

LE CYCLE DE REPRODUCTION DE LA GLAREOLE
GLAREOLA NUCHALIS ;
SES DETERMINANTS ECOLOGIQUES
ET COMPORTEMENTAUX

par A. BROSSET

*Laboratoire d'Ecologie des Forêts Tropicales, C.N.R.S. **

Glareola nuchalis est un petit échassier inféodé aux rochers isolés au milieu des cours d'eau d'Afrique tropicale, dont la biologie n'a jusqu'ici fait l'objet que d'observations superficielles (Bannerman, 1930 ; Chapin, 1932-1939 ; Mackworth - Praed et Grant, 1952 ; Malbrant et Maclatchy, 1949). Sa reproduction soulève cependant d'intéressants problèmes etho-écologiques, ce qui nous a amené à entreprendre son étude.

BIOTOPE ET METHODE D'ETUDE

La population étudiée est concentrée sur environ 3,5 km du cours du fleuve Ivindo, face au Laboratoire de Primatologie et d'Ecologie Equatoriale du C.N.R.S. (0,4° de Latitude Nord, 12° de Longitude Est), c'est-à-dire presque sous l'Equateur. A cet endroit, la largeur moyenne de l'Ivindo est de 250 m, mais se trouve portée à 600 m au voisinage d'une île de grande dimension (figure 1). Les variations saisonnières de niveau d'eau sont de l'ordre de 4 m, et, deux fois par an, à chaque étiage, c'est-à-dire vers janvier et juillet, des zones de rochers constituent la zone de cantonnement de la population de Glaréoles. En période de hautes eaux, quand les rochers sont recouverts, ces oiseaux ne quittent pas cette zone, mais se regroupent sur les branches horizontales d'un arbre, lui-même isolé au milieu du fleuve, sur un haut fond périodiquement émergé.

Alors que la plupart des oiseaux de cette région sont extrêmement difficiles à dénombrer et à contrôler, cette opération est relativement aisée avec ces glaréoles, qui occupent en permanence des emplacements dégagés où on les voit de loin. Ces emplace-

* Adresse actuelle : Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit-Château, F 91800 Brunoy.

ments, que ce soient ceux des cantonnements de reproducteurs, ou les zones de repos des non-reproducteurs, sont traditionnels, les mêmes étant régulièrement occupés à chaque saison. Leur contrôle a pu être fait régulièrement à partir d'une pirogue, de 1970 à 1978, en général par moi-même et, en mon absence, par MM. Bradbury, Devez, Erard, Iboumba et Ortiz.

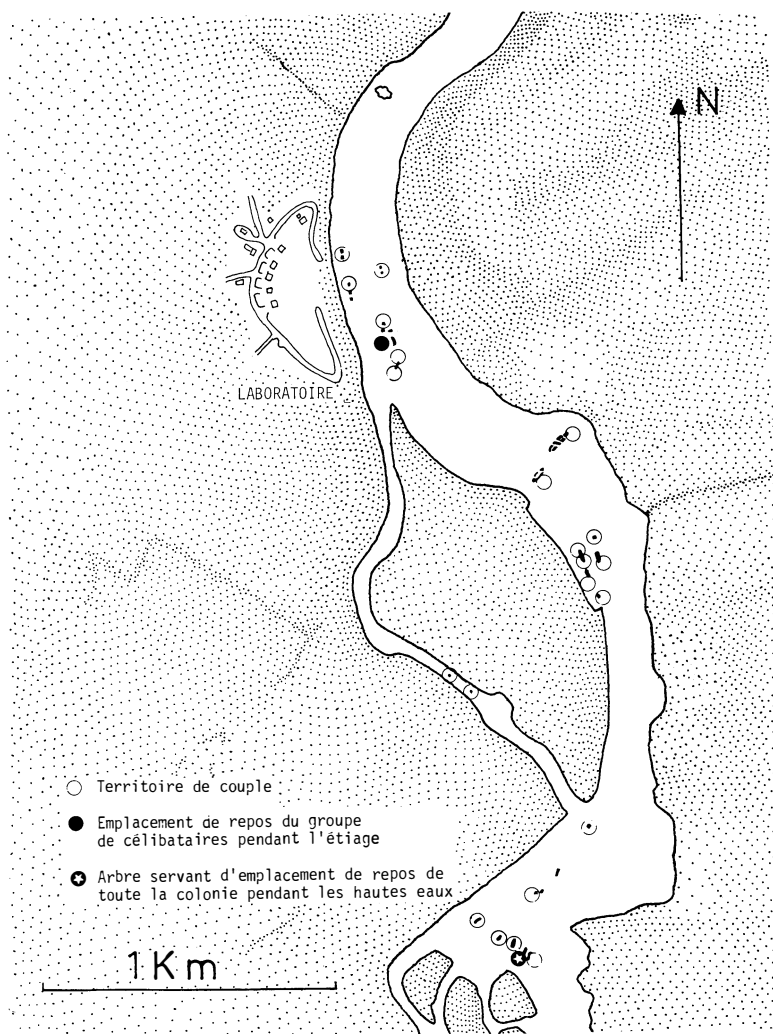


Figure 1. — Carte de M'Passa montrant le site de la colonie de *Glareola nuchalis* et l'emplacement des territoires des couples, le rocher servant d'emplacement de repos au groupe de célibataires pendant l'étiage et l'arbre jouant le même rôle pour toute la colonie pendant les hautes eaux.

