

STRUCTURE ET DYNAMIQUE D'UNE HERPETOCENOSE DE SAVANE (LAMTO, COTE-D'IVOIRE) *

Robert BARBAULT **

ABSTRACT

Structure and dynamic of a savanna herpetocenosis (Lamto, Ivory Coast).

Amphibia and Reptile populations have been studied in the field during a five year period in the Lamto savanna of Ivory Coast in view of the "analysis of the Lamto savanna" Programm, defined by LAMOTTE (1967 a, 1970).

The author analyzes the Amphibia, Lizards and Snakes population structure within space and time, the demographic structure and seasonal dynamic of the main species, finally the trophic structure of the whole herpetocenosis.

First approach of functioning - energy fluxes - dealing with Lizards are also investigated.

RESUME

Les peuplements d'Amphibiens et de Reptiles de la savane de Lamto, en Côte d'Ivoire, ont été étudiés sur le terrain pendant près de 5 ans dans la perspective du programme de recherches "analyse de l'écosystème des savanes à Rôniers de Lamto" défini par M. LAMOTTE (1967 a, 1970).

Dans cet esprit ont été analysés tour à tour les **structures spatio-temporelles** des peuplements d'Amphibiens, de Lézards et de Serpents, les **structures démographiques** et la **dynamique saisonnière** des populations des principales espèces, puis les **structures trophiques** de l'herpétocénose toute entière. Les principaux résultats obtenus seront présentés dans cet ordre. Enfin, les premiers résultats de l'analyse quantitative du fonctionnement de ce système - c'est-à-dire des flux d'énergie -, qui concernent les Lézards, seront examinés.

* Travail inscrit dans le cadre des recherches effectuées à la Station d'Ecologie Tropicale de Lamto.

** Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure 46, rue d'Ulm; 75230 Paris Cedex 05, France.

GENERALITES

Le climat

Le climat de la région de Lamto, qualifié de tropical humide, est caractérisé par l'alternance d'une saison sèche, de décembre à mars, et d'une saison humide, d'avril à novembre. D'importantes fluctuations annuelles sont observées, qui affectent aussi bien le volume total des précipitations annuelles que leur distribution saisonnière (LECORDIER, 1974). Au contraire des pluies, les températures, toujours élevées, sont assez constantes : les variations saisonnières sont faibles et les fluctuations annuelles négligeables.

Le milieu et les biotopes étudiés.

Découpée par un important lacs de galeries forestières, la savane à Rôniers de Lamto est caractérisée par la juxtaposition répétée des deux grands types de végétation, forêts et formations herbeuses (pour plus de détails voir CESAR et MENAUT, 1974). Il en résulte un morcellement de la savane en sous-unités parfois très différentes d'aspect. On distingue en particulier, d'une part des **parcelles arbustives** (avec plus de 150 arbustes par hectare) et des **parcelles de faciès ouvert** (renfermant moins de 60 arbustes par hectare) et d'autre part, dans chaque type de parcelle, la frange des **bas-fonds** inondables, en lisière de forêt-galerie, et le reste de la savane, c'est-à-dire sa majeure partie, que l'on appellera le **plateau**.

Si, à l'initiative de l'homme, la quasi-totalité du tapis herbeux brûle chaque année en saison sèche - généralement au mois de janvier -, certaines parcelles échappent cependant parfois à l'incendie. On distinguera donc des **savanes non brûlées** et des **savanes brûlées**. Ce sont évidemment les peuplements de savane brûlée (cas général) que nous avons surtout étudiés, de sorte qu'il ne sera pas toujours fait mention du caractère "brûlé". En revanche, lorsqu'il sera question de parcelle non brûlée (l'exception), cela sera toujours clairement explicité.

La méthode de ramassage et de dénombrement (1).

Les Reptiles et les Amphibiens qui vivent sur le sol ou dans les arbustes de la savane ont été collectés et dénombrés selon une méthode de ramassage exhaustif, le défrichement par quadrat (LAMOTTE, 1946; BARBAULT, 1974 a). Le carré de 30 m x 30 m fut le plus largement utilisé mais on eut recours aussi à des surfaces plus petites, 400 m², 200 m² et 100 m², pour prospecter des biotopes de faible étendue ou à forte densité de peuplement.

En règle générale peu d'individus échappent au ramassage, en raison notamment du comportement de fuite à direction centripète de la plupart des animaux étudiés qui fait que la quasi-totalité d'entre eux sont capturés lors du défrichement des derniers m² centraux, quand leurs possibilités de s'enfuir sont nulles.

(1) D'autres méthodes, utilisées à des fins particulières, sont décrites dans des publications antérieures (BARBAULT, 1972, 1974 a).

Aussi peut-on assurer que l'effectif récolté par cette méthode équivaut en moyenne, dans le cas des Amphibiens, à 90 % de la faune présente sur le carré et à plus de 95 % dans le cas des Lézards et des Serpents.

La densité des populations de Reptiles et d'Amphibiens des principaux milieux a été établie chaque mois depuis août 1964 jusqu'en novembre 1968, avec une interruption de décembre 1965 à juin 1966, le plus souvent à partir de 10 carrés de 900 m² (ou davantage) distribués au hasard dans un biotope bien déterminé. Dans ces conditions, l'erreur standard oscille le plus souvent entre 5 et 15 % de la densité mensuelle moyenne calculée.

STRUCTURE SPATIALE DES PEUPELEMENTS

Une centaine d'espèces d'Amphibiens et de Reptiles sont représentées dans la région de Lamto, soit 38 Amphibiens, 17 Lézards, 40 Serpents, 4 Tortues et 2 Crocodiles. La plupart d'entre elles sont inféodées soit à l'une soit à l'autre des deux grandes formations végétales qui s'interpénètrent à Lamto, en sorte que l'on peut séparer espèces savanicoles et espèces forestières. Quelques Amphibiens cependant sont présents à la fois en forêt et en savane comme *Arthroleptis poecilonotus*, *Phrynobatrachus accraensis*, *Ph. calcaratus*, et *Ph. gutturosus* (LAMOTTE, 1967 b).

Les peuplements de savane rassemblent 64 espèces : 24 Amphibiens (y compris les formes ubiquistes), 8 Lézards, 29 Serpents et 3 Tortues. S'y ajoutent sporadiquement, dans les bas-fonds humides de lisières et en savane non brûlée, quelques espèces forestières comme le Lézard *Mabuya blandingi* et les Serpents *Natriceteres variegata* et *Aparallactus modestus*.

Dans la savane elle-même, la composition taxinomique des peuplements varie d'une part selon la densité du boisement, d'autre part selon qu'il s'agit de la frange de bas-fonds en lisière de forêt ou du plateau.

Si la composition du peuplement de Lézards ne varie pas sensiblement entre la zone des bas-fonds et les plateaux, tel n'est pas le cas de celle des peuplements d'Amphibiens et de Serpents (BARBAULT, 1971, 1972). Certaines espèces, rares sur le plateau mais fréquentes dans les bas-fonds, semblent inféodées à ce dernier type d'habitat. C'est le cas notamment de *Phrynobatrachus accraensis* et *Ptychadena pumilio* chez les Amphibiens, de *Natriceteres olivacea* et *Gonionotophis grantii* chez les Serpents. Encore faut-il ajouter qu'au niveau des densités les différences entre peuplements de bas-fonds et peuplements de plateaux sont plus nettes encore, l'abondance des Amphibiens et celle des Serpents qui s'en nourrissent étant bien plus élevée dans les bas-fonds que sur le plateau.

Sur les plateaux la composition taxinomique des peuplements d'Amphibiens, de Lézards et de Serpents varie sensiblement selon que l'on considère la savane arbustive ou la savane peu boisée et même, dans la savane peu boisée, entre les formations à *Loudetia* et celles à *Hyparrhenia* (BARBAULT, 1971, 1974 a). Dans

le cas des Amphibiens en revanche les variations sont faibles, la distribution des espèces répondant, plutôt qu'à la densité d'arbustes ou la composition de la strate herbacée, à d'autres facteurs tels que la proximité de mares ou de bordure forestière. Tout au plus constate-t-on en savane arbustive la présence plus importante de certaines espèces, comme *Arthroleptis poecilonotus* (BARBAULT, 1972).

Lorsque la savane n'a pas brûlé pendant plusieurs années consécutives, elle se couvre de buissons et il s'y constitue une épaisse litière sous laquelle subsiste toute la journée – et durant l'année entière – une humidité proche de la saturation. Les Amphibiens profitent largement de cette situation mais c'est aussi le cas de plusieurs espèces de Reptiles, notamment des Serpents qui se nourrissent d'Amphibiens. Aussi la structure des peuplements de savane non brûlée est-elle profondément modifiée par rapport à la savane brûlée (BARBAULT, 1975 a). Ainsi, *Bufo regularis*, qui occupait le 1er rang d'abondance dans le peuplement de plateau de savane brûlée, passe au 5e rang en savane non brûlée où la première place revient à *Arthroleptis poecilonotus* qui y est représenté par 62,4 % de l'effectif total récolté. Le recul de *Bufo regularis* en savane non brûlée est peut-être en rapport avec le développement de la litière qui entraverait sa locomotion et nuirait à l'efficacité de son comportement de chasse.

Dans le cas des Lézards le phénomène le plus important est la pénétration des espèces forestières *Mabuya blandingi* et *Panaspis kitsoni* qui représentent ensemble 4,9 % du peuplement du plateau et 36,4 % de celui de lisière (BARBAULT, 1974 a). On observe le même phénomène chez les Serpents, avec le développement des populations de *Natriceteres variegata* et d'*Aparallactus modestus*, – espèces forestières –, mais il y a lieu de remarquer aussi l'abondance des petites Couleuvres savanicoles, *Natriceteres olivacea*, *Gonionotophis grantii*, *Crotaphopeltis hotamboiea*, confinées aux seuls bas-fonds en savane brûlée. A l'inverse, certaines espèces disparaissent, comme *Echis carinatus* et *Causus rhombeatus* (BARBAULT, 1971).

