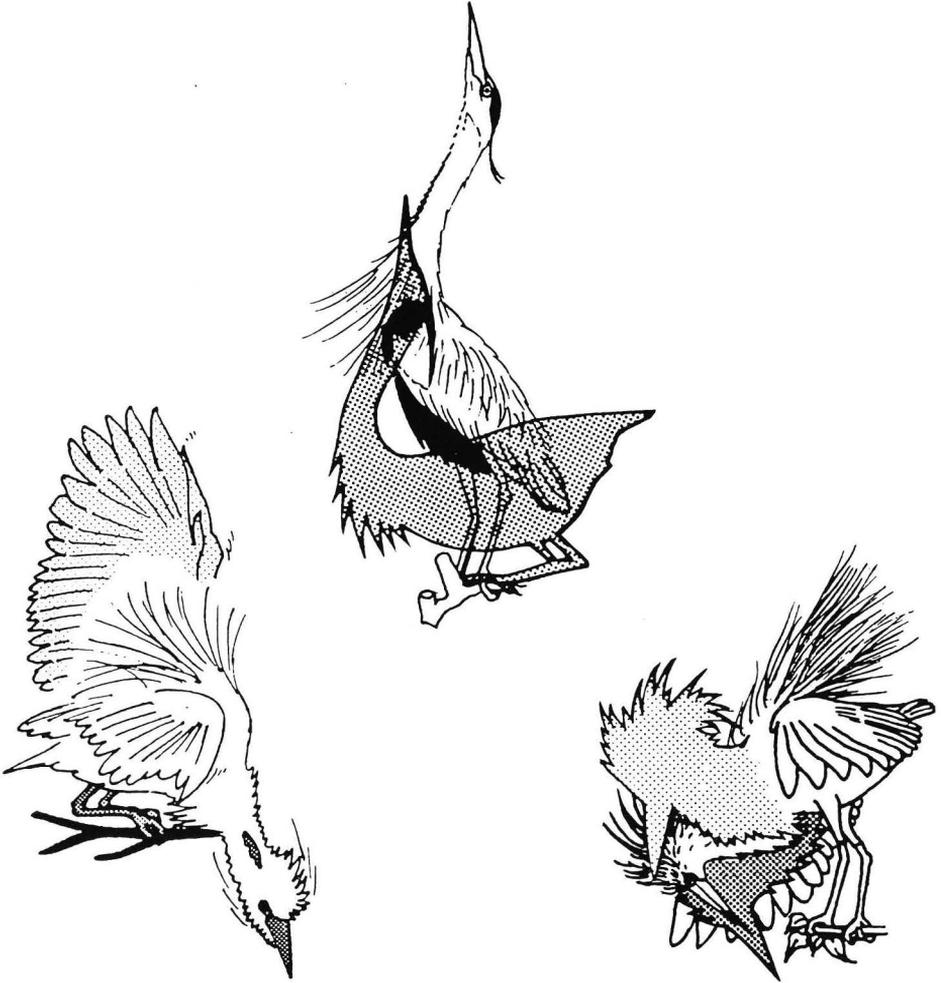


ETHOLOGIE COMPARATIVE

# L'évolution de la parade nuptiale des Ardéidés

par  
J.Y. BERTHELOT\*



\* Rue de l'Industrie, 8, Les Essarts, F-38130 Echirolles, France — Tél. 76 98 20 63.

## SUMMARY - RESUME - INTRODUCTION - PLAN

### PREMIERE PARTIE : DESCRIPTIONS

#### 1A : NOS OBSERVATIONS

**1A1 : Méthode ;**

**1A2 : La parade nuptiale du héron cendré (*Ardea cinerea*)**

(planche 1 : Les postures d'appel du héron cendré) ;

**1A3 : La parade nuptiale du héron pourpré (*Ardea purpurea*)**

(planche 2 : La posture d'appel du héron pourpré) ;

**1A4 : La parade nuptiale du héron garde boeuf (*Bubulcus ibis*)** (planche 3) ;

**1A5 : La parade nuptiale du crabier chevelu (*Ardeola ralloides*)** (planche 4).

#### 1B : DESCRIPTION DES POSTURES D'APPEL DES ARDEIDES

De 1B1 à 1B18, description des postures de 18 espèces d'ardéidés.

### DEUXIEME PARTIE : DISCUSSION

#### 2A : LE DEROULEMENT GENERAL DE LA PARADE CHEZ LES ARDEIDES

#### 2B : LES RITUELS ATTRACTIFS QUI PRECEDENT L'APPARIEMENT

**2B1 : Les postures d'appel :**

a) Trois postures d'appel différentes ;

b) La comparaison de ces postures : tableau I ;

c) L'origine de ces postures ;

d) Le sens de cette évolution : tableau II ;

e) Les limites du raisonnement ;

f) L'ancienneté de la posture initiale : tableau III ;

g) L'inégale répartition des observations ;

h) La concordance avec les classifications basées sur l'analyse de

l'ADN : tableaux IV et V ;

**2B2 : Les autres rituels attractifs.**

#### 2C : LES COMPORTEMENTS NON ATTRACTIFS

**2C1 : Les comportements de post appariement ;**

**2C2 : Les comportements d'alerte et agonistiques ;**

**2C3 : La copulation et les comportements de confort ;**

**2C4 : Les comportements de substitution ;**

**2C5 : Les rituels de parade nuptiale hors du nid.**

#### 2D : CONSIDERATIONS THEORIQUES ET PRATIQUES

**2D1 : L'intérêt théorique de notre hypothèse**

a) Sa nature

b) Son ampleur

c) Sa cohérence

d) ses implications

**2D2 : L'observation pratique des parades nuptiales d'ardéidés**

a) Les difficultés d'observation et d'analyse

b) Les erreurs d'interprétation

## CONCLUSION

## SUMMARY :

### The evolution of pair formation displays in ardeids

This paper deals primarily with a detailed description, out of field observations and photographic snapshots, of the pair formation displays in four ardeids species living in France : grey heron, purple heron, cattle egret and squacco heron. It suggests that the nuptial display in cattle egret is intermediate regarding the performance of grey heron and squacco heron respectively.

The seductive displays are then compared in 21 species within the ardeids. The comparison seems to indicate that a divergent evolution in seductive postures and behaviour led to the reproductive isolation and contributed, at least partially, to speciation within the group. It allows indeed, starting with an « ancestral display », to imagine it dividing into three main components showing, in the species concerned, different degrees of combination, intermediate steps, or progressive reduction.

The hypothetical phylogeny reconstructed through that behavioural comparison matches rather correctly the phylogeny established by DNA analysis. At least some forty species belonging to the true herons (*Ardea*, *Nycticorax*, *Egretta*), and may be the sixty species of the whole family are concerned.

## RESUME

Les oiseaux de la famille des Ardeidés (Hérons, Aigrettes, Butors) utilisent lors de leurs parades nuptiales tout un répertoire de comportements ritualisés. Les plus importants, les postures d'appel, servent au mâle à attirer sa future partenaire. D'espèce en espèce, l'analyse linéaire révèle une évolution divergente de ces postures. Elle mène progressivement des rafales de coups de bec vers le haut des *Egretta*, à la lente danse dandinante d'*Ardeola*. Chez une espèce pivot comme *Bubulcus*, une composante rappelle la posture d'appel de l'espèce qui la précède dans la classification tandis qu'une autre composante annonce l'espèce apparue ultérieurement. Une analyse plus approfondie révèle que la ritualisation dans chaque lignée évolutive a progressé en trois étapes distinctes. Les postures mixtes de certaines espèces (*Butorides*, *E. tricolor*) sont de véritables reliques comportementales révélant qu'initialement les trois composantes posturales de base n'étaient pas individualisées. Dans un deuxième temps, elles se séparent, puis deux composantes disparaissent, ne laissant subsister qu'une seule posture en fin de lignée, chez les espèces « modernes » (*E. garzetta*, *Ardeola ralloides*, *Ardea purpurea*). Au troisième stade la posture résiduelle tend à être effectuée en rafales (*E. thula*). Ces postures d'appel instaurant un isolement reproducteur efficace sont probablement impliquées dans les mécanismes évolutifs d'apparition des espèces.

## Remerciements

L'auteur tient à remercier les diverses personnes qui ont permis la réalisation de ce travail. Tout d'abord Gérard NAVIZET mon coéquipier de terrain, avec qui j'ai accompli plus de neuf années d'un travail de terrain, fructueux et passionnant. Ensuite, mon épouse Anne-Marie, ainsi que Christophe et Stéphane, qui supportent les inconvénients d'une passion envahissante. Remerciements à A. BERNARD, Hubert et Michel GUERY, Mr CHAVEYRIAT, Mr BLOHORM, pour divers renseignements de terrain ou autorisations. Remerciements à Mr P. GEROUDET, H. HAFNER, L. HOFFMANN, A. CRIVELLI et son épouse, J.-Cl. RUWET entre autres pour avoir facilité notre recherche bibliographique. Merci à mes lecteurs et critiques amicaux pour leur travail et leur aide : B. CAILLAT, D. LOOSE, J. BERTHELOT, P. MARGUERITAT...

## INTRODUCTION

En 1989 nous acquérons la conviction que la parade nuptiale du Héron garde-boeuf que nous observons est intermédiaire entre deux parades nuptiales que nous avons longuement étudiées : celles du héron cendré (*Ardea cinerea*) et du crabier chevelu (*Ardeola ralloides*).

L'existence d'une forme intermédiaire implique la possibilité d'une divergence évolutive globale des parades nuptiales dans la famille des Ardéidés. Cette hypothèse, suggérée dans une précédente publication (Berthelot et Navizet, 1991), est approfondie et argumentée ici. Le but unique de cette publication est donc de décrire l'évolution, d'espèce en espèce, de la parade nuptiale de ces oiseaux. Une autre publication tentera de comprendre le pourquoi et le comment de cette évolution mais nous pouvons déjà souligner qu'elle nous semble révélatrice des mécanismes d'apparition des espèces d'Ardéidés.

Nous décrivons d'abord, de façon détaillée, la parade du Héron cendré, puis, de façon plus succincte, celle de trois autres espèces de la faune française. Par la suite nous comparons un seul type de comportement : les postures séductrices, dites d'appel. Leur description, quelquefois minutieuse, porte sur 21 espèces : nous nous sommes efforcés d'y éviter la longueur, ce qui explique le caractère parfois télégraphique du style. La lecture peut commencer directement par la discussion (deuxième partie) qui est moins fastidieuse; elle privilégie nettement l'intérêt accordé aux postures d'appel. Celles-ci constituent l'élément majeur de ces parades nuptiales et présentent un continuum évolutif remarquable et subtil. D'autres comportements, présentés en fin de texte, sont d'un intérêt moindre pour notre propos, mais il est cependant nécessaire et important de souligner l'absence ou l'aspect plus secondaire de certains comportements.

## PREMIERE PARTIE : DESCRIPTIONS

### 1A : NOS OBSERVATIONS

Nos observations personnelles ont porté sur quatre espèces d'Ardéidés européens :

- le héron cendré *Ardea cinerea*,
- le héron pourpré *Ardea purpurea*,
- le héron garde-boeuf *Bubulcus ibis*,
- le crabier chevelu *Ardeola ralloides*.

Nous mentionnons ci-dessous la méthode circonstancielle que nous avons utilisée.

Comme plusieurs auteurs ont déjà décrit, parfois minutieusement, les parades nuptiales que nous avons observées, nous présentons un condensé simplifié de la parade type, avec quelques réflexions éventuelles sur certains points. Le lecteur se rappellera que sur le terrain la parade n'est pas aussi simple, car elle s'exécute souvent de façon discontinue sur une période de deux à quatre jours.

#### 1A1 : Méthode

Notre objectif initial — faire tout simplement de bonnes photographies de comportement —, supposait proximité (six à quinze mètres en général), perturbation minimale, visibilité et durée suffisantes. En dehors des repérages, préliminaires ou complémentaires, nous affûtons pendant des séances de quatre heures au moins, le plus souvent en fin d'après midi (15 h à 19-20 h) en évitant les affûts répétés pour perturber le moins possible le comportement d'oiseaux *in natura*.

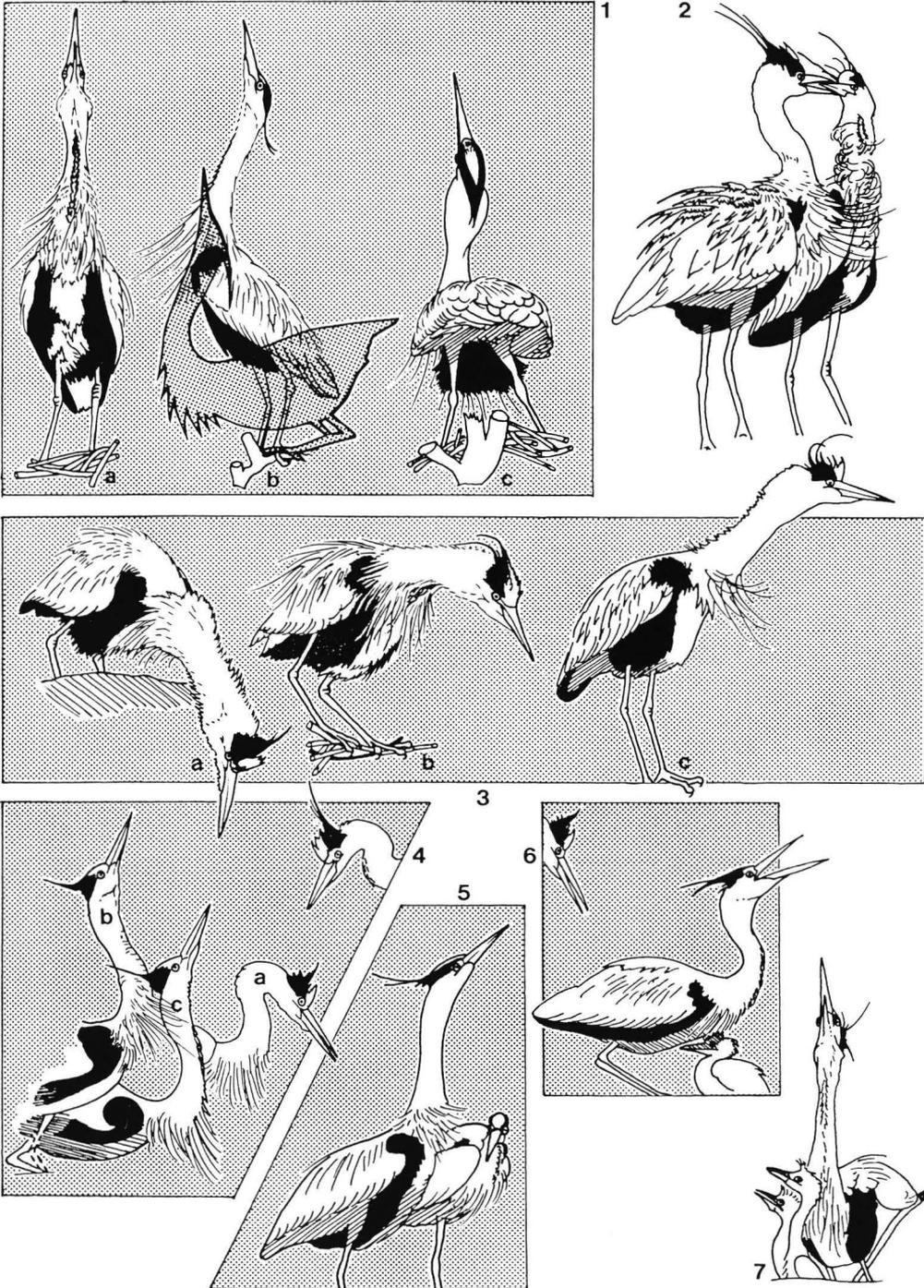
Réduire le plus possible les dérangements et les risques pour les couvées nous a sûrement coûté plus d'énergie et d'attention que le recueil des données elles-mêmes.