Ces emplacements sont traditionnels et n'ont pas changé de 1970 à 1978.

Les notes que nous avons pu réunir pendant neuf années consécutives nous permettent de suivre l'évolution de la population dans son ensemble, l'effectif des groupes de « célibataires », celui des couples reproducteurs cantonnés, ainsi que le nombre de nids et leur contenu, et la production d'individus émancipés en plumage de jeunes (fledglings).

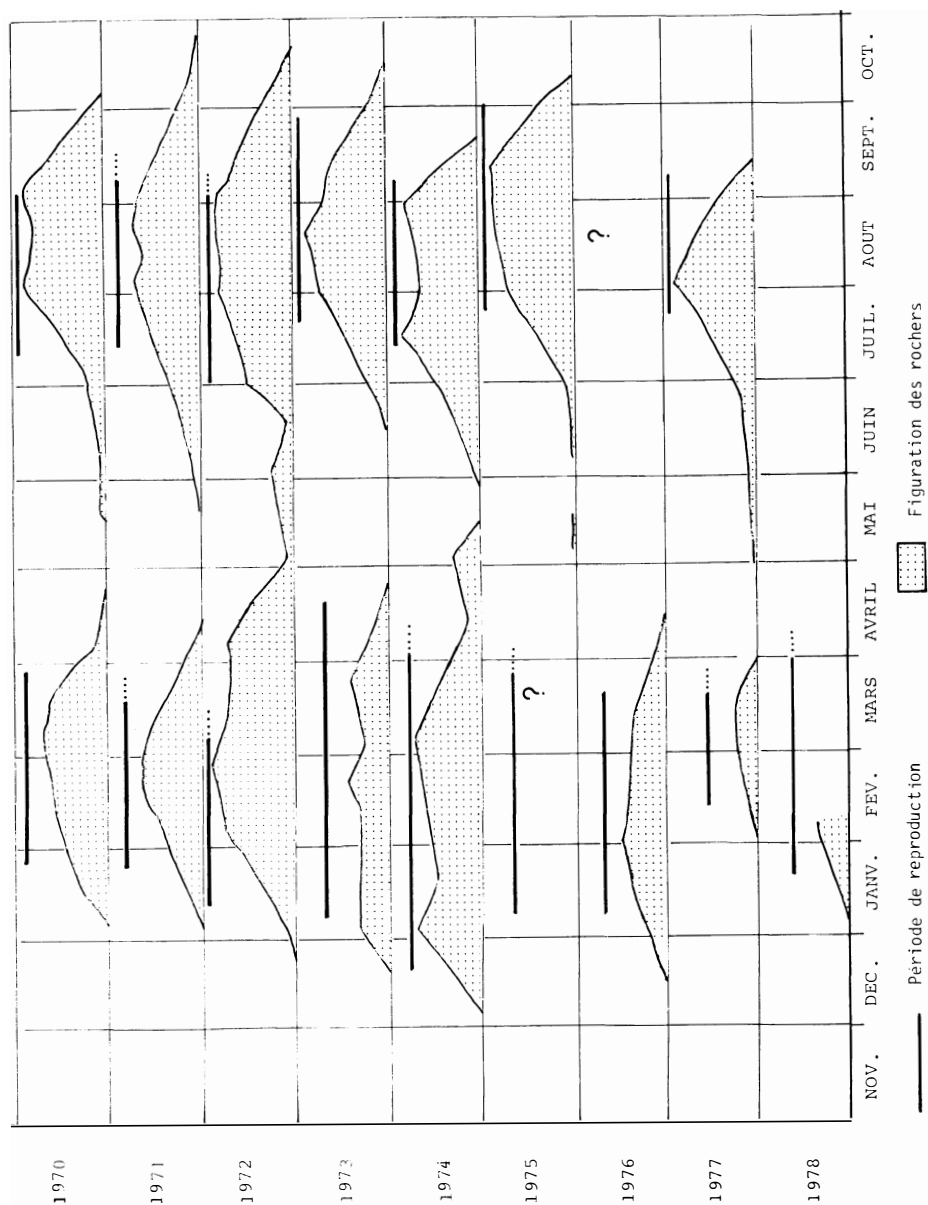


Figure 2. — Corrélation entre la double période de reproduction de *Glareola nuchalis* et l'émergence des rochers dans la rivière Ivindo, de 1970 à 1978.

