

# CAUSES DE MORTALITE AUX STADES DES ŒUFS ET DES POUSSINS CHEZ LES ARDEIDES

par Jacques FRANCHIMONT (1)

## INTRODUCTION

Une étude approfondie de la biologie de la reproduction du Héron gardebœuf (*Bubulcus ibis*) a été entreprise dans la héronnière d'Asjène, près de la ville d'Ouezzane (34°48'N 5°36'O), dans le nord-ouest du Maroc, au cours des saisons de nidification 1983 et 1984 (FRANCHIMONT, 1985a). Les principaux résultats de ce travail ont été publiés dans un précédent article (FRANCHIMONT, 1985b).

Le Héron gardebœuf, espèce en pleine expansion géographique mondiale (FRANCHIMONT, 1986), présente au Maroc un taux d'éclosion moyen voisin de 70%, et un succès d'élevage de 75% (HANNANE, 1981; FRANCHIMONT, 1985a), soit un taux de mortalité de 30% au stade des œufs et de 25% au stade des poussins. D'après la littérature existante, cependant, à ces deux stades de développement, ces taux de mortalité varient fortement suivant la localisation géographique des colonies, notamment en fonction des conditions écologiques du milieu dans lequel est installée la héronnière (pressions de prédation et de compétition alimentaire intra- et inter-spécifiques, conditions météorologiques, influence des dérangements humains plus ou moins répétés, etc.). L'objet du présent article est de préciser les différentes causes de mortalité affectant les œufs et les poussins du Héron gardebœuf dans le nord-ouest du Maroc, et de les comparer à celles mentionnées par divers auteurs dans d'autres régions du monde.

Dans un cadre plus général, nous nous intéresserons également aux autres espèces d'Ardéidés coloniaux, pour lesquelles nous passerons en revue et évaluerons l'importance relative des différents facteurs affectant les succès d'éclosion et d'élevage spécifiques. Ce travail de compilation présente pour intérêt la mise sur pied d'une revue bibliographique assez complète qui pourra, nous l'espérons, être utilement consultée à l'occasion de futures recherches traitant des ardéidés coloniaux.

---

Reçu le 28.08.1985. Accepté le 17.03.1986.

(1) Faculté des Sciences de Meknès - Département de Biologie - Maroc.

## MORTALITE AUX STADES DES ŒUFS ET DES TRES JEUNES POUSSINS

Les causes essentielles des pertes (ou disparitions) d'œufs et de très jeunes poussins (moins de 7 jours) sont liées à la prédation et aux mauvaises conditions climatiques, toutes deux fortement accentuées par les dérangements humains; d'autres causes mineures de mortalité existent encore comme, par exemple, le cannibalisme.

### 1) *Les dérangements humains :*

En cas d'intrusion humaine dans la héronnière (ce qui fut quelquefois le cas à Asjène en-dehors de nos visites), les adultes quittent leurs nids, et n'y reviennent qu'une fois le danger passé. Les œufs et les poussins se trouvent ainsi exposés aux prédateurs, à la pluie, au vent, au soleil, ce qui accroît leur taux de mortalité. Les vols de brindilles (matériaux de construction des nids) par les voisins causent également la destruction de certains nids, dont les contenus tombent sur le sol.

Ces phénomènes ont été observés, chez différentes espèces d'ardéidés, par beaucoup d'auteurs, par exemple MEANLEY (1955); DUSI & DUSI (1968); BLAKER (1969); DICKERMAN & GAVINO (1969); JENNI (1969); TAYLOR & MICHAEL (1971); MC VAUGH (1972); SIEGFRIED (1972a); HERRERA (1974); BJORKLUND (1975); WEBER (1975); THEVENOT (1976); HAFNER (1977); TREMBLAY & ELLISON (1979); VOISIN (1979); BURGER (1981); HANNANE (1981). Ce comportement de fuite de la part des adultes est interprété comme un moyen de sauvegarder le potentiel de nidification que constitue l'adulte, plutôt que les œufs ou les poussins (BURGER, 1981).

Il est bien connu que les adultes sont beaucoup plus sensibles aux dérangements dans les premières phases de la nidification, c'est-à-dire durant l'installation et la ponte; à ce moment, ils peuvent même désertir la colonie. Par la suite, au cours de l'incubation et pendant l'élevage des jeunes, il y a une tendance marquée chez les adultes à ne plus quitter aussi vite le nid qu'auparavant (BLAKER, 1969; DICKERMAN & GAVINO, 1969; SIEGFRIED, 1972a), probablement en raison d'un mécanisme adaptatif les aidant à assurer leur succès reproducteur.

L'Homme représente également un prédateur direct dans les colonies d'ardéidés; ainsi, à Asjène, peuvent se produire de la part d'enfants, des dénichages d'œufs et de poussins, des tirs au lance-pierre sur les oiseaux adultes, etc. Dans certaines régions, de tels pillages sont importants, parfois même ils ont un but alimentaire (RIDDEL, 1944; LOWE-Mc CONNEL, 1967; VOISIN, 1970 et 1978; HERRERA, 1974; RODGERS, 1980; BURGER, 1981).

