



HAL
open science

L'exploitation de la basse vallée du Sénégal (quartier d'hiver tropical) par trois espèces de canards paléarctiques et éthiopien

Francis Roux, Roger Maheo, Alain Tamisier

► **To cite this version:**

Francis Roux, Roger Maheo, Alain Tamisier. L'exploitation de la basse vallée du Sénégal (quartier d'hiver tropical) par trois espèces de canards paléarctiques et éthiopien. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 1978, 3, pp.387-416. <hal-03530671>

HAL Id: hal-03530671

<https://hal.science/hal-03530671v1>

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.



HAL Authorization

L'EXPLOITATION DE LA BASSE VALLEE DU SENEGAL
(QUARTIER D'HIVER TROPICAL)
PAR TROIS ESPECES DE CANARDS PALEARCTIQUES
ET ETHIOPIEN

par Francis ROUX *, Roger MAHEO ** et Alain TAMISIER ***

L'objectif de cet article est d'analyser les modalités selon lesquelles une zone humide tropicale (la basse vallée du Sénégal, en Afrique occidentale) est exploitée simultanément en tant que quartier d'hiver par 3 espèces de canards migrateurs appartenant à 2 groupes fauniques distincts (paléarctique et éthiopien). Cette analyse fait suite à une définition de l'importance, de la structure et de l'origine des populations de canards hivernant dans cette région (Roux *et al.*, 1976 c).

Zone d'étude (fig. 1). — Centrées sur la partie sénégalaise du delta du Sénégal, aux abords et dans le périmètre du Parc National des Oiseaux du Djoudj (ca. 16°30'N - 16°50'W), nos investigations ont également porté sur l'ensemble des autres zones humides du delta. Vers l'amont, des reconnaissances ont été effectuées sur la moyenne vallée jusqu'à 400 km de l'embouchure et sur les dépressions lacustres du Sud de la Mauritanie (Rkiz, Aleg, Mâl).

Les principales caractéristiques physiographiques, climatiques et hydrologiques de la région, déjà décrites par Roux *et al.* (1976 c), se résument ainsi : la basse vallée du Sénégal se situe dans la zone tropicale sèche de type sahélien. Les milieux aquatiques qui la caractérisent, constitués de plaines d'inondation et de cuvettes peu déprimées, sont très instables. Leur évolution saisonnière se fait selon 4 phases qui correspondent à la succession des phénomènes hydropluviométriques :

— *phase pluviale* de juillet à octobre (350 mm). Elle provoque la formation de mares dans les cuvettes et le début de la régénération de la végétation herbacée ;

(*) Directeur du CRBPO, 55, rue Buffon, 75005 Paris.

(**) Maître-Assistant, Station Biologique de Bailleron, 56000 Vannes.

(***) Chargé de recherche CNRS, Centre d'Ecologie de Camargue, 13200 Arles.

- *phase d'inondation*. La crue s'étale sur 3 mois avec un maximum à la fin septembre dans la moyenne vallée : jusqu'à 10 000 km² sont alors couverts momentanément. Dans le delta, le maximum de la crue a lieu un mois plus tard. L'amplitude et la durée de la crue déterminent l'étendue et la durée des submersions, et par là, l'importance du développement des plantes aquatiques ;
- *phase d'exondation*. La décrue intervient en octobre dans la moyenne vallée, en novembre dans le delta ;
- *phase d'assèchement*. Ecoulement, infiltration et évaporation (jusqu'à 2 cm par jour en février-mars) provoquent l'assèchement graduel de tous les plans d'eau, sauf le lac de Guier qui est permanent. L'assèchement se produit en fin décembre - mi-janvier après les crues déficitaires (1973, 1977), fin mars au plus tard, après les crues importantes (1975).

Grâce à la faible pente du fleuve, les processus d'inondation, d'exondation et d'assèchement sont lents et progressifs : les cycles des milieux sont ainsi décalés dans le temps de l'amont vers l'aval, favorisant leur exploitation successive par les oiseaux. En outre, les aménagements hydrauliques réalisés dans le delta permettent de retenir les eaux sur près de 150 km² dans le Parc du Djoudj jusqu'en février-mars, ainsi que, de façon moins durable, sur 20 à 40 km² dans des zones d'intérêt cynégétique situées de part et d'autre du fleuve.

Espèces étudiées. Importance des populations. Cycles de présence.

Les Anatidés sont représentés sur le bas Sénégal par 11 espèces paléarctiques migratrices et 7 éthiopiennes. Notre étude se rapporte aux 3 plus abondantes : la Sarcelle d'été *Anas querquedula*, le Canard pilet *A. acuta*, migrateurs paléarctiques, et le Dendrocygne veuf *Dendrocygna viduata*, résident éthiopien. Les effectifs cumulés de ces 3 espèces représentent en moyenne, sur 5 années, près de 90 % du total des Anatidés (jusqu'à 275 000) recensés en janvier dans la région. Quelques indications supplémentaires sont fournies pour le Canard souchet *A. clypeata*, seul autre migrateur régulier et commun, mais représenté par des effectifs bien moindres.

La Sarcelle d'été est l'espèce généralement dominante avec 30 000 à 130 000 individus selon les années. Elle arrive dès septembre, les effectifs sont maximaux en novembre, les départs s'échelonnent de fin février à avril. Le Pilet arrive plus tardivement, de fin octobre à décembre. Les 50 000 à 100 000 individus repartent plus précocement à la fin février. Le Dendrocygne veuf compte dans la zone d'étude de 5 000 à 45 000 individus qui y stationnent de novembre à mars (Roux *et al.*, 1976 a et c).

Méthodes et périodes d'étude. — La connaissance du statut, de la phénologie et de l'importance des populations de Canards

du bas Sénégal repose sur les observations entreprises par l'un de nous dès 1958 (Roux, 1959), reprises en 1972 (Roux, 1973) et poursuivies conjointement par les auteurs dans le cadre de l'ATP « Dynamique des populations » du CNRS, pendant 5 mois consécutifs de la saison 1974-1975 et 2 mois de séjour discontinu durant la saison 1975-1976. Ces observations ont été complétées en 1976 et 1977 par des dénombrements hivernaux effectués par nos collègues G. Jarry (CNRS) et B. Treca (ORSTOM).

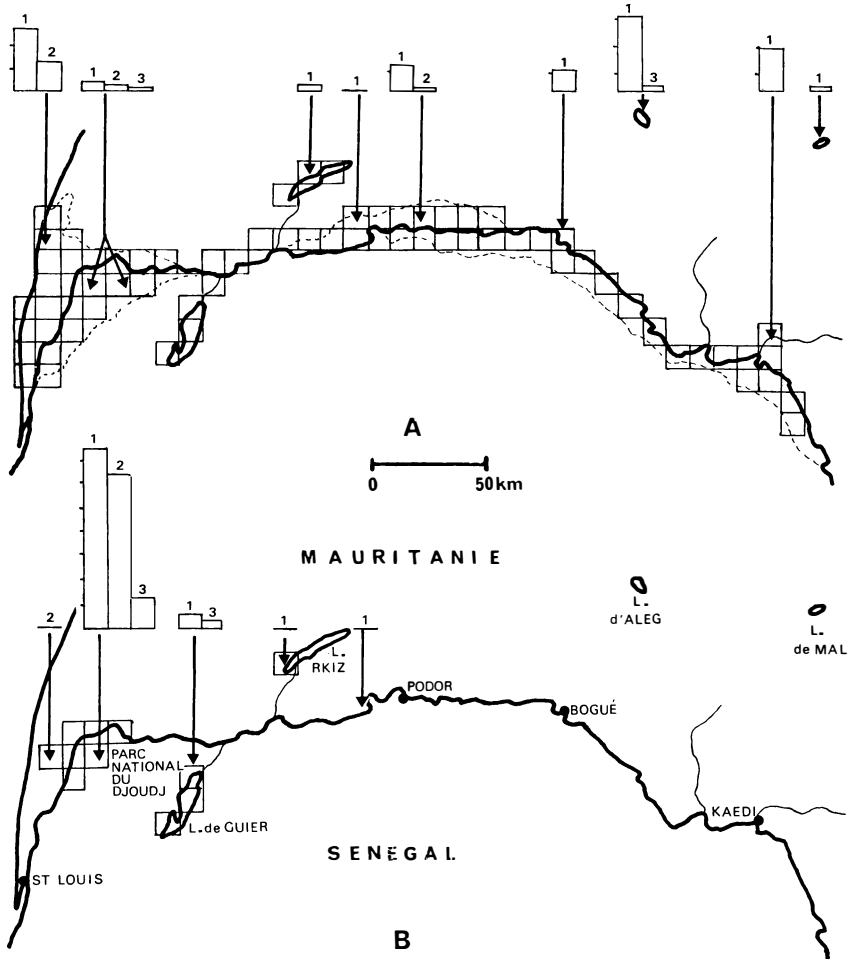


Figure 1. — Moyenne et basse vallée du Sénégal. Evolution de la distribution spatiale des effectifs d'Anatidés hivernant en relation avec l'étendue des surfaces en eau. A : situation en novembre. B : en janvier. Le quadrillage représente la zone d'inondation : 1 carré = 100 km². Les effectifs sont exprimés au niveau supérieur de chaque figure : 1, Sarcelle d'été ; 2, Pilet ; 3, Dendrocygne veuf. L'échelle d'abondance est graduée de 10 000 en 10 000.

L'évolution saisonnière de la distribution des populations hivernantes a été suivie pendant 2 saisons : 1974-1975 (dénombrements mensuels d'octobre à mars) et 1975-1976 (novembre, décembre et janvier). Réalisés essentiellement en avion, ces dénombrements ont couvert sensiblement les mêmes surfaces aux mêmes dates d'une saison à l'autre. Ils sont satisfaisants pour la connaissance globale des effectifs et des lieux de stationnement.

L'étude des caractéristiques étho-écologiques des espèces se fonde sur l'analyse des activités diurnes et des déplacements crépusculaires. Elle a été réalisée essentiellement d'après les observations de la saison 1974-1975 et selon la méthode appliquée à la Sarcelle d'hiver *Anas crecca* pendant son hivernage en Camargue (Tamisier, 1972 a). La définition des modes d'exploitation du bas Sénégal par les Canards résulte de l'analyse et de l'interprétation de l'ensemble de ces données.

I. — EVOLUTION SAISONNIÈRE DE LA DISTRIBUTION DES POPULATIONS

La distribution spatiale des populations hivernantes est connue avant tout grâce aux observations aériennes qui permettent de localiser rapidement sur de vastes surfaces les lieux de stationnement diurne des Canards. La répétition mensuelle de ces observations sur l'ensemble du delta et de la moyenne vallée pendant 2 saisons d'hivernage consécutives a montré, de novembre à janvier, le même schéma saisonnier d'occupation des milieux, malgré des différences constatées dans l'importance des effectifs (fig. 1).

