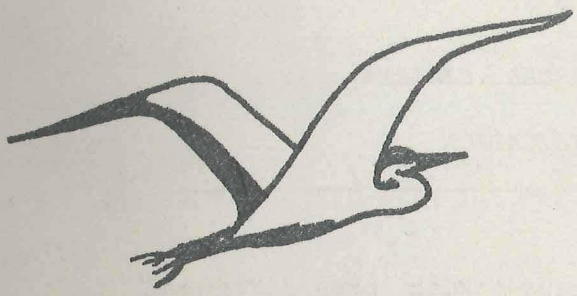
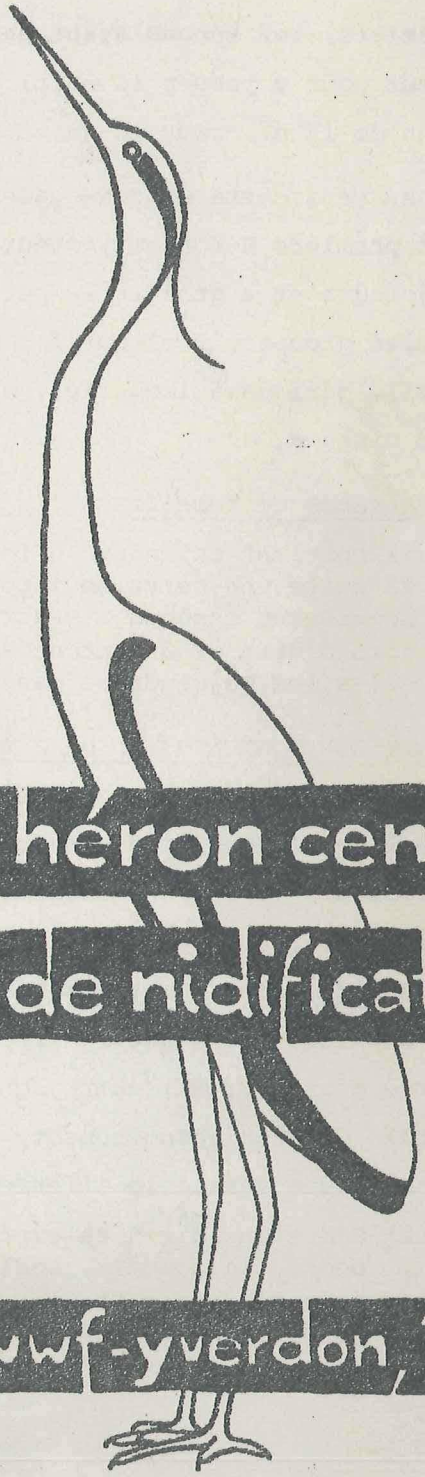
4.4 .3





comportement du héron cendré durant la période de nidification

nicolas perrin

wwf-yverdon, 1.1981

NICOLAS PERRIN

COMPORTEMENT DU HERON CENDRE (ARDEA CINEREA) DURANT LA PERIODE DE NIDIFICATION

Observations faites à la héronnière de Cheseaux-Noréaz, près d'Yverdon.

ARRIVEE A LA COLONIE

Ce sont les premiers jours de février qui semblent redonner quelque vie à la colonie, délaissée durant tout l'hiver; c'est à cette époque effectivement que, les premiers, les Hérons ayant passé l'hiver sous nos latitudes se regroupent en ces lieux pour y passer la nuit; pêchant de jour, ils rejoignent la colonie aux environs de 17 h., pour la quitter peu avant le lever du soleil.

C'est vers cette époque également que, profitant de quelques jours de chaleur, les premiers Hérons migrateurs gagnent nos contrées, où ils ne tardent pas à rejoindre et à grossir le petit nombre des hivernants. Dès lors, peu à peu, par petits groupes, l'effectif de la colonie ne cessera d'augmenter et ce jusqu'en avril, période à laquelle, dans le cas qui nous occupe, il sera fort de plus de 140 oiseaux.

Absence de femelles

Il convient cependant d'insister dès maintenant sur un point qui revêtira par la suite une certaine importance : chez le Héron cendré, tout comme chez de nombreuses espèces migratrices, ce sont les mâles qui émigrent les premiers, afin d'être déjà cantonnés à l'arrivée des femelles. Quant à ces dernières, elles les rejoindront dans un délai d'une à deux semaines.

PRISE DE POSSESSION DES NIDS

Revenons cependant à nos mâles précurseurs : c'est en vain que l'on cherchera chez eux les moindres prémices de parades. Le plus souvent perchés dans les sapins de la colonie (1), ils n'accordent même aucune attention aux anciens nids de l'année précédente. Leur présence à la Héronnière est seule révélée par quelques cris, lâchés de temps à autre par l'un d'eux, à son arrivée en ces lieux. Mais vers mi-février, alors que l'effectif de la colonie atteint 20 à 30 individus, on observe d'un jour à l'autre, chez la plupart des Hérons présents, une modification totale de leur comportement, l'immobilisme naturel qui leur est propre laissant place à une véritable effervescence :

1) C'est un fait à relever que, d'une part, sur la septantaine de nids que compte la colonie, seuls deux ou trois sont construits sur des sapins; mais d'autre part, les Hérons qui n'exercent aucune activité reproductrice sont toujours posés sur des sapins ou des pins.

"Mercredi 14 février.

A 17h.30, une troupe de 17 Hérons survole la colonie à plusieurs reprises, puis se pose sur un arbre, un grand sapin à proximité de mon poste d'observation. A peine posés, ils émettent continuellement un petit son très doux : "rou-rou-rou-rou". Puis, après 10 minutes, ils quittent tous le grand sapin et se répartissent dans la colonie, où, contrairement à leur habitude, certains prennent possession d'un nid et cherchent visiblement à le défendre contre leurs compagnons".

EFFET DE GROUPE

Il est une question qui nous vient naturellement à l'esprit : quelle est la cause de cette effervescence soudaine ? Qu'est-ce qui a donc décidé les Hérons présents, si calmes jusqu'alors, à entrer d'un jour à l'autre dans la première phase de leur période de reproduction, i.e. la prise de possession des nids ?

Puisque les Hérons ne sont pas tous arrivés simultanément à la colonie, les dates de prise de possession devraient logiquement être différentes pour chacun et s'échelonner sur plusieurs jours, voire plusieurs semaines. Il n'en est cependant rien. Comment expliquer cela ?

De même que chez le Héron bihoreau (Nicticorax nicticorax), où, C. Voisin l'a observé de manière analogue, ce phénomène doit, d'une part être attribué à un "effet de groupe" dû à la présence sur les lieux de nidification d'un nombre important de congénères :

"Dans le cas des Hérons, il paraît probable que cette réaction sociale accélère la maturation sexuelle des oiseaux et les incite à nicher quelques jours après leur arrivée à la colonie". (L'oiseau et la revue française d'ornithologie 40/1970 p. 315, "Comportement du Héron bihoreau" par C. Voisin).

