

## SYNTHÈSE

### Les classiques de l'éthologie, 4 :

## La ritualisation des parades chez les oiseaux ; le cas du grèbe huppé *Podiceps cristatus* L.

par  
J.CI. RUWET \*

ABSTRACT. Ethology Classics, 4 : The ritualization of bird display :  
\_\_\_\_\_ The case of the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus*.

During social encounters, animals are emotionally activated and show mixed and modulated responses as well as stereotyped displays, which support useful information for the synchronization and maturation of partners. These displays are under selective pressures, and they have evolved towards a reduced ambiguity, growing efficiency of the message, and thus are enhanced formalization of their execution, a process known as the ritualization, especially well studied in birds. The great crested grebe classical case is discussed for didactic purposes. The form, circumstances, function of behaviour patterns occurring in display ceremonies are described and analysed, thanks to photographic and cinematographic pictures allowing a repeatable control. French terms for these behaviour patterns and displays are confronted to english, german and dutch ones, in order to allow a correct identification of homologies.

### RESUME

A l'occasion de leurs rencontres à caractère social, les animaux sont le siège d'émotions et de combinaisons d'émotions qui s'expriment par des attitudes plus ou moins prononcées et mêlées. Les parades véhiculent ainsi une information fort utile pour la synchronisation et la maturation des partenaires. Elles se prêtent dès lors à des pressions de sélection et l'évolution les façonne dans le sens d'une réduction de l'ambiguïté de l'information, d'une plus grande efficacité du message, donc d'une formalisation accrue des parades. C'est le processus de ritualisation, qui a été spécialement étudié chez les oiseaux. Le cas du grèbe huppé est développé à titre d'exemple, dans un but didactique. La forme, les circonstances d'apparition, l'enchaînement et la fonction des parades et cérémonies de parade sont décrits et analysés, sur base des documents photographiques et cinématographiques aujourd'hui disponibles, et qui rendent ces descriptions et analyses contrôlables. Les termes français sont confrontés aux expressions utilisées couramment en anglais, allemand et néerlandais, de façon à garantir l'homologation correcte des parades.

\*Chaire d'Ethologie et Psychologie animale de l'Université. Institut de Zoologie, Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège.

## I. INTRODUCTION

=====

Dans leur vie de relation avec leurs congénères, dans leur vie sociale, les animaux sont très fréquemment sujets à des conflits d'émotion : peur, hostilité, aversion, attirance, sexualité. Ceux-ci conduisent à l'expression de toute une gamme de réponses d'évitement ou d'approche, d'agressivité ou de séduction, à peine ébauchées, simplement esquissées ou mêlées en proportions variables, pleinement accomplies ou freinées, redirigées ou compensées, qui traduisent le degré et la complexité des émotions en jeu, et ont dès lors une grande valeur expressive et une fonction évidente de communication. Tantôt ces comportements sociaux esquissés ou composites fluctuent et varient à tout instant, reflétant l'état changeant des émotions sous-jacentes. Tantôt ils s'expriment sous une forme fixe, hiératique ou spasmodique, et s'organisent en séquences spécifiques dont le niveau d'élaboration contraste avec les comportements banaux de maintenance et survie (toiletage, alimentation, utilisation de matériaux, fuite, poursuite...) et dont la stéréotypie tranche sur la plasticité des comportements émotionnellement activés d'origine. Ces manifestations sont spécialement spectaculaires chez les oiseaux (ARMSTRONG, 1947) chez qui elles furent étudiées en premier. Dans le chapitre IV "Evolution et Comportements" de mon livre "Ethologie : Biologie du Comportement" (1969, pp. 136-140), j'ai insisté sur le rôle essentiel qu'ont joué les ornithologues non seulement dans la description des parades, mais aussi dans la formulation d'hypothèses cohérentes pour expliquer leur origine, leur évolution et leur fonction.

Un des cas les plus classiques de "Bird Display" est l'ensemble des cérémonies de parade du grèbe huppé (*Podiceps cristatus*). Elles furent initialement décrites par E. SELOUS (1901), mais c'est à J.S. HUXLEY (1914) que revient le mérite d'en avoir souligné le rituel, et par là, d'avoir formulé le concept de la ritualisation, processus par lequel les réponses ébauchées ou mêlées, souples et modulables, survenant normalement dans les conflits d'émotion, s'intègrent dans des parades, et se cristallisent sous une forme fixe et répétitive, au service d'un message non ambigu. L'évolution tend à les épurer des modulations initiales et à en exagérer la forme spectaculaire par rapport aux mouvements d'origine, ce qui en accentue la valeur de communication. Cinquante ans après sa première formulation du concept de ritualisation, HUXLEY (1966) invita des zoologues, éthologues, ethnologues et sociologues à la Société Royale de Londres pour analyser d'une manière comparative l'évolution et la fonction de communication des rituels animaux et des rites culturels humains. Malgré cette mise au point, la ritualisation des parades animales laisse sceptique quiconque ne les a pas directement observées et analysées. Elles demeurent irréelles pour l'étudiant confiné dans ses livres; elles tiennent du mythe pour les théoriciens du comportement; elles sont difficilement accessibles à l'expérimentateur de laboratoire. Pourtant, depuis une ou deux décennies, la photographie au téléobjectif d'abord (DRENTH, 1957), puis le cinéma dans la nature (KOP, 1978) nous ont apporté des moyens précis d'analyse, en même temps que des preuves d'objectivité, et nous ont donné de nouveaux moyens d'illustrer, d'expliquer, voire de convaincre.

Le présent article a pour objet de commenter le cas classique des parades du grèbe huppé, sur base des descriptions de SIMMONS (1955) et de l'analyse des documents photographiques et cinématographiques (notamment au ralenti) disponibles, le tout étant éprouvé par l'observation personnelle sur le terrain.



Photos 1 et 2. Présentation du grèbe huppé.

Dans la photo 1, on remarque l'insertion très postérieure de la patte et la forme caractéristique des doigts, bordés de lamelles cornées.

L'oiseau, inquiété par un chien proche de son nid, présente une attitude ambivalente d'agressivité et de crainte.

Dans la photo 2, on note les différentes positions que peuvent prendre les ornements de la tête : colerette fermée ou étalée; crête couchée ou hérissée en deux huppées. Le nid, très volumineux ici, avait été initialement aménagé par des foulques noirs.

(étangs Mellaerts à Woluwe-Bruxelles; clichés J. VAN ESBROECK).

## II. PRESENTATION DU GREBE HUPPE

=====

Les grèbes (ordre des Podicipediformes, famille des Podicipedidae) sont des oiseaux qui passent l'essentiel de leur existence sur et sous l'eau; ils s'alimentent en capturant des poissons sous l'eau en plongée; ils ne viennent que tout à fait exceptionnellement sur le sol; le nid est constitué de végétaux flottants amassés en une plateforme sur laquelle l'oiseau pondeur ou couveur se hisse et se glisse en allongeant le cou et en se poussant des pattes.

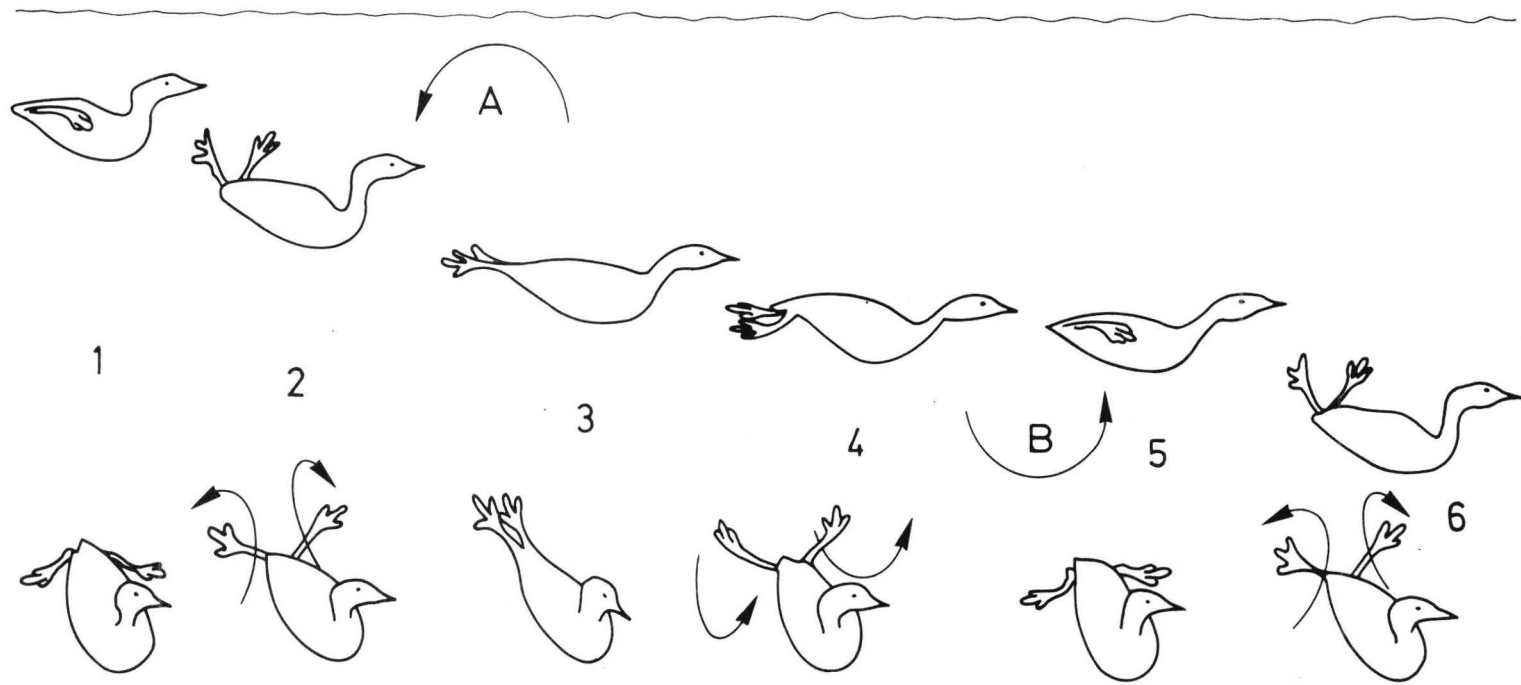
La niche écologique adoptée a évidemment modulé la morphologie; celle-ci à son tour impose le choix de l'habitat et imprime sa marque sur le comportement, interface entre l'animal et son milieu, compte tenu de ce qu'ils sont l'un et l'autre.

Les spécialisations anatomiques liées à la vie en milieu aquatique ont été lumineusement exposées par R. VERHEYEN (1951), dont nous nous inspirons libéralement pour le paragraphe ci-dessous.

Les spécifications liées à la locomotion sur et sous l'eau - nage et plongée - s'opposent et sont antagonistes de celles exigées par le vol. Si l'envol est pénible, le grèbe s'aidant à s'élever du plan d'eau en le frappant des pattes, si le vol est sommaire - l'oiseau filant à grande vitesse, raide, droit devant lui au battement rapide de ses ailes, sans volte ni fioriture, cou et pattes tendus - sa nage et la plongée par contre expriment toute l'élégance, la finesse, l'agilité dont il est capable.

Chez un bon voilier, performant et habile, les masses corporelles les plus lourdes (muscles pectoraux et tête) sont ramenés le plus près possible de la ceinture scapulaire, cou replié, tête posée entre les épaules. Le corps d'un plongeur quant à lui est modelé de façon à vaincre la pression ascendante de l'eau lors de la plongée, et à vaincre la résistance qu'elle oppose à une progression rapide. Le squelette est très faiblement pneumatiqué, de sorte que le grèbe en surface a un profil déjà très enfoncé sur l'eau. Le corps est un fuseau dont le diamètre transversal est réduit au profit de la longueur. Le sternum est étroit et effilé; le bassin est étroit et allongé; la cage thoracique très allongée protège efficacement les viscères contre la pression de l'eau en plongée. La partie antérieure du corps, comprimée latéralement et en forme de pointe, fend l'eau. La partie postérieure arrondie vu le faible développement de la queue, échappe à l'action freinante des tourbillons provoqués par la progression. Celle-ci est assurée par les pattes, qui servent à la fois de moteur et de gouvernail, autorisant ainsi la réduction de la queue. L'implantation très postérieure des pattes puissantes reporte à l'arrière une masse importante et explique le profil surbaissé du dos de l'oiseau en surface. L'oiseau prêt à plonger comprime ses muscles abdominaux, chasse l'air de ses sacs aériens et compresse son plumage; l'augmentation subséquente du poids spécifique et la réduction de l'effet ascendant de la pression de l'eau favorisent l'immersion. Déjà bas sur l'eau lors de la nage en surface, à demi immergé lorsqu'il contracte ses muscles abdominaux, le grèbe plonge en prenant un élan vers l'avant sous la poussée des pattes. Pendant toute la durée de l'immersion, les ailes demeurent repliées au repos, à l'abri dans des "poches" que forment les plumes des flancs. Ce sont donc les pattes seules qui propulsent et dirigent l'oiseau. Elles sont, on l'a dit, implantées très postérieurement. L'angle d'insertion des fémurs est tel qu'ils sont dirigés non vers l'avant mais





### PLANCHE I

Les mouvements des pattes d'un grèbe en plongée. Dans le mouvement A, de 1 à 3, l'oiseau porte ses pattes de l'avant vers l'arrière par le haut, doigts écartés, les bes étalés, exerçant une pression qui le propulse vers l'avant et le bas; dans le mouvement B, de 3 à 5, il ramène ses pattes de l'arrière vers l'avant par le bas, doigts rapprochés, en offrant le minimum de prise susceptible de freiner la progression; celle-ci est régulière et sans saccade (voir texte).