1) *Dendrocygne veuf*. — L'espèce est reproductrice dans l'Ouest africain tropical et y réside durant tout le cycle annuel. Néanmoins, la population étudiée n'est nullement sédentaire. Pendant la saison de reproduction, qui débute avec les pluies (juillet-août), les effectifs sont disséminés sur une aire géographique débordant largement la basse vallée du Sénégal : les données du baguage effectué dans le delta de novembre à mars indiquent en effet une dispersion s'étendant au moins jusqu'à 300 km vers l'Est et 200 km vers le Sud.

Jusqu'en octobre, les oiseaux présents dans le delta et la vallée du fleuve correspondent aux sujets nicheurs (en nombre assez faible apparemment) ainsi qu'aux individus inemployés établis en petits groupes au voisinage des rizières et autour du lac de Guier. A la fin octobre, période des hautes eaux, un regroupement s'opère dans le delta avec l'arrivée progressive des familles et celle des sujets de plus d'un an qui vont muer leurs rémiges. Les stationnements ont lieu dans le Parc du Djoudj, voire pour une part au lac de Guier (1976-1977) et augmentent régulièrement jusqu'à décembre en rassemblant la majorité des oiseaux de la région. Au début de novembre, sur un effectif global

moyen de 2 600 oiseaux, il y en a 40 % au Djoudj, 15 % distribués en petits groupes sur 300 km de la vallée et 45 % répartis en proportion à peu près égale sur les lacs mauritaniens (Rkiz, Aleg, Mâl). Dans la seconde quinzaine de janvier, sur un effectif global moyen de 19 000 oiseaux, 60 % occupent le Djoudj (lieu de stationnement presque exclusif en janvier 1975), 35 % le lac de Guier et 5 % l'amont de la vallée.

L'absence presque complète de l'espèce en janvier sur les autres zones humides s'étendant du nord du Cap-Vert à la Casamance conduit à penser que c'est peut-être l'ensemble de la population sénégalienne qui est alors réunie dans le delta du Sénégal.

Ce rassemblement saisonnier se prolonge ordinairement jusqu'à la mi-février, voire jusqu'au début de mars. Les Dendrocygnes quittent alors graduellement le Djoudj pour former des concentrations plus en amont (lac de Guier) avant la dispersion des couples vers les lieux de reproduction.

2) *Sarcelle d'été*. — Cette espèce paléarctique est intégralement migratrice. Les oiseaux hivernant au Sénégal — ils proviennent de toute l'Europe et de Sibérie occidentale (Roux *et al.*, 1976 c) — rejoignent dès septembre les milieux aquatiques bordant au sud le Sahara occidental. On les rencontre alors en petits groupes épars sur tous les sites disponibles, y compris les mares pluviales. Puis les bandes s'agrègent en formant un petit nombre de concentrations importantes sur les zones d'inondation. Ces concentrations ont un caractère très ponctuel : au début de novembre, alors que les surfaces inondées couvrent jusqu'à 10 000 km², on dénombre 90 % des effectifs totaux sur 3 ou 4 localités de la moyenne vallée, sur le lac d'Aleg et/ou sur la zone septentrionale du delta, en Mauritanie — soit sur guère plus de 50 km². Le parc du Djoudj n'abrite à ce moment qu'une très faible fraction de la population (moins de 5 % en moyenne sur deux saisons).

Un mois plus tard, après assèchement de la moyenne vallée, la cuvette du Djoudj devient le centre de regroupement de l'ensemble de la population et le demeure jusqu'à la migration pré-nuptiale (mars).

3) *Canard pilet*. — Aussitôt arrivés sur le bas Sénégal, les Pilets forment de grands rassemblements mobiles localisés uniquement dans le Djoudj et sur les cuvettes lagunaires du delta mauritanien. Les stationnements observés ailleurs représentent 10 % des effectifs de novembre (17 000) et 1 % en janvier quand la population est au complet (70 000 en moyenne). Il s'agit donc d'une concentration permanente sur le delta de l'ensemble de la population hivernante. En fin de saison 1975, la totalité de cette population était réunie sur deux plans d'eau du Djoudj. Les départs se font entre le 20 février et le 10 mars.

En résumé, ces 3 espèces ont sur leur quartier d'hiver commun le même type de distribution caractérisé par un très petit nombre de larges concentrations, éventuellement mobiles dans l'espace, et qui regroupent 90 à 100 % des effectifs totaux. Cette concentration diurne des effectifs est d'autant plus surprenante qu'elle se manifeste pratiquement dès le début de l'hivernage, alors que les surfaces disponibles sont considérables (moyenne 6 500 km², maximum 10 000 km²).

II. — CARACTÉRISTIQUES DES LIEUX DE REMISES

Les lieux où les Canards se rassemblent le jour — les remises — varient dans leur nature en fonction des conditions hydrologiques qui évoluent tout au long du cycle hivernal. Les caractéristiques de ces remises peuvent donc être définies selon deux périodes correspondant aux phases principales de l'évolution des milieux : d'octobre à mi-novembre, période des hautes eaux et d'exondation ; de décembre à mars, période d'assèchement.

1) *Octobre à mi-novembre.* — Les lieux de remise (permettant la satisfaction des activités de confort, cf. plus loin) diffèrent singulièrement de la majorité des milieux humides alors disponibles constitués par des mares à végétation flottante (nymphéas) et/ou à rives boisées qui sont en revanche utilisés la nuit pour l'alimentation. Les Dendrocygnes, dont les familles sont en voie de regroupement dans le Djoudj, fréquentent les berges et les langues de terre émergentes à proximité immédiate de l'eau, dans des milieux peu dégagés. Les sujets atteints par la mue se tiennent en groupes lâches sur les eaux profondes (1,5 à 3 m) bordées de phragmitaies où ils se retirent en cas d'alerte.

Pilets et Sarcelles d'été utilisent les cuvettes argileuses les moins profondes ou en majeure partie asséchées dont le sol nu s'étend sur plusieurs centaines d'hectares avec une pente extrêmement faible. Les Canards y stationnent en groupes compacts, généralement debout sur pieds ou « assis » sur le fond dans les flaques d'eau résiduelles.

2) *Décembre à mars.* — Les populations des 3 espèces sont tout entières réunies dans le delta. Les lieux de remise considérés sont donc ceux qui prévalent dans le parc et ses abords. Les lieux de remise des Dendrocygnes veufs semblent sélectionnés en fonction des possibilités qu'ils offrent pour le stationnement sur pieds en groupes compacts au bord de l'eau. Il s'agit de milieux peu ou pas dégagés, souvent limités à une bande étroite de terre nue entre le plan d'eau et le couvert végétal de bordure, herbacé ou arbustif, qui peut être très dense. Accessoirement, les Dendrocygnes se tiennent sur les berges nues des cours d'eau et des lacs. Les oiseaux sont alors massés sur pieds sur la ligne de rivage. Lors des années

à faible pluviosité, ils occupent hors du delta, au bord du lac de Guier, des remises tout à fait analogues.

Pilets et Sarcelles d'été exploitent des milieux différents selon les niveaux d'eau :

a) Niveaux d'eau faibles ou normaux. Les remises s'établissent sur les plans d'eau ouverts, peu profonds (maximum 1 m), bordés d'herbiers flottants, et sur les plans d'eau moins étendus, bordés de touffes de tamaris et d'écrans de phragmites. Ces milieux comportent des rives dégagées ou des affleurements nécessaires au repos sur pieds des Pilets et des Sarcelles. L'importance des rassemblements paraît directement liée à l'étendue des zones accessibles aux stationnements sur pieds.

b) Niveaux d'eau élevés. L'absence de rives dégagées et d'affleurements amène les Sarcelles d'été à se remiser sur les plans d'eau à végétation flottante (nymphéas) ou arbustive (tamaris) : elles peuvent s'y reposer sur les feuilles ou se percher sur les souches et les branches. Les bordures étroites des plans d'eau, même sous couvert arbustif, sont également recherchées dans une moindre mesure : elles conviennent aux stationnements sur pieds de petites concentrations.

Les remises de Pilets occupent les plans d'eau ouverts les plus vastes (supérieurs à plusieurs centaines d'hectares), sans végétation flottante, mais pourvus éventuellement sur les rives de végétation herbacée émergente (*Echinochloa sp.*). La dimension du plan d'eau semble constituer la caractéristique la plus importante afin que la totalité ou la majorité de la population puisse s'y tenir.

III. — ACTIVITÉS SUR LES REMISES

1) *Nature et durée des activités diurnes.* — L'analyse des activités diurnes est basée sur des observations effectuées en journées continues dans la majorité des cas, de l'aube au crépuscule, sur les plus grands groupes d'oiseaux possibles (jusqu'à 35 000 Pilets) rassemblés sur les remises. Les valeurs obtenues sont donc des moyennes, indicatrices de la nature des différentes activités manifestées par l'ensemble des individus (alimentation, sommeil, nage et toilette) et de la durée de chacune d'elles pendant les 11 à 12 heures d'éclairement. Ces valeurs, obtenues d'après un total de 140 heures d'observations différemment réparties selon les mois et les espèces, définissent l'activité moyenne de chaque individu pendant la journée (fig. 2).

Un certain nombre de constantes apparaissent chez les 3 espèces : absence quasi totale de recherche de nourriture pendant la journée, durée prédominante du sommeil sur pieds ou dans l'eau (5 à 7 heures par jour), importance de la toilette (jusqu'à

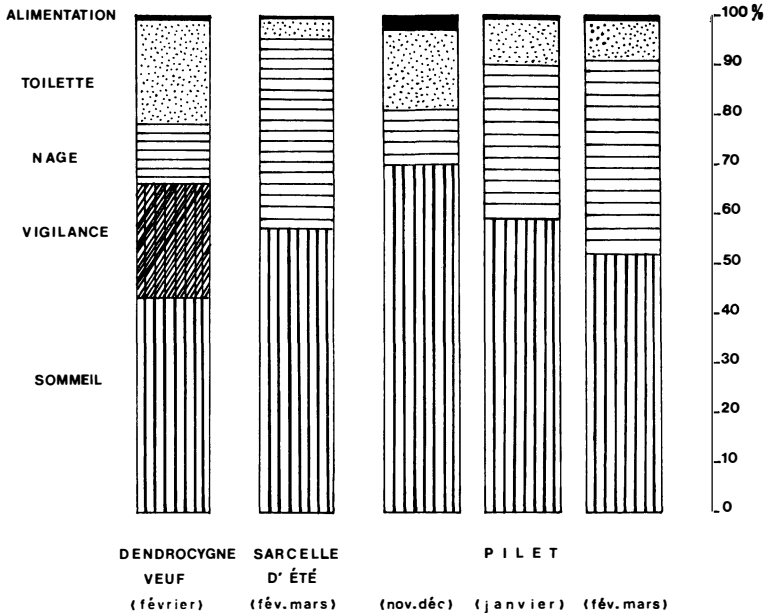


Figure 2. — Durée relative des différentes activités manifestées sur les remises pendant les douze heures d'éclairage diurne. Dans tous les cas, le sommeil est l'activité principale. Les Dendrocygnes se singularisent par une activité qui leur est caractéristique : vigilance sur pieds au sec. L'alimentation est en revanche tout à fait occasionnelle pour les 3 espèces : c'est une activité nocturne.

plus de 2 heures par jour). La nage apparaît en revanche comme une activité qui varie dans sa durée selon les niveaux d'eau : Pilets et Sarcelles d'été passent près de 5 heures à la nage en fin de saison lorsque seules les cuvettes profondes du Djoudj endigué sont en eau. Cette activité se double alors de parades sexuelles, nécessairement manifestées sur l'eau. Les Dendrocygnes se distinguent par un comportement de vigilance sur pieds, à sec, les oiseaux restant ainsi éveillés, le cou plus ou moins dressé pendant de longues périodes. Les espèces paléarctiques ne manifestent ce comportement que pendant les alertes proprement dites.