Il est probable d'autre part qu'un autre processus entre également en ligne de compte : on remarque, durant cette partie de la période de reproduction, c'est-à-dire de la prise de possession des nids à la ponte des oeufs, un changement de couleur des pattes et du bec du Héron, jusqu'alors d'un jaune grisâtre, ceux-ci affectent à présent une coloration orange-vif, provoquée par un afflux sanguin. Cette coloration que l'on retrouve chez de nombreux Ardéidés témoigne de la maturité sexuelle du Héron; elle a une fonction bien définie : elle met en valeur les pattes et surtout le bec du Héron, arme fort redoutable et d'ailleurs redoutée de tous ses rivaux. Elle est donc un moyen d'intimidation que nous verrons plus tard.

Cependant, en dehors de cette fonction bien définie, et dans le cas qui nous occupe, on peut lui en supposer une autre : sa présence chez quelques Hérons, agissant sur les autres comme stimulus, suffirait à accélérer chez eux le processus de maturation sexuelle, agissant ainsi dans le même sens que l'effet de groupe.

PANURGISME DANS LA PRISE DE POSSESSION DES NIDS

Nous avons donc vu que c'est un effet de groupe qui permet une coordination dans le temps de la prise de possession des nids, puis de la parade. En outre, il semblerait que, par un phénomène analogue à ce qu'il est convenu d'appeler le panurgisme, certains Hérons non-motivés, j'entends par là non sexuellement mûrs et prêts à s'accoupler, pourraient imiter leurs congénères, non seulement dans la prise de possession des nids, mais également dans la parade. Cette hypothèse relevant cependant d'observations personnelles uniquement, demanderait évidemment confirmation. Je ne la donne qu'avec réserve. Ces Hérons sont reconnaissables, d'une part par la couleur de leurs pattes et de leur bec beaucoup moins orangés, d'autre part, par leurs réactions assez déconcertantes face à une femelle comme nous le verrons par la suite.

INFLUENCE DES CONDITIONS ATMOSPHERIQUES

Il convient dès à présent d'insister sur un facteur qui revêt pour Ardea cinerea une importance primordiale, du moins au début de la nidification jusqu'à l'éclosion des jeunes : il s'agit des conditions atmosphériques.

Le Héron y est extrêmement sensible : une certaine chaleur sera toujours nécessaire non seulement pour la migration, mais encore pour l'accomplissement de nombreux actes ayant trait à la nidification : de même que la prise de possession des nids n'aura lieu que par beau temps, de même toute parade cessera à l'arrivée de la pluie. Cette sensibilité se manifestera jusqu'à l'éclosion des oeufs : la ponte peut effectivement être abandonnée en cas de trop mauvais temps; ce qui se passa du jeudi 8 au samedi 17 mars 1973 : la neige fit fuir toute la colonie durant ces 10 jours, et les oeufs déjà pondus furent abandonnés aux corneilles. Les jeunes une fois nés ne seront cependant jamais abandonnés ainsi et le mauvais temps incitera plutôt les parents à rester au nid pour couver leur progéniture.

CRITERES DU CHOIX DU NID

En observant les Hérons occuper la colonie, on s'aperçoit qu'ils ne choisissent pas indifférement le premier nid qu'ils rencontrent, mais obéissent dans ce choix à certains critères bien définis. De ces critères, j'en ai observés trois :

1) le Héron choisit de préférence un nid en bon état; d'un naturel assez paresseux, si j'ose risquer cet anthropomorphisme, il préfère ne pas avoir à trop construire. Cependant, certains nids étant chaque année détruits par le vent, les derniers arrivants ne trouveront plus de nids vides, ils se verront dans l'obligation d'en construire un. Leur parade étant de ce fait quelque peu différente de celle des autres, nous en reparlerons plus tard.

2) Bénéficiant de plusieurs avantages, les nids les plus haut placés sont préférés; en effet, l'accès en est facilité, le champ de vue plus étendu. L'inconvénient est que, plus exposés au vent, ils en supportent d'autant moins bien les rafales hivernales.

3) La colonie n'est pas occupée au hasard, mais suivant un certain ordre, i.e. à partir d'un endroit bien déterminé de la colonie. Ce critère relève de l'instinct même qui pousse les Hérons à nicher en colonies : se regrouper au maximum afin d'offrir le moins de prise possible à tout animal qui puisse nuire, d'une manière ou d'une autre à la colonie.

On peut supposer que cet endroit, qui deviendra par la suite le plus gros de la colonie, ce que l'on pourra appeler son "centre", est fixé chaque année par les premiers arrivés, en fonction de l'état, de la position, de la densité des nids. Comme ce centre jouera un rôle dans la parade, nous aurons à en reparler.

Existe-t-il d'autres critères ? Bien qu'aucun auteur n'en fasse mention et que je n'aie observé que les trois décrits ci-dessus, il est fort possible qu'il en existe d'autres, notamment en ce qui concerne l'essence de l'arbre supportant le nid.

PRISE DE POSSESSION PROPREMENT DITE

Ayant donc jeté son dévolu sur l'un des nids, le Héron l'occupe, i.e. se pose sur le rebord de celui-ci ou sur une branche des alentours immédiats et observe attentivement les faits et gestes de ses compagnons. En effet, le nid ainsi occupé aura peut-être éveillé la convoitise d'un autre Héron, qui n'hésitera pas à en chasser le "légitime propriétaire" pour se l'approprier. Il aura pour ce faire recours à un moyen qui relève de l'intimidation et que nous nommerons de ce fait "parade d'intimidation" (fig. 1). En voici la description; pour clarifier celle-ci, convenons d'appeler A le légitime propriétaire du nid et B l'agresseur :

B ayant donc repéré le nid occupé par A, s'en approche rapidement et, arrivé au-dessus de l'endroit, s'immobilise en vol sur place; ce faisant, il tend brusquement son cou hérissé et pousse un "krrâ" strident. A peut alors réagir de deux manières :

a) s'il s'attendait à l'attaque de B, il dresse son cou hérissé dans la direction de ce dernier en criant aussi fort. Jouissant de l'avantage psychologique du propriétaire du nid, il ne peut manquer alors de chasser B qui repartira ensuite à la quête d'un autre nid, à moins qu'il ne revienne à la charge un peu plus tard. Il arrive aussi que A pourchasse B en vol, mais cela est exceptionnel;

b) s'il ne s'est pas aperçu de l'arrivée de B, il s'enfuit effrayé, et part lui-même à la recherche d'un autre nid, à moins qu'il n'essaie de récupérer à son tour le nid maintenant occupé par B.

