

Les causes de l'expansion géographique mondiale du Héron garde-bœuf (*Bubulcus ibis* L.)

par
Jacques FRANCHIMONT *

SUMMARY : The causes of the geographic world extension of the cattle egret (*Bubulcus ibis* L.)

The very large and recent geographic world extension of the cattle egret (*Bubulcus ibis* L.) would originate from a combination of favourable factors related or not to specific demographic strategy.

The favourable demographic factors for the conquest of new areas are : a short period of immaturity, a high life-expectancy of the adults, a fairly high average size of clutches and, at least for several pairs, a second annual brood.

The specific demographic strategy is thus fairly good; after a successful or even satisfactory nesting period, local overcrowding brings about a dispersal of yearlings in every direction, hence the establishment of new colonies.

The geographic extension of the cattle egret also seems to be favoured by factors independent of demography, i.e. the recent development of a migratory behaviour, the creation of very numerous and favourable feeding places for the species (irrigation, agriculture) and, above all, the highly developed specific alimentary opportunism.

J.F.

* adresse de contact : 136 rue Louis Demeuse, 4400 Herstal, Belgique;
adresse professionnelle : 9 rue Abdelouahad El Marrakchi, Villa Elisabeth,
Meknes, Maroc.

RESUME

L'énorme et récente expansion géographique mondiale du héron garde-boeuf (*Bubulcus ibis* L.) aurait pour origine une combinaison de facteurs avantageux, n'ayant pas tous rapport avec la stratégie démographique spécifique.

Les facteurs démographiques favorables pour la conquête de nouveaux espaces sont : une période d'immaturité courte, une espérance de vie élevée à l'âge adulte, une taille moyenne des pontes assez élevée, une deuxième nichée annuelle pour certains couples au moins.

La stratégie démographique spécifique est donc assez bonne; à la suite d'une saison de nidification réussie ou même satisfaisante, la surpopulation locale entraîne une dispersion des jeunes de l'année dans toutes les directions et, de là, l'établissement de nouvelles colonies.

L'expansion géographique du héron garde-boeuf semble aussi favorisée par des facteurs indépendants de la démographie, à savoir le développement récent d'un comportement migratoire, la création de nombreux milieux favorables à l'espèce (irrigation, agriculture) et, surtout, l'opportunisme alimentaire spécifique très poussé.

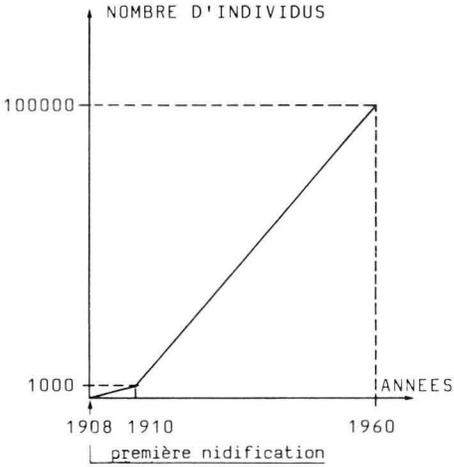
INTRODUCTION

Au cours des dernières décennies, le héron garde-boeuf (*Bubulcus ibis* L.) a été l'objet d'une importante explosion démographique, qui a eu rapidement pour conséquence son expansion géographique mondiale. D'origine indo-africaine (toute l'Asie méridionale et toute l'Afrique tropicale au sud du Sahara), le héron garde-boeuf s'est rapidement propagé en Océanie, en Afrique méridionale, en Afrique du Nord et dans le Sud de l'Europe occidentale; il a conquis progressivement l'Amérique du Sud, l'Amérique centrale, puis l'Amérique du Nord, atteignant aujourd'hui le Canada. L'historique et les voies de cette expansion seront retracées dans un prochain article (FRANCHIMONT, 1986b). La **figure 1** rend compte de l'extrême rapidité de l'accroissement numérique des populations du héron garde-boeuf en différentes zones colonisées par l'espèce au cours du 20^e siècle. Sur la voie d'expansion européenne cependant, notamment en Camargue, l'accroissement des populations a été moins rapide qu'en d'autres régions du monde, vraisemblablement en raison de facteurs climatiques limitants : en effet, au cours de certains hivers rudes (comme l'hiver 1980-81, très sec et froid), la mortalité des adultes peut être élevée (HAFNER, JOHNSON et WALMSLEY, 1982).

Certaines hypothèses permettent d'expliquer l'énorme et récente expansion géographique mondiale du héron garde-boeuf : par exemple, la longueur de la période d'immaturité, l'espérance de vie à l'âge de la première reproduction, la taille moyenne des pontes, le taux de mortalité aux stades des oeufs et des poussins, le succès d'élevage et le succès de reproduction (ou productivité); dans un article antérieur, la plupart de ces paramètres de la biologie de la reproduction du héron garde-boeuf ont été discutés, après avoir été évalués à l'occasion d'une étude réalisée dans une héronnière mixte du Nord-ouest marocain (FRANCHIMONT, 1985a, 1985b).