En conclusion, la savane non brûlée paraît propice aux espèces hygrophiles. Elle présente à cet égard un peuplement qui se rapproche de celui des bas-fonds de savane brûlée, avec en plus la présence notable de formes forestières. Tout se passe comme si l'absence d'incendie effaçait le contraste écologique entre la forêt et la savane, entre les bas-fonds humides et le plateau plus sec.

Quoique de structure relativement simple, la savane offre, avec sa strate endogée, sa strate herbacée, ses arbustes et ses Rôniers, un étagement vertical de biotopes variés où les diverses espèces peuvent se répartir différemment. La distinction la plus nette se fait entre espèces endogées, espèces terricoles et espèces arboricoles.

Les espèces endogées sont les moins nombreuses et il convient de mentionner surtout les formes très spécialisées comme l'Amphibien *Hemisus marmoratus* et les Ophidiens *Leptotyphlops bicolor* et *Typhlops caecatus*, ce dernier plutôt forestier. D'autres espèces, comme le Lézard *Riopa sp.* et plusieurs Serpents semi-

fouisseurs (*Aparallactus modestus*, *Ellapsoidea sundevalli*) peuvent être considérées comme occupant la strate intermédiaire entre le milieu endogé et la surface du sol.

Parmi les espèces terricoles, de loin les plus répandues et les plus nombreuses, il est possible de distinguer :

- 1) les formes strictement terricoles comme le Lézard *Panaspis nimbaensis*, les Amphibiens des genres *Arthroleptis*, *Bufo*, *Phrynobatrachus* et *Ptychadena*, et beaucoup de Serpents,
- 2) des formes inféodées à la strate herbacée comme les Rainettes *Hyperolius lamottei* et *Hyperolius nasutus* ou le Scincidé *Mabuya buettneri* et enfin
- 3) des formes semi-arboricoles comme le Lézard *Mabuya maculilabris* ou les Serpents *Chlorophis heterodermus* et *Dasypeltis scabra*.

Les espèces typiquement arboricoles, que l'on peut évidemment trouver parfois sur le sol, vivent soit sur les arbustes (*Leptopelis viridis*, *Kassina senegalensis*, *Afixalus weidholzi*, *Chlorophis irregularis*, *Chameleo gracilis*) soit sur les Rôniers (*Phrynomerus microps*, *Lygodactylus conraui*, *Hyperolius fulvovittatus*, *Hyperolius fusciventris*, *Hyperolius nitidulus*, soit à la fois sur les Rôniers et sur les arbustes (*Mabuya maculilabris*, *Hemidactylus brooki angulatus*).

VARIATIONS NYCTHEMERALES DE L'OCCUPATION DE L'ESPACE

Grâce au décalage de leurs rythmes nycthémeraux d'activité plusieurs espèces concurrentes peuvent coexister dans le même habitat. Sont ainsi séparées, bien sûr, les espèces diurnes des espèces nocturnes - par exemple, chez les Lézards, les Scincidés des Gekkonidés -; mais la différenciation des rythmes nycthémeraux d'activité des diverses espèces ne se réduit pas à ce simple clivage. Ainsi, parmi les Scincidés, tous diurnes, distingue-t-on *Panaspis nimbaensis*, dont la moitié de l'activité se produit avant 9 h, *Mabuya maculilabris*, héliophile, actif en pleine journée, et *M. buettneri*, dont le comportement est intermédiaire (fig. 1). Un tel décalage des rythmes d'activité répond à un décalage parallèle des thermopréférences des espèces : 28° 8C chez *P. nimbaensis*, 32° 2C chez *M. buettneri* et 35° 5C chez *M. maculilabris* (BARBAULT, 1974 a).

DENSITES ET CYCLES SAISONNIERS D'ABONDANCE

Cycles saisonniers moyens des peuplements

Les cycles saisonniers des effectifs et de la biomasse des Amphibiens, des Lézards et des Serpents de la savane ont été étudiés durant cinq années consécutives, d'août 1964 à novembre 1968. Leurs grands traits caractéristiques, communs aux différents cycles annuels analysés, peuvent être dégagés de l'ensemble des données recueillies au niveau d'un cycle moyen (Tableau I et II). Dans le cas des Lézards, dont les densités sont très différentes en savane arbustive et en savane

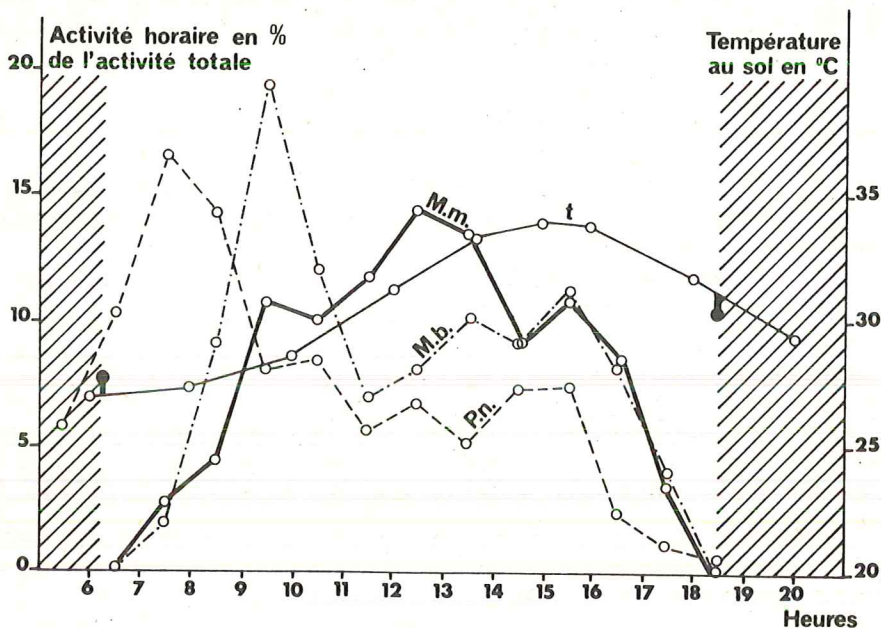


Figure 1 : Rythme nycthéral d'activité des Lézards *Mabuya buettneri*, *Mabuya maculilabris* et *Panaspis nimbaensis* en saison des pluies (mai-juin 1968).

Lever et coucher du soleil sont indiqués par les signes ad hoc sur la courbe des températures (t).

TABLEAU I

Cycles saisonniers moyens de l'abondance par hectare des Amphibiens, des Lézards et des Serpents sur les plateaux de savane brûlée (1964-1968).

Dans le cas des Lézards on a dû distinguer savanes peu boisées (A) et savanes arbustives (B), les résultats y étant très différents.

FEU
↓

	Jan.	Fev.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Jui.	Août	Sep.	Oct.	Nov.	Déc.
Amphibiens	18	30	38	44	60	64	58	51	96	104	75	47
Lézards A	9	16	14	33	46	41	41	35	26	25	16	9
Lézards B	31	55	37	58	84	71	76	66	53	53	47	40
Serpents	3,0	0,7	0,6	2,1	3,3	4,3	6,7	7,8	4,3	5,6	6,6	4,6

TABLEAU II

Cycles saisonniers moyens de la biomasse par hectare des Amphibiens, des Lézards et des Serpents sur les plateaux de savane brûlée (en g de poids vif).

FEU



	Jan.	Fev.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Jui.	Août	Sep.	Oct.	Nov.	Déc.
Amphibiens	75	165	223	139	211	308	150	155	229	262	152	84
Lézards A	37	47	21	49	89	110	129	138	118	128	120	89
Lézards B	123	164	69	123	187	188	219	227	199	223	229	190
Serpents (sauf Bitis)	100	43	7	45	39	52	77	98	49	73	181	147

arbusive et en savane peu boisée, la distinction entre ces deux biotopes a été respectée. Ajoutons que l'effectif des *Mabuya maculilabris* cantonnés sur les Rôniers est inclus dans les densités indiquées, mais non celui des Gekkos, strictement arboricoles.

D'une manière générale, les densités de peuplement sont minimales pendant la saison sèche, s'élèvent au cours de la saison des pluies et atteignent leurs valeurs maximales en mai-juin pour les Lézards, juillet-août pour les Serpents, et septembre-octobre pour les Amphibiens (fig. 2). L'accroissement des effectifs est évidemment imputable pour l'essentiel à la natalité, comme leur diminution l'est à la mortalité. Pour l'essentiel mais non pour la totalité : interfèrent en effet d'autres phénomènes, tels que l'estivation dans le cas de certains Amphibiens et les déplacements locaux d'individus entre parcelles brûlées et parcelles non brûlées dans le cas des Serpents. A la fin de décembre ou au début de janvier, notamment lorsque la sécheresse s'accroît soudainement avec la venue de l'harmattan, la densité des Amphibiens présents à la surface du sol tombe brutalement par suite de l'enfouissement en profondeur de plusieurs espèces - *Arthroleptis pecilonotus*, *Leptopelis viridis*, *Kassina senegalensis* et *Ptychadena maccarthyensis* (BARBAULT, 1972). Les survivants réapparaîtront à la surface du sol dès les premières pluies de février, certains seulement en mars, entraînant une première augmentation de la densité non imputable à la natalité.