### 2) *La prédation :*

Les conditions climatiques régnant à Asjène durant la nidification, en 1983 au moins, ayant été favorables (très peu de pluie et de vents violents), nous pensons que les pillages et la prédation (y compris humaine) furent les facteurs essentiels responsables de la disparition des œufs et des petits poussins. En 1983, sur les 153 nids régulièrement contrôlés, 50 en ont, apparemment, été victimes, soit 32%; 7 de ceux-ci ont d'ailleurs disparu, soit 4,6% des nids échantillonnés. Le nombre total d'œufs et de poussins très jeunes disparus est de 74 unités sur 487, c'est-à-dire 15,2%. L'observation d'une prédation directe (mise à part celle de l'Homme) est rare : nous avons observé une fois un Héron bicolore (*Nycticorax nycticorax*) au vol, avec un poussin de Gardebœuf au bec; de jeu-

nes bergères familières des lieux nous ont rapporté avoir vu le Choucas des tours (*Corvus monedula*) se nourrir d'œufs et de poussins dans la colonie. Notons en effet que le Choucas est apparu dans la région d'Ouezzane depuis l'année 1981 seulement et qu'il fréquente la héronnière d'Asjène, en tant que dortoir, depuis l'été 1982. En 1983 et en 1984, surtout en juin-juillet, nous avons également observé à quelques reprises des petits groupes de Choucas (pouvant atteindre 60 individus) survolant la héronnière à basse altitude pendant la journée et se posant dans les arbres.

Ces deux espèces sont les seules pour lesquelles nous ayons des preuves de leur prédation sur le Gardebœuf; il est néanmoins probable que d'autres espèces présentes dans la région se rendent aussi coupables de prédation, Milan noir (*Milvus migrans*) et Aigle botté (*Hieraaetus pennatus*) par exemple.

Dans la littérature, nous pouvons relever quelques données relatives à la prédation chez les ardéidés, dans différentes régions du monde. Les prédateurs aériens sont les plus fréquents; parmi eux, ce sont les corvidés qui causent le plus de dégâts dans les héronnières (BAKER, 1940; MEANLEY, 1955; OWEN, 1959 et 1960; TEAL, 1965; DUSI & DUSI, 1968; TAYLOR & MICHAEL, 1971; MC VAUGH, 1972; PRATT, 1972; HERRERA, 1974; VOISIN, 1977; HAFNER, 1977 et 1978; BURGER & HAHN, 1977; MILLER & BURGER, 1978; RODGERS, 1980; BURGER, 1981). BAKER (1940) par exemple, raconte qu'un groupe de moins de 40 *Corvus brachyrhynchos* causa, deux semaines seulement après l'avoie découverte, l'abandon à 90% d'une héronnière mixte constituée de 1500 couples d'Aigrettes neigeuses (*Leucophox thula*) et 750 couples de Petits Hérons Bleus (*Florida caerulea*). TAYLOR & MICHAEL (1971) ont observé dans une héronnière mixte du Texas que, suite à la prédation par les corvidés, aucun œuf de la première ponte n'arriva à éclosion et seulement quelques-uns lors des pontes de remplacement, mais aucun jeune ne survécut.

Parmi les prédateurs aériens des œufs et des poussins, le Héron bihoreau est mentionné dans plusieurs études, parfois comme le seul prédateur important des Hérons gardeboeufs (STRONACH, 1968; MILLER & BURGER, 1978; BURGER, 1981; HANNANE, 1981; VOISIN, 1983); d'autres oiseaux sont également des prédateurs des œufs ou des jeunes poussins, essentiellement certaines espèces de rapaces diurnes (par exemple, le Busard des roseaux - *Circus aeruginosus*) et de rapaces nocturnes (par exemple, la Chouette barrée américaine - *Strix varia*) (RIDDEL, 1944; SKEAD, 1956; LOWE-Mc CONNELL, 1967; DUSI & DUSI, 1968; VOISIN, 1970 et 1977; PRATT, 1972; SIEGFRIED, 1972a; HAFNER, 1977 et 1978; BURGER, 1981; HANNANE, 1981; VOISIN, 1983; MEANLEY, 1955; JENNI, 1969 et MAC VAUGH, 1972). La Poule d'eau (*Gallinula chloropus*) est également citée par MILSTEIN & JACKA (1970), ainsi que par SIEGFRIED (1972a), qui ajoute encore les espèces suivantes : la Poule sultane (*Porphyrio porphyrio*), qui mangea 6 œufs de Hérons gardeboeufs en deux heures; l'Ibis sacré (*Threskiornis aethiopicus*); le Héron mélanocéphale (*Ardea melanocephala*) et deux espèces de goélands (*Larus dominicanus* et *L. hartlaubii*).