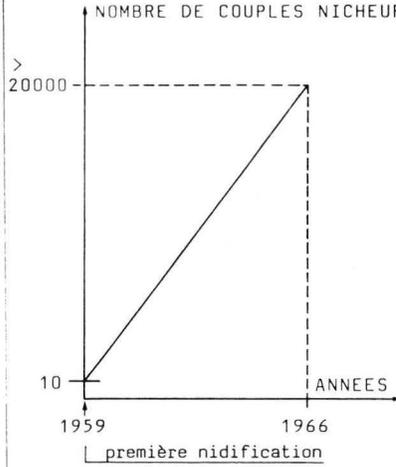
AFRIQUE DU SUD

(d'après les données de SKEAD, 1956 et de SIEGFRIED, 1971a)



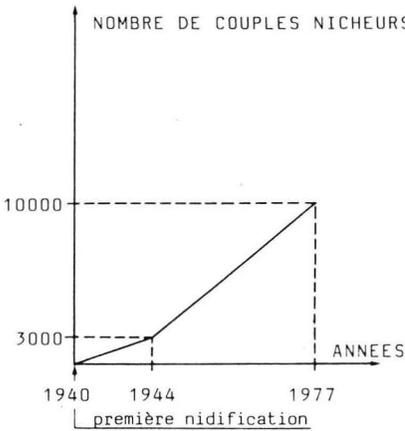
TEXAS

(d'après les données de SCHUZ et KUHK, 1972)



ESPAGNE

(d'après les données de BERNIS, 1961 et de LIPPENS et BURGGRAEVE, 1977)



CAMARGUE

(d'après les données de VOISIN, 1979 et de HAFNER, JOHNSON et WALMSLEY, 1982)

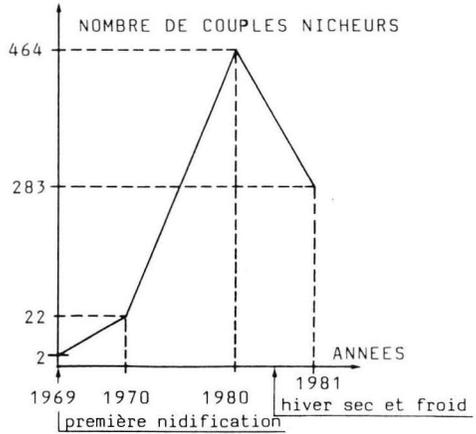


Figure 1. EXPLOSION DEMOGRAPHIQUE DU HERON GARDE-BOEUF (*Bubulcus ibis* L.) en quelques zones colonisées au 20e siècle.

D'autre part, il est important de souligner que, eu égard aux conditions de milieu, la plupart de ces paramètres, sinon tous, sont soumis à certaines variations, parfois importantes; c'est, entre autres, le cas du taux de mortalité des embryons et des poussins dont les valeurs dépendent directement ou indirectement des conditions climatiques et des pressions de prédation et de compétition alimentaire inter- et intraspécifiques qui sévissent dans le milieu où est installée la colonie (FRANCHIMONT, 1986a).

D'autres hypothèses, relatives ou non à la démographie, peuvent également être formulées, à savoir, entre autres, la dispersion des jeunes de l'année, le développement d'un comportement migratoire (permettant de fuir en hiver les régions trop hostiles), la création, par l'homme, de milieux écologiquement favorables à l'espèce et la modification récente de son comportement ou de son régime alimentaire.

Dans le présent article, nous discuterons ces hypothèses et tenterons d'estimer l'importance relative des différents facteurs qui pourraient être à l'origine de l'expansion du héron garde-boeuf. Par souci de clarté, nous les aborderons séparément mais il faudra toujours garder présent à l'esprit qu'ils sont généralement interdépendants.

LES FACTEURS DEMOGRAPHIQUES DE L'EXPANSION

1) La durée de la période d'immaturité

Bien que cela soit rarement le cas, le héron garde-boeuf est capable de se reproduire dès l'âge de 1 an, lorsque son plumage adulte n'est pas encore complètement acquis (soupçonné par RIDDEL, 1944; prouvé par SIEGFRIED, 1971a et 1971b). Chez les autres espèces d'ardéidés, ce fait est considéré comme tout à fait exceptionnel (OWEN, 1959). Il a toutefois été observé chez le héron bicolore (*Nycticorax Nycticorax*) (VOISIN, 1970).

2) L'espérance de vie à l'âge de la première reproduction

Chez la plupart des oiseaux, les jeunes ont, à la sortie du nid, une espérance de vie nettement plus faible que celle des sujets plus âgés (BLONDEL, 1975). Sur base d'observations et de reprises d'oiseaux marqués, SIEGFRIED (1970) a calculé que l'espérance moyenne de vie du héron garde-boeuf est de 3 ans à la sortie du nid et de 3,5 ans pour les oiseaux qui ont atteint le début de leur deuxième année; ceci correspond, en moyenne, à une mortalité de 37 % durant la première année et de 25 % pour les oiseaux adultes.

SIEGFRIED (1970) mentionne également que le héron garde-boeuf peut atteindre un âge de 13 ans et demi, ce qui représente une longévité fort comparable à celle d'autres espèces d'ardéidés (KAHL, 1963).

3) La taille des pontes

En un lieu donné, la vitesse d'accroissement d'une population de hérons garde-boeufs est fonction de la taille moyenne de ses pontes si le taux de mortalité des oeufs et des juvéniles est constant quelque soit la taille de la ponte et le nombre de jeunes éclos.

