

Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal. Etude d'une communauté avienne

Gérard J. MOREL et Marie-Yvonne MOREL

ORSTOM, Station d'Ecologie de Richard-Toll
B.P. 20 - Richard-Toll, Sénégal.

RÉSUMÉ

Etude d'une population avienne, nicheuse et non-nicheuse, dans la savane arbustive du Sénégal septentrional ($16^{\circ} 13' N - 15^{\circ} 06' W$), par des dénombrements mensuels et la recherche bimensuelle des nids sur un quadrat de 25 ha pendant 8 années consécutives (1969-1976). Les pluies tombent uniquement de juillet à octobre mais la moyenne annuelle de 300 mm est sujette à de grandes variations. La température moyenne annuelle est voisine de $29^{\circ} C$ avec des écarts importants entre le jour et la nuit (moyenne des minimums : 21 ± 4 et des maximums : 36 ± 3). La végétation se caractérise par la présence d'essences ligneuses épineuses (*Acacia senegal* et *Balanites aegyptiaca*) et d'un pourcentage élevé de plantes annuelles (75 % sur un total de 121 espèces végétales). Les graminées annuelles représentent 40 % du total des espèces et 70 % de la biomasse herbacée.

L'essentiel des résultats est consigné dans une suite de tableaux et de graphiques. Variations saisonnières et annuelles importantes.

Nombre d'espèces recensées : total de 112 dont 83 éthiopiennes et 29 paléarctiques migratrices, (*Accipitridae* et *Falconidae* exclus); par an : 73 ± 5 ; par mois : 25 ± 3 avec différence hautement significative entre le maximum de septembre et le minimum de mai.

Effectifs. Densité moyenne annuelle : $5,8 \pm 2,3$ indiv./ha dont 86 ± 3 % pour les éthiopiens résidents. Différence hautement significative entre le maximum de septembre et le minimum de mai. Indice de diversité moyen annuel de $3,6 \pm 0,4$ et équitabilité moyenne annuelle : 78 ± 7 . Corrélation presque parfaite entre l'un et l'autre. Indice de dominance moyen annuel : 43 ± 10 .

Biomasse. Moyenne annuelle de 297 ± 76 g/ha dont 93 ± 1 % pour la faune éthiopienne résidente. Indice de dominance : 43 ± 5 . Douze espèces sont particulièrement importantes à la fois par leurs effectifs et leurs biomasses (tabl. IX et X). Nidification : 29 espèces ont niché sur le quadrat (10 Non-Passereaux et 19 Passereaux). Nombre moyen annuel d'espèces nicheuses sur les 25 ha : $13,5 \pm 1,5$. Longueur moyenne annuelle de la saison de reproduction : $7,7 \pm 4,2$ mois (12 mois en 1969/70 et 1974/75 et aucune reproduction en 1972/73). Nombre moyen annuel de nids/ha/an : $2,5 \pm 0,9$, si on excepte 1975/76; avec 1975/76 (reproduction en colonies de *Passer luteus*) : $6,4 \pm 9,5$.

SUMMARY

This paper presents the results of a study of breeding and non-breeding bird populations in the bush savanna ecosystem of northern Senegal ($16^{\circ} 13' N - 15^{\circ} 06' W$). Observations were made by monthly censuses and bi-monthly searches for nests in a 25 ha quadrat, continuously for 8 years (1969-1976). The region is characterized by rains which occur only between July and October with annual mean of 300 mm and large annual fluctuations. The annual mean temperature is about $29^{\circ} C$ with big differences between day and night (mean of minima : 21 ± 4 and of maxima : 36 ± 3). Thorny trees (*Acacia senegal* and *Balanites aegyptiaca*) and a high percentage of annual plants (75 % of a total of 121 plant species) are characteristic of the vegetation. Annual grasses amount to 40 % by species and 70 % by herbaceous biomass.

Most of the results are given in tables and graphs.

Number of species censused : a total of 112 species of which 83 Ethiopian and 29 Palearctic migrants (*Accipitridae* and *Falconidae* excluded); annual mean, 73 ± 5 ; monthly mean, 25 ± 3 with a significant difference ($p < 0,05$) between the rainy season maximum and the dry season minimum.

Density. Annual mean density : 5.8 ± 2.3 bird/ha of which 86 ± 3 % were Ethiopian resident species. A significant difference ($p < 0,05$) between September maximum and May minimum. Mean annual diversity index was 3.6 ± 0.4 and mean annual equitability 78 ± 7 . Almost perfect correlation between both sets of values. Mean annual dominance index : 43 ± 10 .

Bird biomass. Mean annual biomass was 297 ± 76 g/ha of which 93 ± 1 % was for the resident Ethiopian fauna. Dominance index : 43 ± 5 . Twelve species (*Columbidae*, *Alaudidae*...) are particularly important both for their density and their biomass (tables IX and X). Breeding : 29 species nested on this quadrat (10 Non-passerines and 19 passerines), and the mean annual number of breeding species in the 25 ha was 13.5 ± 1.5 . Mean annual duration of the breeding season : 7.7 ± 4.2 months (12 months in 1969/70 and 1974/75 but no reproduction at all in 1972/73). Mean annual number of nests /ha : 2.5 ± 0.9 , 1975/76 excluded; if we include 1975/76 data (colonial nesting of *Passer luteus*) : 6.4 ± 9.5 .

Les principaux facteurs qui agissent sur la population sont l'eau (à la fois par son action sur la croissance des végétaux et comme boisson), le feu qui détruit la strate herbacée, la strate herbacée (qui varie en hauteur, densité et composition) et la production d'Arthropodes.

Cette savane aride tropicale est caractérisée par :

- une richesse spécifique relative puisque la liste totale (sur 8 ans) est de 112 espèces et la liste mensuelle seulement de 25 espèces.
- une territorialité allant du territoire typique jusqu'à l'absence totale de territoire (nomadisme).
- l'absence de saturation en espèces (niches disponibles) due à l'instabilité climatique : une partie de la production animale et végétale est saisonnière et aléatoire. Aucune espèce d'oiseau ne peut exploiter rationnellement des ressources aussi changeantes.
- le niveau de la faune résidente étant déterminé par le minimum de ressources de la saison sèche, la courte saison des pluies (3 à 4 mois) produit un surplus qui est utilisé de plusieurs façons : une faible fraction par les oiseaux (les migrateurs ne constituent que 7 % de la biomasse), la plus grande partie par les invertébrés et les décomposeurs. Certaines années, *Passer luteus* niche et est alors un consommateur important.
- le flux d'énergie utilisé par l'avifaune n'a pas été calculé mais on peut prédire qu'il est très variable : certaines années, la reproduction ne dure que 3 à 4 mois, d'autres 12 mois et en 1975 *Passer luteus* avait 25 nids à l'hectare.
- alors que dans la savane arbustive les migrateurs ne consomment qu'une faible part du surplus de la saison des pluies, dans les marais de la vallée et du delta du fleuve Sénégal, les migrateurs tiennent une place importante.

En conclusion : cette savane arbustive aride est tropicale par sa faune. Mais sa richesse en espèces ne peut être expliquée par la stabilité climatique puisque l'instabilité en est la caractéristique essentielle. Tous les indices calculés pour définir cette avifaune montrent une grande variabilité. L'indice de diversité n'est pas lié significativement au nombre d'espèces (par conséquent à la structure de l'habitat) ; mais à l'équitabilité : chaque année, l'avifaune est composée de quelques espèces à densité beaucoup plus élevée que les autres.

MOTS-CLÉS : Communauté avienne — Savane — Sahel — Ferlo — Sénégal.

Les études d'avifaune en milieu tropical ont été jusqu'ici limitées essentiellement aux régions humides. Quant aux études sur les régions arides ou semi-arides, elles ont le plus souvent négligé la distinction entre zone tempérée et zone tropicale.

Or ces milieux tropicaux arides et semi-arides sont particulièrement bien représentés en Afrique boréale où ils recouvrent une large surface allant de l'Océan Atlantique à la Mer Rouge entre les latitudes 15 et 18° N. Ils font partie d'une zone plus vaste, le Sahel, tristement célèbre depuis la fameuse sécheresse de 1972. C'est donc dans cette région qu'une étude intensive de l'avifaune a été poursuivie sans discontinuité pendant 8 ans. Dans cet article, on cherchera à définir cette faune et à en faire ressortir l'originalité. On complètera ainsi les résultats déjà publiés sur ce sujet (Morel & Morel, 1972, 1974 et sous presse).

The main factors that influence the population were water (both as an agent of vegetation growth and for drinking); fire which destroys the grasslayer; the grasslayer (which varies in its height, density and composition); and arthropod production.

This arid tropical savanna was characterized by :

- its relative species richness since the total checklist (for 8 years) numbered 112 species but the monthly list averaged only 25 species.
- both territorial and non-territorial species (nomadism).
- its specific unsaturation : empty niches exist because of climatic instability.
- since the resident bird population is controlled by the dry season minimum food supply, the short rainy season (3-4 months) produces a food surplus : a small fraction is used by the birds (the migrants biomass is not higher than 7 %) but most of the production goes through the invertebrates and soil decomposers. In certain years, nesting *Passer luteus* are important consumers.
- the energy flow which is utilised by the bird population has not been calculated but is predicted to be highly variable. In some years nesting occurred over 3 or 4 months only, while in others it extended over 12 months. In 1975 *Passer luteus* built 25 nests per hectare.
- while in the dry bush savanna Palearctic migrants only consume a small part of the rainy season surplus, in the wetlands of the Senegal valley and delta they take a much more important place.

To conclude : this dry bush savanna is tropical as far as the fauna is concerned. But the specific richness cannot be explained through climatic stability since its climatic variations are its main feature. All the indices which have been tested to try and obtain a definition of this bird population show much variation. The diversity index is not significantly correlated with the number of species (with the habitat structure), but with equitability : each year, the bird population is comprised of a few species with a much higher density than the other.

KEY WORDS : Avian community — Savanna — Sahel — Ferlo — Senegal.

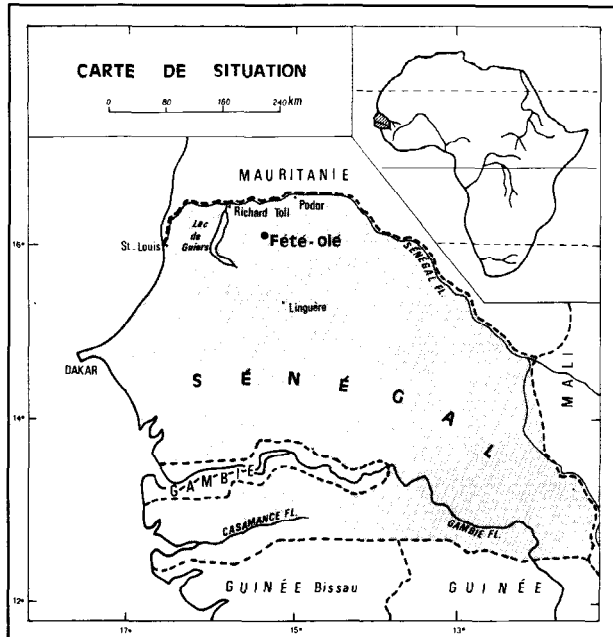
1. PRÉSENTATION DU MILIEU ET DES MÉTHODES DE TRAVAIL

1.1. LE MILIEU

Lieu de l'étude

C'est un quadrat de 25 ha, au lieu dit Fété-Olé, (16°13'N et 15°06'W), au nord ouest de la République du Sénégal et à une trentaine de kilomètres du fleuve du même nom, dans une région appelée le Ferlo (Carte de situation).

Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol., vol. XIII, n° 1, 1978 : 3-34.



Climat

A une saison des pluies, longue de 3 à 4 mois, (juin à octobre) succède une longue saison sèche de 8 à 9 mois. La moyenne des précipitations est de 319 ± 39 mm, le mois d'août étant habituellement le plus pluvieux. Les différences entre les années sont considérables (fig. 1), les extrêmes allant de 33 mm en 1972 jusqu'à 793 mm en 1955. (Rodier, 1975). La moyenne annuelle des températures est voisine de 29°C , caractéristique des climats tropicaux, mais montre des variations journalières et saisonnières importantes : (moyennes des minimums : 21 ± 4 et des maximums : 36 ± 3) (fig. 2). Ce climat est très fortement saisonnier et, en ce sens, il est prévisible; cependant l'amplitude des variations (essentiellement de la pluviométrie) est imprévisible. La figure 3 résume les données pluviométriques particulières aux années de cette étude.

Végétation

Le Ferlo fait partie d'un ensemble dunaire fortement érodé, au relief très faible, mais il est suffisamment varié pour que Valenza et Diallo (1972) aient pu y distinguer 7 « formations » pédologiques, 13 « groupements » et 48 « parcours » botaniques différents, eux-mêmes constitués de plusieurs faciès. Le quadrat de Fété-Olé est situé dans une « formation » sur sol sableux, dans le « groupement » sur dune continentale à *Balanites aegyptiaca* et *Schoenefeldia gracilis* et le

Représentation approximative
Isohyètes 300 à 500 mm

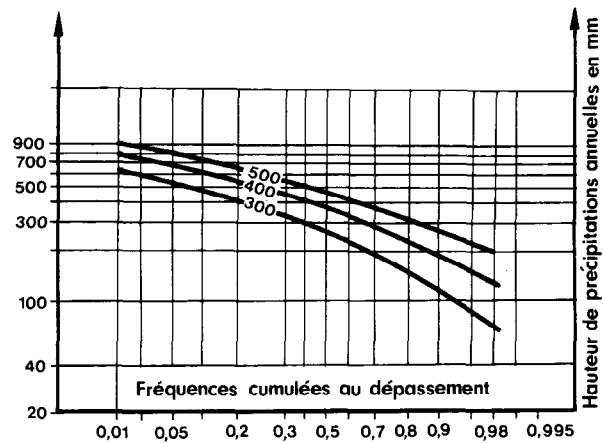


FIG. 1. — Distribution temporelle des précipitations annuelles en zone sahélienne proprement dite.

« parcours Pa 1 » à *Boscia senegalensis* et *Alysicarpus ovalifolius*.

A l'intérieur du quadrat, Bille et Poupon (1972, 1974) ont pu identifier 110 espèces dont 67 plantes herbacées, une trentaine d'arbres ou d'arbustes et 13 hémicryptophytes.

Le tapis herbacé est composé de plantes annuelles et se renouvelle, par conséquent, une seule fois l'an, au moment des pluies. Dès le début de la saison sèche,

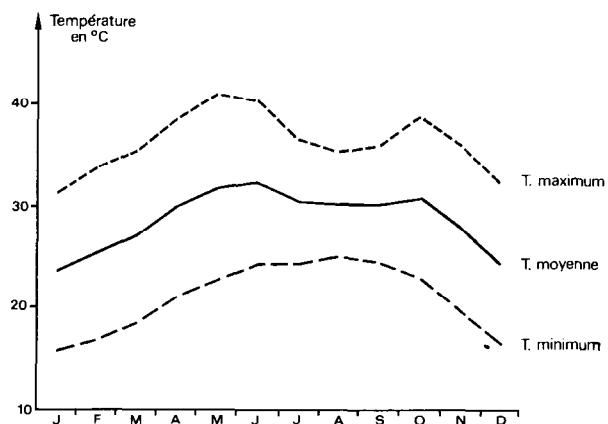


FIG. 2. — Evolution des températures maximales, minimales et moyennes mensuelles de août 1969 à décembre 1976.

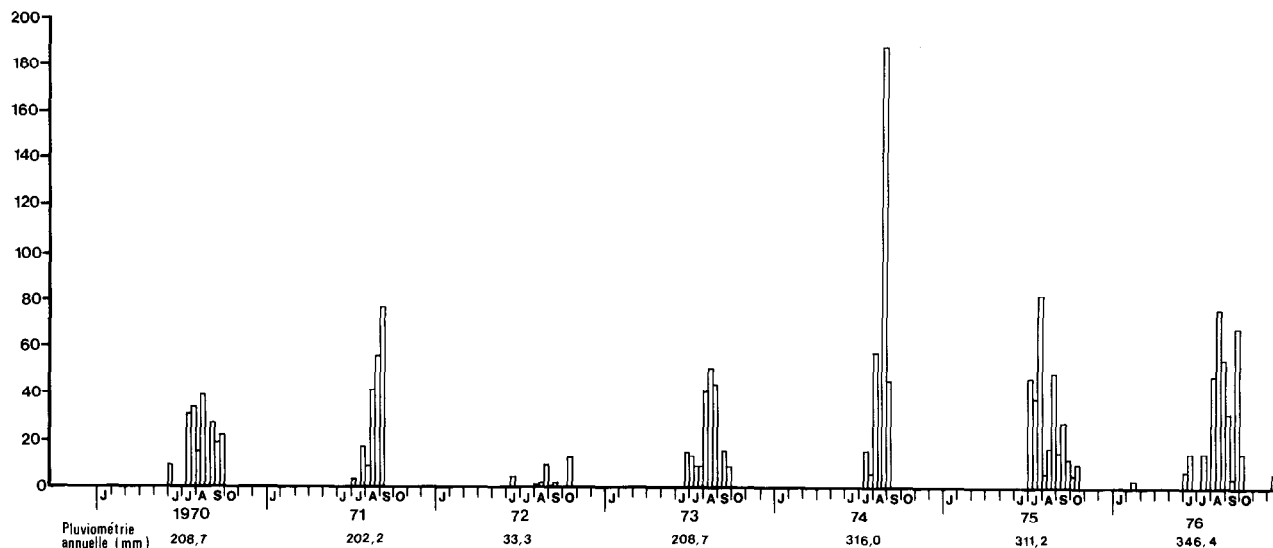


FIG. 3. — Répartition décadaire des pluies sur le quadrat de 25 ha de Fété-Olé entre 1970 et 1976.

les plantes se flétrissent et les graines tombent à terre pour y rester jusqu'à la saison des pluies suivante, constituant une remarquable énergie stockée, prévisible et imputrescible sous ces climats secs.