Les archives du laboratoire et celles de l'O.R.S.T.O.M. de Libreville possèdent des relevés quotidiens des variations du niveau de l'Ivindo. Ces données, combinées avec les observations « in situ » ont permis d'établir de façon rigoureuse les dates de découverture et de recouvrement des rochers constituant la zone de reproduction de la population. Ces documents sont synthétisés dans la figure 2, où sont reportés les niveaux d'émergence des rochers et les périodes où la reproduction des glaréoles a été observée.

CARACTÉRISTIQUES DE LA POPULATION

Ses effectifs ont oscillé au cours des 9 ans d'observation entre 93 et 200 individus. Il s'agit d'une population très isolée. En effet, de M'Passa, nous avons, à plusieurs reprises, remonté le fleuve sur plus de 200 km sans observer d'autres rassemblements importants de *G. nuchalis*. En amont de M'Passa, vers Belinga et Dibakoulé, on ne rencontre que des paires isolées ou de rares groupes de 4-6 individus. En aval, sur 40 km, la même situation se reproduit. La population de M'Passa paraît donc être la seule existant sur le cours de l'Ivindo entre sa source et les chutes de Kongé (environ 300 km).

Contrairement à ce que suggèrent certains auteurs (Chapin, 1932 ; Malbrant et Maclatchy, 1949), la Glaréole *G. nuchalis* est une espèce sédentaire. Au cours d'une même année, les variations numériques de la population locale sont faibles. La disparition des individus pendant les hautes eaux est une illusion due au fait que les oiseaux, après que les rochers aient été submergés, se perchent sur les arbres où ils sont peu visibles.

VARIATIONS DU COMPORTEMENT SOCIAL AU COURS DU CYCLE ANNUEL

Comme la plupart des espèces de glaréoles *G. nuchalis* est grégaire. La population étudiée constitue, le plus souvent, un seul groupe en dehors de la période de reproduction ; ce groupe est souvent si compact que la distance inter-individuelle se limite à 5-10 cm. Par contre, contrairement aux indications de Mackworth - Praed et Grant (1970), le gréganisme n'existe que chez les non-reproducteurs. Les couples reproducteurs deviennent strictement territoriaux, un rocher émergé constituant le territoire d'une unique paire, qui en chasse dans un large rayon, tout individu étranger. La carte de la figure 1 montre les emplacements où nichent traditionnellement les couples reproducteurs, et celui où se tient le rassemblement des célibataires.

Le territoire défendu n'est pas circulaire, le nid pouvant en occuper un point périphérique. C'est le cas quand deux couples nichent sur des rochers voisins, ou sur une émergence rocheuse

de grande surface. Les poursuites agressives sont plus souvent dirigées contre des individus de passage que contre les possesseurs des territoires contigus (figure 3). La défense du territoire cesse pendant les périodes de chasse, le couple reproducteur rejoignant alors, avec ses jeunes s'ils volent déjà, l'ensemble du groupe qui peut alors passer au-dessus de territoires occupés sans être atta-