Dans le cas des Serpents, la diminution de l'effectif qui se produit en décembre et janvier - 50 % des individus présents en octobre-novembre disparaissent - est principalement le fait de la mortalité, qui frapperait d'ailleurs surtout des jeunes de l'année. Mais ce n'est plus le cas de la chute brutale qui coïncide avec

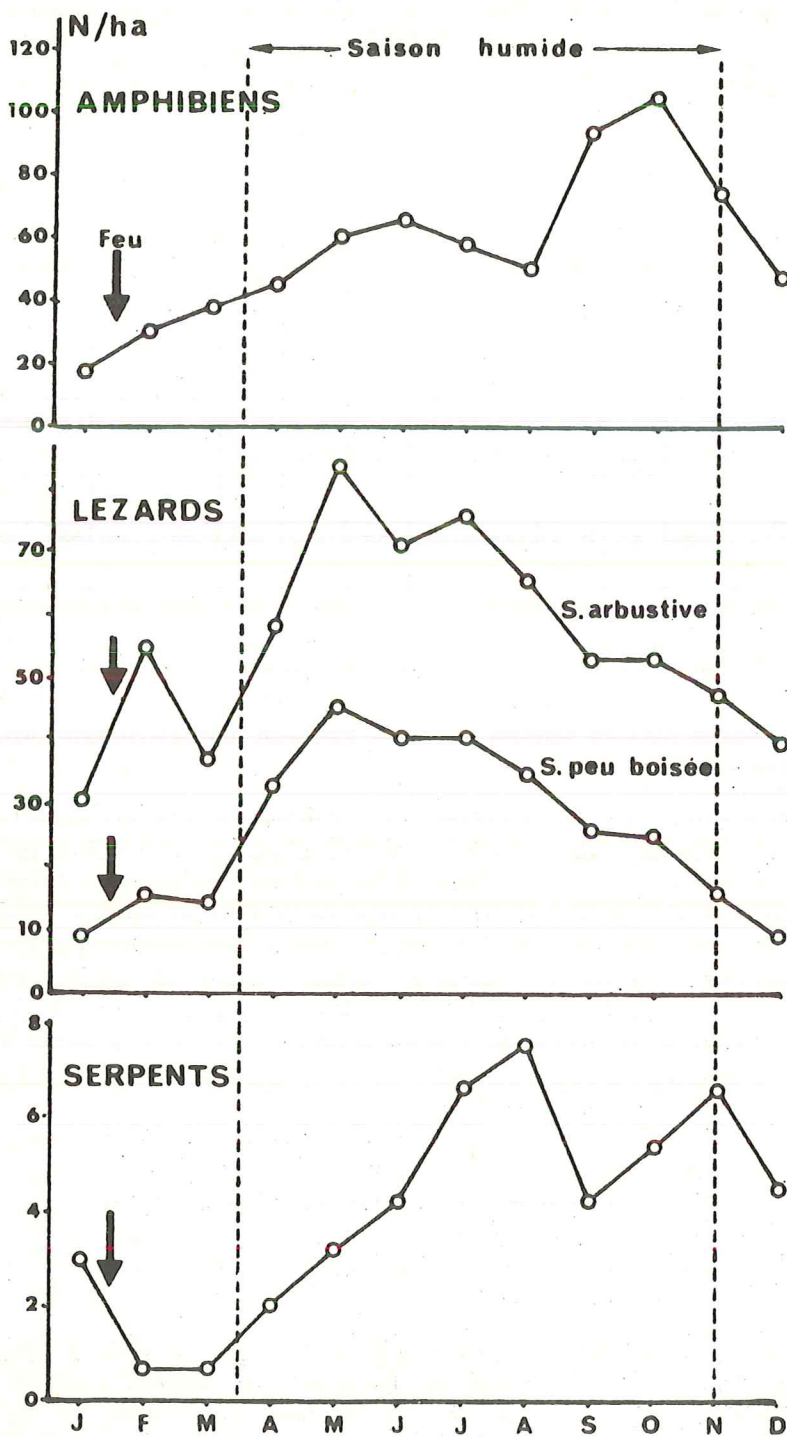


Figure 2: Cycles saisonniers moyens de la densité des Amphibiens, des Lézards et des Serpents sur les plateaux de savane brûlée.

le passage du feu, la densité passant alors de 3 individus par hectare en janvier à 0,7 en février. Si beaucoup des Serpents "disparus" ont péri, surpris par les flammes (là encore surtout des jeunes), d'autres ont trouvé refuge dans les parcelles non brûlées qui subsistent ici ou là. Puisque, morcelée par des langues forestières, la savane ne brûle pas dans sa totalité d'un seul coup, il peut se produire en effet, ne serait-ce que marginalement, des déplacements d'individus entre parcelle en flammes et parcelle déjà incendiée, entre parcelle brûlée et parcelle non brûlée. Aussi les densités de 0,6 ou 0,7 individu par hectare observées en février-mars, qui sont celles des secteurs totalement incendiés, ne correspondent-elles pas tout à fait à la densité moyenne réelle du peuplement de l'ensemble de la savane brûlée, où subsistent toujours des îlots de végétation épargnée par les flammes.

Cycles saisonniers des populations

Dans l'ensemble, les effectifs d'Amphibiens et de Reptiles augmentent pendant la saison des pluies, période d'éclosion des jeunes. Cependant plusieurs espèces font exception et se reproduisent aussi pendant les mois secs. En outre, toutes les autres, qui répondent au schéma général, présentent des cycles très variés. Tel est le cas par exemple des trois principaux Lézards de la savane, puisque *Panaspis nimbaensis* dépose ses oeufs d'avril à octobre, *Mabuya buettneri* en novembre et décembre et *Mabuya maculilabris* toute l'année mais surtout pendant les mois secs de décembre, janvier et février, où il le fait alors dans les bourgeons de Rôniers. L'éclosion des jeunes est évidemment elle aussi différemment étalée dans le temps selon l'espèce (fig. 3). Les trois espèces ont donc de ce fait des cycles d'abondance particuliers (fig. 4), l'amplitude des variations saisonnières étant le plus élevé chez *Mabuya buettneri*, à natalité groupée sur deux mois, et le plus faible chez *M. maculilabris*, qui se reproduit toute l'année.

Il existe des décalages analogues chez les Amphibiens, certaines espèces se reproduisant dès les premières pluies comme *Bufo regularis* ou *Ptychadena huguettae*, d'autres nettement plus tard comme *Arthroleptis poecilonotus* ou *Kassina senegalensis*. Toutefois leur importance reste secondaire car l'impératif est pour toutes les espèces d'exploiter au maximum les ressources en eau, le régime des pluies étant trop irrégulier pour que s'établisse des cycles saisonniers de reproduction trop rigides.

Feu et cycle saisonnier des peuplements

Le cycle saisonnier des peuplements d'Amphibiens, de Lézards et de Serpents n'est pas sensiblement modifié en savane non brûlée (tabl. III, fig. 5) et l'on peut considérer de ce point de vue que le feu est sans effet sur les rythmes d'abondance. Lorsque des différences se dessinent entre savane brûlée et savane non brûlée, elles s'expliquent uniquement par les changements survenus dans la composition taxinomique du peuplement. Ainsi, dans le cas des Amphibiens, l'élévation saisonnière de la densité plus lente en savane non brûlée est-elle en rapport avec le fait qu'*Arthroleptis poecilonotus*, espèce à reproduction tardive, devient pré-

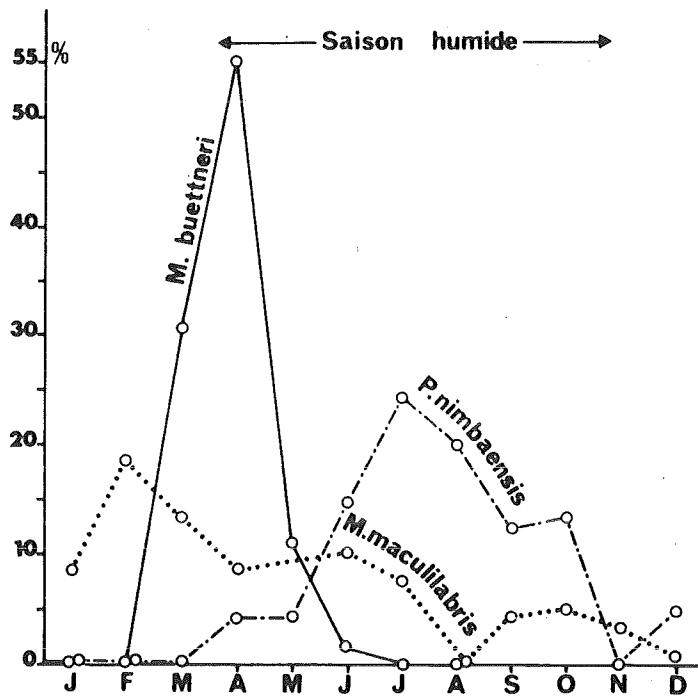


Figure 3 : Distribution saisonnière de l'apparition des jeunes (âgés de 0 à 1 mois) de *Mabuya buettneri*, de *Mabuya maculilabris* et de *Panaspis nimbaensis*.