Cornet et Poupon (1977) ont dressé pour Fété-Olé un transect de végétation suivant une toposéquence. Une dénivellation de 4 mètres entre les points les plus hauts et les plus bas crée un microrelief occupé différemment par les végétaux. Neuf « groupements » végétaux y ont été définis dont 5 sur les sols non hydromorphes qui représentent 95 % de la surface et les quatre autres sur les sols hydromorphes des dépressions. La figure 4 fait également apparaître la répartition des principales plantes herbacées (*Aristida*, *Schoenefeldia gracilis*, *Panicum laetum*, *Brachiaria xantholeuca*, *Zornia glochidiata* et *Alysicarpus ovalifolius*) dans les groupements. Toutefois, la répartition et la fréquence de ces plantes herbacées varient avec les années à cause des irrégularités du déroulement de la saison des pluies. La couverture du sol est faible en haut des dunes (groupement I a : 60 % de la surface).

La strate ligneuse est composée de 22 espèces dont 6 représentent à elles seules 98 % des individus (Poupon et Bille, 1974) : par ordre d'importance décroissante : *Guiera senegalensis* (53 %), *Balanites aegyptiaca* (13 %), *Grewia bicolor* (10 %), *Commiphora africana* (8 %); *Acacia senegal* et *Boscia senegalensis* (7 % chacun). Le nombre total d'individus (y compris les rejets) est égal à 868 (Cornet et Poupon, *op. cit.*) dont 133 ont plus de 1 mètre et quelques uns seulement plus de 4 à 5 mètres. Sur le quadrat de recensement, on

compte dans cette dernière catégorie quelques *Balanites* et 2 Baobabs (*Adansonia digitata*). La répartition varie avec la topographie : *Grewia* et *Boscia* sont rares sur dunes, *Balanites aegyptiaca* est fréquent en haut des dunes et *Acacia senegal* et *Commiphora* marquent une préférence pour les pentes (Bille et Poupon, *op. cit.*). La densité est approximativement double pour les dépressions. Toutefois, cet inventaire est sujet à variations du fait des conditions climatiques. Après la sécheresse de 1972, la mortalité fut très élevée, mais variable avec les espèces (63 % pour les *Guiera* des hauts de dunes à 5 % pour les *Balanites*). La couverture donnée par le feuillage est de 9,6 % dont 2,8 pour les dépressions et 6,8 pour le reste de la surface : ce qui permet de classer le milieu de Fété-Olé dans les savanes, telles qu'elles sont définies par Emlen (1966) (couverture comprise entre 3 et 15 %). Les invertébrés, surtout les insectes, se développent rapidement avec l'arrivée des pluies (Gillon et Gillon, 1974). Cette production, quasi soudaine, souvent massive et périssable, fournit une sorte de « surplus » dont l'utilisation pose une question très intéressante.

Points d'eau

La région ne comprend aucun point d'eau naturel permanent à l'exception du fleuve Sénégal et du lac de Guier. Seuls les puits modernes, espacés de 40 kilomètres, procurent de l'eau toute l'année. Les pluies remplissent toutes les dépressions; leur durée est variable : quelques jours ou quelques semaines pour les flaques,

juqu'à 6 mois et plus pour les mares des interdunes. Les dernières s'assèchent habituellement fin décembre, mais certaines années gardent encore de l'eau jusqu'en mars.

Feu

C'est un facteur subnaturel des savanes à longue saison sèche comme la nôtre. Il sévit les années où l'herbe est drue (c'est-à-dire à pluviométrie élevée) mais s'arrête de lui-même les années où l'herbe est courte et clairsemée (faible pluviométrie). Toutes les herbes étant annuelles, le feu ne provoque aucune repousse à la différence de ce qui se passe dans les savanes à herbes pérennes.

En conclusion, cette savane arbustive présente une grande complexité de sol et de végétation. A la différence des régions tropicales humides, le climat est fortement saisonnier et, par conséquent, prévisible, mais les différences considérables de pluviométrie d'une année sur l'autre créent chaque année des conditions particulières. Les productions sont donc renouvelées régulièrement aux mêmes dates, mais elles varient aussi bien en qualité qu'en quantité.

1.2. MÉTHODES DE TRAVAIL

Elles consistent essentiellement en un dénombrement mensuel de tous les oiseaux et en une recherche bimensuelle des nids sur un carré de 500 mètres de côté (25 ha). Ce carré est divisé en 10 bandes de 50 mètres de large, abornées tous les 50 mètres. Les bandes impaires sont parcourues le premier jour et les bandes paires le deuxième; le dénombrement mensuel est la somme de ces deux dénombrements partiels. Les dénombrements sont effectués à pied par 3 observateurs entre 8 heures 30 et 10 heures, à une vitesse moyenne de 1,7 km/h. Les deux observateurs latéraux s'assurent que les oiseaux recensés sont bien à l'intérieur de la bande tandis que l'observateur central prend les notes au magnétophone. Tous les oiseaux vus posés (à terre ou dans les arbres) sont comptés, à l'exclusion de ceux qui traversent la bande au vol. Toutefois, les hirondelles, les martinets et les busards (espèces qui chassent au vol) sont retenus. Ce milieu ouvert est évidemment très favorable à ce genre de dénombrement uniquement visuel. Et l'on peut estimer que fort peu d'oiseaux échappent ainsi aux observateurs. Ces recensements s'adressent donc à la totalité des espèces, nicheuses ou non.

Le quadrat est deux fois par mois l'objet d'une recherche soignée de tous les nids à l'aide de quatre personnes. La fouille dure environ quatre heures. Ne

sont retenus que les nids contenant des œufs ou des poussins; l'intervalle de 15 jours permet en général de déterminer le taux de succès des nids. Chaque nid et les détails s'y rapportant sont consignés sur une fiche. La plus grande partie des nids est ainsi découverte, toutefois ceux de *Camaroptera* et les nids certainement nombreux de *Mirafr* sont sous-estimés.

2. RÉSULTATS

La figure 5 donne les principales caractéristiques de l'avifaune et du milieu physique à Fété-Olé. Les années commencent toujours en juillet, date théorique du début de la saison des pluies. Les résultats pour 1970/71 manquent à cause de l'insuffisance des données recueillies.

2.1. COMPOSITION DE L'AVIFAUNE

Le nombre d'espèces comptées entre 1969 et 1976 sur le quadrat de Fété-Olé est de 112 (*Accipitridae* et *Falconidae* exclus) : 83 espèces éthiopiennes (dont 67 sédentaires et 16 migratrices) et 29 paléarctiques. Cinquante espèces sont des Non-Passereaux (dont 44 pour la faune éthiopienne) et 62 des passereaux (dont 23 paléarctiques). Dans le tableau I nous donnons les caractéristiques principales de cette avifaune qui sont :

Taille des espèces : la moitié des espèces est de petite taille et les Passereaux en comptent à eux seuls 43 %. Les espèces de grande taille sont presque exclusivement des Non-Passereaux (20 des 22 % recensées).

Régime alimentaire : les Invertébrés jouent un rôle essentiel dans l'alimentation puisque 82 pour cent des espèces en vivent, soit exclusivement (53 %), soit partiellement. Un quart des espèces se nourrissent de graines, soit uniquement (12), soit en complément d'Invertébrés (16).

Lieu de collecte de la nourriture : le plus fréquenté est le sol où 50 pour cent des espèces recherchent soit les Invertébrés, soit les graines ou les deux. Les arbres viennent ensuite (27 %) : ils sont exploités par les insectivores et les insectivores/frugivores; treize pour cent capturent leurs proies en l'air : ce sont principalement des espèces migratrices (11).

L'habitat principal est l'arbre : 73 % des espèces; 37 % s'y tiennent exclusivement; 36 % fréquentent sol et arbres.

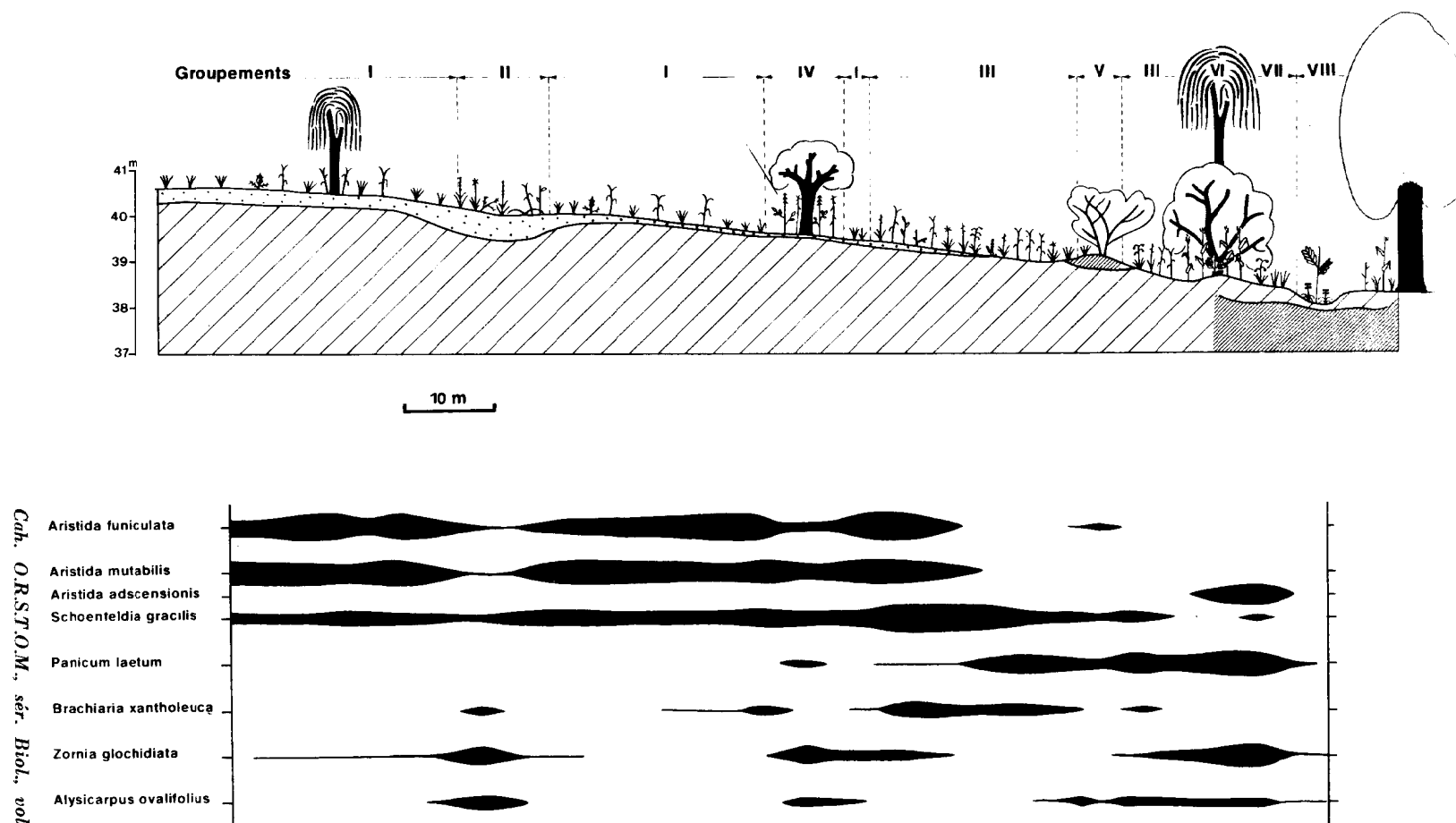


FIG. 4. — Fété-Olé. *En haut* : Transect de végétation suivant une toposéquence. *En bas* : Répartition des principales espèces (d'après Cornet et Poupon).

L É G E N D E

SOLS



< à 10 % d'argile



10 à 20 % d'argile



> 30 % d'argile

GRAMINÉES



1 — *Aristida*



2 — *Schoenfeldia gracilis*



3 — *Cenchrus*



4 — *Dactyloctenium aegyptium*



5 — *Digitaria*



6 — *Brachiaria*



7 — *Diheteropogon hagerupii*



8 — *Panicum*



9 — *Echinochloa colona*

AUTRES ESPÈCES



B — *Blepharis linariifolia*



Z — *Zornia glochidata*



Al — *Alysicarpus ovalifolius*



M — *Merremia*



C — *Commelina forskalei*



Ac — *Achyranthes argentea*



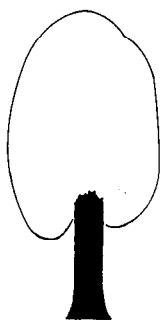
I — *Indigofera*



H — *Hibiscus*



Grewia bicolor



Sclerocarya birrea



Guiera senegalensis



Commiphora africana



Balanites aegyptiaca

Légende de la fig. 4.

TABLEAU I
CARACTERISTIQUES GENERALES DE L'AVIFAUNE DU QUADRAT DE 25 HECTARES DE FETE-OLE
ENTRE JUILLET 1969 ET JUIN 1976

	Ethiopiens sédentaires		Ethiopiens migrateurs		Paléarctiques		Totaux
	N.P.	P.	N.P.	P.	N.P.	P.	
Nombre total d'espèces	33	34	11	5	6	23	112
POURCENTAGE D'ESPECES							
Nombre	29	30	10	5	5	21	100
Taille							
petite	2	21	4	3	1	19	50
moyenne	12	7	3	2	2	2	28
grande	15	2	3	0	2	0	22
Type de nourriture							
graines	5	4	1	—	2	0	12
insectes	12	11	8	1	3	18	53
fruits	3	0	—	—	—	—	3
insectes +	graines	3	9	1	3	—	16
	fruits	3	4	—	1	3	11
	fleurs	0	2	—	—	—	2
	carnivores	3	—	—	—	—	3
Lieu de nourriture							
sur le sol	17	15	4	3	3	8	50
dans les arbres	8	7	2	1	—	9	27
sur le sol et les arbres	2	6	—	—	—	—	8
en volant	2	—	4	1	2	4	13
divers	—	2	—	—	—	—	2
Habitat							
sur le sol	7	6	4	0	2	4	23
dans les arbres	9	8	3	3	1	13	37
sur le sol et dans les arbres	13	16	3	1	1	2	36
dans les airs	—	—	—	1	1	2	4

N.P. = Non-Passereaux ; P. = Passereaux.

n'a pas remonté; or les pluies ont été très déficitaires en 1972 et sont restées depuis au-dessous de la normale.

2.2. NOMBRE D'ESPÈCES ET SES VARIATIONS

Le nombre moyen annuel d'espèces recensées est de 73 ± 5 , soit les 2/3 de la liste générale. Il comprend 3/4 d'espèces éthiopiennes et 1/4 d'espèces paléarctiques (tabl. II).

Les variations annuelles les plus faibles sont celles des migrateurs paléarctiques, dont le nombre moyen annuel reste constant malgré les changements climatiques. Par contre, le nombre moyen annuel d'espèces éthiopiennes est tombé de 62,0 avant la sécheresse à $52,0 \pm 2,7$ depuis. Les variations sont les plus fortes pour les éthiopiens migrateurs qui semblent très sensibles au déroulement de la saison des pluies. Leur nombre moyen annuel est passé de 9,5 à $6,5 \pm 2,4$ et

TABLEAU II
NOMBRES MOYENS ANNUELS DES ESPECES RECENSEES SUR LE QUADRAT DE 25 HECTARES DE FETE-OLE ENTRE 1969 ET 1976.

Espèces	1969-1976		Moyennes annuelles		% moy. annuelle avifaune totale
	N	%	N	%	
TOTALITE	112	100	73 ± 5	100	65
Ethiopiennes résidentes	67	59	48 ± 5	67	72
migratrices	16	15	7 ± 2	8	44
Paléarctiques migratrices	29	26	18 ± 1	25	62

Le nombre moyen mensuel est de 25 ± 3 (Fig. 6). Le tableau III fait apparaître l'importance des espèces éthiopiennes résidentes (77 %), elles-mêmes composées d'un nombre à peu près équivalent d'espèces Non-Passereaux et Passereaux.

Variations saisonnières et annuelles *.

Le nombre d'espèces est maximal en septembre (35 ± 6) et minimal en mai (17 ± 3) et la différence est hautement significative (Fig. 7). Si, au mois de mai, la faune est réduite aux espèces résidentes à leur minimum (16 ± 2) et, parfois à une espèce paléarctique migratrice (1 ± 1), au mois de septembre, au contraire, on recense à la fois des espèces éthiopiennes (aussi bien les résidentes (25.3 ± 4.1) que les migratrices (4.5 ± 2.0), toutes deux à leur maximum) et les espèces paléarctiques (5.5 ± 1.9). Cependant, une relation inverse liant le nombre d'espèces au temps n'est pas significative pour toutes les années : elle l'est, si on considère l'ensemble des années et encore pour les années 1971/72 et 1972/73 ($r = -0.61$ et -0.74 respectivement).

TABLEAU III

NOMBRE MOYEN MENSUEL D'ESPECES RECENSEES ENTRE 1969 ET 1976 SUR LE QUADRAT DE 25 HA DE FETE-OLE

Espèces	Nombre	%	Nombre	%
a) Ethiopiennes résidentes :				
— Non-Passereaux	9.2 ± 1.2	37		
— Passereaux	9.9 ± 1.4	40		
Total	19.1 ± 3.2	77		
migratrices :	1.0 ± 1.5	4		
Total	20.1 ± 4.6	81	20.1 ± 4.6	81
b) Paléarctiques (migratrices)			4.6 ± 3.0	19
Total général			25.0 ± 3.0	100

* (L'année est divisée grossièrement en deux saisons : saison des pluies (juillet à octobre) et saison sèche (novembre à juin). Cette division est certes quelque peu arbitraire car il est difficile de fixer une fois pour toutes les dates limites de la saison des pluies, compte-tenu des variations annuelles du déroulement des pluies; quant à la saison sèche, celle-ci présente des différences importantes entre son début et sa fin et d'une année à l'autre. Quoique arbitraire, cette division sera utile et elle correspond à un fait important : la présence, pendant les seuls mois de la saison des pluies, des espèces migratrices éthiopiennes).