(d'après VERHEYEN, 1951, p. 22, lui-même d'après film FRANK et NEU, et d'après film RUWET (grèbe castagneux, Aquarium de Liège).

vers l'arrière. Les tarses sont implantés de telle sorte qu'ils ne peuvent se mouvoir dans des plans parallèles, mais exécutent des mouvements orientés vers l'extérieur. La progression sous l'eau en plongée est régulière et sans saccade. Les pattes battent simultanément et effectuent une rotation continue. Ces mouvements sont illustrés dans la planche I. Dans le mouvement A, de 1 à 3, les pattes effectuent un arc de l'avant vers l'arrière, par le haut, doigts écartés, lobes cornés étalés; elles s'appuient donc sur l'eau vers le haut et l'arrière, propulsant l'oiseau vers l'avant et le bas. Dans le mouvement B, de 3 à 5, le grèbe ramène les pattes de l'arrière vers l'avant, par le bas, doigts resserrés, lobes inclinés, et en présentant de face la plus faible section des tarses comprimés latéralement, offrant ainsi le minimum de résistance et réduisant à peu de chose l'action freinante du mouvement. Les pattes servent non seulement de moteur, mais aussi de gouvernail latéral et de profondeur (d'après VERHEYEN, 1951). L'agilité de l'oiseau est surprenante. En 1952, observant du haut d'un quai du Léman à Montreux, j'avais été sidéré par la rapidité et la variété des arabesques que les grèbes huppés traçaient sous l'eau, à la poursuite des bancs de poissons.

Le grèbe huppé est le plus grand des grèbes européens. Il n'y a pas de différence sexuelle quant à la morphologie et au plumage. Le mâle est toutefois un peu plus puissant que la femelle. La longueur moyenne de l'aile pliée frôle 200 mm chez le mâle et est de + 185 mm chez la femelle; l'envergure est de 73 à 86 cm; le poids moyen d'oiseaux nicheurs est de 1.300 g. chez le mâle, de 1.000 g. chez la femelle (d'après BAUER et GLUTZ, 1966; GEROUDET, 1946). Il faut toutefois une expérience considérable, fondée sur des centaines d'heures d'observation, pour pouvoir, comme SIMMONS, distinguer mâles et femelles.

### III. REPARTITION ET EXPANSION DES POPULATIONS NIDIFICATRICES

=====

Les contraintes morphologiques liées à l'inféodation au milieu aquatique déterminent la répartition des populations et le choix de l'habitat. La présence régulière de populations nidificatrices de grèbe huppé en Europe occidentale est un phénomène relativement récent. Et l'évolution des populations de cet oiseau en Belgique a suivi la tendance générale observée en Europe occidentale.

Pourchassée au 19<sup>e</sup> siècle par les chasseurs au gibier d'eau et par les pêcheurs qui voyait en elle un concurrent certes, mais surtout pour les besoins de la plumasserie, l'espèce a amorcé au 20<sup>e</sup> siècle une expansion, prudente d'abord, accélérée ensuite. Elle a bénéficié à cet effet de la multiplication des chapelets d'étangs de pisciculture, en Brabant et en Campine principalement, de l'eutrophisation des eaux permettant le développement de plus importantes biomasses de poissons-proies, et de la plus grande tolérance de l'homme vis-à-vis des espèces sauvages.

La première nidification du grèbe huppé a été observée en Belgique à Hofstade en Brabant en 1935 (DE MAERSCHALK, 1935). L'oiseau s'est implanté à Harchies sur des pièces d'eau nées d'affaissements miniers dans la vallée de la Haine en Hainaut en 1940, au lac de Virelles dans l'Entre Sambre et Meuse à la même époque, et a colonisé en 1941 le chapelet d'étangs de pisciculture créé à partir de 1935 dans la vallée de la Dyle en Brabant (TRICOT, 1975 et JACOB, 1983). Dans le même temps, l'espèce colonisait les étangs de pisciculture de la Campine

anversoise et limbourgeoise (bassins des Nêthes et du Démer). On notera que tous ces sites demeurent aujourd'hui encore parmi les points forts de l'espèce, et que celle-ci était et reste absente à l'est de la Meuse.

Entre 1945 et 1955, la population nicheuse s'est stabilisée en Belgique à une vingtaine de couples. Grâce à la protection légale accordée en 1956, l'expansion a repris alors et s'est accélérée. Dès 1959, les effectifs pouvaient être évalués à 50 couples (SUETENS, 1960); en 1966, ils se situaient entre 60 et 70 couples (commission Avifaune de Belgique, 1967) et en 1970, à 90 couples (LIPPENS et WILLE, 1972), dont 30 localisés en Wallonie et dans le Brabant.

On a la chance de disposer pour les vingt dernières années de plusieurs recensements précis. Au recensement couvrant le territoire national pour la période 1953-59 dû à SUETENS (1960), qui fut le premier à s'intéresser à l'espèce sur le plan populationnel et comportemental en Belgique, ont fait suite en effet : un recensement s'étendant à la Wallonie et au Brabant en 1975, dans le cadre d'une enquête européenne (TRICOT, 1975); une enquête encore inédite "Atlas des Oiseaux nicheurs de Belgique" couvrant la période 1973-77 (I.R.Sc.N.Bx.); deux recensements en 1980-81 en Wallonie et Brabant, dans le cadre d'une enquête régionale sur les espèces menacées de Wallonie, et qui est l'occasion de retracer l'histoire de l'implantation et de l'expansion de l'espèce chez nous (JACOB, 1983). Tous ces documents établissent et confirment l'importante expansion au cours des vingt dernières années.

Au milieu des années septante, TRICOT (1975) évalue l'effectif nicheur en Wallonie-Brabant à 104 couples. L'enquête "Atlas des Oiseaux nicheurs de Belgique" le situe à la même époque à 120 couples, sur un ensemble de 450 couples en Belgique (in JACOB, 1983). En 1980 et 1981, les chiffres sont respectivement, pour l'aire Wallonie-Brabant, de 130 couples de nicheurs, soit 62 % des 419 oiseaux estivants, et de 141 couples, soit 66 % des 426 estivants (JACOB, Ibidem). Cette population paraît devenir suffisamment importante pour donner lieu à de fructueuses observations sur le comportement social, territorial, sexuel.

#### IV. HABITAT ET DENSITE

=====

En période de reproduction, le grèbe huppé exige des plans d'eau libres où nager et plonger sans entrave, suffisamment étendus pour prendre l'air sans rencontrer d'obstacles d'une part, et de roselières accessibles en nageant où construire et dissimuler le nid. Les eaux du site de nidification ou des eaux proches doivent être poissonneuses. Telle est la définition classique de l'habitat du grèbe huppé au printemps et en été. Les lacs suisses (Léman, Neuchâtel, Sempach...) comme les lacs artificiels des zones poldériennes en Hollande répondent à ces critères et sont densément peuplés.

En Belgique, les premiers sites colonisés comptaient parmi les plus vastes et comportaient comme il se doit plans d'eau étendus et roselières fournies : Hofstade, Harchies, Virelles ont chacun plus de 50 ha et abritent respectivement une quinzaine, une dizaine et 5-6 couples de grèbes huppés. Une surface de 2 ha paraît être un minimum, bien que certains couples puissent se contenter de surfaces plus petites - moins d'un ha - pour autant que celles-ci soient disposées en chapelet, ce qui est souvent le cas des étangs de pisciculture et explique le succès de ces derniers dans notre pays.

Les valeurs des densités en fonction des surfaces disponibles, d'un seul tenant ou en chapelet, ne sont pas claires. Toutefois, du fait de l'expansion spectaculaire récente de l'effectif du grèbe huppé en Belgique, il semble qu'en Brabant, dans la vallée de la Haine, et dans l'Entre Sambre et Meuse, comme sans doute aussi en Campine, les sites traditionnels soient aujourd'hui saturés et que l'espèce ne puisse poursuivre cette expansion qu'en colonisant des habitats jusqu'ici considérés comme marginaux. De fait, le grèbe huppé se rencontre aujourd'hui en Belgique en des sites dont la majorité ne répond pas à la description classique : 80 % sont des eaux stagnantes d'étangs artificiels de dimension modeste (jusqu'à 0,5 ha), le plus souvent à vocation piscicole; 13 % sont des carrières, gravières, sablières, marnières inondées; 5 % résultent d'affaissements miniers (JACOB, 1983).

La protection accordée en 1956 a non seulement permis un étoffement des effectifs, mais aussi le développement chez l'oiseau d'une plus grande tolérance à l'homme. La plupart des nids recensés - jusqu'à 80 % - ne sont plus dissimulés dans les roselières, cariçaies, jonchaies, mais sont simplement accrochés à des branches, posés sur des souches affleurantes, ou un quelconque support à quelques mètres des berges, exposés aux regards (JACOB, *Ibidem*). Un des cas les plus frappants est celui d'un couple qui a réussi l'élevage de sa nichée sur un étang de 3 ha, aux rives bétonnées et voué à la pisciculture et au canotage d'agrément, dans la banlieue bruxelloise; le nid était simplement posé, en pleine exposition, sur une rampe d'accès pour canards reliant la berge au plan d'eau et à moins de 2 m du bord, à quelques mètres d'un important trafic de voitures indifférentes et de piétons curieux ! (VAN ESBROECK et DE VILLERS, 1981). Des cas semblables ont été signalés en Suisse : R. et H. TSCHANZ ont décrit et photographié deux nids disposés sur des chaînes d'amarrage de bateaux au Bouveret et SANDOZ en a signalé deux installés sur des radeaux à Bellerive (in GEROUDET, 1984). Cette familiarité croissante de l'oiseau, et l'assouplissement de ses exigences écologiques s'inscrivent dans une tendance générale en Europe (cfr. CRAMP et SIMMONS, 1977). Remarquons que le grèbe huppé demeure absent comme nicheur sur les lacs de barrage de la Haute Belgique (Gileppe, Vesdre, Warche), situés dans des vallées encaissées, dont les rives sont rocheuses, boisées et abruptes et dont, de plus, les eaux sont peu ou faiblement poissonneuses. Son aptitude à les coloniser reste une question en suspens.

## V. SITES ET CONDITIONS D'OBSERVATION DES PARADES

=====

Pour avoir quelque chance d'observer avec succès, c'est-à-dire d'une manière répétitive et suivie, le cérémonial des parades, il est souhaitable de disposer d'un site d'observation accueillant un nombre élevé de sujets, de façon que les rencontres à caractère social soient fréquentes. De telles conditions sont rares dans notre pays. Les plus convenables se réalisent à Hofstade, Virelles, Harchies, et dans la vallée de la Dyle. Elles tendent à s'améliorer vu l'augmentation des effectifs.

Des concentrations satisfaisantes de grèbes huppés se rencontrent en milieu naturel ou semi-naturel sur les loches britanniques, les lacs suisses, les plans d'eau hollandais. A l'extrémité occidentale du Léman, à l'embouchure du Rhône dans le lac, là où a été constituée la célèbre réserve naturelle des Grangettes, GEROUDET (1946) citait des

concentrations annuelles de deux ou trois "villages" de 50 nids et davantage. Les travaux de KOP (1978) se sont concentrés sur un plan d'eau de 6 ha entouré de roselières et séparé par une digue de l'Ijsselmeer où les oiseaux vont pêcher. Les conditions y sont en fait idéales pour l'observation et la cinématographie : surface raisonnable et concentrations d'oiseaux, dont la forte densité est permise par la richesse en poissons de l'Ijsselmeer voisin.

L'idéal est d'observer les évolutions de l'oiseau et l'exécution de ses parades dans un milieu le plus proche possible de celui qui a présidé jadis à la sélection et à l'évolution de ses caractéristiques morphologiques et comportementales. On ne négligera pas toutefois les possibilités nouvelles d'observation qu'offre la plus grande familiarité du grèbe huppé aujourd'hui, sa tendance à coloniser des petites pièces d'eau en milieu urbain, et à exprimer son comportement en toute quiétude, à proximité des badauds. Ces milieux, jadis marginaux, et où l'oiseau peut nicher avec succès pour autant que ses prédateurs soient absents et que des mesures de protection soient assurées, permettent les évolutions dictées par les contraintes morphologiques comme l'expression des patrons comportementaux essentiels. On combinera avec bonheur ce type d'observation rapprochée et l'observation en site classique naturel.

## VI. CYCLE ANNUEL DU GREBE HUPPE

=====

Après la nidification, adultes et jeunes émancipés demeurent sur place à la fin de l'été, puis se regroupent en automne sur les plus grandes pièces d'eau intérieures ou encore se déplacent vers le sud. En hiver, tous sont chassés vers les eaux demeurées libres de glace, vers la Meuse par exemple. Si le temps est clément, les anciens couples peuvent se reconsolider et se réactiver dès décembre, soit sur les lieux d'hivernage - fleuves et grands lacs - soit sur les lieux mêmes de nidification. De nouveaux couples se forment au fur et à mesure des retours, principalement en février-mars. La ponte et la couvaison peuvent débuter en mars mais ont lieu le plus souvent en avril-mai. Les poussins peuvent apparaître en avril, mais l'élevage se situe le plus souvent en mai-juin. Des nichées peuvent être observées jusqu'en août. Les oiseaux sont chassés de nouveau par le gel et les frimas vers le sud et les eaux libres.