En Camargue, la taille moyenne des pontes est de 4,60 oeufs par nid (valeur connue la plus élevée) et les pontes de 5 oeufs représentent 58 % du total des pontes complètes; il existe rarement des pontes de 7 oeufs (HAFNER, 1977). Au Sénégal, MOREL et MOREL (1961) ont même noté un nid contenant 9 oeufs !

Au Maroc, la taille moyenne des pontes du héron garde-boeuf est d'environ 3 oeufs (HANNANE, 1981; FRANCHIMONT, 1985a et 1985b); le nombre d'oeufs par nid varie de 2 à 6.

4) La deuxième nichée annuelle

A une ponte de taille moyenne importante correspond une fécondité spécifique assez élevée, d'autant plus que deux pontes par an et par couple ne sont pas à exclure. En effet, bien que la deuxième nichée soit exceptionnelle chez les ardéidés (OWEN, 1955 et 1960) et n'ait pas été observée chez les garde-boeufs du Ghana (BOWEN et al., 1962), elle a pourtant été mise en évidence au Maroc (RENCUREL, 1972; PINEAU et GIRAUD-AUDINE, 1979) et en Camargue (HAFNER, 1970 et 1977).

Par ailleurs, en Guyane (LOWE-Mc CONNEL, 1967), au Venezuela (DE VISSCHER, 1977) et au Maroc (FRANCHIMONT, 1985a et b), deux périodes distinctes de nidification ont été observées au cours de l'année sans pour autant que l'on puisse être sûr qu'il s'agisse des mêmes adultes nicheurs.

Pour HAFNER (1977), la deuxième nichée annuelle en Camargue serait en relation avec l'état pionnier d'une population qui bénéficierait en l'absence de compétiteurs d'une nourriture abondante; la deuxième nichée annuelle serait plus caractéristique d'une région que d'une espèce (cf. LACK, 1968).

La fréquence de la deuxième nichée annuelle dépend également de la durée relative des conditions climatiques favorables et défavorables. Ceci est largement confirmé par des observations sur les héronnières mixtes andalouses (BERNIS, 1961) et marocaines (RENCUREL, 1972) dont l'activité débute plus tôt si l'hiver est clément. En règle générale, au Maroc, le déclenchement de la reproduction des ardéidés a toujours lieu beaucoup plus tôt en bord de mer qu'à l'intérieur des terres où l'hiver est plus rigoureux (FRANCHIMONT, 1985); cependant, en bord de mer, 9 fois sur 10, les pontes hivernales les plus précoces sont détruites par le mauvais temps (THEVENOT, communication personnelle).

5) Le succès reproducteur

Bien qu'au Maroc la taille moyenne des pontes soit d'environ de 3 oeufs par nid (FRANCHIMONT, 1985a et b), le succès reproducteur du héron garde-boeuf y est inférieure à 1 jeune par adulte nicheur (voir **tableau 1**). Un phénomène semblable est observé en Camargue, où la taille moyenne des pontes de 4,60 oeufs par nid aboutit à une productivité inférieure à 2 jeunes par adulte nicheur (HAFNER, 1977).

Ces différences entre succès reproducteur et fécondité s'expliquent, au Maroc comme en Camargue, par une mortalité non négligeable aux stades des embryons et des poussins. Les causes de cette mortalité sont en rapport avec la prédation (surtout par les corvidés), avec les mauvaises conditions climatiques ainsi qu'avec les éclosions asynchrones qui favorisent la survie des premiers-nés des couvées (FRANCHIMONT, 1986a).

Tableau 1. Comparaison de la productivité P du héron garde-boeuf (en nombre de jeunes par adulte nicheur), avec celles de l'aigrette garzette et du héron bihoreau, en différentes zones de reproduction.

LIEUX	HERON GARDE - BOEUF		AIGRETTE GARZETTE		HERON BIHOREAU	
	n	P	n	P	n	P
MAROC ATLANTIQUE (HANNANE, 1981)	20	0,78	-	-	-	-
MAROC du N.W. (FRANCHIMONT, 1985c)	260	0,70	4	0,88	7	0,71
CAMARGUE (HAFNER, 1977)	17	1,85	310	1,45	100	1,25

n = nombre de nids étudiés.

Par ailleurs, dans le **tableau 1**, on compare le succès reproducteur du héron garde-boeuf avec ceux de deux autres espèces proches d'ardéidés : l'aigrette garzette (*Egretta garzetta*) et le héron bihoreau. Ces deux espèces, nichant très souvent dans les mêmes héronnières que le héron garde-boeuf, n'ont pas réalisé une expansion géographique mondiale analogue.

L'examen du **tableau 1** ne permet pas de conclure avec certitude que la stratégie démographique développée par le héron garde-boeuf est nettement plus avantageuse que celle des deux autres espèces.

Ainsi, les facteurs démographiques ne semblent pas être les seuls à pouvoir expliquer l'expansion démographique des hérons garde-boeufs.