AVIFAUNE

Présence des espèces éthiopiennes

résidentes
migratrices

paléarctiques

migratrices

Reproduction des espèces éthiopiennes

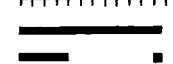
résidentes
migratrices

paléarctiques

migratrices

mois de l'année

J A S O N D J F M A M J



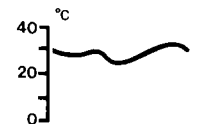
non reproductrices

MILIEU PHYSIQUE

existence de mares (seule eau superficielle disponible)



Températures moyennes (°C)



Pluviométrie moyenne (mm)

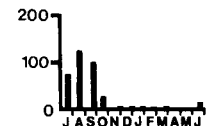


FIG. 5. — Caractéristiques de l'avifaune de Fête-Olé et du milieu physique de 1970 à 1976.

La différence du nombre d'espèces entre saison des pluies et saison sèche est significative pour les années 1971/72, 1972/73 et 1973/74 seulement (Tabl. IV).

— En 1971/72, année record du nombre moyen d'espèces (29 ± 9), le nombre d'espèces est beaucoup plus élevé en saison des pluies qu'à l'ordinaire : 38 dont 16 résidentes Non-Passereaux et 14 Passereaux. En saison sèche les résidents Non-Passereaux diminuent beaucoup plus que les résidents Passereaux et la différence n'est significative que pour les premiers : leur nombre moyen tombe à 8.

— En 1972/73, année du nombre minimal d'espèces (20 ± 6) et en 1973/74 (24 ± 6), la différence est significative pour l'ensemble de l'avifaune; elle l'est aussi pour les espèces résidentes Non-Passereaux et les espèces résidentes Passereaux.

Enfin, en 1973/74 et 1974/75, la moyenne générale est la même, mais les écarts-types sont différents et la différence n'est significative qu'en 1973/74.

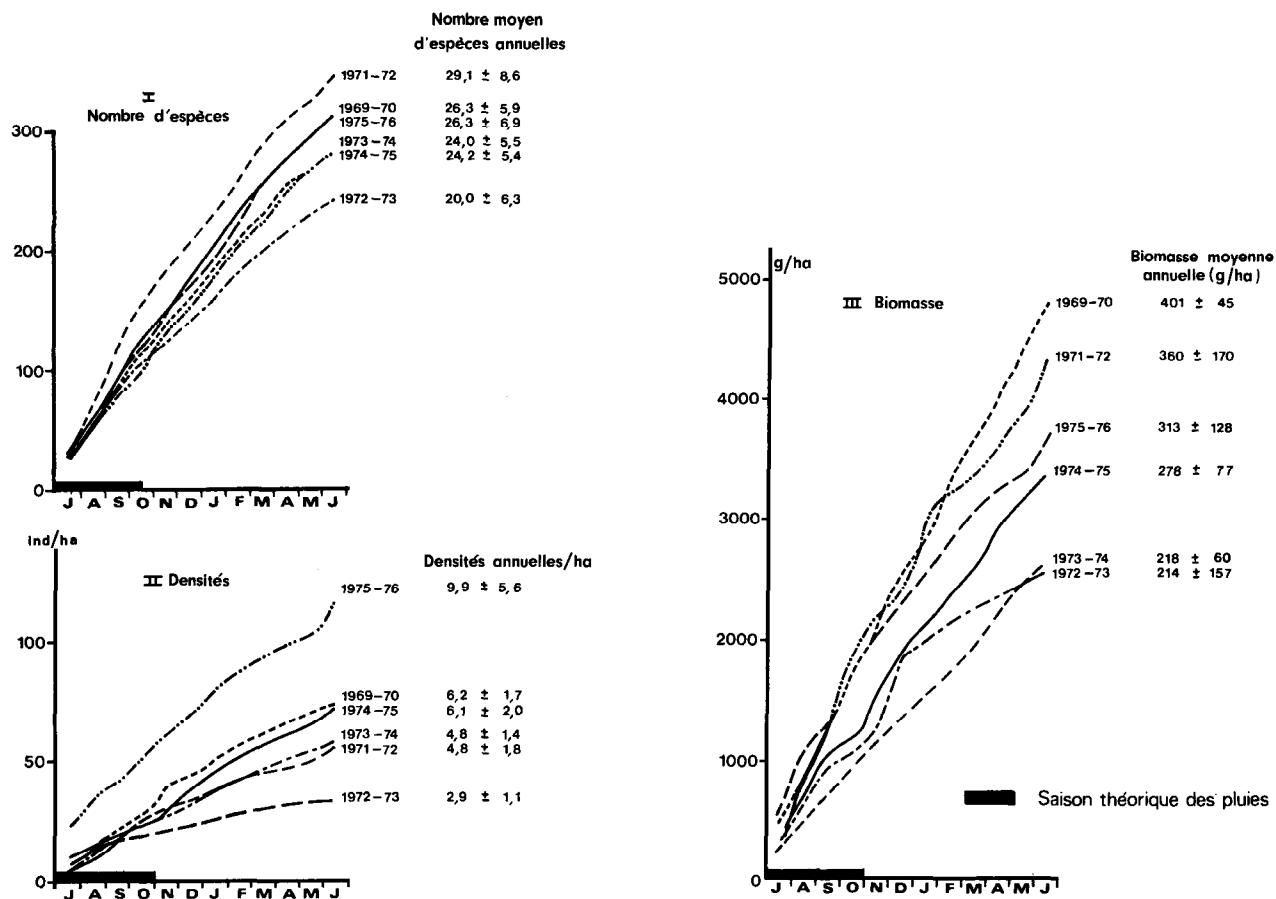


FIG. 6. — Nombres cumulés des comptages mensuels sur le quadrat de 25 ha de Fété-Olé entre 1969-1976.

2.3. EFFECTIFS

La densité moyenne pour ces 6 années est de $5,8 \pm 2,3$ individus à l'hectare (Fig. 6). Les espèces résidentes regroupent à elles seules plus des 4/5 des individus ($86 \pm 3\%$) et, parmi celles-ci, les Passereaux sont les plus nombreux ($57 \pm 11\%$). Les migrateurs jouent donc un faible rôle : $13 \pm 2\%$ et tout spécialement les migrateurs éthiopiens : $2,6 \pm 0,6\%$ (Fig. 8).

Variations saisonnières et annuelles (tabl. IV).

Cette densité est habituellement plus élevée en saison des pluies qu'en saison sèche, sauf en 1974/75 où l'inverse se produisit. La différence n'est toutefois pas significative, excepté pour l'année 1972/73 où la population s'effondra en saison sèche, tombant à 1,9 individus à l'hectare. Mais, dans la population résidente, les

effectifs des Passereaux et des Non-Passereaux sont distribués différemment suivant les saisons. Chez les Non-Passereaux, la densité est toujours plus élevée en saison des pluies qu'en saison sèche, et la différence toujours significative, quelle que soit l'année ($2,2 \pm 0,5$ individus en saison des pluies et $1,2 \pm 0,4$ en saison sèche). Au contraire, chez les Passereaux, la différence de densité entre saison des pluies et saison sèche n'est jamais significative, sauf en 1972/73. La densité moyenne à l'hectare est égale à $3,6 \pm 2,6$ en saison des pluies et $3,4 \pm 1,9$ en saison sèche.

La densité est minimale en mai, le même mois par conséquent que le minimum du nombre d'espèces; mais, en septembre, mois du maximum du nombre d'espèces, la densité n'est pas maximale (Fig. 7). Toutefois, la différence entre les densités des mois de septembre et de mai est hautement significative ($t = 3,6$). L'on pourrait penser que la densité diminue au fur et à mesure que l'année sèche avance. Or l'indice de corrél-

TABLEAU IV

VARIATIONS ANNUELLES ET SAISONNIERES DU NOMBRE D'ESPECES, DE LA DENSITE, DE L'INDICE DE DIVERSITE ET DE L'EQUITABILITE SUR LE QUADRAT DE 25 HECTARES DE FETE-OLE ENTRE 1969 ET 1976.

	69/70	71/72	72/73	73/74	74/75	75/76	Moyennes annuelles
<i>Moyennes annuelles</i>							
nombre d'espèces	26 ± 6	29 ± 9	20 ± 6	24 ± 6	24 ± 5	26 ± 7	24.8 ± 3.0
densité	6.2 ± 1.7	4.8 ± 1.8	2.9 ± 1.1	4.8 ± 1.4	6.1 ± 2.0	9.9 ± 5.6	5.8 ± 2.3
indice de diversité	3.6 ± 0.6	4.1 ± 0.5	3.8 ± 0.7	3.7 ± 0.4	3.4 ± 0.6	3.0 ± 0.9	3.6 ± 0.4
équitabilité	77 ± 8	86 ± 7	82 ± 12	80 ± 7	75 ± 11	65 ± 16	77.5 ± 7.2
<i>Différences significatives entre saison des pluies et saison sèche :</i>							
nombre d'espèces	—	+	+	+	—	—	+
densité	—	—	+	—	—	—	—
indice de diversité	+	+	—	+	—	—	+
équitabilité	+	—	—	—	+	—	—
<i>Coefficient de corrélation significatif liant le temps avec :</i>							
nombre d'espèces	—	+	+	—	—	—	+
densité	+	—	++	—	—	—	+
indice de diversité	+	+	—	—	—	—	—
équitabilité	—	—	+	—	—	—	—
<i>Coefficient de corrélation significatif liant l'indice de diversité avec :</i>							
nombre d'espèces	—	—	—	—	—	—	—
équitabilité	++	+	—	++	++	++	+

TABLEAU V

LISTE DES ESPECES DOMINANTES ET DE LEUR TEMPS DE DOMINANCE (EFFECTIFS) SUR LE QUADRAT DE 25 HECTARES DE FETE-OLE ENTRE 1969 ET 1976.

Nombre d'années	Nombre de mois	Noms des espèces
1	x < 1*	<i>Psittacula k. krameri</i> , <i>S. vinacea</i> , <i>Lamprolornis chalybaeus</i> , <i>Oenanthe hispanica</i> , <i>Ficedula hypoleuca</i> , <i>Phylloscopus sp.</i> ,
	1 < x < 2*	<i>S. senegalensis</i> , <i>Eremomela icteropygialis alexanderi</i> , <i>Nectarinia pulchella</i> , <i>Amadina fasciata</i> , <i>Emberiza tahapisi</i> , <i>Hirundo rustica</i> ,
2	4	<i>Vanellus tectus</i>
	2 < x < 3*	<i>Numida meleagris galeata</i> , <i>Oenanthe oenanthe</i> , <i>Merops albicollis</i>
	3	<i>Ploceus velatus</i>
3	7	<i>Mirafra javanica</i>
	2 < x < 3*	<i>Pterocles exustus</i> , <i>Poicephalus s. senegalus</i> , <i>Prinia clamans</i> ,
	4	<i>Passer luteus</i>
5	26	<i>Eremopterix nigriceps</i>
	5	<i>Bubalornis a. albirostris</i>
	13	<i>S. roseogrisea</i>
6	17	<i>Spreo pulcher</i>
	11	<i>Oena capensis</i>
	26	<i>Eremopterix leucotis</i>

* Quand le nombre de mois de dominance x n'est pas entier, il s'agit d'espèces entrant en compétition avec d'autres pour la deuxième place.

lation inverse liant densité et temps est significatif seulement pour deux années : 1969/70 ($r = -0,64$) et 1972/73 ($r = -0,86$) et aussi pour la moyenne générale ($r = -0,64$). La densité à l'hectare est maximale pour l'année 1975/76 (10 ± 5) et minimale pour l'année 1972/73 (3 ± 1) (Fig. 6).

Indice de diversité et équitabilité

L'indice de diversité ($H(s)^*$) fait intervenir dans son calcul à la fois le nombre d'espèces et la répartition des individus entre les espèces. Sa moyenne annuelle est de $3,6 \pm 0,4$ (avec un minimum de $3,0 \pm 0,9$ en 1975/76 et un maximum de $4,1 \pm 0,5$ en 1971/72). L'équitabilité moyenne annuelle est égale à 78 ± 7 , minimale en 75/76 (65 ± 16) et maximale en 71/72 (86 ± 7) (Tabl. IV). Une relation presque parfaite lie l'indice de diversité et l'équitabilité (Fig. 9). Le maximum de l'indice de diversité s'observe toujours au mois de septembre ($4,5 \pm 0,3$) au moment où le nombre d'espèce est à son maximum (35 ± 6) ainsi que l'équitabilité (88 ± 4). C'est donc à cette époque de l'année que les individus sont les mieux répartis entre les espèces, elles-mêmes très nombreuses. Il est minimal au mois de mai ($3,1 \pm 0,5$) au moment où le nombre d'espèces est à son minimum (17 ± 3), mais pas l'équitabilité (78 ± 10). La différence est significative pour l'indice de diversité.

L'indice de diversité est toujours plus élevé en saison des pluies ($3,9 \pm 0,4$) qu'en saison sèche ($3,4 \pm 0,4$), mais la différence n'est significative que pour les années 1969/70, 71/72 et 73/74. De plus, la relation liant l'indice de diversité au temps n'est significative que pour les années 1969/70 et 71/72 ($r = 0,60$ et $0,69$, respectivement).

L'équitabilité est toujours plus forte en saison des pluies (82 ± 6) qu'en saison sèche (76 ± 9) mais la différence n'est significative que pour les années 1969/70 et 74/75.

Indice de dominance

Il exprime d'une autre façon que l'équitabilité la répartition des individus entre les espèces, puisqu'il

$$\text{Indice de diversité : } H(s) = - \sum_{r=1}^s p_r \log_2 p_r$$

où s est le nombre total d'espèces dans un relevé et p_r le pourcentage d'individus appartenant à la $r^{\text{ème}}$ espèce (MacArthur & MacArthur, 1961). *Indice d'équitabilité* : relation entre le nombre observé $H(s)$ et le nombre théorique maximal pour le même nombre d'espèces. Il est égal à $H(s)/H_{\max}(s)$ où $H_{\max}(s) = \log_2(s)$ (Lloyd & Ghelardi, 1964).

s'agit du pourcentage représenté par les deux espèces les plus nombreuses en effectifs de cette population (Mac Naughton et Wolf, 1970). Il montre dans ce cas précis l'importance numérique prise par certaines espèces. Cette importance est grande puisque l'indice de dominance moyen annuel est égal à 42 ± 10 , l'indice de la première des deux espèces considérées est égal à 29 ± 10 . Cela revient à dire que sur une moyenne mensuelle de 25 espèces, 1 espèce groupe à elle seule presque 30 % des effectifs et les deux espèces les plus nombreuses, plus de 40 %.

Le nombre total d'espèce ayant figuré un mois ou l'autre sur cette liste (Tabl. V) est égal à 28, comprenant : 21 espèces résidentes, (9 Non-Passereaux et 12 Passereaux), 2 espèces migratrices éthiopiennes et 5 espèces migratrices paléarctiques; mais 19 d'entre elles n'ont jamais été dominantes plus de 3 mois sur les 72 qu'a duré cette étude. Les 9 autres espèces toutes résidentes se répartissent entre 4 Non-Passereaux et 5 Passereaux. Le nombre moyen annuel est égal à 8 ou 9, mais peut être plus élevé (jusqu'à 16) quand plusieurs espèces arrivent à égalité pour occuper la deuxième place. Toutefois, le nombre réellement important chaque année est beaucoup plus faible, compris entre 2 et 4. Il s'agit essentiellement de 2 Non-Passereaux : *Streptopelia roseogrisea* et *Oena capensis* et de 3 Passereaux : *Eremopterix leucotis*, *E. nigriceps* et *Passer luteus*.

Variations saisonnières et annuelles : en saison des pluies, l'indice est généralement plus faible qu'en saison sèche : 34 ± 9 contre 46 ± 12 , mais la différence n'est significative que pour les années 1969/70 et 1974/75. En effet, ces moyennes générales cachent les grandes variations qui se produisent d'une année sur l'autre, tant du point de vue qualitatif que quantitatif (tabl. VI).