Cette approche « segmentée », par « échantillons », a empêché le suivi de couples donnés sur de longues périodes. Par contre, la répétition des séances, sur plusieurs années, plusieurs espèces, en plusieurs lieux, nous a donné une vision globale et comparative des comportements des Ardéidés. Les huit espèces d'Ardéidés nicheurs français ont été photographiées au nid et, sauf les Butors, pour tout ou partie des comportements de pré ou post appariement. Cette approche comparative est donc basée sur l'expérience de terrain non négligeable de deux photographes : week-ends et congés de huit saisons consécutives, pour une dizaine de localités situées en Dombes et en Camargue (France).

Notre approche est qualitative et subjective, en particulier pour l'appréciation de « l'importance » d'un comportement. Ce dernier peut être quantitativement dominant, voire omniprésent, comme la posture voûtée du héron gardeboeuf (*B. bubulcus*) en parade et rester à notre avis secondaire, moins importante qu'un autre rituel, comme le « cou tendu vers le bas » qui semble le plus important chez cette espèce. L'interprétation des comportements observés a été facilitée par les discussions réciproques que nous avons constamment sur nos données respectives, confrontées de plus aux articles spécialisés parus dans la littérature ornithologique.

Notre but initial — la photographie — et notre « méthode » circonstancielle, sont donc très différents des travaux rigoureux et quantifiés de certains auteurs. Ils se fondent sur les principes classiques de l'éthologie observationnelle comparative.

Planche 1. Le héron cendré.



## 1A2 : La parade nuptiale du héron cendré (*Ardea cinerea*).

(Synthèse de nos observations et de celles de Milstein, 1970).

La parade nuptiale commence quand le mâle, ayant choisi un nid dans la héronnière, chasse tout congénère du territoire revendiqué. A ce moment-là, divers changements probablement sous dépendance hormonale surviennent : pattes, bec et iris rougissent, les lores bleuissent et nous avons vu les plumes de la crête et les plumes ornementales du dos s'allonger nettement en une huitaine de jours.

En plus des comportements territoriaux agressifs, apparaissent des comportements opposés, attractifs, destinés à attirer une femelle qui sera progressivement acceptée. On peut citer les vols spéciaux, peu nombreux, courts et circulaires, cou tendu, le secouement de branches et surtout les deux postures d'appel (voir **planche 1**).

La plus connue, l'archétype des postures d'appel de la famille commence quand le mâle solitaire tend lentement le cou vers le ciel, bec plus ou moins vertical, corps dressé, pattes raidies, crête et plumes aplaties. L'oiseau, grandi à l'extrême, se tient comme une flèche dressée au centre du nid. Puis il s'accroupit en râlant, fléchissant les pattes, recourbant le cou en arrière pour que le bec, vertical, reste bien central lors de l'abaissement (**photos 1 et 2**). Ce mouvement suggestif, d'invitation, semble dire « suivez le geste, le nid est en dessous ! ». Lors de l'accroupissement le jabot déployé et les ailes un peu écartées augmentent le volume du héron mais soulignent aussi l'orientation du mouvement, la bascule du corps vers le fond de la coupe : la flexion peut être perçue comme une invite à rentrer dans le nid et à s'abaisser sur la future ponte. Quoiqu'on puisse en dire, effectué fréquemment, parfois répété après une pause, ce rituel est le plus caractéristique de la parade nuptiale du héron cendré.

L'autre posture d'appel du héron cendré est la posture « cou tendu vers le bas » avec clappement de bec. Dans le cas typique (80 % des cas), l'oiseau semble fixer un point vers le bas, tend lentement le cou en fléchissant les pattes et décoche soudain, complètement tendu, un coup de bec terminal avec clappement, gorge et crête bien ébouriffées. On a l'impression que l'oiseau a voulu gober une mouche, ou menacer un congénère situé plus bas sauf qu'il n'y a ni mouche, ni congénère, ce mouvement exécuté à vide étant bel et bien ritualisé. Parfois exécuté de manière répétée, sa fonction est attractive et il semble être un fort stimulus sexuel pour les femelles qui se sont approchées. Après l'appariement, le mâle l'utilise peu et la femelle rarement. Ce comportement n'est pas facile à distinguer d'un comportement agressif. L'orientation du bec serait déterminante car les comportements agressifs sont orientés vers l'intrus, le clappement rituel jamais. Pour compliquer, cette posture est parfois exécutée vers le haut, parfois sans clappement audible, voire sans fléchissement des pattes (voir **planche 1**).

---

### Planches 1 et 2 : Les postures d'appel du héron cendré (*Ardea cinerea*).

- La posture d'appel cou tendu vers le haut (**fig. 1**) est l'archétype des postures d'appel des Ardeidés. Le mâle tend le bec vers le ciel (**fig. 1a et 1b**), sur le nid et parfois à côté (**fig. 1b**). Puis il s'accroupit lentement en râlant (**fig. 1b et 1c**), ailes un peu écartées (**fig. 1c**). La gorge apparaît alors distendue par l'os hyoïde. L'oiseau ne présente que des signes apaisants : doux et lent accroupissement d'invite et de soumission, gorge offerte sans défense, bec relevé inoffensif, plumes et crête plaquées au corps. Comparativement, les signes agressifs (**fig. 2**) paraissent exactement contraires : gestes violents et rapides, cou arqué prêt à frapper, bec pointé vers l'autre, plumes et crête bien dressées (Blaker, 1969).

- La deuxième posture d'appel (**fig. 3**), cou tendu avec clappement bref des mandibules, s'accomplit généralement vers le bas (80 % des cas : **fig. 3a**), parfois à l'horizontale (**fig. 3b**), rarement vers le haut (**fig. 3c**). A noter que la crête et les plumes ornementales du dos s'allongent nettement en huit jours (entre les **fig. 3a et 3b** : même individu).

- En début d'incubation la cérémonie de salutation habituelle (**fig. 4a**) peut s'enchaîner sur une posture mixte (**fig. 4b et 4c**) qui associe la posture d'appel et l'érection de la crête, typique des salutations. Dans la période qui suit l'appariement, la femelle utilise parfois la posture d'appel pour solliciter un apport de branches par le mâle ou, rarement, l'accouplement (**fig. 5**). Cette posture peut remplacer la cérémonie des salutations pendant l'élevage des poussins, qu'elle soit parfaite (**fig. 7**) ou qu'elle n'aille pas au delà du mouvement d'intention (**fig. 6**).



**Photos 1 et 2.** Héron cendré : parade d'appel du héron cendré, cou tendu vers le ciel, puis accroupi.



**Photo 3.** Héron cendré : chevauchement et appariement.

Contrairement au héron gardeboeuf (*B. ibis*), l'oiseau en parade n'adopte pas constamment une attitude spéciale bien qu'il soit très réactif à cette époque et ébouriffe facilement crête et plumes au passage des congénères. Par contraste, l'attitude voûtée et tranquille trahit l'oiseau récemment apparié qui ne parade plus.

Après l'appariement, lors des relais au nid, la femelle utilise à son tour la posture cou tendu vers le haut. D'après Milstein (*Ibidem*) cette posture remplace progressivement la cérémonie des salutations (utilisée à chaque retour du partenaire), pour devenir majoritaire en fin d'incubation et presque exclusive lors de la période de nourrissage. Nous avons même observé peu après l'appariement une attitude mélangeant ces deux comportements.

Au chapitre des observations accessoires, nous avons vu deux fois le mâle se poser directement sur le dos de la femelle et, en une occasion, un oiseau qui couvait s'envoler brusquement pour violer une voisine qui couvait également, faits déjà décrits par d'autres auteurs.

Il n'y a pas de comportement spécial lors de l'appariement proprement dit. Après l'appariement, divers comportements (mordillage mutuel, bécotage, passage de branches) contribuent à renforcer les liens du couple en formation.



**Photo 4.** Jeunes hérons cendrés au nid.

Seule de cet article, cette photo a été prise en 1986 à la héronnière de la réserve du Zwin par J.-M. Davenne.



**Photo 5.** La parade d'appel du héron pourpre : extension du cou (*stretch*) avec clappement du bec.

### 1A3 : La parade nuptiale du héron pourprés (*Ardea purpurea*)

Comme Tomlinson (1974), nous avons observé chez un héron pourprés (*Ardea purpurea*) apparié la posture cou tendu vers le haut typique du héron cendré. Nous pensions donc qu'il s'agissait de la posture d'appel commune à ces deux espèces. Lors d'une observation de plus de deux heures sur la parade nuptiale d'un mâle non apparié, outre des secouements de branches ritualisés (**planche 2, fig. 1**), nous avons constaté avec surprise que cette posture est alors exécutée avec une variante notoire, incluant des hochements de la tête, vers le haut, avec clappements. En effet pendant la posture d'appel, lorsque l'oiseau se redresse en pointant le bec vers le ciel, ou bien quand il est à l'apex du geste, le héron pourprés clappe trois à cinq fois des mandibules. Un cri faible, « hou », peu grave est émis en fin de clappement, plus rarement entre ceux ci, puis l'oiseau s'abaisse en fléchissant les pattes, le bec restant vertical, comme chez le cendré.

Le même individu, lors de l'exécution d'une seule posture d'appel, peut effectuer jusqu'à cinq clappements ou trois « hou » (**planche 2, fig. 2 et photo 5**). Ces manifestations sont donc typées et répétées mais avec une certaine variabilité. En deux heures, cette posture originale a été renouvelée plusieurs fois sur quatre sites différents, en étant entrecoupée de périodes de toilette et de secouement de roseaux.

D'après Tomlinson, le mâle qui couvait accueillait sa femelle par une posture d'appel, pendant laquelle un « whoop » musical était émis en phase ascendante. Ensuite dans la phase d'abaissement il clappait trois fois du bec. Bien qu'ayant vu la posture cou tendu vers le haut lors de relais au nid, nous n'avons pas remarqué alors ces clappements. La présence de ces clappements rappelle évidemment la posture cou tendu vers le bas avec clappement chez le héron cendré et fait penser que la posture d'appel du héron pourprés est un mélange de composantes des deux postures d'appel du héron cendré. Par contre elle n'est jamais effectuée en rafales, ce qui distingue *purpurea* des *Egretta*.

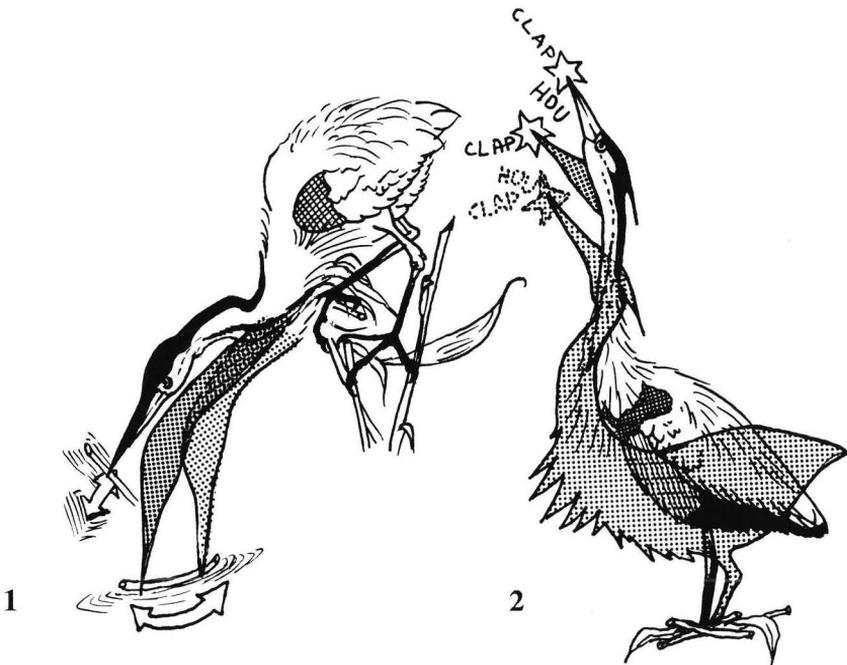
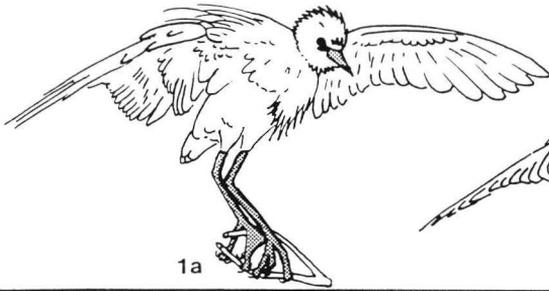
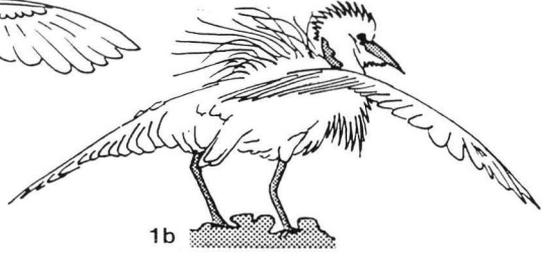


Planche 2. Le héron pourprés.

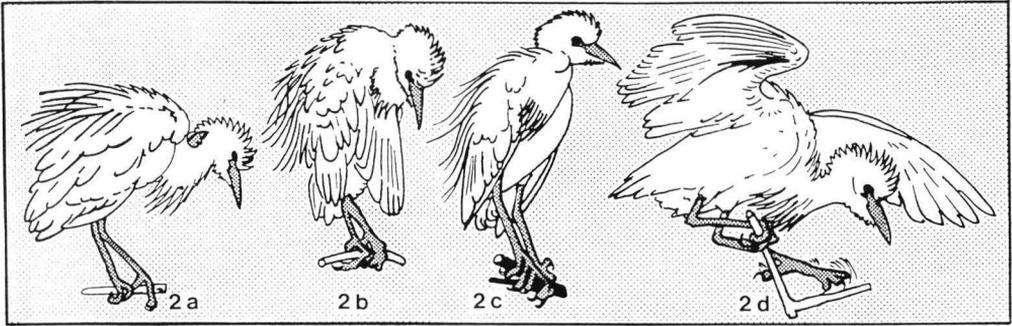
Planche 3. Le héron gardeboeuf.