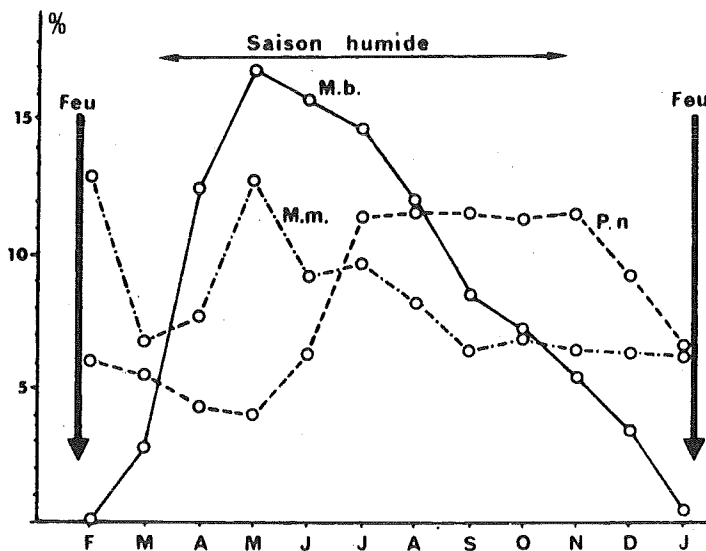


Figure 4 : Distribution saisonnière de l'abondance des Lézards *Mabuya buettneri* (M. b.), *Mabuya maculilabris* (M. m.) et *Panaspis nimbaensis* (P. n.), en % de la somme annuelle des densités mensuelles de chaque espèce.

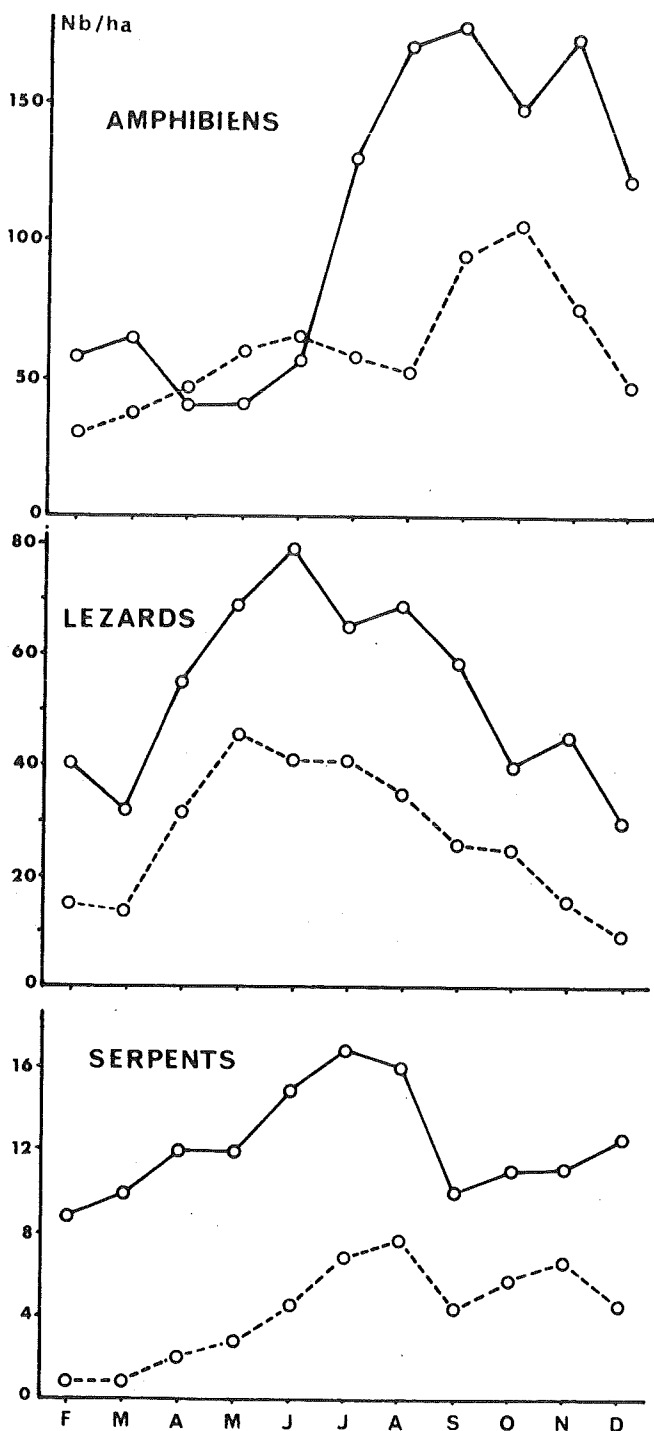


Figure 5 : Cycles saisonniers de la densité des peuplements d'Amphibiens, de Lézards et de Serpents en plateau de savane brûlée (tireté) et de savane non brûlée (trait plein).

TABLEAU III

Cycle saisonnier de la densité (N/ha) des peuplements d'Amphibiens, de Lézards et de Serpents dans la savane non brûlée depuis 5 ans.

	Fév.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Jui.	Août	Sep.	Oct.	Nov.	Déc.
Amphibiens	58	64	40	40	57	131	171	179	148	173	121
Lézards *	41	32	56	69	79	65	69	58	40	46	30
Serpents	8,7	9,6	12,0	12,1	15,1	17,0	15,9	10,5	10,8	10,8	12,6

* y compris les *Mabuya maculilabris* cantonnés sur les Rôniers, à raison d'une moyenne de 7,7/ha.

dominante en savane non brûlée tandis qu'en même temps *Bufo regularis*, principale espèce de la savane brûlée, à reproduction précoce, en disparaît.

Les cycles restent donc inchangés en savane non brûlée mais les densités de peuplement y sont deux à trois fois plus élevées qu'en savane brûlée. Cet accroissement n'est que partiellement imputable à la pénétration d'espèces forestières, importante seulement dans la frange de bas-fonds en lisière de forêt-galerie; il résulte principalement du développement des populations d'espèces savaniques. Rares en effet sont celles qui ne profitent pas de l'absence de feu, et plus encore celles qui tendent à disparaître comme *Bufo regularis*, *Causus rhombeatus* et *Echis carinatus*. Ce sont essentiellement des formes xérophiles ou héliophiles non arborescentes, ou bien encore des espèces dont le comportement est entravé par l'épaisseur de la litière.

L'augmentation de densité s'établit le plus souvent dès la première année sans incendie. On en analysera le processus dans le cas du Lézard *Mabuya buettneri*, où le phénomène est particulièrement net, en comparant les densités observées au cours d'un même cycle annuel (août 1964 - octobre 1965) dans trois parcelles de savane à *Hyparrhenia* peu boisée, l'une brûlée en janvier 1965 (SB), l'autre non brûlée depuis le feu de janvier 1964 (SNB 1) et la dernière non brûlée depuis 5 ans (SNB 5). La figure 6 met bien en évidence, d'une part la persistance de la périodicité saisonnière des variations d'abondance, inchangée après cinq années sans feu, d'autre part l'existence dans les parcelles non brûlées de densités doubles de celles de savane brûlée. Cette différence ne résulte pas d'une survie particulière en savane non brûlée des Lézards âgés que le feu décimerait ailleurs puisque leur nombre est en effet déjà considérablement diminué lors de la venue de l'incendie, comme il l'est à la même époque dans la savane non brûlée depuis 5 ans. L'accroissement de densité que l'on décèle dans les trois parcelles à partir de mars s'explique donc dans tous les cas par l'apparition d'une nouvelle génération de *Mabuya buettneri*, deux fois plus nombreuses dans les milieux épargnés

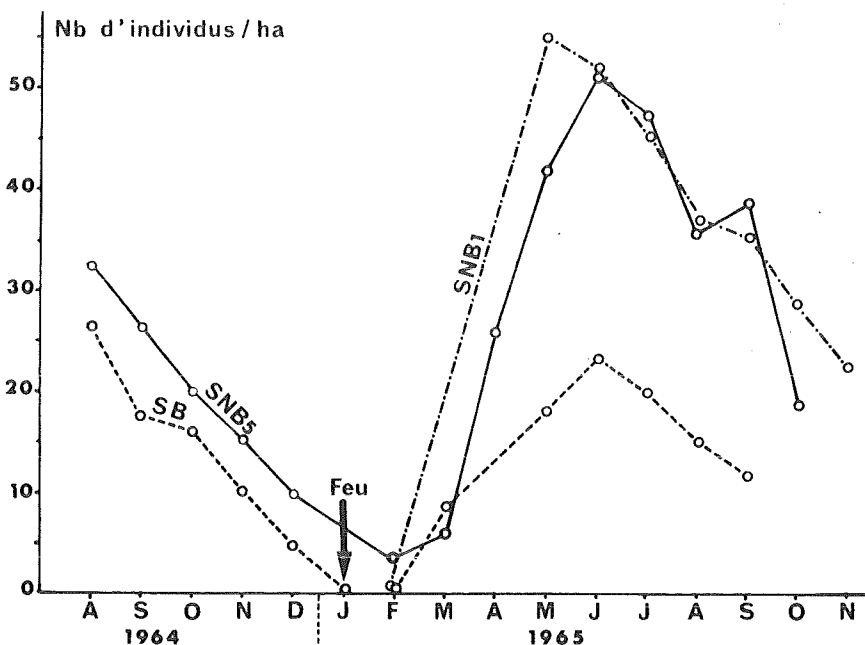


Figure 6 : Cycle saisonnier de la densité des populations du Lézard *Mabuya buettneri* en savane brûlée (SB), en savane non brûlée depuis un an (SNB 1) et en savane non brûlée depuis cinq ans (SNB 5).

par l'incendie. Le fait est que les premières éclosions, qui se produisent dès le mois de février, exposent les jeunes Lézards, en savane brûlée, à une insolation excessive, la repousse des herbes étant encore trop récente pour offrir une protection suffisante; les nouveau-nés périssent rapidement s'ils ne parviennent pas à gagner quelque touffe mal brûlée. Lorsqu'une parcelle non incendiée est proche, beaucoup peuvent y trouver refuge, en sorte que la population locale, qui n'a pas subi la diminution d'effectif par émigration et mortalité précoce qui frappe la population de savane brûlée, s'en trouve fortement augmentée par rapport à cette dernière.