Il apparaît une corrélation à peu près nulle entre indice de dominance et nombre d'espèces ($r = 0,09$) mais une corrélation à peu près parfaite entre indice

FIG. 7. — Variations mensuelles sur le quadrat de 25 ha de Fété-Olé entre 1969 et 1976. →

FIG. 8. — Pourcentages comparés des densités et des biomasses des espèces résidentes non passereaux et passereaux et des espèces migratrices éthiopiennes et paléarctiques entre 1969 et 1976 sur le quadrat de 25 ha de Fété-Olé. Les moyennes annuelles sont données avec leurs écarts-types et leurs points extrêmes, les rayons des secteurs sont proportionnels au nombre d'espèces de chaque catégorie, et les angles, au pourcentage de leur densité ou de leur biomasse. →

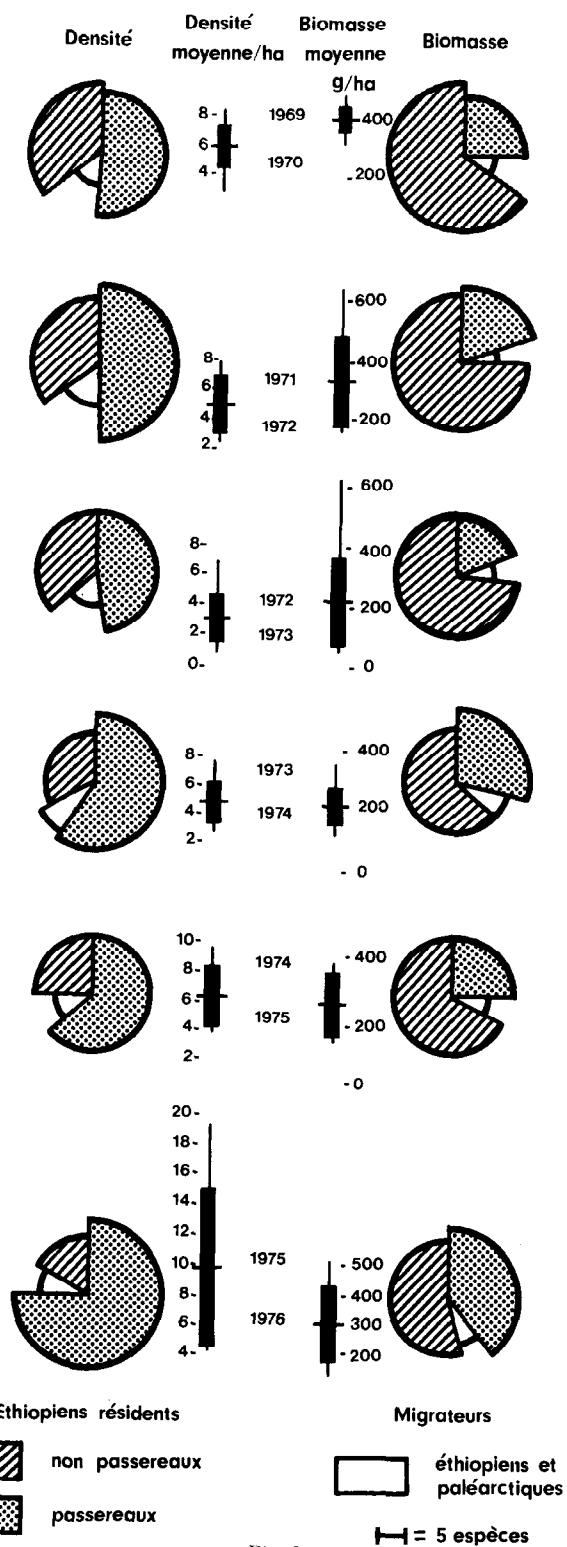
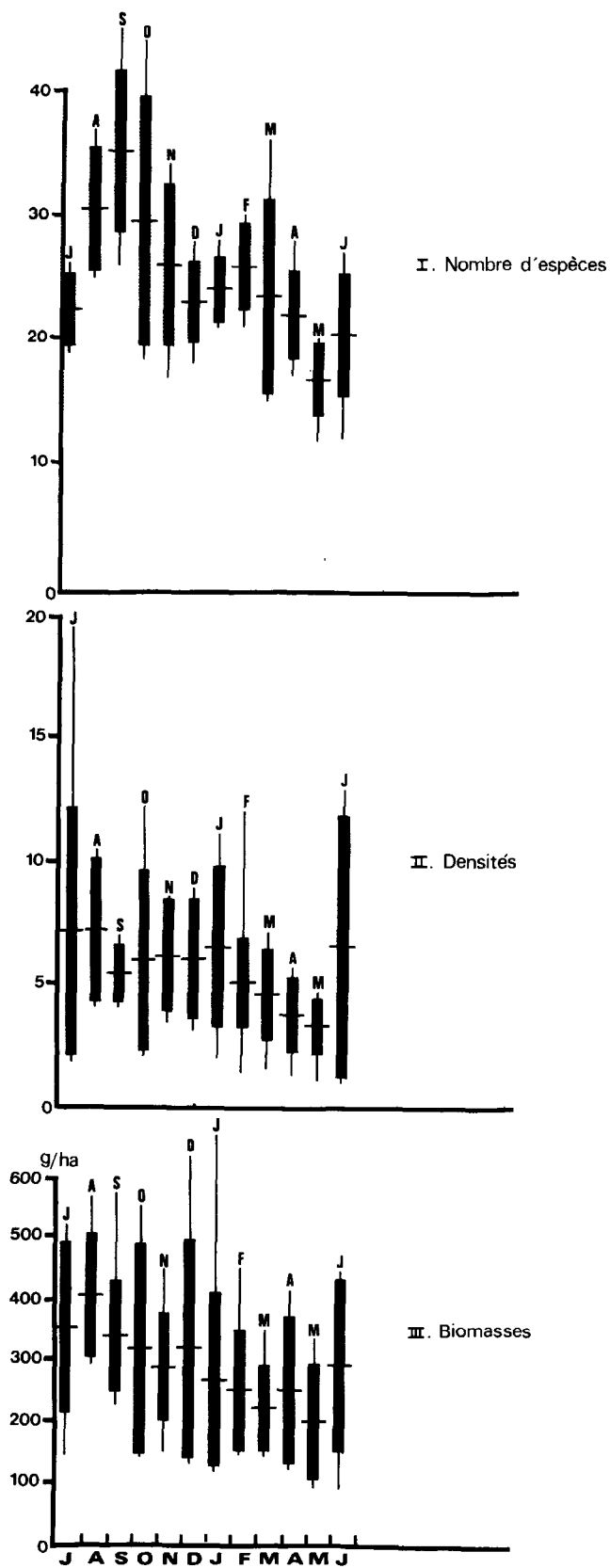


TABLEAU VI
INDICES MENSUELS DE DOMINANCE (EFFECTIFS) DES PRINCIPALES ESPECES SUR LE QUADRAT DE 25 HECTARES
DE FETE-OLE ENTRE 1969 ET 1976.

Année	Espèces	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	Moy. ann.	Totaux ann.	I. Do. moy. ann.
69/70	<i>Streptopelia roseogrisea</i>	13	—	13	15	9	—	—	—	17	14	—	22	8.6	33.5	41.2
	<i>Eremopterix leucotis</i>	—	—	—	—	47	32	30	26	24	46	26	—	19.3		±
	<i>Spreo pulcher</i>	—	—	12	—	—	—	10	18	—	—	21	6	5.6		10.5
71/72	<i>Streptopelia roseogrisea</i>	—	13	—	—	—	—	—	—	—	—	30	9	4.3	20.6	30.4
	<i>Eremopterix leucotis</i>	22	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50	6.8		±
	<i>Mirafr cantillans</i>	—	—	—	12	—	12	14	13	—	—	12	—	5.3		11.8
	<i>Spreo pulcher</i>	11	—	—	7	—	19	—	—	—	—	—	—	3.9		
72/73	<i>Vanellus tectus</i>	—	—	—	—	14	25	—	—	10	—	22	11	6.8	23.4	33.7
	<i>Eremopterix leucotis</i>	42	30	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6.8		±
	<i>Spreo pulcher</i>	10	—	9	—	—	20	26	—	13	11	—	21	9.8		10.3
73/74	<i>Eremopterix leucotis</i>	28	21	26	19	—	—	—	—	—	—	—	—	7.8	32.2	42.6
	<i>Eremopterix nigriceps</i>	—	—	—	17	48	44	48	31	27	18	32	24	24.4		±
74/75	<i>Eremopterix leucotis</i>	—	13	—	—	27	15	16	19	31	14	—	—	11.7	36.8	45.7
	<i>Eremopterix nigriceps</i>	18	—	—	—	15	53	51	21	40	24	43	36	25.1		±
75/76	<i>Eremopterix leucotis</i>	7	15	—	27	—	—	—	—	—	—	—	—	2.3	45.3	57.9
	<i>Eremopterix nigriceps</i>	—	—	—	—	47	68	68	48	40	41	62	15	32.4		±
	<i>Passer luteus</i>	76	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	51	10.6		17.1

Pour certains mois, une seule espèce ou même aucune n'est citée dominante : il s'agit alors d'espèces qui sont rarement dominantes; elles figurent dans les listes générales.

Espèces « dominantes », espèces ayant les plus grandes abondances relatives. L'indice de dominance se calcule par la formule de Mac Naughton & Wolf (1970).

$I DO : 100 (Y1 + Y2)/Y$ où I DO est l'indice de dominance, Y1 et Y2 abondance des espèces de rang numérique (ou pondéral) 1 et 2, Y : abondance (ou biomasse) totale de toutes les espèces de la communauté.

Ce tableau donne la liste des espèces dominantes les plus fréquentes avec la valeur de leur indice de dominance pour les mois où elles sont dominantes. Dans la colonne « Moyenne annuelle », est calculée pour chaque espèce la moyenne des valeurs mensuelles pour l'année considérée; dans la colonne « totaux annuels », la somme des indices moyens annuels pour ces espèces. Enfin, dans la dernière colonne, l'indice moyen annuel calculé à partir des indices moyens de dominance pour l'ensemble des espèces dominantes (rares ou fréquentes).

de dominance et densité ($r = 0.89$). Ce qui montre que certaines années, la densité dépend essentiellement de la présence, en nombre très important, d'effectifs appartenant à quelques espèces. Le meilleur exemple est donné en 1975/76. Cette année là, le nombre moyen d'espèces était à peine plus élevé que la moyenne générale (26,3 au lieu de 24,9), mais la densité fut la plus forte jamais enregistrée : 9,9, due essentiellement à la présence de deux espèces : *Passer luteus* et *Eremopterix nigriceps*. La densité à l'hectare de *Passer* fut de 14,8 en juillet 1975 et encore de 8,3 en juin 1976, et celle d'*Eremopterix nigriceps*, présent sans discontinuité pendant toute la saison sèche, de novembre à juin, fut égale à $3,5 \pm 2,2$. La liste comporte 8 espèces

principales, mais très inégalement réparties dans le temps (Tabl. 5 et 7 Fig. 10). *Oena capensis* et *Eremopterix leucotis* dont le rôle est prépondérant certaines années sont les deux seules espèces présentes pendant les 6 années; *Bubalornis* l'est pendant 5 années; deux espèces perdent de leur importance après la sécheresse de 1972/73 : *Streptopelia roseogrisea* et *Spreo pulcher*; une autre, inconnue jusque là, en gagne après celle-ci : *Eremopterix nigriceps*. Enfin *Vanellus tectus* n'est espèce dominante que pendant l'année de la sécheresse (1972/73), *Mirafr javanica*, l'année où l'herbe ne brûla pas (1971/72); enfin *Passer luteus*, en 1975/76.

La composition de cette liste montre aussi le rôle privilégié du sol, comme lieu de gagnage : toutes ces

TABLEAU VII

INDICES DE DOMINANCE EN SAISON DES PLUIES ET EN SAISON SECHE DES PRINCIPALES ESPECES (EFFECTIFS) SUR LE QUADRAT DE 25 HECTARES DE FETE-OLE ENTRE 1969 ET 1976.

Années	Non-Passereaux						Passereaux												Totaux		Indices moyens de dominance		Densités moyennes totales	
	<i>Vanellus tectus</i>		<i>S. roseogrisea</i>		<i>Oena capensis</i>		<i>E. leucotis</i>		<i>E. nigriceps</i>		<i>Mirafra javanica</i>		<i>Spreo pulcher</i>		<i>Bubalornis</i>		<i>Passer luteus</i>							
Saisons	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèches
69/70	—	—	10	8	7	1	—	29	—	—	—	—	3	7	7	—	—	—	27	45	33 ± 10	45 ± 9	6.5	6.0
71/72	—	—	3	5	2	2	8	6	—	—	3	6	4	2	—	3	—	—	20	24	23 ± 7	34 ± 12	6.1	4.2
72/73	—	10	—	—	4	—	21	—	—	—	—	—	7	12	—	1	—	—	30	23	35 ± 17	33 ± 7	4.7	1.9
73/74	—	—	—	—	4	3	22	—	4	24	—	—	—	—	—	4	—	—	30	31	38 ± 2	45 ± 9	5.1	4.7
74/75	—	—	—	—	5	—	1	10	5	35	—	—	—	—	—	—	—	—	11	45	27 ± 12	54 ± 13	5.5	6.4
75/76	—	—	—	—	—	5	12	—	—	49	—	—	—	—	5	—	19	6	36	60	48 ± 26	63 ± 9	13.1	8.2

Pour les espèces dominantes les plus fréquentes, on a calculé leur indice de dominance moyen pour la saison des pluies (juillet à octobre) et la saison sèche (novembre à juin); dans la colonne « totaux » figure la somme de ces indices saisonniers. A titre de comparaison, on a donné dans la colonne suivante la valeur de l'indice moyen de dominance pour l'ensemble des espèces dominantes (rares et fréquentes, les rares ne figurant pas sur cette liste).

espèces s'y nourrissent, soit uniquement : *Vanellus* (insectes), *Oena* et *S. roseogrisea* (graines), *Eremopterix*, *Mirafra*, *Bubalornis* et *Passer luteus* (insectes + graines), soit en partie, *Spreo*. Cette dernière se nourrit à la fois d'insectes et de fruits, à terre et dans les arbres. L'habitat de ces espèces se partage entre le sol : *Vanellus*, *Eremopterix* et *Mirafra*, ou le sol et les arbres : *Oena*, *Streptopelia*, *Spreo*, *Bubalornis* et

Passer. On note l'absence d'espèces insectivores ou frugivores strictes ne vivant que dans les arbres, car leurs effectifs sont habituellement si faibles qu'ils comptent pour peu dans la densité et ne jouent qu'occasionnellement un rôle certains mois, lors des passages pour les migrants, ou la fructification des fruits pour les espèces frugivores, par exemple.

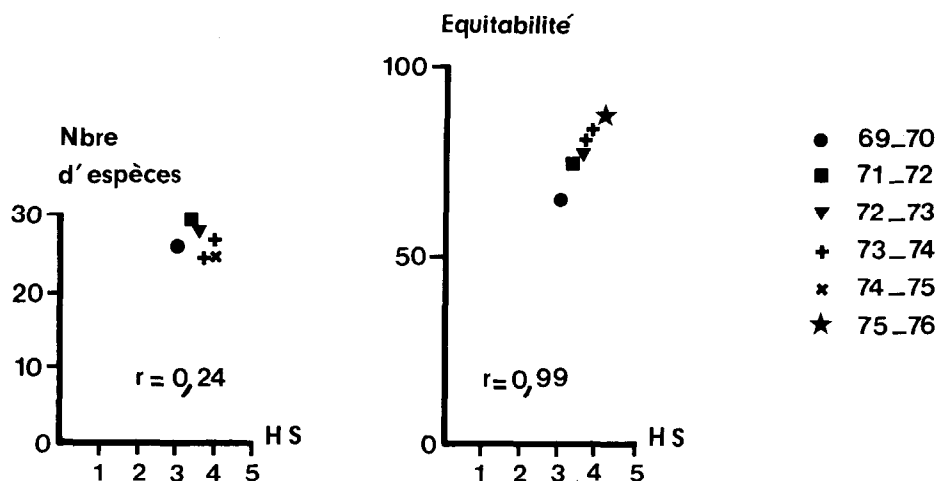


FIG. 9. — Relations entre l'indice de diversité et : — le nombre d'espèces; — l'équitabilité.

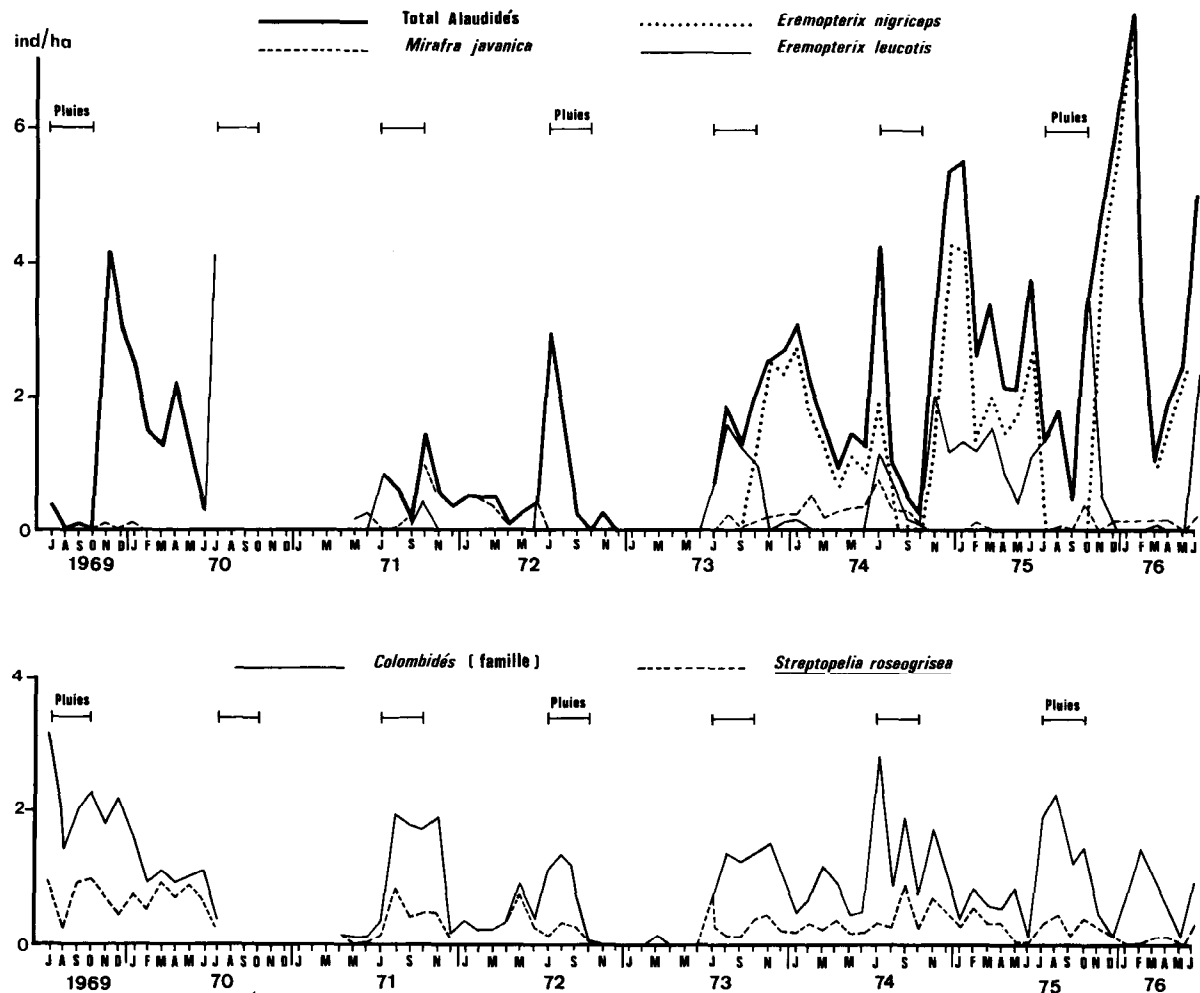


FIG. 10. — Alaudidés et Colombidés : variations mensuelles des densités sur le quadrat de 25 ha de Fété-Olé entre 1969 et 1976.

