



Biologie de la reproduction et territorialité de trois espèces de Couas terrestres (Aves, genre Coua, Cuculidés) dans la forêt sèche de l'ouest de Madagascar

Philippe Chouteau

► To cite this version:

Philippe Chouteau. Biologie de la reproduction et territorialité de trois espèces de Couas terrestres (Aves, genre Coua, Cuculidés) dans la forêt sèche de l'ouest de Madagascar. *Revue d'Écologie*, 2003, 58 (2), pp.217-242. hal-03530005

HAL Id: hal-03530005

<https://hal.science/hal-03530005>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION ET TERRITORIALITÉ
DE TROIS ESPÈCES DE COUAS TERRESTRES
(AVES, GENRE *COUA*, CUCULIDÉS)
DANS LA FORÊT SÈCHE DE L'OUEST DE MADAGASCAR

Philippe CHOUTEAU¹

SUMMARY

Couas (*Coua*, Cuculidae) are birds endemic to Madagascar. The breeding biology of three terrestrial species (Red-capped *C. ruficrista*, Coquerel's *C. coquereli* and Giant Coua *C. gigas*) was studied in two sites (Ampijoroa and Kirindy) of the western dry forest. They are monogamous, faithful to the same partner from year to year and non parasite. Both members of the pair build the nest and raise the young. Because of an important nest predation rate (particularly in Coquerel's Coua which builds exposed nests), the young leave the nest early and flee on the ground, where their parents continue to feed them until they are able to fly. From then predation rate lowers. Low fecundity is probably counterbalanced by high adult longevity. Home range size was measured for each species, at different seasons and in habitats which differed in their degree of disturbance. Red-capped Coua and Giant Coua have larger home ranges than Coquerel's Coua. Detailed statistical analyses were possible only for Coquerel's Coua. In Kirindy, mean home range did not differ between logged and unlogged gallery forest, either for unpaired individuals (respectively 3.3 and 3.6 ha in each habitat) or pairs (2.4 ha in each habitat). On the other hand, mean home range was significantly larger in logged dry forest (5.3 ha for individuals and 8.2 ha for pairs) than in logged gallery forest. In Ampijoroa, individual home ranges were larger in unburned (3.6 ha) than in burned dry forest (2.8 ha) but there was no size difference in home range between unpaired individuals and pairs.

RÉSUMÉ

Les couas (genre *Coua*, Cuculidés) sont des oiseaux endémiques de Madagascar. La biologie de la reproduction de trois espèces terrestres (Coua à tête rousse *C. ruficrista*, Coua de Coquerel *C. coquereli* et Coua géant *C. gigas*) a été étudiée dans deux sites (Ampijoroa et Kirindy) de la forêt sèche de la côte occidentale. Ce sont des coucous non parasites, monogames et fidèles au même partenaire. Les deux parents participent à la construction du nid et à l'élevage des jeunes. Une forte prédation a été remarquée sur les nichées de couas, particulièrement de Coua de Coquerel (*Coua coquereli*) qui construit des nids facilement accessibles aux prédateurs. Une caractéristique remarquable de ces trois espèces est la poursuite de l'élevage des jeunes au sol, dès qu'ils sont capables de courir mais pas encore de voler. A ce stade, la prédation semble devenir paradoxalement très faible et permet d'atteindre l'âge adulte. Les couas se caractérisent par un faible taux de fécondité, probablement contrebalancé par une grande longévité. La superficie des domaines prospectés par chaque espèce a aussi été mesurée à différentes saisons et en milieu primaire et dégradé. Le Coua à tête rousse et le Coua géant ont des

¹ Laboratoire d'Écologie, École Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris cedex 05, France.

domaines vitaux plus étendus que ceux du Coua de Coquerel. Des comparaisons statistiques détaillées n'ont été possibles que pour le Coua de Coquerel. A Kirindy, la superficie des domaines vitaux de cette espèce ne diffère pas entre la forêt galerie intacte et la forêt galerie dégradée, aussi bien pour les individus isolés (respectivement 3,3 ha et 3,6 ha) que pour les couples (2,4 ha dans les deux habitats). Mais les domaines vitaux sont significativement plus étendus dans la forêt sèche dégradée (5,3 ha pour les individus et 8,2 ha pour les couples) que dans la forêt galerie dégradée. A Ampijoroa, les domaines vitaux individuels sont plus étendus dans la forêt sèche non dégradée (3,6 ha) que dans la forêt ayant brûlé une fois (2,8 ha) mais il n'existe pas de différence de superficie entre les domaines des couples et ceux des individus isolés.

INTRODUCTION

Les couas appartiennent à la famille des Cuculidés (Sibley & Monroe, 1990 ; Payne, 1997) et au genre *Coua*, qui n'a pas d'affinité étroite avec d'autres genres de la même famille (Johnson *et al.*, 2000). Neuf espèces de couas sont actuellement vivantes et endémiques de Madagascar (Langrand, 1995). Une espèce est considérée comme éteinte (Goodman, 1993), et deux autres sont connues uniquement comme subfossiles (Goodman & Ravoavy, 1993 ; Goodman & Rakotozafy, 1997). Ces espèces se caractérisent par une adaptation aux différents milieux de Madagascar, allant de la forêt humide aux régions subdésertiques, en passant par la forêt sèche caducifoliée (Milon, 1952). La variation morphologique est importante, avec six espèces terrestres et trois arboricoles. Une espèce arboricole, le Coua bleu (*C. caerulea*) et deux espèces terrestres, le Coua de Reynaud (*C. reynaudii*) et le Coua de Serre (*C. serriana*) sont endémiques de la forêt humide de la côte Est de l'île. Une espèce terrestre, le Coua coureur (*C. cursor*), et une arboricole, le Coua de Verreaux (*C. verreauxi*), sont endémiques du fourré sub-aride du sud de Madagascar. La troisième espèce arboricole, le Coua huppé (*C. cristata*), est commune aux trois types de milieux forestiers de l'île. Trois espèces de couas terrestres sont communément rencontrées dans la forêt sèche de l'ouest de Madagascar. Le Coua de Coquerel (*C. coquereli*) est endémique de ce milieu (Statterfield *et al.*, 1998). Le Coua à tête rousse (*C. ruficeps*) présente deux sous-espèces : *ruficeps*, restreint à la forêt sèche, et *olivaceiceps*, susceptible d'être élevé au rang d'espèce à part entière (Sinclair & Langrand, 1998), qui ne dépasse pas le fourré sub-aride. Le Coua géant (*C. gigas*) est aussi rencontré dans la forêt sèche et le bush sub-aride (Langrand, 1995).

La biogéographie de toutes ces espèces pose un intéressant problème de radiation évolutive (Milon *et al.*, 1973). Benson (1981) les rapproche des malkohas indomalais et note qu'ils « illustrent les possibilités d'adaptation d'une famille à des habitats variés. Par le jeu de l'évolution, diverses espèces se sont différenciées, adaptées chacune à des conditions écologiques particulières. Les barrières écologiques entre les diverses zones d'habitat, ainsi que la faible mobilité de ces oiseaux, ont isolé les espèces les unes des autres ».

Peu de données ont été collectées sur la biologie de la reproduction des couas (Appert, 1970, 1980 ; Langrand, 1995). Bluntschli (1938) pensait que *C. cristata*, pouvait être parasite d'autres oiseaux, comme la majorité des autres Cuculidés.

Dans cet article, je me suis plus particulièrement intéressé aux couas terrestres de la forêt sèche de l'ouest de Madagascar. La présence en sympatrie de trois espèces (*Coua coquereli*, *C. ruficeps* et *C. gigas*) ayant des besoins similaires peut suggérer qu'une compétition interspécifique existe entre elles et conduit à une ségrégation dans l'exploitation des ressources disponibles (Chouteau, données non publiées).

J'ai suivi la nidification des trois espèces terrestres rencontrées dans la forêt sèche caducifoliée de l'ouest, durant quatre saisons de reproduction entre 1996 et

1999, ce qui m'a permis de recueillir des informations biologiques inédites sur la reproduction et le degré de territorialité de ces oiseaux, et ainsi de compléter certains travaux antérieurs (Masuda & Ramanampamonjy, 1996 ; Ramanampamonjy, non publié).

MÉTHODES

SITES D'ÉTUDES

Toutes les observations ont été faites dans deux stations de la forêt sèche de l'ouest de Madagascar, situées à 500 km l'une de l'autre (Fig. 1).

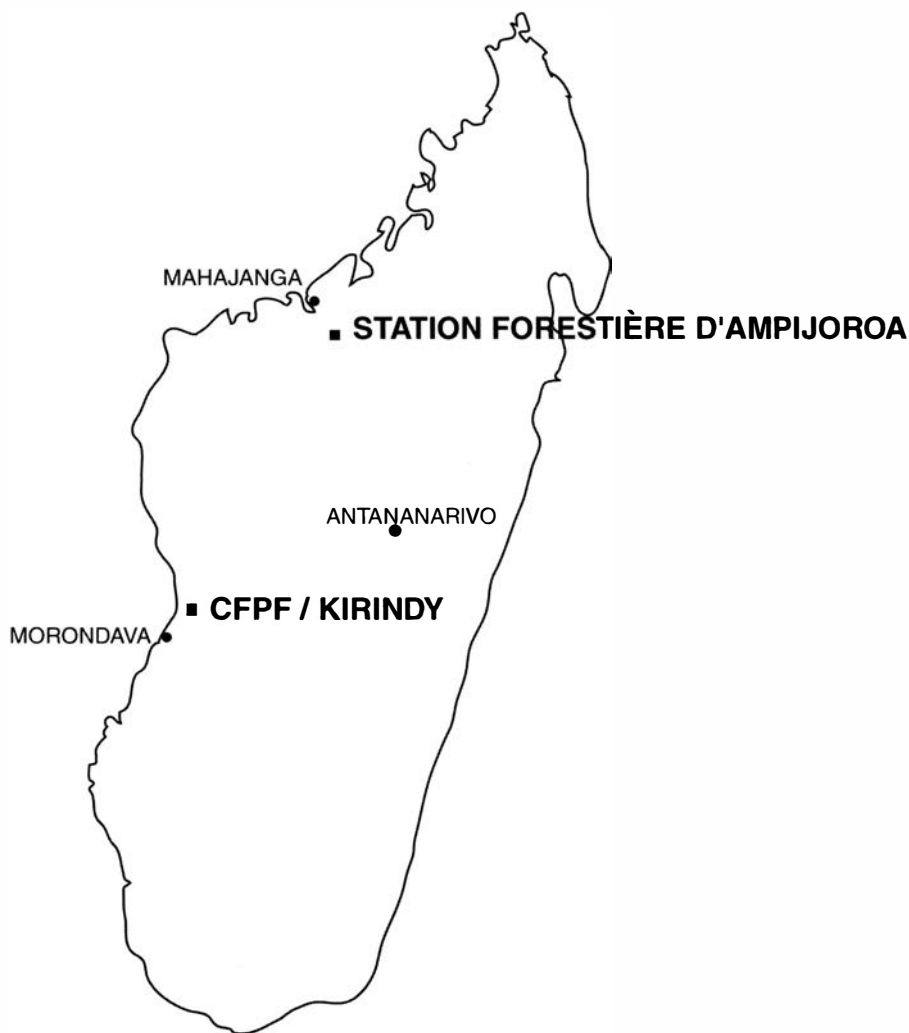


Figure 1. — Situation des deux stations d'études à Madagascar.