Toutes les espèces qui prospèrent en savane non brûlée ne répondent évidemment pas intégralement à ce modèle, mais les phénomènes qu'il met en évidence jouent, à un degré variable, chez la plupart d'entre elles. Il faut retenir en particulier l'existence de déplacements locaux de fractions de populations entre parcelles ayant subi des régimes de feu différents, déplacements importants dans le cas des *Ptychadena* et de beaucoup de Serpents. Ces déplacements contribuent dans une large mesure à niveler les variations des densités des populations et accroissent la stabilité de l'herpétocénose.

Variations spatiales de la densité

Pour comparer globalement les densités de peuplements de biotopes différents, des moyennes annuelles ont été établies. Afin d'éviter l'interférence des phénomènes d'estivation et de déplacement de population décrits plus haut, ce sont les moyennes d'avril à novembre dans le cas des Amphibiens et d'avril à janvier dans celui des Serpents. Ajoutons que, pour ces derniers, les divers groupes trophiques représentés ont été distingués.

Le contraste le plus important oppose les peuplements de bas-fonds à ceux de plateau, mais il ne touche que les Amphibiens et les Serpents qui s'en nourrissent, les autres groupes étant à peu près aussi abondants. La densité moyenne des Amphibiens passe de 67/ha sur le plateau à 380/ha dans les bas-fonds et celle des Serpents batrachophages de 1,3 à 10,1/ha.

Si, dans l'ensemble, les peuplements d'amphibiens ont à peu près la même densité sur tous les plateaux, ce n'est pas le cas ni des Lézards, ni des Serpents qui s'en nourrissent, puisque les uns et les autres sont nettement plus abondants dans les biotopes arbustifs. Les Lézards ont en effet une densité moyenne de 26 individus par ha en savane peu boisée et de 56 en savane arbustive, la biomasse passant de 90 g à 178 g/ha. Quant aux Serpents sauriphages, *Psammophis*, *Lyco- phidion* et *Meizodon*, leur densité passe de 1 en savane peu boisée à 2,6 en savane arbustive et leur biomasse par hectare de 26 à 82 g (tableau IV).

TABLEAU IV

Densité et biomasse moyennes par 10 ha des Serpents des divers groupes trophiques dans les plateaux de savane brûlée (1964-1968).

	Nombres par 10 ha			Biomasse en g/10/ha		
	Savane à Lou-	Savane à Hypar- rhenia	Savane arbus- tive	Savane à Lou- detia	Savane à Hypar- rhenia	Savane arbus- tive
Mangeurs d'Amphibiens	12,0	12,9	13,9	148	138	83
Mangeurs <i>Psammophis sibilans</i>	4,7	5,4	17,6	199	229	750
de Lézards Autres espèces	5,3	4,2	8,3	32	67	73
<i>Dasypeltis scabra</i> (oophage)	4,0	5,4	9,3	32	43	74
Mangeurs <i>Echis carinatus</i>	24,7	3,3	6,5	443	59	117
de Mammifères Autres espèces	2,6	2,1	3,7	*	*	*

* La présence aléatoire de gros spécimens de *Bitis Cachesis* dans certains échantillons enlève à la moyenne toute signification (Barbault, 1971).

Fluctuations annuelles de la densité

La figure 7, qui regroupe les cycles saisonniers des effectifs d'Amphibiens et de Lézards durant les années 1964, 1965, 1966, 1967 et 1968, met bien en relief l'extraordinaire variabilité de la densité des premiers, qui contraste avec la relative stabilité de celle des seconds. On y remarque aussi, dans le premier cas, que l'amplitude des fluctuations annuelles d'abondance paraît répondre à l'importance des irrégularités du régime des pluies. Difficile à traduire de façon précise tant que l'on se borne à vouloir relier les densités d'Amphibiens à des volumes de précipitations, en raison d'effets cumulatifs ou différés, cette corrélation devient saisissante sur la figure 8 qui montre que, de 1964 à 1968, la densité maximale annuelle du peuplement d'Amphibiens est proportionnelle à la durée moyenne de la présence d'eau dans les mares pendant l'année considérée. Cela revient à dire que l'eau est un facteur limitant pour le nombre des Amphibiens. L'extraordinaire plasticité du peuplement d'Amphibiens dont témoignent les résultats exposés résulte de leur singulière "sensibilité" aux variations des facteurs écologiques - pluie et humidité notamment - , mais aussi de ce qu'ils ont un rythme de renouvellement exceptionnellement rapide qui leur permet d'y répondre promptement. Un taux de reproduction élevé lorsque les conditions sont favorables et une mortalité - surtout larvaire - imputoyable lorsqu'elles ne le sont plus, expliquent la rapidité et l'amplitude des phénomènes observés.

Bien moins dépendants de l'eau que les Amphibiens, les Lézards sont aussi beaucoup moins touchés qu'eux par les fluctuations de la pluviosité. Cependant, lorsque la sécheresse est exceptionnelle comme en 1967, la densité des différentes populations de Lézards s'effondre, très vite pour *P. nimbaensis*, progressivement pour les *Mabuya*. Dans le dernier cas surtout la relation est très complexe, la chute de densité du peuplement d'Amphibiens jouant indirectement un grand rôle en favorisant un accroissement de la pression de prédation qui s'exerce sur les Lézards (voir ci-dessous).

Dans le cas des Serpents, récoltés en moins grand nombre, il est plus difficile de dégager des conclusions précises. Tout au plus peut-on signaler des variations annuelles importantes de la densité des Serpents batrachophages, la valeur maximale de 1,5 individus par ha s'observant en 1966, la valeur minimale de 0,5/ha durant le premier semestre 1968. Ces variations seraient en rapport avec les fluctuations de l'abondance des Amphibiens, qui était maximale en 1966 et minimale de janvier 1967 à juillet 1968.

STRUCTURE TROPHIQUE DE L'HERPETOCENOSE

Par l'analyse d'un grand nombre de contenus stomacaux il a été possible de définir le régime alimentaire des principales espèces d'Amphibiens et de Reptiles de la savane de Lamto. Dans le cas des Serpents, récoltés en moins grand nombre que les Lézards et les Amphibiens, et dont l'estomac est souvent vide, il a parfois été nécessaire de recourir aux données de la littérature, avec les pré-

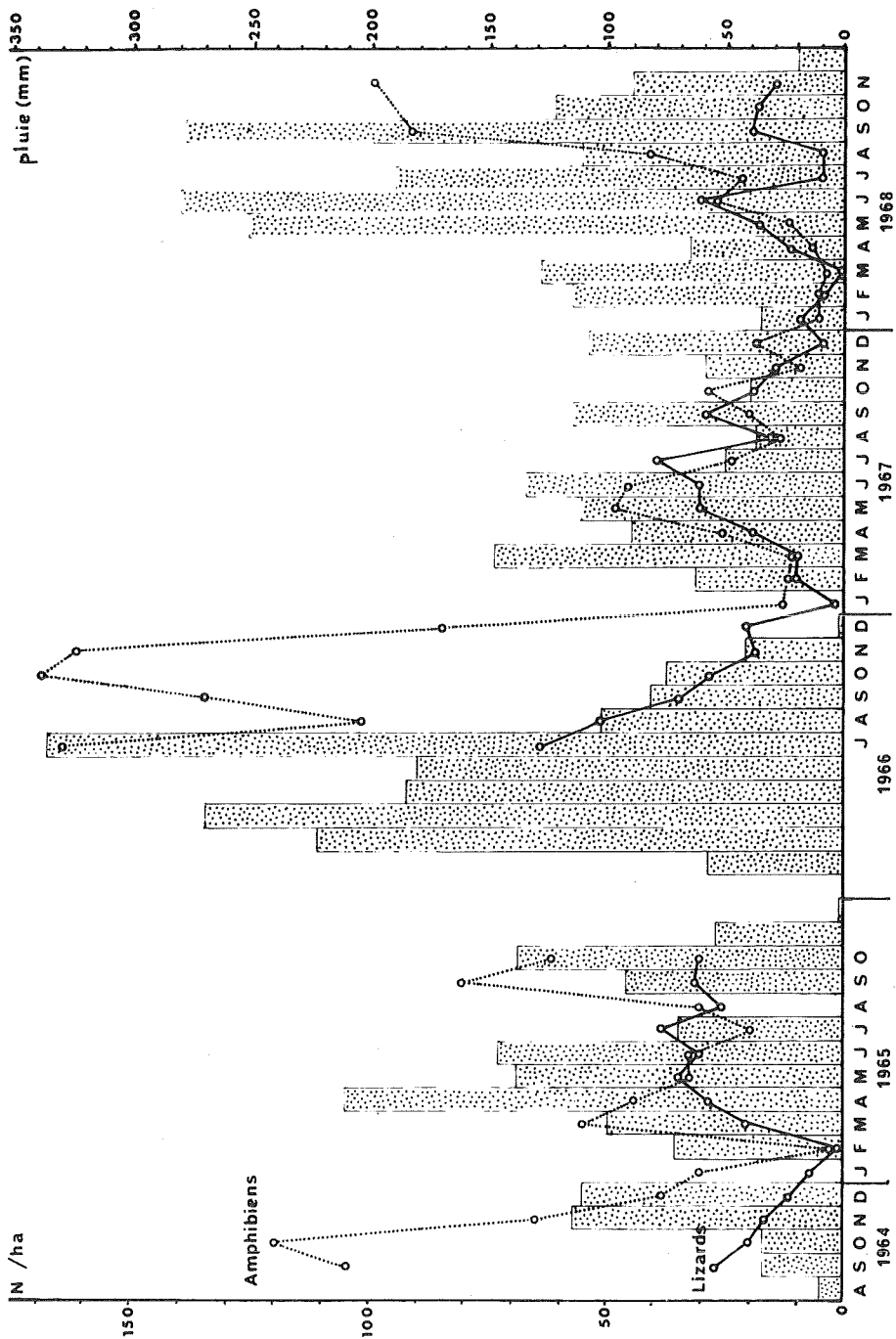


Figure 7 : Fluctuations des densités de Lézards et d'Amphibiens en savane brûlée peu boisée et histogramme des précipitations.