LES FACTEURS NON DEMOGRAPHIQUES DE L'EXPANSION

1) La dispersion des jeunes

S'il n'y a pas d'accident climatique grave et si la pression de prédation n'est pas trop importante, le nombre de jeunes produits aboutit assez rapidement à une saturation de la héronnière et à une saturation du domaine vital. Cependant, il existe chez les oiseaux des mécanismes liés notamment à la compétition intraspécifique qui empêchent le surpeuplement en un endroit donné (TINBERGEN, 1957; OWEN, 1959; BLONDEL, 1975 et 1976). Ainsi, les oiseaux les plus faibles et les moins expérimentés, c'est-à-dire essentiellement les jeunes de l'année, sont rejetés du groupe par les adultes (BLONDEL, 1975 et 1976; SIEGFRIED, 1978); cette dispersion peut entraîner les jeunes hérons à plusieurs milliers de kilomètres de leur lieu de naissance et pourrait être à l'origine de nouvelles populations (SIEGFRIED, 1971a). Les jeunes garde-boeufs seraient d'ailleurs mieux adaptés à la dispersion que les adultes, en ce sens que leur mue se déroule d'une façon plus lente et plus ordonnée, ce qui ne diminue pas trop l'efficacité de leur vol (SIEGFRIED, 1978).

La conquête de nouveaux espaces serait ainsi largement favorisée par la dispersion des jeunes de l'année; par exemple, lorsqu'une explosion démographique se fit sentir en Amérique du Sud, quelques jeunes hérons garde-boeufs se déplacèrent en Floride où ils s'associèrent à d'autres hérons hivernants (particulièrement au lac Alice); puis, ils les suivirent vers le nord au cours de leur migration printanière : ils atteignirent ainsi les États du Nord des U.S.A. et même le Canada où ils s'installèrent dans les héronnières mixtes, stimulés par la présence des autres ardéidés (RICE, 1956; BUERKLE et MANSELL, 1963). Cependant, au cours de leurs déplacements, certains hérons garde-boeufs ont pu aboutir au-dessus des océans (LINT, 1962) ou même atteindre des îles désertiques où ils sont morts de faim (HARRINGTON et DINSMORE, 1975).

2) Le développement d'un comportement migratoire

Dans certaines régions du monde, comme en Egypte et à l'île Maurice, les hérons garde-boeufs sont entièrement sédentaires (CHAPIN, 1956); en Amérique du Nord cependant, lors des hivers rigoureux, la plupart d'entre eux se déplacent vers le sud, sur de longues distances, pour s'arrêter en Floride voire même à Cuba ou au Mexique (HOPKINS, 1972; BROWDER, 1973; BOCK et LEPHTIEN, 1976).

Une reprise au Mali d'un héron garde-boeuf bagué au nid au Maroc par THEVENOT montre l'existence de migrations transsahariennes (HAN-NANE, 1981).

Fortement freinée après avoir atteint la Camargue, l'expansion du héron garde-boeuf semble limitée vers le nord par la rigueur du climat hivernal (MARION et MARION, 1982). Néanmoins, l'espèce semble être devenue migratrice sur sa voie d'expansion européenne, comme le laissent supposer les reprises au Maroc de 54 oiseaux bagués au nid en Espagne et de 3 autres bagués en France (THEVENOT, 1970, 1974, 1977a, 1977b, 1978, 1979 et 1981; PINEAU et GIRAUD-AUDINE, 1979; THEVENOT et al., 1982).

A ce jour cependant, il n'existe pour l'Europe que 2 reprises de garde-boeufs bagués au nid au Maroc. Elles ont été réalisées en Espagne (THEVENOT, 1977-82).

3) La création de milieux favorables

Les observations de hérons garde-boeufs dans des régions entièrement désertiques sont exceptionnelles (BATES, 1933 et 1937; SCHUZ et KUHK, 1972; PARFITT, 1976). SIEGFRIED (1965 et 1978) a mis en évidence la création récente de nombreux habitats artificiels favorables aux hérons garde-boeufs en des lieux auparavant désertiques ou subdésertiques : il s'agit surtout de prairies à végétation rase dont l'origine s'explique par l'apparition et le développement de l'agriculture et de l'élevage intensif de bovidés (RICE, 1956); de plus, lorsque l'humidité de ces prairies est élevée - ce qui est souvent le cas suite à l'irrigation -, les oiseaux peuvent y trouver beaucoup de nourriture (RIDDEL, 1944). Ceci expliquerait d'ailleurs pourquoi l'espèce ne s'est établie en Amérique que relativement récemment : en effet, les animaux brouteurs y furent absents des plaines inondées et des autres surfaces humides [le bison d'Amérique (*Bison bison*) n'est pas considéré comme l'équivalent du buffle africain (*Syncerus caffer*), les deux espèces ayant, d'après SIEGFRIED (1978), des niches écologiques tout à fait différentes].

Par ailleurs, l'humidité du sol ainsi que la nature des plantes cultivées jouent un rôle considérable dans la présence des orthoptères et, par conséquent, dans celle du héron garde-boeuf qui en est un grand consommateur (SIEGFRIED, 1978).

L'immigration et l'émigration du héron garde-boeuf ont sans doute existé en tous temps mais ce sont surtout les nouvelles pratiques agricoles créatrices de nouveaux habitats favorables qui seraient responsables de sa fixation récente en de nombreux endroits (SIEGFRIED, 1971a).

4) La diversification de l'alimentation

Beaucoup d'espèces d'ardéidés sont essentiellement piscivores. C'est notamment le cas du héron cendré (*Ardea cinerea*) (e.a. OWEN, 1955 et 1960; TOMLINSON, 1979), du héron pourpré (*Ardea purpurea*) (AMAT et HERRERA, 1977), de l'aigrette garzette et du héron bihoreau à certaines périodes de l'année (HAFNER, 1977).

