

Marie-Yvonne MOREL, Gérard J. MOREL

*Instabilité climatique
et communautés aviennes
dans une région semi-aride
de l'Ouest africain :*

la steppe arbustive
dans le Nord-Sénégal

LA ZONE D'ÉTUDE

Dans le groupe des régions arides (définies par leur faible pluviosité), le Sahel se classe parmi celles où la saison des pluies a lieu tous les ans à la même époque : pluies de mousson qui tombent, dans l'hémisphère nord, entre juin et octobre. Par ailleurs, comme les événements astronomiques (heures du lever et du coucher du soleil, par exemple) et climatiques (variations des températures, par exemple) se répètent toujours de la même façon d'une année sur l'autre, la vie des plantes et celle des animaux sont soumises aux mêmes conditions climatiques générales ; à l'unique saison des pluies, succède une longue saison sèche, d'abord fraîche (durée de l'éclairement journalier minimal de 11 h 8 min et températures relativement basses dont le minimum nocturne peut tomber à 10 °C), puis chaude (durée de l'éclairement journalier qui augmente jusqu'à 13 h 6 min et températures élevées dont le maximum diurne peut dépasser 45 °C).

Toutefois, ce climat n'est pas stable compte tenu des variations considérables de la hauteur et de la distribution des pluies, d'autant plus aléatoires que l'on remonte vers le nord, là où la pluviométrie est plus faible (moins de 500 mm). Il en résulte que jamais 2 saisons des pluies ne se ressemblent et qu'il faut toujours considérer à la fois hauteur et distribution des pluies pour qualifier une saison de «bonne» ou de «mauvaise» ; une courte saison des pluies peut être bonne si les pluies ont été régulièrement distribuées et, à l'opposé, une longue saison des pluies peut être mauvaise si les pluies sont par trop irrégulières. Cette irrégularité de la pluviosité a de multiples conséquences à la fois à court et à long termes. À court terme par exemple, sur le remplissage des mares (toutes de type pluvial) et sur la hauteur et la durée de la crue du fleuve (ici le Sénégal) et de ses affluents (tout au moins avant la mise en eau des barrages), sur les développements qualitatif et quantitatif de la végétation herbacée, composée à 98 % d'annuelles, et sur la production de fruits par les ligneux (BILLE, 1977 ; POUPON, 1979) ; à plus ou moins long terme, l'action est d'autant plus marquée que les années à bonne ou à mauvaise pluviosité se succèdent habituellement pendant un certain temps ; ainsi, pour l'Afrique de l'Ouest, une forte sécheresse a sévi dans les années 1911-1914, 1931, 1932 et depuis 1968, avec une sécheresse relative entre 1940 et 1949, et,

au contraire, une forte humidité dans les années 1950-1958 (BELTRANDO *et al.*, 1986). Flore et faune oscillent alors d'un type saharien (plus sec) à un type soudanien (plus humide) par élimination des espèces les plus sensibles.

Plantes et animaux ont alors réglé le déroulement de leurs activités dans le cadre d'un cycle annuel bien défini, mais ils ont dû les adapter aux fortes variations interannuelles des productivités liées à celles de la pluviosité.

Parmi les animaux, on peut choisir les oiseaux comme exemple de cette double tendance : régularité d'un cycle annuel en même temps qu'adaptation aux variations interannuelles. La région retenue est celle de Richard-Toll (16° 25' de latitude nord, 15° 42' de longitude ouest), à la frontière sénégal-mauritanienne, sur la rive gauche du fleuve Sénégal et à une centaine de kilomètres de son embouchure dans l'océan Atlantique. Le choix des oiseaux de la région de Richard-Toll est dicté par la connaissance acquise par les auteurs de cet article au cours d'une trentaine d'années vécues dans la région.

L'AVIFAUNE

L'avifaune compte à la fois des migrateurs paléarctiques de passage ou hivernants et des afrotropicaux, les uns migrateurs, les autres résidents, tous nicheurs, à l'exception de quelques migrateurs (*Pterocles quadricinctus*, par exemple). Sur les 623 recensées pour la Sénégalie, 400 espèces environ sont connues du Nord-Sénégal (région de Richard-Toll) (MOREL et MOREL, 1990).

EXISTENCE D'UN CYCLE ANNUEL

Mouvements des oiseaux

Chez les espèces migratrices, tant paléarctiques qu'afrotropicales, les dates de passage sont remarquablement stables. Chez les espèces paléarctiques, l'arrivée des différentes espèces s'échelonne entre juillet, pour les plus précoces (*Philomachus pugnax*, *Anas querquedula*), jusqu'à la mi-octobre, pour les plus tardives (*Sylvia atricapilla*). Leurs départs commencent à la fin février (*Sylvia cantillans*) et se terminent en mai (*Phylloscopus collybita*). Chez les espèces afrotropicales, les premières arrivent courant mai et les dernières repartent en octobre (*Merops albicollis*).

Chez les espèces résidentes, il existe un certain erratisme lié aux fluctuations climatiques annuelles. À la faveur des pluies, les oiseaux se dispersent sur toute la steppe et se replient en fin de saison sèche sur les bords du fleuve et du lac (dont les forêts d'*Acacia nilotica*) (MOREL, 1968). En steppe arbustive, loin des points d'eau, sur une parcelle de 25 ha, le nombre d'espèces passe de 35 ± 5 espèces, à la fin de la saison des pluies, à 18 ± 3 espèces, en fin de saison sèche (MOREL et MOREL, 1978b) ; parallèlement, la densité à l'hectare varie de 13 ± 7 à 3 ± 1 individus, et la biomasse de 460 ± 120 g.ha⁻¹ à 190 ± 70 g.ha⁻¹ (poids frais). Le changement d'habitat tient aux meilleures conditions climatiques des régions riveraines (température plus basse de quelques degrés, hygrométrie plus élevée) en même temps que l'assurance de trouver à boire, pour des oiseaux qui doivent s'abreuver tous les jours (essentiellement les espèces granivores). En effet, dans la steppe proprement dite, il y a absence de tout réseau hydrographique permanent et les seuls points d'eau sont les mares pluviales et maintenant les puits creusés pour l'abreuvement du bétail.

Cycle interne

REPRODUCTION

Tout comme chez les espèces paléarctiques, le cycle des activités - mue et reproduction - s'inscrit dans un cadre annuel, mais il est infiniment plus complexe. En effet, chez les espèces paléarctiques, la saison de reproduction est limitée au seul printemps boréal, tandis que chez les espèces afrotropicales la reproduction peut avoir lieu à n'importe quel mois de l'année (cependant, pour un maximum d'espèces, en saison des pluies) et s'étendre sur un temps plus ou moins long (jusqu'à l'année entière). Ainsi, pour les 159 espèces dont les nids ont été trouvés dans la région de Richard-Toll (MOREL et MOREL, 1982) :

- 26 % (dont les migrateurs intertropicaux) nichent uniquement en saison des pluies ;
- 45 %, en saison des pluies et aussi en saison sèche ;
- 23 %, uniquement en saison sèche ;
- 6 %, toute l'année.

Ces données montrent, d'une part, l'existence et la disponibilité, en toute saison, des ressources du milieu (nécessaires à la production des œufs, à la construction du nid et à l'élevage des poussins) et, d'autre part, les exigences très différentes des espèces aviennes, certaines si précises et si complexes que la reproduction ne peut avoir lieu qu'à une période de l'année. À titre d'exemple, prenons le cas des espèces qui dépendent des plantes herbacées (presque toutes annuelles et dont le développement est lié aux pluies), soit pour la construction de leurs nids, soit pour l'élevage de leurs poussins.