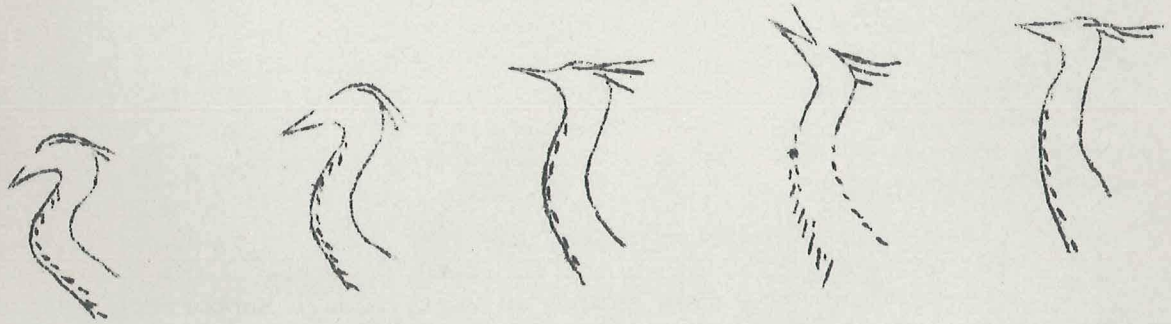


fig. 1 Diverses phases du comportement d'intimidation chez le héron cendré.

noté que, pour le conserver, le mâle est obligé d'adopter, à l'égard de tout congénère s'aventurant dans la proximité du nid, l'attitude agressive de la fig. 1, l'accompagnant d'un sonore "houp" terminé par un clapement du bec.

La femelle donc, s'approchant du nid et du mâle paradant, se verra accueillie de la mêmemanière, ce qui ne saurait nous étonner, vu l'absence de dimorphisme sexuel apparent. Nous avions déjà observé que la présence des femelles n'était pas nécessaire pour le déclenchement de la parade du mâle. Nous oyons maintenant que celui-ci n'hésite pas à attaquer une femelle s'approchant de son territoire. Ceci pourrait nous inciter à supposer que le Héron mâle est incapable de reconnaître une femelle d'un rival. Gardons- nous de le faire. Cela signifie simplement que s'il existe un dimorphisme sexuel morphologique perceptible par le Héron mâle, il ne joue aucun rôle dans le déclenchement de ses parades ou de ses attaques. Nous verrons par la suite que le seul dimorphisme sexuel entrant en ligne de compte est d'ordre éthologique.

La deuxième fonction de la parade du mâle est de s'attacher une femelle en vue de l'accouplement et de l'élevage des jeunes. Pour cela, il devra d'abord attirer l'attention de l'une d'elles, puis la séduire.

CRIS D'APPEL

C'est par un cri perçant et portant loin, que l'on peu traduire par un "krâ" strident, que le Héron mâle, même caché dans un arbre, parviendra à attirer l'attention d'une femelle. Poussé par le propriétaire d'un nid, ou de l'emplacement de construction d'un nid, ce cri cessera totalement à l'approche d'une femelle ou d'un autre congénère, ce qui prouve bien qu'il s'agit-là d'un comportement appétitif dont l'acte de consommation est l'attraction de la femelle.

Un autre cri se fait également entendre, qui peut se rendre par "gôôr" ou "kôôr", long et guttural. Lié à une parade nuptiale dont nous parlerons plus tard, ce cri, comme l'appel vu ci-dessus, permettra à la femelle de repérer un mâle paradant depuis une grande distance. Ce second cri cessera également lorsque cette femelle se sera approchée du nid.

La fonction du cri d'appel est comparable à celle des chants, plus connus, de certains passereaux : Rouge-gorge, Troglodyte. Cependant, chez ces passereaux, le chant a également, en plus de l'attraction de la femelle, une fonction de menace pour les autres mâles et de défense du territoire. Dans l'espèce qui nous occupe ici, c'est le mode de comportement agressif particulier que nous avons déjà vu qui assure cette dernière fonction.

COUR DE LA FEMELLE

Comme on aura pu s'en apercevoir au vu des observations décrites plus haut, la femelle rencontrera, dans son approche du mâle, un obstacle de taille,

et qui est l'agressivité territoriale de ce mâle. Attirée par les cris d'appel et se posant aux abords du nid, elle se verra attaquée de façon énergique. Il lui sera alors nécessaire d'adopter un comportement spécial qui la différenciera d'éventuels rivaux, et qui, bien que grandement passif, pourra être qualifié de "cour" femelle.

Observations : "Une femelle vient se poser près du nid d'un mâle appelant. Aussitôt tous cris cessent et je note que la parade redouble d'intensité, quelques mouvements agressifs viennent s'y mêler auxquels la femelle répond en détournant le bec (fig. 2)".

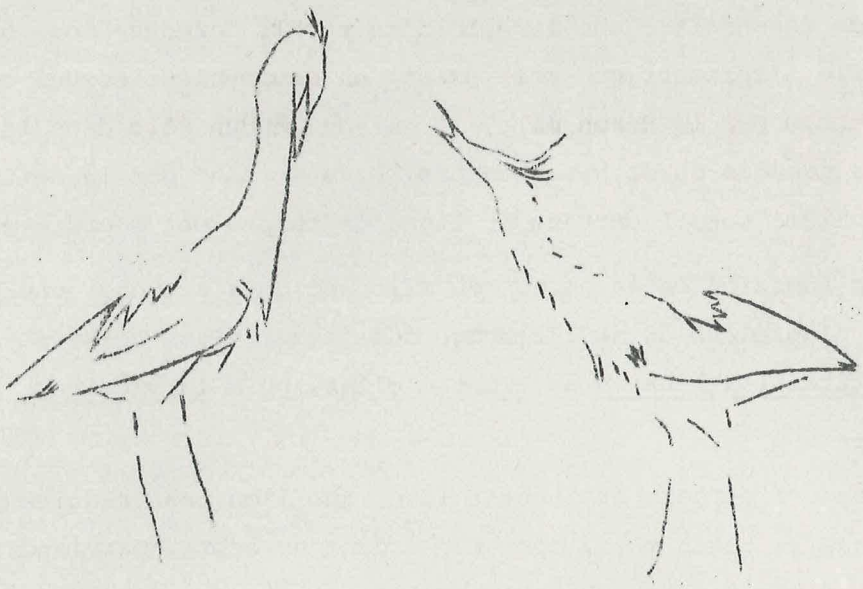


fig. 2

Au lieu de réagir par la fuite comme l'aurait fait un rival, cette femelle supporte passivement l'attaque en détournant son bec orangé sur le côté, geste dont le symbolisme apparent est largement répandu dans la gent ailée, et bien au-delà : "En essayant d'apaiser un congénère, un animal fait, humainement parlant, tout ce qu'il peut pour ne pas l'exciter" (Lorenz).

Il est possible que ce geste provienne originellement d'un conflit de motivation entre l'instinct de fuite déclenché par l'agressivité du mâle et l'instinct sexuel stimulé par la parade de celui-ci. Il est toutefois clair qu'il a désormais pris la valeur d'un geste d'apaisement. Celui-ci d'ailleurs n'aura pas d'effet immédiat sur le mâle, qui continuera à attaquer quelques fois encore. Si violemment même, parfois, qu'il arrivera à la femelle de s'envoler sous les assauts réitérés du mâle si désireux pourtant de s'accoupler.

Elle reviendra généralement se poser au même endroit que précédemment, pour accueillir à nouveau les assauts du mâle par une même passivité.

