTCH, A.F. (1949). — Do tropical birds rear as many young as they can nourish ? *Ibis*, 91 : 630-655.
- SKUTCH, A.F. (1966). — Helpers among birds. *Condor*, 63 : 198-226.
- TRIVERS, R.L. (1974). — Parent-offspring conflict. *Amer. Zool.*, 14 : 249-264.
- VERHEYEN, R. (1956). — Anatomie des Coliidés. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, 32 : 1-7.
- WILSON, E.O. (1975). — *Sociobiology, a new synthesis*. Berknap Press, Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- ZAHAVI, A. (1977). — Reliability in communication systems and the evolution of altruism. In *Evolutionary ecology*, Stonehouse, B. & Perrins, C.M. (Eds). Mcmillan, Londres : 255.