A l'opposé, le héron garde-boeuf présente un régime alimentaire assez diversifié, constitué par des insectes et plus particulièrement des orthoptères, des diptères, des dictyoptères, des odonates et des coléoptères, en proportions variables selon les lieux et les saisons (e.a. MIDDLEMISS, 1955; REYNOLDS, 1965; SIEGFRIED, 1966, 1971c et 1972a; JENNI, 1969 et 1973; FOGARTY et HETRICK, 1973; HERRERA, 1974; HAFNER, 1977; AMAT et SORIGUER, 1981; RUIZ et JOVER, 1981; BREDIN, 1983).

Nombre de ces auteurs ont montré que le héron garde-boeuf se nourrit aussi d'autres invertébrés, comme des lombrics, des arachnides et des crustacés; il ajoute également à son menu des quantités non négligeables d'amphibiens, de reptiles, d'oiseaux et de mammifères (e.a. DUXBURY, 1963; CUNNINGHAM, 1965; VAN EE, 1973; HAFNER, 1977; ANDERSEN, 1979; TAYLOR, 1979; BREDIN, 1983).

Notons par ailleurs l'analogie comportementale entre le héron garde-boeuf et les laridés, consistant, d'une part, à suivre le tracteur et la charrue et, d'autre part, à fréquenter les dépôts d'immondices (RENCUREL, 1972; HAFNER, 1977; DEAN, 1978; HANNANE, 1981; nombreuses observations personnelles au Maroc).

Cette capacité à diversifier considérablement son régime alimentaire fait du héron garde-boeuf un "généraliste opportuniste"; cette plasticité alimentaire semble liée à la nature de l'habitat primitif de l'espèce, c'est-à-dire les bords des marais ou des plans d'eau douce temporaires (SIEGFRIED, 1978).

La majorité des proies du héron garde-boeuf étant surtout représentée par des invertébrés terrestres, cette espèce ne doit guère rencontrer de concurrence alimentaire directe de la part des autres ardéidés qui se nourrissent le plus souvent d'animaux aquatiques (cf. VALVERDE, 1958; LOWE-Mc CONNELL, 1967; JENNI, 1969; DINSMORE, 1973; FOGARTY et HETRICK, 1973; BURGER et MILLER, 1977).

CONCLUSIONS

Les paramètres démographiques du héron garde-boeuf peuvent entrer en jeu pour expliquer, en partie tout au moins, sa récente explosion géographique : l'avancement de la maturité sexuelle de certains individus, une taille de ponte souvent élevée, parfois deux nichées annuelles, un bon succès reproducteur et une espérance de vie assez longue des adultes.

La taille moyenne des pontes (rarement 2 par an) peut varier selon les régions et les conditions du milieu. Dans les zones récemment conquises, elles atteignent des valeurs élevées (4,6 oeufs par nid en Camargue, par exemple), proches des potentialités maximales de l'espèce et l'absence de concurrence alimentaire intraspécifique lui permet d'accroître rapidement ses populations. Au contraire, dans les zones conquises de longue date où cette concurrence est beaucoup plus forte, le freinage de la fécondité (Maroc, environ 3 oeufs par nid en moyenne; Afrique du Sud, environ 2 oeufs) et la dispersion des jeunes maintiennent les populations de garde-boeufs le plus près possible de la capacité maximale du milieu. En effet, comme nous l'avons montré au Maroc (FRANCHIMONT, 1985a), un couple qui tente de mener à bien une trop grande nichée risque d'échouer complètement en raison du surcroît d'énergie requise pour les nombreux va-et-vient nécessaires au nourrissage des poussins. Si tous les couples d'une même héronnière tentaient en même temps de nourrir de trop grandes nichées, la compétition alimentaire intraspécifique risquerait également de se manifester et les adultes devraient réaliser de plus longs déplacements qui les épuiserait encore davantage.

Quant au succès reproducteur du héron garde-boeuf comparé à ceux de deux autres espèces d'ardéidés proches, l'aigrette garzette et le héron bihoreau (qui n'ont pas réalisé d'expansion analogue à celle du garde-boeuf), ils ne permettent pas d'affirmer que ce paramètre démographique soit, à lui seul, responsable de l'expansion du garde-boeuf.

Dès lors, d'autres facteurs non démographiques interviennent certainement : la dispersion des jeunes, l'adoption éventuelle d'un comportement migratoire, son opportunisme alimentaire, son caractère anthropophile et la création de milieux artificiels propices.

Avant de parler véritablement de migration, il faudrait pouvoir être sûr que ce sont les mêmes individus, nés en Europe, qui y reviennent l'année suivante pour nicher, après avoir hiverné au Maroc. L'adoption de cette migration aurait l'avantage de permettre aux oiseaux de désert l'hiver les régions trop hostiles. Cependant, l'aigrette garzette et le héron bihoreau sont aussi d'assez grands migrateurs : ce n'est donc pas cette seule migration qui pourrait expliquer son expansion géographique.

La création récente de milieux artificiels favorables est un autre facteur intéressant pour le héron garde-boeuf. Suite au développement de l'agriculture et de l'élevage associés à l'irrigation, des prairies rases, humides, pâturées, ont été créées un peu partout dans le monde, même en des régions auparavant désertiques. Ces prairies sont propices au développement des orthoptères dont se nourrissent les garde-boeufs. Néanmoins, ces nouveaux milieux irrigués pourraient aussi permettre la dispersion et l'expansion d'autres espèces d'ardéidés.