CONSTRUCTION DES NIDS

C'est seulement pendant une très courte période de l'année que les Plocéidés (par exemple *Ploceus cucullatus*, *Quelea quelea*) peuvent construire leurs nids car, pour en tisser les parois, ils ont besoin d'un matériau déjà long, mais encore flexible, donc vert ; il leur est fourni par les tiges des graminées annuelles en fin de croissance avant épiaison. Ce stade est atteint au milieu de la saison des pluies, ce qui détermine la date de reproduction des espèces qui les utilisent dans la construction de leur nid. En outre, si les parents nourrissent principalement d'insectes leurs jeunes pendant l'élevage au nid, les graines des graminées se forment et mûrissent durant ce temps, si bien qu'à leur sortie du nid, devenus granivores, les jeunes trouvent aisément à se nourrir.

ÉLEVAGE DES POUSSINS

À l'opposé, c'est pendant une très longue période, sinon l'année entière, que les espèces granivores strictes (c'est-à-dire y compris pendant l'élevage des poussins) peuvent se reproduire, assurées qu'elles sont de toujours trouver des graines, même si le stock s'amenuise du fait de leur consommation et de la germination en début de saison des pluies. Pour ces espèces, la seule contrainte vient des conditions de la construction du nid. Elle ne joue pas dans le cas des tourterelles (du genre *Streptopelia*) qui construisent leurs nids dans les ligneux avec des branchettes mortes, toujours faciles à trouver, mais bien dans le cas des espèces qui nichent à même le sol. C'est ainsi que *Pterocles exustus* (Ptéroclididés) a besoin d'un sol nu pour y creuser la cavité de son nid, condition remplie seulement dans la deuxième partie de la saison sèche avec l'éclaircissement du couvert végétal.

MUE ET REPRODUCTION

Du fait de la disparité de la longueur des saisons de reproduction, les relations entre mue et reproduction s'en trouvent compliquées, mais elles restent inscrites (à l'exception d'une famille) dans un cadre annuel.

Chez les espèces à courte saison de reproduction, elles se succèdent, tout comme chez les espèces paléarctiques, mais à des dates différentes. Ainsi, pour les nicheurs de la seule saison des pluies, la mue postnuptiale a lieu d'octobre à janvier ; elle peut être suivie d'une mue pré-nuptiale entre mars et juin, dans le cas d'un dimorphisme saisonnier. Chez les Plocéidés, par exemple, on observe une seule mue postnuptiale chez *Passer luteus*, ainsi qu'une mue postnuptiale et une mue pré-nuptiale chez le mâle de *Quelea quelea*. Chez les espèces dont la saison de reproduction est à la fois longue (dix mois) et assurée par les mêmes parents, le temps laissé entre la fin de la saison de reproduction et le début de la nouvelle est trop court pour le déroulement de la mue : il y a chevauchement. Ceci a été montré chez un petit Estrildidé, *Lagonosticta senegala*, qui se reproduit de fin juillet à début mai. Enfin, chez les espèces à saison de reproduction ininterrompue, la reproduction et la mue sont indépendantes l'une de l'autre. Chez *Streptopelia roseogrisea* (Colombidés), le déroulement de la mue est particulièrement long et compliqué (MOREL, 1983).

Une nouvelle question se pose pour ces espèces à longue saison de reproduction : comment les différentes cohortes (oiseaux nés un même mois) s'intègrent-elles dans la population adulte et à quel âge commencent-elles à se reproduire ? 2 solutions ont été adoptées :

- quand la saison de reproduction s'arrête quelques semaines, le plumage adulte et la maturité sexuelle sont acquis à la même date, au début de la nouvelle saison de reproduction, pour toutes les cohortes. Ainsi, tous les *Lagonosticta senegala* nés pendant la même saison de reproduction (juillet à mai) sont aptes à se reproduire au début de la nouvelle saison de reproduction (fin juillet/début août), si bien qu'il y a accélération de la mue au fur et à mesure qu'on avance en saison ; la maturité sexuelle est alors acquise de plus en plus jeune ;

- quand la saison de reproduction est ininterrompue, les juvéniles achèvent leur mue et sont aptes à se reproduire toujours au même âge quelle que soit la date de leur naissance ; ainsi les tourterelles du genre *Streptopelia* et *Passer domesticus indicus* ont acquis leur plumage adulte et peuvent se reproduire à six mois environ (MOREL, 1988 ; MOREL et MOREL, 1990).

Il en résulte 2 stratégies différentes de la démographie ; en effet, la population adulte se voit grossir de jeunes recrues :

- en une seule fois, au début d'une nouvelle saison de reproduction ; c'est le cas des espèces tropicales à courte saison de reproduction (certains Plocéidés) ou à longue saison de reproduction mais à durée de mue juvénile et d'acquisition de la maturité sexuelle variables (*Lagonosticta senegala*) ;

- régulièrement, tous les mois, du fait de la fixité de la durée de la mue juvénile et de l'acquisition de la maturité sexuelle (*Streptopelia* et *Passer domesticus*).

EFFETS DE L'IRRÉGULARITÉ CLIMATIQUE

Comment l'irrégularité climatique, caractéristique de ces régions, peut-elle jouer sur les espèces aviennes dont le cycle annuel vient d'être montré ?

Effets sur la composition de l'avifaune

Les richesses trophiques disponibles associées à la présence de l'eau modèlent qualitativement et quantitativement la composition de l'avifaune. Les variations d'un mois à l'autre et d'une année sur l'autre ont bien été mises en évidence lors de comptages mensuels répétés pendant treize ans sur une parcelle de 25 ha en steppe arbustive (Fété-Olé, 16° 13' de latitude nord, 15° 16' de longitude ouest) à une cinquantaine de kilomètres des bords du fleuve Sénégal. En ce qui concerne la richesse spécifique, le passage du maximum de la fin de la saison des pluies au minimum de la fin de saison sèche obéit à l'un des 3 principaux schémas suivants :

- dans une année à pluviosité moyenne et bien distribuée (302 mm, comme en 1969-70), la richesse spécifique demeure élevée de novembre à février (28 espèces), puis décroît lentement, 24 en mars, 22 en avril, avant d'atteindre le minimum en mai (15) ;

- dans une année à très mauvaise pluviosité (38 mm, comme en 1972-73), la richesse spécifique tombe de 35 espèces, en septembre, à 18, en octobre ; elle se maintient à ce nombre jusqu'en avril et se réduit à 12 en mai ;

- dans des années intermédiaires, la mauvaise distribution des pluies pourtant moyennes (300 mm) et la venue des pluies en hiver modifient quelque peu les schémas précédents. Ainsi en 1976-77, le nombre d'espèces, encore élevé en décembre (26), tombe à 20 en janvier et en février, mais remonte ensuite autour de 25, les mois suivants, pour n'atteindre un minimum de 20 qu'en juin.

La richesse spécifique du mois de juillet permet de suivre l'action des pluies sur les mouvements des oiseaux ; cette richesse demeure faible en l'absence de pluie (18 ou 19 espèces en 1973, 1974 et 1976) ou remonte de façon très nette si les premières pluies sont déjà tombées (27 espèces en 1980 et même 33 en 1979 !).

Un exemple assez spectaculaire de ces mouvements liés aux pluies est donné par la tourterelle pleureuse, *Streptopelia decipiens* ; celle-ci quitte les bords du fleuve avec les premières pluies et y retourne avec l'assèchement des dernières mares. Or, selon les années, les premières pluies tombent entre juin et août et les mares sont asséchées entre novembre et avril, si bien que la durée de son séjour en steppe arbustive dure plus ou moins longtemps suivant l'état de remplissage de ces mares.

Le rôle joué par ces mares dans la répartition des espèces est encore démontré par l'espèce paléarctique *Streptopelia turtur* qui hiverne dans la steppe arbustive uniquement les années où les mares sont encore en eau (MOREL, 1987) mais qui ne quitte pas le voisinage du fleuve et de ses tributaires lorsque ces mares font défaut.