1a



1b

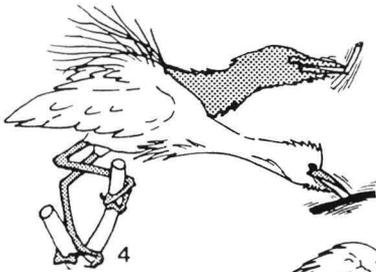


2a

2b

2c

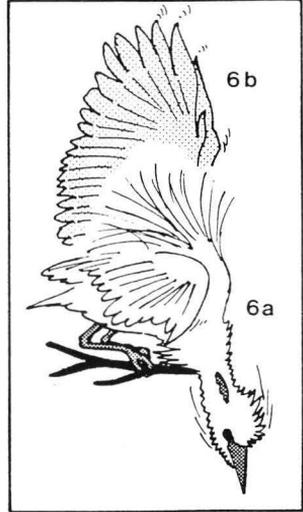
2d



4

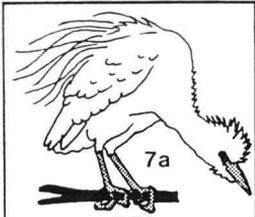


5b



6b

6a



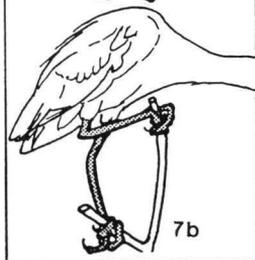
7a



3



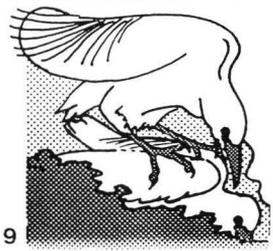
5a



7b



8



9

### 1A4 : La parade nuptiale du héron gardeboeuf (*Bubulcus ibis*) (planche 3)

Au terme d'un vol bruyant le mâle se pose en faisant quelques pas, déhanché et ailes ballantes ou écartées (**fig. 1**). Il reste ébouriffé, dressé et voûté, après avoir replié les ailes. Cette posture voûtée, ailes légèrement tombantes (**fig. 2a, 2b, 2c; photo 6**), est la toile de fond de la parade.

De temps en temps, se dandinant d'un pied sur l'autre, ailes bien écartées, il entreprend une ébauche de pas de danse (**fig. 2d**). Par moments il secoue des branches (**fig. 4**), se toilette un peu, (**fig. 3**), ou bien exécute la posture cou tendu vers le haut (**fig. 5a, 5b; photo 7**). Celle-ci n'a pas du tout la perfection de l'exécution du héron cendré; elle semble ébauchée, comparativement bâclée.

Par contre la posture cou vers le bas (**fig. 6a**) est exécutée avec une perfection inégalée, nettement supérieure à celle du héron cendré. Réalisée par rafales et avec fougue elle a amené lors de son intensité maximale le mâle à basculer plusieurs fois et à devoir se redresser d'un battement d'ailes (**fig. 6b**) : la femelle était alors proche (**voir photos 8 et 9**).

Lors de cette posture, le mâle crie (godk-oun, gggogodk-oun) et exhibe sur la nuque une zone ovale de peau nue, de couleur bleu clair, turquoise, face aux femelles. Celles-ci, attentives, ont une posture courbée caractéristique (**fig. 7**).

Nous avons observé sur un même nid trois hérons gardeboeufs coexistant pacifiquement, ce qui confirme la polygamie bien connue, quoique peu fréquente et temporaire, de cette espèce (**fig. 8**, voir détails dans Berthelot et Navizet 1991). L'oiseau monté sur le partenaire se tenait parfois en sens inverse (**fig. 8**). Nous n'avons pas observé de préliminaires spéciaux lors des accouplements (**fig. 9**).

---

Légende de la planche 4 (page 412).

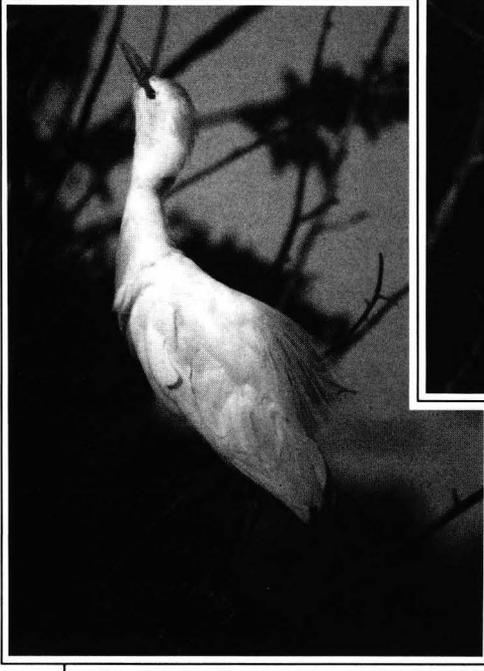
#### **La parade du héron gardeboeuf.**

**Photo 6.** Après un vol bruyant, le mâle demeure dans la posture « dos voûté »; les pattes sont raidies, le bec tendu vers le bas, le plumage un peu gonflé, les ailes écartées du corps et un peu abaissées;

**Photo 7.** Le mâle adopte la posture « cou tendu vers le haut »;

**Photos 8 et 9.** Le mâle tend violemment le cou vers le bas, ce qui le fait basculer et l'oblige à rétablir son équilibre par quelque battement d'aile.

6



7



8

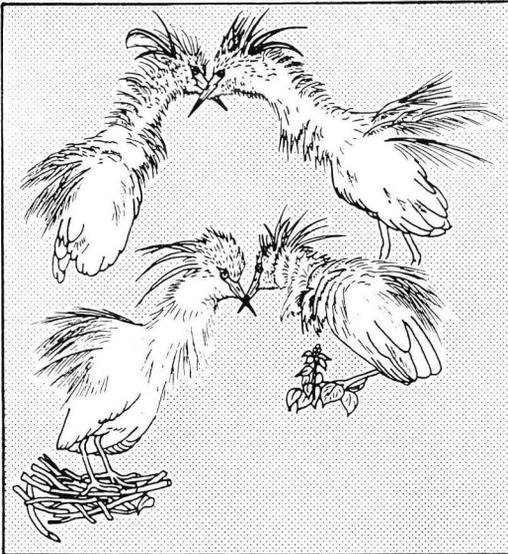
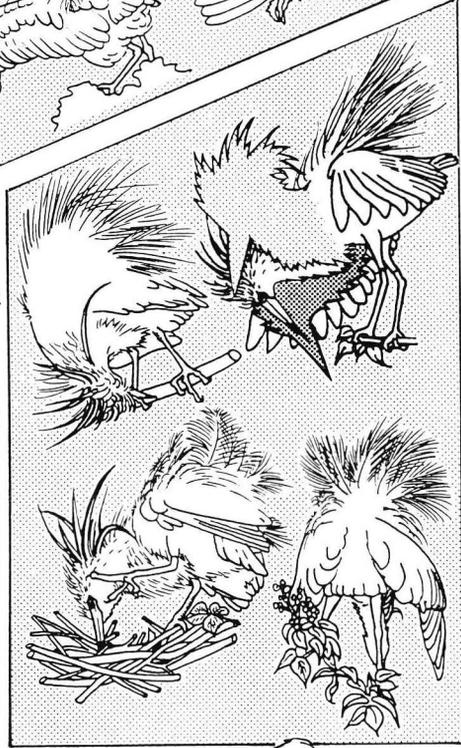
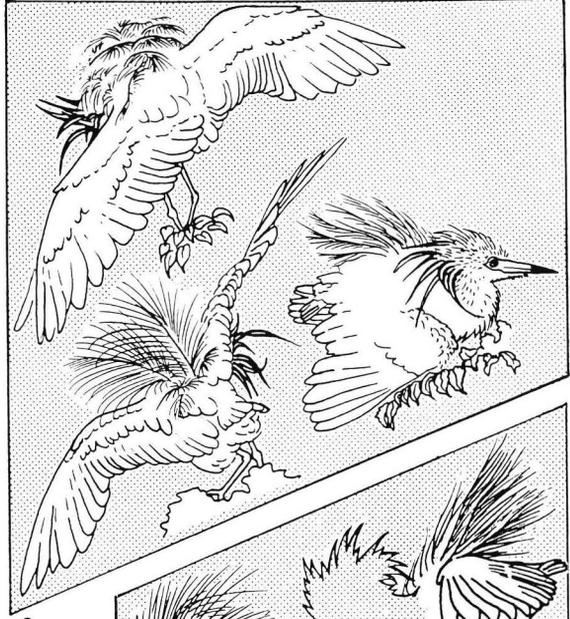
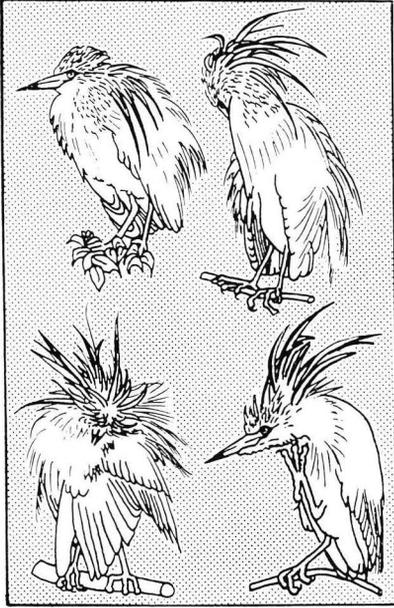
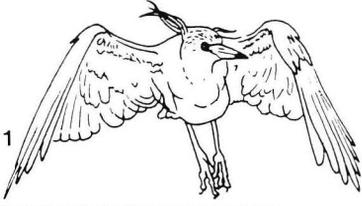
9

**Planche 4.** La parade du héron gardeboeuf (voir légende page 411).



**Photos 10 et 11.** La posture d'appel du crabier chevelu : haut dressé sur ses pattes, le mâle se courbe vers l'avant, incline la tête, le bec pointant en dessous des deux pieds.

Planche 5. Le crabier chevelu.



### 1A5 : La parade nuptiale du crabier chevelu (*Ardeola ralloides*) (planche 5).

Le mâle arrive d'un vol ample et bruyant (**fig. 1**). A l'atterrissage, il attire le regard en se tenant pattes raidies, dos voûté, plumes dorsales ébouriffées et surtout en faisant quelques pas gauches ; il semble déséquilibré et laisse traîner une ou deux ailes dont le blanc éclatant se détache nettement sur le fond de verdure (**fig. 2**, **photo 12**). Dès cet instant il se tient comme le héron Gardeboeuf en parade, voûté, toujours plus ou moins ébouriffé, les ailes un peu écartées et ballantes (**fig. 3**). Il est très réactif quand des congénères s'approchent, érigeant facilement crête et plumes.

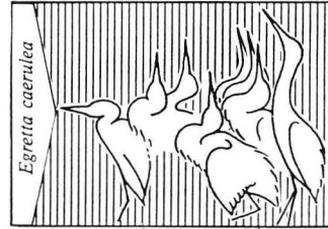
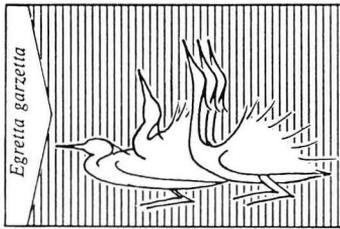
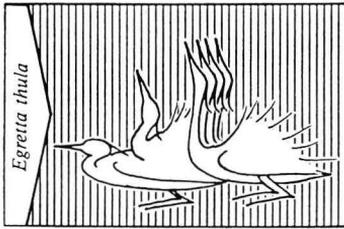
Par instants il exécute sa posture d'appel (**fig. 4**) : dressé bien haut sur ses pattes, il se courbe en avant, incline la tête, le bec pointant en dessous des deux pieds (**photos 10 et 11**). En même temps il bascule d'un pied sur l'autre dans une lente danse, relevant parfois la patte nettement au dessus de la tête quand celle-ci est abaissée. Les ailes sont écartées, parfois complètement étalées lors du mouvement d'intensité maximale. Même dans ce dernier cas le rythme de bascule reste lent et l'oiseau ne fait pas plus de cinq ou six pas d'affilée. Crête et plumage sont nettement ébouriffés (**fig. 4**). D'habitude, le mâle marque une pause avant de recommencer éventuellement sa danse. Une vocalisation discrète, presque une plainte, est émise pendant la danse.

A l'instant précis de l'appariement les deux oiseaux s'ébouriffent au maximum, y compris sur toute la longueur du cou, ce qui correspondrait à une cérémonie de salutation exacerbée (**fig. 5**). L'accouplement ne présente rien de particulier, le mâle agrippant volontiers, mais pas toujours, le cou de la femelle (**fig. 6**).



**Photo 12.** Parade du crabier chevelu : après s'être posé dans les branches, le mâle se tient dos voûté, plumes du dos ébouriffées, ailes blanches largement étalées équilibrant quelques pas gauches.

Planche 6. Les postures d'appel des Ardeïdés.



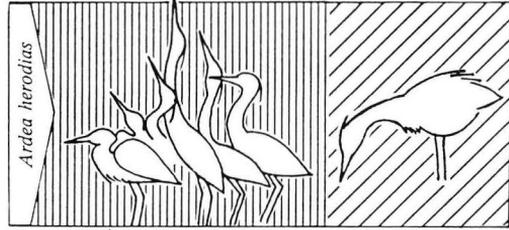
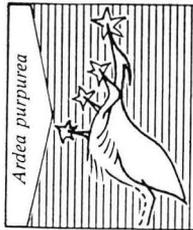
Dessins réalisés d'après...PALMER(1962)

...VOISIN(1976)

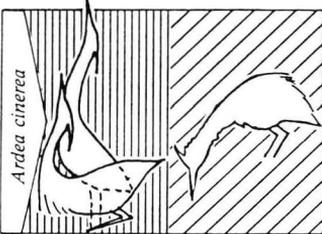
...RODGERS(1978,1980)



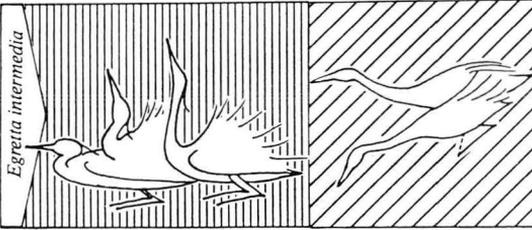
...RODGERS(1977)



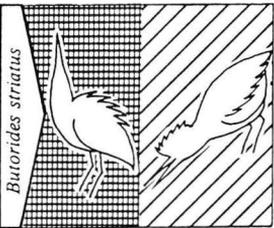
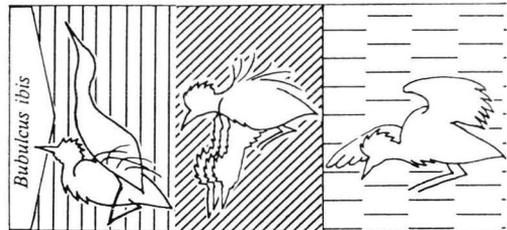
...MOCK(1976)



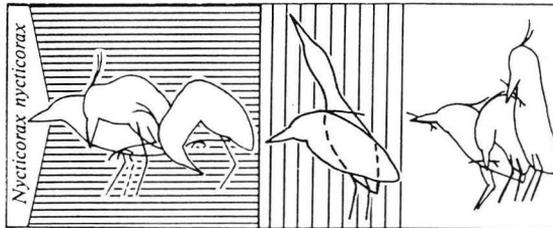
...WIESE(1976),MOCK(1978b)



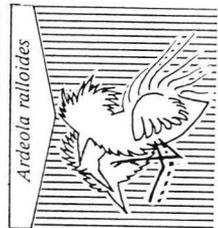
...BLAKER(1970)



MEYRRIECKS in PALMER(1962)



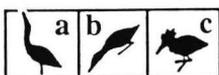
...VOISIN(1970),PIETTE(1986)



## 1B - DESCRIPTION DES POSTURES D'APPEL DES ARDEIDES

Les descriptions synthétiques qui suivent sont basées sur nos observations (voir 1A) et sur celles disponibles dans la littérature. Nous avons retenu, si possible, les postures d'appel supposées typiques, c'est à dire la forme pure et maximale émise par un mâle apparié lorsque sa partenaire est durablement absente (Mock, 1978a). La posture d'appel émise en présence du conjoint, par un subadulte ou comme salutation risque trop d'être simplifiée, écourtée ou déformée par d'autres comportements (sociaux, agressifs) qui compromettent la validité de la comparaison.