Enfin, ce qui peut-être la clé du succès du héron garde-boeuf est son opportunisme alimentaire très poussé. Contrairement à l'aigrette garzette et au héron bihoreau qui se nourrissent surtout de poissons, le héron garde-boeuf peut se comporter, suivant les conditions du milieu et

suivant les disponibilités alimentaires, soit comme un spécialiste (lorsqu'il capture des orthoptères en très grande quantité), soit comme un généraliste (lorsqu'il ajoute à son régime de base de nombreux autres invertébrés terrestres, des batraciens, des reptiles, des oiseaux et des mammifères). A l'instar des laridés, les hérons garde-boeufs fréquentent aussi les dépôts d'immondices, ce qui leur permet souvent d'installer leurs colonies dans le voisinage immédiat de l'homme.

Tous ces éléments propices aux garde-boeufs pourraient leur permettre de conquérir de nouveaux espaces, par le biais de l'augmentation des effectifs de leurs populations. Ainsi, lorsque les conditions climatiques sont favorables tout au long de la saison de reproduction et que les deux nichées annuelles ne sont pas trop perturbées (pression de prédation faible), l'accroissement rapide des populations qui en résulte aboutit localement à une explosion démographique.

Au cours de la conquête de la planète par le héron garde-boeuf, de telles explosions démographiques se produisirent d'abord sur les lieux d'origine de l'espèce (Afrique tropicale, par exemple), puis dans les lieux conquis : d'abord en Afrique du Sud, ensuite en Amérique du Sud et enfin en Amérique du Nord. Suite au manque d'espace vital, au manque ou à l'éloignement de la nourriture, ou encore à d'autres facteurs (sociaux, par exemple) résultant de la surpopulation, les colonies ont pu se disperser dans différentes directions, surtout grâce aux jeunes de l'année. Il n'est donc pas illusoire de penser que le héron garde-boeuf, grâce à la combinaison de tous ces avantages, pourra encore, dans un avenir proche, continuer à étendre son aire de répartition.

BIBLIOGRAPHIE

AMAT, J.A. & C.M. HERRERA, 1977.

Alimentación de la garza imperial (*Ardea purpurea*), en las marismas del Guadalquivir durante el periodo de nidificación.
Ardeola, 24 : 95-104.

AMAT, J.A. & R.C. SORIGUER, 1981.

Alimentación primaveral de la garcilla bueyera.
Doñana, Acta vertebrata, 8 : 207-213.

ANDERSEN, L.N., 1979.

Cattle egrets eating poultry chicks.
British Birds, 72 : 475.

BATES, G.L., 1933.

Birds of the Southern Sahara and adjoining countries in French West Africa, part 1.
Ibis, 3, 13th Ser : 752-780.

BATES, G.L., 1937.

Birds of Jidda and Central Arabia collected in 1934 and early 1935, chiefly by Mr Philby, part 3.
Ibis, 1, 14th Ser : 47-65.

BERNIS, F., 1961.

Cuatro notas sobre garzas españolas.
Ardeola, 7 : 204-217.

- BLONDEL, J., 1975.
La dynamique des populations d'oiseaux. Problèmes d'écologie - La
démographie des populations de vertébrés (M. LAMOTTE - F. BOUR-
LIÈRE) - Masson et Cie, Paris VIème : 147-232.
- BLONDEL, J., 1976.
Stratégies démographiques et successions écologiques.
Bulletin de la Société Zoologique de France, 101 (4) : 695-718.
- BOCK, C.E. & L.W. LEPHTIEN, 1976.
Population growth in the Cattle Egret.
Auk, 93 (1) : 164-166.
- BOWEN, W.; N. GARDINER, B.J. HARRIS & J.D. THOMAS, 1962.
Communal nesting of *Phalacrocorax africanus*, *Bubulcus ibis* and
Anhinga rufa in Southern Ghana.
Ibis, 104 : 246-247.
- BREDIN, D., 1983.
Contribution à l'étude écologique d'*Ardeola ibis* (L.) : hérons garde-
boeufs de Camargue.
Thèse, Toulouse, Univ. Paul Sabatier : 315 pp. (non publiée).
- BROWDER, J.A., 1973.
Long-distance movements of Cattle Egrets.
Bird Banding, 44 : 154-170.
- BUERKLE, U. & W.D. MANSELL, 1963.
First nesting record of the Cattle Egret (*Bubulcus ibis*) in Canada.
Auk, 80 : 378-379.
- BURGER, J. & L.M. MILLER, 1977.
Colony and nest site selection in White-faced and Glossy Ibises.
Auk, 94 : 664-676.
- CHAPIN, J.P., 1956.
The Cattle Egret in Africa.
Audubon Mag., 58 : 75-88.
- CUNNINGHAM, R.L., 1965.
Predation on birds by the Cattle Egret.
Auk, 82 : 502-503.
- DEAN, A.R., 1978.
Cattle Egrets feeding on refuse tip.
British Birds, 71 : 268.
- DE VISSCHER, M.N., 1977.
A mixed colony of Egrets and Magnificent Frogatebirds in Venezuela.
Gerfaut, 67 : 203-223.
- DINSMORE, J.J., 1973.
Foraging success of Cattle Egrets.
American Midland Naturalist, 89 (1) : 242-246.
- DUXBURY, W.R., 1963.
Food of nestling Cattle Egret and Reed Cormorant.
Ostrich, 34 : 110.