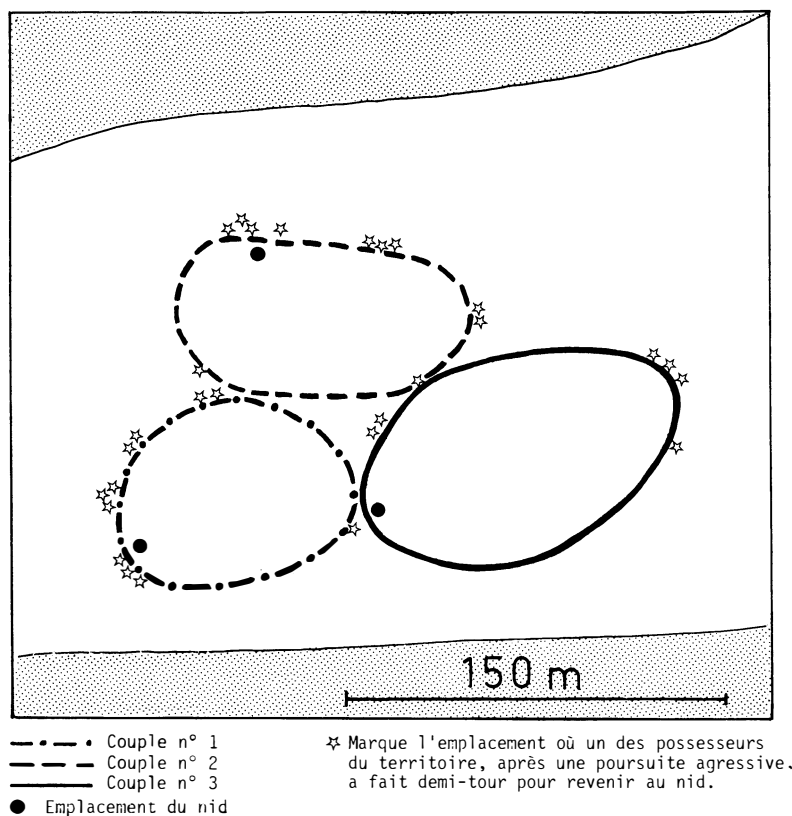


Figure 3. — Représentation schématique de trois territoires de *Glareola nuchalis* situés en face du plateau de M'Passa. Situation le 3 février 1978 entre 9 h et 13 h. On peut déduire de ce schéma que les attaques sont plus souvent dirigées contre les individus de passage que contre les voisins dont les territoires sont contigus.

qué. Entre les vols de chasse, qui durent de 5 à 8 minutes, chaque famille revient se poser sur le rocher où se trouve le nid, et reprend alors son comportement d'exclusion territoriale.

Aucune agression n'a été observée entre les individus composant le groupe des non reproducteurs.

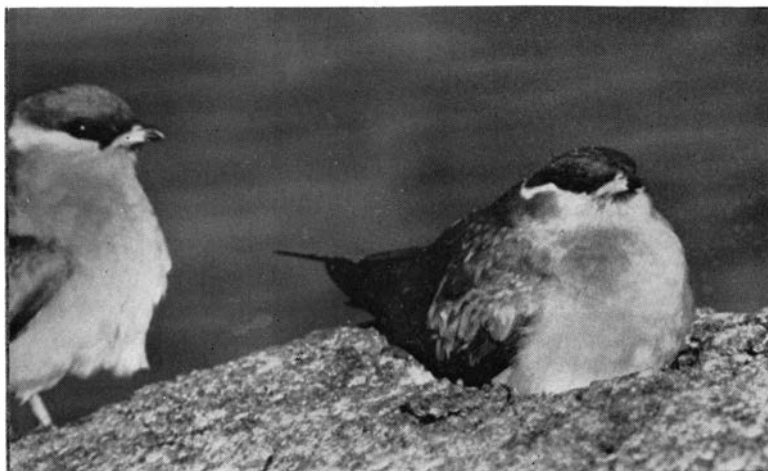


Figure 4. — Couple territorial de *Glareola nuchalis* sur son nid.
Photo Devez, CNRS.

MODIFICATIONS DE LA STRUCTURE DE LA POPULATION LIÉES A LA REPRODUCTION

Au début des deux saisons sèches, lorsque affleurent les premiers rochers, les glaréoles s'y concentrent, et on voit alors tous les individus au nombre de plus d'une centaine, se réunir parfois sur moins de 2 m². La dispersion commence dans les semaines qui suivent, le nombre et la surface des rochers émergés augmentant de jour en jour. Les paires se forment au fur et à mesure aux endroits traditionnels de nidification. Ces paires ne représentent qu'une faible fraction de la population totale. En 16 saisons de reproduction, le nombre minimum a été de quatre (février 1977), le maximum de 19 (février 1978), la moyenne des couples repro-

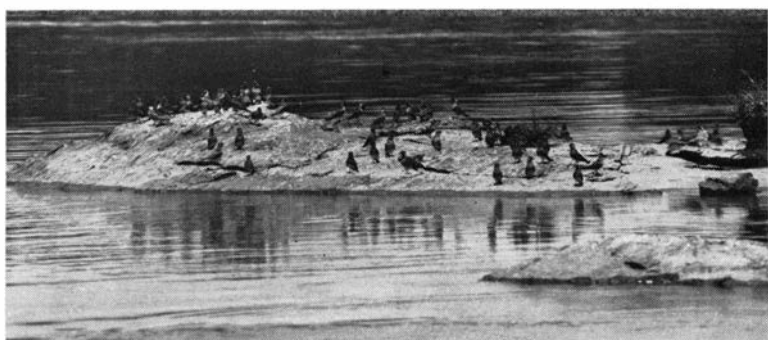


Figure 5. — Rocher émergeant servant de lieu de repos pour les oiseaux célibataires pendant les basses eaux. Photo Devez, CNRS.

ducteurs se situant à dix environ. Pendant la même période, le groupe de célibataires a varié de 80 (1976) à 161 (1978). Le groupe des non reproducteurs occupe lui-même un site traditionnel (figure 5).

Le nombre des individus reproducteurs, par rapport à celui des non-reproducteurs varie entre le 1/5^e et le 1/15^e des effectifs de la colonie (figure 6).