Sur les sites mêmes de reproduction, les anciens couples reformés et reconsolidés parfois déjà dans les quartiers d'hivernage, revisitent leur ancien site de nidification et leur activité s'y concentre d'emblée. Les oiseaux non encore appariés à la recherche d'un partenaire commencent leur activité nuptiale en pleine eau, et c'est après la formation du couple que les deux oiseaux se rapprochent des berges, choisissent le site de construction du nid et se mettent à défendre autour de ce point fixe un territoire exclusif, où se concentre leur activité de parade. Ces oiseaux sédentarisés sont alors amenés à interférer avec d'autres couples en formation se rapprochant des roselières, et recherchant à leur tour un site de nidification où se tailler un territoire. Au fur et à mesure des retours printaniers et de la densification du peuplement, la compétition pour l'accès aux berges s'accroît, entre couples anciens installés et les nouveaux arrivants. Du fait de la nature des activités, du moment et du nombre des interférences, c'est en mars-avril que se situe le moment privilégié d'observation des parades.



Au point de vue du comportement, on peut donc résumer comme suit les phases principales de la reproduction :

1. Formation des couples en pleine eau;
2. Choix d'un site de nidification dans les roselières, et parallèlement à ce choix, et autour du site choisi, délimitation et défense d'un territoire;
3. Construction d'une plateforme de débris végétaux flottants, sur laquelle a lieu la copulation, et servant généralement ensuite pour la ponte;
4. Ponte, couvain et défense du territoire;
5. Elevage des poussins, dans le territoire d'abord, puis au-delà de ses limites, les adultes défendant alors un espace autour du groupe des jeunes en déplacement.

## VII. CIRCONSTANCES ET FORMES DE L'AGRESSIVITE SUR LES LIEUX DE =====

### NIDIFICATION =====

Sur les lieux de rassemblement en hiver, les oiseaux ne manifestent aucune animosité mutuelle. Lorsque la sexualité se réveille, et singulièrement au printemps sur les sites de nidification, les rivaux potentiels entrent en compétition. Mâles et femelles sont poussés les uns vers les autres et cherchent à s'apparier, tandis que les mâles veillent à écarter et chasser les rivaux potentiels. Comme la reconnaissance des femelles, et des femelles disponibles, n'est pas évidente au premier abord, les rencontres sont empreintes alors, dans le chef du mâle surtout, d'une composante agressive. En présence d'une femelle, un mâle, exacerbé par la compétition, doit la reconnaître comme telle et contrôler ce que son comportement a d'agressif, tandis que la femelle, poussée au rapprochement, doit réfreiner sa tendance à fuir l'agressivité évidente du mâle, tout en l'apaisant. On conçoit donc que ces rencontres, mues par la sexualité, mettent en jeu des attitudes mêlées où se reconnaissent, en proportions variables, des composantes d'attaque et de fuite, d'approche et d'évitement. Pour identifier correctement celles-ci, et analyser les subtilités de leurs combinaisons, il convient d'observer les animaux dans la plus grande variété possible de contextes et surtout dans des situations extrêmes où les attitudes agressives et d'attaque d'une part, d'évitement et de fuite d'autre part, sont non équivoques et nettement tranchées.

L'agressivité est donc présente dans les phases de reconnaissance et de rapprochement entre les futurs partenaires. Une fois les couples formés, elle peut renaître entre eux chaque fois qu'une interférence avec un rival ou compétiteur a fait remonter la tension. Elle est motivée par et concentrée sur et autour de ce même compagnon et du site de nidification entouré du territoire. Tout ce qui s'en approche est chassé.

C'est le mâle qui est principalement concerné par la défense du territoire. Il chasse tout rival s'approchant de sa femelle, ou tout intrus pénétrant dans le territoire. La femelle, pour sa part, chasse les femelles auxquelles s'intéresse son mâle (SIMMONS, p. 134). Un mâle envahissant un territoire s'intéresse moins à la femelle du lieu qu'au territoire lui-même; il n'engage pas le combat pour flirter (SIMMONS, Ibidem) mais se montre beaucoup plus persistant pour s'emparer de tout

ou partie du territoire. Il est en principe alors déjà lui-même accouplé. C'est donc en pleine eau qu'ont lieu les principales interactions de séduction et de compétition entre partenaires des différents couples en formation.

L'agressivité exprimée pendant ces différents types de rencontres peut prendre différentes formes plus ou moins prononcées. On distingue principalement :

[1] La menace frontale

(= Forward display, SIMMONS, p. 138; Vorwärts Drohstellung, BAUER und GLUTZ, p. 113) (x).

Cette menace est une formalisation d'une préparation à une véritable attaque. L'oiseau nageur s'approche du rival ou partenaire, cou tendu au ras de l'eau vers l'opposant, colerette étalée et tendue vers l'avant, crête dressée vers l'arrière, plumes du dos hérissées, ailes sur le point de s'écarter; le tout est ponctué de cris gutturaux "rhâaa" répétés. Si la tension agressive diminue, l'oiseau couche les plumes du dos, redresse le cou, replie la colerette, détend la crête, prend une orientation latérale, puis se détourne de l'opposant. Les composantes attaque-fuite de cette attitude varient selon les distances entre les antagonistes; la composante d'attaque est plus franche à plus grande distance; elle diminue au fur et à mesure du rapprochement. Cette menace agit comme une invitation à s'écarter, à prendre du champ.

[2] L'attaque feinte ou faux-plongeon

(= Token-diving, S., p. 139; Der Scheinangriff, B. u. G., p. 113).

L'oiseau menace de front, donne l'illusion de s'élancer vers l'adversaire, plonge, mais en fait ressurgit sur place ou à quelques dm. Ce plongeon sur place, cette attaque feinte survient principalement à l'occasion des contestations territoriales entre deux oiseaux très déterminés; son effet dissuasif est plus important et plus efficace encore que la menace frontale. S'il ne suffit pas à écarter l'adversaire, alors l'oiseau peut s'engager dans une attaque réelle.

[3] La préparation à l'attaque ou pré-attaque

(= Pre-attack posture, S. ; Attack-upright; KOP; Vor-Angriffs-Pose, B.u.G.)

Au moment où deux oiseaux très déterminés sont prêts à se lancer l'un sur l'autre, ils tiennent le cou dressé, gonflé, plumage hérissé, légèrement penché vers l'arrière, bec pointé en oblique vers le bas, prêt à frapper, et souvent entr'ouvert; la colerette est hérissée, la crête est dressée vers l'arrière; tous les ornements de la tête sont mis en évidence.

---

(x) N.B. : Les termes et expressions anglais (HUXLEY, SIMMONS et KOP) et allemand (BAUER et GLUTZ) sont cités dans le texte et repris dans un glossaire, de façon qu'il n'y ait pas de doute sur les équivalences de termes.

#### [4] L'attaque unilatérale ou attaque franche

(= One-sided attack, S., p. 139; Angriff, B.u.G., p. 113).

L'oiseau attaque réellement l'autre en torpille, soit en plongeant réellement (Pursuit dive, KOP; Vervolgungstauchen), soit en courant (Patter-pursuit, KOP; Vervolgungsflattern, B.u.G.) et en volant à la surface de l'eau. Si le rival est rejoint, l'attaquant essaie de le saisir par le bec et de le forcer, tête dans l'eau. Cette attaque peut dégénérer en combat.

#### [5] La fuite précipitée

Un oiseau fuyant éperdûment un rival qui l'attaque peut soit plonger (Escape dive, Flucht-tauchen), soit courir et voler à la surface de l'eau (Patter-flight, Flucht-flattern), tous ornements de la tête déprimés.

#### [6] Le combat

(= Fight; Kampf)

Les deux oiseaux se battent réellement, frappent l'eau des pattes et des ailes, dans de grands jaillissements d'éclaboussures, chacun cherchant à saisir du bec celui de l'adversaire, et à le forcer la tête dans l'eau.

#### [7] La retraite

(= Escape, S., p. 141; Rückzug, B.u.G., p. 114)

Si, deux oiseaux se faisant face, se menaçant ou s'apprêtant à l'attaque, l'un des deux veut rompre l'affrontement sans s'engager dans un combat réel, il détend le cou, secoue la tête, se détourne, se toilette, se grattant l'aile ou différentes parties du corps (activité commençant comme activité de substitution au combat et pouvant se poursuivre en toiletteage réel); cela peut déclencher une attaque véritable et une poursuite, en plongée ou sur l'eau, mais se conclut le plus souvent par l'arrêt de l'affrontement, les deux oiseaux se détournant l'un de l'autre. Un oiseau qui romprait l'affrontement par une fuite directe, en plongée ou en courant à la surface de l'eau, provoquerait en fait la poursuite et l'engagement qu'il tend à éviter. Un oiseau en retraite, qui a rompu correctement l'affrontement, et chez qui domine la composante d'évitement (Withdrawal), tient le cou dressé, serré et fin, le bec horizontal, la colerette fermée, la crête couchée; l'oiseau dans son ensemble, et les ornements de la tête spécialement, sont le plus discret possible (= Furtive-posture de SIMMONS, Furtive-upright de KOP, Flucht-Pose).

#### [8] Le qui-vive !

(= Alarm-upright, KOP; Alarm-Pose)

Des éléments de la menace d'une part, de la retraite d'autre part, se trouvent combinés quand un oiseau se tenant sur le qui-vive s'engage dans un territoire occupé inconnu : l'intrus approche, cou dressé, colerette fléchie, crête dressée en deux touffes.

[9] L'attitude du chat ou le "Gros-dos"

(= Cat-attitude, HUXLEY; Cat-display, SIMMONS, p. 144;  
Katzenpose, B.u.G., p. 114).

Quand un oiseau (la femelle seulement ?, SIMMONS, p. 144, 191), de motivation incertaine ou modérément agressive (SIMMONS, p. 144), est approché par un autre, et n'est lui-même déterminé ni à fuir ni à la bataille, ou quand un oiseau qui a rompu le combat et est poursuivi est sur le point d'être rejoint, il peut éviter l'engagement et apaiser l'oiseau approchant ou poursuivant en adoptant l'attitude décrite en premier par HUXLEY comme étant le Cat-attitude. Il fait penser en effet à un chat qui fait le "gros dos"! Les ailes sont étendues latéralement à angle droit, perpendiculairement à l'approchant, bord antérieur tourné vers le bas, exposant ainsi leurs motifs noirs et blancs; la tête est soit tenue en arrière, rentrée dans le cou, entre les épaules, au niveau des ailes, le bec étant pointé vers le bas, soit, en cas de composante de menace, tendue vers l'avant (c'est la variante Cat-forward de KOP). Cette parade a généralement pour effet d'arrêter la poursuite ou l'attaque, et les deux oiseaux se détendent et se détournent.

VIII. LES CEREMONIES DE PARADE

=====

On l'a déjà souligné, dans leurs rencontres à caractère social et sexuel, les oiseaux sont le siège de différents types d'émotions diversement activées : impulsion sexuelle conduisant au rapprochement, tendance agressive, tendance à fuir. Celles-ci se traduisent par des réponses mêlées où on retrouve les caractéristiques gestuelles propres à chacune, en proportions variables. Les parades intervenant entre des rivaux, les partenaires d'un couple en formation, achevé ou consolidé, sont des comportements à composante agressive devenus hautement ritualisés. Indépendamment de la composante sexuelle, la composante agonistique est d'autant plus importante qu'elle met en présence des animaux plus étrangers l'un à l'autre, ou que les circonstances, par exemple une interférence, l'ont davantage excitée. Ces parades préparent, rapprochent, consolident et maintiennent les couples (HUXLEY, 1914, 1964); elles contrôlent, inhibent et absorbent l'agressivité (SIMMONS, p. 148).

Au cours des différentes phases de leur cycle de reproduction conduisant successivement à la formation du couple, à la sélection du site de nidification et à la délimitation du territoire, à la copulation enfin, puis aux soins parentaux, les partenaires s'engagent chez le grèbe huppé dans cinq types de cérémonies hautement ritualisées et très spectaculaires.

On entend ici par cérémonie un ensemble d'actions réciproques bien reconnaissables et identifiables, un ensemble de parades s'enchaînant dans un ordre déterminé, répétitif et donc finalement prévisible. On entend par parade les manifestations ou séries de manifestations gestuelles (visuelles) et sonores (auditives) sous-tendues par une émotion ou combinaison d'émotions suscitées par des rencontres à caractère social, y compris celles à caractère sexuel et ayant une valeur de communication sociale. On numérotera les cérémonies de I à V, en chiffres romains, tandis qu'on identifiera les parades prenant place dans ces cérémonies en continuant la numérotation en chiffres arabes entre crochets commencée pour la description des attitudes agressives.