Pour chaque espèce la description fait le point sur les trois postures types de la famille et sur d'éventuels autres comportements :



- a) posture cou tendu vers le haut (« stretch »).  
 b) posture cou tendu vers le bas (clappement rituel : « snap »).  
 c) danse : dandinement avec courbette (« swaying motion »).  
 d) autres comportements.



Chaque fois que possible une illustration représente le comportement : le type de la posture et son degré d'importance, et même son absence, sont visualisés (**planche 6** et symboles près du nom d'espèce : croix si le rituel est absent, rayé de blanc si le comportement est secondaire).

**Planche 6** : Les postures d'appel des Ardéidés. Le type de la posture est souligné par l'orientation des rayures du fond :

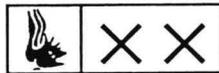
- Verticale : cou tendu vers le haut.
- Oblique : cou tendu vers le bas.
- Horizontale : danse.

L'écartement des rayures visualise le degré d'importance que nous attribuons à la posture pour l'espèce considérée :

- Important : rayures rapprochées.
- Secondaire : rayures écartées.
- Simple tendance : rayures discontinues.

### 1B1 : Aigrette neigeuse (*Egretta thula*) :

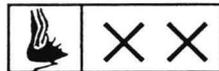
Meyerricks in Palmer (1962).



D'après cet auteur *E. thula* exécute des salves de coups de bec pouvant aller jusqu'à 10 coups d'affilée. C'est alors le cas extrême de l'exécution répétitive propre aux *Egretta*.

### 1B2 : Aigrette garzette (*Egretta garzetta*) :

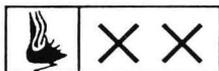
Blaker (1970), Voisin (1976).



a) ■ Composante la plus importante et la plus évidente de la parade. Le mâle s'accroupit en dressant les plumes dorsales, puis il se redresse cou tendu en émettant un « kou-kou-kou » très doux, bec pointé vers le ciel. Il s'accroupit à nouveau, le tout étant exécuté lentement. Soudain au plus bas de l'accroupissement, il décoche une salve de coups de bec rapides vers le ciel, 1 à 5 fois d'affilée, très caractéristique de la parade de l'aigrette, avec un « kok » sonore à l'apex. Blaker souligne que l'exécution est plus rapide et plus courte que pour le héron gardeboeuf mais il ne signale pas les salves. Peut être a-t-il observé le rituel à faible intensité ?

- b) et c) ■ Absents.
- d) ■ Vol cou tendu et bruyant signalé.

**1B3 : Aigrette bleu (*Egretta caerulea*) :** Meanley (1955), Meyerriecks in Palmer (1962), Rodgers (1978, 1980).



a) ■ L'oiseau s'accroupit lentement, le bec vertical avec, au point le plus bas, variante principale, un clappement discret, ailes un peu écartées et à demi abaissées. Il lance alors une série de 2 à 4 coups rapides vers le haut, l'extension étant maximale la dernière fois. La posture est répétée : 7 fois en 12 min, 17 fois en 30 min... Les subadultes ont tendance à faire une simple extension verticale du cou en criant, le mouvement multiple plus complexe de l'adulte semblant acquis progressivement par l'exercice ou par l'apprentissage (learning, courtship experience : Rodgers, 1978b). La variabilité entre individus et chez un même individu est assez importante.

- b) ■ Absent.
- c) ■ Selon Meanley (1955) après la posture d'appel « l'oiseau se balançait deux fois d'un côté sur l'autre » en reprenant l'attitude de repos habituelle.

**1B4 : Aigrette à ventre blanc (*Egretta tricolor*) :** Meyerriecks (1962), Rodgers (1977, 1978).



a+b) ■ Posture mixte. Seule espèce à associer dans un même mouvement la posture cou tendu vers le bas puis celle cou tendu vers le haut. En fait, le mâle baisse lentement le bec sous les pieds ou à leur niveau, cou tendu. Ensuite il s'accroupit lentement et au plus bas écarte un peu les ailes, légèrement pendantes, en produisant un clappement des mandibules lors d'une brusque flexion terminale. Il agrippe et secoue souvent une branche puis lève doucement la tête, bec vertical en écartant à nouveau les ailes quand il est redressé. Bec vertical, cou replié en arrière, nuque touchant le dos, ailes un peu abaissées, il lance alors 1 à 3 coups de becs verticaux (5 fois maximum) en criant (0 à 10 cris). Les deux postures pouvant être réalisées séparément, Rodgers pense que leur association est encore en cours d'instauration.

- c) ■ D'après Meyerriecks, lors du dernier coup de bec vers le ciel, l'oiseau se balance légèrement d'un côté à l'autre.

**1B5 : Aigrette rousse (*Egretta rufescens*) :**

Meyerriecks in Palmer (1962)

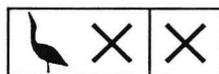


a) ■ Le mâle tend lentement le cou vers le haut puis en fin d'accroupissement accomplit une série de coups.

b) ■ L'oiseau en se baissant tend le cou vers le bas, à droite et à gauche, vers le bas de façon répétée et originale.

- c) et d) ■ Absents.

**1B6 : Héron pourpré (*Ardea purpurea*) :** Tomlinson (1974), 1A3.



a) ■ L'oiseau tend lentement le cou vers le haut, ponctuant cette phase ascendante de 2 à 5 clappements et de 1 à 3 « hou » graves mais faibles. Pas d'exécution en rafales comme le fait *E. garzetta*.

b) ■ Pas de coups de bec vers le bas mais les clappements sont homologues de ceux qui terminent la posture cou tendu vers le bas typique d'*Ardea cinerea*.

- c) et d) ■ Absents.

1B7 : **Grand héron bleu** (*Ardea herodias*) : Mock (1976).

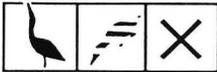


a) ■ Mouvement typique ; le héron lève doucement la tête, tend le cou, bec vertical, puis s'accroupit en râlant. Comportement le plus fréquent avant l'appariement, il est caractérisé par une grande variabilité individuelle (amplitude, angulation, vitesse, etc.). Chaque oiseau a un style personnel bien que respectant le rituel de l'espèce. Egalement accompli par la femelle après l'appariement lors des salutations ou pour solliciter l'apport de branches, voire occasionnellement, l'accouplement. Il est alors souvent réduit à un simple mouvement d'intention.

b) ■ Typique du genre : la tête ébouriffée, crête sortie, est lentement avancée vers le bas et l'avant. Les pattes sont fléchies et les mandibules brusquement clappées lors de la rapide avancée finale. Surtout orienté vers le bas (20 % au dessus de l'horizontale, 2 % vers le haut). Très peu effectué par les femelles. La fréquence ne semble pas liée à la proximité de celles-ci d'après Mock.

c) ■ Lors de l'accroupissement en tendant le cou vers le haut, l'oiseau passe son poids d'un pied sur l'autre : ébauche des pas de danse d'*Ardeola* ?

1B8 : **Héron cendré** (*Ardea cinerea*) :



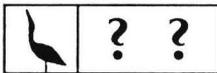
Verwey (1930), Milstein (1962), 1A2.

a) ■ L'archétype des postures d'appel : la première qui fut décrite et la plus connue. Comme *A. herodias*. D'après Milstein cette posture remplace progressivement les salutations classiques chez la femelle lors de l'élevage des poussins.

b) ■ Comme *A. herodias*. Pour Verwey « le snap » est le facteur le plus important qui mène à l'appariement.

c) ■ Non signalé contrairement à l'observation de Mock sur *A. herodias*. Peut-être parce que ce geste est très discret.

1B9 : **Héron mélanocéphale** (*Ardea melanocephala*) :



Symmes (1951), North (1963).

D'après North (1963), l'iris jaune vire au rouge rubis chez les deux sexes lors de la parade nuptiale.

a) ■ La posture typique cou tendu vers le haut est décrite avec un « roo-roo-roo-roo » gargouillant (43 observations).

Symmes (1951) la décrit chez deux couples, lors des salutations, dont une fois en râlant gorge dilatée. D'après North, le rituel peut varier : par exemple, lorsque l'oiseau s'accroupit, le cou peut osciller d'un côté sur l'autre, ou bien le cri peut être absent.

b+c) ■ Non décrits par ces 2 auteurs.

1B10 : **Grande aigrette** (*Egretta alba*, *Casmerodius albus*) :



Mac Crimmon (1974), Tomlinson (1976), Wiese (1976),

Mock (1978b), Voisin (1983).

a) ■ Mouvement beaucoup plus bref et vigoureux que chez *A. herodias*. Pour Mock, il est doublé 6 fois sur 965 cas ; pour Tomlinson il est souvent répété en rapide succession (sur 26 cas). Les plumes du dos s'ébouriffent lors de l'accroupissement. La distension de la gorge suggère un cri que les auteurs n'ont pas entendu, Tomlinson signalant cependant un bref bruit nasal. Seul les mâles accomplissent cette posture, avant l'appariement. D'après Wiese, cette posture numériquement dominante quand la femelle est à plus de quatre mètres est progressivement remplacée par le rituel cou tendu vers le bas qui devient le seul utilisé à moins d'un mètre. Tomlinson distingue le « stretch greeting », posture mixte (salutation + cou tendu vers le haut), qui est accompli comme salutation pendant l'incubation et l'élevage des poussins.

b) ■ Très semblable à celui de *A. herodias* d'après Mock mais moins variable ; presque inexistant chez la femelle et après appariement. Domine juste avant l'appariement d'après Wiese et est souvent exécuté à répétition d'après Tomlinson. Clappement audible.

c) ■ Mock décrit qu'entre les rituels le mâle bascule parfois d'un pied sur l'autre d'un mouvement léger de balance.

d) ■ Le « Bow » : l'oiseau ébouriffe brusquement ses longues plumes dorsales, quand il fléchit d'un coup les pattes. Mouvement souvent accompli lors d'un secouement rituel de branches, tête en bas, et par rafales : 10 fois en 20 secondes par exemple. Seul le mâle l'exécute mais ce rituel disparaît dès la première copulation. Comportement très fréquent quand les femelles s'approchent du célibataire. Hancock (1984) décrit un vol rituel cou tendu.

N.B. : Nous n'avons pas fait de distinction entre les quatre sous-espèces (*egretta*, *alba*, *modesta*, *melanorhynchos*), considérant que les différences entre publications relèvent autant des conditions d'observation selon les auteurs que de différences sub-spécifiques significatives. Sheldon (1987) considère cependant, d'après l'analyse de l'A.D.N., que les races *alba* et *modesta* sont aussi distinctes entre elles qu'elles le sont d'*Egretta intermedia*.

#### 1B11 : Aigrette intermédiaire (*E. intermedia*) : Blaker (1970).



a) ■ Blaker estime que le geste est dans toutes ses composantes identique à celui d'*E. garzetta*... pour laquelle il ne décrit pas les salves répétitives : donc il s'agit bien d'une extension simple de type *Ardea* et non pas en salves de type *Egretta*.

b) ■ Similaire à *A. cinerea* avec érection des plumes dorsales ; fréquente pour les deux sexes (qui l'utilisent comme salutation). Ni cri ni clappement. Le plus fréquent juste avant et après l'appariement.

c+d) ■ Non décrits.

#### 1B12 : Héron gardeboeuf (*Bubulcus ibis*) :



Meyerricks in Palmer (1962), Skead (1966), Blaker (1969), Lancaster(1970), Berthelot-Navizet (1991).

a) ■ Comparativement à la posture du héron cendré, ce rituel nous semble plus secondaire et effectué avec moins de perfection, le bec étant moins vertical, l'extension puis l'accroupissement moins marqués. D'après Blaker un « ow-rooo » est émis bien que 37 % des cas furent silencieux. Après l'appariement les deux sexes l'emploient dans leurs salutations, de façon souvent atténuée par la femelle mais le « ow » (ou « rooo ») se mue progressivement en « aah », rude, émis pendant les salutations.

b) ■ Blaker ne cite que la menace (*forward*). Lancaster signale le clappement-menace (*snap-forward*) et, séparément, l'existence d'une tache de peau bleue et nue derrière le cou. Skead décrit de violents coups de bec vers le bas. Nous avons également signalé ce comportement, en estimant qu'il sert à exhiber la tache bleue de la nuque. Un cri particulier est alors émis (voir IA4).

c) ■ Meyerricks indique un mouvement dansant circulaire. Blaker cite un balancement fréquent qui nous a paru être une nette ébauche de la danse qu'effectue *Ardeola*.

d) ■ La posture de fond de la parade nuptiale, voûtée, ailes un peu ballantes, bien qu'omniprésente ne constitue pas à notre avis une véritable posture d'appel.

1B13 : *Butorides striatus sundevali* : Kushlan (1983).



Sibley et Ahlquist (1991) considèrent les sous-espèces de *Butorides striatus* comme étant aussi distinctes que le sont *Egretta thula* et *Egretta garzetta*. *Butorides striatus sundevali* est une des 30 races retenues pour le héron vert dans le

Hancock et Kushlan (1984). Cette « forme » est endémique des Galapagos. Le mâle possède un territoire permanent et probablement une femelle attirée. Cette territorialité se traduit par des parades simplifiées et abrégées parfois exécutées hors du nid : couleurs de la femelle, comportements agressifs et de parade nuptiale sont moins accentués que pour l'espèce nominale. Surtout, la composante dansée est atténuée chez le mâle et absente chez la femelle qui produit les deux autres postures d'appel, avant et après l'appariement. La différence de comportement entre les deux sexes est donc atténuée.

1B14 : Héron vert (*Butorides striatus*)



Meyerriecks in Palmer (1962).

Comportement supposé type des Butorides.

a+c) ■ Posture mixte : la posture cou tendu vers le haut, classique, est exécutée en même temps que le balancement d'un pied sur l'autre, avec un « aaroo » lors de l'extension. La femelle peut le produire, mais en silence, après l'appariement.

b) ■ Tend le cou vers le bas avec un clappement audible et une flexion vigoureuse lors de l'extension. Par le mâle uniquement, avant appariement.

d) ■ Juste avant l'appariement le mâle effectue des vols nuptiaux circulaires et bruyants avec cou recourbé et dos ébouriffé.