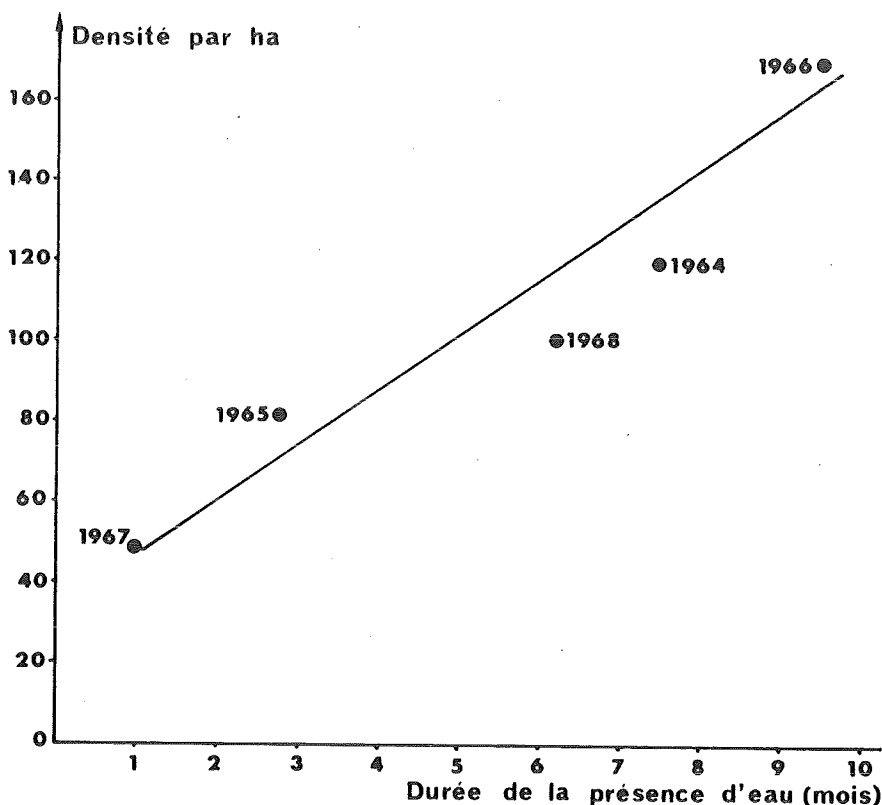


Figure 8 : Corrélation entre la durée moyenne de présence d'eau dans les mares (nombre de mois par an) et la densité maximale annuelle du peuplement d'Amphibiens en plateau de savane brûlée.

cautions que requiert toujours ce type de transposition (BARBAULT, 1974 c).

A l'exception des Tortues herbivores *Testudo sulcata* et *Kinixys homeana*, rares à Lamto, tous les membres de l'herpétocénose sont des prédateurs, consommateurs secondaires ou de niveaux trophiques supérieurs. Une partie d'entre eux, c'est-à-dire quelques Serpents et la totalité des Amphibiens et des Lézards, se nourrissent d'Invertébrés, tandis que la majorité des Serpents mangent des Vertébrés. Il s'agit là de deux ensembles trophiques bien distincts, organisés selon des principes nettement différents et qu'il convient d'étudier d'abord séparément.

Les mangeurs d'Invertébrés

En savane, c'est-à-dire si l'on exclut les formes forestières, l'herpétocénose de Lamto comprend 35 espèces appartenant à ce premier niveau trophique : 24 Amphibiens, 8 Lézards et 3 Serpents. Un petit nombre d'entre elles ont un régime alimentaire strictement spécialisé, la spécialisation se faisant toujours aux dépens

des Fourmis et des Termites : ce sont deux Amphibiens, l'arboricole *Phrynomerus microps* et l'endogé *Hemisis marmoratus*, et l'Ophidien endogé *Leptotyphlops bicolor*.

Coexistent donc dans la savane 32 espèces "insectivores" à alimentation variée (BARBAULT, 1974 c). Plusieurs montrent une spécialisation nette – spécialisation facultative cette fois mais qui se fait encore aux dépens des Fourmis et des Termites -. Citons, parmi les myrmécophages, les Amphibiens *Bufo regularis*, *Phrynobatrachus calcaratus*, *Ph. gutturosus* et *Arthroleptis poecilonotus*, et, parmi les termitophages, les Lézards *Panaspis nimbaensis* et *Riopa* sp. Chez les autres espèces apparaissent des pseudo-spécialisations d'origine écologique ou éthologique, la sélection des proies n'étant plus la conséquence d'un choix direct mais résultat d'un concours de circonstances dans lequel interviennent des facteurs aussi divers que la taille et la mobilité des proies, la spécificité du biotope du prédateur, les particularités de son rythme d'activité ou de son mode de chasse.

Les mangeurs de Vertébrés

Tous les Ophidiens de la savane qui mangent des Vertébrés, soit 26 espèces, sont, à l'inverse des Amphibiens et des Lézards, plus ou moins nettement spécialisés "préférant" soit les Amphibiens (11 espèces), soit les Lézards (6 espèces), soit encore les petits Mammifères (7 espèces). A l'extrême, les préférences peuvent être totalement exclusives, comme chez *Dasypeltis scabra* qui ne se nourrit que d'oeufs d'Oiseaux; ce serait aussi le cas de plusieurs espèces batrachophages.

Si les 11 espèces batrachophages sont nettement spécialisées, quelques unes comme *Dromophis lineatus* ou *Ramphiphis togoensis* capturent assez fréquemment d'autres proies. Elles ne sont cependant pas concurrentes, soit qu'elles occupent des biotopes différents, soit que leurs rythmes d'activité soient décalés, soit encore que, par suite d'un effet de taille ou de quelque autre relation éthologique avec la proie, elles "choisissent" des proies différentes. Ainsi, pour s'en tenir aux seules espèces communes, note-t-on que *Natriceteres olivacea* se cantonne dans les bas-fonds comme *Chlorophis irregularis* – le premier étant terroicole, le second arboricole –, tandis que *Causus rhombeatus* et *Dromophis* vivent sur les plateaux, l'un en savane arbustive, l'autre dans les autres faciès (BARBAULT, 1974 c).

Dans les autres groupes trophiques il y a lieu d'accorder une place particulière à deux espèces, à la fois très euryphages et très abondantes dans la savane : *Psammophis sibilans*, surtout amateur de Lézards, et *Echis carinatus*, mangeur préférentiel de petits Mammifères. Du fait de leur opportunisme, leur fonction dans l'herpétocénose est bien différente de celle d'un mangeur de Lézards ou d'un mangeurs de Mammifères strict : représentées par des populations nombreuses, ces espèces euryphages apportent au fonctionnement de l'herpétocénose la souplesse qui tempère les fortes fluctuations saisonnières et annuelles que subissent certains de ses composants, les populations d'Amphibiens notamment.

Fonctionnement de l'herpétocénose

La plupart des Amphibiens et des Lézards happent donc sans beaucoup de discrimination les proies "à leur taille" qui se présentent à eux, le déclenchement de ce comportement étant surtout commandé par des stimuli visuels, et la compétition interspécifique entre tous ces petits Insectivores est évitée principalement par la *séparation écologique* des espèces potentiellement concurrentes. La séparation est d'ailleurs souvent incomplète et l'on voit même coexister des espèces écologiquement très semblables et qui semblent partager plus ou moins les mêmes sources de nourriture, comme *Ph. calcaratus* et *Ph. gutturosus*, *Pt. maccarthysensis* et *Pt. oxyrhynchus*, voire comme les *Ptychadena* ou les *Mabuya* dans leur ensemble. Force est d'admettre que d'autres facteurs que la quantité de nourriture disponible (Insectes et Araignées) limitent la densité des peuplements de Lézards et d'amphibiens – au moins des Amphibiens métamorphosés –. Dans le cas de ces derniers, par exemple, il a été montré que la densité de leur peuplement dépendait dans une large mesure du volume des précipitations.