Ampijoroa

La station forestière d'Ampijoroa est située dans le massif de l'Ankarafantsika (Fig. 2). L'étude a été effectuée dans le jardin botanique A, situé sur un plateau, consistant en une forêt primaire sur sol sableux blanc, avec une canopée haute de 10 à 15 m environ. La saison sèche s'étend de mai à octobre, et la pluviométrie est

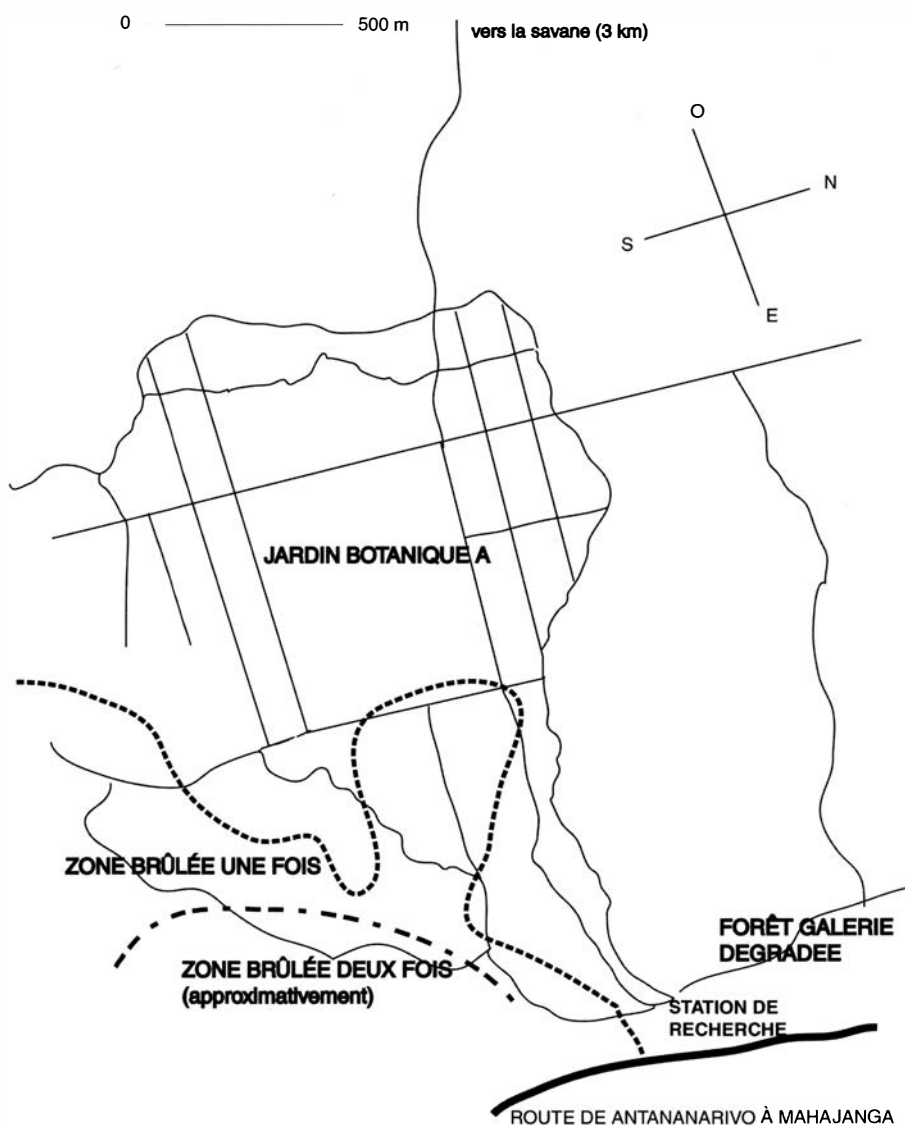


Figure 2. — Cartes de la station forestière d'Ampijoroa, située dans le massif de l'Ankarafantsika.

de 1 000 à 1 500 mm, les plus fortes précipitations ayant lieu en janvier (Nicoll & Langrand, 1989). La plus grande partie de la flore est constituée d'essences caducifoliées perdant leurs feuilles à la saison sèche. La strate arbustive est assez dense, mais le sous-bois est relativement pauvre en buissons (Ramangason, 1986). Une partie de la forêt a brûlé en 1983 (Hawkins, 1994a), entraînant l'apparition d'un sous-bois plus buissonnant, mais sans modifier la structure de la canopée forestière.

Kirindy

Kirindy est situé dans la région du Menabe, à 60 km au nord de la ville de Morondava. La forêt sèche de cette station est aussi classée comme forêt sur sol sableux (Koechlin *et al.*, 1974). La pluviométrie annuelle est de 770 mm environ, avec une saison pluvieuse marquée de décembre à mars (Sorg & Rohner, 1996).

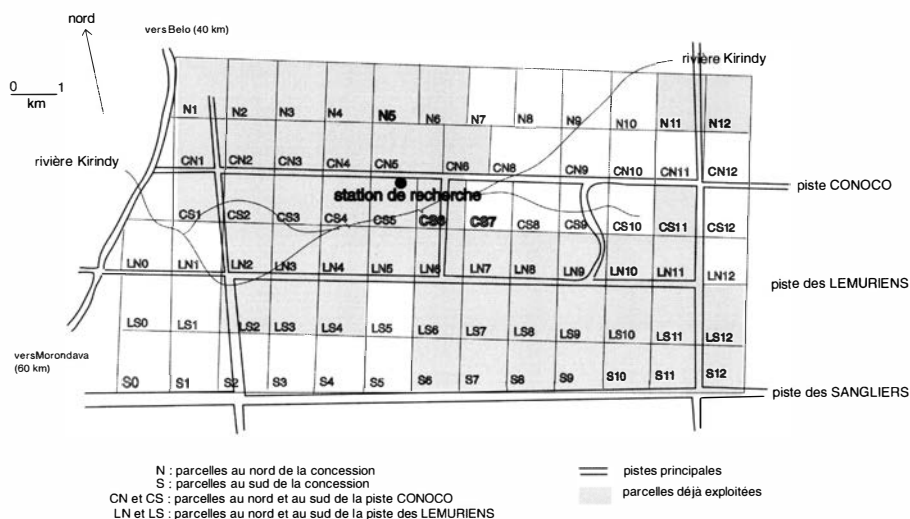


Figure 3. — Carte de la concession forestière du CFPF, dans la région du Menabe. Les trois principales parcelles étudiées figurent en caractères plus importants sur la carte.

Deux portions de forêt ont été étudiées (Fig. 3) :

1) les parcelles CS6 et CS7 sont situées près de la rivière Kirindy, et sont typiques de la forêt galerie. La proximité de la rivière permet le maintien d'un plus grand degré d'humidité (Rakotonirina, 1996), et la présence d'espèces végétales sempervirentes. La hauteur de la canopée est de 20 à 25 m. La parcelle CS7 n'a jamais été exploitée et représente la forêt primaire, tandis que la parcelle CS6 a été exploitée en 1980 (CFPF, 1992). La différence dans la structure de la végétation est assez marquée : la parcelle dégradée présentant un sous-bois beaucoup plus dense, encombré de buissons.

2) la parcelle N5 est située loin de la rivière et est structurellement plus proche de la forêt d'Ampijoroa, avec une canopée de 10 à 15 m et une prédominance d'espèces caducifoliées. Cette parcelle a été entièrement exploitée et est considérée comme un habitat dégradé.

Les deux parcelles, bien que peu éloignées (2 km) diffèrent sensiblement par la structure de leur végétation et leur composition floristique. L'influence de la rivière semble prédominante sur la structure de la végétation (Abraham, 1985 ; Hawkins, 1994b ; Rakotonirina, 1996). Il n'a malheureusement pas été possible d'étudier une parcelle de forêt sèche primaire à Kirindy, celle-ci se situant maintenant trop loin du camp forestier pour pouvoir être étudiée.

ESPÈCES ÉTUDIÉES

Deux espèces de couas terrestres cohabitent dans chacune des forêts : le Coua de Coquerel et le Coua à tête rousse à Ampijoroa ; le Coua de Coquerel et le Coua géant à Kirindy. Il semblerait que chacune de ces espèces soit plus ou moins inféodée à un type précis de végétation : le Coua géant à la forêt galerie, le Coua de Coquerel à la forêt sèche, primaire ou faiblement dégradée, et le Coua à tête rousse à la forêt sèche plus ouverte et aux milieux dégradés (Chouteau, données non publiées). Divers travaux fournissent des informations sur la biologie de ces espèces (Appert, 1996, 1970, 1980 ; Urano *et al.*, 1994 ; Milon *et al.*, 1973). Les trois espèces étudiées ici sont des espèces terrestres, qui se déplacent en marchant, qui se nourrissent surtout au niveau du sol, mais qui peuvent grimper haut dans la végétation pour capturer des proies. Le régime alimentaire est surtout composé d'arthropodes, mais chaque espèce peut incorporer une part non négligeable de végétaux.

COLLECTE DES DONNÉES

Périodes d'observation

Les observations liées à la reproduction et à la territorialité ont été faites en 1997 et 1998, de novembre à juin, de telle sorte que la période de reproduction, qui correspond à la saison humide (Langrand, 1995), soit largement couverte. D'autres résultats ont été obtenus durant deux périodes de saison humide non suivies intégralement, 1995-1996 et 1998-1999. Enfin, j'inclus ici des observations complémentaires, obtenues à Ampijoroa, par Raymond Fenosoa pour la saison 1998-1999, et à Kirindy par Emilien Marc pour les saisons 1997-1998 et 1998-1999.

Découverte des nids

Les nids des couas étaient découverts lors du suivi des adultes, lorsque ceux-ci fabriquent le nid ou ramènent de la nourriture aux jeunes, durant la saison de reproduction. Je n'ai pas effectué de recherche systématique de tous les nids, mais j'ai prospecté de façon égale chaque parcelle d'étude.

Des nids ont été aussi trouvés fortuitement dans la forêt durant les observations, et peuvent être attribués aux couas, de par leur forme et leur taille et l'absence d'autres oiseaux dans la même forêt faisant des nids de taille similaire. La mésite (*Mesitornis variegata*), seul oiseau terrestre de taille similaire aux couas habitant ces forêts, construit des nids très différents par la forme et la structure. Les nids découverts ne peuvent donc pas lui être attribués. Seule l'attribution à telle ou telle espèce de coua peut être difficile, mais des caractéristiques des nids, propres à chacune des espèces, telles que la hauteur et la dimension, permettent toutefois d'identifier l'espèce. Ils subsistent peu de temps, et sont détruits par les intempéries après deux ans.

J'ai découvert 84 nids de Coua de Coquerel durant quatre saisons d'étude et dans l'ensemble des deux stations : 18 nids à Ampijoroa et 66 (27 dans la forêt galerie et 39 dans la forêt sèche) à Kirindy. Neuf nids de Coua à tête rousse ont été observés à Ampijoroa ainsi que 7 nids de Coua géant à Kirindy (5 dans la forêt galerie et 2 dans la parcelle N5).