Par ailleurs, la nécessité de grands plans d'eau pour les Anatidés paléarctiques rend leur hivernage dépendant des surfaces inondées, elles-mêmes tributaires de la crue et de la pluviosité ; les variations de leurs effectifs dans le parc du Djoudj, par exemple ces dernières années, s'expliquent par les disponibilités en eau de ce dernier (ROUX *et al.*, 1976).

Les ressources alimentaires jouent également un rôle important dans la distribution des espèces ; si l'on reprend l'examen des comptages effectués sur la parcelle de 25 ha, sur 128 espèces recensées au cours de l'étude, 10 seulement regroupent à elles seules 60 % des effectifs totaux (tabl. I). Par leur régime alimentaire à base de graines (sauf une espèce), elles se montrent particulièrement bien adaptées à exploiter les ressources de la steppe arbustive. Toutefois, leurs exigences sont différentes si bien que, suivant les disponibilités de l'année, c'est l'une ou l'autre de ces espèces qui devient dominante (c'est-à-dire l'une des 2 espèces numériquement les plus abondantes dans un comptage).

Tableau 1 - Caractéristiques écologiques des 10 espèces les plus abondantes à Fété-Olé (par ordre décroissant d'importance numérique)

ESPÈCES		FAMILLE	Poids frais (g)	Type de nourriture	Lieu de nourriture	Habitat
Noms latins	Noms français					
<i>Eremopterix nigriceps</i>	Alouette-moineau à front blanc	ALAUDIDÉS	14	Graines / Insectes	Sol	Sol + arbres
<i>Eremopterix leucotis</i>	Alouette-moineau à oreillons blancs	ALAUDIDÉS	13	Graines / Insectes	Sol	Sol + arbres
<i>Sporopipes frontalis</i>	Moineau quadrillé	PLOCÉIDÉS	17	Graines / Insectes	Sol	Sol + arbres
<i>Mirafra javanica</i>	Alouette chanteuse	ALAUDIDÉS	25	Graines / Insectes	Sol	Sol
<i>Passer luteus</i>	Moineau doré	PLOCÉIDÉS	13	Graines / Insectes	Sol	Sol + arbres
<i>Spreo pulcher</i>	Étourneau à ventre roux	STURNIDÉS	65	Fruits / Insectes	Sol + arbres	Sol + arbres
<i>Oena capensis</i>	Tourterelle du Cap	COLOMBIDÉS	35	Graines	Sol	Sol + arbres
<i>Bubalornis albirostris</i>	Alecto à bec blanc	PLOCÉIDÉS	64	Graines / Insectes	Sol	Sol + arbres
<i>Streptopelia roseogrisea</i>	Tourterelle rieuse	COLOMBIDÉS	140	Graines	Sol	Sol + arbres
<i>Ploceus velatus</i>	Tisserin à tête rousse	PLOCÉIDÉS	19	Graines / Insectes	Sol + arbres	Sol + arbres

Tableau II - Années et nombre de mois où les espèces numériques les plus abondantes ont été trouvées dominantes (c'est à dire l'une des 2 espèces les plus nombreuses dans l'échantillon étudié)

NOMS DES ESPÈCES	SAISONS DES PLUIES*												SAISON SÈCHE*												TEMPS DE DOMINANCE **				
	a	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	a	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	s. pluies a	m	s. sèche a	m	Total mois
<i>Eremopterix nigriceps</i>				1	1						1	1				8	8	8			4		1	7	4	(4)	6	(36)	40
<i>Eremopterix leucotis</i>	2	3	4	1	3	2		2				2	7	1		6				1	1		1	8	(19)	6	(17)	36	
<i>Sporopipes frontalis</i>							2	2		2	2	1							6	7	4	6	8	6	5	(9)	6	(37)	46
<i>Mirafra javanica</i>	1										1	1	4						5	1	4	7		1	3	(3)	6	(22)	25
<i>Passer luteus</i>						1	1				2	1					1							4	(5)	1	(1)	6	
<i>Spreo pulcher</i>	1	2	2				1		2	1	2		4	1	5				2			2	1	7	(11)	6	(15)	26	
<i>Oena capensis</i>							2	1			1										1			3	(4)	1	(1)	5	
<i>Bubalornis albirostris</i>							1	1	1											1	1			3	(3)	2	(2)	5	
<i>Streptopelia roseogr</i>	3	1							1			4	2											3	(5)	2	(6)	11	
<i>Ploceus velatus</i>																			2					0		1	(2)	2	

*Les années d'observation sont représentées par des lettres : entre parenthèses, la pluviométrie ; chaque année commence en juillet, date présumée des premières pluies :

a = 1969-70 (302 mm) ; c = 1971-72 (202 mm) ; d = 1972-73 (38 mm) ; e = 1973-74 (209 mm) ;

f = 1974-75 (316 mm) ; g = 1975-76 (311 mm) ; h = 1976-77 (302 mm) ; i = 1977-78 (127 mm) ;

j = 1978-79 (343 mm) ; k = 1979-80 (311 mm) ; l = 1980-81 (271 mm) ; m = 1981-82 (296 mm).

**Pour chaque saison, on donne le nombre de mois où l'espèce fut numériquement dominante ; le temps de présence totalise le nombre d'années et le nombre de mois : a = année ; m = mois .

Ainsi est dominante (tabl. II) :

- avant la sécheresse de 1972, *Streptopelia roseogrisea* ;
- après la sécheresse et pendant les saisons sèches de 1973-74, 1974-75, 1975-76 et 1981-82, *Eremopterix nigriceps*, espèce remarquable puisque, connue seulement en Mauritanie avant 1972, elle a étendu son aire géographique vers le sud (MOREL et MOREL, 1978b) ;

- en saison sèche depuis 1976, souvent *Sporopipes frontalis*.

Le remplacement d'une espèce de grande taille, *Streptopelia roseogrisea*, qui se nourrit essentiellement de graines, par 2 espèces de petite taille à régime mixte refléterait l'appauvrissement du milieu (particulièrement en graines), ce que suggère la diminution de moitié de la biomasse avienne en saison sèche entre le début et la fin des observations (408 ± 43 g.ha⁻¹ en 1969-70 et 213 ± 51 g.ha⁻¹ en 1981-82, poids frais).

Les densités à l'hectare varient également d'une année sur l'autre : minimales l'année de la sécheresse 1972-73 avec $3,3 \pm 1,1$ individus.ha⁻¹ et maximales en 1975-76 par exemple avec $9,9$ individus $\pm 5,6$ individus.ha⁻¹ (cela, en partie, dû à la présence de très nombreux *Passer luteus* en juillet 1975 et en juin 1976, si bien que la densité pour ces 2 mois est particulièrement élevée : 19,1 et 15,9).

L'hivernage des espèces paléarctiques subit aussi le contrecoup de ces modifications de milieu ; ainsi, en janvier (mois pris pour référence), toujours dans cette même parcelle de 25 ha, le minimum est de 3 espèces et de 6 individus, en 1981, et le maximum de 7 ou 8 espèces et de 25 individus, en 1970 et en 1972, soit une densité 4 fois plus grande ! (0,24 et 1,0 individus.ha⁻¹ respectivement).

Effets sur la reproduction

Les variations qualitatives et quantitatives de l'avifaune résidente sur cette steppe arbustive s'expliquent essentiellement par les fluctuations de la reproduction et par l'erratisme destiné à faire face aux changements de ressources. Sans méconnaître l'importance de la seconde (que nous avons déjà signalée lors des irrptions de *Passer luteus* et de *Eremopterix nigriceps* sur le quadrat de Fété-Olé), nous traiterons ici des fluctuations de la reproduction.