1B15 : Bihoreau violacé (*Nycticorax violaceus*) : Nice (1929).



Dans son résumé Nice distingue deux composantes distinctes très rapprochées, pour ne pas dire confondues dans un seul mouvement mixte :

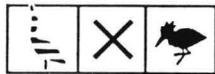
a) ■ Cou tendu vers le haut typique ; rapidement répété (9 fois dans la minute), en émettant un cri sourd.

b) ■ Non décrit.

c) ■ « overbalancing himself as he made a very low bow with all plumes extended ».

1B16 : Bihoreau gris (*Nycticorax nycticorax*) : Meyerriecks in Palmer

(1962), Voisin (1970), Piette (1986).



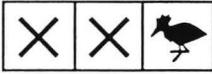
a) ■ Piette décrit la survenue de cette posture effectuée à faible intensité pendant la parade chez des oiseaux captifs.

b) ■ Absent.

c) ■ La « danse » est le comportement majeur de la parade. Réalisée par le mâle avant appariement, quelques fois bien après l'accouplement ; rarement et à faible intensité, par la femelle appariée. Le mâle se dresse, pattes raidies, puis courbe le cou, rabaisant le bec entre les deux pieds, voire en dessous, ce qui fait retomber les deux ou trois plumes ornementales blanches de la crête vers l'avant. Plumage lisse et cri discret : « zzzdong » Piette (1986), « Plup-buzz » (Allen et Mangels). En même temps il lève une patte puis l'autre, se dandinant doucement. Il accomplit au mieux 3 ou 4 révérences d'affilée, parfois en avançant un peu ou en faisant un tour complet sur place.

d) ■ La « courbette » décrite par Voisin (1970) : l'oiseau se dresse verticalement puis baisse et lève la tête, en plaquant le plus souvent une brindille contre sa poitrine : rituel symbolique de construction du nid.

1B17 : **Crabier chevelu** (*Ardeola ralloides*) :



Sterbetz (1962), Voisin (1980) + IA5.

a,b,d) ■ Rien d'observé.

c) ■ La danse est la seule posture d'appel. Scapulaires, aigrettes et plumes du cou sont hérissées tandis que l'oiseau baisse le bec entre les pieds et se dandine nettement d'une patte sur l'autre, le pied étant parfois relevé au dessus de l'oeil. Après trois à six balancements consécutifs l'oiseau marque une pause. A forte intensité les deux ailes sont nettement étalées et les pattes très raides.

1B18 : **Butor d'Amérique** (*Botaurus lentiginosus*) :



Torrey (1889) in Palmer (1962).

a) ■ « L'oiseau ouvre et referme son bec rapidement produisant un clappement répété 3 à 5 fois. Puis il émet trois à huit fois une note trisyllabique en pompant (en tendant le cou vers le haut). Les pompes furent associées à de violentes contorsions ». Divers auteurs signalent que les plumes blanches latérales de la base du cou, masquées d'habitude, deviennent visibles lors de l'action de pomper ou pendant l'accroupissement (in Palmer, 1962).

b,c) ■ Rien de signalé.

d) ■ Vols de poursuite, pattes pendantes décrits.

1B19 : **Onoré du Mexique** (*Tigrisoma mexicanum*) : Sutton *et al.* (1950).



a) ■ « Plusieurs fois l'oiseau, bec pointé vers le haut, tendit son cou et son corps verticalement, jusqu'à ce que le jaune vert vif de la peau déplumée de la gorge et les barres du cou soient bien visibles. Lentement et rythmiquement il bougea tête et cou de bas en haut, émettant en même temps quelques sourds cris. Après être revenu en position normale, son cou frémit lentement, il dressa les plumes de la crête et ébouriffa le long et lourd plumage de son cou en silence ». Dickey et Van Rossem (1938) et Wetmore (1965), (d'après Hancock et Kushlan, 1989), signalent aussi la posture cou tendu vers le haut, effectuée par les deux partenaires.

b,c) ■ Rien de cité.

1B20 : **Onoré rayé** (*Tigrisoma lineatum*) :



Rossi (1958) in Hancock et Kushlan (1989).

■ Les deux membres d'un couple captif courbaient et enlaçaient leurs cous dans une lente danse, où l'un tendait le cou d'un côté et de l'autre tout en claquant du bec tandis que le second tendait le cou vers le haut en se dressant dans la posture du butor.

1B21 : **Onoré à huppe blanche** (*Tigriornis leucopholus*) : Christy in

Bannerman (1930) d'après Hancock et Kushlan (1989).



■ Un oiseau captif, « queue et primaires étendues comme un paon, cou rétracté, huppe blanche déployée bien en évidence, le bec pointé au centre, bougeait rythmiquement d'un côté à l'autre en émettant un sifflement ».

## DEUXIEME PARTIE : DISCUSSION

L'étude comparative des parades d'Ardéidés n'est pas nouvelle. En 1960 Meyerriicks comparait le comportement reproductif de quatre hérons nord-américains. Depuis, divers auteurs dont Blaker (1969), Mock (1979), Voisin (1980), etc. ont publié des comparaisons, généralement entre deux espèces. Curry-Lindhal (1971) et Tomlinson (1976) ont effectué une synthèse comparant le comportement de plusieurs Ardéidés. Depuis, le nombre et la qualité des publications se sont accrus [voir récapitulatif de Mock (1978c) *in* Wading birds]. En langue française les ouvrages de Gérardet (1978) pour les Ardéidés européens, Hancock & Kushlan (1989) au niveau mondial, constituent une approche complète de la famille.

En préambule à la discussion nous rappelons le cadre général du déroulement de la parade chez les Ardéidés (2A). Nous discutons ensuite des rituels attractifs (2B), autres qu'attractifs (2C) et des problèmes pratiques et théoriques que pose l'observation des parades (2C).

### 2A : LE DEROULEMENT GENERAL DE LA PARADE CHEZ LES ARDEIDES

Il est admis que les ardéidés coloniaux paradent dans la héronnière, au nid ou près du futur nid, le site de parade pouvant être alors utilisé successivement par plusieurs oiseaux (Lancaster, 1970). Les mâles investissent la héronnière en début de saison, l'endroit étant souvent distinct des repaires et dortoirs habituels.

Chaque mâle revendique un territoire qu'il défend contre tout congénère par des postures de menace, des vols poursuites, voire de rares et brèves luttes. Progressivement apparaissent, outre ces comportements agressifs, quelques rituels attractifs destinés aux femelles, émis sur divers sites du territoire. Le mâle se fixe sur un lieu préférentiel, souvent le nid (ou l'emplacement du futur nid). Les femelles regardent plusieurs mâles et se regroupent autour. Bien que cycliquement repoussées elles se rapprochent progressivement, la taille du territoire défendu se réduisant. Leur présence stimule le mâle dont la fréquence et l'intensité des comportements attractifs augmente.

Il semble que chez certaines espèces, la posture cou tendu vers le haut, numériquement dominante à ce stade, soit remplacée par celle cou tendu vers le bas à faible distance (un mètre). Les vols circulaires et bruyants sont utilisés par le mâle avec effet de (en faisant semblant de ?) repousser les femelles, et par celles-ci avec pour résultat de se rapprocher du nid.

Une femelle finit par être acceptée, souvent après plusieurs essais infructueux. L'instant précis de l'appariement s'effectue sans comportement particulier, si ce n'est peut être une posture de salutation exacerbée.

S'apparier demande au mâle de quelques heures à quelques jours (11 jours une fois d'après Rodgers, 1978). Le mâle dont les couleurs pâlisent aurait peu de chances de s'apparier (Lancaster, 1970).

La seconde moitié de la parade commence juste après l'appariement : les comportements ne sont plus ceux d'un mâle célibataire mais ceux, réciproques, des deux partenaires.

Les rituels attractifs ne sont plus nécessaires ; par contre d'autres rituels et activités communes font baisser la tension et renforcent les liens du couple bien que le divorce ou la répudiation, même peu fréquents, soient encore possibles.

Tableau I.

Comparaison des postures d'appel		Espèces			
		a	b	c	
				0	0
				0	0
				0	0
				0	0
			0		?
			0	0	0
			0		-
			0		0
			?	?	0
			0		-
			0		0
			0		
			0		
			0		
			0	?	?
			0	0	
		0	0	0	
			?	?	0
Tot. : 18/60 (30%)					

postures :	sp. obs. / tot. sp. (%)
	Egretta 5/11 (45 %)
	Syrigma 0/2
	Ardea 6/12 (50 %)

30 premières espèces (milieu)	sp. obs. / tot. sp. (%)
	Nycticorax 2/4
	Gorsachius 0/3
	Ardeola 1/6
	Botaurus 1/4
	Ixobrychus 0/8
	Zebrilus 0/1
	Tigrisoma 0/5
	Cochlearius 0/1
	Tot. : 1/19 (5%)

## 2B : LES RITUELS ATTRACTIFS QUI PRECEDENT L'APPARIEMENT

Seul un petit nombre des comportements du répertoire de la famille des Ardeïdés a été ritualisé pour la parade nuptiale, en acquérant la fonction d'attraction-séduction de la femelle par le mâle.

Ces rituels séducteurs nous semblent très importants : chaque espèce a intérêt à se démarquer nettement de ses voisines lors de la période cruciale où les partenaires se choisissent pour se reproduire. La pression de sélection, en accentuant les différences entre espèces, pourrait éviter le gaspillage énergétique d'une tentative d'hybridation. Les rituels de séduction sont donc divergents entre espèces, exerçant la double fonction d'attirer le partenaire de même espèce, et de repousser d'éventuels partenaires d'espèces différentes mais proches parentes. Ils sont donc hautement significatifs en termes de spécificité.

Après l'appariement les jeux sont faits : on ne voit pas quel avantage sélectif pourrait alors apporter une divergence des comportements. Ils nous semblent d'ailleurs assez voisins d'une espèce à l'autre dans la famille.

Avant l'appariement les comportements visuels sont nettement privilégiés (sauf chez les butors), les manifestations auditives ne visant qu'à attirer le regard et à souligner les manifestations visuelles. Il existe un répertoire gestuel de base commun à tous les Ardeïdés. La divergence de certains rituels de ce répertoire peut être cernée au fur et à mesure que s'amenuise le degré de parenté des espèces considérées. Les postures d'appel étant les plus différenciées sont révélatrices sur ce plan.

La gestuelle corporelle utilisant le bec et le cou offre cependant des possibilités relativement limitées et expose au risque d'erreur. En effet des familles non apparentées aux Ardeïdés utilisent des attitudes voisines. En conséquence nous limitons la comparaison aux seuls Ardeïdés (à l'exception d'un bref aparté sur les Ciconiiformes), en distinguant les postures d'appel des autres rituels attractifs.

### 2B1 : Les postures d'appel

Beaucoup d'ornithologues ne connaissent de la parade des hérons que les postures d'appel. Si ce constat est réducteur il signifie cependant que ces postures sont perçues au premier coup d'oeil comme une caractéristique distinctive de ces espèces. Ces comportements typiques — pour ne pas dire emblématiques — de l'espèce considérée ne sont pourtant pas véritablement spécifiques. En effet, les espèces voisines exécutent souvent le même mouvement, bien que parfois atténué, voire franchement bâclé. Seules l'intensité, la perfection, ou une variante de l'exécution rendent la posture d'appel réellement spécifique. En plus, pour une même espèce Meyerriecks distingue, à juste titre, divers degrés d'intensité dans l'exécution d'un même mouvement, le rythme accéléré, en rafales, pouvant être le niveau de haute intensité.

---

**Tableau I** : La comparaison des postures d'appel des Ardeïdés.

On remarque sur ce tableau que :

- Certaines espèces n'exécutent qu'une posture (salves rapides d'*Egretta garzetta*, danse d'*Ardeola ralloides*).

- D'autres associent deux postures en un seul mouvement mixte : cou tendu vers le bas puis vers le haut pour *E. tricolor*, cou tendu vers le haut en se dandinant pour *Butorides striatus virescens*.

- *Bubulcus* et *Butorides* présentent des composantes des trois postures d'appel.

- Plusieurs espèces accentuent nettement une posture (cou tendu vers le haut pour *Ardea*, vers le bas pour *Bubulcus*) les autres postures étant plus secondaires voire à peine ébauchées.

- Globalement on passe progressivement des salves rapides d'*Egretta* à la lente danse de *Ardeola* avec des intermédiaires où les comportements absents ou vestigiaux permettent de cerner la dérive évolutive des postures d'appel.

---

Pour nous il s'agit de véritables « comportements sexuels primaires » (ou plus exactement de rituels pré-nuptiaux primaires), car ils sont déterminants pour la survenue effective de la copulation ultérieure.

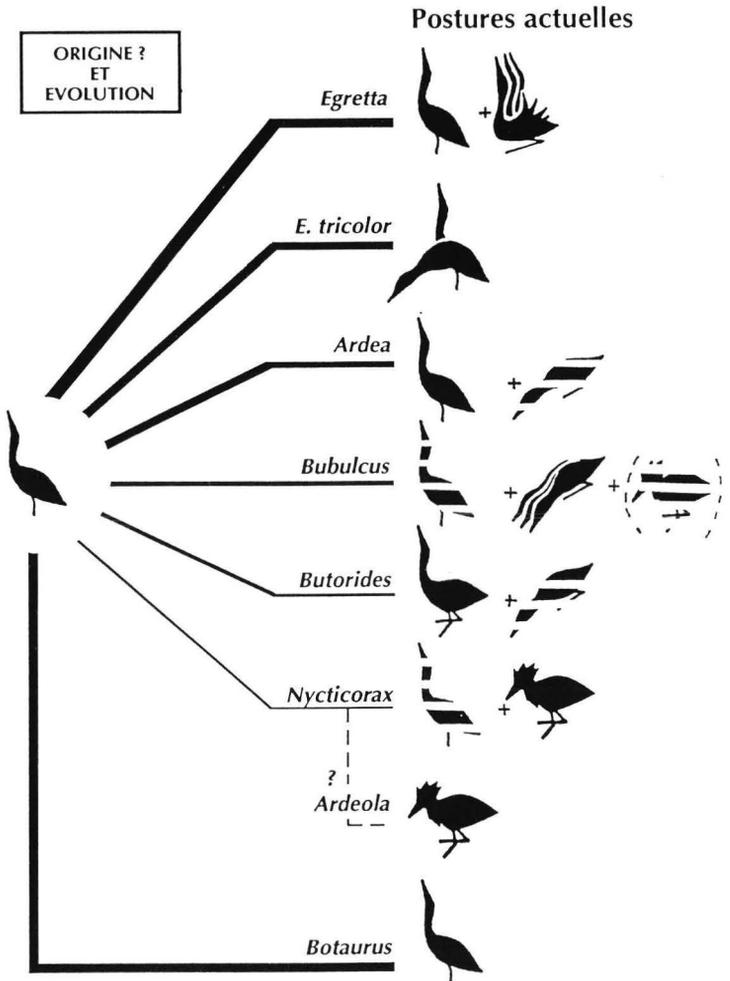
L'analyse de ces postures porte sur huit points (de a à h) :

a) **L'arsenal des parades** : trois postures d'appel différentes existent dans la famille, pensons-nous, chaque espèce se distinguant des autres par l'usage qu'elle fait de ce répertoire gestuel réduit.