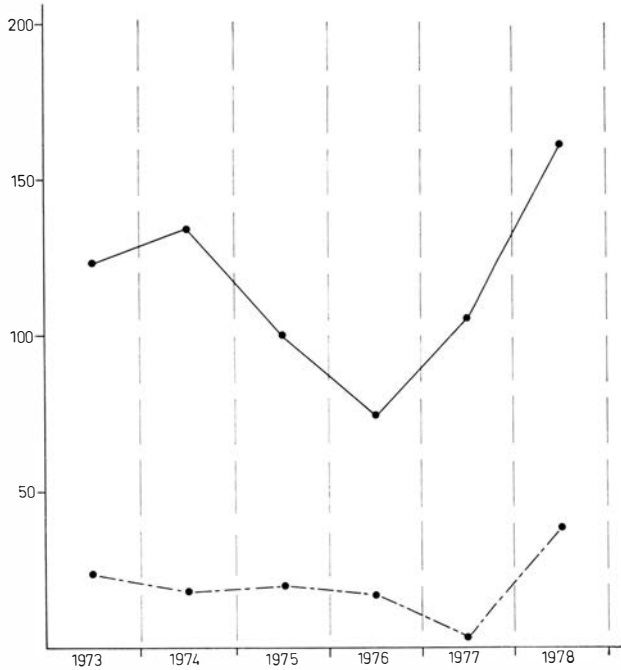


Figure 6. — Variations annuelles du nombre d'oiseaux célibataires (trait plein) et de paires reproductrices (tiré pointillé).

DÉTERMINANTS ÉCOLOGIQUES DE LA REPRODUCTION ; VARIATIONS SAISONNIÈRES DES DISPONIBILITÉS EN NOURRITURE

A M'Passa, la majorité des oiseaux forestiers se reproduisent pendant la petite saison sèche (décembre-mars), la grande saison sèche (juin-septembre) étant celle où la reproduction est la moins active. Le rythme semble s'accorder aux variations de l'abondance de la nourriture, spécialement pour les insectivores.

A l'inverse des oiseaux forestiers, les oiseaux liés écologiquement au cours de l'Ivindo : Chouettes pêcheuses et Martins pêcheurs se reproduisent surtout en grande saison sèche. Leur régime piscivore en est probablement la cause, les poissons étant sinon

plus nombreux, du moins plus accessibles aux prédateurs en période de basses eaux (Brosset et Erard, à paraître).

La Glaréole *Glareola nuchalis* présente la particularité de posséder deux saisons annuelles de reproduction, axées sur les deux saisons sèches. Le découvrément des sites de nidification est un élément déterminant de ce type de rythme. Un autre élément peut être l'abondance plus grande ou plus simplement, comme dans le cas des piscivores, une meilleure accessibilité des proies pendant ces deux saisons annuelles de reproduction.

En effet, des observations régulièrement répétées ont montré que l'espèce chasse, à la manière des hirondelles, des Diptères et probablement d'autres insectes à une quarantaine de mètres au-dessus du fleuve ou des bordures forestières adjacentes. L'activité est surtout crépusculaire ; l'oiseau est actif deux heures après le lever du soleil et une heure avant son coucher. En milieu de journée, la colonie se repose. Une faible luminosité semble le facteur stimulant la chasse. En effet, celle-ci reprend régulièrement au cours de la journée quand la nébulosité réduit l'intensité lumineuse, en cas de brouillard, ou à l'approche d'une forte pluie.

Les périodes de chasse ne sont donc pas gouvernées par un rythme nycthéméral endogène strict, puisqu'elles peuvent très bien se placer à un moment quelconque de la journée quand se produit une chute de l'intensité lumineuse. On peut supposer que les insectes, dont l'Oiseau se nourrit, ne volent pas au-dessus du fleuve aux heures de forte luminosité, un phénomène bien connu chez certains Diptères piqueurs comme les Simulies et les Mouches Tsé-Tsé. Par conditionnement, la Glaréole accorderait ses périodes d'activité à celles de ses proies. Les périodes de faible luminosité sont nettement plus longues pendant les deux saisons sèches, particulièrement la grande (juillet-septembre) et c'est précisément pendant ces périodes que s'inscrivent les deux phases annuelles de la reproduction. Les jeunes sont élevés en période de moindre ensoleillement ; la densité des espèces proies n'y est pas nécessairement plus forte, mais les temps de vol — donc de chasse — y seraient plus longs et mieux répartis.

Nous verrons toutefois que les variations saisonnières de la luminosité ne sont probablement pas le stimulus qui déclenche la reproduction.