Ces variations de l'importance de la natalité peuvent être illustrées en prenant pour exemple toujours cette même parcelle de 25 ha ; 956 nids sont trouvés durant la période 1969-1976 ; le nombre moyen de nids par an et par hectare est nul pendant la sécheresse de 1972-73 ; il atteint son maximum en 1975-76 avec 25,6 nids (MOREL et MOREL, 1978a) (tabl. III) ; un total de 29 espèces (19 non-Passériformes et 19 Passériformes) y est trouvé en nidification, mais seuls les Colombidés (*Oena capensis*, *Streptopelia roseogrisea*, *S. senegalensis*, *S. vinacea*) nichent tous les ans, sauf bien sûr en 1972-73 ; nichent encore régulièrement *Pterocles exustus* et *Prinia clamans* (entre 1970 et 1976), *Eremomela icteropygialis* (de 1969 à 1975) et *Pytelia melba* ; la nidification des autres espèces est irrégulière, soit discrète une année ou l'autre, ou encore prend l'aspect d'une invasion ; *Passer luteus*, qui installe une colonie en juillet 1975, est responsable du nombre particulièrement élevé de nids cette année-là ; *Eremopterix leucotis* et *E. nigriceps* nichent pendant la saison sèche, la première de ces 2 espèces en 1973-74, en 1974-75 (sept mois) et en 1975-76, la seconde en 1973-74 et en 1974-75.

Il apparaît aussi que la durée de la nidification sur cette parcelle peut couvrir l'année entière (1969-70, 1974-75) ou bien être limitée à la saison des pluies et à quelques mois de saison sèche.

Un autre exemple de l'irrégularité de la longueur de la saison de reproduction est fourni par des comptages répétés, toujours dans cette même steppe, sur une parcelle

Tableau III - Variations saisonnières et annuelles de la reproduction de l'avifaune sur le quadrat de Félé-Olé entre 1969 et 1976

ANNÉES*	1969-70	1970-71	1971-72	1972-73	1973-74	1974-75	1975-76
ENSEMBLE DE LA FAUNE							
1. Sur 25 ha							
a. Nombre :							
de mois avec reproduction	12	7	10	0	6	12	7
d'espèces nichant	15	11	15	0	13	13	14
b. Nombre moyen mensuel :							
d'espèces nichant	3,2 ± 1,3	1,7 ± 2,1	2,0 ± 3,0	0	2,3 ± 2,9	4,0 ± 2,3	2,3 ± 3,0
de nids	7,5 ± 4,5	3,3 ± 4,3	3,5 ± 6,8	0	5,3 ± 7,1	7,5 ± 4,5	53,3 ± 175,1
c. Pourcentage de nids :							
Juillet-octobre (pluies)	36	85	79	0	73	34	98
Novembre-décembre	16	5	7	0	27	21	1
Janvier-mars	28	0	2	0	0	26	0,5
Avril-juin	20	10	12	0	0	9	0,5
2. Par hectare							
Nombre moyen de nids par an	3,3	1,6	1,7	0	2,4	3,6	25,6

*l'année commence en juillet, début de la saison des pluies, pour se terminer en juin de l'année suivante.

de 1 km², à proximité du lac de Guier (au lieu-dit Sam-Sam) entre juillet 1982 et octobre 1983 ; 48 nids sont trouvés entre juillet et octobre 1982, 11 en juillet, 16 en août et 21 en septembre ; les deux tiers sont des nids de Colombidés (14 pour *S. senegalensis* et 17 pour *S. roseogrisea*) ; ensuite, la reproduction s'est arrêtée sans reprendre, même pendant la saison des pluies de l'année suivante, ce qui nous a conduits à abandonner les observations en octobre 1983.

Les fluctuations de la reproduction tiennent évidemment au déroulement de la saison des pluies. À travers quelques exemples pris dans les différents modèles de reproduction présentés *supra* (saison limitée aux pluies, ou qui se prolonge en saison sèche, ou encore saison sèche uniquement), nous chercherons à montrer l'importance de la date des premières pluies et celle de la distribution de ces pluies au cours de la saison.

ESPÈCES À SAISON DE REPRODUCTION LIMITÉE À LA SAISON DES PLUIES : *QUELEA QUELEA* ET *PASSER LUTEUS*

Il est assez rare qu'une espèce avienne ait été suivie pendant de longues années par des chercheurs de différentes origines et dans plusieurs régions. C'est le cas de *Quelea quelea* (Plocéidé). L'importance des dégâts infligés aux cultures justifiait un tel intérêt ; de même, les moyens financiers consentis permettent d'affirmer que jamais un oiseau ne coûta aussi cher !

Quelea quelea (MOREL, 1968) est un passereau un peu plus petit que le moineau domestique, dont l'habitat est limité aux steppes à graminées annuelles de toute l'Afrique tropicale - pour la région qui nous concerne, à la zone sahélo-soudanienne. En dehors de la saison de reproduction, sa nourriture naturelle (par opposition aux céréales) consiste en *Echinochloa colona*, *Brachiaria* spp., *Panicum laetum*, *Dactyloctenium aegyptium*, de préférence là où ces herbes forment des tapis importants, car ces oiseaux vivent en bandes nombreuses qui pâturent en ordre serré. La nuit, les vols se rassemblent pour dormir par millions sur *Acacia nilotica*, sur les boisements denses de *Balanites* ou dans les roselières à Typha, non loin de l'eau. La reproduction s'effectue également de façon grégaire et les oiseaux paraissent chercher à s'entasser en plus grand nombre possible sur le plus petit espace, généralement peuplement mixte de *Acacia* et de *Balanites* sur steppe arbustive, parfois aussi sur *Acacia nilotica*. On trouve jusqu'à 200 à 300 nids par arbre et un hectare peut en héberger plus de 10 000 ; les oisillons sont nourris de graines de graminées additionnées d'insectes. Pour nourrir ces oisillons, rassemblés sur une faible surface, les parents doivent disposer, dans un rayon de quelques kilomètres, de champs de graminées assez homogènes et riches. Certes, le paysan africain, qui connaissait bien *Quelea quelea*, faisait de son mieux pour limiter les dégâts. Cependant, peu après la Seconde Guerre mondiale, vers 1950, les pays colonisateurs développèrent les cultures de céréales, le riz au Sénégal et dans le delta du Niger, au Mali, le blé en Afrique orientale et australe. On s'aperçut alors que les pertes dues aux oiseaux pouvaient compromettre l'entreprise. Non seulement ces oiseaux pullulaient littéralement, mais leur façon même de pâturer en vols denses augmentait leur pouvoir destructeur ; spécialisés dans l'exploitation des graminées sauvages denses, l'exploitation du riz ou du blé ne leur demandait aucun effort d'adaptation.

Ce qui peut être étonnant de nos jours, c'est que la vraie raison de l'explosion démographique (si explosion il y avait) de l'espèce n'était pas même soupçonnée. On ne pouvait invoquer ni une fécondité exceptionnelle (une nichée de 3 jeunes par an) ni que les cultures profitaient anormalement à l'oiseau. On se résignait à penser qu'il y aurait toujours beaucoup de *Quelea quelea* et qu'il fallait essayer d'en réduire les effectifs. Sans ignorer que les précipitations n'étaient pas égales chaque année, on ne songeait pas à interroger les fluctuations climatiques sous les tropiques.