Au contraire des Amphibiens et des Lézards, les Serpents qui se nourrissent de Vertébrés sont généralement bien spécialisés, quoique un certain opportunisme, qui évite une trop rigoureuse dépendance vis-à-vis d'une seule classe de proies, puisse exister en même temps, opportunisme particulièrement important chez *Psammophis sibilans* et *Echis carinatus* qui se trouvent être les deux Serpents les plus communs à Lamto. Il en résulte notamment que la pression de prédation que supportent leurs proies principales – Lézards pour le premier, Rongeurs pour le second – dépend plus de l'abondance relative de celles-ci que de leur densité réelle, la pullulation épisodique d'espèces habituellement négligées pouvant être exploitée par le prédateur opportuniste. Ajustant ainsi, dans une certaine mesure, la consommation à la disponibilité des différentes proies, pareil opportunisme de la part des prédateurs accroît l'efficacité de l'exploitation des ressources de l'herpétocénose et stabilise sa structure et son fonctionnement. Les variations saisonnières et annuelles du rapport entre le nombre d'Amphibiens et celui de Lézards permettent de concevoir le processus d'une telle régulation (voir fig. 2 et 7). L'abondance des Lézards et celle des Amphibiens varient généralement de façon parallèle de janvier à juillet, période durant laquelle les effectifs des deux peuplements s'accroissent et sont à peu près égaux entre eux (voir fig. 2). Avec les pluies de septembre-octobre coïncide habituellement une nouvelle phase d'accroissement de la densité des Amphibiens, tandis que le nombre des Lézards diminue, de telle sorte que les Amphibiens deviennent rapidement environ 4 fois plus fréquents que les Lézards. Il est vraisemblable que des prédateurs éclectiques comme *P. sibilans* et *E. carinatus* (avec nombre de Mammifères carnassiers et d'Oiseaux de proie) profitent d'un tel surplus saisonnier d'Amphibiens. Mais il existe en outre des fluctuations analogues du rapport entre le nombre d'Amphibiens et celui de Lézards d'une année à l'autre. Ainsi, en 1966 et 1968, années très arrosées, les Amphibiens ont été en fin de saison des pluies dix fois plus abondants que les Lézards, et nombre de prédateurs ont dû utiliser cette source occasionnelle de nourriture délaissant du même coup leurs proies principales dont les populations

auront pu s'accroître. A l'inverse, en 1967 où sévit une longue sécheresse, Amphibiens et Lézards sont restés en nombre égal toute l'année (fig. 7) et les Lézards subirent une prédation accrue – la fréquence de l'autotomie caudale dans leurs populations y est plus élevée qu'à l'ordinaire – de la part de leurs ennemis habituels, privés de l'appoint saisonnier d'Amphibiens, mais aussi de la part d'autres prédateurs, notamment de batrachophages facultatifs comme les Serpents *Dromophis lineatus* et *Ramphiphis togoensis* ou certains Oiseaux.

Les figures 9 et 10 résument schématiquement par des diagrammes la structure trophique de l'herpétocénose respectivement au niveau des plateaux de savane à *Loudetia* et des plateaux de savane arbustive. On remarquera notamment la position-clé occupée par *Echis carinatus* dans le premier cas et par *Psammophis sibilans* dans le second.

Définir la **structure trophique** d'une communauté animale en établissant d'une part l'importance numérique et pondérale de ses principales espèces (les cases des schémas) et d'autre part leurs fonctions respectives dans le système, c'est-à-dire le sens des échanges qui s'y produisent (les flèches des schémas) constitue assurément un jalon fondamental et indispensable de l'analyse **quantitative du fonctionnement** de ladite communauté. Encore restait-il à préciser la **quantité d'énergie échangée** d'une "case" à l'autre, c'est-à-dire ce que **consomme** et ce que **produit** chaque élément du système. Cela est maintenant réalisé pour les Lézards.

PRODUCTION ET CONSOMMATION DES POPULATIONS DE LEZARDS

Production

On entend par **production** la quantité de matière élaborée par un individu ou une population au long d'une intervalle de temps donné. Les tissus nouveaux synthétisés correspondent d'une part à la production de nouveaux individus, d'autre part à la croissance des organismes.

Dans le cas d'espèces ovipares, la **production de reproduction** est principalement représentée par la biomasse des oeufs pondus. Elle est en moyenne, dans les savanes brûlées peu boisées, de 2850 g/100 ha/an (poids vif) pour *Mabuya buettneri*, de 2745 g/100 ha/an pour *M. maculilabris* et de 143 g pour *P. nimbaensis* (tabl. V).

La **production annuelle de croissance** des individus vivant sur 100 ha de savane brûlée peu boisée est aisément calculée pour chaque espèce de Lézard à partir de la table de survie correspondante au moyen de la formule :

$$P = \Sigma [m_{0,1} (n_0 - n_1) + m_{1,2} (n_1 - n_2) + \dots]$$

où l'indice "0" correspond à l'âge 0 (éclosion) et les indices 1,2,3... aux âges suivants définis dans la table de survie de l'espèce ; n est l'effectif ayant atteint l'âge

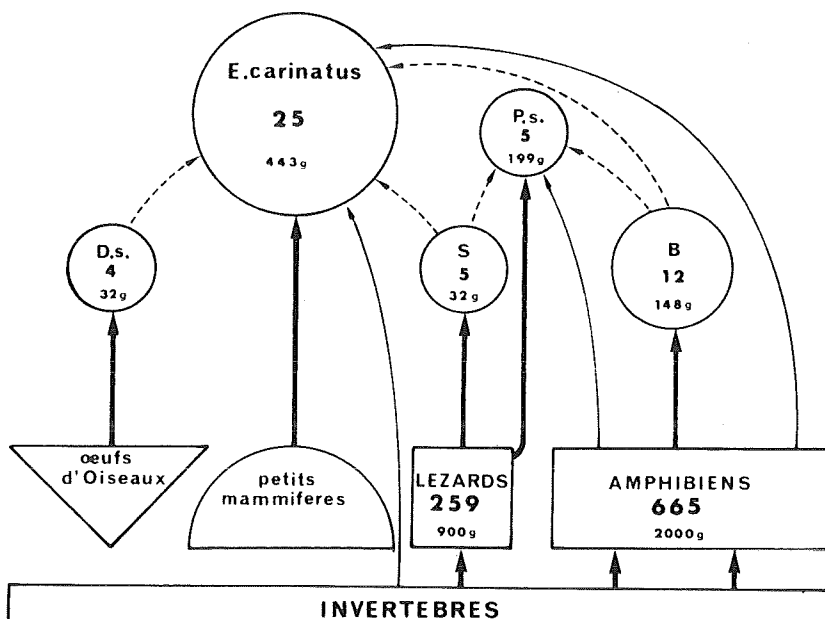


Figure 9 : Structure trophique de l'herpétocénose en plateau de savane à Loudetia.

- Les nombres d'individus et les poids vifs en g sont des moyennes annuelles par 10 ha.
- Les espèces ou groupes d'espèces mentionnés dans les cercles sont des Serpents :
 P.s. = *Psammophis sibilans* S = autres sauriphages
 D.s. = *Dasypeltis scabra* B. = Batrachophages

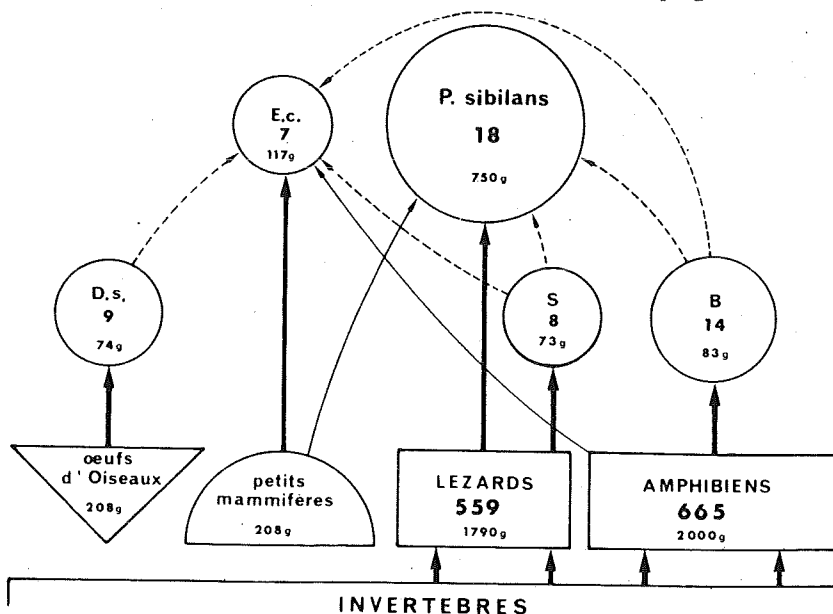


Figure 10 : Structure trophique de l'herpétocénose en plateau de savane arbustive. (Légendes comme fig. 9; E.c. = *Echis carinatus*).

TABLEAU V

Production de reproduction, par 100 ha et par an, des populations naturelles de *Mabuya buettneri*, *Mabuya maculilabris* et *Panaspis nimbaensis*, en savane brûlée peu boisée.

	Nombre d'oeufs pondus par 100 ha/an	Poids moyens de l'oeuf à la ponte	Production totale en g/100 ha/an
<i>Mabuya buettneri</i>	7 308	0,39	2 850
<i>Mabuya maculilabris</i>	7 223	0,38	2 745
<i>Panaspis nimbaensis</i>	796	0,18	143

de rang spécifié en indice et m l'accroissement du poids individuel moyen depuis l'éclosion jusqu'à l'époque du décès délimitée par les indices qui lui sont affectés. Entre les âges 1 et 2 cet accroissement est : $m_{1,2} = 1/2 (m_1 + m_2) - m_0$. C'est donc la biomasse moyenne des individus décédés, estimée par convention à la demi-somme des poids individuels moyens mesurés aux extrémités de l'intervalle considéré, m_1 et m_2 , diminuée de la biomasse initiale m_0 , poids de l'individu à l'éclosion. En effet, cette fraction m_0 de la production a déjà été mesurée. (tableau V)

La production de croissance est ainsi, en poids vif par 100 ha et par an, dans le cas de populations moyennes de savane brûlée peu boisée, de 15,758 g pour *M. buettneri*, de 5,786 g pour *M. maculilabris* et de 617 g pour *P. nimbaensis* (BARBAULT, 1974 a). Compte tenu de la biomasse représentée par les portions de queues perdues par autotomie on obtient finalement, les espèces étant prises dans le même ordre, des productions annuelles de croissance de 16,806 g, de 5,978 g et de 640 g en poids vifs par 100 ha (BARBAULT, 1975 b).