Les prédateurs terrestres sont moins fréquents; ils s'attaquent surtout aux nids près du sol. Ils sont représentés essentiellement par quelques mammifères et reptiles. Parmi les mammifères, le Raton-laveur (*Procyon lotor*) en Amérique du Nord (MEANLEY, 1955; DICKERMAN & GAVINO, 1969; TAYLOR & MICHAEL, 1971) et le Renard (*Vulpes*) en Europe (RIDDEL, 1944) sont sûrement les plus dangereux pour les jeunes hérons; nous pouvons encore y ajouter le Vison (*Mustela vison*) (TAYLOR & MICHAEL,

1971), certains rats (*Rattus spp.*) (MILLER & BURGER, 1978), le Chat domestique (*Felis catus*) (MEANLEY, 1955; HANNANE, 1981), les Genettes (*Genetta spp.*) (RIDDEL, 1944; SKEAD, 1956); en Andalousie, dans une colonie de Hérons gardebœufs, RIDDEL (1944) mentionne aussi le Lynx pardelle (*Lynx pardina*) et le Chat sauvage (*Felis sylvestris*). Parmi les reptiles, *Elaphe obsoleta* a été vu par BURGER (1981) et d'autres serpents ont été notés par DUSI & DUSI (1968), par DICKERMAN & GAVINO (1969), par JENNI (1969) et par VOISIN (1983). On cite encore parfois l'Alligator (*Alligator mississippiensis*) (DUSI & DUSI, 1968) et le Caïman (*Caiman crocodilus*) (LOWE-Mc CONNEL, 1967).

JENNI (1969) a remarqué que, lorsqu'un prédateur a découvert un nid et a déjà pris un œuf ou un poussin, il revient souvent dans les quelques jours suivants, pour détruire la couvée entière; nous avons en effet observé ce phénomène à Asjène, à de nombreuses reprises, mais sans pouvoir identifier avec certitude le prédateur.

Certains animaux circulent souvent aux alentours des héronnières, sans cependant y exercer une véritable prédation : ce sont les éboueurs de la colonie, dont le rôle consiste, entre autres, à se nourrir des cadavres de jeunes tombés au sol; ils remplissent là bien sûr un rôle très utile, même si ce n'est pas directement profitable aux ardéidés. Selon les lieux, ces éboueurs peuvent être des Vautours (BAKER, 1940; MEANLEY, 1955), des rats (*Rattus norvegicus* et *R. rattus*) (RENCUREL, 1972), parfois des corvidés, les renards et les sangliers (*Sus scrofa*) (VOISIN, 1970). A Asjène, les éboueurs ne semblent guère abondants; le Milan noir et certains Choucas en font peut-être partie.

Chez les espèces coloniales, la prédation se fait plus souvent sentir à l'extérieur qu'à l'intérieur de la colonie (COULSON, 1968; BURGER, 1981; HANNANE, 1981).

Chez les ardéidés, lorsqu'un prédateur s'empare d'œufs ou de jeunes poussins, il n'y a jamais de rassemblement des adultes pour le chasser : la non-assistance aux voisins est un comportement fondamental (BAKER, 1940; HERRERA, 1974; VOISIN, 1976 et 1977; BURGER, 1981). Il existe cependant certains systèmes de défense contre les prédateurs :

- la hauteur élevée des nids (BURGER, 1981); protection contre les prédateurs terrestres;
- l'espacement plus grand des nids : au Maroc, dans une héronnière mixte comprenant des Hérons gardebœufs, des Hérons bihoreaux et des Aigrettes garzettes (*Egretta garzetta*), toutes les pontes furent détruites une première fois par l'Homme; les pontes de remplacement des Gardebœufs et des aigrettes furent à nouveau détruites mais elles furent menées à bien chez les Bihoreaux, qui avaient espacé plus leurs nids qu'au cours de leur première ponte (THEVENOT, 1976); le même phénomène a été observé, chez le Bihoreau également, par BAKER (1940); d'autres auteurs ont prouvé, expérimentalement, que les prédateurs découvrent moins facilement les nids espacés que les nids rapprochés (TINBERGEN *et al.*, 1967);
- le synchronisme de la nidification : chez les espèces coloniales comme les ardéidés, aussi bien dans les colonies mono- que plurispécifiques, plus grand est le nombre de couples nicheurs se trouvant au même moment au même stade de la nidification, plus faible est la prédation : ceci résulte d'un certain «submergissement temporel» des prédateurs en nourriture que représentent les œufs et les poussins (PARSONS, 1970 et 1975; MAC ROBERTS & MAC ROBERTS, 1972; YOM-TOV, 1975; BURGER, 1981);

- l'alerte hâtive : plus la héronnière est importante, plus rapidement seront avertis les nicheurs de la présence de prédateurs; les adultes peuvent alors protéger plus activement leurs œufs ou leurs poussins (BURGER, 1981).