Le temps passé sur pieds représente un pourcentage du temps total diurne variable selon les espèces (fig. 3). Très élevé chez le Dendrocygne (72 %), il exprime une caractéristique fondamentale de cette espèce inféodée aux bordures des marais et cours d'eau : les Dendrocygnes y passent sur pieds la plus grande partie de la journée, à sec près de la ligne de rivage.

Les stationnements sur pieds des Sarcelles et des Pilets sont également importants, quoique dans une moindre mesure. Lorsque les conditions le permettent, les deux espèces se tiennent sur ou près des rives de leurs remises, mais les Pilets en fin de saison

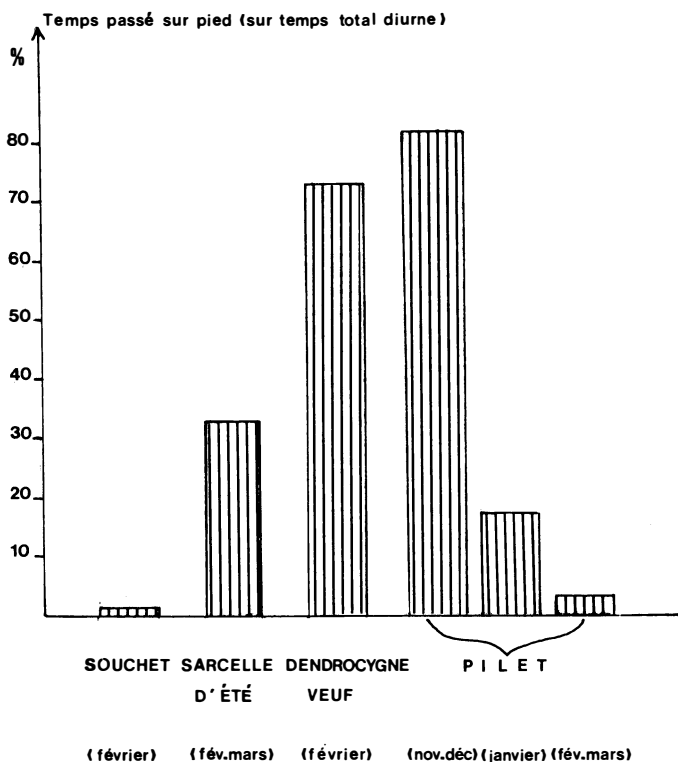


Figure 3. — Durée relative du temps passé sur pieds par rapport au temps total d'éclairement diurne. Les Dendrocygnes passent plus de 70 % de la journée sur pieds, la plupart du temps sur les rives exondées des marais et des cours d'eau. Les Souchets à l'inverse sont presque toujours sur l'eau. La durée des stationnements sur pieds des Pilets est conditionnée par la disponibilité de vastes surfaces exondées où l'ensemble des effectifs présents peut se rassembler (conditions essentiellement remplies en début de saison).

ne peuvent se contenter des faibles surfaces disponibles de plages émergées où les Sarcelles se rassemblent par petits groupes. Ils ne peuvent davantage utiliser les larges feuilles flottantes de nymphéas où les Sarcelles se juchent. Faute de pouvoir se tenir sur pieds, les Pilets restent alors à la nage en pleine eau. Cette nécessité de rester sur l'eau toute la journée apparaît en effet comme une contrainte dans la mesure où les rares plages propices aux stationnements sur pieds près des lieux de concentrations, sont densément utilisés par les Pilets qui s'y succèdent les uns après les autres : le remplacement des individus sur ces plages donne alors lieu à une certaine agressivité jamais observée ailleurs. Signalons à titre indicatif que les Souchets sont au contraire très rarement observés sur pieds.

Pour toutes les espèces concernées, ces stationnements sur pieds s'accompagnent très fréquemment de longues phases d'exposition au soleil (également observées en Camargue, en Iran et en Louisiane, Tamisier, 1972 a, 1976) et dont la signification demeure inconnue. De façon plus occasionnelle et surtout lors des fortes chaleurs de fin de saison, ils peuvent également avoir lieu à l'ombre sous les tamaris pour les Sarcelles d'été et les Dendrocygnes.

Les manifestations vocales sont un type d'activité non quantifié ici mais dont l'importance ne doit pas échapper. Les cris sifflés des Dendrocygnes veufs sont systématiquement émis dès les premières phases d'alerte et pendant toute la durée des déplacements en vol. Ils persistent parfois plusieurs minutes après que les oiseaux se soient reposés. Ils sont également de règle pendant les déplacements crépusculaires entre remise et gagnages. Les Sarcelles d'été sont sensiblement moins bruyantes : les cris, surtout mâles, sont fréquemment entendus sur les remises et toujours lors des dérangements. Les concentrations de Pilets donnent lieu en revanche à des manifestations vocales presque permanentes, audibles de très loin et qui évoquent plutôt une rumeur, un bourdonnement en « vibrato » très caractéristique. On peut raisonnablement penser que pour ces 3 espèces, la fréquence et l'intensité des cris, caractéristiques des concentrations hivernales de la plupart des Canards, et partiellement liées à certaines activités sexuelles, sont des facteurs qui facilitent la cohésion sociale à l'intérieur de ces concentrations. Ils permettent même probablement un certain type « d'échange d'informations » capable de justifier en partie ce gréganisme (cf. *infra*).

2) *Dérangements*. — Au cours de la journée, les Canards sont dérangés par des prédateurs ou pour d'autres raisons (hommes, animaux, etc.). L'analyse de ces dérangements, évalués en durée et en nombre total par jour, permet de mesurer à la fois la sensibilité relative des différentes espèces de Canards et la nature des prédateurs (fig. 4). Les Dendrocygnes apparaissent comme les plus fréquemment dérangés, les Souchets l'étant le moins. Ceci doit être corrélé avec le fait que les Dendrocygnes sont très souvent sur pieds à sec, et les Souchets presque toujours sur l'eau, Pilets et Sarcelles d'été étant dans une position intermédiaire : la vulnérabilité des Canards est d'autant plus grande que ceux-ci sont plus éloignés de la pleine eau. De surcroît, les Dendrocygnes restent longtemps sur l'aile après avoir été dérangés, de sorte que la durée totale des dérangements par jour est relativement élevée (27 minutes en moyenne). Parmi les prédateurs, le Busard des roseaux *Circus aeruginosus* (essentiellement des femelles) est le plus fréquent (environ 75 % des cas), mais chacun de ses passages ne dérange que 15 à 20 % des oiseaux. A l'inverse, l'Aigle pêcheur *Haliaeetus vocifer*, espèce résidente, ne provoque que de rares

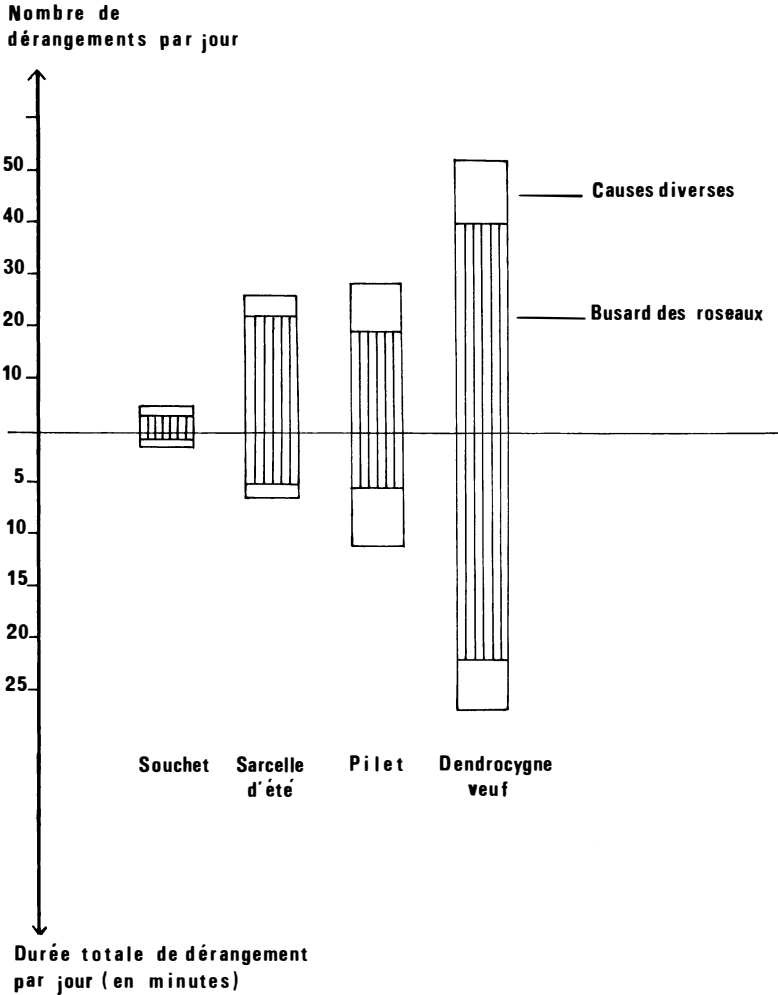


Figure 4. — Nombre et durée des dérangements par jour et par espèce. Les dérangements sont généralement occasionnés par le passage des prédateurs à la recherche de proies. Les Dendrocygnes, particulièrement vulnérables (ils passent la majorité de la journée sur pieds) subissent la plus forte pression de dérangement. Les Souchets inversement sont toujours sur l'eau et fort peu dérangés.

déplacements mais à chaque fois, il met sur l'aile près de 60 % des oiseaux.