Cette obstination finira cependant par avoir une action sur l'agressivité du mâle, qui ne sera pas immédiatement, et ceci est important, freinée ou limitée, mais réorientée; c'est-à-dire, de par la définition qu'en a donnée

Lorenz, déclenchée par un seul objet et, du fait que celui-ci émet en même temps des stimuli inhibiteurs, abréagie sur un autre.

Ainsi la femelle, par sa présence aux abords du nid, fournit constamment au mâle des stimuli déclenchant son agressivité. D'autre part, du fait qu'elle apparaît de plus en plus, aux yeux de celui-ci, comme un conjoint possible, elle fournit également des stimuli inhibiteurs qui l'empêcheront bientôt d'attaquer.

Mais l'agressivité déclenchée par la présence de la femelle, ne pouvant se dépenser par des voies normales (l'attaque de la femelle) devra coûte que coûte être défoulée, par un moyen ou un autre. Le moyen utilisé sera un mode de comportement auquel on n'avait pas encore, à ma connaissance, attribué sa véritable signification.

"Pliant les pattes, il (le Héron mâle) tend alors son cou en avant et en bas, tout en hérissant ses plumes. Cou tendu, il clape du bec, aigrette dressée, puis se redresse". (fig. 3).

Précédent ce mouvement que j'appellerai "clapement", on observe souvent une orientation, c'est-à-dire que

> "...le mâle, qui se tenait pour parader face à la femelle, se tourne alors de manière à se présenter, lors du clapement, de profil par rapport à celle-ci".

Nous avons donc ici, à mon avis, affaire à la réorientation de l'agressivité déclenchée par le congénère, comme le montrent les faits que nous allons étudier maintenant.

1) La composante principale de ce mouvement est agressive, comme en témoignent le hérissement des plumes du cou et de l'aigrette, ainsi que le clapement du bec.

Ces deux éléments, à savoir le hérissement des plumes et le clapement du bec, sont assez largement répandus chez les oiseaux, avec valeur d'intimidation ou de menace. J'ai d'ailleurs pu l'observer cet automne encore chez le Grand-Duc (Bubo Bubo), observation faite sur l'un des spécimens de la Station ornithologique de Sempach. Voulant m'intimider parce que je m'approchais trop de lui, il se mit d'abord à hérisser ses plumes et écarter les ailes en abaissant la tête dans sa posture de menace classique. Puis, comme je ne m'éloignais pas, il se mit à claper régulièrement et très fort du bec produisant alors un bruit cassant très frappant.

2) L'orientation qui précède ce mouvement est celle de l'abréaction.: Il ne faut pas que la menace soit dirigée vers le conjoint, mais doit s'adresser ostensiblement au monde extérieur, hostile par définition.

Cette orientation, liée au phénomène de la réorientation, est une condition nécessaire au renforcement - ou à la création - du lien conjugal. Il convient, à ce propos, de relever un fait qui vient renforcer cette hypothèse; ce clapement existe chez le Grand Héron bleu (Ardea Herodias) d'Amérique, chez qui il a subi une évolution plus poussée : il y apparaît maintenant sous la forme d'une parade de couple où les deux conjoints croisent leur cou avant le clapement, qui par ailleurs est entièrement semblable à celui d'Ardea cinerea (fig. 4 , W.P. et B.D. Cottrille, 1955). Cette parade est en tous points homologue à la dernière phase du cérémonial de triomphe d'un couple d'Oies cendrées (anser anser): chez ces Oies, le mâle rejoint sa femelle après avoir mis en fuite un rival, et tous deux prennent alors la posture de menace propre à l'espèce, cou tendu un peu en contrebas du corps, croisant leur cou (fig. 5). Il apparaît ainsi plus clairement que l'objet de la menace ritualisée n'est pas le congénère, mais bien le monde extérieur. De même que lors de la danse nuptiale des Grues, autre menace réorientée, "le motif de la défense de l'ami y apparaît déjà en filigrane" (Lorenz, 1969).

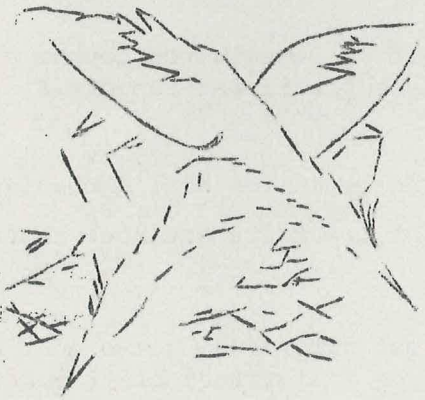


fig. 4
(d'après W.P. et B.D. Cottrille)

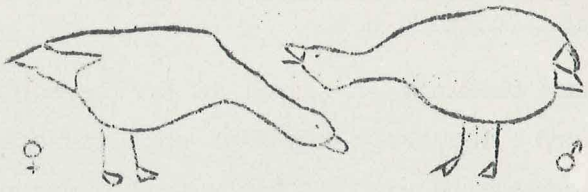


fig. 5
(d'après K. Lorenz)

Il est donc plus que probable que cette parade du couple, chez le Grand Héron bleu, renforce les liens entre les conjoints de la même façon que le cérémonial de triomphe chez les Oies et de façon plus directe que le clapement individuel du Héron cendré.

3) Ce mouvement, présent chez la femelle d'Ardea cinerea également, est surtout observable chez elle pendant la période des premiers accouplements, avant et après chaque copulation.

La plupart des animaux évitent le contact physique, lié chez eux à la notion de prédateur. "En conséquence, quand deux animaux s'accouplent, ils sont (et surtout la femelle) dans une situation dangereuse" (Tinbergen, 1967). On comprend donc facilement que le moment de la copulation soit celui où la femelle a le plus d'agressivité à refouler.

Jan Verwey, dans sa monographie sur le Héron cendré (1930), interprète le clapement comme une activité de substitution, dérivée du comportement de pêche : cou tendu en avant et en bas, clapement de bec comme pour attraper une proie. Son extériorisation serait alors due au refoulement, par la non-présentation des stimuli-déclencheurs femelles, de l'instinct sexuel mâle excité par des facteurs motivationnels.

Verheyen, de son côté, dans son ouvrage sur les oiseaux de Belgique (1948) a interprété ce clapement comme ritualisation de l'accouplement, s'étant aperçu que lors de la copulation également, le Héron plie les pattes et tend le cou en avant. Le clapement serait alors une invitation du mâle à l'accouplement.

A ces deux interprétations, on pourra trouver un trait commun, à savoir l'établissement d'unerelation entre le clapement et le désir sexuel du mâle. Cela doit venir en partie du fait, observé, que son extériorisation par le mâle est la plus fréquente en présence d'une femelle. Toutefois, ni l'une ni l'autre interprétation ne tient compte des faits mentionnés ci-dessus.

Par ailleurs, si ce clapement ne s'est pas ritualisé à partir d'un comportement de capture de proie, il semble bel et bien avoir pour origine une prise du bec, celle du matériau de construction du nid, comme j'espère le montrer par la suite.