Il n'y a pas de dimorphisme sexuel chez le grèbe huppé, si ce n'est que la femelle est légèrement plus petite. Mais c'est là une différence très difficile à apprécier sur le terrain, et on ne peut s'y risquer, comme SIMMONS, que si l'on possède une expérience de certaines d'heures d'observation. On s'accorde par ailleurs (cfr. KOP; 1978) à reconnaître que dans ces cérémonies, chaque phase peut être initiée et chaque rôle peut être tenu indifféremment - simultanément ou alternativement - par le mâle ou la femelle. En dehors de la copulation proprement dite, il est donc malaisé de distinguer les sexes, soit par la morphologie, soit par une attitude particulière, et on s'en gardera. On notera que, du fait de cette similitude morphologique et de cette interchangeabilité des rôles, on ne peut exclure des rencontres et cérémonies entre paires homosexuelles. On remarquera toutefois encore que, si nous sommes facilement leurrés par les similitudes morphologiques, un observateur attentif peut distinguer des différences vocales. Les parades gestuelles sont en effet accompagnées, soulignées, renforcées par diverses vocalisations. Celles-ci ont très certainement un haut pouvoir de communication et sont susceptibles de fournir des informations sur l'identité autant que sur l'état motivationnel de l'émetteur. Or, elles ne sont connues dans la littérature que sous forme d'annotations qui ne sont que des onomatopées. A défaut d'enregistrements fidèles et d'analyses sonographiques permettant d'identifier et de comparer sans équivoque ce que l'on entend et ce qu'en disent les auteurs, nous nous en tiendrons ici à l'analyse gestuelle des parades.

Les cérémonies de parade sont :

- I. La cérémonie de la découverte, préluant à la formation du couple;
- II. La cérémonie de la retraite (idem);
- III. Les cérémonies de secouements de tête;
- IV. La cérémonie de présentation de plantes préluant au choix du site du nid;
- V. La pariade, cérémonie de cour conduisant à la copulation.

Chacune de ces cérémonies est un enchaînement de parades, dont nous donnons ci-après la description et les circonstances précises d'apparition et d'exécution.

#### 1. La cérémonie de la découverte (Planche II)

(= Discovery ceremony; Entdeckungs-Zeremonie, B.u.G., p. 110)

Cette cérémonie survient au début de la phase de formation des couples, et a pour effet d'amener l'un près de l'autre deux partenaires potentiels non encore appariés. Les oiseaux dans cette situation circulent en pleine eau. L'un d'entre eux adopte tout d'abord une :

#### [10] Attitude de signalement

(= Advertising display, SIMMONS, p. 194)

L'oiseau (A par exemple, Planche II) est détendu, tient le cou légèrement incliné vers l'avant, crête au vent, mollement couchée vers l'arrière, colerette pendante et relâchée; il pousse à intervalles de sonores appels de gorge alternant avec de profondes aspirations plaintives; il s'interrompt de temps à autre pour esquisser quelque mouvement de toilette (= Advertising-upward ou upright, KOP). Ce serait le plus souvent, si pas exclusivement, la femelle (SIMMONS, p. 194) qui prendrait cette attitude initiale (Jungfern-Pose, BAUER und GLUTZ, p. 111, littéralement "maintien de jeune fille"), et le cri (Double-trumpet in HUXLEY) lui serait propre.



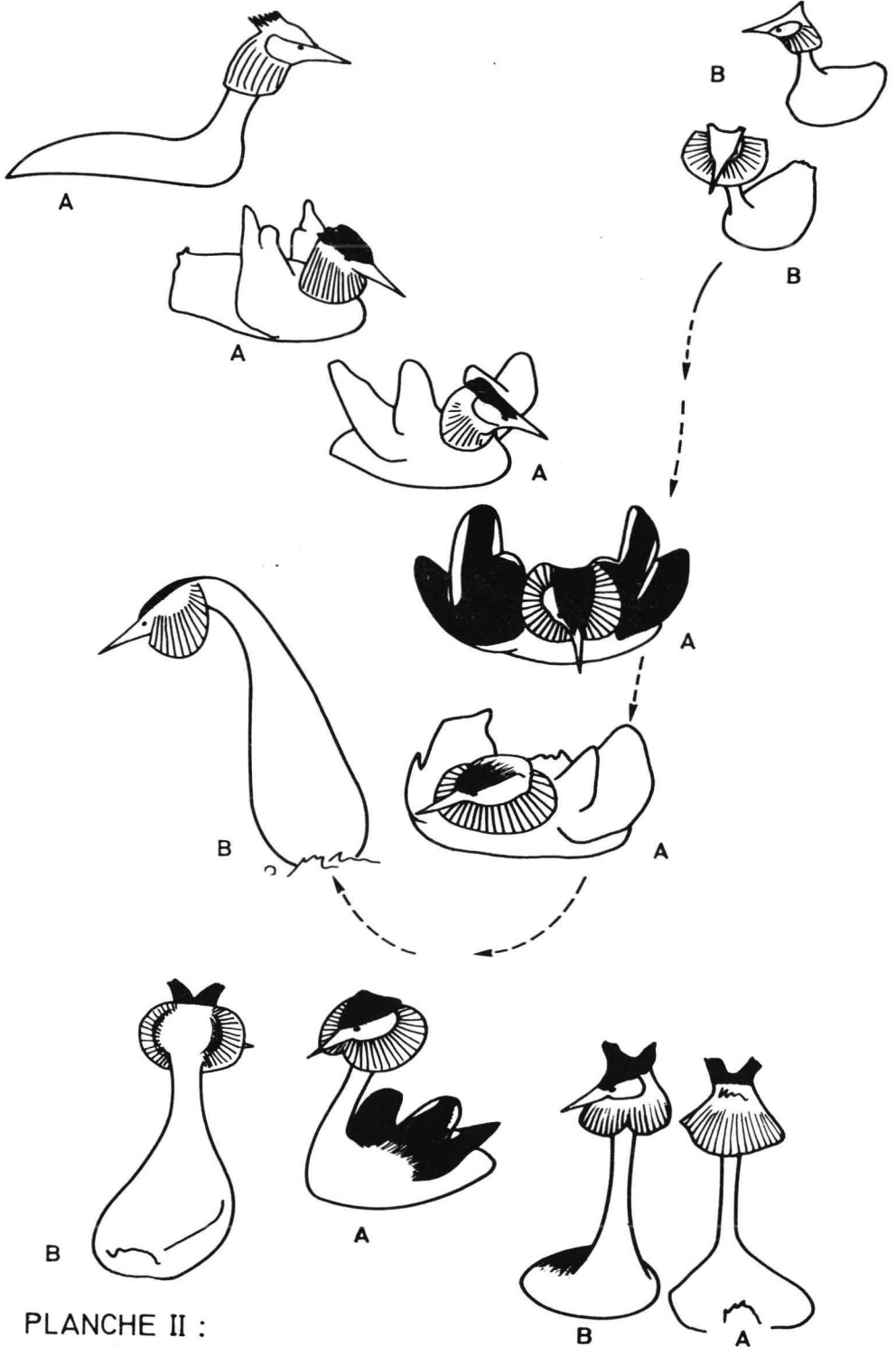


PLANCHE II :  
**LA DÉCOUVERTE**

Dessins et montage JCR, d'après film KOP (1978)

Si un oiseau (B, le mâle ?) évoluant à quelque distance - 50 à 100 mètres - et se trouvant dans des dispositions analogues - étant lui-même non apparié - remarque le premier, il peut se signaler à son tour, mais en nageant plus rapidement et sans toilette, cou étendu au-dessus de l'eau, crête dressée, colerette quelque peu étalée, poussant des aboiements (= Advertising-forward, KOP). Ces deux façons distinctes de se signaler seraient, avec la copulation proprement dite, les seuls comportements départageant mâle et femelle.

Dès qu'ils se sont entr'aperçus, l'un des deux, indifféremment l'un ou l'autre, car les rôles sont alors parfaitement interchangeable, prend l'initiative de se rapprocher en plongée. Ce plongeur (B, par exemple) progresse vers le signaleur (A, dans ce cas) sous la surface, ridant l'eau d'une onde de déplacement ([11] plongeon d'approche; = Ripple-dive, KOP), ressurgissant de place en place, le temps de jeter un coup d'œil pour s'orienter.

Au moment où le plongeur prend son élan, l'autre adopte l'attitude en gros dos [9] ou Cat-display : il ouvre et tend les ailes latéralement, fléchit le cou et rentre la tête dans les épaules, étale la colerette au maximum, couche les crêtes latéralement, pointe le bec vers le bas; il sert de cible vers laquelle se dirige le plongeur, et lui-même suit la progression de ce dernier en surveillant la ride qui marque son déplacement juste sous la surface.

Le plongeur passe alors sous l'oiseau-cible qui, pour sa part, pivote sur place pour toujours faire face au premier. Celui-ci ressurgit tel un fantôme à un mètre ou deux au-delà de la cible, lui tournant le dos, et se dresse de toute sa hauteur, cou tendu et courbé, bec incliné vers le bas, colerette étalée au maximum, crête couchée; il pivote à son tour sur son axe pour faire face à sa cible vivante, secoue plusieurs fois la tête de gauche et de droite en se détendant et en retombant sur l'eau. Le comportement du plongeur et sa [12] spectrale résurgence ont été décrits initialement sous le nom de Ghost-dive (AUXLEY) et Ghostly-penguin (SIMMONS, p. 184), Geister-Pose (B.u.G., p. 110), par analogie avec les parades de pingouins.

Les deux oiseaux se faisant maintenant face, le plongeur et la cible se détendent de concert : en retombant sur l'eau, le premier secoue la tête, colerette toujours étalée, crête maintenant dressée en deux huppées hérissées écartées; progressivement, la colerette fléchit et se referme; l'oiseau-cible pour sa part se redresse, ferme et couche les ailes, tend le cou, dresse les crêtes. Ils s'engagent alors face à face dans une plus ou moins longue cérémonie de secouements de tête de plus ou moins forte intensité (voir plus loin). Ils se détournent enfin, et au fur et à mesure qu'ils s'éloignent l'un de l'autre dans des directions opposées, ils inclinent le cou vers l'avant, étalent davantage la colerette, tendent de plus en plus la crête vers l'arrière.

Dans certains cas, c'est l'oiseau qui a exhibé le premier l'attitude de signalement qui adopte l'attitude-cible en gros-dos, incitant ainsi l'autre à le rejoindre en plongeant. Il peut tout aussi bien prendre l'initiative de la plongée mais risque dans ce cas de provoquer la fuite du partenaire potentiel, si celui-ci ne se trouve pas exactement dans les mêmes dispositions. Mâle et femelles peuvent indifféremment adopter le gros dos ou plonger. Les rôles sont parfaitement interchangeables.

Cette cérémonie amène deux partenaires potentiels en présence. Elle n'est pas parfaite d'emblée et doit le plus souvent être recommencée plusieurs fois entre les mêmes oiseaux jusqu'à ce qu'ils s'accoutument l'un à l'autre et soient convenablement synchronisés. Elle peut s'observer de nouveau lorsque les deux membres d'un couple récent, momentanément

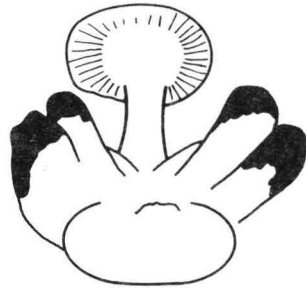
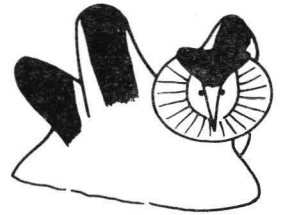
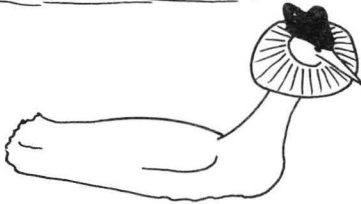
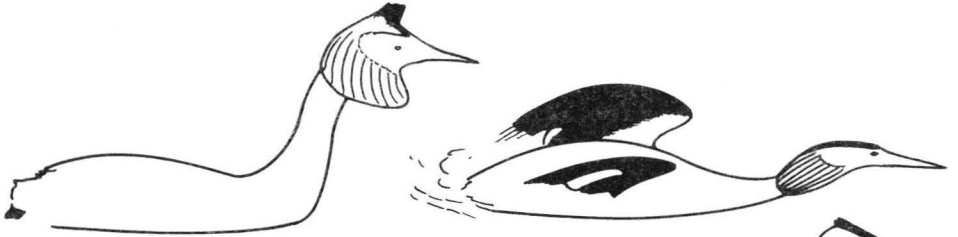
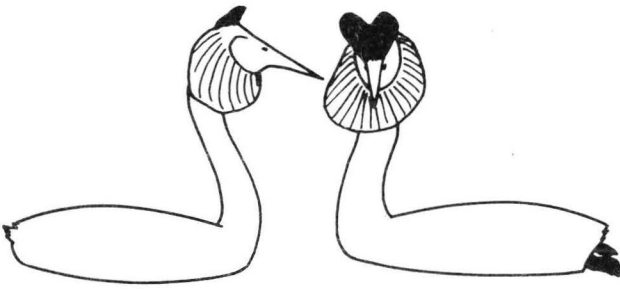


PLANCHE III:  
LA RETRAITE

Dessins et montage JCR, d'après film KOP (1978)

ment, totalement ou partiellement séparés, se cherchent, l'un appelant l'autre, qui revient en plongeant. Une fois le couple formé toutefois, elle disparaît rapidement, les secouements de tête étant alors suffisants pour assurer l'apaisement des partenaires et leur synchronisation.

## 2. La cérémonie de la Retraite (Planche III)

(= Display-ceremony de SIMMONS, p. 192; Retreat-Ceremony de KOP; Flucht- ou Baltz-Zeremonie, in KOP).