Dans les savanes brûlées peu boisées, la production totale de matière (oeufs + croissance) est ainsi, en moyenne, par 100 ha et par an, de 19.656 g pour *M. buettneri*, de 8.723 g pour *M. maculilabris* et de 783 g pour *P. nimbaensis*.

Les taux de renouvellement des espèces, rapports de la production à la biomasse moyenne, sont égaux respectivement à 3,3, 2,7 et 2,3. Le taux plus élevé de *M. buettneri* est en relation avec la vie plus brève de ses adultes, l'espérance de vie de ceux-ci n'étant que de 2,2 mois pour les femelles et de 1,3 mois pour les mâles. A l'inverse *P. nimbaensis* doit son taux de renouvellement plus faible à la longévité plus grande et à la croissance pondérale quasi nulle de ses adultes. Chez *M. maculilabris* les adultes ont une espérance de vie supérieure encore, avec 6,2 mois pour les mâles et 9,2 mois pour les femelles mais la croissance pondérale des adultes est encore forte et sa production d'oeufs importante puisqu'elle représente 31 % de la production totale au lieu de 14 % chez *M. buettneri* et 18 % chez *P. nimbaensis*.

Consommation annuelle et rendement écologique des populations de Lézards

La production des populations de Lézards représente leur apport à la bio-cénose; leur consommation alimentaire correspond au contraire à ce qu'elles lui coûtent.

La base de tout essai de quantification de la consommation annuelle d'une population naturelle est l'évaluation de la ration alimentaire journalière des individus qui la composent. Celle-ci a été déterminée en élevage, mais les résultats ainsi obtenus ne s'écartent pas des estimations faites à partir des contenus stomacaux d'individus libres. En outre, les individus captifs sont devenus adultes et se sont reproduits vers l'âge de 6 mois comme dans la nature.

La ration quotidienne de *M. buettneri* représente en moyenne de 6 à 13 % du poids de l'animal. Les jeunes individus ont une consommation relativement plus importante que les adultes et, parmi ceux-ci, les femelles gravides mangent plus que les mâles (BARBAULT, 1975 b).

La ration alimentaire de *M. maculilabris* n'a pas fait l'objet d'une investigation approfondie, mais les résultats obtenus montrèrent qu'elle était du même ordre de grandeur que chez *M. buettneri*.

La consommation annuelle de chaque population moyenne s'obtient en additionnant les produits de la biomasse moyenne de chaque mois par la ration alimentaire mensuelle correspondante exprimée en g par g de poids (tabl. VI).

En savane brûlée peu boisée, la consommation annuelle des populations naturelles de *M. buettneri*, de *M. maculilabris* et de *P. nimbaensis* est au total de l'ordre de 315 kilos par 100 ha (en poids vif). Cette consommation ne se répartit pas également dans l'année : faible pendant la saison sèche, elle croît en avril et conserve des valeurs élevées - de l'ordre de 30 à 40 kilos par mois par 100 ha - durant toute la saison humide (tabl. VII).

Pour calculer le rendement écologique de croissance, rapport de la production P à la quantité de nourriture ingérée I, les poids vifs ont été transformés en poids secs puis en équivalents caloriques. Le contenu en eau des Lézards, de leurs oeufs et de leurs proies est de l'ordre de 70 % du poids vif. Les équivalents caloriques moyens sont de 4.800 cal/g pour les Lézards, de 6.400 cal/g pour leurs oeufs et de l'ordre de 5.000 cal/g pour leurs proies, Araignées, Orthoptères ou autres insectes (BARBAULT, 1975 b).

La consommation annuelle des populations de Lézards, leur production et leur rendement écologique sont donnés dans le tableau VII. On voit que le rendement écologique de croissance est égal à 0,11 pour *M. buettneri*, à 0,10 pour *M. maculilabris* et 0,8 chez *P. nimbaensis*.

TABLEAU VI

Cycle saisonnier de la consommation des populations de Lézards en savane brûlée peu boisée (en g de poids vif par 100 ha)

	Jan.	Fév.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Total annuel
M.b *	834	0	944	7 792	18 791	25 434	26 897	30 480	27 501	22 985	21 734	14 742	198 134
M.m.	8 596	11 742	4 410	7 163	10 268	7 533	9 030	9 064	7 738	9 640	10 481	10 242	105 907
P.n.	941	832	871	799	683	832	1 078	946	1 021	1 016	1 326	1 008	11 353
Total	10 371	12 574	6 225	15 754	29 742	33 799	37 005	40 490	36 260	33 641	33 541	25 992	315 394

* M.b. = *Mabuya buettneri*, M.m. = *Mabuya maculilabris*, P.n. = *Panaspis nimbaensis*.

TABLEAU VII

Production (P) et consommation (I) annuelles par 100 ha et rendement écologique des populations naturelles de *Mabuya buettneri*, *Mabuya maculilabris* et *Panaspis nimbaensis*.

	PRODUCTION				Consommation en milliers de cal	Rendement $\frac{P}{I}$ en %
	Poids vif en g	Poids sec en g	Equivalent énergétique en milliers de calories			
<i>M. buettneri</i>	croissance	16 806	5 176	24 897	275 377	10,9
	reproduction	2 850	826	5 270		
<i>M. maculilabris</i>	croissance	5 978	1 740	8 237	147 193	9,7
	reproduction	2 745	796	5 190		
<i>P. nimbaensis</i>	croissance	640	192	916	15 778	7,5
	reproduction	143	41	264		

RESUME ET CONCLUSIONS

Les Reptiles et les Amphibiens qui vivent sur le sol ou dans les arbustes de la savane de Lamto ont été collectés et dénombrés selon une méthode de ramassage exhaustif, le défrichement par quadrat de 30 m x 30 m. Au total 64 espèces dont 24 d'Amphibiens, 8 de Lézards, 29 de Serpents et 3 de Tortues composent ce peuplement, dont la structure taxinomique varie localement, d'une part en fonction de la densité de boisement, d'autre part selon qu'il s'agit de bas-fonds humides ou de plateaux plus secs.

Les cycles saisonniers de Lézards, d'Amphibiens et de Serpents, suivis durant cinq années consécutives, font apparaître des densités minimales pendant la saison sèche et des densités maximales en mai-juin pour les Lézards, juillet-août pour les Serpents et septembre-octobre pour les Amphibiens. Entre les pics d'abondance des différentes espèces il existe de sensibles décalages qui contribuent à réduire les risques de compétition interspécifique et à augmenter l'efficacité de l'exploitation des ressources.

Chez les Lézards et les Amphibiens, ainsi que chez quelques Serpents qui constituent avec eux l'étage "insectivore" de la pyramide trophique, la règle est la spécialisation écologique, la spécialisation alimentaire directe étant l'exception. La séparation écologique des espèces potentiellement concurrentes résulte d'une série de "décalages" : entre les tailles, entre les comportements, entre les habitats et les rythmes d'activité, entre les cycles d'abondance et de reproduction.

Au contraire des Amphibiens et des Lézards, les Serpents, qui se nourrissent de Vertébrés, ont généralement un régime bien défini; un certain opportunisme subsiste cependant, qui évite une dépendance trop rigoureuse vis-à-vis d'une seule classe de proies.

Au total, la relative stabilité de l'herpétocénose résulte d'une part de sa grande diversité, d'autre part de la complexité et de la souplesse des relations qui caractérisent sa structure trophique.

Le bilan bioénergétique relatif au fonctionnement de cette herpétocénose a été partiellement établi, la consommation et la production des populations de Lézards ayant pu être calculées avec une précision suffisante. Le taux de production des Lézards, rapport de la production annuelle à la biomasse moyenne, est égal à 3 et leur rendement écologique, rapport de leur production à leur consommation, est égal à 0,10. La plupart des espèces d'Amphibiens de la savane ont des performances similaires.

BIBLIOGRAPHIE

- BARBAULT, R., 1971. Les peuplements d'Ophidiens des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, 4 : 133-193.
- BARBAULT, R., 1972. Les peuplements d'Amphibiens des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, 5 : 61-142.
- BARBAULT, R., 1974 a. Structure et dynamique d'un peuplement de Lézards : les Scincidés de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *La Terre et la Vie*, 28 : 342-428.
- BARBAULT, R., 1974 b. Structure et dynamique des populations naturelles du Lézard *Mabuya buettneri* dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. Ecol.*, 5 : 105-121.
- BARBAULT, R., 1974 c. Observations écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : structure trophique de l'herpétocénose. *Bull. Ecol.*, 5 : 105-121 7-25.
- BARBAULT, R., 1975 a. Structure et dynamique d'un peuplement d'Amphibiens en savane protégée du feu (Lamto, Côte d'Ivoire). *La Terre et la Vie*, sous presse.
- BARBAULT, R., 1975 b. Place des Lézards dans la biocénose de Lamto : relations trophiques; production et consommation des populations naturelles. *Bull. I.F.A.N.*, sous presse.
- CESAR, J. & MENAUT, J.-C., 1974. Le peuplement végétal des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. Liaison des Chercheurs de Lamto*, Numéro spécial, fasc. 2 : 1-161.
- LAMOTTE, M., 1946. Un essai de bionomie quantitative. *Ann. Sc. Nat. Zoologie*, 2^e série, 8 : 196-211.
- LAMOTTE, M., 1967 a. Recherches écologiques dans la savane de Lamto : présentation du milieu et du programme de travail. *La Terre et la Vie*, 21 : 197-210.
- LAMOTTE, M., 1967 b. Les Batraciens de la région de Gpakobo (Côte d'Ivoire). *Bull. I.F.A.N.*, 29 A : 218-294.
- LECORDER, C., 1974. Le climat de Lamto. *Bull. Liaison des Chercheurs de Lamto*, Numéro spécial, fasc. I : 45-103.