ACTIVITES DE SUBSTITUTION

"Interrompant sa parade, le Héron s'immobilisa quelques instants, puis, à plusieurs reprises, se passa le bec dans les scapulaires, puis dans les plumes du cou (fig. 6). Ces mouvements de toilette, qui viennent régulièrement interrompre la parade, sont typiquement des activités de substitution, dérivant du conflit de motivation entre pulsions agressive et sexuelle, aussi nous n'allons pas nous y attarder spécialement, si ce n'est pour remarquer que cette activité, qui existe chez plusieurs Ardéidés, notamment le Bihoreau (Nicticorax nicticorax) (C.Voisin, 1970) d'une part, a probablement une valeur d'apaisement, qui lui est conférée par le détournement du bec, d'autre part doit permettre un défoulement de l'agressivité, comme c'est le cas chez d'autres espèces la pratiquant".

fig. 6

PARADES DE SEDUCTION

Après avoir vu les moyens utilisés par le Héron cendré mâle pour attirer une femelle, puis pour l'apaiser, nous allons voir maintenant de quelle manière il va séduire celle-ci.

J'ai réuni sous le titre de parades de séduction trois types de comportement à la parade nuptiale du mâle.

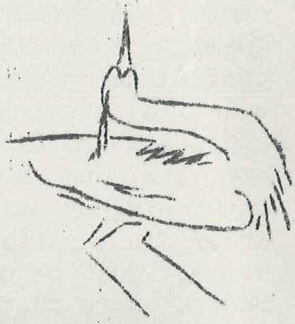
Cette dénomination commune est, sous plusieurs aspects, fort discutable et j'en suis conscient. Ces parades ont cependant un important trait commun, qui est le suivant : toutes trois sont ritualisées à partir d'activités propres aux deux membres du couple, et, traduisant probablement le désir du mâle de voir se réaliser celles-ci, semblent avoir pour principale fonction d'y inciter la femelle.

La première de ces parades est dérivée de la construction du nid: tendant le cou en direction de celui-ci, le Héron saisit du bec une branchette, et la repose au même endroit, ou un peu plus loin. Comme ce mouvement est encore très peu ritualisé, et que d'autre part il arrive au mâle célibataire de procéder à un début de construction du nid, on pourrait objecter qu'il ne s'agit là que d'un mouvement d'intention pur. Mais son observation chez les mâles paradant sans nid nous détrompe : ces mâles se contenteront de toucher du bec la branche qui les supporte, ou même de la saisir (fig. 7). Ritualisé ainsi, il est clair que ce mouvement a une valeur de déclencheur social, qui d'ailleurs incitera parfois la femelle à participer à la parade du mâle, phénomène que nous étudierons ultérieurement.

La seconde de ces parades est, quant à elle, dérivée du comportement de couvaison :

"Le Héron replia les pattes et se coucha sur son nid, inspectant le voisinage, et j'aurais pu croire qu'il couvait si je ne l'avais vu, quelques instants auparavant, pousser son cri d'appel".

Il est intéressant de noter que ce mouvement s'observe surtout au début de la période des parades nuptiales. Cela tient peut-être au fait que, grandement passif, il nécessite moins d'énergie que certains autres plus actifs, et qu'une pulsion sexuelle même faiblement motivée peut permettre au Héron mâle de l'extérioriser.



La troisième de ces parades est, à mon avis, une des plus délicates à interpréter chez Ardea Cinerea. Contentons-nous, pour l'instant, de la décrire en ajoutant qu'il s'agit-là d'un mouvement identique à celui du cérémonial de relève des adultes nicheurs, et que nous aurons l'occasion de l'étudier ultérieurement :

"Immobile sur son nid, le Héron mâle lève le cou et la tête verticalement (fig. 8), puis émettant un cri guttural : "kôôr" (cf les cris d'appel), abaisse progressivement son cou tendu sur son dos, conservant cependant sa tête et son bec verticaux (fig. 9). Ce faisant, il plie légèrement les pattes et ramène son corps à l'horizontale".

LE MARIAGE

"Quittant son nid où il paradait intensément, le mâle s'approche, une branchette au bec, de la femelle, posée deux mètres à côté, et lui tend cette branchette. La femelle s'en saisit aussitôt, s'approche lentement du nid, monte sur le rebord et replace en quelques coups de bec cette branchette dans le nid. Le mâle revient, s'approche à nouveau d'elle et tous deux se caressent mutuellement le plumage".

Ainsi se déroule le cérémonial de "mariage" d'un couple de Hérons cendrés, après le temps durant lequel les conjoints ont dû apprendre à se tolérer.

Par sa simplicité, il ne demande aucune grande explication : ritualisé à partir de la construction du nid, il n'a pas ou peu été modifié. On peut cependant l'observer sous une forme différente : le mâle s'approche sans branchette de la femelle et touche son bec du sien. Tous deux reviennent alors au nid et se caressent le plumage.

J. Huxley a suggéré que le don de la branchette est une activité de déplacement dans le sens où elle permettrait un défoulement de l'agressivité du couple. Nous verrons par nous mêmes dans la suite combien la prise de la branchette a pris de l'importance en tant qu'exutoire à l'agressivité.

Comme on s'en aperçoit dans les deux cas décrits ci-dessus, c'est le mâle qui prend l'initiative du mariage. Or, fait intéressant et que je n'ai trouvé nulle part mentionné dans la litérature, il m'est arrivé d'observer des femelles proposer d'elles-mêmes ce mariage au mâle. Je donne ici l'une de ces observations :

"Une femelle posée à environ un mètre du nid d'un mâle, suit attentivement sa parade depuis quelques instants déjà. Au moment où celui-ci touche du bec une des branchettes du nid, la femelle tend le cou et s'en saisit. Tous deux tirent alors sur la branchette, chacun de son côté, et se la disputent un instant. Puis le mâle lâche, la femelle entre dans le nid, repose la branchette à sa place et tous deux se caressent le plumage".

Cette part active que la femelle prend à la parade peut même être ritualisée, dans le cas où le mâle paradant ne tient pas de branchette. La femelle tend le cou en avant et "craquète", c'est-à-dire clape plusieurs fois d'affilée et très rapidement du bec. Le mâle accepte alors, ou non, cette femelle.

Le lissage réciproque des scapulaires, que l'on observe à la suite immédiate du mariage, se retrouve les jours suivants et tout au long de la reconstruction du nid, durant laquelle il a tendance à diminuer, pour disparaître enfin complètement. Certains auteurs admettent que ce comportement permet aux conjoints de "faire connaissance", pour pouvoir plus tard se reconnaître, soit au nid, soit ailleurs. Il convient toutefois de le rapprocher du lissage observé précédemment chez le mâle seul - où l'on avait reconnu, on s'en souvient, un comportement de substitution - et de voir là, chez les deux partenaires. un défoulement de l'agressivité provoquée par la proximité immédiate d'un inconnu.