Pour chaque nid, j'ai déterminé les variables suivantes : hauteur ; longueur, largeur et profondeur (s'il n'est pas trop haut placé) ; composition ; nature du support et situation sur ce support. J'ai recherché si la dégradation forestière avait une influence sur le choix de la hauteur pour le Coua de Coquerel qui semble nicher plus souvent dans les buissons que les deux autres espèces.

J'ai relevé les tailles de ponte, en l'absence des parents, en examinant les nids les plus accessibles à l'aide d'un petit miroir positionné au-dessus du nid.

Capture des individus

Les oiseaux adultes ont été à peu près tous bagués. J'ai capturé chaque individu à l'aide d'un filet, après l'avoir suivi durant une journée pour déterminer les limites de son domaine. J'ai posé de deux à trois bagues métalliques colorées sur chaque individu, car les couas sont capables d'arracher celles en Darvic®. Toutefois, je n'ai pas pu réaliser toutes les captures dès le début de mon travail aussi se sont-elles échelonnées de 1996 à 1998. J'ai toutefois bénéficié du fait que quelques individus d'Ampijoroa avaient été bagués avant mon arrivée par une précédente équipe (Masuda & Ramanampamonjy, 1996). Les oiseaux sont facilement capturables après une journée d'observation, malheureusement, ils deviennent ensuite très farouches après la capture, et il faut attendre plusieurs mois pour tenter une nouvelle capture quand la précédente a échoué. A la fin de la saison de reproduction 1998, 16 Couas de Coquerel et huit Couas à tête rousse étaient bagués et identifiés à Ampijoroa ; ainsi, huit couples de Coua de Coquerel et quatre de Coua à tête rousse ont pu être suivis et étudiés (avec au moins un des partenaires bagués).

A Kirindy, 9 Couas de Coquerel de la forêt galerie (sur 10 recensés) ont été bagués, et 11 (sur 12 recensés) l'ont été dans la forêt sèche. Quatre Couas géants (sur 6 étudiés) ont été bagués dans la parcelle CS6/7, tandis que 2 individus (sur 4 étudiés) ont été bagués dans la parcelle N5. Au total, j'ai répertorié 5 couples de Coua de Coquerel dans la parcelle N5 (dont 4 avec les deux partenaires bagués) et 6 couples dans la parcelle CS6/7 (dont 4 avec les deux partenaires bagués). Un couple de Coua géant dans chacune des parcelles avait les deux partenaires bagués, tandis que deux couples dans la parcelle CS6/7 n'avaient qu'un seul partenaire bagué.

Détermination de la superficie des domaines prospectés

J'utilise ici le mot « domaine » qui correspond à l'ensemble de la zone prospectée par l'oiseau recherchant de la nourriture, et non au territoire *sensu stricto* (Hinde, 1956), qui correspond à la zone défendue par l'oiseau, souvent autour du nid.

Les domaines ont été déterminés par un suivi durant plusieurs heures consécutives durant la saison de reproduction pour les territoires des couples, et durant la saison de non-reproduction pour les individus. Au terme de ce suivi, l'oiseau était capturé et bagué.

Tous les points obtenus lors du suivi ont été reportés sur une carte, et les zones de déplacement déterminées par la méthode des polygones convexes : les points extrêmes définissent le périmètre du domaine de chaque individu, ce qui correspond au domaine potentiel, souvent supérieur au domaine réellement utilisé (Odum & Kuenzler, 1955). Si l'oiseau était observé ultérieurement à un endroit non cartographié, ce point était reporté sur la carte. Pour la détermination de la superficie, j'ai reporté le périmètre de chaque domaine sur un calque et mesuré le nombre de pixels contenu dans la surface grâce au logiciel Photoshop (Adobe System, 1996). Le nombre de pixels obtenu est rapporté au nombre de pixels d'une surface témoin, ce qui permet d'obtenir la mesure de la superficie de chacun des domaines.

Analyses statistiques

L'analyse statistique de la hauteur de construction des nids et la superficie des territoires a été réalisée avec la procédure PROC NPAR1WAY (SAS, 1989) qui permet d'employer le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis, seul utilisable à cause de la faible taille des échantillons.

RÉSULTATS

FIDÉLITÉ DES PARTENAIRES

A Ampijoroa, 8 couples de Coua de Coquerel ont été répertoriés en 1998. En 1999, 6 de ces couples ont été revus, composés des mêmes individus que l'année précédente. Un autre couple était constitué de deux individus déjà bagués, mais qui avaient été observés chacun avec un autre partenaire l'année précédente, ces deux autres partenaires n'ayant pu être retrouvés. Un couple, constitué d'oiseaux non répertoriés en 1998, s'était installé entre-temps sur la parcelle d'étude.

Pour le Coua à tête rousse, un couple était composé des mêmes individus durant les trois saisons 1997, 1998 et 1999, les deux individus ayant pu être bagués dès 1997. Un autre couple était composé des mêmes partenaires en 1997 et 1998. La dernière année, un des partenaires avait une blessure à la patte qui le handicapait. Aucune nidification n'a été observée pour ce couple, mais néanmoins, le partenaire valide est resté avec l'oiseau handicapé.

A Kirindy, pour le Coua de Coquerel, tous les couples revus en 1999 dans les trois parcelles étaient les mêmes que ceux observés l'année précédente, quand tous les oiseaux avaient été bagués. Dans chacune des parcelles, un couple était constitué des mêmes individus depuis trois saisons consécutives. Pour le Coua géant, un seul couple a été retrouvé en 1999, avec les deux mêmes partenaires qu'en 1998.

Ces résultats suggèrent que la fidélité entre partenaires d'un même couple est forte d'une année à l'autre, bien que les partenaires se séparent à la fin de chaque saison de reproduction. Une exception notable fut un couple de Coua de Coquerel observé dans la parcelle de forêt galerie de Kirindy, qui est resté uni durant toute l'année 1998, d'une saison de reproduction à l'autre (E. Marc, comm. pers.). Il semble toutefois que cette fidélité soit facilitée par le fait que les couas sont des oiseaux territoriaux, et que le choix des partenaires se ferait donc toujours parmi les oiseaux proches du mâle chanteur. Des contacts non belliqueux entre anciens partenaires sont fréquents après la saison de reproduction, lorsqu'ils se rencontrent en limite de leurs domaines respectifs (obs. pers.).

PÉRIODE DE NIDIFICATION

Il est couramment admis que les oiseaux vivant dans un milieu saisonnier très marqué ajustent leur période de reproduction avec celle de plus grande abondance en nourriture (*e. g.* arthropodes) qui, pour la forêt sèche décidue, correspond à la saison des pluies (Janzen & Schoener, 1968). Les pluies pourraient ainsi jouer dans le déclenchement de la reproduction. Toutefois, les dates de nidification que j'ai pu observer durant les trois années d'étude montrent que la saison de reproduction des couas peut débuter avant les premières pluies, et finir bien après la chute des dernières.

Pour Ampijoroa, en 1996-1997, j'ai ainsi relevé les périodes de précipitations suivantes : première pluie le 16 novembre 1996 (9,2 mm), puis pluies quasiment quotidiennes à partir du 29 (début de la saison des pluies), jusqu'au 4 avril 1997. Durant cette période, il n'y a eu qu'une seule période de trois jours consécutifs sans pluie, en février. La dernière pluie est tombée le 5 mai. Les résultats concernant la reproduction en 1996-1997 dans cette station (Tab. I) montrent que les deux espèces de couas avaient largement entamé leur reproduction avant les premières grosses pluies, et peut-être même bien avant la première pluie de l'année. En revanche, la reproduction semblerait s'être terminée bien avant la fin de la saison des pluies, qui s'est prolongée jusqu'à la fin mars 1997. Plus aucun individu n'a été observé auprès d'un nid après janvier.

A Kirindy, j'ai observé un phénomène similaire en 1997-1998. La première pluie est tombée le 18 décembre 1997, la première grosse pluie le 18 janvier 1998, et les dernières pluies sont tombées le 17 mars (dernière grosse pluie) et le 1er avril 1998 (dernière pluie enregistrée). Les dates observées durant cette saison (Tab. I) montrent que la période de reproduction a largement dépassé la durée de la saison des pluies.

PARADE ET ACCOUPLEMENT

Les couas sont des oiseaux monogames. J'ai observé plusieurs parades nuptiales de Couas de Coquerel. Le mâle commence à chanter au début de la saison de reproduction, généralement durant la matinée, depuis un perchoir à moyenne hauteur. Le chant est typiquement un « kuukuukuuku » descendant (Langrand, 1995). Ce chant caractéristique du Coua de Coquerel est émis durant toute la saison de reproduction aux premières heures de la matinée et permet aussi aux partenaires de se retrouver. Ces derniers restent généralement séparés durant les premières heures de la matinée et se retrouvent de la fin de la matinée jusqu'au soir. Lorsque les deux partenaires sont à proximité l'un de l'autre, le mâle émet aussi un grognement sourd. Les deux partenaires recherchent leur nourriture ensemble tant que les œufs ne sont pas éclos mais se séparent dès que les poussins sont nés.

Lorsque le mâle sollicite l'accouplement, il capture une proie de la taille d'une sauterelle verte ou d'une chenille, et la présente à la femelle. Il maintient la proie dans son bec durant toute la durée de l'accouplement mais, dans tous les cas que j'ai observés, il la mangeait ensuite sans la donner à la femelle.

J'ai observé plusieurs accouplements dans les jours précédant la construction du nid et la ponte. Ces accouplements sont utiles pour déterminer le sexe des individus observés, puisque aucun dimorphisme sexuel n'existe chez les couas. Pour un couple, j'ai observé 5 accouplements en 5 h 32 de suivi, pour une durée totale de

TABLEAU I

Dates extrêmes de nidification des trois espèces de couas observées sur les deux stations de la forêt sèche de Madagascar.

AMPIJOROA		<i>Coua coquereli</i>	<i>Coua ruficeps</i>
Forêt sèche	date la plus précoce	8 novembre 1996 un jeune prêt à quitter le nid (naissance présumée vers la fin octobre)	3 novembre 1996 2 jeunes au nid (le quittent le 12 novembre)
	date la plus tardive	3 mars 97 (2 nouveau-nés observés au nid)	Aucune observation de nidification après janvier (en 1997 et 1998)
KIRINDY		<i>Coua coquereli</i>	<i>Coua gigas</i>
Forêt galerie	date la plus précoce	28 janvier 1999 un parent s'occupe d'un oiseau subadulte (né vers la fin novembre 1998)	28 décembre 1997 un nid avec au moins un jeune nouveau-né
	date la plus tardive	24 avril 1998 deux jeunes sortant du nid	28 avril 1998 un nid avec au moins un jeune (vu au sol le 11 mai, subadulte le 23 juin)
Forêt sèche	date la plus précoce	19 janvier 1997 deux parents s'occupent d'un nid contenant deux œufs	24 janvier 1997 un adulte couvant au nid
	date la plus tardive	17 mars 1998 un couple s'occupe d'un nid avec un œuf (poussin vu au sol le 11 mai ; subadulte aperçu le 23 juin)	8 mars 1998 un adulte nourrissant des jeunes au nid

7 min 10 (durée moyenne 1 min 25). Ces accouplements recommençaient parfois dès le lendemain de la destruction de la nichée, mais aucun n'a été observé durant les phases où les parents couvaient ou nourrissaient les jeunes au nid.