La réponse irréfutable à «l'énigme *Quelea*» s'imposa peu après la fin des années soixante, quand toute l'Afrique de l'Ouest entra dans des séquences sèches. On observa partout une quasi-disparition de l'espèce ; les différents organismes de destruction de *Quelea quelea* prétendaient, bien entendu, que c'était grâce à leurs efforts (épandage de parathion par avion, notamment) et que l'espèce était vaincue (NDIAYE, 1974). Mais il faut bien admettre que 2 ou 3 années sèches avaient atteint ce qui était demeuré inaccessible à l'homme pendant une quinzaine d'années (WARD, 1977). Les études menées sur d'autres espèces de zones semi-arides donnaient les mêmes résultats, à savoir l'extrême variabilité des populations soumises à un climat lui-même variable.

La comparaison des mêmes lieux, dans le Sud mauritanien, depuis les années cinquante, est très instructive à cet égard. À l'ouest et à l'est du lac Rkiz, là où on trouvait dans les années cinquante les colonies de *Quelea quelea*, l'herbe dépassait les 50 cm ; dans les interdunes gorgés d'eau, poussait un tapis graminéen. Les oiseaux trouvaient une abondante nourriture qui leur permettait d'établir des colonies vastes et serrées, une des conditions du succès. En revanche, au cours des années sèches, les graminées ne dépassaient guère 10 cm en septembre et la plupart des colonies de *Quelea quelea* ont disparu.

Sans être aussi important que *Quelea quelea*, *Passer luteus*, le moineau doré, nous apprend beaucoup sur l'écologie sahélienne (MOREL et MOREL, 1980). Ce moineau, qui a une distribution subsaharo- à sahélo-soudanienne, est limité au nord de l'équateur et n'a pas d'équivalent au sud. C'est donc cette espèce, au sud du Sahara, qui remplace *Quelea quelea* (lequel, rappelons-le, est panafricain), éliminé par la sécheresse, car leurs exigences écologiques diffèrent par plusieurs points. *Passer luteus* s'est montré capable de nicher depuis la région d'Atar jusqu'à la limite méridionale du Sahel, ce que *Quelea quelea* n'a jamais fait. Une des caractéristiques importantes de *Passer luteus* est son mode de nidification ; le nid est un volumineux amas de branchettes mortes de *Balanites*, de *Acacia* ou même de graminées coriaces ; ces matériaux sont disponibles en toute saison. Les nids sont groupés, souvent moins de 10 par arbre, et la synchronisation de la reproduction est faible. Ce système colonial imparfait permet au moineau de nicher sans exigences précises vis-à-vis du tapis graminéen, si important pour *Quelea quelea*.

La faible synchronisation de la reproduction semble également une bonne adaptation à l'habitat en mosaïque, caractéristique du milieu semi-aride et accentué par la sécheresse ; il est clair que la synchronisation exemplaire de *Quelea quelea* est fragile et mal adaptée à un Sahel dégradé. Bien que *Passer luteus* soit, tout comme *Quelea quelea*, essentiellement granivore, les différences - encore imparfaitement connues - entre les deux espèces sont considérables. *Passer luteus*, moins grégaire, pâture un tapis graminéen hétérogène, moins riche ou dispersé, tandis que *Quelea quelea* recherche les peuplements denses et homogènes, tels que ceux offerts par les zones basses à *Echinochloa*. De plus, *Passer luteus*, doté d'un bec plus étroit, ne s'attaque guère au riz et, en moineau typique, il est plus insectivore que *Quelea quelea*.

ESPÈCE GRANIVORE À LONGUE SAISON DE REPRODUCTION : *LAGONOSTICTA SENEGALA* (ESTRILDIDÉS)

Lagonosticta senegala est un petit passereau, parasité par une veuve *Vidua* (= *Hypochera*) *chalybeata*, qui niche volontiers dans les toits de chaume des maisons traditionnelles ; au cours de la longue saison de reproduction (de juillet d'une année à mai de l'année suivante) les mêmes parents peuvent nidifier 4 à 5 fois. La taille maximale de la ponte est de 4 œufs (MOREL, 1973).

L'étude, menée à Richard-Toll pendant les 2 saisons de reproduction 1963-64 et 1964-65, montre des différences importantes dans le déroulement de cette reproduction,

bien que la pluviosité soit la même, 293 mm, donc proche de la moyenne. La saison des pluies, en 1963, dure quatre mois de juillet à octobre et la distribution des pluies est à peu près régulière (40 % pour juillet et août ; 60 % pour septembre et octobre). La saison des pluies, en 1964, dure seulement trois mois, de juillet à septembre ; les mois de juillet et septembre sont aussi pluvieux qu'en 1963 mais août l'est beaucoup plus avec la moitié de la pluviosité totale (144 mm). Par ailleurs, le nombre de jours de pluie, 25, est le même pour les 2 saisons.

En 1964-65, la durée de la saison de reproduction est plus longue, le nombre de nids plus élevé, leur distribution plus homogène et la productivité des couples plus forte. La saison de reproduction, commencée en juillet dans les 2 cas, s'arrête en avril (mais sans succès) pour la première et en mai (avec succès) pour la seconde. Le nombre de nids trouvés (pour un effort de recherche comparable) est plus que doublé pour la seconde saison : 261 contre 113. Enfin, si le nombre de nids est le même, et très faible, en juillet et en août pour les 2 saisons, les différences apparaissent à partir de septembre. Pour la première saison, presque la moitié des nids sont groupés en septembre et en octobre (22 % pour chacun de ces 2 mois), puis seulement 10 % pour chacun des mois suivants ; et cela jusqu'en mars (les 2 nids trouvés en avril ont échoué) ; pour la seconde saison, on note un pourcentage plus faible en septembre (16 %), mais plus élevé que la saison précédente les mois suivants : 12 % jusqu'en avril inclus ; 3 nids avec succès en mai.

Il en résulte que la productivité d'un couple (c'est-à-dire le nombre de jeunes élevés par un même couple au cours d'une saison) est plus forte en 1964-65 pour les raisons suivantes :

- une nidification supplémentaire, rendue possible par l'allongement de la saison de reproduction ;

- un nombre plus élevé de couples qui nichent plusieurs fois. En effet, en assimilant la distribution mensuelle des nids à celle des parents, il apparaît que, par rapport à 1964-65, où la distribution est plus homogène, en 1963-64, beaucoup plus de couples ne se reproduisent qu'une seule fois, en septembre et octobre (dans cette discussion, on ne fait pas intervenir la mortalité qui survient chez les adultes, estimée à 70 % et supposée la même pour les 2 saisons) ;

- enfin un nombre accru de juvéniles quittant le nid, dû au meilleur succès des nids en juillet et en août (en 1963, 0,8 juvénile avec $n = 6$ nids ; en 1964, 1,9 juvénile avec $n = 9$ nids) et en mars et en avril (aucun à la fin de la saison 1963-64 ; pour la fin de la saison 1964-65, 0,6 juvénile avec $n = 27$ nids), alors que le succès des nids est le même pour la période septembre-mars : 1 juvénile par nid (avec $n = 97$ pour 1963-64 et $n = 225$ pour 1964-65). Il n'a pas été tenu compte du rôle du parasite *Vidua chalybeata*, dont la période de reproduction commence après celle de son hôte, donc pas avant septembre, et se termine avant celle-ci, entre mars et avril.

Cet exemple montre donc que les possibilités théoriques de la reproduction de cette espèce ne sont pas réalisées tous les ans à cause des conditions du milieu.

ESPÈCE GRANIVORE À SAISON DE REPRODUCTION ININTERROMPUE : *STREPTOPELIA ROSEOGRISEA* (COLOMBIDÉS)

Cette tourterelle de grosse taille peut vivre toute l'année dans le Ferlo (tabl. I) ; elle s'est montrée capable de se reproduire pendant quinze mois consécutifs, depuis août 1969 jusqu'en novembre 1970 (MOREL et MOREL, 1972, 1974) ; cela tient à la production de graines d'une graminée, *Panicum laetum*, qui est toujours importante les années à «bonne» pluviosité. C'est ce qui arrive en 1969 où la production est si abondante que la tourterelle s'en nourrit toute l'année ; avec le retour des pluies, en 1970,

nouvelle production de cette graine, mais cette fois en petite quantité à cause d'une pluviosité déficitaire (200 mm), si bien que la reproduction cesse en novembre et elle ne reprend qu'à la saison des pluies suivante, en 1971. Une fois encore, mauvaise pluviosité, mauvaise production de *Panicum laetum* et de nouveau arrêt de la reproduction en novembre.