Le problème de la reconnaissance du conjoint chez les Ardéidés est d'ailleurs assez complexe. Une théorie intéressante a été fournie par K. Lorenz à propos du Héron bihoreau, par des observations faites à la colonie qu'il avait installée chez lui. Il semble que chez cette espèce, l'adulte qui est au nid est capable de reconnaître son conjoint qui arrive au vol uniquement grâce au trajet particulier que celui-ci adopte chaque fois pour y parvenir, et Lorenz lui-même était capable, par ce fait, de reconnaître individuellement chacun de ses Hérons. Deux conjoints étaient, dans un contexte différent, sur le territoire de chasse par exemple, incapables de se reconnaître.

Cette théorie pourrait peut-être se vérifier chez Ardea cinerea également, car j'ai personnellement observé que les adultes, pour la construction du nid notamment, abordaient régulièrement le nid par le même côté, quitte à le contourner d'abord s'il le fallait.

En plus du lissage réciproque, on peut observer les deux adultes se toucher et même se saisir mutuellement le bec. Ici, les auteurs sont généralement unanimes pour y voir une ritualisation du nourrissage des jeunes, ce qui paraît difficile à réfuter. On voit en effet un des adultes prendre dans son bec celui de l'autre, tout comme le fait un jeune oiseau quémandant sa nourriture. On sait d'ailleurs l'importance fonctionnelle énorme qu'a le quémandage dans la parade de nombreuses espèces, pour créer ou renforcer le lien du couple.

L'ACCOUPLEMENT

La formation du couple ayant généralement lieu en fin d'après-midi, on peut déjà observer, vers le soir, les premiers accouplements.

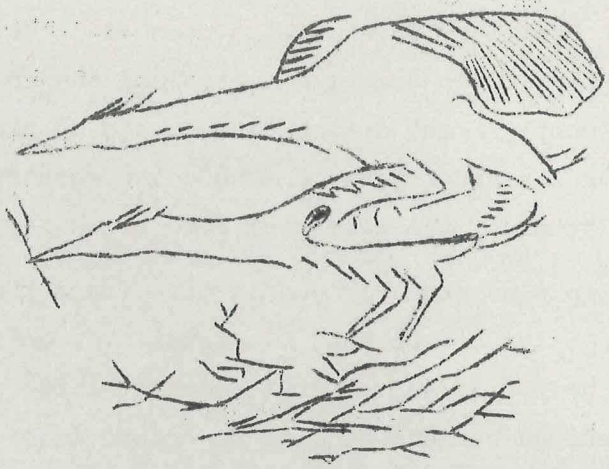


fig. 10

"le mâle grimpe sur le bord du nid, puis monte sur le dos de la femelle, où il se maintient en battant des ailes et tendant le cou. La femelle plie les pattes et tend également le cou, puis saisit une branchette. La copulation a alors lieu, puis le mâle redescend (fig. 10)".

Ajoutons encore que l'on entend parfois, durant la copulation, le même petit craquètement décrit plus haut chez la femelle. Il semblerait de plus, selon certains observateurs, qu'il arrive au mâle de tenir du bec quelques plumes du cou ou de la tête de la femelle durant la copulation, ce que je n'ai jamais pu observer personnellement de façon certaine.

Il me paraît utile d'établir dès à présent une relation entre quelques-uns des comportements que nous avons vus, à savoir :

- l'attitude agressive étudiée précédemment,
- l'accouplement que nous venons de décrire,
- l'attitude de la femelle durant la parade du mâle, lorsqu'elle s'empare ou cherche à s'emparer de la branchette tenue par le mâle, et la ritualisation de cette même attitude, le "craquètement".

On se rappelle que Verheyen avait déjà comparé les deux premiers de ces comportements dans la position prise par les Hérons, à savoir : pattes un peu repliées et cou tendu en avant et en bas. On peut maintenant ajouter à la comparaison un élément supplémentaire : la prise du bec d'une branchette, chez la femelle, voire des plumes du cou, chez le mâle - parfois remplacée, comme on l'a vu, par un craquètement - que l'on retrouve, dans l'attitude agressive, sous forme de clapement du bec.

Si l'on compare maintenant les deux derniers de ces trois comportements, on s'aperçoit que dans les deux cas, une prise du bec peut être ritualisée en craquètement.

Voyons maintenant quel sens donner, dans l'accouplement, à la prise du bec, que ce soit d'une branchette du nid ou des plumes du conjoint.

Certains ont considéré que la fonction de ce mouvement était pour le Héron

de conserver son équilibre durant cette phase délicate. J'ai cependant plusieurs fois observé des femelles tenir dans leur bec des baguettes très petites et complètement détachées du reste du nid, ce qui ne pouvait véritablement pas les aider dans le sens d'une conservation d'équilibre. N'oublions pas, de plus, que cela peut être ritualisé en craquètement.

Il semble beaucoup plus probable que sa principale fonction, comme le clapement ici, soit un défoulement d'agressivité, défoulement qui pourra permettre à la femelle de supporter le contact direct avec son conjoint. Pour se convaincre, qu'on regarde donc un enfant inquiet serrer les dents, se mordre les lèvres ou mordiller un crayon !

AGRESSIVITE TERRITORIALE [1] *- PULSION SEXUELLE*

Nous avons déjà eu l'occasion, en observant la lente et difficile approche du mâle par la femelle, de nous faire une idée du conflit de motivation opposant, chez le mâle, pulsion sexuelle et agressivité territoriale, conflit "résolu" par une réorientation de l'agressivité. Essayons maintenant de préciser cette idée :

1) Qu'il soit bien clair que nous ne voulons parler ici que du territoire de reproduction, la colonie, et non de chasse.

On peut assez facilement observer, dans la colonie, des mâles qui repousseront avec vigueur toute avance féminine, bornant généralement leurs activités à quelques mouvements de parade peu marqués et à une défense territoriale très énergique. Il se passera souvent deux ou trois jours avant que ces mâles puissent supporter l'intrusion d'une femelle sur leur territoire.

Nous voyons donc ici une agressivité territoriale s'extériorisant avant la pulsion sexuelle, bien plus forte que cette dernière, puis, avec le temps, s'établir un état d'équilibre qui permettra au mâle d'accepter une femelle, à la présence de laquelle il se sera auparavant accoutumé. Cet équilibre permettra à la pulsion sexuelle de s'extérioriser sans pour autant supplanter, et bien loin de là, l'agressivité territoriale, qui s'exercera non seulement à l'encontre des étrangers au couple, mais également à l'intérieur de celui-ci.

Il n'est pas rare en effet de voir, au moins dans les premiers jours d'existence du couple, un geste brusque de l'un des adultes déclencher l'hostilité ouverte de son conjoint, quelques coups de becs s'échanger, puis tout rentre dans le calme.

Autre observation intéressante, quoique moins fréquente que celle d'un mâle immobile sur un nid, qui ne réagira à l'arrivée d'une femelle que par de très vagues mouvements de menace, parfois même inexistants et qui, le plus

fréquemment, s'envolera si la femelle insiste. Nous voyons ici un mâle ayant pris possession d'un nid sans motivation sexuelle (absence de parade d'intensité normale) ni même agressive (pas de défense énergique du nid).