Cette cérémonie prend place dans le prolongement de la cérémonie de la découverte. Deux oiseaux s'étant approchés l'un de l'autre et s'étant engagés dans une cérémonie de secouements de tête, l'un des deux, insuffisamment déterminé, peut se détourner, rompre la cérémonie et s'éloigner, parfois même en volant ([13] Vol de retraite, Retreat-flight, Rüchzug Flucht), ce qui peut inciter le partenaire à se lancer à sa poursuite dans une attitude plus ou moins agressive. Le "fuyard" alors ralentit, écarte et étale les ailes latéralement, étale la colerette, couche les crêtes latéralement; il pivote et fait face au poursuivant, dans l'attitude [9] en gros-dos; le cou est fléchi, tête rentrée dans les épaules, comme dans la parade du chat normale, ou il est dressé (variante cat-upright de KOP). Le poursuivant pour sa part ralentit, relève le cou, colerette toujours étalée, redresse la huppe. Tous deux se détendent et s'engagent dans une nouvelle cérémonie de secouements de tête.

Cette fuite formalisée, cette retraite cérémonieuse concourent donc à l'apaisement et à la synchronisation des deux oiseaux. S'étant éloignés pacifiquement l'un de l'autre, ceux-ci peuvent soit s'engager ensemble dans un nouveau cérémonial, soit tester un autre partenaire.

La répétition des cérémonies de reconnaissance et de retraite aboutit à la formation de paires puis de couples véritables. La cérémonie de retraite peut servir d'amorce à la cérémonie de présentation des plantes décrite plus loin.

## 3. La cérémonie de Secouements de tête (Planches IV à VII)

(= Head-shaking ceremony; Kopfschüttel-Zeremonie)

C'est la plus fréquemment observée de toutes les cérémonies du grèbe huppé, celle qui apparaît le plus tôt et qui perdure le plus longtemps au cours du cycle de reproduction. On l'observe déjà en décembre dans les quartiers d'hiver quand se reconstituent les anciens couples. Sur les sites de nidification, elle survient à l'occasion de rencontres entre rivaux, comme en prélude ou en terminaison des autres cérémonies de formation des couples, de choix du site du nid, d'accouplement et copulation. Elle sert de salutation et a une fonction d'apaisement; elle aboutit à la consolidation des liens entre partenaires d'une paire ou d'un couple. Selon la tension existant entre les rivaux, le degré de familiarité entre les partenaires, la solidité et la synchronisation des membres du couple, la fréquence des interférences, elle peut présenter tout un gradient de niveaux d'intensité.

Dans le [14] secouements de tête de faible intensité (= Head-shaking upright de KOP; Kopfschüttel-Posé, B.u.G.) (Planche IV), les deux oiseaux se font face, cou dressé, colerette pendante, assez lâche, crête à moitié dressée. Parfois simultanément, le plus souvent alternativement, en longues séries répétitives, chacun secoue 4-5 fois la tête, ne présentant jamais le bec face au partenaire, mais le tenant au contraire vers le bas, le haut ou latéralement; les ornements de la tête sont bien exposés, mais le bec est détourné, la queue est dressée, hérissée. Ce type de cérémonie survient chaque fois que deux partenaires se retrouvent.

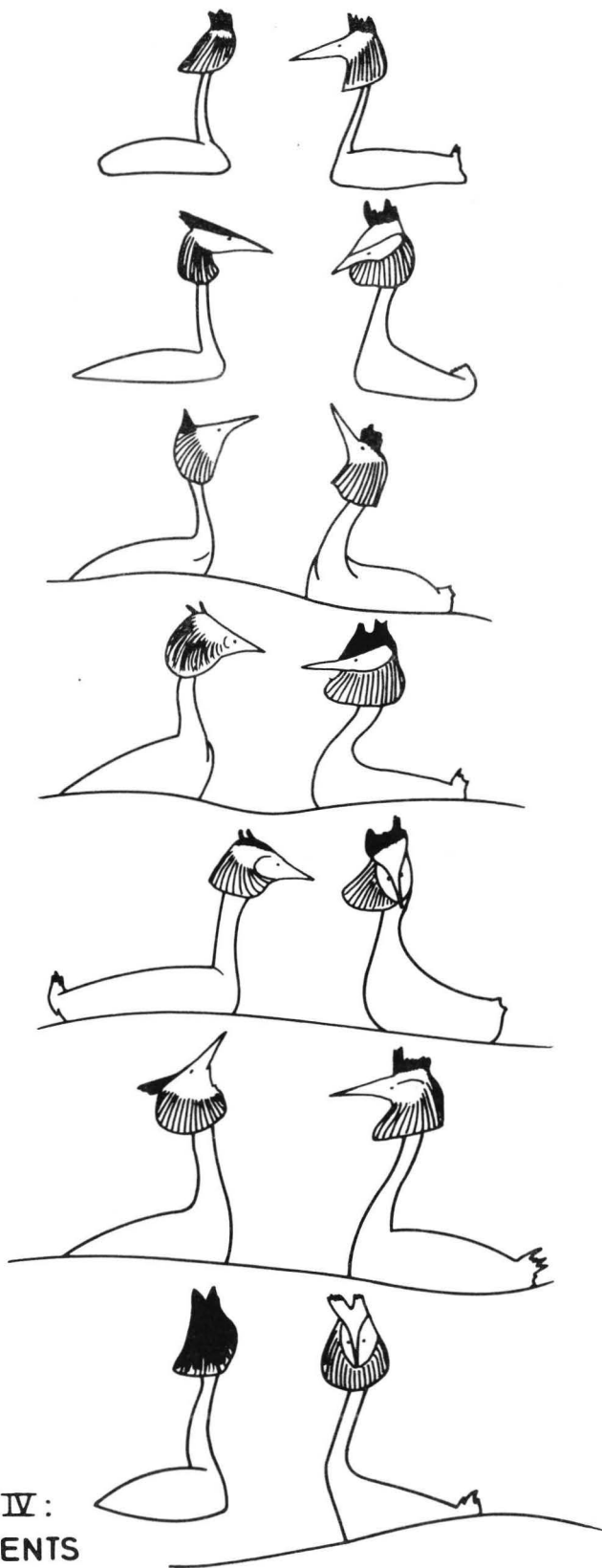
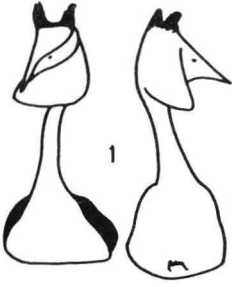


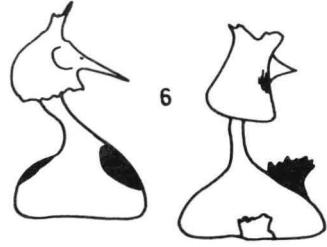
PLANCHE IV :  
**SECOUEMENTS**

Dessins et montage JCR, d'après film KOP (1978)

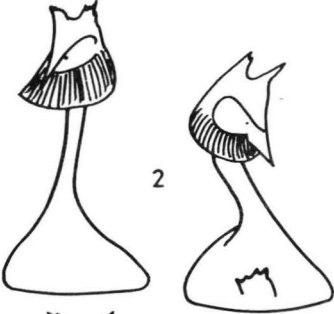




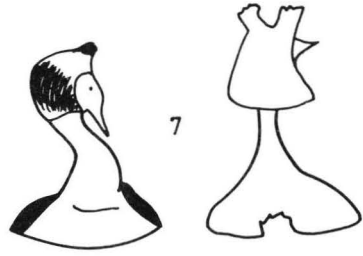
1



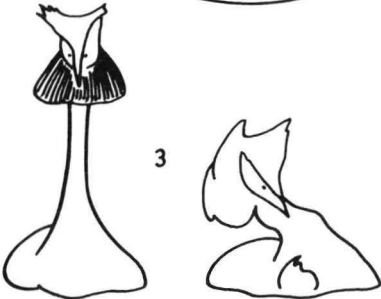
6



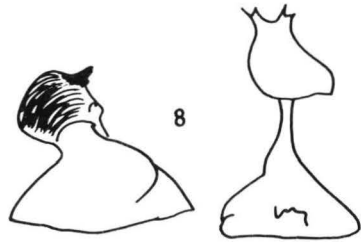
2



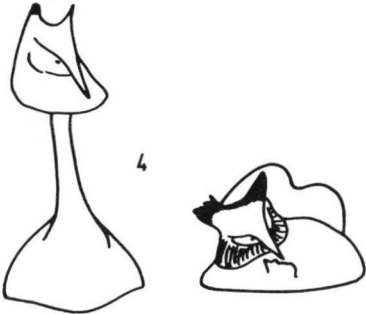
7



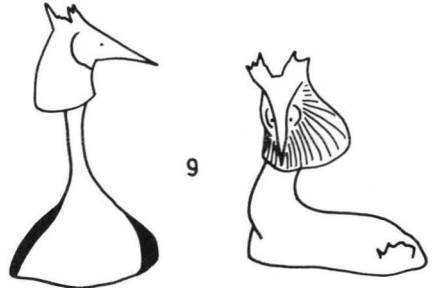
3



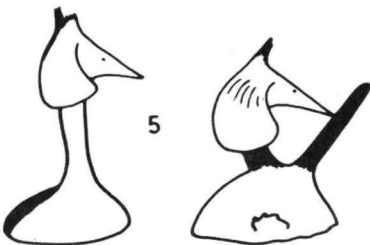
8



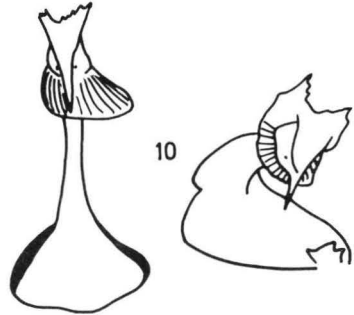
4



9



5



10

PLANCHE V a

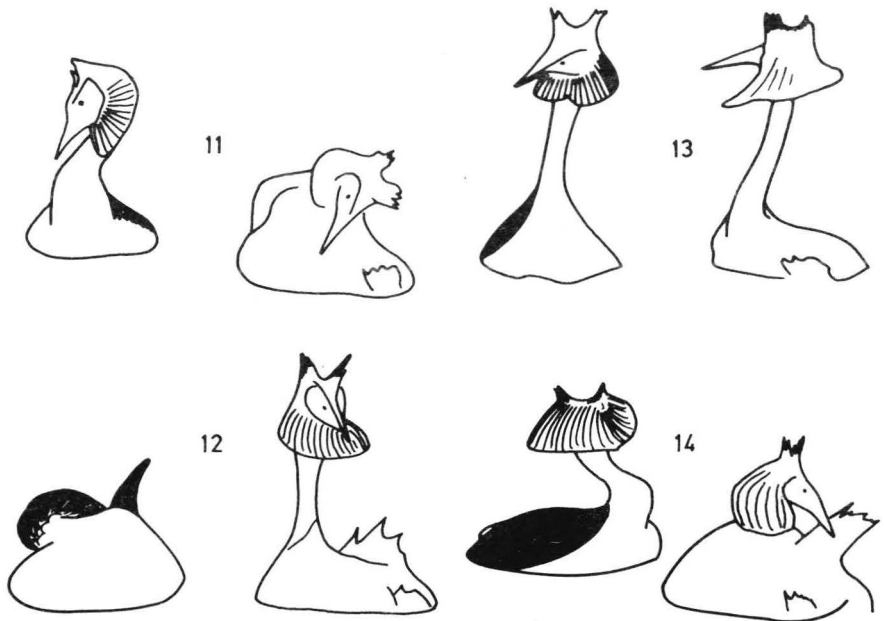


PLANCHE V b :

## LE TOILETTAGE RITUALISÉ.

Dessins et montage JCR, d'après film KOP (1978)

Une forme spécialement spectaculaire de cette cérémonie, correspondant à un niveau de motivation plus intense, est le [15] secouement de tête avec toilettage ritualisé (Head-shaking with habit-preening; Scheinputzen, B.u.G., p. 109 (Planches Va et b)). Elle est exécutée à un rythme assez soutenu par les deux oiseaux face à face et seule, la décomposition image par image à la table de montage cinématographique permet d'en analyser le mouvement : face à face, cou dressé, huppe tendue divisée en deux touffes, colerette étalée, queue hérissée, les deux oiseaux commencent par secouer la tête puis chacun en alternance détourne la tête, fléchit et redresse le cou en un mouvement bien cadencé; en fait, l'oiseau effleure du bec les plumes hérissées de la queue, puis, tout en redressant le cou, passe le bec sur les plumes de l'aile qu'il a rapidement entrouverte. Il s'agit d'une formalisation caricaturale des mouvements de toilettage par lesquels l'oiseau presse la glande uropygienne du croupion pour en extraire l'huile dont il enduit et avec laquelle il imperméabilise son plumage. Ce mouvement alternatif bien rythmé paraît très efficace pour synchroniser les oiseaux. La planche V a retenu quelques-unes des phases de la cérémonie du toilettage ritualisé alterné. Ce type de secouement de tête est fréquent dans la phase précédant la ponte et introduisant normalement la cérémonie de présentation de plantes. Elle n'est pas induite par des interférences agonistiques et se produit entre partenaires déjà bien engagés mutuellement dans le cycle de reproduction.