Ces trois postures d'appel sont :

- 1) le cou tendu vers le haut, avec deux variantes (en salves rapides chez *Egretta*, lentement pour *Ardea*) ;
- 2) le cou tendu vers le bas ;
- 3) la danse.

Tableau II.



La posture cou tendu vers le bas coexiste avec les deux autres postures d'appel chez *Bubulcus*. Elle apparaît donc comme une posture autonome et non pas, comme on pourrait penser, en tant que forme transitoire entre la danse et la posture cou tendu vers le haut. En effet la posture mixte de *Butorides*, qui associe danse et cou vers le haut suffirait à assurer la transition, indépendamment de l'existence d'une posture cou tendu vers le bas.

b) **La comparaison de ces postures** est facile à faire sur le **tableau I** où nous avons visualisé pour 18 espèces outre les variantes posturales, le degré d'importance que nous leur attribuons (voir légende du **tableau I**).

c) **L'origine des postures d'appel** est probablement la posture cou tendu vers le haut. Celle-ci semble être le rituel séducteur de base, le plus ancien de la famille. Divers indices nous le suggèrent :

- Chronologiquement cette posture apparaît en premier lors du déroulement de la parade : elle précède les salves rapides d'*Egretta garzetta* et la posture cou tendu vers le bas des *Ardea* (*Egretta alba* incluse), de *Bubulcus* et de *Butorides*.

- Alors que les femelles d'*Ardea cinerea* utilisent volontiers la posture cou tendu vers le haut comme salutation après l'appariement, elles emploient très peu la posture cou tendu vers le bas ... d'apparition plus récente ?

- Rodgers a constaté que les subadultes de *Florida caerulea* emploient souvent la posture cou tendu vers le haut d'une façon simple et unique, et beaucoup moins la version répétée, plus complexe et probablement plus récente, de l'adulte, qui n'atteint sa pleine amplitude qu'après une phase de mise au point. Ceci signifierait-il qu'elle est moins innée (moins « ancrée ») que la posture ancestrale, et qu'elle nécessite davantage d'exercice ?

- Dans la sous-espèce *sundevali* de *Butorides* qui présente aux Galapagos une parade simplifiée, c'est surtout la composante dansée (qui serait la plus récente ?) qui est atténuée chez le mâle (et absente chez la femelle) alors que l'exécution de la composante cou tendu vertical n'est pas amoindrie.

#### d) **Le sens de l'évolution des parades**

Avec le temps, chaque espèce aurait accentué les petites variantes initiales, présentes à l'état de tendances, et diversifié la posture d'appel d'origine dans un sens qui lui était propre (voir **tableau II**) :

- Les *Egretta* n'auraient fait que répéter la posture ancestrale par une salve finale rapide (renforcement du signal).

- Les *Ardea* auraient ajouté une posture supplémentaire, le cou tendu vers le bas qui serait devenu le rituel principal de *Bubulcus*.

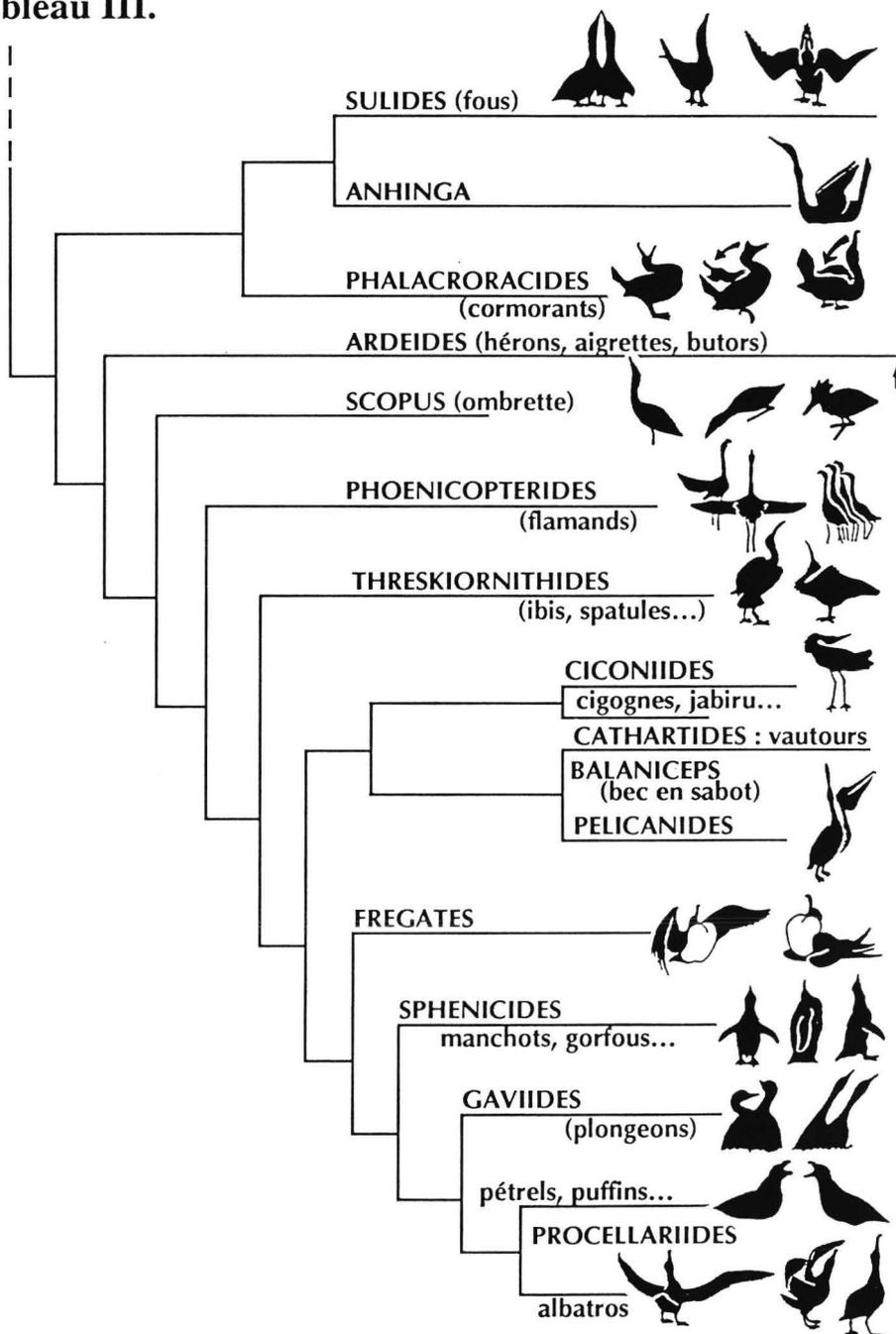
- *Nycticorax* aurait développé le dandinement plutôt que le coup de bec vers le bas, qui n'apparaît pas chez lui.

- *Ardeola* n'aurait développé que la danse et se serait libéré complètement de la posture ancestrale dont il ne reste même plus de tendances vestigiales.

e) **Les limites du raisonnement** : dans la logique de l'évolution décrite ci-dessus on pourrait penser que les genres *Botaurus* et *Ixobrychus*, « voisins » des *Ardeola* dans la classification, exécutent une danse séductrice élaborée. En fait peu d'observations fiables et complètes, de *visu*, ont été rapportées sur leurs parades et d'éventuelles postures d'appel dans un contexte non perturbé.

L'évolution peut être illustrée par les arborescences de l'arbre phylogénique. D'après l'analyse de leur ADN ces deux genres se seraient séparés précocement des hérons typiques (Ardéinés et Nycticoracinés) dont nous venons de parler. Leurs parades nuptiales auraient donc pu évoluer dans une autre direction n'accordant plus la prééminence à l'aspect postural ni même à l'aspect visuel de la parade. En effet l'observation de terrain souligne que ces espèces plus ou moins cryptiques, vivant dans des milieux fermés à visibilité réduite, ont beaucoup misé sur les signaux auditifs, avec des chants très particuliers bien connus. Cependant l'aspect visuel et

Tableau III.



même postural a dû persister car *Ixobrychus* est dimorphique, *Botaurus* présente une collerette de plumes spéciales autour de la tête qui doit servir à faible distance et les deux espèces exécutent pour se camoufler la posture dite « du piquet », bec vertical, corps dressé.

Par ailleurs nous avons trouvé, après avoir écrit les lignes précédentes, la description de Torrey (1889) in Palmer (1962) pour *Botaurus lentiginosus*, qui s'apparente effectivement à la posture cou tendu vers le haut (voir 1B18).

Enfin les descriptions concernant les Onorés, Ardéidés primitifs, bien qu'un peu confuses, soulignent nettement la présence, entre autres, de cette composante cou tendu vers le haut.

f) **L'ancienneté de la posture ancestrale** est sûrement très grande. En effet un bref coup d'oeil aux familles voisines dans l'ordre des Ciconiiformes (**Tableau III**) permet de réaliser que les postures bec vertical, cou tendu ou rejeté en arrière sont très répandues dans les rituels nuptiaux de l'ensemble de l'ordre, débordant très largement de la famille des Ardéidés. En particulier les familles apparues avant les Ardéidés possèdent ce type de manifestation qui est donc antérieure à l'émergence de cette famille (ex : danse cou tendu des Fous à pieds bleus). Il s'agit donc de postures homologues révélant les liens de parenté. Ceci dit, par convergence, des familles non apparentées aux Ciconiiformes utilisent également, de façon accessoire ou importante, des postures nuptiales analogues (Anatidés, Gruidés...), mais alors sans conséquence car des critères beaucoup plus évidents empêchent tout risque d'hybridation avec les Ciconiiformes.

D'après Austin et Singer (1990), le plus ancien fossile d'Ardéidé remonte à l'Eocène inférieur d'Angleterre (60 millions d'années) mais on remonte jusqu'au Crétacé (135 + ou - 20 millions d'années) pour un ancêtre des Flamands ou même des Plongeurs (Gaviidés), familles apparaissant d'après Sibley et Ahlquist (1991) bien après les Ardéidés (mais ces dernières datations ne sont peut-être pas très fiables).

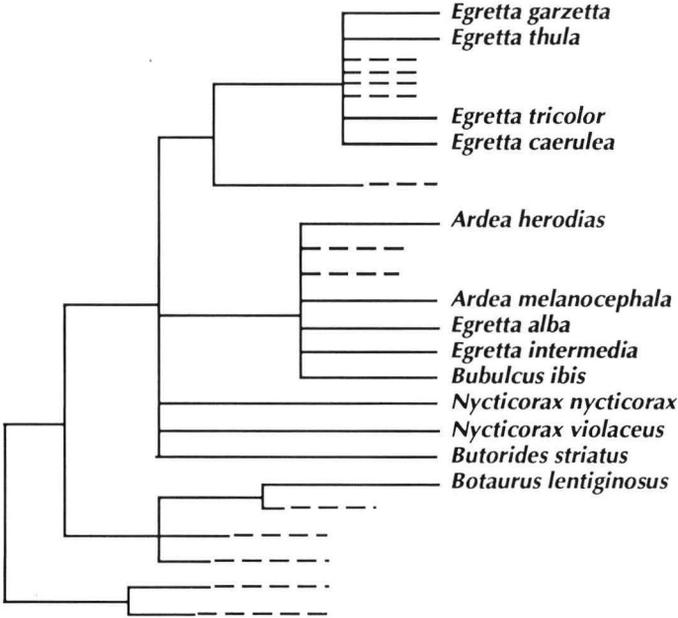
#### g) **La concordance avec les classifications basées sur l'ADN.**

Ces dernières années deux classifications ont proposé d'organiser les Ardéidés directement en fonction de l'analyse de leur ADN : celle de Sheldon (1987) et celle, plus précise de Sibley et Ahlquist (1991). Ces classifications établissent les liens de parenté d'une façon presque indiscutable car quasiment affranchis des convergences adaptatives. Elles permettent d'établir des arbres « généalogiques » précis avec une estimation de la chronologie des divergences, voire de leur ancienneté.

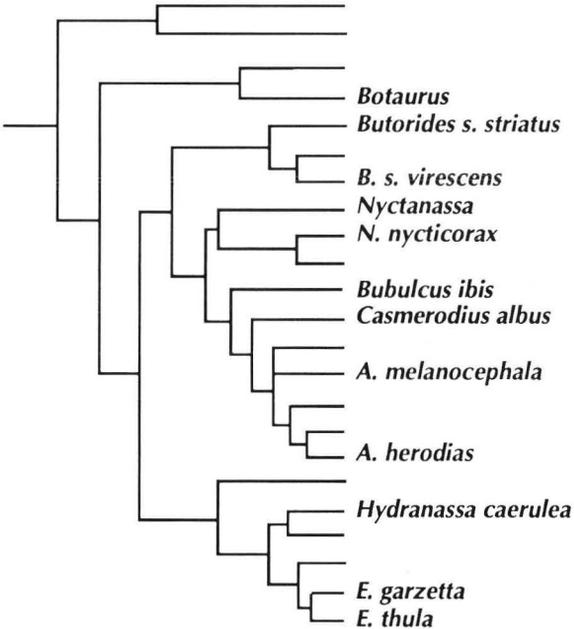
13 des 18 espèces d'Ardéidés de notre tableau comparatif figurent dans ces deux classifications : **Tableau IV** (d'après Sheldon, 1987) et **Tableau V** (d'après Sibley et Ahlquist, 1991). Le parallélisme entre ces arbres phylogéniques et le classement basé sur les postures d'appel des Ardéidés est trop étroit pour relever de la coïncidence, en particulier pour *E. alba*, *E. intermedia*, *Bubulcus ibis* qui posent problème dans les classifications usuelles.

Cependant entre notre **Tableau I** et ces deux classifications on note deux inversions, apparemment discordantes, dans l'ordre de succession des espèces. D'une part *E. tricolor* et *E. caerulea* sont classées en ordre inverse de celui de Sheldon, d'autre part le groupe *Butorides-Nyctanassa-Nycticorax* est inversé par rapport à l'agencement proposé par Sibley et Ahlquist. En fait il ne s'agit que d'une apparence : pour restituer le même ordre il suffit d'opérer une rotation de la fin de branche concernée dans l'arbre de Sibley et Ahlquist. Ce pivotement ne modifie en rien la chronologie passée d'apparition des espèces. L'interprétation des filiations reste intacte. Par contre la concordance entre les trois classifications est augmentée et souligne que le classement basé sur les postures d'appel est le reflet macroscopique et phénotypique du génome de ces oiseaux.