La tache rouge derrière l'œil des couas correspond à une zone de peau nue et pourrait intervenir en tant qu'indicateur de l'état de maturité sexuelle (Rand, 1936). Cette tache est effectivement absente chez les juvéniles, et encore peu apparente chez les oiseaux subadultes. Elle devient très visible sur les adultes durant la saison de reproduction.

Chez le Coua à tête rousse, le chant d'appel du mâle est un grincement grave et métallique, plus rapide que chez le Coua de Coquerel (Langrand, 1995). Durant toutes les observations que j'ai pu faire sur cette espèce, les deux partenaires étaient toujours peu éloignés l'un de l'autre, pour rechercher leur nourriture et celle des jeunes durant toute la saison de reproduction.

Chez le Coua géant, le chant du mâle, émis au sol ou en hauteur, est le « eouk » décrit par Langrand (1995), qui s'entend de très loin.

Après la reproduction, les couas muent, généralement à partir du mois de mai.

CONSTRUCTION DU NID

Position et forme

J'ai observé plusieurs nids en construction. Les deux parents participent à sa construction. Un couple de Coua de Coquerel à Ampijoroa, constitué des deux même individus en 1997 et 1998, a construit trois nids à une hauteur moyenne de 7 m ($\pm 1,4$ m), moyenne plus élevée que celles des autres couples. En 1999, le mâle de ce couple a été observé avec une autre femelle, et occupait un nid situé à 11 m de hauteur. Cela suggérerait un choix de l'emplacement du nid par le mâle.

La construction commence par une base, édifiée dans la plupart des cas à l'aide de brindilles plus épaisses que celles servant au nid proprement dit. Les brindilles recouvertes de sécrétions blanches d'un homoptère *Phromnia rosea* (Flatidea) semblent particulièrement prisées : cela pourrait contribuer à donner à ces brindilles un caractère autocollant assurant la stabilité du nid.

La construction du nid se poursuit par l'édification de la coupe, à l'aide de brindilles, de restes de pétioles de feuilles et de bouts d'écorce, rigides ou souples. Les bouts d'écorce semblent plus prisés que les brindilles ou les pétioles, l'oiseau n'hésitant pas à abandonner des brindilles déjà glanées pour récupérer des lambeaux d'écorce qui se desquament de certains arbres. L'intérieur du nid est souvent tapissé de morceaux d'écorces souples. Sur l'ensemble des nids observés, un seul incorporait un matériel exogène, à savoir un bout de ficelle abandonné auparavant sur le site d'étude. La proportion de chacun des matériaux varie fortement : celle des brindilles est en moyenne de 54 %, avec une gamme de variation de 0 à 80 %. Il n'existe pas de garniture intérieure en plumes.

J'ai observé un nid construit en trois jours par un couple de Coua de Coquerel, mais généralement les deux partenaires continuent d'apporter des matériaux durant toute la couvaison.

Les dimensions moyennes des nids sont les suivantes (longueur $\times$ largeur $\times$ hauteur, en cm) :

Coua de Coquerel (Ampijoroa et Kirindy ; 79 nids mesurés) : $19,4 \times 14,1 \times 8,8$

Coua à tête rousse (Ampijoroa ; 6 nids) : $12,7 \times 10,7 \times 5,3$

Coua géant (Kirindy ; 5 nids) : $32,5 \times 31,2 \times 16,6$

En cas de destruction du nid, un second est construit assez loin du premier. Pour un couple de Couas de Coquerel de la forêt galerie, cinq nids ont été successivement construits en 1997-1998, la distance entre deux nids successifs variait entre 68 et 236 m, soit une moyenne de 160 m (voir Fig. 4).

Hauteur

Pour chacune des espèces, il n'existe aucune différence significative entre les zones de forêt primaire et dégradée (Tab. II), bien que le Coua de Coquerel tende à construire ses nids plus hauts dans la zone primaire que dans la zone dégradée à Ampijoroa (test de Kruskal-Wallis = 2,72 ; $P = 0,099$ n.s.). Cela me permet pour chacune des espèces de regrouper toutes les observations effectuées en milieu dégradé et non dégradé, afin d'avoir des échantillons de taille convenable pour poursuivre les analyses (Tab. II).

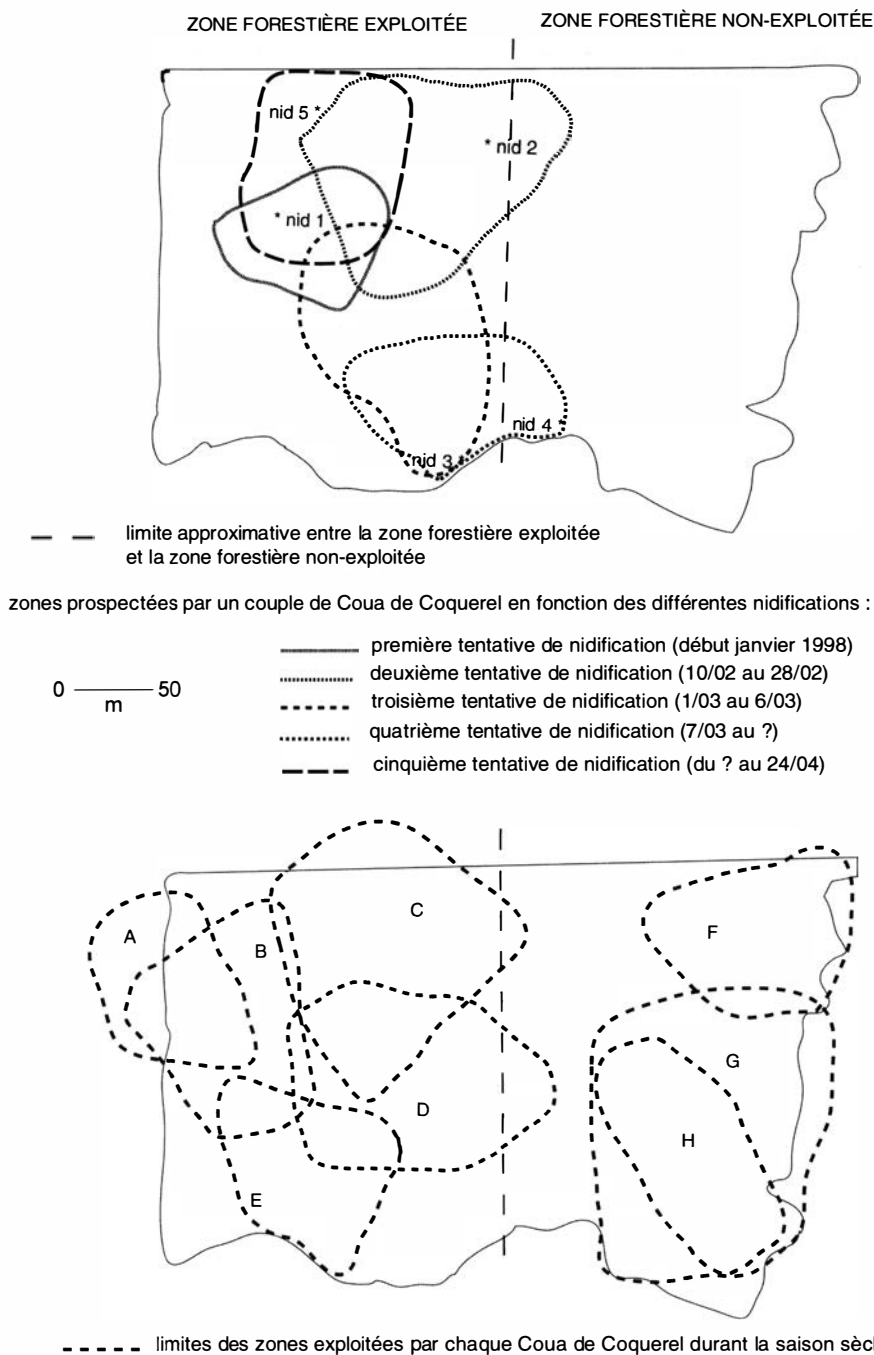


Figure 4. — Comparaison des domaines parcourus par un couple de Coua de Coquerel (individus C et D) dans la forêt galerie de Kirindy durant la saison humide (en haut), et comparaison des domaines parcourus par les différents individus durant la saison sèche, après la saison de reproduction (en bas) au même site.

TABLEAU II

Hauteur des nids construits par les différentes espèces de couas terrestres dans les deux stations étudiées.

station	espèce	type de forêt	zone	ensemble des zones			
				ht (m)	n	ht (m)	n
Ampijoroa	<i>C. coquereli</i>	Forêt sèche	primaire	4,6 ± 2,7	14	4,2 ± 2,6	18
			dégradée	2,8 ± 1,5	4		
	<i>C. ruficeps</i>	Forêt sèche	primaire	5,1 ± 2,6	4	5,0 ± 2,1	6
			dégradée	4,60 ± 0,8	2		
Kirindy	<i>C. coquereli</i>	Forêt sèche	primaire	—	—	2,7 ± 0,8	40
			dégradée	2,7 ± 0,8	40		
		Forêt galerie	primaire	2,5 ± 0,9	15	2,4 ± 0,8	24
			dégradée	2,2 ± 0,7	9		
	<i>C. gigas</i>	Forêt sèche	primaire	—	—	8,2 ± 2,7	2
			dégradée	8,2 ± 2,7	2		
		Forêt galerie	primaire	7,8 ± 0,3	2	8,0 ± 1,6	7
			dégradée	8,1 ± 2,0	5		

Les deux espèces de couas à Ampijoroa ne diffèrent pas entre elles dans les hauteurs de construction de leur nid (test de Kruskal-Wallis = 1,21 ; $P = 0,27$), bien que le Coua à tête rousse tende à construire plus haut en moyenne que le Coua de Coquerel (Tab. II).

A Kirindy, dans la zone de forêt galerie, la différence entre le Coua de Coquerel et le Coua géant est significative (test de Kruskal-Wallis = 15,79 ; $P > 0,001$) : ce dernier construit ses nids beaucoup plus haut que le premier (Tab. II).

A Kirindy, la population de Coua de Coquerel de la forêt galerie ne diffère pas significativement de celle de la forêt sèche pour la hauteur de construction (test de Kruskal-Wallis = 2,46 ; $P = 0,116$). En revanche, la différence est significative entre les deux populations de Coua de Coquerel d'Ampijoroa et de Kirindy (test de Kruskal-Wallis = 6,11 ; $P = 0,013$), avec des nids construits plus haut à Ampijoroa qu'à Kirindy (Tab II).

Support

Pour le Coua de Coquerel, la proportion de nids situés dans des buissons ou incorporant des lianes dans le support atteint 67,7 % dans la parcelle N5 (forêt sèche dégradée) et 66,7 % dans la parcelle CS6 (forêt galerie dégradée). Dans la forêt non dégradée, la proportion tombe à 38,5 % dans la parcelle de forêt galerie de Kirindy et à 40 % dans la forêt sèche d'Ampijoroa.