Nous pouvons donc émettre l'hypothèse de travail suivante :

- l'agressivité territoriale apparaît, chez les Hérons cendrés mâles, quelques jours avant la pulsion sexuelle;
- certains mâles peuvent parader sans motivation sexuelle, probablement par panurgisme 1);
- certains mâles peuvent prendre possession d'un nid sans agressivité territoriale, probablement également par panurgisme.

Un fait très intéressant, et que je n'ai pas eu la chance d'observer, est qu'il arrive à un mâle isolé, dans des circonstances qu'il s'agirait de définir, de tenter un accouplement forcé avec une femelle déjà appariée, celle-ci étant, par exemple, en train de couver.

Ces accouplements sont d'ailleurs refusés par la femelle.

Le fait, au demeurant, avait déjà été cité par le grand naturaliste Buffon. Ce qui est peut-être ici le plus étonnant, c'est que le mâle en question ai pu supporter cette aversion naturelle, pour chercher le contact direct avec une femelle à la proximité de laquelle il n'était pas encore habitué. Ce comportement appétitif pour le moins inaccoutumé doit certainement son existence à une pulsion sexuelle extrêmement motivée sans la présence de la situation stimulante - approche de la femelle - qui permettrait l'acte de consommation.

DIMENSION ET EVOLUTION DU TERRITOIRE

Lorsque nous parlons de territoire de reproduction, nous devons être bien conscients que la forme de celui-ci n'est pas constante.

Les premiers Hérons arrivés à la colonie défendent dans celle-ci un territoire assez vaste, dû au nombre assez peu élevé de congénères. A mesure que ceux-ci arrivent et prennent à leur tour possession d'un territoire, le rayon de celui-ci peut passer de 10-15 mètres à 5, voire 2 mètres lorsque les nids sont rapprochés. De plus, lorsque l'un des adultes couve, il ne se lèvera pas pour attaquer un intrus, mais le menacera, cou tendu, de son nid. Ainsi il n'y a pas chez les Hérons cendrés, à l'encontre de nombreuses espèces qui nichent dans leur territoire de chasse, de limites territoriales fixes, auxquelles on se tient strictement.

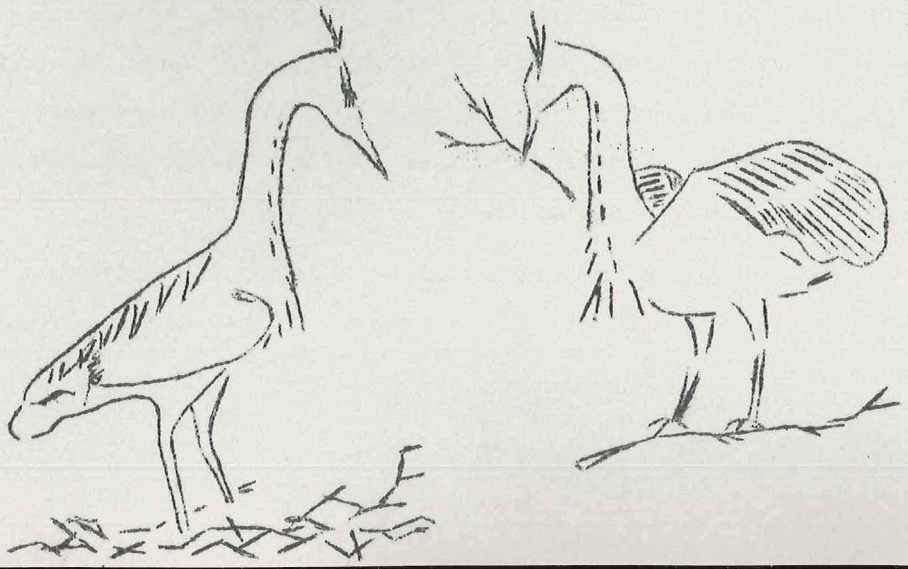
Le territoire, c'est le nid dont on défend plus ou moins les abords, selon l'agressivité individuelle, le nombre et la proximité des voisins, voire de l'occupation du moment.

SENSIBILISATION AU NID

Il m'est plusieurs fois arrivé d'observer des mâles isolés quitter brusquement le nid sur lequel ils paradaient pour aller prendre possession d'un autre et y poursuivre leur parade. Chez ces mâles, le choix du territoire est donc loin d'être définitif. Le fait est d'ailleurs particulièrement frappant si l'on observe un Héron défendre son territoire, avec ce qui semble être la dernière des énergies, pour l'abandonner, quelques instants plus tard, au profit d'un autre. L'intensité de l'agressivité territoriale mise à contribution paraît disproportionnée en regard de la valeur - non directement et objectivement mesurable, bien entendu - accordée au nid. On peut alors se demander quand disparaîtra ce déséquilibre, quand aura lieu le choix définitif du nid. On pourrait supposer que ce soit la femelle qui, en choisissant et se faisant accepter par un mâle, confirme le choix du nid. Cependant, il m'est également arrivé d'observer des couples déjà formés, ayant même commencé la réparation du nid, quitter celui-ci pour en occuper un autre. Il semble donc plus probable que ce soit durant la réparation commune, voire par elle, que s'établisse, progressivement, une sensibilisation au nid, qui ne saurait être complète qu'avec la ponte. Il serait intéressant, à cet égard, de déterminer si les couples abandonnant, par mauvais temps, le nid et la ponte, reviennent tous au nid occupé précédemment pour y repondre.

REPARATION DU NID ET SALUT

Peu après la formation du couple, parfois le jour même, les Hérons procèdent à un début de reconstruction du nid. La femelle reste au nid à arranger les branches, tandis que le mâle part à leur recherche. Bien souvent d'ailleurs, il ira piller les nids inoccupés les plus proches, prenant une branchette, la reposant, choisissant une autre pour l'apporter finalement à la femelle. Nous avons déjà touché un mot de la reconnaissance individuelle du conjoint. Ici, pour se faire admettre par la femelle, le mâle devra saluer : en arrivant, il émet au vol un "ker-ker-kerer-kerer...." rauque et peu sonore puis, en se posant, dresse le cou et abaisse la tête et le



bec, l'aigrette étant dressée (fig. 11). La femelle peut faire de même, quoique son salut soit parfois réduit à un simple mouvement d'intention. Puis le mâle donne la branchette, ou plutôt, pour être exact, la femelle la lui prend du bec, pour la placer dans le nid. Il m'a en effet souvent paru que ce n'est pas "de plein gré" que le mâle l'offre, et j'ai pu plusieurs fois observer des tiraillements sur cette branchette, avant que la femelle ne s'en empare. Cette observation est à mettre en rapport avec celle faite par I. Eibl-Eibesfeldt à propos du Cormoran aptère des Iles Galapagos, que je cite ici :

> "Lorsque le Cormoran aptère (Nannopterum harrisi) retourne au nid ou vers son partenaire, il apporte une étoile de mer ou un bouquet de varech et l'offre comme don à son partenaire qui le lui arrache avec des mouvements agressifs. On peut voir, à partir de la véhémence de ce procédé, qu'ici l'agressivité est dirigée vers le cadeau, ce qu'une expérience simple démontre : si nous dérobons à un Cormoran le cadeau qu'il apporte à sa compagne, ce qui est facile, cet oiseau n'étant pas farouche, le Cormoran démuni sera aussitôt chassé du nid par son conjoint (1972, p.132)."