Cet ensemble de dérangements provoqué essentiellement par des prédateurs ne s'accompagne que de très peu d'attaques réelles (poursuite d'un Canard) : 8 en tout, dont 6 par les Aigles pêcheurs et 2 par les Busards. Seulement 3 Canards attaqués ont été identifiés : 3 Pilets dont un seul a été effectivement tué (par un Busard).

IV. — DÉPLACEMENTS CRÉPUSCULAIRES. TERRAINS D'ALIMENTATION.

1) *Déplacements crépusculaires.* — Les Canards quittent les remises le soir pour s'alimenter la nuit sur les gagnages plus ou moins éloignés, et retournent à l'aube sur les remises. Les directions suivies et les distances parcourues à partir des concentrations du Djoudj varient avec les espèces : éparpillement en tous sens des Dendrocygnes autour des remises dans un rayon de 2 à 5 km, avec cependant un gagnage plus important dans la zone N.-E. du parc ; vols nettement orientés des Sarcelles d'été vers les secteurs N. et E., et partiellement vers le Sud sur des distances variables de 5 à 15 km ; vols des Pilets dans les mêmes directions, mais sur une distance deux fois plus grande.

Les départs vers les gagnages ont lieu en majorité après le coucher du soleil (fig. 5). Dendrocygnes, Sarcelles et Pilets se succèdent généralement dans cet ordre, avec cependant un certain chevauchement des horaires. Le plus gros du passage (80 % des effectifs) dure 10 à 30 minutes seulement, les vols des Dendrocygnes étant généralement les plus diffus. Ces vols sont en moyenne plus précoces de 10 à 20 minutes (par rapport au coucher du soleil) en début qu'en fin de saison.

Le retour à l'aube est beaucoup plus étalé dans le temps, surtout en octobre et novembre. En fin de saison, les premiers vols commencent alors qu'il fait encore nuit noire.

Ces horaires, associés à la durée moyenne des vols (10 à 20 minutes) permettent d'évaluer le temps maximum passé par les Canards sur les gagnages pendant la nuit. Pour les 3 espèces, ce temps varie entre 11 heures et 12 h 30, étant plus élevé pendant les deux premiers mois de l'hivernage. L'alimentation étant nulle pendant la journée, cela représente donc la durée maximale de recherche de nourriture par 24 heures, la durée effective pouvant être plus faible si les Canards ont des activités non alimentaires sur les gagnages. A titre de comparaison, la durée quotidienne d'alimentation effective des Sarcelles d'hiver en Camargue varie de 8 à 12 heures, les valeurs minimales étant obtenues en octobre, novembre et décembre (Tamisier 1972 b).

2) *Terrains d'alimentation.* — Pendant tout l'hivernage et pour les 3 espèces, les terrains d'alimentation, toujours distincts des remises, sont bien caractérisés. En période de hautes eaux (octobre-novembre), ils sont essentiellement constitués par les steppes à graminées, régénérées par les pluies et inondées temporairement (une à trois semaines) sous quelques centimètres d'eau. Ce type de milieu, très favorable aux Sarcelles et aux Pilets, était bien représenté autrefois mais tend à disparaître par suite des aménagements hydro-agricoles.

Après le passage de la crue et pendant l'assèchement du delta (mars), les niveaux d'eau baissent progressivement. L'importance

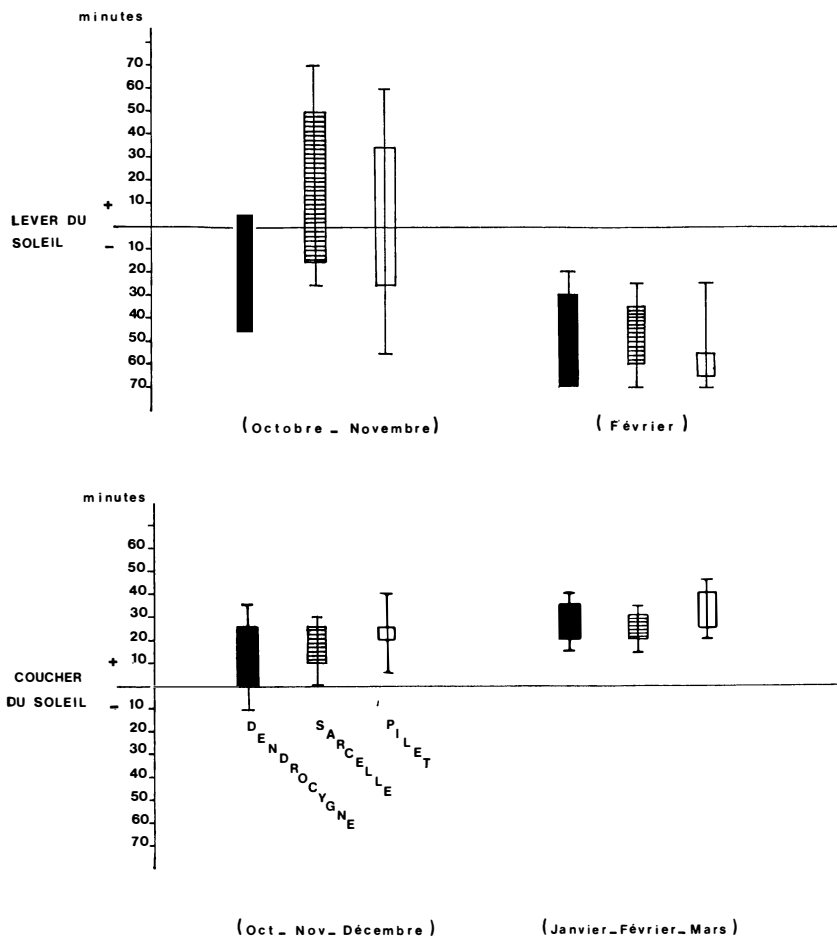


Figure 5. — Horaire des déplacements crépusculaires (matin et soir) par rapport à l'heure du lever et du coucher du soleil. Les Canards quittent les remises le soir vers les terrains d'alimentation où ils passent la nuit et retournent à l'aube. Ces vols sont massifs : le passage de 80 % des effectifs (encadré) se fait en quelques minutes seulement. L'ordre de passage le soir est généralement : Dendrocygnes - Sarcelles d'été - Pilets, et l'inverse le matin.

des écarts topographiques et bathymétriques rencontrés entre les différentes mares ou cuvettes fait qu'à tout moment certains plans d'eau sont en voie d'assèchement alors que d'autres sont encore bien remplis. On assiste ainsi, parallèlement à la baisse générale des niveaux d'eau, à un remplacement successif des milieux les plus favorables aux Canards. Ces milieux sont soit des marais profonds (50 à 80 cm) à végétation flottante (nymphéas) utilisés pour leur forte production en graines, soit les marais à végétation

émergente (Cypéracées, Graminées) qui sont exploités par les Canards là où leur profondeur n'excède pas 20 à 25 cm. (Rappelons toutefois que les Dendrocygnes ont une grande aptitude à plonger pour se nourrir, mais que l'importance relative de ce comportement dans leur recherche de nourriture nocturne est inconnue.) Les aménagements hydrauliques effectués dans le bassin du Djoudj et pour une moindre part dans les zones de chasse, prolongent artificiellement la période d'inondation de ces milieux. Néanmoins, tout au long de l'hivernage, la réduction progressive des terrains d'alimentation entraîne une exploitation croissante des derniers gagnages disponibles qui, en fin de saison, se trouvent beaucoup plus éparpillés.

Les rizières ne sont exploitées par les Canards paléarctiques que de façon occasionnelle : ceux-ci se concentrent en effet dans le delta quand le riz est déjà haut, et les rizières sont drainées (donc pratiquement inutilisables par les Canards) un mois avant la moisson (décembre). Seules les espèces éthiopiennes fréquentent ces milieux et en priorité les surfaces mal cultivées (Treca, 1975). Les semis de contre-saison (janvier-février), très limités présentement, constituent en revanche des lieux d'alimentation particulièrement favorables pour tous les oiseaux d'eau.

V. — DISCUSSION : MODES D'EXPLOITATION DU DELTA PAR LES CANARDS.

1) *Modalités de l'occupation de l'espace.* — Les 3 espèces se distinguent nettement par leur type de distribution. Dès le début de l'hivernage, les Sarcelles d'été s'établissent en grandes concentrations mobiles sur la vallée, exploitant seules les zones d'inondation créées par la crue. Elles se déplacent ensuite vers l'aval avec le retrait des eaux et se fixent sur le bassin du Djoudj à partir de la fin novembre, passant ainsi d'un type de distribution relativement dispersé (en plusieurs concentrations) à un type fortement regroupé sur une seule localité.

Les Pilets ne s'installent pas en dehors de la basse vallée. Leur regroupement, qui concerne la totalité de la population hivernant en Sénégal, se fait sur une seule localité, variable en fonction des niveaux d'eau. Les changements d'emplacement sont soudains et les facteurs de déclenchement n'ont pu être mis en évidence. Les Dendrocygnes, dont toute la population sénégalienne est rassemblée dans le delta aussitôt après la période de reproduction, restent au contraire attachés à une même zone nettement circonscrite qu'ils exploitent jusqu'au moment de leur dispersion progressive vers l'amont. Cette dispersion précède le départ des espèces paléarctiques.

2) *Organisation sociale. Schéma comportemental.* — En face des différences observées ci-dessus pour les 3 espèces, une constante remarquable apparaît : les Canards sont grégaires pen-

dant toute la durée de l'hivernage. Leur distribution n'est jamais uniforme sur l'ensemble des milieux qui leur sont disponibles et la réalité de ce gréganisme est d'autant plus flagrante que les surfaces inondées sont plus vastes (début de saison). L'observateur semble n'avoir jamais affaire à des individus, mais à des groupes d'individus dont la taille varie de plusieurs milliers à plusieurs dizaines de milliers. Cela ne signifie pas que les exigences individuelles disparaissent au profit d'exigences « communautaires », mais que l'individu satisfait probablement au mieux ses exigences à travers ce type d'organisation sociale. Corrélativement, d'autres constantes apparaissent : les activités manifestées par les 3 espèces sur ces lieux de concentration sont rarement alimentaires et l'essentiel de l'alimentation est assuré la nuit sur d'autres emplacements disséminés à des distances variables autour des remises. Ceci définit un schéma comportemental caractérisé par une alternance d'activités diurnes (activités de confort par des Canards grégaires) et nocturnes (activités alimentaires par des Canards éparpillés).