En forêt non dégradée, la proportion d'arbres morts utilisés comme support par le Coua de Coquerel est de 20 % à Ampijoroa et de 23,1 % dans la parcelle CS7 à Kirindy. En forêt dégradée, cette proportion est de 22,6 dans les parcelles N5 et de

44,1 % dans la parcelle CS6. Parmi les arbres vivants utilisés comme support à Ampijoroa par le Coua de Coquerel, *Norohnia* sp. représente 26,3 %, *Xylopia* sp. 9,3 %, *Strychnos* sp. 5,3 % (non-identifiés : 60 %).

Tous les nids de Coua à tête rousse et de Coua géant que j'ai observés étaient à la fourche d'une branche ou appuyés contre un tronc.

Taille de ponte et durée d'incubation

Mes observations ont porté sur 23 pontes de Coua de Coquerel (6 à Ampijoroa et 17 à Kirindy) ; 2 pontes de Coua à tête rousse à Ampijoroa, et 4 pontes de Coua géant dans la forêt galerie de Kirindy.

Toutes les observations que j'ai faites sur le Coua de Coquerel ont montré qu'un couple dont les pontes successives échouaient, pondait toujours le même nombre d'œufs (un ou deux).

Je n'ai obtenu que peu de données sur la taille de ponte des deux autres espèces, soit à cause du faible nombre de pontes observées, soit à cause de la hauteur qui ne permettait pas d'observer l'intérieur du nid. En particulier, je ne peux confirmer les données faisant état de la ponte de trois œufs par le Coua géant (Langrand, 1995).

A cause de la forte prédation observée sur les nids et de la nécessité de suivre deux stations simultanément, il n'a pas été possible de suivre de bout en bout une incubation complète. Pour un couple de Coua de Coquerel de la forêt de Kirindy, j'ai observé une ponte de deux œufs le 15 février 1998 et la naissance de deux oisillons, à un jour d'intervalle, les 27 et 28 février. Cela donne une incubation minimale de 13 jours. Le nid a ensuite été détruit le 1^{er} mars. Pour le Coua à tête rousse, j'ai observé un nid avec des oisillons déjà nés le 3 novembre 1996. Ils ont quitté le nid le 12 du même mois, soit une durée minimale de séjour de neuf jours.

Les jeunes naissent nus et aveugles. La croissance au nid est relativement rapide. Dès la naissance, les deux parents contribuent au nourrissage du ou des jeunes. Un des parents reste sur le nid durant la nuit. Les deux parents sont généralement observés tous les deux hors du nid le matin, mais dès les fortes chaleurs de l'après-midi, il peut arriver qu'un des parents reste sur le nid. Les proies apportées aux oisillons sont assez volumineuses par rapport à leur taille, puisqu'il s'agit généralement de chenilles et d'orthoptères.

Une des caractéristiques les plus remarquables des couas est le fait que les jeunes quittent le nid alors qu'ils sont encore incapables de voler. A ce stade, ils sont encore recouverts de duvet et de plumes naissantes. Les oisillons restent alors au sol ; s'ils sont deux, chaque parent en prend un en charge. Les parents ne se voient ensuite que fortuitement, car ils se placent volontairement aux deux extrémités du territoire parcouru pendant la nidification. Dans le cas d'un jeune unique, il n'est pas possible de savoir quel est le parent qui s'en occupera.

L'oisillon attend que l'adulte revienne avec une proie. Il reste tapi au sol ou sur une branche basse, qu'il atteint par sauts. Il reste immobile et difficile à repérer, même si on passe près de lui. Il est incapable de voler, et fuit un danger en courant sur une vingtaine de mètres. J'ai pu capturer à la main deux jeunes qui étaient sur des branches basses et leur mettre des bagues colorées.

Les jeunes couas possèdent un dessin buccal spécifique, ayant un rôle stimulateur vis-à-vis des parents, et aussi un rôle de dissuasion contre d'éventuels prédateurs (Appert, 1980). Ce dessin existe par ailleurs chez les malkohas (*Phaenicophaeus* sp.) et les coucous terrestres d'Asie (*Carpococcyx* sp.).

La durée totale du séjour avec le parent est assez longue. J'ai observé deux jeunes Couas de Coquerel qui avaient quitté le nid le 24 avril 1998. Lorsque j'ai quitté Kirindy le 25 juin 1998, les deux jeunes étaient encore avec leurs parents, qui cherchaient toutefois à les éloigner à coups de bec.

J'ai aussi observé un jeune Coua à tête rousse, qui avait quitté le nid le 12 novembre 1996, encore avec l'adulte le 24 avril 1997, mais ce dernier ne s'occupait plus de lui.

PRÉDATION

Les prédateurs sont difficiles à identifier. Il est probable que les couas adultes n'ont que très peu de prédateurs. Parmi les mammifères carnivores rencontrés dans la région de l'ouest, le Fosa (*Cryptoprocta ferox*) présente surtout une activité nocturne, est capable de grimper aux arbres, et pourrait s'attaquer aux adultes endormis sur les branches basses. Mais les oiseaux ne constituent pourtant pas une proportion significative de son régime (Garbutt, 1999). J'ai observé un Coua de Coquerel adulte se nettoyant et se chauffant au soleil à hauteur moyenne (1,6 m), et qui s'est réfugié précipitamment au sol lorsqu'un Baza malgache (*Aviceda madagascariensis*) est venu se percher à proximité dans la canopée. Bien que ce rapace ne soit pas prédateur d'oiseaux (Langrand, 1995), ce comportement de fuite peut laisser supposer que les couas adultes puissent être victimes de rapaces. Des prédateurs par les éperviers (*Accipiter* sp.) sur les adultes sont possibles.

Les couas terrestres, du moins le Coua de Coquerel pour lequel j'ai récolté suffisamment de données, subissent une prédation au nid très importante. Sur trois saisons d'observation, certains couples suivis n'ont jamais pu se reproduire avec succès, bien que plusieurs tentatives de nidification aient été observées. Un couple de Coua de Coquerel observé dans la forêt galerie de Kirindy a tenté cinq nidifications différentes entre janvier et mars 1998, avant de voir la dernière couronnée de succès, au mois d'avril.

Pour cette espèce, j'ai observé 43 nids sur l'ensemble des deux stations : 19 nids ont été construits et abandonnés avant utilisation ; 11 nids détruits alors qu'ils abritaient au moins un œuf ; 6 nids détruits avec les oisillons dedans. Sept nids seulement ont permis le succès de la reproduction.

Hawkins (1994a) analyse les prédateurs reconnus et potentiels des nids des mésites. Parmi les mammifères carnivores, le mungotictis (*Mungotictis decemlineata*) possède des habitudes diurnes, est capable de grimper aux arbres et est potentiellement capable de s'attaquer aux nids d'oiseaux (Garbutt, 1999). L'action de la civette (*Viverricula indica*) en tant que prédateur des nids est inconnue (Hawkins, 1994a).

Les grands rapaces, tel le Polyboride rayé (*Polyboroides radiatus*), réputé prédateur d'œufs et d'oisillons (Langrand, 1995), pourraient éventuellement piller les nids, tout comme d'autres oiseaux tels le Courol (*Leptosomus discolor*) et surtout le Coucal malgache (*Centropus toulou*), une espèce de lisière qui profite de la dégradation forestière à Kirindy pour pénétrer dans la forêt primaire (Ganzhorn, 1996).

Les lémurins peuvent aussi être incriminés dans la destruction des nids. Le Lémur brun, (*Eulemur fulvus*) a été observé en train de piller des nids de passereaux à Kirindy (D. Uster, com. pers.).

Ramanampamonjy (données non publiées) soupçonne aussi une prédation des nids par des serpents tel le *Leioheterodon madagascariensis*. D'autres serpents malgaches arboricoles, tels les *Ithycyphus* sp. pourraient aussi piller les nids (Glaw & Vences, 1994).

La faible hauteur à laquelle sont placés les nids de Coua de Coquerel laisse craindre que des prédateurs terrestres soient capables de détruire ces nids. Toutefois, un nid de Coua à tête rousse situé à plus de 3 m de haut a aussi été pillé à Ampijoroa. Je n'ai pas observé de destruction de nids de Coua géant, qui sont situés à très grande hauteur. La hauteur pourrait donc être un facteur de protection efficace et indiquer que la plus grande partie des nids sont pillés par des prédateurs terrestres.

ESTIMATION DU TAUX DE RÉUSSITE DES NICHÉES

Pour 19 couples de Coua de Coquerel (correspondant à l'ensemble des couples suivis et bagués dans les deux sites d'étude), dont je suis sûr du résultat final à la fin de chaque saison (succès ou échec de la reproduction), et sur deux saisons complètes de reproduction (1997 et 1998), je n'ai observé que 5 jeunes parvenus à s'émanciper. Aucune mortalité parentale n'a été enregistrée durant ces deux années.

Le taux de réussite annuel de cette espèce, extrapolé à partir de cette petite population, peut donc être estimé à 13,1 %, sur deux années. En 1997, le nombre de couples suivis était de huit, mais un seul jeune a atteint l'âge d'émancipation (taux de réussite = 6,2 %). En 1998, 11 couples suivis ont produit quatre jeunes (18,2 %).

Les résultats pour chacune des stations sont les suivants :

Ampijoroa : un ensemble de sept couples a été suivi en 1997 et 1998, et deux jeunes Couas de Coquerel ont atteint l'âge d'émancipation soit un taux de réussite de 14,3 % sur deux ans.

Kirindy : dans la parcelle N5, six couples ont été suivis sur l'ensemble des deux saisons de reproduction 1997 et 1998, et un jeune a atteint l'âge d'émancipation (taux de réussite : 8,3 %). Dans les deux parcelles de forêt galerie considérées ensemble, six couples ont été suivis, et deux jeunes ont atteint l'âge d'émancipation (16,7 % de réussite sur deux ans).

Pour le Coua à tête rousse, quatre couples ont été suivis en 1997 et 1998 à Ampijoroa, et trois jeunes ont atteint l'âge d'émancipation, soit un taux de réussite de la population correspondant à 37 % sur deux ans.

TERRITORIALITÉ

Le comportement territorial (territoire *sensu stricto*) des trois espèces est sensiblement différent.

J'ai observé un comportement territorial agressif entre deux individus nicheurs de Coua géant. Un mâle a défendu son territoire contre un autre sujet de sexe inconnu. L'altercation s'est déroulée à coups de bec et de griffes et en sautant en l'air, lorsque l'intrus a pénétré le territoire, à 25 m environ du nid du propriétaire dont la femelle ne s'est pas montrée agressive envers l'intrus et est repartie en direction du nid.

Pour le Coua de Coquerel, les interactions observées aux limites du territoire, à environ 20 m du nid, se sont limitées à des vocalisations, sans manifestations agressives, l'un ou les deux partenaires escortant l'intrus hors du territoire.

Pour le Coua à tête rousse, je n'ai pas observé d'interaction agressive près d'un nid, mais le fait que cette espèce soit toujours agressive, en dehors de la saison de reproduction, laisse supposer que le territoire serait systématiquement défendu. Cette espèce est agressive vis-à-vis d'autres Couas à tête rousse et du Coua de Coquerel. Le propriétaire se rue sur l'intrus et le pourchasse pour le forcer à sortir du territoire, mais sans combat physique proprement dit.