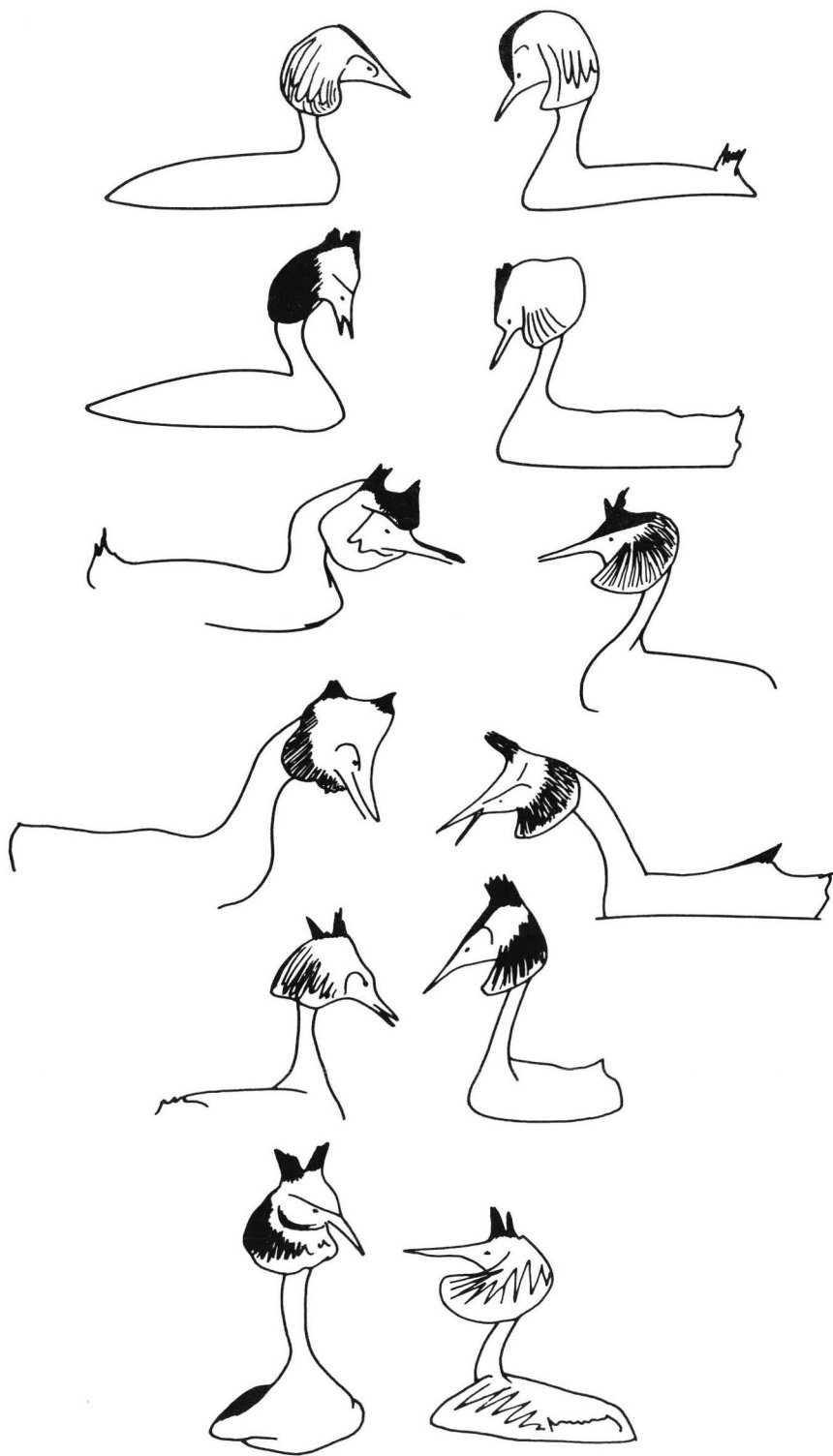


PLANCHE VI:

**SECOUEMENT DE TÊTE, FORTE INTENSITÉ**

Dessins et montage JCR, d'après film KOP (1978)

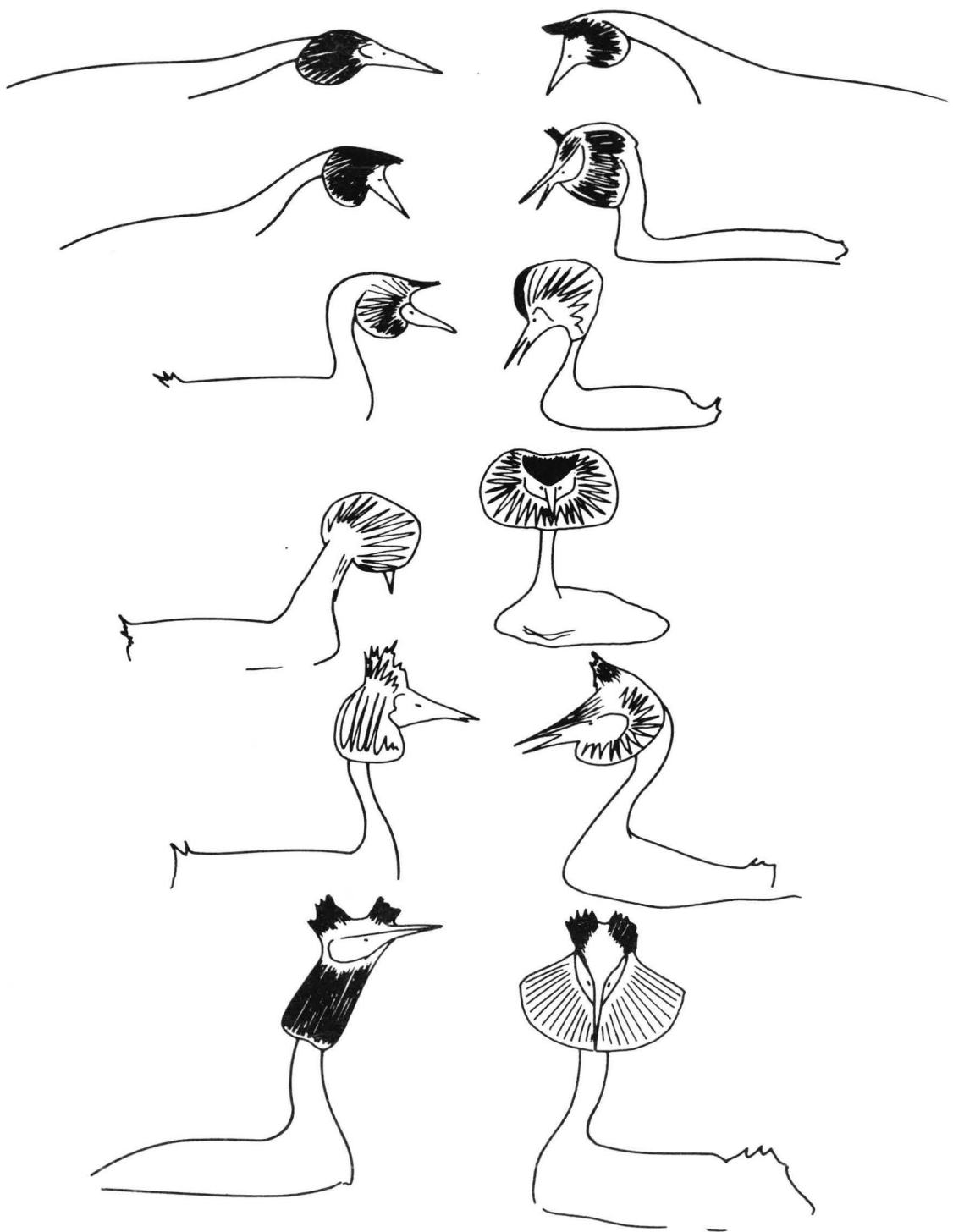


PLANCHE VII:

**SECOUEMENT DE TÊTE, TRÈS FORTE INTENSITÉ**

Dessins et montage JCR, d'après film KOP (1978)

Lorsque deux antagonistes ou deux partenaires habituels perturbés par une interférence avec un rival se trouvent sous tension, l'agressivité transparaît dans la forme et l'intensité de la cérémonie de secouements de tête (Planche VI) : les oiseaux s'approchent l'un de l'autre bec tendu vers l'opposant, colerette étalée, huppe tendue vers l'arrière; les secouements de tête sont frénétiques d'abord, les cous se contorsionnent, puis les crêtes se dressent, les colerettes se détendent, les cous initialement le plus souvent tendus vers l'avant se redressent et s'affinent, les secouements se synchronisent, chacun exécutant ses séries par saccades entrecoupées de temps d'observation. Cette cérémonie atteint son paroxysme à l'occasion d'un affrontement territorial entre rivaux ou lorsque l'un des deux partenaires ou les deux membres d'un couple viennent de se voir impliqués dans un combat véritable avec un intrus. Les deux oiseaux (Planche VII) se précipitent l'un vers l'autre dans une attitude franche d'attaque, corps à demi-immérgé fendant l'eau, cou tendu vers l'avant, bec pointé, colerette étalée au maximum, crête couchée ([16] approche frontale, Forward-approach, KOP). Au fur et à mesure que, revenant l'un vers l'autre, ils se rapprochent, ils redressent progressivement le cou, le tiennent incurvé, pointant le bec vers le bas, présentant la tête inclinée. Cette inclinaison de la tête ([17] Head-bowing), dissimulant le bec, présentant le front, aurait une fonction apaisante (premières phases des planches VI et VII). Les cous se relèvent, les crêtes se redressent, se tendent, se hérissent en deux touffes; quand les deux oiseaux se font face, ils s'engagent dans des secouements de tête, frénétiques d'abord, plus cérémonieux et synchronisés ensuite; dès qu'ils s'apaisent, les colerettes se relâchent et se ferment progressivement. Notons que si l'un des oiseaux est demeuré sur place et que l'autre, impliqué dans l'interaction agonistique avec un intrus, revient vers lui dans la position à forte composante agressive décrite plus haut, l'approchant tient la huppe couchée vers l'arrière, l'approché en attente la tient dressée.

Les cérémonies de secouement de tête, d'un niveau d'intensité plus ou moins élevé selon les motivations et les circonstances, ont un effet apaisant évident. Ce sont des incitants mutuels à l'acceptation.

#### 4. La cérémonie de présentation des plantes (Planche VIII)

(= Weed-trick ceremony de HUXLEY et SIMMONS, ou Penguin dance ceremony; Material-Präsentierung, BAUER und GLUTZ, p. 110; ou Pinguin Tanz-Zeremonie).

Cette cérémonie suit la formation du couple et introduit la phase du choix du site du nid, d'établissement du territoire, d'accouplement et de copulation. Elle engage donc le couple dans la phase de reproduction proprement dite. Elle exige et est indicatrice de la parfaite synchronisation entre les partenaires (KOP, 1978). Elle correspond à un degré de motivation sexuelle plus intense. Elle n'apparaît pas d'emblée sous une forme parfaite, complète et synchronisée; elle peut être accomplie plus ou moins complètement et plus ou moins unilatéralement par l'un ou l'autre partenaire. Cette cérémonie est très rarement observée, car elle est la moins fréquente; SELOUS l'a vue une seule fois, HUXLEY quatre fois, et SIMMONS douze fois en sept ans et des centaines d'heures d'observation; DRENTH en a réussi un remarquable instantané à La Haye (1957) tandis que KOP, qui l'a observée quarante-quatre fois, en a réussi le tournage à plusieurs reprises.

La cérémonie débute par une séance de secouements de tête avec toiletage ritualisé. Les deux oiseaux se détournent, dressés tels des statues du commandeur (!), cou vertical, colerette déployée en rosace élizabé-



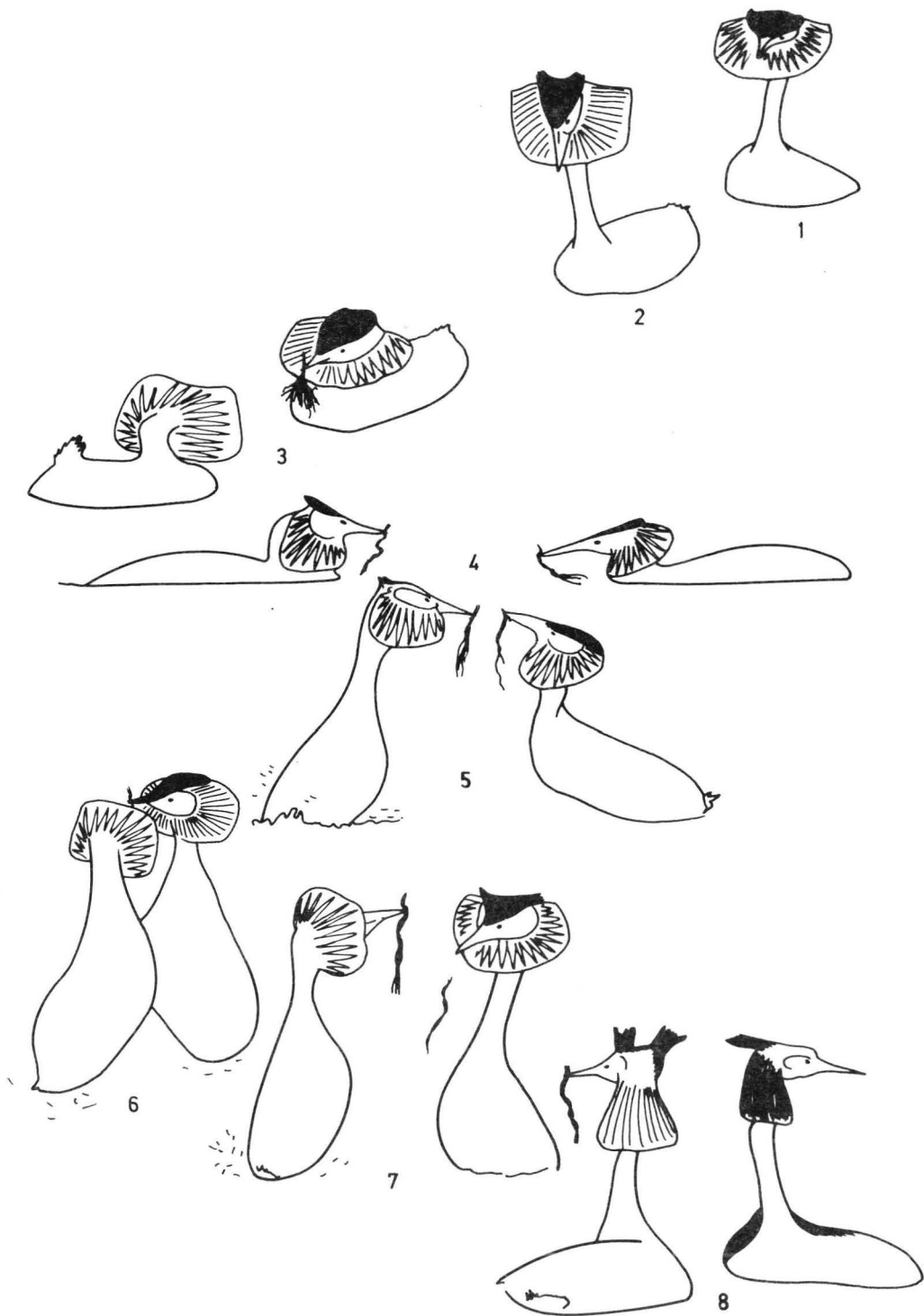


PLANCHE VIII :