- FOGARTY, M.J. & W.M. HETRICK, 1973.
Summer foods of Cattle Egrets in North Central Florida.
Auk, 90 : 268-280.
- FRANCHIMONT, J., 1985a.
Les facteurs démographiques d'une population de Hérons gardeboeufs (*Bubulcus ibis* L.) dans le nord-ouest marocain. Contribution à l'étude des mécanismes de l'expansion mondiale de l'espèce. Thèse de Doctorat en Sciences Zoologiques, Université de Liège : 161 pp (non publiée).
- FRANCHIMONT, J., 1985b.
Biologie de la reproduction du Héron gardeboeufs (*Bubulcus ibis* L.) dans une héronnière mixte du nord-ouest marocain.
AVES, 22 : 225-247.
- FRANCHIMONT, J., 1986a.
Causes de mortalité aux stades des embryons et des poussins chez les Ardéidés.
AVES, 23 (1) : 34-44.
- FRANCHIMONT, J., 1986b.
Aperçu sur la situation du Héron gardeboeufs (*Bubulcus ibis* L.) en Afrique du Nord dans le contexte de l'expansion mondiale de l'espèce.
AVES, sous presse.
- HAFNER, H., 1970.
A propos d'une population de Hérons gardeboeufs *Ardeola ibis*, en Camargue.
Alauda, 38 : 249-254.
- HAFNER, H., 1977.
Contribution à l'étude écologique de quatre espèces de Hérons (*Egretta garzetta* L., *Ardeola ralloides* Scop., *Ardeola ibis* L., *Nycticorax nycticorax* L.) pendant leur nidification en Camargue.
Thèse, Toulouse, Univ. Paul Sabatier : 183 pp. (non publiée).
- HAFNER, H.; A. JOHNSON & J. WALMSLEY, 1982.
Compte rendu ornithologique camarguais pour les années 1980 et 1981.
Rev. Ecol. (Terre et Vie), 36 : 573-601.
- HANNANE, N., 1981.
Etude de la reproduction du Héron gardeboeufs, *Ardeola (Bubulcus) ibis*, dans l'île du Bou-Regreg au cours de la saison 1981.
Mémoire de D.E.A. de Biologie Animale (Option Écologie) - Université Mohamed V, Faculté des Sciences, Rabat (Maroc) : 99 pp. (non publiée).
- HARRINGTON, B.A. & J.J. DINSMORE, 1975.
Mortality of transient Cattle Egrets at Dry Tortugas, Florida.
Bird Banding, 46 : 7-14.
- HERRERA, C.M., 1974.
Observaciones sobre una colonia de Garcillas Bueyeras (*Bubulcus ibis* L.) en Andalucía.
Ardeola, 20 : 287-306.
- HOPKINS Jr, M.N., 1972.
Cattle Egret recoveries from South Georgia nesting colonies.
Birds Banding, 43 : 220-221.

- JENNI, D.A., 1969.
A study of the ecology of four species of Herons during the breeding season at lake Alice, Alachua County, Florida.
Ecol. Monogr., 39 : 245-270.
- JENNI, D.A., 1973.
Regional variation in the food of nestling Cattle Egrets.
Auk, 90 : 821-826.
- KAHL, Jr, P., 1963.
Mortality of Common Egrets and other Herons.
Auk, 80 : 295-300.
- LACK, D., 1968.
Ecological adaptations for breeding in birds.
London, Methuen and Co. Ltd : 409 pp.
- LINT, K.C., 1962.
Cattle Egret expands range.
Auk, 79 : 483.
- LIPPENS, L. & G. BURGGRAEVE, 1977.
Une deuxième observation du Héron garde-boeufs *Bubulcus ibis* en Belgique.
AVES, 14 (3) : 186-188.
- LOWE-Mc CONNELL, R.H., 1967.
Biology of the immigrant Cattle Egret (*Ardeola ibis*) in Guyana, South America.
Ibis, 109 : 168-179.
- MARION, L. & P. MARION, 1982.
Le Héron garde-boeufs *Bubulcus ibis* niche dans l'ouest de la France. Statut de l'espèce en France.
Alauda, 50 (3) : 161-175.
- MIDDLESMISS, E.H.J., 1955.
Food of juvenile Egrets.
Ostrich, 26 : 159.
- MOREL, G. & M.Y. MOREL, 1961.
Une héronnière mixte sur le Bas-Sénégal.
Alauda, 29 : 99-117.
- OWEN, D.F., 1955.
The food of the Heron (*Ardeola cinerea*) in the breeding season.
Ibis, 97 : 276-295.
- OWEN, D.F., 1959.
Some aspects of the behaviour of immature Herons, *Ardeola cinerea*, in the breeding season.
Ardea, 47 (3/4) : 187-191.
- OWEN, D.F., 1960.
The nesting success of the Heron *Ardeola cinerea* in relation to the availability of food.
Proc. zool. Soc. London, 133 : 597-617.