### 3) Les conditions climatiques défavorables :

Chez les ardéidés, beaucoup de nids et d'œufs sont détruits par les vents violents, les orages, les ouragans, les fortes pluies; les petits poussins tombés à terre ne sont plus nourris par leurs parents (MEANLEY, 1955; DICKERMAN & GAVINO, 1960; JENNI, 1969; PRATT, 1970; GOERING & CHERRY, 1971; HAFNER, 1977 et 1978; HANNANE, 1981). Ces conditions climatiques défavorables n'existent qu'exceptionnellement à Asjène durant la nidification (par exemple, l'année 1984), aussi cela n'y représente généralement pas un facteur limitant. Cependant, les températures élevées peuvent être défavorables pour les œufs, lorsque les adultes abandonnent trop souvent leur nid, en cas d'intrusion humaine, par exemple : l'exposition prolongée des œufs au soleil a pour conséquence la mort des embryons et la putréfaction des œufs (DICKERMAN & GAVINO, 1969; HUNT, 1972). Pour les petits poussins également, les températures trop élevées peuvent être néfastes : chez le Héron gardebœuf comme chez la Grande Aigrette (*Egretta alba*) (VOISIN, 1983), et chez l'Aigrette garzette, les adultes se mettent souvent face au soleil pour tenir leurs jeunes à l'ombre (JENNI, 1969; VOISIN, 1977). De plus, comme chez le Grand Héron Bleu (*Ardea herodias*), les jeunes Gardebœufs et Bihoreaux luttent contre la chaleur par transpiration (BLAKER, 1969) : il y a accélération des mouvements respiratoires avec tremblements gulaires rapides, que l'on n'observe jamais chez les adultes (VOISIN, 1970). A Asjène, nous avons également observé ces tremblements gulaires chez les jeunes Aigrettes garzettes par temps très chaud (juillet 1984), alors que VOISIN (1977) pensait que l'espèce ne présentait jamais ce comportement.

Les phénomènes thermo-régulateurs sont moins développés chez les jeunes poussins que chez les plus âgés (PARSONS, 1970; PETTINGILL, 1970; PRATT, 1970; WERSCHKUL, 1979); chez le Grand Héron Bleu, la température corporelle des poussins est de 32,5°C la nuit, mais elle peut atteindre 43,5°C si l'oiseau est soumis à une forte insolation directe (BARTHOLOMEW & DAWSON, 1954). PETTINGILL (1970) assure que l'air trop chaud tue plus rapidement les poussins que l'air froid et que, chez les passereaux, les poussins deviennent homéothermes un peu après la moitié de leur séjour au nid. Cependant, les études physiologiques traitant de cette question sont encore peu nombreuses.

### 4) Les causes mineures de mortalité :

**a) Le cannibalisme :** Nous ne l'avons jamais observé à Asjène, mais plusieurs auteurs l'ont noté chez les ardéidés, dont les adultes mangent parfois même leurs propres poussins (= kronisme) :

- chez le Héron gardebœuf (SIEGFRIED, 1972a);

- chez le Héron bihoreau (VOISIN, 1970);

- chez le Héron pourpré (*Ardea purpurea*) (WALMSLEY, 1974) : en Camargue, un seul cas observé en 6 années (un poussin assez gros qui dévora un plus petit). AMAT & HERRERA (1977) ont aussi observé un cas de cannibalisme chez le Héron pourpré, dans les marismas du Guadalquivir.

Ces phénomènes de cannibalisme pourraient être plus fréquents en période de famine.

**b) Le comportement des poussins au nid :** Les petits jeunes du Héron gardebœuf meurent parfois étouffés et piétinés par les plus gros, ou même persécutés par ceux-ci (surtout pendant les périodes de nourrissage, mais aussi entre celles-ci) (SKEAD, 1956; SIEGFRIED, 1972a).

**c) Les pesticides :** En Californie, de 1967 à 1970, les pertes d'œufs de la Grande Aigrette augmentèrent, car ceux-ci se brisaient au nid suite à un amincissement de leur coquille, consécutif sans doute à l'intoxication des adultes par le D.D.E.; une telle intoxication fut soupçonnée chez les ardéidés camarguais par HAFNER (1977 et 1978).

## MORTALITE AU STADE DES POUSSINS AGES

Au fur et à mesure que les poussins grandissent, les causes de leur mortalité varient : les plus petits sont surtout touchés par la prédation, ceux d'âge moyen (7 à 15 jours chez le Héron gardebœuf) meurent plutôt d'inanition, suite à l'asynchronisme des éclosions (voir ci-dessous) et les plus vieux (âge supérieur à 15 jours) sont surtout victimes d'accidents (chutes de l'arbre), dont la fréquence est directement proportionnelle à celle des dérangements humains de la colonie. Quelques autres causes mineures de mortalité des gros poussins existent encore, le parasitisme par exemple.

### 1) *Eclosions asynchrones :*

L'intervalle de ponte, chez le Héron gardebœuf, est de 1 ou 2 jours entre le premier et le deuxième œuf et de 2 jours entre les suivants. L'incubation, assurée par les deux parents, dure de 22 à 26 jours et débute le plus souvent dès la ponte du premier œuf (rarement après celle du deuxième). Il y a donc échelonnement des éclosions avec pour conséquence une différence de taille parfois importante entre les premiers et les derniers nés d'une même couvée. Plus vigoureux et plus habiles, les plus âgés sont bien sûr avantagés lors des nourrissages et les plus jeunes peuvent se trouver quasi privés de nourriture. D'après les mesures de croissance pondérale que nous avons effectuées (FRANCHIMONT, 1985a), ce facteur de mortalité est particulièrement important chez les derniers nés, âgés de 7 à 15 jours. Le fait est signalé par de nombreux auteurs chez le Gardebœuf : TEAL (1965); WOOLFENDEN *et al.* (1966); BLAKER (1969); JENNI (1969); RENCUREL (1972); SIEGFRIED (1972a et b); WEBER (1975); CRAMP & SIMMONS (1977); HANNANE (1981); BREDIN (1983).