**PRESENTATION DE PLANTES**

Dessins et montage JCR, d'après film KOP (1978)

thaine, crête couchée en arrière ([18] = Statue upright de KOP); ils s'éloignent dans des directions opposées, puis se font de nouveau face, à distance. Ils reviennent l'un vers l'autre, plongent et refont surface en tenant au bec un fragment de plante aquatique arraché au fond ([19] = Weed-dive); corps surbaissé à la surface de l'eau, cou replié, colerette étalée, crête en deux huppées couchées latéralement, ils glissent l'un vers l'autre ([20] = Weed-forward); parvenus à un mètre l'un de l'autre, ils se dressent sur l'eau de toute leur hauteur ([21] = Weed-upright), se cognent poitrine contre poitrine, huppées couchées latéralement, colerette étalée au maximum en une parfaite rosace, se maintenant à la surface en pédalant des pattes sur l'eau dans les éclaboussures ([22] = Penguin-dance); ils s'engagent alors dans des secouements latéraux de la tête, le bec tenant toujours le matériau végétal; puis ils s'écartent l'un de l'autre, redressent la huppe, retombent sur l'eau, lâchent les plantes, et terminent cette extraordinaire cérémonie par une séquence de secouements de tête pouvant comporter des toilettes ritualisés.

Au début, un seul oiseau peut se saisir des plantes, puis les deux en prélèvent, mais la cérémonie n'est pas conduite à son terme. Puis un des deux oiseaux l'accomplit entièrement, unilatéralement, tandis que l'autre s'arrête précocement et lâche trop tôt sa plante; puis enfin les deux l'accomplissent complètement, conservant leur plante au bec jusqu'aux secouements de tête. La synchronisation est alors parfaite, et l'agressivité est contrôlée; elle ne ressurgit plus qu'en cas d'interférence avec des rivaux. Les deux oiseaux sont prêts à progresser dans le cycle de reproduction.

Initialement, les partenaires exécutent cette cérémonie en pleine eau; progressivement, ils se rapprochent des roselières. Les deux oiseaux, achevant leurs secouements de tête, le végétal au bec, peuvent se mettre à nager en parallèle ([23] = Parallel-swimming; Nebereinander-Herschwimmung). C'est le prélude à un déplacement les conduisant de concert dans la roselière.

La cérémonie peut s'achever dans la roselière par le dépôt des matériaux végétaux tenus au bec au lieu choisi pour la construction de la plateforme du nid, après que l'un d'eux, précédant l'autre, s'est immobilisé, cou tendu, à cet endroit précis ([24] = invitation au nid, Nest site invitation). Au terme de plusieurs cérémonies, celle-ci prend corps progressivement, par apport de débris végétaux. La cérémonie de présentation des plantes qui a conduit les partenaires vers la roselière et les a synchronisés dans leurs actions de récolte et de construction n'est désormais plus nécessaire, et les deux oiseaux collectent et apportent directement leurs matériaux sur la plateforme. Celle-ci s'édifie maintenant rapidement. L'action de bactéries anaérobies provoque une fermentation dont les dégagements gazeux assurent la flottabilité de l'ensemble. Au fur et à mesure que la plateforme se délite par le dessous, des matériaux doivent par compensation être ajoutés au-dessus.

##### 5. La cérémonie de la parade; la sollicitation à l'accouplement et la copulation

Si elles étaient sous-tendues par une composante sexuelle, les cérémonies de reconnaissance, de retraite et de présentation de plantes conduisant à la formation du couple et au choix du site d'édification du nid étaient surtout marquées par les conflits de tendance entre l'approche et l'évitement, l'attaque et la fuite, qu'il s'agissait de contenir et d'apaiser. Plus évidemment liée au sexe est la cérémonie de la

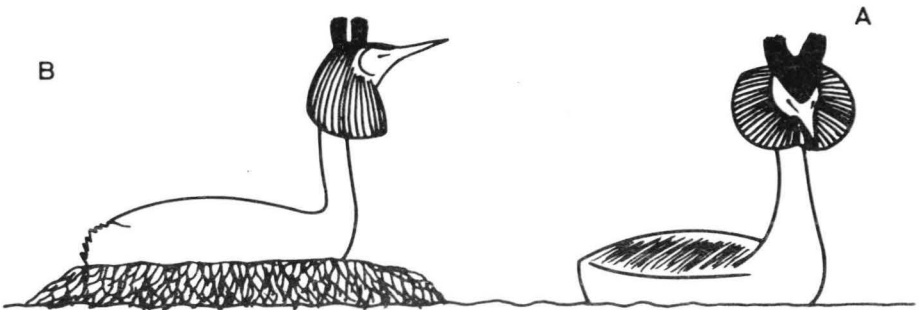
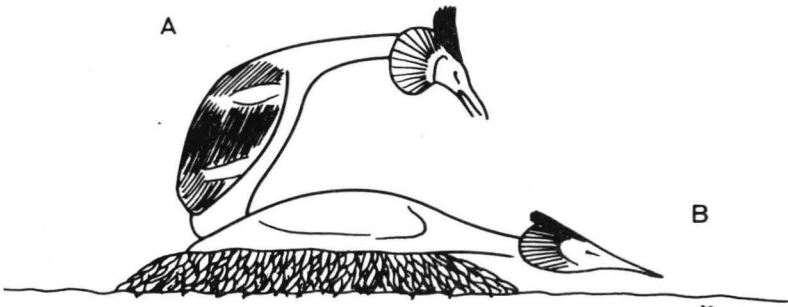
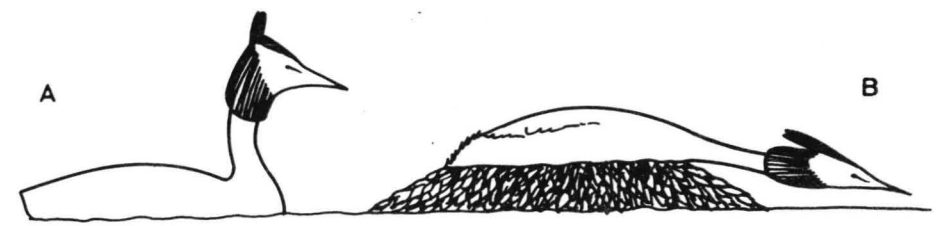


PLANCHE IX :  
**LA COPULATION**

Dessins et montage JCR, d'après SIMMONS (1955)

pariade (Courtship behaviour) conduisant à la copulation proprement dite, et qui comprend, à partir de la construction : des sollicitations d'intensité croissante à l'accouplement, la monte et la copulation, le saut et les secouements de tête (Planche IX).

De plus en plus fréquemment au cours de la période de construction de la plateforme, et souvent au terme d'une séance de secouements de tête avec toilettage ritualisé, l'un des oiseaux, précédant l'autre, peut prendre à la surface de l'eau une attitude de [25] sollicitation à l'accouplement : corps immobile, cou étendu, tous les ornements de la tête déprimés. Dès que la plateforme est en mesure de supporter le poids d'un grèbe, elle sera le lieu privilégié où prendra place cette parade. L'oiseau y saute ou s'y hisse, se poussant des pattes, s'allonge, tend le cou, s'immobilise, tous ornements déprimés (= Passive-pairing attitude de HUXLEY, Soliciting display de SIMMONS; Paarung-Aufforderung, B.u.G., p. 112). L'oiseau peut alors adopter une autre forme de sollicitation : il se lève sur la plateforme, dresse le corps, en une attitude préfigurant la monte, secoue spasmodiquement les ailes en exhibant les patrons blancs des rémiges primaires, puis il courbe le cou et penche la tête, bec pointé à quelques cm du sol, entre les pattes, en une attitude évoquant la manipulation de matériaux ou préfigurant la manipulation des oeufs; le regard fixe, il semble regarder son partenaire "par en-dessous"; l'oiseau demeure quelques instants rigide, colerette étalée, crête dressée, puis il se relâche et s'allonge de nouveau. Cette seconde forme, dressée, de sollicitation ([26] = Rearing-display de SIMMONS, p. 244-245, littéralement montrer le cul = Aufbaumen, B.u.G., p. 112) survient lorsque l'oiseau initiateur est davantage motivé, et surtout lorsque son partenaire tarde à se rapprocher. Le solliciteur peut alterner les deux positions à plusieurs reprises; l'allongement précède toujours immédiatement la monte.

Le mâle comme la femelle peuvent prendre l'initiative et adopter les deux formes - allongée ou dressée - de la sollicitation à l'accouplement, dont l'exécution répétée par l'un et/ou l'autre témoigne de l'impulsion à copuler et a pour effet de motiver l'autre et de synchroniser les partenaires, amenant les deux oiseaux au seuil de réponse et à la coordination requis pour poursuivre.

C'est le mâle seul toutefois qui, la femelle sollicitant, peut et doit conduire la cérémonie à sa conclusion : l'accouplement [27] (Copulation; die Begattung, die Kopula, B.u.G., p. 112, 113). Sa compagne étant allongée sur le nid, le mâle s'approche par derrière, crête dressée, colerette fléchie d'abord, progressivement étalée au fur et à mesure de l'approche. Il saute alors sur le bord de la plateforme, puis sur le dos de sa compagne, corps dressé, cou penché vers l'avant, ornements de la tête étalés, bec entrouvert; il cherche et assure pendant cinq à six secondes le contact cloacal, puis progresse le long du dos de la femelle et, par delà, saut à l'eau [28] (Absprung).

Pendant la copulation, les ornements étalés de la tête témoignent du conflit d'émotion et de la tension croissante. Dès le saut par-dessus, les deux oiseaux, le mâle dans l'eau, la femelle sur le nid, s'engagent dans une cérémonie de secouements de tête, cou dressé, colerette étalée, huppe dressée, qui apaise rapidement la tension née du rapprochement puis du contact corporel.

Le contact cloacal n'est pas acquis au premier essai; les oiseaux effectuent plusieurs séquences de sollicitation-monte-copulation-apaisement pendant les huit à quinze jours qui précèdent la ponte. Tandis que le ramassage de matériaux devient moins fréquent, les stations de la femelle allongée sur le nid deviennent plus nombreuses et durables. Elles

la préparent à la couvaison, tandis que la répétition des séquences, en même temps qu'elle ajuste au mieux et assure la copulation, habitue les oiseaux à se relayer.

## IX. LE COMPORTEMENT PARENTAL

=====

La couvaison est assurée alternativement par les deux conjoints. Dès avant l'éclosion, les pépiements des poussins établissent des liens avec les parents, et prédisposent ceux-ci à s'occuper de leur progéniture. Alors que le rôle des vocalisations dans la consolidation des liens parents-jeunes et de leur reconnaissance mutuelle a si bien été étudié chez d'autres espèces - Gallinacés et Guillemots notamment - ce problème a été tout à fait délaissé chez le grèbe. Les poussins sont dépendants des parents, qui les gardent et nourrissent tout à la fois pendant quelque six semaines. Durant cette période, deux attitudes présentent un intérêt certain pour éclairer l'origine de deux mouvements de parade. Tout d'abord, et dès l'éclosion, les adultes transportent leurs poussins sur leur dos; les jeunes se regroupent dans les plumes de couverture, dans l'espace ménagé par les ailes mi-écartées et dressées. Cette attitude parentale est très vraisemblablement à l'origine de la posture du chat, observée dans les cérémonies de retraite et de reconnaissance. Par ailleurs, il arrive qu'un adulte manifeste quelque hostilité lorsqu'il approche d'un poussin âgé de plusieurs semaines; celui-ci possède sur la tête un espace de peau nue, coloré en rouge, que le jeune présente en ce cas à l'adulte en inclinant la tête; cette attitude a pour effet de freiner l'hostilité du parent, qui le nourrit alors. Il s'agit donc d'une attitude juvénile d'apaisement, peut-être à l'origine d'un mouvement d'apaisement par inclinaison de la tête dans les cérémonies de secouements de tête entre adultes.