DÉTERMINANTS COMPORTEMENTAUX DE LA REPRODUCTION

La date d'émergence des rochers varie considérablement d'une année à l'autre. Le graphique de la figure 7 montre par exemple que cette émergence se produisit le 8 décembre en 1974 et seulement le 5 février en 1977. La date des premières pontes varia parallèlement.

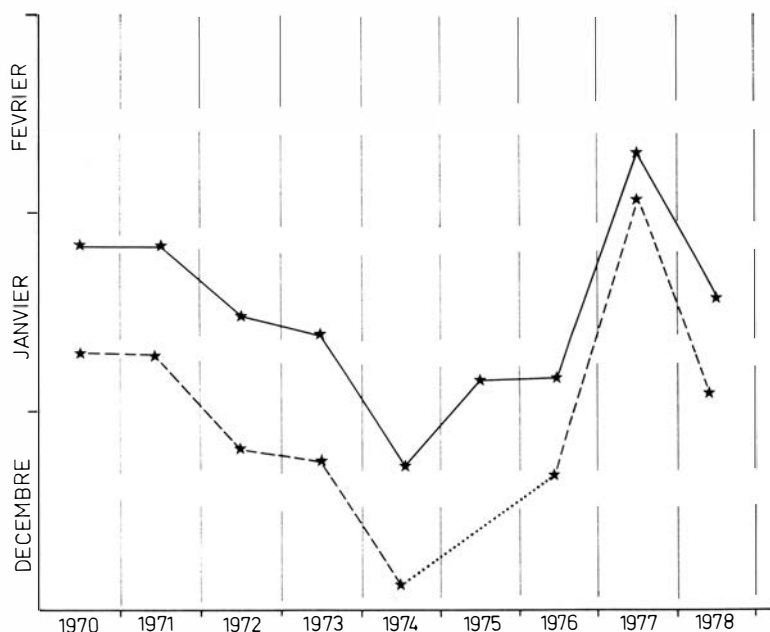


Figure 7. — Parallélisme des dates de découverte des rochers de l'Ivindo (tirés du bas) et des dates de premières pontes des *Glareola nuchalis* (trait plein du haut), ceci pour la petite saison sèche.

Le pointillé correspond à une lacune des observations hydrologiques.

Les glaréoles ont besoin des rochers pour pondre, ce qui restreint nécessairement la reproduction aux périodes où ceux-ci sont découverts. Cependant la question se pose de savoir quel peut être le stimulus synchronisateur entre les deux phénomènes : émergence des rochers - début des pontes.

Un rythme bisannuel endogène, à caractère d'horloge interne, et induisant automatiquement le démarrage du cycle sexuel tous les 6 mois, aurait l'inconvénient de ne pas faire régulièrement coïncider la période de reproduction avec celle de la disponibilité du milieu adéquat, les rochers se découvrant à des dates variables. Comme la reproduction des glaréoles varie elle-même de façon synchrone avec cette émergence, on peut supposer que c'est cette dernière qui constitue, directement ou indirectement, la stimulation déclenchant la reproduction.

Deux hypothèses peuvent être envisagées : la première est celle d'une stimulation visuelle directe : apparition dans le champ perceptif de l'oiseau du milieu spécifique de la reproduction, dont la vue déclencherait l'évolution des gonades.

La seconde hypothèse est celle d'une stimulation indirecte qui pourrait faire intervenir le changement dans le comportement

social, les émergences permettant aux reproducteurs potentiels de s'isoler du groupe compact de la colonie, sur un territoire défendu. Ce serait ce complexe socio-écologique nouveau qui agirait comme élément stimulant le cycle de reproduction.

Dans l'impossibilité d'expérimenter, la valeur d'une hypothèse reste discutable. Cependant, l'observation de la reproduction des glaréoles pendant plusieurs années consécutives montre que l'hypothèse d'un cycle sexuel stimulé par une modification du comportement social paraît devoir être rejetée.

En effet, dès que les premiers rochers émergent, la colonie entière quitte les arbres et se regroupe en formation serrée, tous individus mélangés, sur ces émergences. Ces groupements peuvent persister plusieurs semaines, le phénomène étant bien marqué en décembre-janvier surtout. Quand à la suite d'une baisse des eaux, les territoires de reproduction se découvrent, les couples s'individualisent immédiatement, se fixent sur ces territoires, et commencent à pondre dans les 8-10 jours qui suivent. Le cycle sexuel est déjà largement amorcé — du point de vue physiologique — quand l'isolement territorial des couples se réalise. Ce dernier ne peut donc être le stimulus déclencheur du cycle. La meilleure hypothèse reste ainsi celle d'un stimulus visuel, la vue des pointes de rochers émergeant au milieu du fleuve, apparition qui se situe en moyenne 20 jours avant les premières pontes en décembre-janvier, et 45 jours avant celles de juillet-août (figure 2).