TAILLE DES DOMAINES PROSPECTÉS

A Kirindy, malgré le faible nombre de zones relevées, j'ai comparé les superficies des domaines de Coua de Coquerel situés dans la forêt galerie. Ces superficies ne diffèrent significativement ni entre la forêt galerie dégradée et la forêt galerie non dégradée, ni entre la saison humide et la saison sèche (Fig. 4 et Tab. III).

TABLEAU III

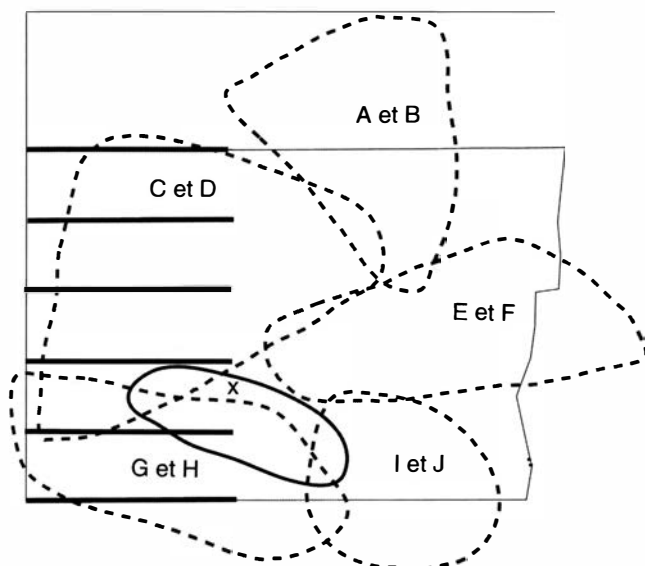
Analyses de la superficie des zones prospectées par les différentes espèces de couas, selon le type de milieu et selon la saison

station	espèce	type de forêt	zone	Superficie des territoires (ha)			
				saison humide	n (couples)	saison sèche	n (individus)
Ampijoroa	<i>C. coquereli</i>	Forêt sèche	primaire	4,2 ± 2,8	4	3,6 ± 1,7	8
			dégradée	2,7 ± 0,5	2	2,8 ± 0,5	4
	<i>C. ruficeps</i>	Forêt sèche	primaire	6,1 ± 2,2	2	5,6 ± 1,0	2
			dégradée	4,3 ± 0,3	2	4,6 ± 1,0	3
Kirindy	<i>C. coquereli</i>	Forêt sèche	primaire	—	—	—	—
			dégradée	8,2 ± 1,3	5	5,3 ± 1,4	9
		Forêt galerie	primaire	2,4 ± 1,0	4	3,3 ± 0,8	4
			dégradée	2,4 ± 0,2	2	3,6 ± 1,6	3
	<i>C. gigas</i>	Forêt sèche	primaire	—	—	—	—
		dégradée	dégradée	25,7	1	11,0	1
		Forêt galerie	primaire	13,5 ± 1,4	2	9,0 ± 2,5	4
			dégradée	9,0	1	8,6 ± 1,2	3

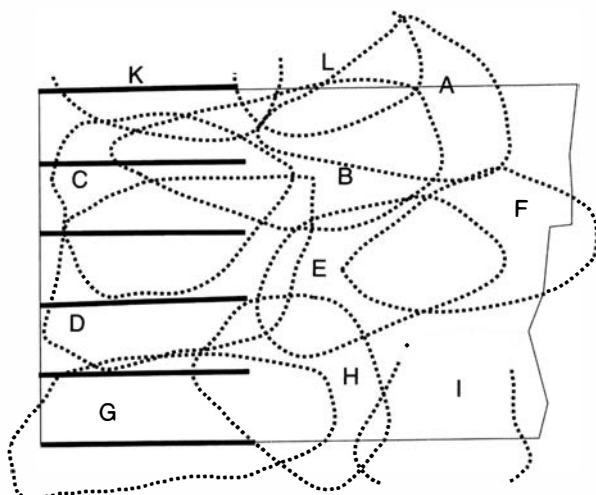
En revanche, dans la zone de forêt sèche dégradée (parcelle N5), la différence est significative entre les superficies des domaines des couples en saison humide et celles des domaines des individus en saison sèche (test de Kruskal-Wallis = 9,0 ; P = 0,003) : les domaines prospectés par les couples sont significativement plus grands que ceux des individus seuls (Fig. 5 et Tab. III).

Dans la forêt galerie dégradée, les Couas de Coquerel ont des domaines significativement plus restreints que ceux des individus situés dans la parcelle de forêt sèche dégradée, tant durant la saison sèche (test de Kruskal-Wallis = 4,67 ; P = 0,031), que durant la saison humide (test de Kruskal-Wallis = 6,0 ; P = 0,014).

0 — 50
m



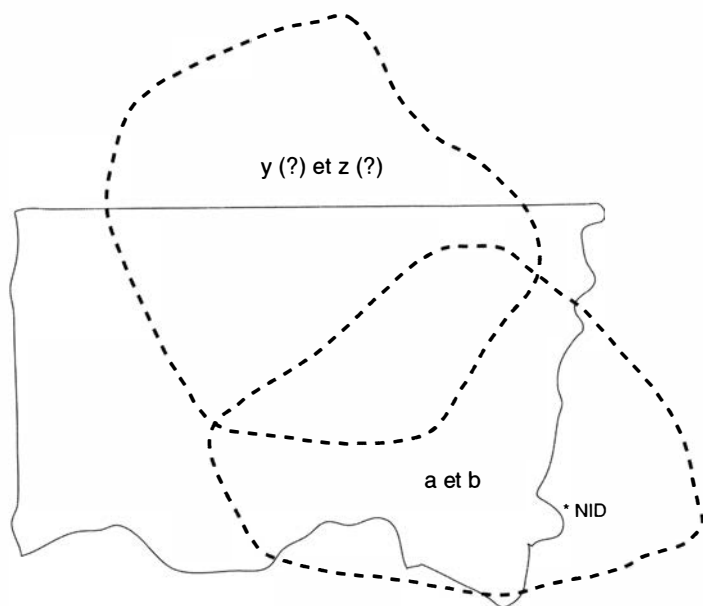
----- zones prospectées par les différents couples de Coua de Coquerel durant la saison humide
 — zone prospectée par un jeune Coua de Coquerel subadulte (x) durant la saison humide



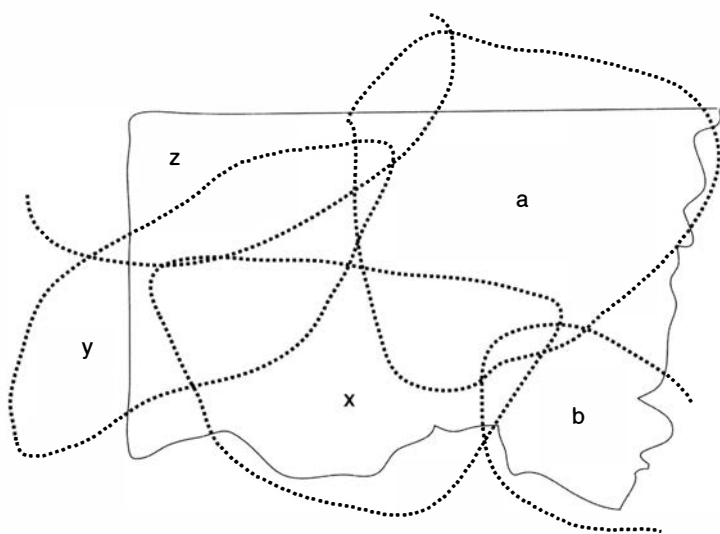
..... zones prospectées par les différents Couas de Coquerel durant la saison sèche
 — anciens layons de débardage

Figure 5. — Comparaison des domaines parcourus par les différents couples de Coua de Coquerel dans la forêt sèche exploitée de Kirindy, durant la saison humide (en haut) et par les différents individus durant la saison sèche (en bas).

0 — 50
m



- - - limites des zones prospectées par les couples de Coua géant durant la saison humide



..... limites des zones prospectées par chaque Coua géant durant la saison sèche

Figure 6. — Comparaison des domaines parcourus par les différents couples de Coua géant dans la forêt galerie de Kirindy, durant la saison humide (en haut) et durant la saison sèche (en bas).

0 — 50
m

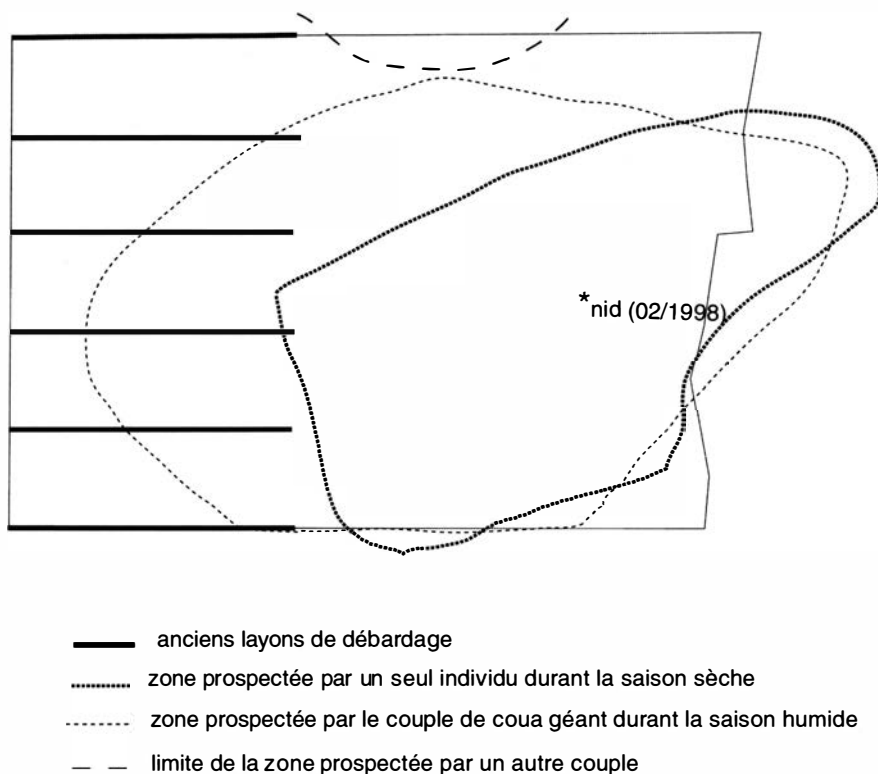


Figure 7. — Comparaison du domaine parcouru par un couple de Coua géant dans la forêt sèche exploitée de Kirindy, durant la saison humide et du domaine parcouru par le mâle durant la saison sèche.

Pour le Coua géant, il est difficile de faire des analyses statistiques à cause du faible nombre de domaines répertoriés. Il semblerait que la superficie des domaines dans la forêt galerie ne varie ni en fonction de la saison, ni en fonction de l'état de la parcelle (Fig. 6 et Tab. III). Toutefois, dans la forêt galerie primaire, les domaines des couples ont tendance à être un peu plus étendus que ceux des individus isolés en saison sèche. Dans la forêt sèche dégradée, un seul domaine par saison a pu être mesuré, et la superficie du domaine prospecté par un couple est apparue beaucoup plus étendue que celle d'un des individus constituant le couple (Fig. 7 et Tab. III). Enfin, la superficie d'un domaine d'un Coua géant dans la forêt sèche (11 ha) tend à être comparable à celles des domaines individuels dans la forêt galerie (8,6 ha).