L'augmentation rapide du nombre de tourterelles entre 1969 et la fin 1970 est donc liée à la reproduction ininterrompue des mêmes oiseaux pendant toute cette période et de celle de leurs jeunes dès qu'ils sont âgés de six mois. La situation se modifie évidemment ensuite, quand la saison de reproduction est limitée à la saison des pluies. Pendant toute la saison sèche, seule intervient la mortalité de cette population, faute de nouveaux recrutements, et les effectifs restent au mieux stationnaires.

ESPÈCE GRANIVORE À SAISON DE REPRODUCTION LIMITÉE À LA SAISON SÈCHE : *PTEROCLES EXUSTUS* (PTÉROCLIDIDÉS)

Pour les espèces qui ne se reproduisent qu'en saison sèche, la durée de reproduction est d'autant plus longue que la saison des pluies est plus tardive et plus courte. Chez des espèces comme *Pterocles exustus* (espèce granivore de grosse taille également, très commune, et qui se nourrit des graines d'une légumineuse, *Zornia glochidiata*, dont la production est plus importante les années à pluies inférieures à la normale et tardives), la reproduction ne peut avoir lieu que sur un sol nu, débarrassé des graminées qui ont poussé avec les pluies. La reproduction commence donc en février (6 nids), passe par un maximum en avril (39 nids), décroît en mai (29 nids) et en juin (21 nids), mais peut encore se poursuivre en juillet (13 nids) si les pluies sont tardives, et même en août (2 nids), en septembre (7 nids), en octobre (11 nids) et en novembre (6 nids) si les couples arrivent à trouver un endroit sec qui leur convient. Cette espèce est donc mieux adaptée aux saisons des pluies déficitaires (nourriture et reproduction) que les Colombidés qui sont, eux, favorisés par des saisons de pluies précoces et bien distribuées.

Les réactions des oiseaux aux modifications climatiques dans cette steppe arbustive ont été suivies chez quelques espèces granivores terrestres, à cause de la meilleure connaissance que nous en avons, mais elles auraient pu tout aussi bien être montrées sur les autres catégories de l'avifaune de cette steppe.

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

Les caractéristiques de l'avifaune de cette steppe arbustive de l'ouest africain sont celles des régions semi-arides et tropicales. En Australie, par exemple, les réactions des populations animales à l'alternance de périodes plus sèches et de périodes plus humides sont suivies depuis le début du siècle (SERVENTY, 1971). Les espèces typiques de ces régions semi-arides ont acquis une forte mobilité, qui leur permet de se déplacer vers des milieux demeurés favorables en période critique, et une capacité élevée à se reproduire dès le retour de conditions meilleures, ce qui leur facilite la recolonisation des milieux abandonnés (KEAST et MARSHALL, 1954) ; ainsi, des populations d'espèces granivores, telles que pigeons et Estrildidés (*Taenopygia castanotis*) se sont successivement effondrées puis relevées (KEAST, 1959 ; MOREAU, 1965, in SERVENTY, 1971). En Afrique australe, le nomadisme est bien connu pour les courvites (Cursoriidés) et les gangas (Ptéroclididés) (ROWAN, in SERVENTY, 1971). Dans les déserts du Sud-Ouest africain (Namibie, Kalahari et Karoo), les Alaudidés, dont le régime alimentaire, quoique mixte, est à dominance de graines (8 des 19 espèces recensées pour

ces déserts), ont l'habitude de se déplacer vers des régions où il a plu abondamment et où, par conséquent, les graines sont pléthoriques et les sites de nidifications favorables (DEAN et HOCKEY, 1989). Le succès de ces espèces dans ces milieux instables, comme le fait remarquer WILLOUGHBY (1971), tiendrait à leur tolérance à de rapides changements de milieu, liés aux irrégularités des pluies et des sécheresses, et à leur faible spécialisation qui leur permettrait d'exploiter des habitats variés sous des climats différents. Encore faut-il, comme nous l'avons fait remarquer, des points d'eau assez proches de ces terrains de gagnage (un rayon d'action de 50 km pour les gangas paraît être un maximum) pour être exploitables par les espèces granivores qui doivent impérativement boire tous les jours.

Dans le Nord-Sénégal, on a également assisté à des modifications importantes de la composition de l'avifaune. Tout comme dans le Sud-Ouest de l'Afrique, les Alaudidés du genre *Eremopterix* (2 espèces) ont momentanément envahi la région à la faveur d'une vague de sécheresse.

Le remplacement de *Quelea quelea* par *Passer luteus* est un nouvel exemple des mouvements d'oiseaux liés à des changements climatiques (JONES, 1976 ; MOREL et MOREL, 1980 ; ELIOTT et JAEGER, 1986). Chassé de son habitat normal temporairement dégradé, *Quelea quelea* s'est réfugié près de l'eau et il a adopté une végétation toute différente, les massifs de *Typha* spp. et la canne à sucre pour nicher (MOREL et MOREL, 1974b). Il fait peu de doute que, la steppe arbustive s'améliorant avec un retour persistant des pluies, *Quelea quelea* puisse, à partir d'une population réduite, regagner peu à peu son habitat normal. Il est opportun de rappeler pour ces 2 espèces, objets de recherches importantes et dont l'une a succédé à l'autre, qu'elles n'ont pas les mêmes caractéristiques étho-écologiques.

Dans l'Est africain, au parc Tsavo (Kenya), LACK (1987) réalisa une étude comparable à la nôtre pendant deux années, mais sur 7 parcelles réparties de la steppe herbeuse à la steppe boisée. Au Kenya comme au Sénégal, la densité minimale d'oiseaux s'observe en saison sèche, avec environ 1 oiseau par hectare pour un poids de 100 g, et le maximum, environ 5 fois plus, en saison des pluies. La différence entre les 2 extrêmes est constituée de migrants paléarctiques (surtout des insectivores) et d'espèces afrotropicales (surtout granivores). Si, au Sénégal, une grande partie de la population afrotropicale trouve refuge dans les forêts riveraines, au parc Tsavo la situation est plus complexe. En effet, en se déplaçant de 200 à 300 km, les oiseaux peuvent rencontrer un milieu équivalent où les conditions sont favorables, grâce à un régime pluvial différent. Dans les deux cas, à l'est comme à l'ouest du continent, sur une steppe arbustive où les mois les plus secs ne peuvent assurer à toute la communauté avienne les conditions adéquates, on observe donc que la mobilité est une des principales caractéristiques de l'avifaune dite résidente.

Les espèces animales aptes à vivre dans ces milieux instables se caractérisent par leur capacité à se multiplier dès que les conditions deviennent favorables ; c'est cette capacité que les écologistes australiens ANDREWARTHA et BIRCH ont appelé, en 1954, le facteur «r». Celui-ci définit la sélection «r» qui s'oppose à la sélection «k» (*carrying capacity*) des milieux stables. Les populations régies par la sélection «r» sont donc soumises à de grandes fluctuations ; c'est le propre des espèces végétales et animales, responsables d'épidémies et de fléaux agricoles, et contre lesquelles il est particulièrement difficile de se défendre du fait même des changements brutaux de leurs densités : *Quelea quelea* en est un excellent exemple chez les oiseaux.