Ce schéma rappelle sans équivoque celui observé sur d'autres quartiers d'hiver et pour d'autres espèces d'Anatidés en zone paléarctique (Sarcelles d'hiver en Camargue, Tamisier, 1972 b), et en zone néarctique (Sarcelles à ailes vertes *Anas crecca carolinensis* et Pilets en Louisiane, Tamisier, 1976). Une telle similitude conforte l'idée que ces constantes comportementales pourraient faire partie des exigences fondamentales des espèces en période hivernale, correspondant à une adaptation aux contraintes du milieu. L'interprétation donnée pour les Sarcelles d'hiver en Camargue pourrait aussi être valable ici : le gréganisme diurne serait une bonne réponse adaptative aux pressions de prédation exercées par les grands rapaces, et permettrait d'autre part un certain « échange d'information » entre tous les individus facilitant le repérage des terrains d'alimentation et favorisant leur exploitation maximale. Par son caractère diurne, il permettrait en outre l'accomplissement au soleil des activités de confort. Selon cette interprétation, l'alimentation nocturne n'apparaît plus que comme la conséquence directe de ces exigences diurnes. En tout état de cause, l'argument classiquement avancé (Phillips, 1922 ; Thornburg, 1973, etc.) selon lequel la pression de chasse est responsable du gréganisme diurne et de l'alimentation nocturne, ne saurait être retenu ici étant donné la faiblesse de la pression de chasse au Sénégal et en Mauritanie.

Il faut cependant noter une singularité : la similitude de comportement analysée chez plusieurs espèces holarctiques se retrouve ici avec les Dendrocygnes, espèce éthiopienne, sur une localité (quartier d'hiver) qui constitue le seul lieu de rencontre de cette espèce avec les Canards paléarctiques. On assiste ainsi, pour des aspects étho-écologiques, à un phénomène de « convergence » entre plusieurs espèces appartenant à des types fauniques

distincts (cf. *infra*). A l'intérieur du même schéma comportemental, les Dendrocygnes se distinguent néanmoins par la persistance de leur structure familiale au sein des grandes concentrations diurnes et lors des déplacements nocturnes.

3) *Modalités de la compétition interspécifique.* — La coexistence de 3 espèces de Canards représentées par des effectifs importants, exploitant le même quartier d'hiver pose la question de la compétition interspécifique. Cette compétition semble évitée en grande partie par deux types de facteurs, temporels et comportementaux.

Les cycles de présence des 3 espèces ne sont pas identiques (fig. 6). Celui de la Sarcelle d'été se superpose intégralement à la phase d'inondation et s'étale sur près de 6 mois. Cette espèce est ainsi en mesure de tirer parti, en amont du delta, de ressources qu'elle est pratiquement seule à exploiter pendant presque deux mois et qui deviennent ensuite indisponibles par assèchement.

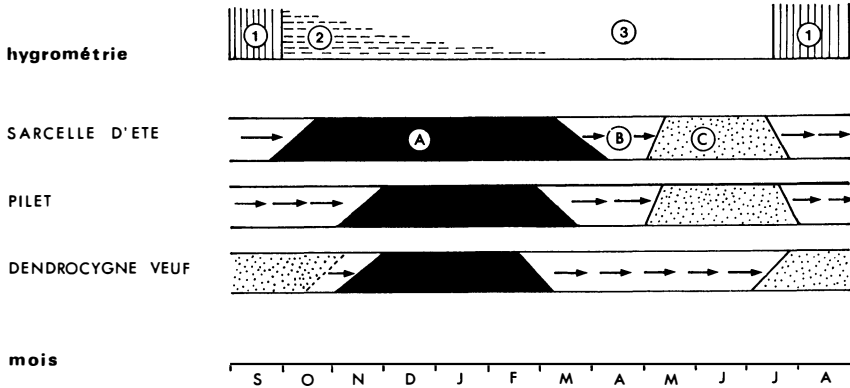


Figure 6. — Schéma du cycle annuel des 3 espèces de Canards et conditions hygrométriques moyennes dans la basse vallée du Sénégal. A : période d'hivernage ; B : migration ; C : période de reproduction. 1 : saison des pluies ; 2 : hautes eaux ; 3 : saison sèche. Le cycle de présence des Sarcelles d'été, le plus long, recouvre toute la période de submersion (d'après Roux *et al.* 1976 a).

Pendant la période (3 à 4 mois) de présence simultanée des 3 espèces, l'isolement écologique semble assuré par des différences comportementales et écologiques nettement marquées. Sur les remises, les différences d'habitat diurne entre les 3 espèces sont évidentes (fig. 7) : les Pilets occupent généralement à eux seuls les plans d'eau les plus ouverts et les plus vastes. Les Sarcelles d'été se concentrent soit sur les bordures des remises utilisées par les Pilets, soit sur les plans d'eau couverts de Nymphéas (stationnements sur les feuilles flottantes), soit dans une moindre mesure sur les rives des marais à fort couvert végétal (Cypéracées, Gra-

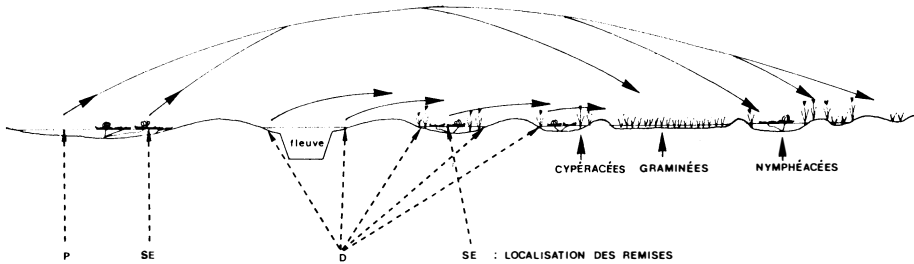


Figure 7. — Distribution spatiale des 3 espèces dans la basse vallée du Sénégal. Pendant la journée, les Pilets (P) exploitent exclusivement et à eux seuls les milieux les plus ouverts et les plus vastes, les Sarcelles d'été (SE) utilisent surtout les zones à Nymphéas (stationnements sur pieds sur les feuilles flottantes) et les Dendrocygnes (D) se rassemblent sur les bordures de mares et du fleuve. Le soir, les types de milieux utilisés pour l'alimentation ne sont peut-être pas très différents pour les 3 espèces, mais les Dendrocygnes, les Sarcelles d'été et les Pilets exploitent dans cet ordre des terrains d'alimentation de plus en plus éloignés. Ces modalités de la distribution spatiale des 3 espèces, autant le jour que la nuit, évitent une compétition interspécifique directe en dépit d'une exploitation commune et à peu près simultanée du même quartier d'hiver.

minées, Tamaris) lorsque ces rives permettent de fortes concentrations. Les Dendrocygnes se rassemblent préférentiellement sur les rives exondées des marais (chevauchement partiel avec les Sarcelles d'été) et le long du fleuve. Sur les terrains d'alimentation, l'isolement des trois espèces est en partie déterminé par les différences de rayons d'action des Canards, Dendrocygnes, Sarcelles d'été et Pilets exploitant, dans cet ordre, des gagnages de plus en plus éloignés. L'isolement de ces trois espèces est très vraisemblablement renforcé par des différences dans leur régime alimentaire. Mais on peut voir que chez ces Canards, les exigences comportementales sont suffisamment distinctes d'une espèce à l'autre pour que leur distribution dans l'espace soit nettement caractérisée, autant le jour que la nuit, permettant l'exploitation collective du même quartier d'hiver sans compétition interspécifique directe.

4) *Impact des espèces sur le milieu.* — L'impact des 3 espèces est déterminé en premier lieu par la durée de leur présence et l'importance de leurs effectifs. Le calcul du nombre de jours/Canards intègre ces deux paramètres (Fig. 8) et montre le rôle prééminent joué par les Sarcelles d'été par rapport aux Pilets et surtout aux Dendrocygnes. Mais l'impact est également fonction des besoins énergétiques de ces 3 espèces. Ces besoins varient avec les poids des Canards, évalués respectivement à 450, 900 et 600 g environ. Cependant, pour un poids et une espèce donnés, ils varient également avec d'autres paramètres tels que les conditions climatiques ou les conditions physiologiques des Oiseaux. Enfin les

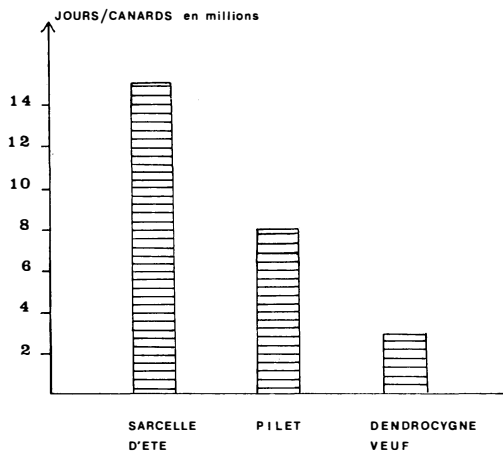


Figure 8. — Evaluation de l'impact des 3 espèces de Canards sur la basse vallée du Sénégal (en nombre de jours/Canards). Sarcelles d'été et Pilets jouent le rôle le plus important. L'intégration d'autres paramètres tels que poids moyens et besoins nutritionnels atténuerait les écarts entre ces 2 espèces, mais confirmerait le fait que les espèces paléarctiques ont un impact beaucoup plus grand sur les niveaux trophiques considérés que l'espèce éthiopienne.

poids varient eux-mêmes considérablement selon les mois. De sorte que l'évaluation précise des besoins énergétiques de ces populations ne saurait être définie par une fonction directe de ces poids moyens. Néanmoins, ces données suffisent à montrer que l'impact exercé sur le milieu par les Sarcelles d'été, probablement un peu supérieur à celui des Pilets, est sans commune mesure avec celui, extrêmement faible, des Dendrocygnes. La charge totale exercée par les Canards sur la basse vallée du Sénégal est donc essentiellement due aux espèces paléarctiques, au moins pour les niveaux trophiques concernés.

5) *Rôle du delta pour les 3 espèces.* — Exploité en commun par les 3 espèces, le delta du Sénégal a une signification différente pour chacune d'elles. Hivernant exclusivement en zone tropicale, la population ouest-paléarctique de Sarcelles d'été empruntant la bordure occidentale de l'Afrique en cours de migration, n'y rencontre aucun autre ensemble de milieux répondant à ses exigences hivernales (les étangs et lagunes échelonnés le long de la côte atlantique marocaine ne servent que d'étapes migratoires, les rivages sahariens, au niveau du Banc d'Arguin, Mauritanie, n'ont pas même ce rôle). En ce sens, la basse vallée du Sénégal représente pour cette espèce une zone indispensable à sa survie. Ceci n'empêche pas l'existence probable d'échanges avec le delta intérieur du Niger, autre quartier d'hiver situé à 1 300 km à l'Est et dans la même zone bio-climatique.