Le nombre d'individus/nombre d'espèces, est égal à 6 ± 2 , et ses variations annuelles ne sont pas liées au nombre d'espèces.

En conclusion, la densité dépend essentiellement de la présence en nombre important de quelques espèces; ces espèces relèvent plus spécialement de deux familles de Passereaux résidents : Alaudidés et Plocéidés. Le rôle joué par les Colombidés est beaucoup plus faible.

2.4. BIOMASSE

La biomasse moyenne annuelle pour l'ensemble de la faune est de 297 ± 76 g/ha. La faune résidente y

est représentée à 93 %; la faune migratrice joue donc un rôle négligeable : 7 %. Chez les résidents, la part dominante revient aux Non-Passereaux : 67 % de la biomasse totale, bien que le nombre moyen mensuel d'espèces soit voisin de celui des Passereaux et que leur densité moyenne à l'hectare soit plus faible que chez ces derniers (Fig. 8).

La biomasse moyenne mensuelle est minimale au mois de mai, comme le sont aussi le nombre moyen d'espèces et la densité (Fig. 7). Mais au maximum du nombre d'espèces en septembre ne correspond pas une biomasse maximale, pas plus qu'une densité maximale, comme on vient de le voir. Toutefois, elle est suffisamment élevée pour que la différence entre

TABLEAU VIII

LISTE DES ESPECES DOMINANTES ET DE LEUR TEMPS DE DOMINANCE (BIOMASSE) SUR LE QUADRAT DE 25 HECTARES DE FETE-OLE ENTRE 1969 ET 1976.

Nombre d'années	Nombre de mois		Noms des espèces
1	1		<i>Cursorius chalcopterus</i> , <i>Coracias abyssinica</i> ,
	2		<i>Passer luteus</i> ,
2	2		<i>Eupodotis ruficrista</i> , <i>Eremopterix leucotis</i> ,
	3		<i>S. senegalensis</i> , <i>Tockus erythrorhynchus</i> ,
	4		<i>Psittacula krameri</i> ,
	7		<i>Vanellus tectus</i> ,
3	3		<i>Francolinus bicalcaratus</i> ,
	4		<i>Oena capensis</i> ,
	11		<i>Eremopterix nigriceps</i> ,
4	4		<i>Numida meleagris</i> ,
	6		<i>Bubalornis albirostris</i> ,
	7		<i>Poicephalus senegalus</i> ,
	8		<i>S. vinacea</i> ,
5	12		<i>Spreo pulcher</i> ,
6	15		<i>Pterocles exustus</i> ,
	46		<i>S. roseogrisea</i> ,

biomasse des mois de septembre et de mai soit significative ($t = 2.61$). Cependant, les variations mensuelles des biomasses sont trop irrégulières pour que le coefficient inverse de corrélation liant le temps à la biomasse soit significatif, sauf pour une année : 1975/1976 ($r = -0.66$). Ce coefficient est encore significatif ($r = -0.82$) si l'on considère les moyennes mensuelles de l'ensemble de la faune.

Variations saisonnières et annuelles

La biomasse de l'ensemble de la faune est plus élevée en saison des pluies qu'en saison sèche : 354 ± 93 g/ha contre 269 ± 73 . La différence n'est cependant pas significative. Chez les résidents, la biomasse des Non-Passereaux est toujours plus élevée en saison des pluies qu'en saison sèche : 241 ± 65 g/ha contre 177 ± 61 g/ha. Pour les Passereaux, la différence est minime : 81 contre 77.

La biomasse moyenne subit des fluctuations au cours de ces 6 années d'études (fig. 6) : maximale en 1969/70 : 401 ± 45 g et minimale en 1972/73 : 214 ± 157 . Depuis la sécheresse, la proportion des Non-Passereaux résidents dans la biomasse diminue en faveur des Passereaux : 72 % avant 1973 et 61 % depuis. L'année 1975/1976 est remarquable de ce point de vue : la biomasse moyenne des Non-Passereaux représente 53 % de la biomasse totale et celle des Passereaux 41 % (biomasses moyennes respectives de 166 et 126 grammes). La

proportion des migrateurs dans la biomasse reste inchangée. D'autres variations interviennent encore : chez les Non-Passereaux, la différence de biomasse entre saison des pluies et saison sèche est hautement significative pour une année, 1975/76, (236 ± 38 g contre 129 ± 45). Chez les Passereaux, la biomasse est légèrement supérieure en saison sèche pour les trois années : 1971/72 (73 contre 67 grammes); 1973/74 (70 contre 52 grammes); 1974/75 (82 contre 41 grammes) sans que la différence soit significative.

Indice de dominance

Il exprime le pourcentage des biomasses des deux espèces les plus élevées dans la biomasse totale. Cet indice est égal à 43 ± 5 , ce qui veut dire que, pour une moyenne annuelle de 25 espèces, 2 espèces à elles seules totalisent presque la moitié de la biomasse totale. Cet indice est plus fort en saison sèche qu'en saison des pluies : 46 contre 37, et la différence est significative pour les années 1971/72 et 72/73.

Liste des espèces dominantes

Elle est constituée de 19 espèces, toutes résidentes (14 Non-Passereaux et 5 Passereaux) (tabl. VIII).

Cette distinction entre Passereaux et Non-Passereaux est importante, vu les différences respectives de poids. Le poids moyen de ces 14 Non-Passereaux est de 259 ± 262 grammes : toutes les espèces moins une (*Oena capensis*) sont de grande taille (poids > 75 g). Le poids moyen de ces 5 Passereaux est beaucoup plus faible : 34 ± 28 grammes. Aucune espèce n'est de grande taille; 2 sont de taille moyenne ($25 < p < 75$ grammes) et 3 de petite taille (poids < 25 g). Il en résulte qu'une espèce peut acquérir la dominance par 3 voies :

- (a) être peu nombreuse, mais de poids élevé;
- (b) être très nombreuse, mais de petite ou moyenne taille;
- (c) être à la fois nombreuse et de grande taille.

C'est pourquoi il devient intéressant de comparer la liste des espèces dominantes par leurs effectifs ou leurs biomasses (tabl. IX). Cette liste comprend 33 espèces : 25 éthiopiens résidents (13 Non-Passereaux et 12 Passereaux), 3 éthiopiens migrateurs et 5 migrants paléarctiques.

Elles se répartissent ainsi :

Catégorie I : leur faible densité leur interdit de figurer sur la liste des espèces dominantes par leurs effectifs, mais leur poids élevé les inscrit sur la liste

TABLEAU IX
LISTE DES ESPECES DOMINANTES PAR LEURS EFFECTIFS OU LEURS BIOMASSES
SUR LE QUADRAT DE 25 HA A FETE-OLE ENTRE 1969 ET 1976

	Poids (g)	1969_70 c e b	1971_72 c e b	1972_73 c e b	1973_74 c e b	1974_75 c e b	1975_76 c e b
A) Ethiopiens résidents							
<u>non passereaux</u>							
<i>Fringilla bicalcaratus</i>	5 0 0		★		★		
<i>Numida meleagris</i>	8 2 0		★			★	
<i>Eupodotis senegalensis</i>	8 3 5				★		★
<i>Vanellus tectus</i>	1 4 5				★		
<i>Pterocles exustus</i>	2 1 0	●			★		★
<i>Oena capensis</i>	3 5	●	▲	▲	▲	●	●
<i>Streptopelia roseogrisea</i>	1 4 0	●			●	●	★
<i>Streptopelia senegalensis</i>	1 0 0		★				★
<i>Streptopelia vinacea</i>	1 2 0		★		★	★	●
<i>Poicephalus senegalus</i>	1 3 0		●	●	★	●	●
<i>Psittacula krameri</i>	1 5 0					★	●
<i>Coracias abyssinica</i>	1 4 0						★
<i>Tockus erythrorhynchus</i>	1 6 0			★			★
<u>passereaux</u>							
<i>Eremopterix leucotis</i>	1 3	●	●	▲	▲	▲	▲
<i>Eremopterix nigriceps</i>	1 4				●	●	●
<i>Mirafra javanica</i>	2 5		▲		▲		
<i>Lamprotornis chalybaeus</i>	8 0			▲			
<i>Spreo pulcher</i>	6 5	●	●	●	●	★	▲
<i>Prinia clamans</i>	8			▲		▲	▲
<i>Eremomela icteropygialis</i>	6			▲			
<i>Nectarinia pulchella</i>	7	▲					
<i>Ploceus velatus</i>	1 9		▲			▲	
<i>Bubalornis albirostris</i>	6 4	●	●	▲	●		●
<i>Passer luteus</i>	1 7				▲	▲	●
<i>Amadina fasciata</i>	1 7						▲
B) Ethiopiens migrants							
<i>Cursorius chalcopterus</i>	1 4 0			★			
<i>Merops albicollis</i>	2 5	▲					▲
<i>Emberiza tahapisi</i>	1 3					▲	
C) Migrateurs paléarctiques							
<i>Hirundo rustica</i>	1 8			▲			
<i>Oenanthe oenanthe</i>	2 6			▲			▲
<i>Oenanthe hispanica</i>	2 2			▲			
<i>Ficedula hypoleuca</i>	1 3			▲			
<i>Phylloscopus sp.</i>	8						▲
● communes aux deux listes, ▲ sur la liste de dominance des effectifs, ★ sur la liste de dominance des biomasses							

des espèces dominantes par leur biomasse : 6 éthiopiens : 5 résidents : (4 Non-Passereaux et 1 Passereau); 1 migrateur : 1 Non-Passereau.

Catégorie II : figurent sur les deux listes.

(a) petite ou moyenne taille :

6 éthiopiens résidents : 1 Non-Passereau et 5 Passereaux.

(b) grande taille :

6 éthiopiens résidents : tous Non-Passereaux.

Catégorie III : malgré leur densité élevée (figurent sur la liste de dominance des effectifs) ne sont pas dominantes par leur biomasse (toutes de petite ou moyenne taille).

9 éthiopiens : 7 résidents : tous Passereaux; 2 migrants : Passereaux.

5 paléarctiques : migrants : tous Passereaux.

D'un point de vue général, les espèces les plus importantes de cette avifaune sont celles qui appartiennent aux deux listes : effectifs et biomasses, c'est-à-dire à la catégorie II. Elles sont au nombre de 12, dont les caractères écologiques sont résumés dans le tableau X. Le sol reste toujours le lieu privilégié de la recherche de la nourriture et souvent aussi celui de l'habitat. L'importance des frugivores apparaît dans cette liste.

Variations annuelles et saisonnières : le nombre moyen annuel d'espèces dominantes est égal à $9,7 \pm 0,8$, composé de $7,2 \pm 0,8$ Non-Passereaux et de $2,5 \pm 0,4$ Passereaux. Le nombre moyen en saison des pluies est plus faible ($4,7 \pm 0,8$) qu'en saison sèche ($6,8 \pm 1,2$) et la différence est significative.

La composition de cette liste change aussi avec les années, puisque cette liste totalise 19 espèces et que, chaque année, 10 espèces seulement y sont inscrites. En effet, quelques espèces peuvent n'être dominantes que pendant un laps de temps très court (1 mois seulement par exemple) ou au contraire pendant de nombreux mois : *Streptopelia roseogrisea*, comme il apparaît sur les tableaux XI et XII, joue un rôle prépondérant.

La comparaison des années (tabl. XII) traduit les différences des disponibilités alimentaires offertes aux différentes espèces, car il est bien évident que les espèces les plus importantes par leur biomasse sont celles qui consomment le plus. Le tableau montre bien ces tendances, bien qu'aucune mesure des productions n'ait été faite. En particulier la présence ou l'absence de Colombidés, de *Pterocles* et d'*Eremopterix* sont très suggestives, les deux premières espèces étant strictement granivores et la troisième, granivore/insectivore.

Enfin, certaines espèces se satisfont aussi bien des conditions offertes en saison des pluies qu'en saison sèche, et d'autres seulement de celles en saison sèche (tabl. XII) : *Poicephalus*, entre 1971 et 1975, et *Eremopterix nigriceps* de 1973 à 1976 ne sont dominantes qu'en saison sèche. La présence de *Poicephalus* en saison sèche est liée à la production importante de fruits à la fin de cette saison.

2.5. POPULATION NICHEUSE

La liste totale d'espèces susceptibles de nicher se compose de toutes les espèces résidentes (67) et de

TABLEAU X
CARACTERES ECOLOGIQUES DES ESPECES DOMINANTES LES PLUS IMPORTANTES
SUR LE QUADRAT DE 25 HECTARES DE FETE-OLE ENTRE 1969 ET 1976.

	Type de nourriture	Lieu de nourriture	Habitat	Taille	Noms des espèces
Non-passereaux	Graines	Sol	Sol	G	<i>Pterocles exustus</i>
			Sol + Arbres	M	<i>Oena capensis</i>
				G	<i>Streptopelia roseogrisea</i>
	Insectes	Sol	Sol	G	<i>Vanellus tectus</i>
	Graines/Insectes	Sol	Sol	G	<i>Numida meleagris</i>
	Fruits	Arbres	Arbres	G	<i>Poicephalus senegalus</i>
				G	<i>Psittacula krameri</i>
Passereaux	Graines/Insectes	Sol	Sol	P	<i>Eremopterix leucotis</i>
				P	<i>Eremopterix nigriceps</i>
		Sol	Sol + Arbres	M	<i>Bubalornis albirostris</i>
				P	<i>Passer luteus</i>
	Fruits/Insectes	Sol + Arbres	Sol + Arbres	M	<i>Spreo pulcher</i>

Taille correspond au poids des oiseaux : P : < 25 g; M : compris entre 26 et 75 g; G : > 75 g.

TABLEAU XI
INDICES MENSUELS DE DOMINANCE (BIOMASSES) DES PRINCIPALES ESPECES SUR LE QUADRAT DE 25 HECTARES
DE FETE-OLE ENTRE 1969 ET 1976.

Année	Espèces	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	Moy. ann.	Totaux ann.	I. do. moy. ann.
69/70	<i>Streptopelia roseogrisea</i>	26	—	—	31	24	13	27	16	35	23	35	25	21.25	21	45 ± 12
71/72	<i>Pterocles exustus</i>	—	17	15	19	—	—	—	—	—	—	—	—	4.64	21	47 ± 15
	<i>Streptopelia roseogrisea</i>	—	19	13	12	20	—	8	17	—	24	39	22	15.82		
72/73	<i>Vanellus tectus</i>	20	25	—	37	55	—	—	—	—	—	44	20	16.75	29	52 ± 7
	<i>Pterocles exustus</i>	—	—	—	13	—	—	—	—	40	20	—	—	6.08		
	<i>Spreo pulcher</i>	14	—	—	—	—	7	21	—	—	—	11	18	5.92		
73/74	<i>Pterocles exustus</i>	—	20	22	—	—	—	—	—	—	—	19	—	5.08	22	38 ± 6
	<i>Streptopelia roseogrisea</i>	27	—	—	23	29	18	—	20	16	20	17	14	16.73		
74/75	<i>Streptopelia roseogrisea</i>	13	15	38	22	34	25	18	27	26	14	44	—	23.00	31	43 ± 12
	<i>Streptopelia vinacea</i>	—	—	13	12	12	—	—	—	—	—	—	—	3.08		
	<i>Eremopterix nigriceps</i>	—	—	—	—	—	19	23	—	—	—	—	18	5.00		
75/76	<i>Psittacula krameri</i>	—	—	—	—	—	—	13	—	14	28	—	—	4.60	27	38 ± 9
	<i>Eremopterix nigriceps</i>	—	—	—	—	17	31	37	19	—	14	30	—	12.30		

Pour certains mois, une seule espèce ou même aucune n'est citée dominante : il s'agit alors d'espèces qui sont rarement dominantes; elles figurent dans les listes générales.

TABLEAU XII
INDICES DE DOMINANCE EN SAISON DES PLUIES ET EN SAISON SECHE
DES PRINCIPALES ESPECES (BIOMASSES) SUR LE QUADRAT DE 25 HECTARES
DE FETE-OLE ENTRE 1969 ET 1976.

Années	Non-Passereaux										Passereaux				Totaux		Indices moyens de dominance		Biomasses moyennes totales	
	<i>Vanellus tectus</i>		<i>Pterocles exustus</i>		<i>S. roseogrisea</i>		<i>S. vinacea</i>		<i>Poicephalus senegalus</i>		<i>E. nigriceps</i>		<i>Spreo pulcher</i>							
Saisons	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche	Pluies	Sèche
69/70		—	—	5	14	24	3	—	—	—	—	—	3	4	20	33	44	46	425 ± 52	388 ± 38
71/72	—	—	13	—	11	19	—	—	—	6	—	—	3	4	27	29	30	50	455 ± 137	312 ± 172
72/73	21	17	3	9	7	—	—	—	—	4	—	—	4	8	35	38	37	59	265 ± 96	188 ± 180
73/74	4	—	6	2	13	17	—	4	—	2	—	5	—	2	23	32	37	39	245 ± 92	204 ± 37
74/75	—	—	8	2	22	24	6	2	—	4	—	8	—	2	36	42	40	45	296 ± 98	269 ± 69
75/76	—	—	—	4	7	—	6	2	—	—	—	19	—	—	13	25	33	40	431 ± 117	253 ± 89

quelques espèces éthiopiennes migratrices (8), soit un total de 75. Mais, sur le quadrat de Fété-Olé, 10 espèces de Non-Passereaux et 19 de Passereaux seulement se sont reproduites, soit un total de 29 espèces (39 %) (tabl. XIII).

La moyenne annuelle est encore plus basse $13,5 \pm 1,5$ (l'année exceptionnelle 1972/73 étant éliminée), car la proportion de Passereaux nichant chaque année est inférieure à ce qu'on pourrait attendre. Le tableau XIV fait apparaître des différences considérables d'une année à l'autre dans la longueur de la saison de reproduction, la répartition mensuelle des nids et la moyenne de nids trouvés par hectare.