Il a aussi été observé chez plusieurs autres espèces d'ardéidés : chez l'Aigrette garzette, par VOISIN (1977) et par HAFNER (1977); chez la Grande Aigrette, par VOISIN (1983); chez l'Aigrette neigeuse, par ST CLAIR-RAYE & BURGER (1979); chez le Héron bihoreau, par VOISIN (1970) et par HAFNER (1977); chez le Héron pourpré, par TOMLINSON (1974); chez le Héron cendré (*Ardea cinerea*), par OWEN (1960); chez le Petit Héron Bleu, par WERSCHKUL (1979) et par RODGERS (1980); chez le Grand Héron Bleu et chez la Grande Aigrette, par PRATT (1970 et 1972). La cause de la mort peut d'ailleurs être aussi l'écrasement ou la chute hors du nid, l'excitation et la vigueur des plus grands jeunes étant telles qu'il leur arrive même de provoquer la chute d'un adulte (WEBER, 1975).

Si la nourriture se fait très rare, même le second poussin pourra mourir de faim

(JENNI, 1969), mais la mort par inanition n'est pas toujours provoquée par un manque de disponibilités alimentaires du milieu extérieur (comme l'a montré TEAL, 1965), mais plutôt par une certaine incapacité, peut-être volontaire, de la part des adultes à distribuer la nourriture de façon égale parmi les différents poussins (TEAL, 1965; WERSCHKUL, 1979). LACK (1966) pense que les éclosions asynchrones de certaines espèces d'oiseaux ont une signification adaptative, en ce sens que les différences d'âge des différents poussins permettraient d'ajuster au mieux le taux de mortalité aux disponibilités alimentaires du lieu et du moment; ce mécanisme adaptatif serait d'autant meilleur que la période d'élevage des jeunes est plus longue (LACK, 1968).

## 2) *Les accidents :*

Outre le cas cité ci-dessus pour les poussins plus jeunes, les accidents surviennent essentiellement aux jeunes de plus de 15 jours, qui commencent à quitter le nid et à se déplacer dans les branches, en cas de dérangement humain notamment. Ils pénètrent alors dans les territoires d'adultes qui les reçoivent avec de violents coups de bec, parfois mortels; c'est un phénomène général chez beaucoup d'espèces d'oiseaux coloniaux (VOISIN, 1970; PARSONS, 1970 et 1971; GILLET *et al.*, 1975; HAFNER, 1977; ST CLAIR-RAYE & BURGER, 1979).

Un poussin se déplaçant dans les branches peut aussi être victime d'une chute, soit à cause de coups de bec d'adultes, soit à cause du vent, soit enfin par maladresse lorsqu'il tente d'atteindre plus rapidement l'adulte nourricier. Des poussins tombant un peu plus bas dans l'arbre sont souvent capables de revenir à leur nid, malgré les coups de bec des voisins, mais ils en sont souvent incapables s'ils tombent sur le sol : dans ce dernier cas, ils meurent généralement de faim, abandonnés par leurs parents; ils peuvent aussi être la proie de prédateurs terrestres (JENNI, 1969). La chute elle-même est parfois mortelle : nous avons eu plus d'une fois l'occasion d'observer de gros poussins être tués sur le coup au cours d'une chute. Ceci est aussi valable pour le Héron bihoreau.

De telles chutes mortelles ont aussi été signalées dans d'autres héronnières par : TEAL (1965); JENNI (1969); PRATT (1972); HAFNER (1977); ST CLAIR-RAYE & BURGER (1979); RODGERS (1980); HANNANE (1981); VOISIN (1983).

## 3) *Les causes mineures de mortalité :*

a) **La prédation :** Elle est beaucoup moins fréquente que chez les jeunes poussins, car les poussins âgés sont plus à même de se défendre (ST CLAIR-RAYE & BURGER, 1979); en Camargue, HAFNER (1977) a noté, comme prédateurs des poussins âgés d'ardéidés, le Busard des roseaux, le Geai (*Garrulus glandarius*) et la Couleuvre de Montpellier (*Malpolon monspessulanus*); au Sénégal, MOREL & MOREL (1961) ont observé des pillages de colonies de Gardebœufs par les populations locales, afin de s'approvisionner en gros poussins pour les manger. Les jeunes Bihoreaux semblent plus combattifs que d'autres espèces d'ardéidés, ce qui leur permettrait peut-être d'échapper plus facilement à la prédation (TEAL, 1965).

b) **Le cannibalisme :** DUSI & DUSI (1970) relatent qu'un jeune Gardebœuf de 3 semaines avala un autre poussin de 11 jours; ceci expliquerait peut-être certaines disparitions «mystérieuses». Néanmoins, à Asjène, des petits poussins morts de faim restè-

rent longtemps dans le nid, sans être avalés par les autres.