Pour le Pilet, la basse vallée du Sénégal, comme les autres zones humides tropicales, ne représente qu'une partie des milieux qu'il exploite à l'intérieur de son aire de distribution hivernale qui s'étend également sur l'Europe et l'Afrique du Nord. Elle lui est donc moins nécessaire en tant que quartier d'hiver, mais concourt certainement au maintien du niveau très élevé de ses effectifs et « entretient » chez cette espèce une aptitude exceptionnelle à effectuer de vastes déplacements en réponse au caractère bref et labile des disponibilités du milieu (Roux *et al.*, 1976 a).

Enfin, les Dendrocygnes trouvent dans la basse vallée du Sénégal le seul quartier d'hiver connu et régulièrement exploité par l'ensemble de la population sénégalaise. Ces oiseaux y effectuent de surcroît leur mue annuelle en début d'hivernage. Cela suffit à démontrer le caractère indispensable de cette région pour la survie de la population, même si d'autres zones, actuellement indéterminées mais probablement situées plus au Sud, peuvent jouer le même rôle certaines années.

VI. — CONCLUSION

La basse vallée du Sénégal constitue un quartier d'hiver de première importance comparativement à ceux exploités par les Canards ouest-paléarctiques (Camargue, Marismas du Guadalquivir, golfe du Morbihan). Il a avec ces autres quartiers d'hiver quelques points communs, des points divergents et des aspects qui lui sont propres.

A) POINTS COMMUNS

Tout d'abord, dans sa fonction, ce quartier d'hiver est indispensable à l'accomplissement du cycle hivernal d'une fraction importante des populations concernées. Il représente un élément vital pour ces populations.

Ensuite, dans le détail, il révèle d'intéressantes analogies : les Canards qui l'exploitent adoptent un schéma comportemental déjà observé ailleurs (Camargue, Louisiane) laissant supposer que ce schéma est une constante chez les Anatidés hivernants, au moins pour les espèces envisagées. Cette analogie d'un schéma comportemental considéré comme une réponse adaptative aux contraintes du milieu, implique à son tour que ces contraintes sont de même nature dans les différents quartiers d'hiver mentionnés, bien que l'un soit situé en zone tropicale et les autres en zones tempérées. Cela se traduit par le phénomène de convergence (pour des aspects étho-écologiques) noté entre l'espèce éthiopienne (Dendrocygne veuf) et les espèces paléarctiques sur leur seul lieu de rencontre que constitue la basse vallée du Sénégal.

Une autre analogie est importante à signaler. Sans vouloir sous-estimer l'importance des besoins nutritionnels, il paraît néces-

saire de mettre en valeur un phénomène constant : l'importance des exigences spatiales des Anatidés sur leurs quartiers d'hiver, ces exigences définissant à la fois leur type de distribution et, dans une moindre mesure, leurs rythmes d'activité. En d'autres termes pour ces espèces et pendant cette période du cycle annuel, la satisfaction des exigences spatiales, définies par des aspects comportementaux et écologiques, semble au moins aussi importante que celle des besoins alimentaires. En effet la disponibilité alimentaire est elle-même définie par les conditions physiques des milieux (date, durée et importance des submersions) qui favorisent en premier lieu l'accomplissement des exigences spatiales. Assurément, ceci reste à prouver de façon rigoureuse mais peut raisonnablement servir d'hypothèse de travail.

B) POINTS DIVERGENTS

La comparaison des différents quartiers d'hiver met en lumière un certain nombre de divergences dans leurs caractéristiques.

1) *Mobilité de la zone d'accueil.* La zone d'hivernage définie par la basse vallée du Sénégal s'étend sur 400 km. Elle est constituée par un certain nombre de lacs isolés en pleine zone aride (mauritanienne), par les parties inondables de la vallée en amont du delta et par le delta lui-même. Ces différents secteurs sont soumis approximativement aux mêmes conditions hygrométriques mais à des périodes différentes, de sorte que leur disponibilité maximale a lieu à des périodes qui se succèdent de septembre à mars. Tout se passe comme si la zone d'accueil pour les Anatidés se déplaçait dans le temps et dans l'espace : la charge totale exercée par les populations de Canards se trouve ainsi fractionnée elle-même dans le temps et dans l'espace entre les différents secteurs. La situation est rigoureusement la même dans le delta intérieur du Niger où la zone exploitable par les Canards se déplace pendant toute la saison, selon la dynamique des phénomènes de submersion dans l'axe de la vallée. Dans les quartiers d'hiver situés en zone tempérée, on assiste bien à un accroissement centrifuge des zones disponibles par élévation graduelle des niveaux d'eau au fur et à mesure de l'avancement de la saison hivernale, mais il n'y a pas transfert d'une région à une autre. La charge totale des populations d'Anatidés s'exerce pendant les sept mois de l'hivernage sur la même zone.

2) *Période d'action des facteurs limitants.* L'intensité d'exploitation d'un quartier d'hiver peut se mesurer sommairement en rapportant l'importance des effectifs de Canards hivernants (moyenne mensuelle) à la superficie de la zone exploitée pendant chaque mois. Ces évaluations comparatives ont été faites seulement pour la Camargue et la basse vallée du Sénégal (Tableau I, Fig. 9) car sur les autres quartiers d'hiver, les données disponibles sont insuffisantes. Les schémas d'utilisation des deux zones sont

inversés. Au Sénégal, la charge exercée par les populations de Canards s'accroît graduellement du début à la fin de l'hivernage par suite de l'accroissement des effectifs, mais surtout à cause de la réduction très rapide des surfaces en eau. Les Canards doivent s'adapter à cette régression jusqu'à une certaine limite qui coïncide généralement avec la fin de leur cycle hivernal. Leur départ se fait alors de façon brutale, comme forcé par l'assèchement, et les conduit à rencontrer quelques jours plus tard dans le Sud de l'Europe, des conditions climatiques très sévères (glace, neige...) par rapport à celles qu'ils viennent de quitter (25 à 45°C à l'ombre). Ceci laisse penser que les facteurs limitants, définis par les niveaux d'eau, agissent pour les Canards pendant cette période de fin d'hiver : la saturation de l'espace semble alors beaucoup plus déterminante que l'épuisement des ressources alimentaires disponibles. Le départ anticipé des Anatidés lors de conditions hygrométriques défavorables (décembre 1972, décembre 1976) illustre ce phénomène, d'ailleurs identique dans le delta intérieur du Niger. Ces données confirment parfaitement celles de Moreau (1972) qui estime que les contraintes subies par les oiseaux en zone tropicale sont croissantes du début à la fin du cycle hivernal.

Inversement en Camargue, la charge exercée par les populations de Canards est maximale pendant les 3 à 4 premiers mois (effectifs modérés, surfaces en eau très réduites) et diminue ensuite en raison de l'extension très forte des zones d'inondation. On retrouve donc ici le schéma proposé pour les Sarcelles d'hiver (Tamisier, 1972 b) et qui suggère que les facteurs limitants, directement liés aux niveaux d'eau, agissent par saturation de l'espace en début de saison hivernale. La situation est probablement identique, sinon plus accentuée encore, aux Marismas du Guadalquivir où les dates de mise en eau des marais sont beaucoup plus tardives qu'en Camargue. Cependant, il demeure certain que des analyses de détail, portant notamment sur les espèces les plus spécialisées, devront vérifier ces hypothèses.

3) *Capacité d'accueil*. Le concept de capacité d'accueil fait appel à des notions de ressources des milieux (en termes d'énergie, d'espaces disponibles, etc.) par rapport aux exigences (alimentaires, spatiales, etc.) des espèces qui les exploitent. Dans une certaine mesure, l'intensité d'exploitation du milieu étudié correspond à une bonne estimation de sa capacité pendant ou peu avant la période d'action des facteurs limitants, et à une estimation par défaut de cette capacité en dehors de cette période. Il apparaît ainsi (Fig. 9 et Tab. I) que la basse vallée du Sénégal a, vis-à-vis des Anatidés hivernants, une capacité d'accueil sensiblement plus forte que la Camargue, et que ses « ressources », en termes d'espace autant que d'alimentation, sont largement sous-exploitées en début de saison. Inversement en Camargue, la sous-exploitation serait plutôt carac-

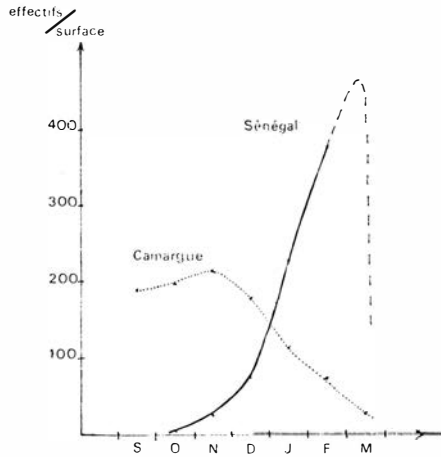


Figure 9 (Cf. aussi Tab. I). — Evaluation comparée de l'impact des populations d'Anatidés au Sénégal et en Camargue, d'après le rapport effectifs présents/surface disponible obtenu pour les différents mois de l'hivernage. Cette comparaison suggère (cf. texte) que les facteurs limitants, définis par les niveaux d'eau, agissent par saturation de l'espace préférentiellement en fin de saison au Sénégal, et en début de saison en Camargue. Pendant la période d'exploitation maximale, la capacité d'accueil de la basse vallée du Sénégal pour les Canards hivernants semble beaucoup plus grande que celle de la Camargue.

TABLEAU I

Effectifs et impacts comparés des populations d'Anatidés en Camargue et sur le bas-Sénégal (Cf. figure 9).

		Sep.	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fev.	Mars
CAMARGUE	Effectifs (en milliers) 1964-1977	57	89	130	135	103	77	29
	Surface Disponible (en km ²)	300	450	600	750	900	1000	1000
	Effectifs / Surface	190	198	216	180	114	77	29
SENEGAL	Effectifs (en milliers) 1972-1977		46	170	230	230	190	
	Surface disponible (en km ²)		6500	6500	3000	1000	500	
	Effectifs / Surface		7	26	77	230	380	

téristique des derniers mois de l'hivernage. Analysons ces deux points.

a) La plus forte capacité d'accueil de la basse vallée du Sénégal peut être attribuée à deux facteurs, et elle est atténuée par deux autres facteurs.

— Les milieux aquatiques tropicaux, bénéficiant de conditions bio-climatiques plus favorables, ont très vraisemblablement une productivité plus forte que ceux situés en zone tempérée et offrent donc des ressources alimentaires plus grandes.