Il apparaît que cet accroissement de la population est dû au succès de la reproduction, lequel dépend finalement de l'abondance de la nourriture. Or, celle-ci est plus ou moins directement liée à la pluviosité dans les régions arides et semi-arides tropicales : c'est ce que nous avons exposé dans cet article. Des résultats comparables ont été obtenus dans d'autres régions à climat semi-aride ; pour rester en Afrique, dans une

savane ouverte à *Acacia* au Natal, 421 nids appartenant à 49 espèces furent trouvés en deux ans (1978-79), mais la pluviosité de 1979 fut 2 fois moins importante que celle de 1978, et le nombre de nids trouvés fut également moitié moindre (EARLÉ, 1981).

Sous les tropiques, le cycle annuel des oiseaux peut se révéler d'une grande complexité. Il n'existe pas une, mais de nombreuses stratégies différentes de la reproduction, et des variations importantes à la fois entre les espèces et à l'intérieur d'une même espèce. C'est là un caractère qui, d'un point de vue évolutif, montre une grande souplesse (IMMELMANN, 1971). Nos résultats corroborent ceux obtenus en d'autres régions tropicales (pour l'Afrique, par exemple, BROWN *et al.*, 1982).

Le déroulement de la mue, bien qu'encore très mal connu pour les oiseaux d'Afrique tropicale, obéit également à différents modèles et interfère souvent avec la reproduction (FOSTER, 1974, 1975 ; BROWN *et al.*, 1982 ; CRAIG, 1983).

L'imprévisibilité climatique responsable d'une forte variabilité des ressources pose à l'écologiste qui étudie les communautés aviennes (ensemble d'individus qui appartiennent à plusieurs espèces et qui sont présents ensemble en un même lieu) la difficile question de l'importance de la compétition comme mécanisme de la sélection naturelle dans la régulation des populations. En effet, dans aucun milieu, les ressources ne sont illimitées, si bien que les individus ou les espèces qui s'y maintiennent sont ceux qui sont les plus aptes à les exploiter, les autres ayant dans ces conditions peu de chances de vivre et de se reproduire. Toutefois, pour que la compétition puisse jouer ce rôle, il faut pouvoir affirmer que les communautés sont en équilibre ou proches de l'équilibre déterminé par les ressources en présence. Ceci suppose par voie de conséquence qu'un habitat donné est totalement occupé par les individus et que la communauté considérée dans son ensemble est « saturée », c'est-à-dire qu'elle contient le nombre optimal d'espèces les mieux adaptées aux ressources du milieu. Les tenants de cette théorie sont LACK (1954), MAC ARTHUR (1962, 1969, 1970), CODY (1974) *in* WIENS (1989). Les facteurs qui limitent les populations des vertébrés seraient, suivant les auteurs, la nourriture (LACK, 1954 ; MORSE, 1971) ou l'habitat (SCHOENER, 1974) ; toutefois, pour HILDÉN (1965) la nourriture et la structure de l'habitat auraient toutes deux un rôle à jouer, la nourriture en tant que facteur *ultimate* et l'habitat en tant que facteur *proximate* (toutes ces références *in* FOLSE, 1982).

L'hypothèse de la compétition comme seul facteur de la régulation des populations n'est toutefois pas admise par tous les écologistes. En 1954, par conséquent à la même date que LACK, ANDREWARTHA et BIRCH avançaient l'hypothèse que le niveau des populations atteignait rarement la capacité limite du milieu par impossibilité pour les espèces de trouver les conditions requises (nourriture, habitat, etc.) pour s'accroître suffisamment ; cependant, ils reconnaissaient que la compétition pouvait intervenir quand cette situation se trouvait réalisée. L'hypothèse de la saturation du milieu par les espèces les mieux adaptées est vigoureusement combattue depuis 1969 par WIENS, qui travailla avec une équipe de chercheurs dans les zones arides de l'Ouest des États-Unis, lesquelles sont soumises à de grandes fluctuations climatiques. Cet auteur proposa en 1974 et en 1977 un modèle qui tient compte de ces variations (WIENS, 1989). Selon lui, les modifications brutales d'un milieu entraînent de tels changements dans les ressources qu'il est impossible aux individus et aux communautés de s'y adapter parfaitement ; dans le cas d'une chute brutale des ressources, la compétition est intense et les effectifs tombent au plus bas. Dans le cas opposé d'une remontée spectaculaire des ressources qui deviennent pléthoriques par rapport aux communautés et aux individus qui les utilisent (car ils n'ont pas encore augmenté suffisamment leurs effectifs), la compétition joue peu et l'exploitation des ressources dépasse largement les limites théoriques de leur usage optimal.

Ces hypothèses, aussi stimulantes soient-elles pour l'esprit, restent très difficiles à vérifier sur le terrain. Ainsi, en Tanzanie, dans le parc national du Serengeti, il apparaît

qu'aucune d'entre elles ne peut correctement expliquer les relations entre l'avifaune et les ressources du milieu (FOLSE, 1982). Pour le Nord-Sénégal, il est prématuré d'avancer une hypothèse cohérente. Tout au plus, devrait-on donner, semble-t-il, la préférence aux théories qui privilégient les fluctuations de la taille des populations aviennes en relation avec les variations des ressources du milieu. Il est vrai que les années à forte production de certaines graines de graminées (*Panicum laetum*, par exemple), plusieurs espèces aviennes granivores, qui se montrent opportunistes, en consomment de grandes quantités ; elles peuvent ainsi accroître leur population en multipliant leurs pontes sans que la taille de celles-ci soient modifiée (*Quelea quelea* ou les tourterelles du genre *Streptopelia*, par exemple) ; il est vrai également, en période de disette, que les régimes alimentaires de ces mêmes espèces divergent (*Streptopelia*, par exemple) (GETTLER-SUMMA, 1983) ; en même temps, la taille de leur population diminue par réduction de l'effort de reproduction qui provoque un déficit de la natalité ; cependant, il n'a pas été possible de mesurer de quelle façon la taille de la population pourrait suivre les variations de la nourriture disponible ; il n'a pas davantage été possible de déterminer à quel moment pouvait intervenir les compétitions inter- et intraspécifique, lorsque les populations atteignent la capacité limite du milieu ou bien lors de leur déclin. La question se complique encore pour les espèces granivores par l'occupation de l'habitat qui dépend étroitement de la présence des mares où les oiseaux doivent venir boire impérativement tous les jours et dont le remplissage dépend étroitement de la pluviosité.

M.-Y. Morel, G. J. Morel : *ornithologues*, 1 route de sallenelles, Bréville-les-monts, 14860 Ranville

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWARTHA (H. G.) et BIRCH (L. C.), 1954. - The distribution and abundance of animals. Chicago. University of Chicago Press.
- BELTRANDO (G.), CHARRE (J.) et DOUGUEDROIT (A.), 1986. - Régionalisation des variations temporelles récentes des précipitations de la zone soudano-sahélienne (de l'océan Indien à l'océan Atlantique). Changements globaux en Afrique durant le Quaternaire. *Trav. et doc. ORSTOM*, Paris, n° 197 : 25-28.
- BILLE (J.-C.), 1977. - Étude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien. *Trav. et doc. ORSTOM*, Paris, n° 65, 82 p.
- BIRCH (L. C.), 1957. - The meanings of competition. *Am. Nat.*, 91 : 5-18.
- BROWN (L. H.), URBAN (E. K.) et NEWMAN (K.), 1982. - The birds of Africa. Vol. I. The Ostrich to the Falcons. Academic Press, London.
- CRAIG (A. J. F. K.), 1983. - Moulting in southern African passerine birds : a review. *Ostrich*, 54 : 220-236.
- DEAN (W. R. J.) et HOCKEY (P. A. R.), 1989. - An ecological perspective of lark (Alaudidae) distribution and diversity in the southwest-arid zone of Africa. *Ostrich*, 60 : 27-34.
- DUNNING (J. B. Jr.), 1986. - Shrub-steppe bird assemblages revisited : implications for community theory. *Amer. Nat.*, 128 : 82-98.
- EARLÉ, 1981. - Factors governing avian breeding in *Acacia* savanna, Pietermaritzburg. Part 1 Extrinsic factor. *Ostrich*, 52 : 65-73.
- ELIOTT (C. C. H.) et JAEGER (M. M.), Eds. 1986. - *Proceedings of the International Conference of the Quelea : Ecology, Management, Policy*. Kenya 13-22 Jan 1985, 132 P., FAO Rome.