**c) Le phénomène de la régurgitation :** Si de jeunes ardéidés sont manipulés par un observateur, il leur arrive souvent de régurgiter leur dernier repas, plus ou moins vite selon les espèces (JENNI, 1969). Si ces régurgitations sont trop fréquentes, cela pourrait accélérer la mort des plus faibles par inanition. Ces régurgitations sont considérées comme un mécanisme digestif adaptatif, permettant au poussin de se rendre plus léger, afin d'échapper plus facilement aux prédateurs éventuels (BLAKER, 1969).

**d) Le parasitisme :** Les jeunes Gardebœufs sont parfois parasités au Maroc par certains vers du genre *Heterakis* (RENCUREL, 1972); en Afrique du Sud, par la tique *Argas persicus* (SKEAD, 1956). Ces parasites provoquent quelquefois la mort de quelques individus, voire même celle des adultes (PRATT, 1970, chez le Grand Héron Bleu).

**RESUME :** Cet article passe en revue les différentes causes de mortalité des œufs et des poussins chez les ardéidés, et plus spécialement chez le Héron gardebœuf (*Bubulcus ibis*). La prédation (surtout par les corvidés) et les mauvaises conditions climatiques, dont les effets néfastes sont fortement accentués par le dérangement humain, sont les principales causes responsables de la mortalité aux stades des œufs et des très jeunes poussins. L'éclosion asynchrone est indirectement la cause de mortalité essentielle pour les poussins d'âge moyen, car elle établit dès le départ une inégalité entre jeunes d'une même nichée, dont les derniers nés peuvent mourir d'inanition. Les poussins les plus âgés, enfin, se tuent plus fréquemment par accident, en tombant de l'arbre lors de leur vagabondage dans les branches.

**SAMENVATTING :** OORZAKEN VAN STERFTE TIJDENS HET EIEN HET NESTJONGENSTADIUM BIJ REIGERACHTIGEN

De verschillende oorzaken van het verlies van eieren en nestjongen bij reigerachtigen, in het bijzonder bij de Koereiger (*Bubulcus ibis*), worden hier uiteengezet. Wat de eieren en de nestjongen in het vroegste stadium betreft, wordt bijzonder gewezen op de predatie (vooral door kraaiachtigen) en de slechte weersomstandigheden. Verstoring door mensen oefent hierop nog een versterkend effect uit. Bij de wat oudere nestjongen is, hoewel onrechtstreeks, het ongelijktijdig uitkomen van de eieren de belangrijkste mortaliteitsfactor. Van het begin af ontstaat een ongelijkheid tussen de jongen van eenzelfde broedsel, waardoor de laatst geboren gemakkelijk verhongeren. De oudere nestjongen ten slotte, sterven vaak doordat ze, al rondkruipend in de nestboom, naar beneden vallen.

JaE

**SUMMARY :** CAUSES OF MORTALITY OF ARDEIDAE AT EGG AND NESTLING STAGES.

This article reviews the various causes of mortality among ardeidae, and especially of Cattle Egret (*Bubulcus ibis*) at egg and nestling stages. The action of predators (principally corvidae) and bad weather conditions, the disastrous effects of which are greatly accentuated by human disturbance, are the main reasons for the mortality at egg and very young nestling stages. Asynchronous hatching is indirectly the fundamental cause of death of average aged nestlings, by causing right from the beginning an inequality between young of the same brood, with the consequence that the last to be hatched may possibly die of inanition. Finally, older nestlings are frequently killed accidentally by falling from the trees when straying among the branches.

HBw



## ZUSAMMENFASSUNG : STERBLICHKEIT BEI BRUTEN UND JUNGVÖGELN VON REIHERN

In diesem Artikel werden die Todesursachen im Ei- und Jungvogelstadium von Reiheren und insbesondere des Kuhreiheres (*Bubulcus ibis* L.) untersucht. Nestplünderungen (insbesondere durch Rabenartige) und schlechtes Wetter, dessen Wirkung durch menschliche Störungen noch beträchtlich verstärkt wird, sind die wichtigsten Ursachen der Sterblichkeit im Eistadium und bei frisch ausgeschlüpften Jungvögeln. Die Abstände zwischen den Ausschlüpfdaten sind indirekt die wichtigste Todesursache bei Jungvögeln mittleren Alters, da sie für die Vögel einer Brut ungleiche Ausgangsbedingungen schaffen und die zuletzt ausgeschlüpften oft an Nahrungsmangel eingehen. Im fortgeschritteneren Alter sterben Jungvögel oft an Unfällen, z.B. wenn sie bei ihren ersten Ausflügen im Geäst vom Baum stürzen.