Les domaines des Couas géants tendent à être toujours plus grands que ceux des Couas de Coquerel, aussi bien dans la forêt galerie que la forêt sèche, quels que soient la saison et l'état de la parcelle considérée (Tab. III).

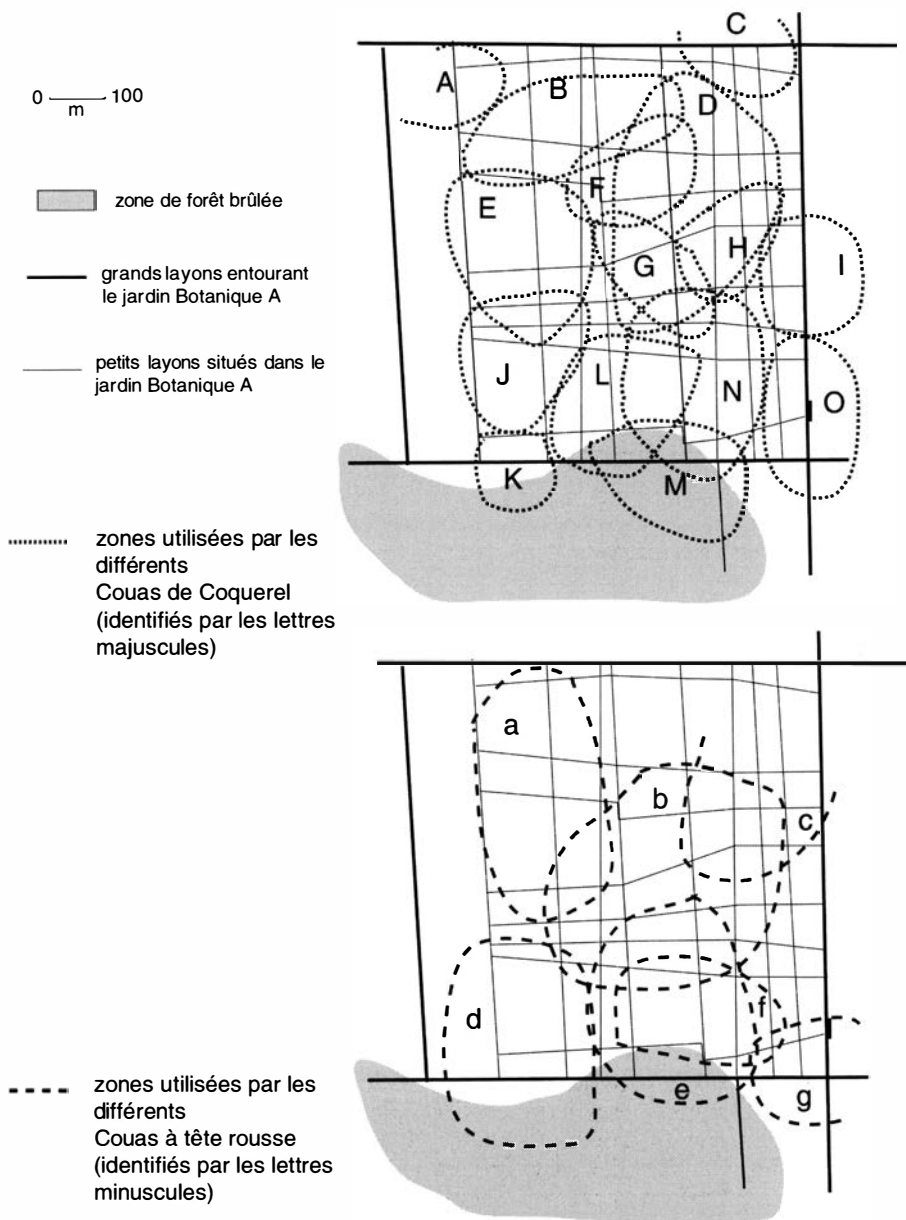


Figure 8. — Comparaison des domaines parcourus par les différents Couas de Coquerel (en haut) et les différents Couas à tête rousse (en bas), durant la saison sèche, dans le Jardin Botanique A dans la forêt d'Ampijoroa.

A Ampijoroa, et pour les deux espèces de couas présentes, la superficie des domaines des individus ne tend pas à différer de la superficie des domaines des couples, aussi bien en zone de forêt non dégradée qu'en zone de forêt dégradée (Fig. 8 et Tab. III).

Les domaines des Couas de Coquerel situés en zone de forêt primaire tendent à être un peu plus étendus que ceux situés en zone de forêt dégradée durant la saison sèche (test de Kruskal-Wallis = 3,5 ; $P = 0,006$).

Dans la forêt sèche d'Ampijoroa, la superficie des domaines des Couas à tête rousse tend à être toujours plus grande que la superficie des domaines de Coua de Coquerel, quelle que soit la saison et l'état de la parcelle considérée (Tab. III).

Les domaines des Couas de Coquerel de la forêt galerie de Kirindy et ceux des Couas de Coquerel situés à Ampijoroa ne diffèrent pas significativement en superficie, quels que soit la saison et l'état de la forêt (Tab. III). En revanche, les domaines des individus de la parcelle de forêt sèche dégradée de Kirindy sont significativement plus étendus que ceux des individus de la forêt sèche dégradée d'Ampijoroa, que ce soit en saison humide (test de Kruskal-Wallis = 3,75 ; $P = 0,05$), ou en saison sèche (test de Kruskal-Wallis = 6,09 ; $P = 0,014$).

DISCUSSION

PRINCIPAUX ASPECTS DE LA REPRODUCTION

Les Cuculidés se caractérisent par une grande variété des comportements sociaux et des soins parentaux. Cinquante-trois des 136 espèces connues sont des parasites d'autres espèces d'oiseaux (Payne, 1997), pondant dans leur nid et n'élevant jamais leurs propres jeunes. Les autres espèces, parmi lesquelles les couas, se caractérisent par l'absence de parasitisme et par la qualité des soins apportés à leur progéniture.

Les oiseaux peuvent être classés en deux groupes (Hinde, 1961) : les espèces nidicoles, dont les jeunes sont complètement dépendants des soins des parents et les espèces nidifuges dont les jeunes quittent le nid aussitôt après la naissance et se nourrissent eux-mêmes, mais sont encore dépendants de leurs parents pour la protection. Les espèces nidifuges sont surtout rencontrées parmi les espèces d'oiseaux terrestres nichant au sol. A Madagascar, deux exemples sont fournis par la Caille de Madagascar (*Margaroperdix madagascariensis*) et le Turnix de Madagascar (*Turnix nigricollis*). Les trois couas étudiés ici sont des oiseaux terrestres, à la biologie similaire à celle de ces deux espèces, particulièrement en ce qui concerne la zone de recherche de nourriture, qui se situe principalement, voire quasi exclusivement au niveau du sol. Ils en diffèrent par leur nidification qui se fait en hauteur et par le fait que leurs poussins restent au nid mais le quittent très tôt au cours de leur développement sans savoir voler ni courir correctement. Un tel exemple de nidification nidicole en hauteur d'un oiseau terrestre semble peu répandu, et mériterait plus d'attention. Cela pourrait constituer une stratégie anti-prédation efficace, puisque tous les jeunes couas que j'ai observés au sortir du nid ont ensuite atteint l'âge adulte.

CONSTRUCTION DU NID

Les espèces étudiées ici diffèrent par la hauteur à laquelle elles construisent leurs nids. Le Coua de Coquerel construit les nids les plus bas, ce qui pourrait faciliter une prédation par des animaux terrestres. Masuda & Ramanampamonjy (1996) concluent que le Coua de Coquerel niche un peu plus haut dans la végétation que le Coua à tête rousse à Ampijoroa, bien que la différence qu'ils observent ne soit pas significative. Mes résultats montrent qu'il semble que ce soit plutôt le Coua à tête rousse qui niche plus haut. Si je ne tiens pas compte du couple de Coua de Coquerel qui nichait plus haut que les autres couples, la différence devient nettement significative en faveur du Coua à tête rousse. Le fait que je n'aie observé que peu de nids de cette dernière espèce pourrait faire supposer que la prédation au nid de cette espèce soit moins importante, et/ou que les nichées ont plus de chance de succès, peut-être à cause de la plus grande hauteur de construction. La même observation étant valable pour le Coua géant.

A Ampijoroa, j'ai beaucoup moins prospecté la forêt dégradée et, de ce fait, j'ai trouvé moins de nids des deux espèces de couas dans cette station. Il est difficile de dire si celles-ci sont défavorisées par la dégradation de l'habitat pour ce qui concerne le succès de leur reproduction. Elles sont toutefois capables de nicher dans la zone de forêt ayant brûlé une fois, ce qui laisse à penser que la destruction de l'habitat, si elle ne perturbe pas de façon définitive le milieu, n'est pas un facteur susceptible de limiter leur distribution. Le Coua de Coquerel est en revanche absent des zones forestières ayant brûlé deux fois, mais j'ai observé des adultes de Coua à tête rousse dans ces zones, parfois accompagnés de sub-adultes, mais il est difficile de préciser si cette dernière espèce se reproduit dans cette zone très dégradée.

Un processus comparable est observé à Kirindy. Le Coua géant niche avec succès dans la forêt galerie, primaire ou dégradée. En revanche, je n'ai observé aucune nidification menée à terme dans la forêt sèche dégradée. La destruction de la forêt sèche pourrait donc limiter la survie de cette espèce, même lorsque cette destruction est le fait d'une exploitation rationnelle de la forêt, dont le but est pourtant de limiter au maximum la destruction de la couverture végétale. Ce coua niche significativement plus haut que les autres et est certainement pénalisé par l'enlèvement des grands arbres (moins abondants dans la forêt sèche que dans la forêt galerie), ce qui réduit le nombre de sites potentiels pour sa nidification. En revanche, l'exploitation sélective pourrait profiter au Coua de Coquerel qui recherche des sites bien abrités. L'apparition de buissons et la présence d'arbres morts, favorisées par l'exploitation sélective, augmentent le nombre de sites de nidification, mais augmentent aussi en parallèle les voies d'accès aux prédateurs potentiels.

TERRITOIRE ET ZONE DE RECHERCHE DE NOURRITURE

Les couas sont des oiseaux territoriaux mais le territoire est assez restreint autour du nid tandis que la zone de recherche de nourriture dépasse largement les alentours immédiats du nid. Durant la saison de reproduction, les couas mâles défendent un territoire de « type B » (Hinde, 1956), avec une zone de 25 à 30 m défendue autour du nid. Les nids des différents couples nicheurs étaient suffisamment espacés pour que la zone défendue soit plus petite que la distance entre deux nids.

Les mâles de Coua géant et de Coua à tête rousse répondaient de façon plus agressive aux chants diffusés en « playback » durant la saison de reproduction.