- FOLSE, (L. J.), 1982. - An analysis of avifauna - resource relationships on the Serengeti plains. *Ecological Monographs*, 52 : 111-127.
- FOSTER (M. S.), 1974. - A model to explain molt-breeding overlap and clutch size in some tropical birds. *Evolution*, 28 : 182-190.
- FOSTER (M. S.), 1975. - The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *Condor*, 77 : 304-314.
- FRY (C. H.), KEITH (S.) et URBAN (E. K.), 1988. - The birds of Africa. Vol. III. Academic Press, London.
- GETTLER-SUMMA (M.), 1983. - Application de l'analyse des données à l'étude des régimes alimentaires de cinq espèces de Columbides recueillis dans le Nord Sénégal. Thèse doctorat 3^e cycle. Université P.-et-M.-Curie. Paris.
- HILDËN (O.), 1965. - Habitat selection in birds : a review. *Annales Zoologici Fennici*, Helsinki, 2 : 53-75.
- IMMELMANN (K.), 1971. - Ecological aspects of periodic reproduction : 341-389 in Farner D. S. and King J. R., Ed. *Avian Biology*. Academic Press New York and London.
- JONES (J.), 1976. - The tale of the Golden Sparrow. *Spectrum*, 146 : 7-9.
- KEAST (J. A.) et MARSHALL (A. J.), 1954. - The influence of drought and rainfall on reproduction in Australian desert birds. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 124 : 493-499.
- LACK (D.), 1954. - The Naturel Regulation of Animal Numbers. Oxford : Oxford University Press.
- LACK (P. C.), 1987. - The structure and seasonal dynamics of the bird community in Tsavo East National Park, Kenya. *Ostrich*, 58 : 9-22.
- MAC ARTHUR (R. H.), 1962. - Some generalized theorems of natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 48 : 1893-1897.
- MAC ARTHUR (R. H.), 1969. - Species packing and what interspecies competition minimizes. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 64 : 1369-1371.
- MAC ARTHUR (R. H.), 1970. - Species packing and comprtitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology*, 1 : 1-11.
- MOREL (G. J.), 1968a. - L'impact écologique de *Quelea quelea* (L) sur les savanes sahéliennes. Raisons du pullulement de ce Plocéidé. *Terre et Vie*, 114 : 69-98.
- MOREL (G. J.), 1968b. - Contribution à la synécologie des oiseaux du Sahel sénégalais ; Thèse doct. d'État, *Mém. ORSTOM*, n° 29, Paris, 179 p.
- MOREL (M.-Y.), 1973. - Contribution à l'étude dynamique de la population de *Lagonosticta senegala* (Estrildidés) à Richard-Toll, Sénégal. Interrelations avec le parasite *Hypochoera chalybeata* (Müller) (Viduinés). *Mém. Mus. nat. hist. nat.*, sér. A, Zool., 78, 156 p.
- MOREL (M.-Y.), 1983. - La mue de *Streptopelia roseogrisea* dans une région tropicale semi-aride (Nord-Sénégal). *Alauda*, 51 : 179-202.
- MOREL (M.-Y.), 1987. - La Tourterelle des bois, *Streptopelia turtur*, dans l'Ouest africain : mouvements migratoires et régime alimentaire. *Malimbus*, 9 : 23-42.
- MOREL (M.-Y.), 1988. - Successful introduction of *Passer domesticus indicus* Jardine and Selby in Senegambia. *Proc VI Pan. Afr. Orn. Congr.* : 159-160.
- MOREL (M.-Y.) (sous presse). - Comparison of the life cycles of long-breeding afro-tropical species in Senegal. *Proc VII Pan. Afr. Orn. Congr.*
- MOREL (G. J.) et MOREL (M.-Y.), 1972. - Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : l'avifaune et son cycle annuel. *Terre et Vie* : 410-439.
- MOREL (G. J.) et MOREL (M.-Y.), 1974a. - Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal. Influence de la sécheresse de l'année 1972/73 sur l'avifaune. *Terre et Vie*, 28 : 95-123.

- MOREL (G. J.) et MOREL (M.-Y.), 1974b. - Une colonie de *Quelea quelea* (L) établie sur roseaux au Sénégal. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, XXV : 67-71.
- MOREL (G. J.) et MOREL (M.-Y.), 1978a. - Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal. Etude d'une communauté avienne. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, XIII : 3-34.
- MOREL (G. J.) et MOREL (M.-Y.), 1978b. - Éléments de comparaison entre *Quelea quelea* (L) et *Passer luteus* (Lichtenstein) dans les savanes tropicales de l'Ouest africain. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, XIII : 347-358.
- MOREL (G. J.) et MOREL (M.-Y.), 1980. - Has the Golden Sparrow replaced the Black-faced Dioc in West-Africa? *17 Congr Int. Orn* : 1150-54.
- MOREL (G. J.) et MOREL (M.-Y.), 1982. - Dates de reproduction des oiseaux de Sénégal. *Bonner Zool. Beit.*, 33 : 249-268.
- MOREL (G. J.) et MOREL (M.-Y.), 1990. - Les oiseaux de Sénégal. Notices et cartes de distribution. *Didactiques*, ORSTOM. 178 p.
- MORSE (D. H.), 1971. - The insectivorous bird as an adaptative strategy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2 : 177-200.
- NDIAYE (A.), 1974. - Recherches sur la diminution des populations de *Quelea quelea* (L) dans la vallée du fleuve Sénégal. Thèse doctorat 3^e cycle. Université Paris-VI.
- POUPON (H.), 1979. - Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne au nord du Sénégal. *Trav. et Doc. ORSTOM*, n° 115, 352 P., 46 fig., 7 cartes ann. n. et coul., Paris.
- ROUX (F.), JARRY (G.), MAHÉO (R.) et TAMISIER (A.), 1976. - Importance, structure et origine des populations d'Anatidés hivernant dans le delta du Sénégal. *Oiseau et RFO*, 46 : 299-336 : 47 : 1-24.
- SCHOENER (T. W.), 1974. - Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185 : 27-39.
- SERVENTY (D. L.), 1971. - Biology of desert birds. In Farner D. S. and King J. R. *Avian biology*. Academic Press. New York and London.
- URBAN (E. K.), FRY (C. H.) et KEITH (S.), 1986. - The birds of Africa. Vol. II. Academic Press, London.
- WARD (P.) 1965a. - Feeding ecology of the Black-faced Dioc *Quelea quelea* in Nigeria. *Ibis*, 107 : 173-214.
- WARD (P.), 1965b. - The breeding biology of the Black-faced Dioc *Quelea quelea* in Nigeria. *Ibis*, 107 : 326-349.
- WARD (P.), 1977. - *Quelea* investigations project, Nigeria. Final report 1972-1975. Center for Overseas Pest Research, London : 57.
- WIENS (J. A.), 1989. - The ecology of bird communities, 2 vol. Cambridge University Press.
- WILLOUGHBY (E. J.), 1971. - Biology of larks (Aves : Alaudidae) in the central Namib Desert. *Zoo. Afri*, 6 : 133-176.