**Tableau IV** : Arbre phylogénique d'après Sheldon (1987).



**Tableau V** : Arbre phylogénique d'après Sibley et Ahlquist (1991).



#### h) Le raisonnement phylogénique

Les discordances que nous venons de signaler révèlent qu'il importe de raisonner de façon chronologique en suivant les branches de l'arbre phylogénétique. En fait le raisonnement linéaire, que nous avons tenu et qui considère qu'une divergence mène progressivement de la posture d'appel d'*Egretta thula* à la danse d'*Ardeola*, ne correspond pas à la réalité. A ce raisonnement de « transition », exposé au paragraphe d) et au **Tableau II**, il faut donc préférer l'interprétation qui suit, correspondant au **Tableau VI**. En effet si on respecte le dendrogramme précis de Sibley et Ahlquist (1991) l'évolution dans le temps des postures d'appel des Ardidés suit alors une logique simplificatrice.

La posture ancestrale devait être assez confuse car outre la posture principale prépondérante (cou tendu vers le haut) elle associait probablement de façon intriquée les composantes « danse » et « cou tendu vers le bas », voire une composante ailes écartées et queue étalée, que l'on observe peut être chez certains Onorés.

Les espèces d'Ardidés ayant précocement divergé, *Tigrisoma*, *Botaurus*, voire *Syrigma*... risquent fort d'associer encore confusément ces tendances dans leur parade actuelle, mais les descriptions que nous possédons sont moyennement fiables car plutôt anecdotiques.

La posture mixte de *Butorides* constitue le début d'une différenciation des trois composantes de la posture ancestrale : dans cette espèce, la posture cou tendu vers le bas s'autonomise alors que les deux autres composantes, danse et cou tendu vers le haut, restent associées.

A la divergence suivante, *Bubulcus* présente les trois tendances bien séparées. Du côté de la branche *Ardea* la composante dansée ne laisse que de discrètes traces ou disparaît complètement. Chez *Ardea purpurea*, en bout de cette lignée évolutive, on voit même disparaître la composante cou tendu vers le bas dont il ne reste que quelques clappements vestigiaux émis quand l'oiseau tend le cou vers le haut.

Vers le rameau *Nyctanassa-Nycticorax*, la composante cou tendu vers le bas disparaît chez *Nyctanassa*, alors que persiste le mouvement mixte de *Butorides* (danse + cou vers le haut). Au stade suivant, chez *Nycticorax* ces deux composantes sont dissociées. L'accent est mis sur la danse qui constitue la seule composante d'*Ardeola* situé à l'extrémité de cette lignée évolutive.

Sur le rameau *Egretta*, par analogie avec *Butorides*, on peut penser que la posture mixte d'*E. tricolor* révèle un stade ancestral ou les deux postures cou tendu sont en cours de dissociation alors que la composante dansée a déjà disparu. *Egretta rufescens* présente ces deux tendances bien distinctes. Les autres *Egretta* n'effectuent plus que la composante cou vers le haut, nettement accentuée par une exécution répétée, voire en rafales chez *E. thula* (voir **Tableau VI**).

---

#### Tableau VI :

Avec le temps la ritualisation des postures séductrices s'est accentuée et simplifiée en trois stades séparés :

1) Séparation des trois composantes de la posture ancestrale. Les postures mixtes de *Butorides* et d'*Egretta tricolor*, véritables vestiges comportementaux ancestraux, témoignent que l'individualisation des tendances s'est réalisée en plusieurs fois chez des espèces distinctes.

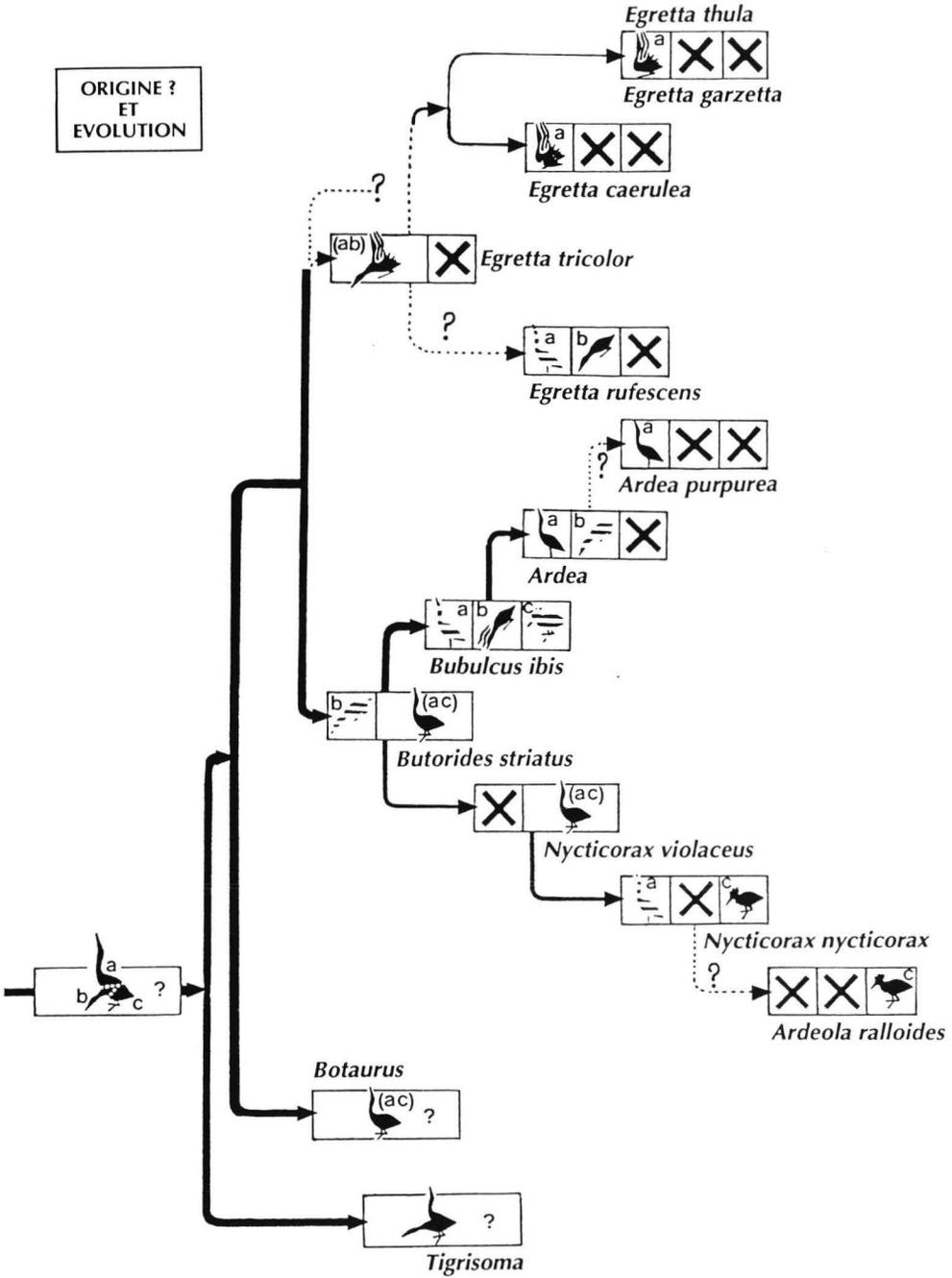
2) Suppression d'une puis de deux composantes pour n'en garder qu'une seule en fin de chaque lignée : *Egretta thula*, *Ardea purpurea*, *Ardeola ralloides* n'exécutent plus qu'une posture d'appel.

3) Exécution répétée de la posture d'appel principale, parfois réalisée en salves rapides (*E. thula*).

(Sur ce tableau les filiations non confirmées par l'analyse de l'ADN sont en pointillé).

---

Tableau VI.



## 2B2 D'autres rituels attractifs

Divers comportements secondaires sont utilisés par les Ardéidés pour attirer la femelle en vue de l'appariement : vols spéciaux (circulaires, bruyants...), cris spéciaux, ailes abaissées ou étalées, postures particulières (voûtée, ébouriffée), secouement rituel de branches etc.

Leurs différences d'une espèce à l'autre nous semblent moins marquées que pour les postures d'appel, à quelques exceptions près qui figurent dans nos tableaux comparatifs. La ritualisation du secouement de branches, présente chez beaucoup d'espèces, n'a été accentuée que chez deux d'entre elles : *Egretta alba*, où ce comportement met en valeur les plumes ornementales de son dos bien ébouriffées (le *bow* : Mock, 1978) et *Nycticorax nycticorax* où le geste plus élaboré consiste en la présentation rituelle d'un rameau (Voisin, 1970). Ces cas isolés sont peut-être les prémisses d'une divergence évolutive mais ne correspondent pas actuellement à une tendance évolutive de fond de la famille.

Les cris spéciaux seraient dignes d'analyse d'autant que les *Butors* et les *Ixobrychus* les ont bien développés. Les vols spéciaux concernent parfois des oiseaux appariés ; d'après Meyerriecks les petites espèces auraient plus de manifestations aériennes que les grandes. Ce critère de taille, s'il est vérifié, serait plutôt source de convergences (analogie), que de divergences (homologie), ce qui limite l'intérêt des vols en tant que critère indicateur de parenté.

Autres critères de convergence : la couleur blanche et les grandes plumes blanches dorsales qui ont conduit à classer dans les aigrettes les *Egretta* vraies mais aussi *E. alba* et *E. intermedia* que l'analyse de leur ADN place dans les *Ardea* (Sheldon, 1984).

Signalons que les comportements juvéniles ritualisés pour la parade nuptiale (posture de quémandage, offrande de proies...) ne sont pas employés chez les hérons. Yeates (1940) a bien décrit un butor mâle nourrissant une femelle, gueule grande ouverte, lors d'un accouplement, mais d'autres observations ont infirmé l'aspect éventuellement ritualisé de ce cas isolé.

## 2C : LES COMPORTEMENTS NON ATTRACTIFS

Ces comportements peuvent survenir avant et pendant l'appariement (on peut alors se demander s'ils font partie ou non des rituels séducteurs). Après l'appariement certains remplissent des fonctions complémentaires des rituels attractifs initiaux.

### 2C1 : Les comportements de post appariement

(considérés dans leur ensemble).

Toilette mutuelle, prise de bec... leur différenciation semble sans objet car les deux oiseaux sont appariés ; où serait l'avantage sélectif ?

Ils sont donc peu informatifs sur la classification de l'espèce. Ils peuvent être ritualisés, sans avoir pour autant la fonction d'attraction du conjoint.

### 2C2 : Les comportements agonistiques et d'alerte

(agression - apaisement - salutation).

Ils doivent être perçus et compris rapidement par toutes les espèces qui fréquentent la héronnière car ces comportements mettent en jeu la sécurité ou réduisent tensions et agressions, sources de gaspillages énergétiques inutiles : ils sont donc soumis à une forte convergence entre espèces, même très différentes, alors que les rituels séducteurs, au contraire, sont soumis à divergence.

Les comportements agressifs sont omniprésents dans les relations sociales des Ardéidés. Lors des parades nuptiales ils remplissent une fonction de territorialité précise, le mâle repoussant tout congénère en début de parade, même

les femelles. Il est alors partagé entre le désir d'attirer la femelle et ses tendances agressives de protection du territoire. Ces dernières peuvent perturber l'exécution des rituels ou donner naissance à des comportements de substitution. Les manifestations antagonistes, malgré leur fréquence pendant la parade ne sont ni spécifiques, ni caractéristiques de cette période, étant réalisées habituellement en cas de conflit.

Les comportements d'apaisement et de salutation peuvent être révélateurs des rituels attractifs. Ceux ci sont à l'opposé des rituels répulsifs et sont donc parfois utilisés sous une forme atténuée, parfois mixte, lors des salutations, étant alors un reflet amoindri de la véritable posture d'appel (cf. **planche 1**).

### **2C3 : La copulation et les comportements de confort** (toilette, grattage, ébrouement...).

Ils ne semblent pas présenter de différences notoires entre espèces d'Ardéidés, ni de fonction attractive. Chez les Anatidés par contre, suite à leur ritualisation, certains mouvements de toilette font partie intégrante de la parade nuptiale en tant que comportements attractifs, acquérant alors une fonction de séduction.

Les longues séances de toilette des Ardéidés n'ont qu'une fonction de nettoyage effectif, d'entretien, et de ce fait, de mise en valeur des plumes ornementales, d'ailleurs importante à cette époque où le plumage doit être beau et contrasté pour véhiculer les messages sexuels ritualisés.

Juste après l'appariement la toilette permet peut être de canaliser, de rediriger quelques tendances agressives et aurait alors une fonction apaisante, renforçant par là les liens du couple en formation.

### **2C4 : Les comportements de substitution**

L'oiseau effectue un comportement imprévu en remplacement d'un autre comportement qu'il ne peut ou n'ose pas réaliser. Par exemple le lissage symbolique de l'aile : cycliquement l'oiseau passe une ou deux fois le bec le long des rémiges primaires qu'il ne touche parfois pas du tout. Ce mouvement est exécuté un peu avant et surtout dans les premiers temps de l'appariement, de façon subite, impulsive. La fonction de toilette absente ne semble pas remplacée par une autre fonction, d'attraction en particulier. Donc plutôt qu'une ritualisation de ce geste, analogue à ce qui survient chez les Anatidés, nous y voyons, en accord avec Voisin (1976) et Rodgers (1980), un comportement substitutif typique d'une tendance agressive redirigée. Il reflète la tension interne importante d'un oiseau partagé entre pulsions agressives et sexuelles envers l'étranger qu'il côtoie depuis peu. Ce lissage symbolique disparaît en quelques jours car la tension baisse et d'autres activités exutoires prennent de l'importance (apports de branches, construction du nid...).

La brusquerie de la « toilette » mutuelle des plumes dorsales d'oiseaux récemment appariés semble relever également d'une pulsion agressive redirigée.

Les prises de bec des premières heures de l'appariement, typiquement agressives en début de mouvement se muent en « bécotage » dans les secondes qui suivent, révélant les pulsions contradictoires qui animent les « just-married ».

### **2C5 : La parade nuptiale hors du nid**

Divers auteurs ont décrit pour les Ardéidés ce qui pourrait être des comportements de danse collective réalisée au sol, à proximité de la colonie. Nous avons d'ailleurs observé lors d'agrégations d'Aigrettes garzettes des interactions rappelant la parade dansée, cou tendu vertical, des Grues...mais c'était au mois d'août, période ou l'élevage des nichées était terminé. Il a été démontré que ces observations relèvent de comportements agressifs, qu'ils soient ou non territoriaux.

En fait, en pleine nature, la parade nuptiale se déroule toujours dans la héronnière (pour les espèces coloniales), au nid ou à proximité, même si le nid est parfois construit sur un emplacement différent du lieu d'appariement.

## 2D : CONSIDERATIONS THEORIQUES ET PRATIQUES

Dans ces lignes finales nous essayons de cerner ce que notre hypothèse présente d'intéressant et comment on peut concrètement sur le terrain approfondir cette idée.

### 2D1 : L'inégale répartition des observations

17 des 18 espèces retenues dans notre tableau des parades nuptiales font partie du groupe des hérons « typiques » [Ardéinés, Nycticoracinés qui comptent 36 des 60 espèces retenues par Hancock (1984), pour l'ensemble de la famille]. 14 de ces espèces sont regroupées dans les Ardéinés et 11 dans les deux seuls genres *Egretta* et *Ardea* qui avec 45 % et 50 % d'espèces décrites sont nettement sur-représentés. Avec une espèce sur 19, la posture nuptiale n'est valablement décrite que pour 5 % des espèces « non typiques ».