DYNAMIQUE DE LA POPULATION

La productivité en jeunes est très basse. L'effectif des pontes est faible : il a été trouvé à M'Passa 41 pontes de 2 œufs et 30 pontes de 1 œuf seulement. Non seulement un faible pourcentage d'individus dans la population se reproduit, mais encore nombre de tentatives de reproduction échouent. Les causes de destruction peuvent être de deux ordres. Parfois la ponte est déposée dans le creux d'une cuvette sans drainage, que la pluie remplit, obligeant l'oiseau à abandonner. Une brusque montée des eaux peut conduire au même résultat vis-à-vis de pontes mieux situées. Les prédateurs pourraient aussi jouer un rôle, et ce malgré le camouflage poussé des œufs (Brosset 1974). Des serpents, Pythons de Séba, *Naja* et couleuvres aquatiques variées, de jeunes crocodiles, ont été vus s'ensoleillant sur ces bancs de rochers. A. Devez a photographié un Varan *Varanus niloticus* pillant une couvée, et le busard spécialiste de ce type de prédation *Polyboroides radiatus* visite régulièrement les lieux de ponte de *G. nuchalis*. Sur 36 pontes dont l'évolution a été suivie, 17 disparurent, vraisemblablement détruites par des prédateurs, et 7 furent retrouvées noyées par les pluies. Une brusque remontée des eaux, en janvier 1974, noya le même jour 6 pontes de glaréoles, 3 de la Bergeronnette *Motacilla aguimp* et une de l'Hirondelle *Hirundo nigrita*, ces deux

dernières espèces utilisant également les rochers au milieu du fleuve pour se reproduire. Ce phénomène n'est toutefois pas régulier, et ne s'est pas reproduit de 1975 à 1978.

Une fois nés, après une incubation de 20 jours, les poussins représentent pour la population un investissement plus précieux que les œufs rapidement remplaçables. Aussi, tant chez les parents que chez les jeunes eux-mêmes, sont apparues des adaptations protectrices plus efficaces que celles dont bénéficient les œufs. Les parents manifestent des parades de diversion spectaculaires à l'approche d'un prédateur. Les jeunes, alertés par les cris des adultes, repèrent à une distance de 100-200 m l'approche d'un danger potentiel (une pirogue, par exemple). Ils courent du côté opposé du rocher, et se dissimulent dans une faille où leur livrée adaptée les camoufle remarquablement (figure 8). Contrairement aux œufs, une brusque montée des eaux ne noie pas les jeunes, qui, dès leur naissance, nagent comme des canetons. Des poussins ont été observés, se déplaçant spontanément sur l'eau, entre des rochers éloignés d'environ 50 m. Les pertes paraissent rares à ce stade. Les poussins dont nous avons pu connaître le sort — une douzaine — ont tous atteint le stade de l'envol.



Figure 8. — Comportement de camouflage des jeunes *Glareola nuchalis*. Les jeunes s'accroupissent dans les crevasses de rocher. Photo Devez, CNRS.

Le meilleur moyen de connaître la productivité en jeunes de la colonie est de compter ceux-ci, quand, à la fin de la saison de reproduction, les juvéniles se regroupent avec les adultes. On les

distingue facilement à la couleur du bec, des pattes, et de la livrée. Pour les deux années où ces décomptes de juvéniles n'ont pu être faits (1971 et 1976), nous avons extrapolé, à partir du décompte des couples reproducteurs cantonnés et de la productivité moyenne par couples les autres années.

Ces données montrent qu'un couple reproducteur produit un ou deux jeunes par saison. Il existe des variations considérables suivant les années (figure 9). Les meilleures ont été 1972 avec 35 jeunes et surtout 1978, avec 38 jeunes pour la seule reproduction d'hiver (janvier-avril). Mais, en 1977, la production ne paraît avoir été que de 11 jeunes pour toute l'année.

On peut déduire des données de la figure 9 que cette population de 130-150 individus en moyenne n'a produit — sur 8 ans — que 25 jeunes par an. Le taux de renouvellement de la population se situe donc entre le cinquième et le sixième de l'effectif total.

Considérant toutefois qu'il exista en janvier 1978 une brusque remontée des effectifs, après une année où la reproduction avait été spécialement déficiente (1977), on doit en inférer que cette population n'est pas aussi isolée qu'il paraît, et qu'elle peut bénéficier d'apports extérieurs.