- PARFITT, B.D., 1976.
Cattle Egrets in Central Coahuila.
Condor, 78 : 273.
- PINEAU, J. & M. GIRAUD-AUDINE, 1979.
Les oiseaux de la Péninsule Tingitane.
Institut Scientifique, Rabat : 147 pp.
- RENCUREL, P., 1972.
Observations sur la nidification du Héron garde-boeufs (*Ardeola ibis* (L.)) dans l'île du Bou-Regreg.
Alauda, 40 (3) : 278-286.
- REYNOLDS, J., 1965.
Feeding habits of Cattle Egrets.
British Birds, 58 : 509.
- RICE, D.W., 1956.
Dynamics of range expansion of Cattle Egrets in Florida.
Auk, 73 : 259-266.
- RIDDEL, W.H., 1944.
The Buff-backed Heron, *Ardeola ibis ibis* (Linnacus).
Ibis, 86 : 503-511.
- RUIZ, X. & L. JOVER, 1981.
Sobre la alimentación otional de la garcilla bueyera -*Bubulcus ibis* (L.) en el delta del Ebro, Tarragona (Espana).
P. Dept. Zool. Barcelona, 6 : 65-72.
- SCHUZ, E. & R. KUHK, 1972.
Stand 1970 der Ausbreitung des Kùhreiher (*Ardeola ibis*).
Beitr. Vogelkd., 18 : 70-80.
- SIEGFRIED, W.R., 1965.
The status of the Cattle Egret in the Cape Province.
Ostrich, sept. 65 : 109-116.
- SIEGFRIED, W.R., 1966.
On the food of nestling Cattle Egrets.
Ostrich, 37 : 219-220.
- SIEGFRIED, W.R., 1970.
Mortality and dispersal of ringed Cattle Egrets.
Ostrich, 41 : 122-135.
- SIEGFRIED, W.R., 1971a.
Population dynamics of the Cattle Egret.
Zoologica Africana, 6 : 289-292.
- SIEGFRIED, W.R., 1971b.
Plumage and moult of the Cattle Egret.
Ostrich, Suppl. 9 : 153-164.
- SIEGFRIED, W.R., 1971c.
The food of the Cattle Egret.
Jour. Applic. Ecol., 8 : 447-468.

- SIEGFRIED, W.R., 1972a.
Aspects of the feeding ecology of Cattle Egret (*Ardeola ibis*) in South Africa.
Jour. Anim. Ecol., 41 : 71-78.
- SIEGFRIED, W.R., 1972b.
Food requirements and growth of Cattle Egrets in South Africa.
Living Bird, 11 : 193-206.
- SIEGFRIED, W.R., 1978.
Habitat and the modern range expansion of the Cattle Egret.
Wading Birds, Research Report N°7 : 315-324.
- SKEAD, C.J., 1956.
The Cattle Egret in South Africa.
Audubon Mag., 59 : 206-209; 221; 224-226.
- TAYLOR, D.W., 1979.
Cattle Egret eating Yellow Wagtail.
British Birds, 72 : 475.
- THEVENOT, M., 1970.
Compte rendu d'activité de la Station de Bague de l'Institut Scientifique Chérifien, année 1969.
Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc, 50 : 101-134.
- THEVENOT, M., 1974.
Compte rendu d'activité de la Station de Bague du Maroc.
Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc, 54 : 81-103.
- THEVENOT, 1977a.
Compte rendu d'activité de la Station de Bague du Maroc.
Documentation de l'Institut Scientifique n°3 : 102 pp.
- THEVENOT, M., 1977b.
Décompte final des opérations de baguage de l'année 1977 - Station de Bague du Maroc - Institut Scientifique - Laboratoire de Zoologie et Ecologie Animale : 4 pp.
- THEVENOT, M., 1978.
Décompte final des opérations de baguage de l'année 1978 - Station de Bague du Maroc - Institut Scientifique - Laboratoire de Zoologie et Ecologie Animale : 4 pp.
- THEVENOT, M., 1979.
Décompte final des opérations de baguage de l'année 1979 - Station de Bague du Maroc - Institut Scientifique - Département de Zoologie et Ecologie Animale : 4 pp.
- THEVENOT, M., 1981.
Décompte final des opérations de baguage de l'année 1981 - Station de Bague du Maroc - Institut Scientifique - Département de Zoologie et Ecologie Animale : 4 pp.
- THEVENOT, M., 1977-1982.
Numbers of birds ringed and controlled by the Rabat ringing centre in 1976, 1977, 1978, 1979, 1980 and 81.
Euring data Bank, Arnhem.

- THEVENOT, M.; P. BEAUBRUN, R.E. BAOUAB & P. BERGIER, 1982.
Compte rendu d'ornithologie marocaine, année 1981.
Documents de l'Institut Scientifique, N°7, Rabat : 120 pp.
- TINBERGEN, N., 1957.
The functions of territory.
Bird Study, 4 : 14-27.
- TOMLINSON, D.N.S., 1979.
Interspecific relations in a mixed heronry.
Ostrich, 50 (4) : 193-198.
- VALVERDE, J.A., 1958.
An ecological sketch of the Coto Donana.
British Birds, 51 (1) : 1-23.
- VAN EE, C.A., 1973.
Cattle Egrets prey on breeding Queleas.
Ostrich, 44 : 136.
- VOISIN, C., 1970.
Observations sur le comportement du Héron bicolore *Nycticorax n. nycticorax* en période de reproduction.
O.R.F.O., 40 (3-4) : 307-339.
- VOISIN, C., 1979.
Les populations d'Ardéidés arboricoles dans le delta du Rhône de 1968 à 1977 : évolution des effectifs en période de reproduction.
Alauda, 47 (3) : 151-156.