En fait les « typiques » nichent souvent à découvert, et on peut les observer de loin. Leur distribution géographique correspond à celle des observateurs occidentaux, en particulier anglo saxons.

La parade d'un seul des six *Ardeola* est décrite. De plus il n'y a que peu de données fiables sur les espèces cryptiques, sud-américaines, etc. On ne connaît pas grand chose de la parade nuptiale pour des genres complets.

D'autres observations sur les postures nuptiales sont donc nécessaires pour confirmer, compléter ou préciser notre hypothèse. Diverses précisions peuvent être intéressantes pour des espèces bien connues : par ex. la présence de tendances discrètes comme l'écartement des ailes ou le balancement d'un pied sur l'autre. Certaines publications non citées ici recèlent probablement quelques compléments intéressants [par exemple les publications citées par Hancock (1989), dont nous n'avons pas les originaux : *Sirigma sibilatrix*, *Ardea pacifica*, *A. novaehollandiae*, *Tigrisoma mexicanum* et *lineatum*, *Tigriornis leucolophus*, *Ixobrychus sinensis* et *cinnamomeus*].

### 2D2 : L'observation pratique des parades nuptiales des Ardéidés

Observer une parade typique et complète est très difficile, la comprendre n'est pas toujours facile. Souligner quelques obstacles à contourner est donc utile et permettra à l'observateur averti, même occasionnel, d'être plus efficace lors des courtes périodes où l'oiseau parade. Pour de nombreuses espèces une seule donnée, mais fiable, sur la posture d'appel peut s'avérer très intéressante (par ex. pour *Ardeola* autres que *ralloides*, espèces sud-américaines, Botaurinés, etc.) l'hypothèse présentée ici devant être complétée pour d'autres espèces.

a) ■ les difficultés d'observation et d'analyse.

Les rituels de pré-appariement du mâle solitaire ne s'effectuent que quelques jours par an durant une période délicate où l'oiseau s'arrête à la moindre perturbation. Cette période est aussi très dangereuse pour les couvées débutantes voisines qui peuvent être facilement abandonnées par des oiseaux peu fidélisés à leur nid. Dès que possible on privilégiera donc les observations éloignées à la longue vue, sur un site dégagé ou surplombant (falaises...) ce qui permet de suivre plusieurs oiseaux simultanément et leurs interactions. La pratique de l'affût dans une colonie est à réserver aux personnes qui connaissent déjà bien la technique sur des nids isolés : la prudence est de mise !

L'exécution des parades dépend du contexte, en particulier des femelles supposées dont le nombre et la distance doivent être notés. Cette exécution peut être inhibée par les heures chaudes, le vent, la pluie ou même un simple temps couvert. Même par beau temps les hérons en parade ne font rien pendant la majeure partie de la journée : l'activité sociale est très concentrée en début de matinée et surtout le soir. Donc il faut profiter des bonnes et rares périodes où, par effet d'entraînement, plusieurs mâles paradent en même temps. L'idéal serait de rester dans l'affût trois à

quatre jours d'affilée comme Mock (1976)! L'activité étant discontinuée il est difficile de reconstituer la chronologie des séquences de comportements d'autant qu'elle dépend de la proximité des femelles et que l'interférence constante d'autres comportements, en particulier agressifs, parasite le décryptage des rituels séducteurs. Notre hypothèse présente l'avantage de proposer une grille de lecture comparative simple. Ceci aidera à repérer et interpréter les comportements principaux surtout les postures d'appel.

b) ■ Les erreurs d'interprétation.

L'observateur peu familiarisé avec les parades d'Ardéidés risque d'interpréter toute posture « anormale » comme un éventuel comportement de parade nuptiale.

L'inquiétude en particulier, qu'elle soit suscitée par l'observateur, l'approche d'autres oiseaux ou de prédateurs, un bout de toile qui flotte au vent, etc. peut se traduire par des hochements de queue répétés, des cous tendus inquiets, des postures de butor, des comportements (salutation, posture d'appel ...) modifiés ou écourtés ou par des comportements de substitution (toilette...).

La posture rituelle cou tendu vers le bas, réalisée à vide ne devra pas être confondue avec un coup de bec agressif lancé vers un oiseau situé en dessous.

Un comportement peut être modifié par l'environnement : par exemple le héron bihoreau nichant dans un fourré dense peut s'approcher aplati, cou plus ou moins tendu, alors qu'à découvert ses salutations avec ébouriffement sont analogues à celles d'autres Ardéidés.

### 2D3 : L'intérêt de notre hypothèse

Il nous semble résider en quelques points qui concernent nature, ampleur, cohérence et conséquences de cette hypothèse.

■ Sa nature : La divergence évolutive des postures d'appel des Ardéidés est probablement un exemple de sélection sexuelle. Que le mâle danse ou tende le cou ne présente aucun avantage en termes de survie. Cela n'a donc de sens qu'au regard du choix du partenaire effectué par la femelle. Une partie de l'originalité des Ardéidés est que cette sélection sexuelle est basée essentiellement sur une différence comportementale, sans dimorphisme sexuel (sauf pour les *Ixobrychus*). A l'opposé les exemples classiques de sélection sexuelle soulignent souvent la différenciation morphologique : structures imposantes (bois des Cervidés, mâchoire des Lucanes...), formes et couleurs des plumes (Oiseau-lyre, Paradisiers, Chevaliers combattants, Gallinacés...). Cependant diverses familles (Sulidés, Ciconiidés, Gruidés, Flamands...) ont également développé des parades nuptiales basées sur des critères posturaux sans conséquences dimorphiques particulières.

■ Son ampleur : Notre hypothèse repose sur les observations d'une vingtaine d'espèces et en concerne au moins 40, probablement toute la famille (une soixantaine d'espèces). Ceci en ferait l'un des exemples de divergence évolutive basée sur le comportement parmi les mieux documentés.

■ Sa cohérence : L'existence de multiples formes intermédiaires permet de retracer une phylogénie hypothétique très intéressante et d'essayer de comprendre comment les comportements actuels ont évolué à partir du rituel ancestral. Peu d'exemples de ce type sont à l'heure actuelle aussi complets que celui-ci. Notre hypothèse devrait même permettre de prédire le type des comportements de parade nuptiale non encore observés.

■ Ses implications au niveau de l'apparition des espèces, donc de la mécanique évolutive, nous semblent intéressantes. D'autant plus que le parallélisme entre notre classification des parades nuptiales et celles qui sont basées sur l'analyse de l'ADN est assez troublant et ouvre un potentiel peu exploité.

## Conclusion

Un exemple illustre de la théorie de l'évolution Darwinienne est celui, proposé par Darwin, des Pinsons des Galapagos. A partir d'une espèce de pinson, l'isolement géographique a produit 13 espèces, différant entre elles par la morphologie, l'anatomie et le comportement alimentaire. Nous pensons qu'une autre évolution divergente réalisée sur le comportement de parade nuptiale des Ardeidés, a contribué au moins partiellement, à la spéciation dans cette famille, probablement indépendamment de l'isolement géographique. La posture séductrice ancestrale se serait différenciée en trois variantes principales, présentes à des degrés divers et avec des combinaisons intermédiaires, selon une distribution qui concorde avec la phylogénie basée sur l'analyse de l'ADN. Seraient concernés du moins les hérons typiques (Ardéinés, Nycticoracés) soit une quarantaine d'espèces, et peut être l'ensemble de la famille des Ardeidés (une soixantaine d'espèces).

Texte et dessins Jean-Yves Berthelot (d'après observations et diapositives Jean-Yves Berthelot - Gérard Navizet).

## Bibliographie

- AUSTIN, O.L. et SINGER, A., 1990. — Familles d'oiseaux. Ed. BROQUET OTTAWA.
- BAGLEY, F.M. and GRAU, G.A., 1979 — Aspects of yellow-crowned night heron reproductive behavior. *Proc. conf. colonial waterbird group*, 3 : 165-175.
- BERTHELOT, J.Y. et NAVIZET, G., 1991. — Nuque bleue et éléments de parade chez le garde-boeuf (*Bubulcus ibis*). *Nos Oiseaux*, n° 424.41 (2) : 89-97.
- BLAKER, D., 1969. — Behavior of the cattle egret. *Ostrich*, 40 : 75-129.
- BLAKER, D., 1969. — The behaviour of *Egretta garzetta* and *Egretta intermedia*. *Ostrich*, 40 : 150-155.
- CRAMP, S. et SIMMONS, K.E.L., 1980. — Handbook of the birds of the Europe, the Middle East and North Africa Vol.1. *Oxford University press*.
- CURRY-LINDAHL, K., 1971. — Systematic relationships in herons (*Ardeidae*) based on comparative studies of behaviour and ecology. *Ostrich*, suppl. 9 : 53-70.
- DEVILLERS, P., 1976. — Projet de nomenclature française des oiseaux du monde. 1. Struthionidés aux Phœnicoptéridés. *Le Gerfaut*, 66 : 153-168.
- GEROUDET, P., 1978. — *Grands échassiers, gallinacés, râles d'Europe*. Delachaux et Niestlé. Neuchâtel. Suisse.
- GRULL *et al.*, 1988 — First record of nuptial plumes use in courtship of *Botaurus stellaris*. *Limicola*, 2 (6) : 217-221.
- HANCOCK, J. et KUSHLAN, J., 1989. — *Guide des hérons du monde*. Delachaux et Niestlé. Neuchâtel. Suisse.
- JOHNSGARD, P.A., 1980 — Copulatory behavior of the American Bittern. *Auk*, 97 (4) : 868-869.
- KUSHLAN, J.A., 1983. — Pair formation behaviour of the galapagos lava heron. *The Wilson bull*, 95 (1) : 118-121.
- LANCASTER, D.A., 1970. — Breeding behavior of the cattle egret in Colombia. *The living bird* : 167-194.
- MAC CRIMMON, D.A., 1974. — Stretch and snap display in the great egret. *The Wilson bull.*, 86 (2) : 165-167.
- MEANLEY, D., 1955. — A nesting study of the little blue heron in eastern Arkansas. *The Wilson bull.* 67 (2) : 84-89.
- MEYERRIECKS, A.J., 1962. — *in* PALMER 1962.

- MILSTEIN, P., PRESTT, I. & A., BELL, A.A., 1970. — The breeding cycle of the grey heron. *Ardea*, **58** : 171-255.
- MOCK, D.W., 1976. — Pair formation displays of the great blue heron. *The Wilson bull.*, **88** (2) : 185-230.
- MOCK, 1978a. — Display repertoire shifts and extra marital courtship in herons *Behaviour*, **69** (1-2) : 57-71.
- MOCK, D.W., 1978b. — Pair formation displays of the great egret. *Condor*, **80** : 159-172.
- MOCK, D.W., 1978c. — The comparative approach to wading birds behavior, *Wading birds* : 17-25.
- MOCK, D.W., 1979. — Communication strategies of great blue heron and great egret *Behaviour*, **72** (3-4) : 156-170.
- NELSON, J.B., 1971. — The biology of Abbott's Booby (*Sula abbotti*). *IBIS*, **113** (4) : 428-467.
- NICE, 1929. — Some observations on the nesting of a pair of yellow-crowned night herons. *AUK*, **46** : 170-176.
- NORTH, M.M., 1963. — Breeding of the Black headed heron at Nairobi, Kenya, 1958-62. *Journal of East Africa Natural History Soc.* Vol., **24** (2):33-63.
- PALMER, R.S., 1962. — Handbook of north american birds. Vol. I. Yale univ. press. New Haven. Connecticut. pp. 381-509.
- PAUL, R.T., KALE, H.W. & NELSON, D.A., 1979 — Reddish Egret resting on Florida's east coast. *Florida Fld. Nat.*, **7** (2) : 24-25.
- PIETTE, V., 1986. — Contribution à l'étude des parades du héron bicolore (*Nycticorax n. nycticorax*) en période de reproduction. *Cahiers d'écologie appliquée*, **6** (4) : 313-358.
- RODGERS, J.A., 1977. — Breeding displays of the Louisiana heron. *The Wilson bull.*, **89** (2) : 266-285.
- RODGERS, J.A., 1978. — Breeding behavior of the Louisiana heron. *The Wilson bull.*, **90** (1) : 45-59.
- RODGERS, J.A., 1978. — *Display characteristics and frequency of breeding by subadult little blue herons. Wading Birds* : 35-39.
- RODGERS, J.A., 1980. Little blue heron breeding behavior. *The auk*, **97** : 371-384.
- SHELDON, F.H., 1987. — Rates of single copy DNA evolution in herons. *Mol. biol. evol.*, **4** (1) : 56-59.
- SIBLEY, C.G. and AHLQUIST, J.E., 1991. — Phylogeny and classification of birds ; a study in molecular evolution. Yale University Press, New Haven & London.
- SKEAD, C.J., 1966. — A study of the cattle egret. *Ostrich, Supp* 6 : 109-139.
- STERBETZ, I., 1962. — The squacco heron in the Saser bird sanctuary. *Aquila*, **55** (5) : 67-70.
- SUTTON, LEA, EDWARDS, 1950. — Notes on Mexican birds. *Bird banding*, **21** : 46.
- SYMMES, T.C.L., 1951. — Display of the black-headed heron. *Ostrich*, **22** : 38.
- TEXEIRA, D.M. et NACINOVIC, J.B., 1985 — O Soco-boi-baio, *Botaurus pinnatus* (Wagler, 1829), ho Rio de Janeiro. *Anais Soc. Sul. Riograndense- Ornithol.*, **3** : 9-12.
- TOMLINSON, D.N.S., 1974. — *Study of the purple heron, Part 2 : behaviour patterns. Ostrich*, **45** (4) : 209-223.
- TOMLINSON, D.N.S., 1976. *Breeding behaviour of the great white egret. Ostrich*, **47** : 161-178.
- VERWEY, J., 1930. — Die Paarungsbiologie des fischreiher. *Zool. jarb. abt. allg. zool. physiol. tiere.*, **48** : 1-120.
- VOISIN, C., 1970. — Observations sur le comportement du héron bicolore (*Nycticorax n. nycticorax*) en période de reproduction. *L'Oiseau et R.F.O.*, **40** (3-4) : 310-337.
- VOISIN, C., 1976-77. — Etude du comportement de l'aigrette garzette (*Egretta garzetta*) en période de reproduction. *L'Oiseau et R.F.O.*, **46** : 387-425 et **47** : 65-103.
- VOISIN, C., 1980. — Etude du comportement du héron crabier (*Ardeola ralloides*) en période de reproduction. *L'Oiseau et la R.F.O.*, **50** (2) : 149-160.
- VOISIN, 1983. — Les ardéidés du delta du fleuve Sénégal. *L'Oiseau et R.F.O.*, **50** (4) : 354-355.
- WADING BIRDS, 1978. — Ed. SPRUNT, OGDEN and WINCKLER Research report n° 7 of the National Audubon society N.Y.
- WIESE, J.H., 1976. — Courtship and pair formation in the great egret. *The Auk*, **93** : 709-724.
- YEATES, G.K., 1940. — Some notes on the bittern. *British bird*, **34** : 98-99.