— Les Canards qui exploitent la basse vallée du Sénégal sont pour la plupart des espèces paléarctiques dont les dépenses énergétiques sont moindres qu'en zone tempérée à cause des différences de température. En effet, la moyenne des températures d'octobre à mars est de 9° en Camargue (Heurteaux, 1976) contre 25° environ au Sénégal (Moreau, 1972). Or on sait que chez les Sarcelles à ailes bleues *Anas discors* (espèce vicariante des Sarcelles d'été) élevées en captivité, cet écart de température se traduit par une diminution de leurs besoins énergétiques de 40 % (métabolisme de subsistance) (Owen, 1970). De même avec un écart de température de 0 à 30°, Kendeigh (1969) obtient expérimentalement une réduction des besoins de l'ordre de 50 % pour un oiseau de 500 g (poids d'une Sarcelle) et de 40 % pour un oiseau de 900 g (Pilet). Quoique obtenus dans des conditions « artificielles », ces résultats démontrent la réalité d'une très sensible réduction de la consommation, donc de l'impact des oiseaux hivernant en zone tropicale par rapport à celui qu'ils auraient en zone tempérée (Moreau, 1972). La charge des Pilets et des Sarcelles d'été sur la basse vallée du Sénégal sera ainsi 40 à 50 % plus faible, ce qui revient presque à doubler la capacité d'accueil de cette région par rapport à celle des autres quartiers d'hiver.

Deux aspects réduisent les écarts observés dans la capacité d'accueil des deux régions (Sénégal et Camargue). Tout d'abord les pressions de dérangement, pratiquement nulles au Sénégal, sont considérables en Camargue du fait de la chasse et constituent un nouveau paramètre très limitatif de la capacité d'accueil de cette dernière région. Par ailleurs, les effectifs de Canards qui y sont relevés ne tiennent pas compte des individus qui transitent par la Camargue en cours de migration. Ces oiseaux exercent un impact important, quoique non calculé, qui est fonction de leur nombre et de la durée de leur séjour, de sorte que la charge réelle exercée par les Canards en Camargue est plus forte que celle mentionnée sur la Fig. 9.

b) La sous-exploitation des ressources au Sénégal et en Camargue pendant une partie du cycle hivernal n'a pas la même signification dans les deux régions. Au Sénégal, elle concerne les Sarcelles d'été et les Pilets d'octobre à décembre pour des milieux

qui seront asséchés, donc inexploités, ensuite : on peut alors s'étonner que les Pilets, précisément bien adaptés à l'exploitation immédiate de ressources temporairement disponibles, ne viennent pas deux mois plus tôt pour tirer profit de cet excédent de ressources. En Camargue, l'apparente sous-exploitation des milieux en fin d'hiver pourrait refléter en réalité l'épuisement des ressources alimentaires. On sait que ce n'est pas le cas pour les Sarcelles d'hiver (Tamisier, 1971 a, 1972 b) et probablement pas pour les autres espèces granivores. Il pourrait en être différemment pour les espèces à régime végétarien (parties végétatives des plantes), mais rien ne permet de l'affirmer.

En conclusion, il semble raisonnable de dire que la capacité d'accueil de la basse vallée du Sénégal pour les Anatidés hivernants est plus élevée que celle de la Camargue et que la sous-exploitation de ses ressources en début de saison est réelle en dépit de la présence des espèces paléarctiques.

C) ASPECTS PARTICULIERS A LA BASSE VALLÉE DU SÉNÉGAL

La basse vallée du Sénégal est exploitée simultanément par deux espèces paléarctiques qui sont largement majoritaires, et une espèce éthiopienne. La rencontre de représentants de ces deux faunes sur le même terrain d'exploitation pendant plusieurs mois appelle deux types de remarques.

1. — L'hivernage d'espèces paléarctiques représentées par de grands effectifs en zone tropicale implique un excédent de ressources non utilisées par les espèces locales, ou signifie que le partage de ces ressources se fait, par le jeu de la compétition, au bénéfice des migrateurs. Nous avons vu précédemment que l'existence d'une telle compétition entre les espèces des deux faunes n'apparaît pas. En revanche, l'excédent de ressources pourrait être dû à la faiblesse relative des effectifs de *Dendrocygnes*, eux-mêmes déterminés par la rigueur et l'irrégularité des conditions qui prévalent pendant la période de reproduction. On sait en effet que cette espèce, inféodée à la zone tropicale, présente des variations d'effectifs directement liées aux fluctuations hygrométriques annuelles : ainsi la sécheresse qui a affecté toute la zone sahélienne de 1968 à 1973 a réduit à très peu les populations sénégalienne (Roux *et al.*, 1976 c) et malienne (Roux, 1976). Et ces oiseaux ont mis trois ans pour retrouver le niveau initial de leur population, en dépit d'adaptations particulières à ces contraintes, notamment l'existence probable d'une classe d'immaturs susceptible de fuir devant les conditions de sécheresse trop sévères pendant la période de reproduction et d'assurer par la suite le renouvellement de la population. Il en est d'ailleurs de même pour les autres Anatidés éthiopiens dont les effectifs semblent relativement bas eu égard aux potentialités trophiques des quartiers d'hiver. Pour eux comme pour les *Dendrocygnes* veufs, les conditions esti-

vales semblent recéler les facteurs limitants de leurs populations, amenant une sous-exploitation des quartiers d'hiver par ces espèces. L'hivernage des espèces paléarctiques dans ces zones tropicales pourrait alors être considéré comme une adaptation à cette situation. L'hypothèse avait déjà été ébauchée pour les avifaunes sédentaire et migratrice des zones humides (Dorst, 1962) et formulée plus précisément pour celles de la savanne sèche (Bourlière, 1961 ; Morel et Bourlière, 1962). Il semble possible dorénavant de l'assortir de données nouvelles : l'existence de cet excédent de ressources sur les quartiers d'hiver tropicaux est dû à l'action limitative des conditions du milieu qui agissent pendant la période de reproduction sur les populations éthiopiennes.

2. — Les Sarcelles d'été sont totalement inféodées à la zone tropicale pour leur hivernage. Les Pilets y trouvent un complément substantiel à leurs quartiers d'hiver situés en zone tempérée. Que représente pour ces espèces une aussi longue migration ? Les inconvénients inhérents à ce déplacement bi-annuel sont doubles : forte dépense d'énergie, et aléas non négligeables pendant les traversées du Sahara et de la Méditerranée (ces aléas étant cependant bien moindres que pour les Passereaux). Ils doivent être compensés par des avantages substantiels, d'ordre général d'abord, spécifique ensuite.

L'hivernage en zone tropicale présente en effet deux aspects positifs. Le premier est évident : une moindre dépense énergétique, de l'ordre de 40 à 50 % pour les Canards (cf. plus haut) qui compense sans doute largement le « coût » du voyage. Le second est plus hypothétique : moindre mortalité hivernale du fait des conditions climatiques. Ceci sous-entend que la mortalité « naturelle » chez les Canards hivernant en zone tempérée est importante. Or les études portant sur la mortalité des Canards relatent toutes la même difficulté à cerner la nature et la force des facteurs naturels de mortalité (Hickey, 1952 ; Geis, 1972 ; Geis & Taber, 1963, etc.). De plus ces facteurs sont actuellement « doublés », dans les pays occidentaux au moins, par la chasse qui semble être devenue le facteur principal de mortalité (Anderson & Burnham, 1976). Il est donc difficile d'identifier aujourd'hui ce qu'étaient, avant le développement de la chasse, les causes de mortalité chez les Canards hivernant en zone tempérée. Mais on doit admettre l'importance du rôle qu'elles ont joué pour éliminer l'excédent naturel des populations et il semble raisonnable de penser que pour les individus hivernant en zone tropicale, cette mortalité était moindre, compensée en tout ou en partie par les pertes pendant la migration. En revanche, on peut dire que l'accroissement très vraisemblable de la mortalité due à la chasse dans les pays de l'Europe de l'Ouest devrait favoriser les espèces et populations hivernant en Afrique, puisque les pressions de la chasse y sont (pour le moment) très faibles. S'il n'en était pas ainsi, cela signifierait alors que ces

espèces ou populations sont limitées dans leurs effectifs par des facteurs agissant pendant leur période de transit en Europe, ou encore par suite de la réduction des surfaces disponibles en zone tropicale, ces deux causes ne s'excluant pas.

En outre, pour les Sarcelles d'été, l'hivernage en zone tropicale constitue une réponse bio-géographique à un problème écologique soulevé par la compétition avec les Sarcelles d'hiver : ces deux espèces ont en effet des exigences comportementales et écologiques extrêmement voisines en dehors de la période de reproduction et leur hivernage massif dans la même zone ne saurait avoir lieu sans une gêne mutuelle considérable. L'évitement de la compétition est même assuré sur les zones de transit (la Camargue en particulier) que les deux espèces exploitent à des périodes différentes (Tamisier, 1972 b). Il en est de même chez les Anatidés néarctiques avec les Sarcelles à ailes bleues et les Sarcelles à ailes vertes, écologiquement très voisines entre elles (Rollo & Bolen, 1969), espèces vicariantes des Sarcelles d'été et d'hiver, et hivernant respectivement en zone tropicale et tempérée. Comme les Sarcelles paléarctiques, les néarctiques se succèdent dans le temps sur les étapes migratoires (Martinson, 1966).

Enfin, l'hivernage des Pilets en zone tropicale est certainement à l'avantage de cette espèce bien connue pour son aptitude aux grands déplacements migratoires (Roux *et al.*, 1976 c). A l'encontre de la plupart des autres Anatidés liés à certains quartiers d'hiver traditionnels, les Pilets semblent en effet avoir adopté une stratégie migratoire particulière qui leur permet d'exploiter, à l'intérieur d'une aire d'hivernage exceptionnellement étendue, un certain nombre de sites hautement favorables à un moment donné, sans attachement particulier de certains éléments de la population à certaines localités. La disponibilité de quartiers d'hiver en zone tropicale accroît ainsi pour les Pilets l'importance des milieux utilisables et contribue sans aucun doute à faire de cette espèce le Canard de surface holarctique le plus abondant après le Colvert.

RESUME

La basse vallée du Sénégal représente un ensemble de milieux aquatiques situés en zone aride sahélienne, et alimentés par la crue du fleuve. Les surfaces inondées sont maximales en octobre (moyenne et basse vallée) et résiduelles dans le delta en mars. Pendant cette période, cette zone constitue un quartier d'hiver très important pour plusieurs espèces éthiopiennes (dont le Dendrocygne veuf *Dendrocygna viduata*) et 2 espèces paléarctiques (la Sarcelle d'été *Anas querquedula* et le Canard pilet *A. acuta*). Les effectifs maximaux sont respectivement de l'ordre de 35 000, 120 000 et 100 000. Cette région, prospectée par l'un de nous (F.R.) depuis 1958, a fait l'objet d'études suivies pendant la saison 1974-

1975 (5 mois de séjour) et 1975-1976 (2 mois de séjour) et donné lieu à des journées continues d'observations (total 140 h) pour la définition des exigences étho-écologiques de ces 3 Canards.