Non-Passereaux

La plupart des espèces nicheuses sont de taille moyenne ou grande et se nourrissent de graines sur le sol (93 % des nids construits par 5 espèces de Colombidés nichant dans les arbres et 1 Pteroclididé terricole). Chez les Colombidés, 4 des 5 espèces ont niché tous les ans sur le quadrat, surtout au cours de la saison des pluies et au début de la saison sèche jusqu'à l'assèchement des mares de pluies. *Pterocles exustus* niche principalement de février à juin, sauf en 1973/74. Les quatre autres espèces nicheuses sont deux insectivores nichant sur le sol : *Eupodotis senegalensis*,

TABLEAU XIII
REPRODUCTION SUR LE QUADRAT DE 25 HECTARES DE FETE-OLE ENTRE 1969 ET 1976 :
LISTE DES ESPECES NICHEUSES ET NOMBRE DE MOIS OU ELLES ONT NICHE

Années	69/70	70/71	71/72	72/73	73/74	74/75	75/76
• Non-Passeriformes :							
<i>Eupodotis senegalensis</i>	—	—	—	—	—	—	1
<i>Pterocles exustus</i> *	—	1	3	—	2	5	3
<i>Oena capensis</i> *	5	4	2	—	5	6	4
<i>Streptopelia roseogrisea</i> *	9	4	2	—	6	7	2
<i>Streptopelia senegalensis</i> *	3	1	1	—	4	5	3
<i>Streptopelia vinacea</i> *	3	2	1	—	3	4	2
<i>Turtur abyssinica</i> *	1	—	—	—	1	—	1
<i>Caprimulgus climacurus</i>	1	—	—	—	—	—	—
<i>Colius macrourus</i> *	—	—	1	—	—	1	1
<i>Mesopicos goertae</i> *	—	—	—	—	—	1	—
• Passeriformes :							
<i>Eremopterix leucotis</i> *	—	—	—	—	1	7	1
<i>Eremopterix nigriceps</i>	—	—	—	—	2	3	—
<i>Mirafrja javanica</i> *	—	—	—	—	1	1	—
<i>Spreo pulcher</i> *	2	1	2	—	—	—	—
<i>Turdoides plebeja</i>	1	—	—	—	—	—	—
<i>Cisticola aridula</i>	—	—	1	—	1	—	—
<i>Prinia clamans</i>	—	1	3	—	1	3	1
<i>Eremomela icteropygialis</i> *	1	1	1	—	1	1	—
<i>Sylvietta brachyura</i>	2	—	—	—	—	—	—
<i>Remiz punctifrons</i>	—	—	1	—	—	—	—
<i>Nectarinia pulchella</i> *	—	—	2	—	—	1	1
<i>Ploceus velatus</i> *	1	1	1	—	—	—	1
<i>Bubalornis albirostris</i> *	1	—	—	—	—	—	—
<i>Passer luteus</i> *	—	—	—	—	—	—	1
<i>Petronia xanthocollis</i> *	1	—	—	—	1	—	—
<i>Sporopipes frontalis</i> *	—	—	—	—	—	1	—
<i>Vidua orientalis</i>	1	—	—	—	—	—	—
<i>Pytelia melba</i>	3	4	1	—	—	1	1
<i>Estrilda bengala</i>	—	1	1	—	—	—	—

* Espèces recensées tous les ans sur le quadrat.

TABLEAU XIV

VARIATIONS SAISONNIERES ET ANNUELLES DE LA REPRODUCTION SUR LE QUADRAT DE 25 HECTARES DE FETE-OLE ENTRE 1969 ET 1976.

En 1969/70 et 1970/71, les recherches de nids ont eu lieu tous les mois, passé cette date, tous les quinze jours.

Années	69/70	70/71	71/72	72/73	73/74	74/75	75/76
I SUR 25 HECTARES-NON-PASSERIFORMES							
a) <i>Nombre</i>							
mois avec reproduction	12	5	5	0	6	12	6
espèces nichant	6	5	6	0	6	7	8
b) <i>Nombre moyen mensuel</i>							
espèces nichant	2.0 ± 1.3	1.0 ± 1.4	0.9 ± 1.4	0.0	1.7 ± 2.2	2.5 ± 1.6	1.1 ± 1.8
de nids	4.6 ± 2.7	1.8 ± 2.6	1.6 ± 3.1	0.0	3.9 ± 5.1	4.5 ± 3.8	2.4 ± 3.9
c) <i>Pourcentage de nids</i>							
Juillet-Octobre (pluies)	22	86	63	0.0	72	48	65
Novembre-Décembre	24	—	11	0.0	28	30	21
Janvier-Mars	25	—	—	—	—	13	7
Avril-Juin	27	14	26	0.0	—	9	7
II PAR HECTARE							
<i>Nombre moyen de nids/an</i>	2.0	0.9	0.8	0.0	1.9	2.2	1.2
I SUR 25 HECTARES-PASSERIFORMES							
a) <i>Nombre</i>							
mois avec reproduction	10	7	6	0	5	9	4
espèces nichant	9	6	9	0	7	8	6
b) <i>Nombre moyen mensuel</i>							
espèces nichant	1.2 ± 0.7	0.8 ± 0.9	1.1 ± 1.8	0.0	0.7 ± 1.0	1.5 ± 1.5	0.9 ± 1.6
de nids	2.6 ± 4.4	1.4 ± 2.5	2.0 ± 4.0	0.0	1.3 ± 2.1	3.1 ± 3.8	50.9 ± 174.2
c) <i>Pourcentage de nids</i>							
Juillet-Octobre (pluies)	58	82	92	0	81	41	100
Novembre-Décembre	3	12	4	0	19	8	—
Janvier-Mars	32	—	4	0	—	46	—
Avril-Juin	7	6	—	—	—	5	—
II PAR HECTARE							
<i>Nombre moyen de nids/an</i>	1.2	0.7	0.9	0.0	0.6	1.5	24.4
I SUR 25 HECTARES-ENSEMBLE DE LA FAUNE							
a) <i>Nombre</i>							
mois avec reproduction	12	7	10	0	6	12	7
espèces nichant	15	11	15	0	13	13	14
b) <i>Nombre moyen mensuel</i>							
espèces nichant	3.2 ± 1.3	1.7 ± 2.1	2.0 ± 3.0	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	0.0	5.3 ± 7.1	7.5 ± 4.5	53.3 ± 175.1
c) <i>Pourcentage de nids</i>							
Juillet-Octobre	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)
II PAR HECTARE							
<i>Nombre moyen de nids/an</i>	3.3	1.6	1.7	0.0	2.4	3.6	25.6

insectivore et *Caprimulgus climacurus*, insectivore aérien; deux espèces nichant et se nourrissant dans les arbres : *Mesopicos goertae*, insectivore et *Colius macrourus* frugivore. En 1969/70 *Streptopelia roseogrisea* et *Oena capensis* ont niché toute l'année.

Passereaux

La reproduction des Passereaux sur ce quadrat est moins claire que celle des Non-Passereaux car, si nous avons trouvé 19 espèces nicheuses de 1969 à 1976, le nombre d'espèces nichant chaque année est faible : $7,5 \pm 1,4$.

Sur ces 19 espèces, 16 sont de petite taille et 3 de taille moyenne. La majorité des espèces se nourrit sur le sol, 11 exclusivement et 2 à la fois sur le sol et dans les arbres, mais 3 espèces seulement nichent à même le sol (*Mirafrax* et *Eremopterix leucotis* et *E. nigriceps*); toutes les autres nichent dans les herbes ou les arbres. Le tableau XIII donne la liste des espèces nicheuses au cours de ces 6 années d'observations. La sécheresse semble avoir eu des effets indirects durables sur la reproduction, car il apparaît que certaines espèces ont cessé de se reproduire depuis ou au contraire ont commencé peu après. Noter que *Mirafrax javanica* se reproduit très vraisemblablement chaque année mais les nids sont très difficiles à découvrir. La même raison rend le statut de nicheur de *Camaroptera* incertain.

Espèces qui se reproduisent avant et se reproduisent encore après la sécheresse (7 espèces) : (a) régulièrement : *Ploceus*, *Pytelia*, *Eremomela* et *Prinia*. Et certainement *Mirafrax*; (b) irrégulièrement : *Cisticola*, *Nectarinia* et *Petronia*. Sans doute aussi *Camaroptera*.

Espèces qui ne se reproduisent plus depuis la sécheresse (7 espèces) : *Remiz*, *Estrilda bengala*, *Spreo pulcher*, *Bubalornis*, *Turdoides*, *Sylvietta* et *Vidua*.

Espèces qui se reproduisent depuis la sécheresse (5 espèces) :

— En saison des pluies : *Sporopipes* et *Passer luteus*. La reproduction importante en colonies de *P. luteus* en 1975 n'est pas expliquée.

— En saison des pluies et en saison sèche : *Eremopterix leucotis* et *E. nigriceps*. La descente vers le sud d'*E. nigriceps*, espèce saharienne, semble un effet de la sécheresse.

Outre l'importance de la reproduction en saison des pluies, il existe certaines années un deuxième pic de reproduction pour les Passereaux entre janvier et mars (saison sèche). Il est dû en 1969/70 à deux espèces nichant dans les arbres : *Eremomela* (2 nids en février) et *Spreo* (3 nids en mars); en 1974/75, à deux espèces nichant sur le sol : *Eremopterix leucotis* (15 nids) et *E. nigriceps* (2 nids).

Le tableau XV résume l'importance de la reproduction suivant les saisons et l'amplitude des variations. Elle peut avoir lieu toute l'année aussi bien chez les Non-Passereaux que chez les Passereaux, avec un pourcentage beaucoup plus élevé pour la saison des pluies et le début de la saison sèche : 80 % environ de la totalité des nids sont trouvés entre juillet et janvier.

3. DISCUSSION

3.1. FACTEURS IMPORTANTS

Nous distinguons les facteurs communs à tous les milieux, flore et faune, de ceux particuliers à Fété-Olé : ressources en eau et feux.

3.1.1. Flore

Végétation herbacée

Les oiseaux l'utilisent de différentes façons, comme habitat, comme source de nourriture et comme matériau de construction de nids.

Habitat : certaines espèces ne peuvent se passer d'un couvert végétal pour vivre. (*Coturnix coturnix*, *Turnix sylvatica*, *Cisticola aridula*) ou pour nicher (*Pytelia melba*). Une des actions du feu est précisément de détruire cette strate.

Nourriture : pratiquement, du tapis herbacé, seules les graines sont utilisées, une faible partie, sur pied, pendant la maturité et le reste sur le sol.

La quantité de graines est maximale à la fin de la saison des pluies et diminue progressivement jusqu'à la saison des pluies suivante. Il faut noter que, dans ces savanes, la quantité de graines n'est jamais nulle au début d'une nouvelle saison des pluies, car il reste

TABLEAU XV

REPARTITION SAISONNIERE DES NIDS (EN POURCENTAGE) ENTRE 1969 ET 1976 SUR LE QUADRAT DE 25 HA DE FETE-OLE (L'ANNEE 1972/73 A ETE EXCLUE).

	Non-Passereaux	Passereaux	Total
Nombre de nids	222	734	956
Juil-Oct (pluies)	59 ± 22	75 ± 20	68 ± 27
Nov-Déc.	19 ± 11	8 ± 7	13 ± 10
Jan-Mars.	8 ± 10	14 ± 20	10 ± 14
Avril-Juin.	14 ± 11	3 ± 3	9 ± 8

toujours des graines stériles disponibles et les date de germination des différentes espèces s'échelonnent sur plusieurs semaines. La date des pluies est importante pour le renouvellement du tapis herbacé : précoces, elles favorisent les graminées, et tout spécialement, *Panicum laetum*, tardives, les Dicotylédones (Bille, 1974). La pluviométrie (hauteur et répartition) agit sur la production. Ainsi, ces variations dans la production grainière retentissent sur la population des oiseaux granivores. Nous soupçonnons, malgré des données insuffisantes, que ceux-ci sont en compétition directe avec les rongeurs et les fourmis moissonneuses; quant aux Acridiens, ils peuvent diminuer la production en se nourrissant sur les herbes encore vertes.

Matériaux de construction du nid. Les tiges et les feuilles servent, soit vertes, soit sèches à la construction des nids. On sait que l'époque de la reproduction de *Quelea quelea* est étroitement liée à la production de ces tiges vertes; de même la destruction par le feu de la strate herbacée interdit à certaines espèces de se reproduire faute de matériaux de construction secs (*Spreo pulcher*, *Pytelia melba*).

Végétation ligneuse

A la différence du tapis herbacé, la production de fleurs ou de fruits n'est jamais interrompue et les premières feuilles commencent à sortir en avril, au plus fort de la saison sèche. Au mois de juin, le taux de feuillaison atteint 50 % et plusieurs essences ligneuses portent fleurs ou fruits. Le nombre d'espèces d'oiseaux augmente légèrement, alors qu'il était au minimum en mai. Cette augmentation du nombre d'espèces, bien que non significative, tient à la présence d'un plus grand nombre d'espèces insectivores, frugivores ou mixtes. Il est probable que la reprise de la végétation ligneuse en avril provoque également une augmentation des insectes. Ainsi, *Merops albicollis*, migrateur insectivore, réapparaît sur le quadrat à la mi-mai. Pourtant, répétons-le, aucune pluie n'est tombée sur le quadrat au cours de ces années d'étude avant fin juin.

3.1.2. Faune

Arthropodes

On en trouve toute l'année, soit à terre, dans les arbres ou sur les fruits, mais aucune étude d'ensemble ne permet d'en connaître la composition et les variations. Gillon et Gillon (1974) ont montré que, pour les Arthropodes de la strate herbacée ou terrioles, un maximum de courte durée a lieu au milieu de la saison des pluies.

Rongeurs

Ils comportent deux espèces principales, l'une permanente, *Taterillus pygargus*, l'autre *Arvicanthis niloticus* qui envahit le Ferlo périodiquement. Ils se sont multipliés considérablement ces dernières années (à partir de 1973). Leur rôle en tant que compétiteurs des oiseaux est inconnu, bien que ces deux espèces consomment très certainement des graines. D'un autre côté et malgré la faible dimension de notre quadrat, on constate après la prolifération des rongeurs une augmentation du nombre des rapaces aussi bien nocturnes (*Tyto alba*, *Otus leucotis*) que diurnes (*Circus* sp. et *Milvus nigrans*).

3.1.3. Eau

Nous avons déjà précisé que la région ne comporte aucun point d'eau permanent mais qu'après les premières grosses pluies mares et flaques sont nombreuses et dispersées. Au début de la saison sèche, seules subsistent les grandes mares situées dans les interdunes et les distances à franchir pour les atteindre s'allongent. Puis, les mares s'assèchent à leur tour; il ne reste plus que les puits modernes distants les uns des autres d'une quarantaine de kilomètres. Le problème de l'eau dans des régions aux températures diurnes pouvant atteindre jusqu'à 45 °C (mai, juin), est capital à résoudre pour les espèces qui doivent boire tous les jours.

Espèces insectivores ou à régime mixte (qui ne boivent pas). Les insectes constituent, en dehors des fruits, la seule source d'eau et il est remarquable que 82 % des espèces recensées à Fété-Olé consomment exclusivement ou de façon mixte des insectes. Les insectivores stricts (*Vanellus*, *Campethera*, *Eremomela*...) se passent totalement d'eau pendant la saison sèche et sont même capables de se reproduire, signe d'une bonne adaptation puisque la reproduction exige un surcroît d'activité. Jusqu'à plus ample informé, tous les granivores qui ne boivent pas (francolins, pintades, passereaux tels que *Pytelia*, *Sporopipes*) consomment aussi des insectes. Les uns (francolins, pintades) se reproduisent en saison des pluies mais *Pytelia* et *Sporopipes* nichent à la fois en saison des pluies et en saison sèche et on ignore comment ils adaptent les exigences de la reproduction aux rigueurs du climat. Observation comparable en Amérique du Nord où « most of the passerine birds which show primary affinity of the desert scrub habitat in California are insectivorous » (Bartholomew et Cade, 1963).

Espèces granivores strictes (qui boivent régulièrement). Tous les granivores stricts boivent régulièrement

car, même les espèces les mieux adaptées au désert comme *Taenopygia castanotis*, Estrildidé (Cade *et al.*, 1965) ne peuvent survivre en volière sans boire avec un régime de grain sec au-dessus de 22 °C.

On peut alors les répartir en deux groupes :

a. Les espèces qui ne s'éloignent pas des abords des points d'eau ou qui ne peuvent le faire de façon continue : elles ne sont plus recensées à Fété-Olé après l'assèchement des mares. Les unes ne s'adaptent pas aux puits et regagnent la vallée : *Turtur abyssinicus*, *Streptopelia decipiens*. D'autres restent à proximité des puits : *Streptopelia senegalensis*, *Passer luteus*, *Lonchura malabarica* par exemple.

b. Les espèces à vol puissant recensées toute l'année à Fété-Olé :

— soit qu'elles parcourent une vingtaine de kilomètres pour aller boire aux puits et qui peuvent se reproduire avec succès toute l'année : *Oena capensis* et *S. roseogrisea*;

— soit qu'elles aillent boire au fleuve, à une quarantaine de kilomètres et qui nichent pendant les mois les plus chauds : *Pterocles exustus*.

Les Colombidés illustrent bien le rôle de l'eau comme facteur limitant.

Nos recensements établissent nettement que la population de tourterelles diminue considérablement dès l'assèchement des mares de pluie qui sont situées à quelques kilomètres du quadrat (fig. 10). Nous ne recensons plus alors que 2 espèces au lieu des 5 habituelles. Le départ des Colombidés n'est donc pas imputable à la pénurie de nourriture, d'autant plus que l'on n'est qu'en début de saison sèche, mais bien au manque d'eau. Une contre-épreuve naturelle est fournie dès les premières pluies lorsqu'a lieu le retour massif des Colombidés pour exploiter la nourriture qu'ils avaient dû abandonner avec l'assèchement des mares. Ainsi, à la fin de la saison sèche, bien que la réserve de graines ait diminué du fait des agents consommateurs divers, que de nombreuses graines soient germées, les Colombidés, grâce aux premières flaques, sont capables de réoccuper le Ferlo. Pour les granivores de cette région naturelle, totalement privée de points d'eau spontanés, où les abreuvoirs artificiels sont encore largement espacés, où la température élevée augmente les besoins en eau, le facteur limitant évident est, non pas la nourriture, mais l'eau.