La zone prospectée pour la recherche de nourriture pendant la saison de reproduction correspond à peu près à la réunion des deux zones prospectées par chacun des deux partenaires durant la saison sèche. Elle est donc significativement plus grande, et doit pouvoir fournir beaucoup plus de nourriture, en vue de nourrir les jeunes couas. Il n'existe toutefois pas, pour chacune des espèces, de différence significative de taille des zones prospectées entre celles situées dans la zone primaire et celles en zone dégradée, dans les différentes stations. Cela peut sembler paradoxal car, si la dégradation forestière entraînait une diminution de l'approvisionnement en nourriture, les oiseaux devraient compenser cette baisse des ressources en prospectant une plus grande superficie. Cela n'est pas le cas, et montre encore qu'une dégradation forestière limitée, telle qu'elle a eu lieu dans les deux stations, n'a pas entraîné de grandes modifications sur la distribution des oiseaux. Il est probable que les densités de population de chacune des espèces ne sont pas gravement affectées par la dégradation, et cela suggère qu'une mesure de densité des différentes espèces, entre les deux milieux, pourrait ne montrer aucune différence significative. En outre, il apparaît que la taille des oiseaux agit comme un facteur de prospection important : le Coua géant, par sa grande taille est capable de prospecter une plus grande surface que les deux autres espèces.

La structure du milieu semble en revanche influencer fortement l'étendue de la zone de recherche de nourriture. Les Couas de Coquerel habitant la forêt galerie ont ainsi des zones de prospection plus restreintes que ceux de la forêt sèche, à peine distante de quelques centaines de mètres. Si la superficie est liée à la quantité de nourriture, la forêt galerie apparaît plus riche en nourriture, et est susceptible d'abriter plus d'individus, à superficie égale, par la coexistence de plus petites zones de recherche. De même, pour le Coua géant et le Coua de Coquerel, l'absence de différence significative de taille entre les zones prospectées par les couples en saison humide et celles prospectées par les individus en saison sèche, indique que les variations saisonnières dans ce type de forêt sont peu significatives.

Dans la zone de forêt sèche de Kirindy, les variations de taille des zones prospectées en fonction de l'état de dégradation et de la saison, suggèrent en revanche que la dégradation de ce milieu est susceptible d'entraîner des modifications de peuplement. En particulier, le Coua géant, déjà limité par l'absence de sites de nidification, doit prospecter un plus grand territoire sans pour autant avoir plus de chances de mener sa nidification à terme.

Enfin, mes résultats montrent qu'il n'existe aucun phénomène de territorialité interspécifique entre les paires d'espèces qui cohabitent dans une station donnée, contrairement aux résultats obtenus par Masuda & Ramanampamony (1996).

REMERCIEMENTS

Je remercie la Commission tripartite, le Ministère pour la production animale et des eaux et forêts, qui m'ont autorisé à travailler à Madagascar. Le WWF-Madagascar m'a permis d'utiliser la logistique nécessaire à ce travail. Steven M. Goodman et le Missouri Botanical Garden m'ont fourni l'hospitalité à Antananarivo. Jorg Ganzhorn et Peter Kappeler du Deutsch Primaten Zentrum de Göttingen (Allemagne), m'ont permis d'utiliser la station de recherche de la forêt de Kirindy. Le Centre de Formation Professionnelle en Foresterie (CFPF) de Morondava a facilité l'accès à la forêt de Kirindy. Je remercie pour leur accueil tous les étudiants allemands de Kirindy et particulièrement Valentina Carrai, Kathrin Dautman,

Cornelia Krause et Dana Uster, qui m'ont aidé à divers degrés dans la recherche des couas. Je remercie particulièrement Emilien Marc qui a localisé quelques couas durant mon absence en 1998. Conservation International m'a permis d'utiliser l'infrastructure de la station d'Ampijoroa. L'équipe japonaise de l'Université d'Osaka m'a souvent aidé dans les déplacements en dehors de cette même station. Raymond Fenosoa a contribué à la recherche des oiseaux durant mon absence en 1999. Enfin, je remercie le Jersey Wildlife Preservation Trust, tout particulièrement Mamy et Ernest, qui m'ont fourni les données météorologiques de la station et m'ont aussi permis de stocker mon équipement de terrain. Les remarques de Jean-Marc Thiollay et de Christian Erard ont permis d'améliorer une première version du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- ABRAHAM, A. (1985). — *Etude des influences de l'altitude sur la structure de la forêt de Kirindy*. Université de Madagascar, EESSA.
- ADOBE SYSTEM INC. (1996). — *Adobe PhotoShop version 8.0*. San Jose CA.
- APPERT, O. (1966). — La répartition géographique des Couas dans la région du Mangoky. *Bull. Acad. Malg.*, 44 : 29-36.
- APPERT, O. (1970). — Zur Biologie einiger Kua Arten Madagaskars (Aves, Cuculi). *Zool. Jahrbuch. Syst.*, 97: 424-453.
- APPERT, O. (1980). — Erste Farbaufnahmen der Rachenzeichnung junger Kuas von Madagaskar (Cuculi, Couinae). *Orn. Beob.*, 77: 85-101.
- BENSON, C.W. (1981). — Les oiseaux, des espèces uniques au monde. Pp. 63-74 in : P. Oberlé (éd.), *Madagascar, un sanctuaire de la nature*. Librairie de Madagascar, Antananarivo, Madagascar.
- BLUNTSCHLI, H. (1938). — Ein eigenartiges Gaumenorgan beim Nestling des madagassischen Busch-kuckucks *Coua cristata* L. *Bio-Morphosis*, 1: 265-272.
- C.F.P.F. (1992). — La forêt dense sèche, dégradations et menaces. Centre de Formation Professionnelle Forestière, Morondava, Madagascar.
- GARBUTT, N. (1999). — *Mammals of Madagascar*. Pica Press, England.
- GANZHORN, J. (1996). — Synopsis. Pp. 335-338 in: Ganzhorn J.U. & J.P. Sorg (eds), *Ecology and economy of a tropical dry forest in Madagascar*. Primate report 46-1.
- GLAW, F. & VENCES, M. (1994). — *A field guide to the amphibians and reptiles of Madagascar*. 2^e édition. Moos Druck & FARBO, Leverkusen & Köln, Germany.
- GOODMAN, S. (1993). — A reconnaissance of isle Sainte Marie, Madagascar: the status of the forest, avifauna, lemurs and fruit bats. *Biol. Conserv.*, 65: 205-212.
- GOODMAN, S. & RAVOAVY, F. (1993). — Identification of bird subfossils from cave surface deposits at Anjohibe, Madagascar, with a description of a new giant Coua (*Cuculidae: Couinae*). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 106: 24-33.
- GOODMAN, S. & RAKOTOZAFY, L. (1997). — Subfossil birds from coastal sites in Western and Southwestern Madagascar: a paleoenvironmental reconstruction. Pp. 257-279 in: Goodman, S. & Patterson, B. (eds), *Natural changes and human impact in Madagascar*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- HAWKINS, A.F.A. (1994a). — Conservation status and regional population estimates of the White-breasted Mesite *Mesitornis variegata*, a rare Malagasy endemic. *Bird Cons. Int.*, 4: 279-303.
- HAWKINS, A.F.A. (1994b). — *Forest degradation and the Western Malagasy forest bird community*. Ph. D. University of London.
- HINDE, R.A. (1956). — The biological significance of the territories of birds. *Ibis*, 98: 340-369.
- HINDE, R.A. (1961). — Bird behaviour illustrated by functional groups of activities. Pp. 393-411 in: A.J. Marshall (ed.), *Biology and comparative physiology of birds*. Vol. 2. Academic Press, New-York & London.
- JANZEN, D.H. & SCHOENER, T.W. (1968). — Differences in insects abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*, 49: 96-110.
- JOHNSON, P.K., GOODMAN, S.M. & LANYON, S.M. (2000). — A phylogenetic study of the Malagasy Couas with insights into cuckoo relationships. *Mol. Phyl. Evol.*, 14: 436-444.
- KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J.L. & MORAT, P. (1974). — *Flore et végétation de Madagascar*. J. Cramer, Vaduz.

- LANGRAND, O. (1995). — *Guide des oiseaux de Madagascar*. Delachaux & Niestlé, Lausanne & Paris.
- MASUDA, T. & RAMANAMPAMONJY, J. (1996). — Home range and nest sites characteristics of three sympatric species of couas: *Coua ruficeps*, *Coua coquereli* and *Coua cristata* in western Madagascar. In: *Social evolution of birds in Madagascar with respects to vangas*. Osaka City University.
- MILON, P. (1952). — Notes sur le genre *Coua*. *Oiseau et RFO*, 13 : 75-90.
- MILON, P., PETTER, J.J. & RANDRIANASOLO, G. (1973). — *Oiseaux*. Faune de Madagascar, volume 35, ORSTOM & CNRS, Antananarivo & Paris.
- NICOLL, M., & LANGRAND, O. (1989). — *Revue de la conservation et des aires protégées à Madagascar*. WWF, Gland, Switzerland.
- ODUM, E. & KUENZLER, E. (1955). — Measurement of territory and home range size in birds. *Auk*, 72: 128-137.
- PAYNE, R.B. (1997). — Family Cuculidae (Cuckoos). Pp. 508-607 in: J. del Hoyo, A. Elliot & J. Sargatal (eds), *Handbook of the birds of the world. Sandgrouses to cuckoos*. Lynx Edicions, Barcelona.
- RAKOTONIRINA (1996). — Composition and structure of a dry forest on sandy soils near Morondava. Pp. 81-87 in: Ganzhorn J.U. & J.P. Sorg (eds) *Ecology and economy of a tropical dry forest in Madagascar*. Primate report 46-1.
- RAMANAMPAMONJY, J. — *Nests study of three sympatric species of couas present at Ampijoroa forest station*. Rapport non publié.
- RAMANGASON, G.S. (1986). — *Analyse de la structure horizontale et verticale de la forêt sèche d'Ampijoroa*. Thèse de doctorat de 3^e cycle. Université d'Antananarivo, Madagascar.
- RAND, A.L. (1936). — Distribution and habits of Madagascar birds. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 72: 143-499.
- SAS (1989). — *SAS/STAT User's guide*. Vers. 6, 4th edition. SAS Institute, Cary, NC.
- SIBLEY, C.G. & MONROE, B. L. (1990). — *Distribution and taxonomy of birds of the world*. Yale University Press, New Haven & London.
- SINCLAIR I. & LANGRAND, O. (1998). — *Birds of the Indian Ocean Islands*. Struik Publishers, Capetown, South Africa.
- SORG, J.P. & ROHNER, U. (1996). — Climate and tree phenology of the dry deciduous forest of the Kirindy Forest. Pp. 57-80 in: Ganzhorn J.U. & J.P. Sorg (eds) *Ecology and economy of a tropical dry forest in Madagascar*. Primate report 46-1.
- STATTERFIELD, A., CROSBY, M., LONG, A. & WEGE, D. (1998). — *Endemic bird areas of the world: priorities for biodiversity conservation*. BirdLife International.
- URANO, E., YAMAGISHI, S., ANDRIANARISIMA, A. & ANDRIATSARAFARA, S. (1994). — Different habitat use among three sympatric species of couas: *C. cristata*, *C. coquereli* and *C. ruficeps* in western Madagascar. *Ibis*, 136: 485-487.