CGe

## BIBLIOGRAPHIE

- AMAT, J.A. & HERRERA, C.M. (1977) : Alimentación de la Garza Imperial (*Ardea purpurea*), en las marismas del Guadalquivir durante el periodo de nidificación. *Ardeola*, 24 : 95-104.
- BAKER, R.H. (1940) : Crow depredation on Heron nesting colonies. *Wilson Bull.*, 52 : 124-125.
- BARTHOLOMEW JR., G.A. & DAWSON, W.R. (1954) : Temperature regulation in young Pelicans, Herons, and Gulls. *Ecology*, 35 : 466-472.
- BJORKLUND, R.G. (1975) : On the death of a midwestern heronry. *Wilson Bull.*, 87 : 284-287.
- BLAKER, D. (1969) : Behaviour of the Cattle Egret *Ardeola ibis*. *Ostrich*, 40 : 75-129.
- BREDIN, D. (1983) : Contribution à l'étude écologique d'*Ardeola ibis* (L.) : Hérons gardebœufs de Camargue. Thèse, Toulouse, Université Paul Sabatier.
- BURGER, J. (1981) : A model for the evolution of mixed-species colonies of Ciconiiformes. *Quarterly Review of Biology*, 56 : 143-167.
- BURGER, J. & HAHN, C. (1977) : Crow predation on Black-Crowned Night Heron eggs. *Wilson Bull.*, 89 : 350-351.
- COULSON, J.C. (1968) : Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony. *Nature*, 217 : 478-479.
- CRAMP, S. & SIMMONS, K.E.L. (Chief Eds.) (1977) : *The Birds of the Western Palearctic. Vol. 1 - Ostrich to Ducks*. Oxford University Press, Oxford.
- DICKERMAN, R.W. & GAVINO, G.T. (1969) : Studies of a nesting colony of Green Herons at San Blas, Nayarit, Mexico. *Living Bird*, 8 : 95-111.
- DUSI, J.L. & R.T. (1968) : Ecological factors contributing to nesting failure in a Heron colony. *Wilson Bull.*, 80 : 458-466.
- FRANCHIMONT, J. (1985a) : *Les facteurs démographiques d'une population de Hérons gardebœufs (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. (non publié).
- FRANCHIMONT, J. (1985b) : Biologie de la reproduction du Héron gardebœuf (*Bubulcus ibis*) dans une héronnière mixte du nord-ouest marocain. *Aves*, 22 : 225-247.
- FRANCHIMONT, J. (1986) : Aperçu sur la situation du Héron gardebœuf (*Bubulcus ibis*) en Afrique du Nord dans le contexte de l'expansion mondiale de l'espèce. *Aves* : sous presse.
- GILLET, W.H., HAYWARD JR., J.L. & STOUT, J.F. (1975) : Effects of human activity on egg and chick mortality in a glaucous-winged gull colony. *Condor*, 77 : 492-495.
- GOERING, D.K. & CHERRY, R. (1971) : Nestling mortality in a Texas heronry. *Wilson Bull.*, 83 : 303-305.
- 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, Université Paul Sabatier : 183 pp. (non publié).

- HAFNER, H. (1978) : Le succès de reproduction de quatre espèces d'Ardéidés : *Egretta g. garzetta* L., *Ardeola r. ralloides* Scop, *Ardeola i. ibis* L., *Nycticorax n. nycticorax* L., en Camargue. *Terre et Vie*, 32 : 279-289.
- HANNANE, N. (1981) : *Etude de la reproduction du Héron gardebœuf, Ardeola (Bubulcus) ibis, dans l'île du Bou-Regreg au cours de la saison 1981*. Mémoire de C.E.A. de Biologie Animale (Option Ecologie) - Université Mohamed V, Faculté des Sciences, Rabat (Maroc) : 99 pp. (non publié).
- HERRERA, C.M. (1974) : Observaciones sobre una colonia de Garcillas Bueyeras (*Bubulcus ibis* L.) en Andalucía. *Ardeola*, 20 : 287-306.
- HUNT Jr., G.L. (1972) : Influence of food distribution and human disturbance on the reproductive succes of Herring Gulls. *Ecology*, 53 : 1051-1061.
- 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.
- LACK, D. (1966) : *Population studies of birds*. Oxford University Press, Ely House, Londres.
- LACK, D. (1968) : *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen and Co., Ltd, Londres.
- LOWE-Mc CONNEL, R.H. (1967) : Biology of the immigrant Cattle Egret (*Ardeola ibis*) in Guyana, South America. *Ibis*, 109 : 168-179.
- MAC ROBERTS, B.R. & M.H. (1972) : Social stimulation of reproduction in Herring and Lesser black-backed Gulls. *Ibis*, 114 : 495-506.
- MC VAUGH Jr., W. (1972) : The development of four North American Herons. *Living Bird*, 11 : 155-173.
- MEANLEY, B. (1955) : A nesting study of the Little Blue Heron in Eastern Arkansas. *Wilson Bull.*, 67 : 84-99.
- MILLER, L.M. & BURGER, J. (1978) : Factors affecting nesting success of the Glossy Ibis. *Auk*, 95 : 353-361.
- MILSTEIN, P. & JACKA, R.D. (1970) : Establishment of a large heronry. *Ostrich*, 41 : 208-210.
- MOREL, G. & M.Y. (1961) : Une héronnière mixte sur le Bas-Sénégal. *Alda*, 29 : 99-117.
- OWEN, D.F. (1959) : Some aspects of the behaviour of immature Herons, *Ardea cinerea*, in the breeding season. *Ardea*, 47 : 187-191.
- OWEN, D.F. (1960) : The nesting success of the Heron *Ardea cinerea* in relation to the availability of food. *Proc. Zool. Soc. London*, 133 : 597-617.
- PARSONS, J. (1970) : Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Nature*, 228 : 1221-1222.
- PARSONS, J. (1971) : Cannibalism in Herring Gulls. *British Birds*, 64 : 528-537.
- PARSONS, J. (1975) : Seasonal variation in the breeding success of the Herring Gull : an experimental approach to pre-fledging success. *J. Anim. Ecol.*, 44 : 553-573.
- PETTINGILL Jr., O.S. (1970) : *Ornithology in laboratory and field (4th edition)*. Burgess Publishing Company, Minneapolis, Minnesota.
- PRATT, H.M. (1970) : Breeding biology of Great Blue Herons and Common Egrets in Central California. *Condor*, 72 : 407-416.
- PRATT, H.M. (1972) : Nesting success of Common Egrets and Great Blue Herons in the San Francisco Bay region. *Condor*, 74 : 447-453.
- RENCUREL, P. (1972) : Observations sur la nidification du Héron gardebœufs (*Ardeola ibis* L.) dans l'île du Bou-Regreg. *Alda*, 40 : 278-286.
- RIDDEL, W.H. (1944) : The Buff-backed Heron, *Ardeola ibis ibis* (Linnaeus). *Ibis*, 86 : 503-511.
- RODGERS Jr., J.A. (1980) : Breeding ecology of the Little Blue Heron on the West coast of Florida. *Condor*, 82 : 164-169.
- SIEGFRIED, W.R. (1972a) : Breeding success and reproductive output of the Cattle Egret. *Ostrich*, 43 : 43-55.
- SIEGFRIED, W.R. (1972b) : Food requirements and growth of Cattle Egrets in South Africa. *Living Bird*, 11 : 193-206.
- SKEAD, C.J. (1956) : The Cattle Egret in South Africa. *Audubon Mag.*, 59 : 206-209; 221 : 224-226.
- ST-CLAIR-RAYE, S. & BURGER, J. (1979) : Behavioral determinants of nestling success of Snowy