3.1.4. Feu

Les premiers feux s'allument en novembre dès que l'herbe est sèche, mais on en observe jusqu'en mars.

Bien que les effets profonds et à long terme du feu soient encore sujets à controverse, (Kozłowski et

Ahlgren, 1974), certains effets immédiats sont bien connus.

a. Le feu détruit le tapis herbacé, ce qui a comme conséquence immédiate de modifier la température du sol et de chasser les invertébrés et les oiseaux qui en dépendaient. Toutefois, la destruction du tapis herbacé peut n'être que partielle et d'importants îlots d'herbe rester en place.

b. La partie inférieure du feuillage des arbres et tout le feuillage des arbustes sont détruits. Ce feuillage repousse quelque temps plus tard. Mais sur ces savanes où les graminées sont toutes annuelles il n'y a aucune repousse du tapis herbacé.

c. Les graines tombées sur le sol ne sont pas détruites et la destruction du couvert herbacé favorise au contraire la recherche des graines par les oiseaux granivores.

Pour étayer nos observations, nous avons en 1975 et 1976, fait des dénombrements comparatifs mensuels sur des parcours brûlés et intacts à quelques kilomètres de notre quadrat (Morel, G.J., en préparation).

En voici les résultats principaux :

(a) le recensement des espèces sur ces deux parcours montre nettement que certaines espèces se trouvent toujours sur brûlis et que d'autres n'y sont jamais. A titre d'exemple, *Eremopterix nigriceps*, *E. leucotis*, *Oenanthe spp.* sont toujours sur brûlis; *Turnix sylvatica*, *Coturnix coturnix*, *Mirafra javanica*, *Cisticola aridula*, *Prinia clamans*, *Pytelia melba*, sur terrains non brûlés. Les années où le feu a laissé d'importants îlots d'herbe, on observe à la fois, les espèces de l'une et l'autre liste (fig. 10 pour les Alaudidés);

(b) mais l'action du feu varie avec les années : la comparaison du nombre d'espèces, de la densité, de l'indice de diversité et de l'équitabilité entre parcours brûlés et non brûlés donne des résultats opposés (significatifs ou non) entre les deux années étudiées.

Le feu, malgré des effets variés, parfois apparemment contradictoires sur la savane arbustive, est un facteur essentiel pour l'analyse de la structure de la faune avienne. En détruisant ou épargnant le couvert herbacé, en découvrant ou laissant cachée la réserve de graines du sol, c'est le feu qui, en définitive, une fois les pluies achevées, sera responsable du peuplement avien jusqu'aux prochaines pluies.

3.2. RICHESSE EN ESPÈCES DE L'AVIFAUNE

Moreau (1964) a écrit : « Acacia steppe has an abundance of bird species that is surprising in view of the

simplicity of the habitat and small mass of vegetation ». L'auteur arrivait à cette conclusion après avoir passé en revue les principaux types d'habitats africains. La liste totale, établie sur 8 ans, des espèces dénombrées sur notre quadrat de 25 hectares s'élève à 112. Encore faudrait-il ajouter à cette liste bon nombre d'espèces aquatiques (Charadriidés, Ardéidés, etc...) si ce quadrat comportait des mares plus importantes. La liste totale du Sénégal et de la Gambie (Morel, 1972) s'élève à 542 espèces, y compris les oiseaux de mer. Cette notion de richesse en espèces appellent plusieurs observations.

La plus grande richesse en espèces des savanes, comparées aux « openlands » et aux forêts a été également constatée par Emlen (1966) lors de comptages effectués en Rhodésie du Sud en 1953. Cette plus grande richesse s'expliquerait par l'hétérogénéité végétale du milieu (« patchiness ») qui, selon MacArthur, serait responsable de la diversité des espèces aviennes. Les « groupements » végétaux des botanistes auxquels nous nous sommes référés sont l'expression de cette hétérogénéité : ce qui vient en contradiction avec la « simplicité de l'habitat », telle que Moreau l'avait formulée et qui ressort d'une observation superficielle. Le voyageur, surtout en saison sèche, est frappé par le petit nombre d'espèces ligneuses, les espaces sans arbres et l'absence de relief et ne perçoit pas la structure intime de la végétation.

La saisonnalité et la relative irrégularité du climat tendent à maintenir la population au niveau des mois les plus pauvres (moyennes de $37,3 \pm 4,0$ espèces en septembre/octobre, fin des pluies tombant à $15,3 \pm 2,3$ en avril/mai). L'hétérogénéité du milieu tend, à l'inverse du climat, à minimiser ces écarts en fournissant aux oiseaux des niches de rechange. En particulier, les nombreux bosquets qui poussent dans les marcs temporaires (5 sur notre quadrat) sont non seulement l'habitat de certaines espèces (*Eupodotis ruficrista*, *Camaroptera*...) mais aussi le lieu de repli de la plupart lors des coups de vent ou des accès de canicule. Les forêts riveraines de la vallée du Sénégal (à une quarantaine de kilomètres) ont un rôle de refuge plus marqué et nos chiffres (Morel, 1968 a) démontrent que c'est en saison sèche que ces forêts hébergent le maximum d'oiseaux, le contraire de ce que nous trouvons au Ferlo. Si les insectivores trouvent dans les forêts et les bosquets les insectes nécessaires, les granivores ont avant tout besoin d'eau (voir § 3.1.3.). Les mares la fournissent pendant 6 mois environ, les puits toute l'année pour les granivores bons voiliers et la vallée reçoit les espèces qui ne peuvent s'établir loin de l'eau.

Ce serait donc par le jeu de niches variées, sans cesse remaniées par une pluviosité variable, et de zones-

refuges qui donnent lieu à des mouvements complexes que l'avifaune du Ferlo se maintient. En réalité, dans quelle mesure peut-on qualifier cette savane arbustive pratiquement dépourvue d'eau de « riche en espèces » ? La liste totale établie sur 8 ans compte 112 espèces (et elle ne cesse de croître) mais la liste annuelle est de 73 ± 5 et la liste mensuelle ne compte que 25 espèces. (Notons en passant que le nombre d'espèces croît avec la durée du recensement et également avec la surface recensée. Ces chiffres sont donc relatifs). Selon que l'on prend le nombre d'espèces de la liste totale ou bien celui de la liste mensuelle, on peut donc considérer que le milieu est riche ou pauvre en espèces, définitions contradictoires.

3.3. TERRITORIALITÉ

À l'inverse des régions tropicales humides et stables où les oiseaux sont sédentaires et maintiennent un territoire permanent (Crook, 1964; Snow et Lill, 1974), on peut s'attendre, dans un milieu aride où la population est soumise à des remaniements saisonniers ou imprévisibles, à trouver une faible territorialité. La réalité est cependant assez complexe et nous distinguons plusieurs degrés dans ce comportement.

Espèces qui ont un territoire permanent

Cette catégorie, dont le comportement est comparable à celui des espèces forestières, est bien entendu très restreinte. Citons *Eupodotis ruficrista* et *Camaroptera* que l'on observe et entend toute l'année dans les mêmes fourrés où elles se reproduisent et nichent. Quelques autres espèces (pics, *Prinia clamans*, *Eremomela*) pourraient appartenir à la même catégorie, avec un territoire plus vaste, mais leur comportement est insuffisamment connu. Toutes ces espèces sont insectivores.

Espèces qui ont un territoire de nidification

Elles occupent, pendant la période des nids, un territoire « classique » avec poste de chant sur lequel elles nichent et se nourrissent. Quelques espèces sont remarquables par leur chant : *Cercotrichas podobe*, *Myrmecocichla*, *Mirafra javanica* mais d'autres aux vocalisations plus discrètes appartiennent à la même catégorie : *Nectarinia*, *Ploceus velatus*, *Petronia*, *Passer griseus* etc... Cette catégorie est vraisemblablement assez nombreuse. La reproduction achevée, certaines espèces doivent se déplacer au gré des ressources, sans tenir de territoire, quoique peut-être dans un secteur restreint.

Espèces sans territoire ou avec territoire très réduit

Les espèces de cette catégorie n'ont pas de territoire de gagnage et se bornent à défendre les abords du nid ou seulement le nid lui-même. Ce sont essentiellement des frugivores ou des granivores : la recherche de leur nourriture exige de grands déplacements. L'exemple le mieux connu et le plus typique est *Quelea quelea* qui ne défend que l'entrée de son nid et va se nourrir jusqu'à une vingtaine de kilomètres. Les tourterelles, perroquets, colious et gangas appartiennent à cette catégorie. On ignore si certains oiseaux nomades (colious, perroquets) forment des bandes stables exploitant et défendant un vaste domaine alimentaire ou s'ils constituent des bandes instables susceptibles de se mêler à d'autre ou de se défaire sans règle fixe.

Ce groupe des espèces sans territoire est renforcé par des espèces territoriales qui nomadisent une fois leur nidification accomplie. Le nomadisme n'est pas une réponse obligatoire au « facteur aridité ». Il provient de la nécessité pour les granivores d'effectuer des déplacements considérables pour trouver des points d'eau souvent très éloignés les uns des autres. On constate alors que ce nomadisme semble facilité par la vie en groupes (gréganisme) qui permet de mieux localiser lieux de gagnage et points d'eau mais qui, en contrepartie, contribue à les épuiser plus rapidement et à en découvrir sans cesse de nouveaux. Eau et graines obligent donc les granivores stricts à un réajustement incessant de leurs déplacements. Cette hypothèse est étayée par le fait que les insectivores, non soumis à l'obligation de boire, se déplacent peu et sont même parfois réellement sédentaires. Les frugivores vivent d'une ressource essentiellement éphémère et (ou) sporadique puisque la fructification est saisonnière et les arbres parfois très espacés. La nécessité de suivre la production fruitière n'est pas particulière aux régions arides et on l'observe aussi en forêt tropicale où certaines essences sont franchement saisonnières (Crome, 1975).

3.4. INSATURATION DU MILIEU

Il est couramment admis que les climats à amples variations ne permettent pas la saturation du milieu (Pianka, 1974; Wiens, 1974). Le climat qui règne sur notre quadrat est de ce type et nous citerons quelques faits à l'appui de cette hypothèse.

En 1969-1970, les Colombidés se reproduisirent toute l'année et, si l'on comprend aussi l'année suivante, on obtient 16 mois de nidification continue. Mais pour les autres années, l'occupation du quadrat par les couples nicheurs ne dure guère plus de six mois et le reste

de l'année les Colombidés l'évacuent quasi complètement.

Le cas du Moineau doré est encore plus typique car, de 1968 à 1976 il ne nicha qu'une seule fois. Comme il s'agit d'une nidification coloniale (plus de 500 nids sur 25 ha), l'absence ou la présence de cette espèce sur le quadrat est particulièrement remarquable (Morel et Morel, 1976). *Eremopterix leucotis* et *E. nigriceps*, Alaudidés, occupent irrégulièrement le quadrat et y nichent de même. *E. leucotis* est l'espèce sahélienne, seule observée jusqu'en 1972; mais à cette date, *E. nigriceps*, espèce saharienne, envahit la région et y est demeurée depuis. Il est remarquable que cette espèce ait pu s'installer là où vivait déjà une espèce très comparable. Cette colonisation a été facilitée vraisemblablement à la fois par l'insaturation du milieu et son altération sous l'action de la sécheresse.

Les migrateurs ne jouent qu'un faible rôle *quantitatif* (7 %) dans cet écosystème mais leur intérêt est grand comme Moreau (1972) l'avait vu, car en occupant et en désertant saisonnièrement le même habitat, ils soulèvent la double question de la compétition avec la faune résidente et de la saturation du milieu.

Nous devons nous demander ce qu'il advient des niches occupées par les migrateurs après leur départ, en pleine saison sèche en mars. La première réponse serait qu'à leur départ les ressources qu'ils exploitaient sont pratiquement taries, explication peu vraisemblable bien qu'on n'ait guère de données chiffrées à ce sujet. Car les migrateurs partent au printemps pour aller se reproduire en zone tempérée et non par parce que le biotope s'appauvrit (n'oublions pas qu'ils ont accumulé sur ce même biotope des réserves de graisse). Nous savons aussi que ces migrateurs ne vivaient pas du surplus de la saison des pluies qui se termine en octobre; ils vivaient donc sur ce que l'on peut considérer comme le minimum. La deuxième réponse, dans l'état actuel de nos connaissances, est qu'à leur départ les migrateurs laissent autant de niches vides et par conséquent un milieu non saturé.

Nous disposons cependant de quelques exemples de « resaturation » du milieu après le départ des migrateurs : *Upupa epops* et *Cercotrichas galactotes* semblent bien se remplacer alternativement, la sous-espèce éthiopienne venant nicher lorsque la sous-espèce paléarctique, son équivalent, est absente. Mais nous avons beaucoup plus d'exemples de l'incapacité du milieu à se rééquilibrer après le départ de migrateurs tels que *Coturnix coturnix*, *Lanius senator*, *Oenanthe oenanthe*, *Sylvia* spp. Des espèces éthiopiennes des genres *Coturnix*, *Lanius* et *Oenanthe* existent plus au sud. Pourtant, après le départ des espèces paléarctiques, les niches qu'elles occupaient demeurent vacantes quatre à cinq mois.

Comme l'a suggéré John T. Emlen (comm. personnelle), en présence d'un milieu où l'occupation des différentes niches est aussi variable et cahotique, on peut se demander dans quelle mesure on peut encore parler d'une régulation de la population par compétition pour des ressources limitées.

3.5. EXPLOITATION DU SURPLUS DE LA SAISON DES PLUIES

Les tropiques arides, avec l'alternance de la saison sèche et de la saison humide, rappellent curieusement les régions tempérées où alternent hiver et été, pénurie et abondance. De plus, la saison des pluies de l'Ouest africain a lieu pendant l'été et l'automne européens. Il est donc tentant a) de comparer les deux systèmes et b) de montrer qu'ils sont complémentaires.

Dans les deux systèmes, la faune résidente est limitée par le minimum de ressources de la saison la plus pauvre (hiver et saison sèche). De même, l'été paléarctique et la saison des pluies tropicales produisent toutes deux un surplus de nourriture hors de proportions avec la population résidente. On sait que les migrants, au cours de leur séjour sous les hautes latitudes, portent leurs besoins alimentaires au maximum en s'y reproduisant et contribuent ainsi à l'utilisation des ressources estivales. Le rôle des migrants (paléarctiques et éthiopiens) qui regagnent le Sahel d'août à novembre paraît assez comparable : eux aussi viendraient exploiter l'abondante production de la saison des pluies.

Cette conclusion a d'ailleurs été tirée, un peu hâtivement, par Morel et Bourlière (1962) puis par Morel G. (1968 a), qui, n'ayant pas clairement distingué deux biotopes différents (voir paragr. 3.7.), ont surestimé le rôle joué par les migrants dans la savane arbustive. En réalité, si l'on prend les chiffres de biomasse, et non pas seulement le nombre d'espèces, on constate que les migrants paléarctiques ne représentent que $4,4 \pm 1,1 \%$ de la biomasse totale et les migrants éthiopiens $2,6 \pm 0,9 \%$. Force est donc de conclure que leur rôle dans l'utilisation du surplus de la savane arbustive est modeste. Les oiseaux, ainsi que le nombre de couples nicheurs, augmentent en effet pendant la saison des pluies, mais les arrivants ne sont que des « résidents » qui s'étaient réfugiés dans les forêts riveraines des environs et qu'on ne peut raisonnablement qualifier de migrants.

On peut s'étonner que les oiseaux soient incapables d'utiliser plus efficacement la production de la saison des pluies par voie de migrations. Nous suggérons que dans l'ensemble les conditions climatiques sont trop instables pour avoir permis à des espèces de s'y adapter : la quantité de même que la qualité des

ressources alimentaires (surtout les insectes) varient avec chaque saison des pluies de manière imprévisible. La période pendant laquelle ces ressources sont disponibles est d'ailleurs courte et la date de leur apparition variable. Encore que cela dépasse le cadre de l'ornithologie, nous essaierons de définir sommairement et provisoirement les principaux groupes de consommateurs qui exploitent la production de la saison des pluies.

Les oiseaux. Deux espèces au moins contribuent remarquablement à exploiter cette production : *Quelea quelea* et *Passer luteus*. Toutes deux nichent pendant la saison des pluies en colonies. Le prélèvement de *Quelea* peut être considérable : 1845 kg de graines et 215 kg (poids sec) d'insectes pour une colonie de 12.400 nids à l'hectare et pour toute la période d'élevage. Il s'agissait d'une colonie dense et l'on trouverait bien entendu tous les intermédiaires (Morel G. 1968 b). Chez *Passer luteus*, la consommation d'une colonie est plus faible par unité de surface car il niche en colonies lâches mais couvrant parfois des milliers d'hectares ; cette espèce nourrit ses oisillons surtout d'insectes (Morel et Morel, 1976). L'exploitation intensive du surplus de la saison des pluies par ces deux Ploceidés ne contredit pas notre précédente affirmation sur l'incapacité générale des oiseaux à absorber ce surplus. En effet, leur rôle dans l'écosystème sahélien est local et irrégulier, lié sans doute à des fluctuations qui nous échappent. Les deux espèces ont adopté essentiellement la même stratégie pour exploiter une nourriture saisonnière : rassemblement parfaitement synchronisé en saison des pluies puis changement de nourriture et nomadisme en saison sèche. Il est clair que cette stratégie n'a pas pu être suivie par beaucoup d'espèces.

Les invertébrés qui, par leur pouvoir de multiplication rapide et leur faible longévité, sont bien adaptés à une intervention rapide. Leur rôle reste à quantifier.