Cette expérience n'étant malheureusement pas renouvelable dans le cas du Héron cendré, nous devons pour l'instant nous contenter de supposer probable que les tiraillements observés confèrent à la branchette une valeur d'exutoire à l'agressivité du couple.

La branchette une fois placée dans le nid, les Hérons se caressent le plumage quelques instants avant que le mâle ne reparte, à moins que, ce qui peut arriver vers le soir, on puisse alors assister à un nouvel accouplement.

La position du salut mérite qu'on s'y arrête, car on y voit s'extérioriser un conflit de motivations : la tendance agressive, qui fait tendre le cou et dresser l'aigrette et la tendance à la fuite - ou, si l'on veut, conciliatrice - qui fait baisser la tête et détourner le bec, sont ici réunies pour saluer le conjoint. En ce qui concerne le cri d'arrivée, il est fort possible qu'il soit attaché au nid et non au conjoint. On verra en effet plus tard l'adulte arriver au nid même vide en poussant le même cri et sans salut du conjoint.

COUVAISON ET RELEVE

Dès après la ponte du premier oeuf débute la couvaison, assurée par les deux conjoints de jour, et par la femelle seule, semble-t-il, de nuit. A cette époque, la construction ou réparation du nid est en grande partie achevée, mais le mâle ramène souvent encore quelques branchettes au moment de la relève, qui a lieu toutes les quatre à six heures en moyenne et dont le cérémonial est intéressant.

L'adulte qui arrive, porteur ou non d'une branchette, se pose à proximité

du nid, généralement avec le "ker-ker-kerer-kerer" d'arrivée. L'adulte au nid se lève alors, et, selon la description que nous avons déjà faite, tend le cou à la verticale et l'abaisse lentement sur son dos, tête et bec toujours pointés au ciel; ce faisant, il plie les pattes et amène son corps à peu près à l'horizontale. Ce mouvement, appelé étirement, ne s'accompagne pas ici du cri guttural dont nous avons parlé. Après cela, et en principe, le Héron se relève et laisse la place à son conjoint, à moins que celui-ci soit porteur d'une branchette. Dans ce cas, restant un peu abaissé, il cherche à attraper du bec la dite branchette, que son compagnon, là encore, ne lui offre pas "spontanément".

L'interprétation de cette parade me paraît, je l'ai déjà dit, assez délicate et complexe. Si nous l'étudions d'abord fonctionnellement, nous pourrons y découvrir avant tout une valeur de salutation pour le conjoint. Le détournement du bec, lorsque le cou est tendu sur le dos, n'y est certes pas pour rien. Quant au premier étirement du cou en hauteur, il a généralement été compris comme ritualisation de l'envol, et c'est peut-être là l'explication la plus plausible, bien qu'il me soit arrivé d'observer des adultes saluer ainsi l'arrivée de leur compagnon, puis se remettre à couver.

Abordons peut-être maintenant la question plus indirectement, par l'éthologie comparée. Comme le lecteur s'en sera sans doute aperçu, on peut relever l'analogie de ce mouvement avec celui de la Cigogne blanche (Ciconia ciconia), le bien connu "craquètement", que nous pouvons diviser en deux parties. Dans la première, l'adulte craquetant tend le cou en arrière jusqu'à toucher son dos. Dans la seconde, le cou revient brusquement en avant et en bas, les ailes s'entrouvent, la queue se dresse, et l'oiseau émet le craquètement qui a donné son nom au comportement tout entier. C'est la première partie de ce mouvement qui offre avec l'étirement la relation la plus évidente. La seconde semble de prime abord n'avoir aucun équivalent chez le Héron cendré. Cependant, si l'on s'attache au cérémonial de la relève, dans le cas où l'adulte arrivant au nid est porteur d'une branchette, on voit que l'adulte saluant passe, sans transition aucune, de l'étirement à la prise de la branchette. Or, et nous avons étudié ce fait, cette prise peut être à diverses occasions ritualisée chez la femelle en un craquètement.

D'autre part, on peut relever une nette parenté entre cette seconde partie et le clapement du Héron cendré, ritualisé on l'a vu à partir de la position de l'accouplement (Verheyen). Dans les deux cas, le cou est tendu en avant et en bas, un seul clapement remplaçant chez le Héron, le craquètement, que l'on peut retrouver, au demeurant, dans l'accouplement.

Fonctionnellement, la valeur du craquètement chez la Cigogne est double. D'une

part salutation pour le conjoint, d'autre part menace pour l'étranger. Or nous avons vu que l'étirement chez le Héron cendré a valeur de salutation pour le conjoint, et que la prise de la branchette qui lui fait suite est exutoire à l'agressivité. De plus, nous avons aussi vu que le clapement, parce que réorientation de l'agressivité, offre également une double valeur fonctionnelle, une double "idée": celle de la protection du conjoint, et celle de menace au monde extérieur, de l'inconnu. Ainsi, à l'analogie formelle observée, vient s'ajouter une double analogie fonctionnelle.

Demeurons donc dans le domaine si fructueux de l'éthologie comparée, avec les résultats obtenus par G.P. van Tets qui a étudié chez les Pélécaniformes une série évolutive de postures dont le dernier stade, observé chez l'Anhiga, l'oiseau-serpent (anhiga anhiga) nous intéressera particulièrement. Il s'agit là d'une révérence avec déploiement des ailes et redressement de la queue, tandis que le bec est pointé en avant et en bas et claque dans le vide (fig. 12). Là encore, l'analogie est frappante avec le craquètement de la Cigogne dans sa deuxième partie, ainsi qu'avec le clapement du bec du Héron. Mais le plus intéressant, c'est que non seulement cette série évolutive paraît à l'auteur dérivée de mouvements de construction du nid, mais encore ces postures ont une double valeur fonctionnelle, c'est-à-dire "de menaces discrètes envers les étrangers et d'apaisement pour le partenaire" (G.P. van Tets, 1965, extrait d'I. Eibl-Eibesfeldt, 1972, p. 117).

fig.12
(d'après G.P. van Tets)

En terminant notre étude avec ces deux exemples, qui viennent appuyer ici notre hypothèse sur l'origine et le sens du clapement et de l'étirement, peut-être aurons-nous pu nous rendre compte de l'importance que la double valeur de la notion de territoire , développée sur une première ambiguité - l'absence de dimorphisme sexuel - a prise dans la parade du Héron cendré.

CONCLUSION

L'élevage des jeunes, leurs relations mutuelles, celles avec leurs parents, leurs apprentissages, voilà encore qui est digne d'intérêt, mais qui dépasse, et de loin, le cadre que nous nous étions fixé.

En achevant ici cet article, j'espère simplement avoir pu donner au lecteur une bonne idée de l'éthogramme, de l'ensemble comportemental du Héron cendré, dans des limites spatiales - la colonie - et temporelles - la période de nidification - finalement moins restreintes qu'il n'aurait pu paraître.