La population sénégalaise de *Dendrocygnes* veufs, inféodée à la zone tropicale pendant tout le cycle annuel, se rassemble en totalité dans le delta en novembre. Ces Canards exploitent essentiellement les bordures des marais et du fleuve où ils se tiennent le plus souvent sur pieds, près de la ligne de rivage. Ils quittent le delta à la mi-février. Les Sarcelles d'été se concentrent dès la fin septembre dans les zones d'inondation de la moyenne vallée qu'elles sont seules à exploiter. Après la décrue, elles se rassemblent dans le delta sur les mares à Nymphéas (stationnement sur pieds sur les feuilles flottantes) ou sur les bordures des étangs. Elles quittent le Sénégal en mars. Les Pilets sont exclusivement liés à la basse vallée où ils forment, de novembre à mars, une seule concentration mobile en fonction des niveaux d'eau, mais toujours situés sur les plans d'eau les plus vastes et les plus dégagés. Ces trois espèces ont en commun : une large dominance d'activités de confort pendant la journée avec de longues phases d'exposition au soleil, une activité alimentaire essentiellement ou exclusivement nocturne, une localisation différente pour les remises diurnes et les gagnages nocturnes, un grégarisme diurne permanent (jusqu'à 100 000 individus sur le même plan d'eau). Ces constantes, déjà observées par les auteurs sur d'autres espèces et sur d'autres quartiers d'hiver (Camargue, Louisiane, Morbihan) correspondent à des exigences fondamentales pour les Canards en période hivernale. Elles sont ici identiques pour des espèces appartenant à deux groupes fauniques distincts.

Les *Dendrocygnes* se distinguent néanmoins par la persistance de leur structure familiale au sein de ces rassemblements.

Les deux espèces paléarctiques, compte tenu de leurs effectifs et de la durée de leur séjour, exercent sur la basse vallée du Sénégal un impact sensiblement plus fort que l'espèce éthiopienne. La compétition entre les 3 espèces semble largement évitée par des périodes de présence partiellement différentes et par des différences d'habitat nettement caractérisées. Ce quartier d'hiver se distingue de ceux situés en zone tempérée par 3 aspects : les facteurs limitants, liés aux niveaux d'eau agissent par saturation de l'espace en fin de saison hivernale, la zone d'accueil se déplace dans le courant de la saison sur 400 km dans l'axe du fleuve, et sa capacité d'accueil est plus grande grâce à la plus forte productivité des milieux et à la moindre dépense énergétique des oiseaux (températures ambiantes plus élevées). Enfin l'hivernage des espèces paléarctiques en zone tropicale (indispensable à la survie des Sarcelles d'été, favorable aux effectifs élevés des Pilets), est favorisé par la sous-exploitation des ressources par les espèces éthiopiennes : celles-ci, peu abondantes, sont en effet limitées dans leurs

effectifs par la sévérité et la grande variabilité des conditions du milieu pendant la phase estivale (période de reproduction).

SUMMARY

The lower Senegal basin, a varied wetland area in the arid West African sahelian zone, is inundated annually. The inundation area is of greatest extent in October, in the middle and lower basin, but by March is quite restricted in the delta itself. During that period the lower Senegal basin constitutes an important wintering ground for several ethiopian species (among them the White-faced Tree Duck *Dendrocygna viduata*) and for 2 palearctic species (the Garganey *Anas querquedula* and the Pintail *A. acuta*). Maximum numbers are respectively about 35 000, 120 000 and 100 000. This region (prospected since 1958 by one of us, F.R.) was studied for 5 months in winter 1974-75 and for 2 months in winter 1975-76. Continuous daily observations totalling 140 hr provided data defining the etho-ecological requirements of the 3 duck species.

The Senegambian population of the White-faced Tree Duck keeps in the tropical zone all year. They congregate in the delta in November, essentially inhabiting marshes and river banks, and leave the delta in mid-February. Garganey flock in the inundation zone of the middle valley, which they alone use, as early as the end of September. When water levels fall, they gather in nymphaea marshes in the delta (standing on the floating leaves) or on the edges of large ponds. They leave Senegal in March. Pintail are strictly attached to the lower valley, where they concentrate from November to March on the widest and the most open areas, which change with the water level. These 3 species share several behavioural patterns: a predominance of comfort activities during the day with long phases of sun-facing; feeding mainly at night; a distinct location of diurnal resting places and nocturnal feeding areas; and permanent flocking (up to 100 000 individuals on one body of water).

These constants, already observed by the authors in other wintering species (in Camargue, Louisiana, Morbihan) are considered as fundamental requirements of wintering ducks. They are common to species belonging to 2 distinct faunal types. White-faced Tree Ducks differ from the *Anas* species in the persistence of family groups within the flock.

Because of their abundance and the duration of their stay, the 2 palearctic species have a higher impact on the basin than the ethiopian species. Interspecific competition seems to be avoided by partly distinct periods of presence and by habitat preferences. This winter quarter differs from those in the temperate zone in 3 ways: space, depending on the water level, is limiting at the end of the season; their habitats move downstream over a distance of

400 km, with the flood along the river; and the carrying capacity is greater, due to higher productivity and to lower energy demands of the birds (higher ambient temperatures).

Last, the wintering of palearctic species in this tropical zone (necessary for the survival of Garganey; promoting the abundance of Pintail) is permitted by the under-exploitation of resources by ethiopian species, whose numbers are limited by variable and adverse environmental pressures in summer (period of reproduction).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé avec le concours du C.N.R.S. (dans le cadre de l'ATP Dynamique des Populations 1973), de l'O.R.S.T.O.M. (financement de recensements aériens), du Service des Parcs Nationaux du Sénégal (autorisation de recherches, accueil et soutien logistique) et des Campements touristiques d'Air Afrique (accueil, assistance matérielle et accessibilité aux zones d'intérêt cynégétique).

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, D.R. et BURNHAM, K.P. (1976). — Population Ecology of the Mallard. VI. The effect of Exploitation on Survival. *Fish and Wildl. Serv. Res. Pub.*, n° 128 : 66 p.
- BOURLIÈRE, F. (1961). — Symposium sur les déplacements saisonniers des animaux. I. Introduction. *Revue Suisse de Zoologie*, 68 : 139-143.
- DORST, J. (1962). — Hivernage des Anatidés et Limicoles en Afrique. *Terre et Vie*, 16 : 183-192.
- GEIS, A.D. (1972). — Use of banding data in Migratory Game Bird Research and Management. *Bur. Sport & Fish. Wildl., Spec. Scient. Rept.*, 154 : 47 pp.
- GEIS, A.D. et TABER, R.D. (1963). Measuring hunting and other mortality. *In Wildlife Investigational Techniques*, H. Mosby Edit. The Wildl. Society.
- HEURTEAUX, P. (1976). — Climatologie des années 1974 et 1975 en moyenne Camargue. *Terre et Vie*, 30 : 619-628.
- HICKEY, J.J. (1952). — Survival studies of banded Birds. *US Fish & Wildl. Serv. Sp. Scient. Rept.*, n° 15 : 117 p.
- KENDEIGH, S.C. (1969). — Energy responses of birds to their thermal environments. *Wilson Bull.*, 81 : 441-449.
- MARTINSON, R. K. (1966). — 1965 Experimental September hunting season on Teal. *Fish and Wildl. Serv. Sp. Scient. Rept.*, n° 95 : 36 p.
- MOREAU, R.E. (1972). — *The Palearctic African Bird Migration System*, Acad. Press. London & New York : 384 p.
- MOREL, G. & BOURLIÈRE, F. (1962). — Relations écologiques des avifaunes sédentaire et migratrice dans une savane sahélienne du bas Sénégal. *Terre et Vie*, 16 : 371-393.
- OWEN, R.B. (1970). — The bioenergetics of captive Blue-winged Teal under controlled and outdoor conditions. *Condor*, 72 : 153-163.
- PHILLIPS, J.C. (1922-1926). — *A Natural History of the Ducks*. 4 vol. Houghton Mifflin, Boston.
- ROLLO, J.D. et BOLEN, E.G. (1969). — Ecological relationships of Blue- and Green winged Teal on the high Plains of Texas in early fall. *Southwest Naturalist*, 14 : 171-188.

- ROUX, F. (1959). — Quelques données sur les Anatidés et les Charadriidés paléarctiques hivernant dans la basse vallée du Sénégal et sur leur écologie. *Terre et Vie*, 13 : 315-321.
- ROUX, F. (1973). — Recensement d'oiseaux aquatiques dans le delta du Sénégal. *L'Oiseau R.F.O.*, 43 : 2-15.
- ROUX, F. (1976). — The status of wetlands in the west african Sahel : their value for waterfowl and their future. *Proc. Int. Conf. Conserv. Wetlands and Waterfowl*. Heiligenhafen, R.F.G., 1974 : 272-287.
- ROUX, F., MAHEO, R. & TAMISIER, A. (1976 a). — Incidence des facteurs du milieu sur les Canards migrateurs et sédentaires hivernant en zone tropicale. *C.R. Acad. Sciences, Paris*, 283 : 975-978.
- ROUX, F., JARRY, G., MAHEO, R. et TAMISIER, A. (1976 b). — Premières données sur la démographie et l'étho-écologie des Dendrocygnes veufs hivernant au Sénégal. *C.R. Acad. Sciences, Paris*, 283 : 1093-1096.
- ROUX, F., JARRY, G., MAHEO, R. et TAMISIER, A. (1976 c). — Importance, structure et origine des populations d'Anatidés hivernant dans le delta du Sénégal. *L'Oiseau R.F.O.*, 46 : 299-336 et 47 : 1-24.
- TAMISIER, A. (1971). — Biomasse de nourriture disponible pour les Sarcelles d'hiver *Anas crecca* en Camargue. *Terre et Vie*, 25 : 344-377.
- TAMISIER, A. (1972 a). — Rythmes nyctéméraux des Sarcelles d'hiver pendant leur hivernage en Camargue. *Alauda*, 40 : 107-135 ; 235-256.
- TAMISIER, A. (1972 b). — *Etho-écologie des Sarcelles d'hiver Anas c. crecca pendant leur hivernage en Camargue*. Thèse, Montpellier : 157 p.
- TAMISIER, A. (1976). — Diurnal activities of green winged Teal and Pintail wintering in Louisiana. *Wildfowl*, 27 : 19-32.
- THORNBURG, D.D. (1973). — Diving duck movements on Keokuk Pool, Miss. River. *J. Wildl. Manage.*, 37 : 382-389.
- TRECA, B. (1975). — Les oiseaux d'eau et la riziculture dans le delta du Sénégal. *L'Oiseau R.F.O.*, 45 : 259-265.