Les amphibiens qui, bien que peu étudiés, sont très abondants pendant les pluies. Eux aussi sont bien adaptés puisqu'ils demeurent inactifs dans le sol pendant au moins 8 mois.

Les décomposeurs tiennent vraisemblablement une place importante, sinon majeure, dans la résorption du surplus. Ici encore, notre ignorance est quasi totale.

3.6. FLUX D'ÉNERGIE

Cette étude devrait logiquement conduire à l'estimation de la part des oiseaux dans le bilan énergétique de l'écosystème. Bien que certaines données manquent

encore, il est bon dès maintenant d'essayer d'évaluer l'importance de l'avifaune de notre quadrat. De tels bilans sont encore rares (Weiner et Glowacinski, 1976 ; Wiens et Nussbaum, 1975 ; Holmes et Sturges, 1973) et aucun, à notre connaissance, n'embrasse la totalité de la production et de la consommation. Aucune étude, bien entendu, ne concerne un système africain. Il est donc impossible de comparer par exemple la consommation des mammifères, des oiseaux, des reptiles, etc... Dans ces conditions qualifier les oiseaux de « gros » ou « petits » consommateurs paraît assez subjectif. Weiner et Glowacinski, dans une forêt de feuillus polonaise considérée comme riche, concluent que la part des oiseaux dans l'écosystème est importante : les oiseaux y prélèvent 10 à 12 % des insectes nuisibles aux arbres. Le prélèvement des oiseaux y est exprimé en calories mais nous n'avons pu établir un tableau comparatif du rôle relatif des oiseaux dans plusieurs écosystèmes. En ce qui concerne le milieu de Fété-Olé, certains faits nous incitent à conclure au faible rôle des oiseaux. Ce groupe de vertébrés, nous l'avons vu (paragr. 3.5.) n'augmente pas parallèlement, tant s'en faut, à l'accroissement des ressources de la saison des pluies et contribue vraisemblablement pour peu à sa résorption. Un autre fait est à souligner : la grande variabilité de la population, surtout en saison des pluies. En août 1975, le Moineau doré, espèce coloniale, s'établit pour nicher sur le quadrat (et dans toute la région) à raison de 25 nids en moyenne à l'hectare, chiffre considérable si l'on sait que les autres années on n'atteint jamais la densité d'un couple nicheur à l'hectare par mois, toutes espèces réunies.

Une conclusion sommaire et provisoire semble donc s'imposer : le rôle des oiseaux dans le flux d'énergie de cet écosystème est très variable ; il peut, certaines années exceptionnelles (année du Moineau doré), atteindre vraisemblablement une valeur élevée.

3.7. MILIEUX HUMIDES COMPARÉS

Bien que cette étude ne traite que de la savane arbustive, il nous faut mentionner, à titre de comparaison, la zone d'inondation du fleuve dont la structure et la dynamique de population nous paraissent fondamentalement différentes. La basse vallée du Sénégal (comme le cours supérieur du Niger) sont renommés pour leur richesse en oiseaux d'eau et nous disposons de quelques chiffres (Morel et Roux, 1966 ; Morel et Roux, 1973). Cinq mille *Pelecanus onocrotalus* (piscivores) séjournent plusieurs mois dans le delta du Sénégal ; *Anas querquedula* et *A. acuta* (surtout granivores) hivernent à raison d'au moins 100 000 individus ; *Philomachus pugnax* (surtout granivore) compte plusieurs centaines de milliers d'indi-

vidus ; nous ne pouvons préciser la population des autres Charadriidés et Laridés ; plusieurs centaines de milliers de *Riparia riparia* (insectivores) se nourrissent au-dessus de l'eau. Il ne s'agit là que des espèces les plus remarquables.

Alors que la savane arbustive n'est arrosée que pendant deux mois environ, la vallée du Sénégal est arrosée d'abord par les pluies puis par l'eau de crue qui atteint son maximum en novembre ; cette crue laisse derrière elle de nombreux marais qui ne s'assèchent que bien plus tard, vers février. La production dure donc beaucoup plus longtemps et n'a pas ce caractère « explosif » qu'elle présente dans la savane arbustive. Il doit en résulter une meilleure utilisation par les organismes supérieurs.

Ainsi, nous savons que les populations de migrateurs paléarctiques sont très élevées et souvent bien plus nombreuses que celles des résidents (cas des Charadriidés, des Anatidés, des Laridés, etc...) ; que la consommation de ces migrateurs est certainement considérable et en tout cas supérieure à celle des résidents.

Nous nous trouvons donc dans une situation fort différente de celle de la savane arbustive où les migrateurs ne jouaient qu'un rôle secondaire. Sous un même climat, à la même latitude, nous rencontrons donc deux systèmes non seulement de productivité inégale mais également soumis à un mode d'exploitation totalement différent.

4. CONCLUSIONS

Le terme « tropical » est généralement l'objet d'une certaine confusion ou plutôt d'une simplification abusive. La plupart des auteurs, quand ils désignent la faune des régions tropicales, sous-entendent « tropical humide », voire « équatorial » et négligent la zone tropicale semi-aride qui s'étend en Afrique boréale sur quelque 800 km de part et d'autre du continent. C'est la notion de « régions arides » ou « semi-arides » qui semble à l'origine de cette incertitude. Des régions semi-arides tropicales les auteurs n'ont retenu que la notion d'aride et ignoré celle de tropical. Tropical n'est pas exclusif d'aride et n'est pas non plus synonyme d'humide. L'erreur vient de ce que la zone tropicale sèche la plus importante et la plus homogène est située en Afrique boréale ; aucun autre continent, à l'exception de l'Australie, ne présente une telle ceinture (arid belt). Or, les traités d'écologie ne consacrent que quelques lignes à cette région à peu près inconnue, le Sahel. Il est donc tout indiqué de dégager les caractères originaux de cette avifaune tropicale sahélienne.

a) Il est remarquable que l'avifaune sahélienne, quoique en contact avec le Sahara, demeure typiquement tropicale dans sa composition. A cet égard, la barrière saharienne est particulièrement efficace et ne laisse passer que les migrateurs non nicheurs. Sauf pour les espèces aquatiques (pélicans, cormorans, hérons, flamants qui ont des représentants nicheurs de part et d'autre du Sahara) on n'observe pratiquement aucune infiltration de la faune paléarctique en région tropicale. Cette situation particulière est bien différente de celle que l'on trouve par exemple en Amérique centrale où les deux types de faune entrent en contact.

b) Il est admis que les populations tropicales sont plus riches en espèces que celle des hautes latitudes. Nous avons déjà discuté de cette caractéristique au paragraphe 3.2. et avons remarqué que l'avifaune de Fété-Olé est constituée essentiellement d'un petit nombre d'espèces communes.

c) Mais la caractéristique essentielle des régions tropicales est, pour la majorité des auteurs qui l'invoquent aussi comme raison de la richesse spécifique, la stabilité par opposition aux variations saisonnières des hautes latitudes. Cependant, certains auteurs (Ricklefs, 1973) et surtout Moreau (1966) avaient remarqué qu'une grande partie de l'Afrique — pour ne parler que de ce continent — est soumise à de fortes variations saisonnières, assez comparables à celles des régions tempérées. Ainsi, le nombre moyen d'espèces en saison sèche est de 23 ± 3 et de 29 ± 5 en saison des pluies avec des valeurs extrêmes de 17 ± 3 (mai) et 35 ± 7 (septembre). Cette augmentation du nombre d'espèces en saison des pluies se traduit par un réaménagement de la population et non pas par une poussée spectaculaire de la densité et de la biomasse si bien que l'indice de dominance est plus petit en saison des pluies qu'en saison sèche. D'une année à l'autre on observe de profondes modifications de la population (cf. paragr. 2), très certainement en rapport avec les ressources végétales, mais pour l'instant mal comprises : en 1974-1975, présence simultanée et dominante de deux espèces d'*Eremopterix*. Ces changements ressortent clairement du tableau IX où sont groupées les listes d'espèces dominantes par année. La reproduction est également très irrégulière (tabl. XIV) puisque en 1972-1973 elle n'eut pas lieu du tout, qu'en 1974-1975 elle eut lieu 6 mois sur 12 et en 1969-1970 toute l'année. La nidification de *Passer luteus* sur toute la région en 1975 (550 nids sur le quadrat de 25 ha) comparée à l'absence totale de reproduction en 1972-1973 est une bonne illustration des violentes fluctuations qui éprouvent ce milieu.

Si les tropiques, dans toute leur partie aride sont si peu stables, il devient difficile de justifier la plus grande richesse spécifique des régions tropicales par la

stabilité climatique. Moreau (1966) constate que l'on n'a pas d'hypothèse de rechange.

d) Le calcul des différents indices, donnés au paragr. 2, avait l'ambition de définir l'avifaune tropicale semi-aride en des termes précis. Cela eût permis de la comparer à l'avifaune d'autres milieux pour lesquelles ces mêmes indices sont déjà calculés. Or, on observe de telles variations d'une année à l'autre qu'il paraît impossible d'utiliser ces indices comme termes de comparaison.

Toutefois, l'examen des variations annuelles de l'indice de diversité présente un certain intérêt, car il permet d'étudier à la fois l'influence de ses deux composantes : richesse du milieu en espèces et répartition des individus entre les espèces (Kricher, 1972).

Or, la valeur de l'indice de diversité montre une relation non significative avec le nombre d'espèces, mais une valeur significative avec l'équitabilité. En d'autres termes, l'indice de diversité n'est pas influencé par le nombre d'espèces dont la valeur moyenne ne varie guère d'une année sur l'autre. Si la richesse du milieu en espèces reste à peu près constante, on peut en conclure, si l'on accepte l'hypothèse de MacArthur, que la complexité du milieu demeurerait inchangée.

Au contraire, la relation significative liant l'indice de diversité avec l'équitabilité — ou ce qui revient à peu près au même l'indice de dominance avec la densité — montre des fluctuations importantes dans la répartition des effectifs entre les espèces. Certes, chaque année, quelques espèces ont toujours des effectifs plus nombreux que les autres, mais l'abondance relative de ces espèces varie considérablement avec les années. L'abondance d'*Eremopterix leucotis*, *E. nigriceps*, *Passer luteus* et, avec des effectifs moindres de *S. roseogrisea*, peut être si grande, tout au moins pendant quelques mois, qu'elle fait penser aux invasions sporadiques que l'on observe dans les milieux herbacés des zones tempérées. Le faible boisement du quadrat de Fété-Olé autoriserait un tel rapprochement. Ces variations de l'abondance relative des espèces s'expliqueraient par les variations du milieu d'une année sur l'autre.

REMERCIEMENTS

Nous sommes heureux de remercier M. le Professeur John T. Emlen pour nous avoir fait profiter de son expérience et critiqué le manuscrit; MM. le Professeur F. Bourlière et A. Brosset pour avoir suivi ce travail et relu cet article, nos collègues botanistes de l'I.M.E.V.T. et de l'O.R.S.T.O.M., le Dr Valenza, MM. J.C. Bille, A. Cornet et H. Poupon pour nous avoir fait partager la connaissance approfondie qu'ils ont de ce milieu, M. Pottier pour l'illustration de cet article.

Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans la collaboration des techniciens de la Station de l'O.R.S.T.O.M. à Richard-

Toll : MM. Sy Madou, Dieng Abdourahmane, Sakho Mamadou et Samb Papa qui ont participé aux recensements de l'avifaune et à la recherche des nids depuis le début de cette étude.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'ORSTOM
23 août 1977

BIBLIOGRAPHIE

- BARTHOLOMEW (C.A.) and CADE (T.J.), 1963. — The water economy of land birds. *Auk*, 80 : 504-539.
- BILLE (J.C.), 1974. — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : 1972, année sèche au Sahel. *Terre et Vie*, 28 : 5-20.
- BILLE (J.C.) et POUPON (H.), 1972. — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Description de la végétation. *Terre et Vie*, 26 : 351-365.
- BILLE (J.C.) et POUPON (H.), 1974. — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Influence de la sécheresse de l'année 1972-1973 sur la strate ligneuse. *Terre et Vie*, 28 : 49-75.
- BOURLIÈRE (F.) and HADLEY (M.), 1970. — The ecology of tropical savannas. *Annual rev. Ecol. et Syst.*, 1 : 125-152.
- CADE (T.J.), TOBIN (C.A.) and GOLD (A.), 1965. — Water economy and metabolism of two Estrildine finches. *Physiol. Zool.*, 38 : 9-33.
- CORNET (A.) et POUPON (H.), 1977. — Description des facteurs du milieu et de la végétation dans cinq parcelles situées le long d'un gradient climatique en zone sahélienne au Sénégal. Centre ORSTOM Dakar, 36 p. *multigr.* + 7 fig. h.t.
- CROME (F.H.J.), 1975. — The ecology of fruit pigeons in tropical Northern Queensland. *Austr. Wild Res.*, 2 : 155-185.
- CROOK (J.H.), 1964. — The evolution of social organization and visual communication in the weaver-birds (Ploceinae). *Behav. Suppl.*, 10 : 1-178.
- EMLÉN (J.T.), 1966. — Some quantitative representations of ecological distribution and faunal structure applied to African birds. *Ostrich, suppl.* 6 : 271-283.
- GILLON (D.) et GILLON (Y.), 1974. — Comparaison du peuplement d'invertébrés de deux milieux herbacés ouest-africains : Sahel et savane préforestière. *Terre et Vie*, 28 : 429-475.
- HOLMES (R.T.) and STURGES (F.W.), 1975. — Bird community dynamics and energetics in a northern hardwoods ecosystem. *J. Animal Ecol.*, 44 : 175-200.
- KOZŁOWSKI (T.T.) and AHLGREN (C.E.) (edit.), 1974. — Fire and ecosystems. *Academic Press*. London and New York.
- KRICHER (J.C.), 1972. — Bird species diversity : the effect of species richness and equitability on the diversity index. *Ecology*, 53 : 278-282.
- LLOYD (M.) and GHELARDI (R.J.), 1964. — A table for calculating the "equitability" component of species diversity. *J. Anim. Ecol.*, 33 : 217-225.
- MACARTHUR (R.H.) and MACARTHUR (J.W.), 1961. — On bird species diversity. *Ecology*, 42 : 594-8.
- MACLEAN (G.L.), 1974. — Arid-zone adaptations in southern African birds. *Cimbebasia*, 2, sér. A : 163-176.
- MAC NAUGHTON (S.G.) and WOLF (L.L.), 1970. — Dominance and the niche in ecological systems. *Science*, 167 : 131-139.
- MOREAU (R.E.), 1964. — The bird communities of some African vegetation types. *Ostrich, suppl.* n° 6 : 265-270.
- MOREAU (R.E.), 1966. — The bird faunas of Africa and its islands. *Academic Press*. London and New York.
- MOREAU (R.E.), 1972. — The Palearctic-African bird migrations systems. *Academic Press*. London and New York.
- MOREL (G.), 1968 a. — Contribution à la synécologie des oiseaux du Sahel sénégalais. *Mém. ORSTOM* n° 29 : 179 p.
- MOREL (G.), 1968 b. — L'impact écologique de *Quelea quelea* (L.) sur les savanes sahéliennes. Raisons du pullulement de ce Ploceidé. *Terre et Vie*, 22 : 69-98.
- MOREL (G.J.), 1972. — Liste commentée des oiseaux du Sénégal et la Gambie. Centre ORSTOM, Dakar, 139 p. *multigr.*
- MOREL (G.) et BOURLIÈRE (F.), 1962. — Relations écologiques des avifaunes sédentaire et migratrice dans une savane sahélienne du Bas-Sénégal. *Terre et Vie*, 109 : 371-393.
- MOREL (G.) et MOREL (M.-Y.), 1972. — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : l'avifaune et son cycle annuel. *Terre et Vie*, 26 : 410-439.
- MOREL (G.) et MOREL (M.-Y.), 1974. — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : influence de la sécheresse sur l'avifaune. *Terre et Vie*, 28 : 95-123.
- MOREL (G.) et MOREL (M.-Y.), 1976. — Nouvelles observations sur la reproduction du Moineau doré *Passer luteus* en zone semi-aride de l'Ouest africain. *Terre et Vie*, 30 : 493-520.
- MOREL (G.) et MOREL (M.-Y.), (sous presse). — Structure of an arid tropical bird community. *Ostrich*.

- MOREL (G.) et ROUX (F.), 1966. — Les migrateurs paléarctiques au Sénégal *Terre et Vie*, 20 I Non-Passe-reaux : 19-72; II Passereaux et synthèse générale : 143-176.
- MOREL (G.) et ROUX (F.), 1973. — Les migrateurs paléarctiques au Sénégal. Notes complémentaires. *Terre et Vie*, 27 : 523-550.
- PIANKA (E.R.), 1974. — *Evolutionary Ecology*. Harper et Row. New York, Evanston.
- RICKLEFS (R.E.), 1973. — *Ecology*. Nelson. London.
- RODIER (J.A.), 1975. — Evaluation de l'écoulement annuel dans le Sahel tropical africain. *Trav. et Doc. ORSTOM* n° 46 : 121 p. *multigr.*
- SNOW (D.W.) et LILL (A.), 1974. — Longevity records for some neotropical land birds. *Condor*, 76 : 262-267.
- VALENZA (J.) et DIALLO (A.K.), 1972. — Etude des pâturages naturels du Nord Sénégal. Etude agros-tologique n° 34. Institut d'Elevage et de Médecine vétérinaire des pays tropicaux, 10 rue Pierre Curie 94 Maison-Alfort - France, *multigr.*
- WIENS (J.A.), 1974. — Climatic instability and the « Ecological saturation » of bird communities in North American grasslands. *Condor*, 76 : 385-400.
- WIENS (J.A.) et NUSSBAUM (R.A.), 1975. — Model estimation of energy flow in northwestern coniferous forest bird communities. *Ecology*, 56 : 547-561.
- WEINER (J.) et GLOWACINSKI (Z.), 1975. — Energy flow through a bird community in a deciduous forest in southern Poland. *Condor*, 77 : 233-242.
- La liste des espèces recensées sur le quadrat de Fété-Olé a déjà été donnée dans : MOREL et ROUX, 1974.*