- Egrets (*Leucophoyx thula*). *American Midland Naturalist*, 102 : 76-85.
- STRONACH, B.W.H. (1968) : The Chagana heronry in Western Tanzania. *Ibis*, 110 : 345-348.
- TAYLOR, R.J. & MICHAEL, E.D. (1971) : Predation on an inland heronry in Eastern Texas. *Wilson Bull.*, 83(2) : 172-177.
- TEAL, J.M. (1965) : Nesting success of Egrets and Herons in Georgia. *Wilson Bull.*, 77 : 257-263.
- THEVENOT, M. (1976) : Les oiseaux de la réserve de Sidi-Bou-Rhaba. *Bulletin de l'Institut Scientifique (Maroc)* N° 1 : 67-99.
- TINBERGEN, N., IMPEKOVEN, M. & FRANCK, D. (1967) : An experiment on spacing-out as a defence against predation. *Behaviour*, 28 : 307-321.
- TOMLINSON, D.N.S. (1974) : Studies of the Purple Heron, Part 2 : Behaviour patterns. *Ostrich*, 45 : 209-223.
- TOMLINSON, D.N.S. (1979) : Interspecific relations in a mixed heronry. *Ostrich*, 50 : 193-198.
- TREMBLAY, J. & ELLISON, L.N. (1979) : Effects of human disturbance on breeding of Black-crowned Night Herons. *Auk*, 96 : 364-369.
- VOISIN, C. (1970) : Observations sur le comportement du Héron bicolore *Nycticorax n. nycticorax* en période de reproduction. *O.R.F.O.*, 40 : 307-339.
- VOISIN, C. (1976) : Etude du comportement de l'Aigrette garzette (*Egretta garzetta*) en période de reproduction (1ère partie). *O.R.F.O.*, 46 : 387-425.
- VOISIN, C. (1977) : Etude du comportement de l'Aigrette garzette (*Egretta garzetta*) en période de reproduction. (2ème partie). *O.R.F.O.*, 47 : 65-103.
- VOISIN, C. (1978) : Utilisation des zones humides du delta rhodanien par les Ardéidés. *O.R.F.O.*, 48 : 217-380.
- VOISIN, C. (1979) : Les populations d'Ardéidés arboricoles dans le delta du Rhône de 1968 à 1977 : Evolution des effectifs en période de reproduction. *Alauda*, 47 : 151-156.
- VOISIN, C. (1983) : Les Ardéidés du delta du fleuve Sénégal. *O.R.F.O.*, 53 : 335-369.
- WALMSLEY, J.G. (1974) : Cannibalisme chez des poussins de Hérons pourprés *Ardea purpurea* en Camargue. *Alauda*, 42 : 336-337.
- WEBER, W.J. (1975) : Notes on Cattle Egret Breeding. *Auk*, 92 : 111-117.
- WERSCHKUL, D.F. (1979) : Nestling mortality and the adaptive significance of early locomotion in the Little Blue Heron. *Auk*, 96 : 116-130.
- WOOLFENDEN, G.E., WHITE, S.C., MUMME, R.L. & ROBERTSON, W.B. (1976) : Aggression among starving Cattle Egrets. *Bird Banding*, 47 : 48-53.
- YOM-TOV, Y. (1975) : Synchronization of breeding and intraspecific interference in the Carrion Crow. *Auk*, 92 : 778-785.