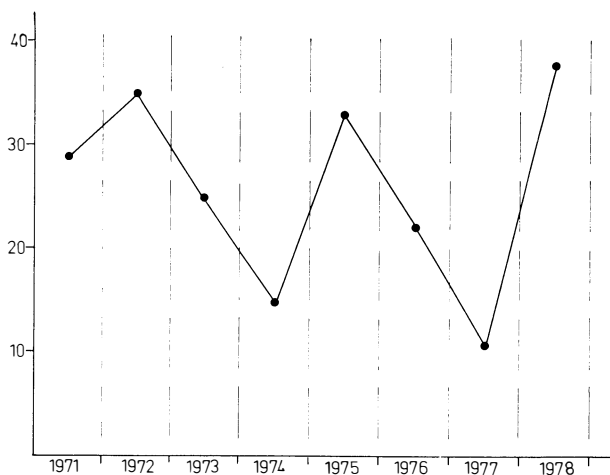


Figure 9. — Nombre de juvéniles produits chaque année, de 1971 à 1978, par la colonie de *Glareola nuchalis* de M'Passa.

SUMMARY

The reproduction of *Glareola nuchalis* has been studied during a 9 years' period at M'Passa, near Makokou, Gabon (Lat. 0.4° N ; Long. 12° E). The observations deal with an isolated population,

numbering between 93 and 200 individuals, and localized along about 3.5 km of the bed of the Ivindo river. Regular census was made of the number : (1) of individuals in the whole population ; (2) of “ bachelors ” or non-breeding birds ; (3) of territorially-breeding pairs ; (4) of clutches ; (5) of fledglings in juvenile plumage.

The colony roosts on two types of traditional sites : Site No. 1 : on the branches of an isolated tree, growing in the bed of the river, during the periods when the water level is high (October-December, and March-June). Site No. 2 : emerging rocks, when the water level is low (January-March and June-September). The non-breeding birds are gregarious, and are usually encountered in a single, compact group. The breeding birds are territorial, and strongly defend a large area surrounding the rock where the nest is located. During the breeding season, the recorded percentages of the breeding birds in the population were always low, ranging between 20 % of the total population in 1978 and only 4 % in 1977.

There are two breeding seasons each year. The clutches are laid immediately after the emergence of the rocks, at the beginning of the two dry seasons. The date of the emergence of the rocks varies according to the year, differences of nearly two months having been noticed. The dates of the emergence of the rocks and the laying of the eggs are remarkably synchronized.

The stimulus triggering the timing of the breeding season is discussed. Food accessibility is probably the ultimate factor. In effect, *Glareola nuchalis* is mostly a crepuscular bird, hunting in the early morning and late in the evening, apparently because its insect prey does not fly during sunshine. Nevertheless, during the two dry seasons, these prey fly even during the day when the sky is cloudy and the light poor ; this is a common situation, especially between June and September. Thus, the birds may hunt and feed the young quite regularly during the day in the course of the dry seasons — an impossible task during most of the rainy seasons, when hunting is restricted to the periods around sunrise and sunset.

The proximate factor triggering the onset of gonad development may be a visual stimulus, namely the sight of the rocks emerging from the river. This type of stimulus would explain the remarkable synchronism between the emergence of the rocks, and the start of reproduction. The existence of a social stimulus for gonad development may be ruled out, since only a few days separate pair formation in a defended territory from egg laying.

Population turnover seems low. Each clutch contains one or two eggs ; 30 clutches had one egg, 41 clutches had two eggs. Most of the eggs, laid on barren rock, are drowned or destroyed by predators. On the other hand, the young are protected by

efficient morphological and behavioural adaptations. Census of the fledglings, after each breeding season, showed great annual variations. Thus, there were 38 fledglings in April 1978, while only 11 fledglings were recorded for the whole year 1977. Over a 9-year period, the average number was 25 fledglings annually for an average population of 150 individuals.

REMERCIEMENTS

Cette étude de longue durée n'a été possible que grâce à la collaboration des collègues et des techniciens, qui ont opéré les décomptes en mon absence : MM. Bradbury, Devez, Erard, Iboumba Michaloud et Ortiz. J'ai bénéficié des notes écrites de MM. Erard et Devez, ce dernier étant par ailleurs l'auteur des photographies. Les cartes et tableaux ont été dessinés par Mmes M. Charles-Dominique, S. Jouard et C. Muñoz-Cuevas. L'O.R.S.T.O.M. de Libreville a bien voulu nous communiquer ses documents sur les variations du niveau de l'Ivindo.

BIBLIOGRAPHIE

- BROSSET, A. (1974). — La nidification des oiseaux en forêt gabonaise : architecture, situation des nids et prédation. *La Terre et la Vie*, 28 : 579-610.
- CHAPIN, J.P. (1932, 1953). — The birds of the Belgian Congo. Part 1, *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 65 : 1-756.
- MACKWORTH-PRAED, C.W. et GRANT, C.H.B. (1952). — *Birds of Eastern and North-eastern Africa*, vol. I, London, Longmans.
- MALBRANT, R. et MACLATCHY, A. (1949). — *Faune de l'Equateur Africain français. I. Oiseaux*. Paris, Lechevalier.