## X. DISCUSSION

=====

Une discussion portant sur l'origine, la ritualisation, la causalité et la fonction des parades repose quasi exclusivement sur l'objectivité et la précision de la description de leur forme et des circonstances de leur apparition. L'éthologie animale, qui se veut une science de base de l'étude du comportement, fonde donc son autorité sur la minutie et la fidélité de l'observation. Si correctes que soient celles-ci, les considérations développées quant à l'origine, l'évolution, la causalité et la fonction des parades conservent une part de spéculation, et ne sont jamais complètement prouvées. La démarche de l'éthologie comparative a une valeur de démonstration. Ses conclusions demeurent des hypothèses plus ou moins cohérentes. Celles-ci peuvent varier. Mais les faits convenablement observés demeurent. Discuter de la cohérence des hypothèses suppose une parfaite connaissance des faits. Celle-ci implique un investissement considérable en temps et en patience que bien peu sont disposés à consentir. Cela fait toute la valeur des documents cinématographiques tels ceux de KOP sur les cérémonies rituelles des grèbes huppés. Ils garantissent une totale objectivité des faits et en permettent une analyse répétée et vérifiable.

Les parades ne sont en fait que des séquences motrices d'un ordre de complexité plus élevé que les mouvements de locomotion. Les uns et les autres sont modelés au premier chef par les caractéristiques

morphologiques nées de l'interaction entre l'animal et son milieu, au fil des générations, au cours de l'évolution de l'espèce. Décrire et comprendre les parades commande que l'on cerne d'abord et que l'on décrive ensuite les aptitudes et les habitudes gestuelles de l'animal. L'étude du Bird-display peut paraître plus valorisante que l'observation des activités courantes de confort et maintenance, de locomotion, alimentation, anti-prédation. Or, celles-ci, non seulement sont essentielles à la survie de l'animal, mais constituent le matériau à partir duquel se sont élaborées les activités gestuelles plus complexes des parades. On doit donc comparer la forme de ces activités et celle des parades, pour déceler les parentés de forme et dépister les filiations d'origine.

S'agissant du grèbe huppé, il faut se familiariser d'abord avec la façon dont il nage, plonge, prend son vol, se pose sur l'eau, se hisse et se déplace sur le sol, poursuit et attrape le poisson, se sert de son bec, touche, prend et déplace des objets ou matériaux, fait face au danger et se bat, s'écarte ou se sauve, construit son nid, prend soin de ses oeufs, s'occupe de ses jeunes. Cela fait, il faut l'observer dans les situations les plus diverses de rencontres entre partenaires sociaux, en hiver d'abord, puis au printemps, quand la sexualité sous-tend le rapprochement entre oiseaux de sexe opposé, et la rivalité entre compétiteurs pour les femelles et pour le territoire.

Tenant compte de l'omniprésence de cette composante sexuelle, on constate que les comportements intervenant dans le rapprochement des oiseaux, la compétition entre rivaux, la formation des couples, sont empreints d'une balance entre tendances à l'approche et l'évitement, portant la marque des caractéristiques gestuelles propres à l'attaque et à la fuite. Celles-ci s'expriment selon un gradient de toutes les combinaisons possibles entre les situations extrêmes d'attaque franche et de fuite éperdue. Entre les deux extrêmes, tous les compromis sont possibles et se traduisent par des attitudes gestuelles mêlées. Les tendances opposées peuvent s'exprimer simultanément (ambivalence simultanée) ou successivement, en alternance (ambivalence successive). A l'occasion de conflits de tendance, surgissent fréquemment des activités de remplacement sans rapport apparent avec la situation observée et les réponses attendues (activité de substitution). Enfin, une tendance freinée par une autre opposée peut s'exprimer quand même, mais en étant détournée avec plus ou moins de force sur un objet de remplacement (redirection sur un "Erzatzobjekt"). (Pour l'exposé de ces principes : RUWET, 1969, p. 82-87).

La forme et la nature de ces réponses mêlées, substituées ou redirigées traduit une valeur particulière des conflits d'émotion en jeu, et ont une valeur d'information pour le partenaire ou rival. Celui-ci peut ajuster sa réaction à la situation, et il se développe ainsi un dialogue gestuel. La clarté de l'information et l'adéquation de la réponse ont donné prise à perfectionnement par voie de sélection au cours de l'évolution de l'espèce.

Indépendamment de la progressivité de l'exécution des comportements et donc de l'expression des émotions au fur et à mesure de la progression de la saison de reproduction, et en plus des réponses mêlées et modulables traduisant la subtilité des combinaisons d'émotions, les oiseaux en général et les grèbes en particulier traduisent certaines émotions par des valeurs particulières, cristallisées à une intensité fixe, de la balance entre tendances, ou par une exagération gestuelle des activités de substitution ou de redirection. L'efficacité de ce système de

communication de l'information relative à l'état émotionnel des partenaires et son efficacité pour contrôler et faire évoluer cet état dans un sens permettant le rapprochement, la synchronisation et la coopération de ces partenaires jusqu'au succès de la reproduction, a été un matériau qu'a modelé la sélection et qui s'est perfectionné au cours de l'évolution (processus de ritualisation, HUXLEY, 1914-1964; cfr. RUWET, 1969, p. 129-140). Les questions relatives à la causalité immédiate (émotions en jeu) et aux effets (fonction) des parades, à leur origine gestuelle et à leur évolution, sont donc inséparables.

Les parades et cérémonies de parades du grèbe huppé peuvent être interprétées selon les principes théoriques que nous venons de rappeler. S'agissant de cette espèce, l'interprétation en a été développée et de plus en plus finement argumentée par HUXLEY (1914), SIMMONS (1955), KOP (1978). Nous résumons ci-après ces interprétations dans l'ordre où les parades ont été présentées.

### Comportement de rivalité

L'agressivité s'exprime le plus nettement dans l'attaque franche, par l'approche directe et rapide vers l'adversaire, cou tendu, bec pointé, en plongée, en surface, voire en courant sur l'eau; en surface, les ornements de la tête sont exposés : colerette étalée et hérissée vers l'avant, crête tendue vers l'arrière.

La fuite s'exprime par l'éloignement dans une direction opposée à l'adversaire, en plongeant, nageant, en courant sur l'eau, cou tendu, tous les ornements de la tête déprimés et serrés.

L'attaque et la fuite peuvent s'exprimer en alternance, successivement. Elles peuvent être activées en même temps, et se traduire par des attitudes ambivalentes qui sont des compromis entre les deux extrêmes décrits plus haut : deux oiseaux agressifs qui se rapprochent vont, au fur et à mesure que la composante d'évitement s'élève, redresser le cou, dresser la huppe; l'ambivalence se marque donc dans l'inclinaison plus ou moins prononcée du cou, le hérissage du plumage et des ornements, l'orientation du bec, l'orientation respective des oiseaux.

Certaines attitudes sont moins graduelles et plus formalisées, donc plus spectaculaires : dans la menace frontale à distance (forte composante agressive), le cou est tendu, le plumage hérissé, le bec pointé; dans la menace frontale proche (ambivalence), le cou est redressé, le plumage comprimé, la huppe dressée, la colerette fermée. Ces composantes culminent dans la retraite (composante de fuite élevée) où l'oiseau, de plus, se détourne et s'éloigne. La préattaque est une attitude formalisée où le cou tendu vers l'arrière, prêt à la détente, le hérissage du plumage, l'étalement de la colerette, le bec pointé et entrouvert prêt à frapper, sont des attitudes agressives, modulées par le cou et la huppe dressés, indicateurs d'une faible composante d'évitement. L'attaque feinte est une attaque en plongée freinée - et exécutée sur place - par une composante de fuite; l'inclinaison de la tête, bec détourné de l'adversaire et pointé vers la surface de l'eau, serait une formalisation dérivée d'un comportement infantile d'inhibition de l'agression du parent (KOP, 1978); ici, elle freine ou inhibe l'attaque de l'adversaire; l'attitude en gros dos ou posture du chat, ailes écartées, serait dérivée d'un comportement parental, lors de la reprise du poussin sur le dos; dans la rupture et la retraite, combinées à l'inclinaison du bec vers la surface, elle freine la poursuite et inhibe l'attaque de l'adversaire ou du partenaire agressif.



## Les cérémonies de parade

Dans la cérémonie de la reconnaissance, l'oiseau approché, dans la posture de gros-dos, sert de cible à l'approchant en se montrant sous la surface maximum, mais il inhiberait l'agressivité de ce dernier par la combinaison de cette posture dérivée d'un comportement parental et de l'inclinaison du bec vers la surface dérivé d'un comportement infantile. L'approche en plongée du second oiseau a une forte composante agressive; dans la résurgence spectrale, corps dressé, colerette étalée, la composante agressive qui a culminé dans l'approche en plongée, est freinée par un comportement d'évitement et s'exprime par l'inclinaison du bec vers la surface; l'ambivalence des deux oiseaux s'exprime lorsqu'ils se font face, par la plus ou moins forte expansion des ornements de la tête, le dressement plus ou moins prononcé du cou, le détournement répété des becs, préluant à une cérémonie de secouements de tête. Le jeu des composantes attaque-fuite, et les attitudes d'apaisement dérivées de comportements infantiles et parentaux, se succèdent dans la cérémonie de retraite. Lorsque les deux oiseaux, s'étant approchés, se détournent, il n'est pas rare, comme dans la rupture d'un combat entre rivaux, que surviennent des activités de toilettage; ce sont des activités de substitution à un combat freiné qui ne se déclenche pas.

Dans les cérémonies de secouements de bec, si deux oiseaux sont proches et face à face, la balance attaque-fuite s'exprime par la position plus ou moins dressée du cou, le degré d'étalement de la colerette, le redressement de la huppe, l'ébouriffement du plumage. Dans cette situation où tendances opposées attaque-fuite se compensent, les deux oiseaux demeurant sur place, il n'est pas étonnant que surgissent comme substitution des activités de toilettage. Or, celles-ci sont indicatrices de ce que chaque oiseau n'est enclin ni à s'engager dans un combat, ni disposé à s'éloigner. L'exécution répétée et formalisée de l'activité de substitution, chargée de cette information, devient en soi intéressante. On pense que les séquences de secouements de tête sont une ritualisation d'un mouvement de toilettage du bec. Leur organisation en séquences répétitives tient à leur efficacité, pour contrôler la balance attaque-fuite, pour maintenir proches les deux oiseaux, pour synchroniser leurs actions. Le fait que tout le comportement des oiseaux lors de ces cérémonies de secouements de bec exprime, en plus de l'ambivalence attaque-fuite, une propension au toilettage, semble étayé par le hérissément du plumage de la queue et la protrusion du croupion, siège de la glande uropygienne productrice de l'huile de graissage du plumage.

La formalisation la plus poussée du toilettage se situe dans la cérémonie de secouements de tête avec toilettage ritualisé où les deux oiseaux fléchissent le cou en cadence sur le bas du dos, touchent du bec la queue, effleurent l'aile entrouverte. Le mouvement est esquissé ici comme une épure du toilettage. L'ensemble du rituel ne se situe plus dans un contexte de balance attaque-fuite, ni de toilettage, mais dans le contexte d'une cour entre partenaires. Cette cérémonie prélude en effet aux cérémonies de présentation de plantes, les termine, et surtout constitue la parade proprement dite introduisant la séquence de sollicitation et de copulation. Les effets stimulants et synchronisateurs sont spécialement évidents.

Dans la cérémonie de présentation de plantes, les deux oiseaux, au terme d'une cérémonie de secouements de tête avec toilettage ritualisé, s'éloignent tout d'abord l'un de l'autre dans des directions opposées. Chacun plonge alors, et ressurgit porteur d'un débris végétal.

Ce plongeon peut être interprété en termes d'activité de substitution ou de redirection. Ainsi, au moment où la tendance à l'évitement faiblit et est compensée par la tendance à se rapprocher de nouveau, au point d'équilibre donc dans la balance attaque-fuite, l'oiseau effectue une activité de substitution sous la forme d'une collecte de matériaux de construction; ou bien, à ce même point d'équilibre, juste au moment de revenir en attaque, l'oiseau effectue sur place une attaque feinte, un plongeon agressif redirigé sur un objet, ici un végétal dont il se saisit. Le rapprochement des deux oiseaux, couchés sur l'eau, végétal au bec, tendu vers l'opposant, colerette étalée, a une composante agressive manifeste, qui culmine au moment où les oiseaux se dressent sur l'eau, leurs poitrines se heurtant; l'agressivité toutefois est compensée par le végétal, toujours tenu au bec, et par les détournements latéraux des becs qui conduisent à une cérémonie de secouements de tête. A ce stade, l'ambivalence attaque-fuite s'exprime dans le degré d'élévation du cou et du déploiement des ornements de la tête; la composante sexuelle est progressivement amplifiée par l'efficacité des toilettes ritualisés cadencés; plus tard, ceux-ci introduiront la parade.

### L'ontogenèse des cérémonies

Si les comportements motivés émotionnellement, les parades formalisées et les séquences de parades organisées en cérémonies sont nettement identifiables, celles-ci ne sont pas exécutées d'emblée sous leur forme complète et parfaite. L'enchaînement des actes des partenaires n'est pas davantage le résultat d'un pur automatisme des stimulations et des réponses. Chaque parade et élément de cérémonie au contraire est une étape dont l'exécution répétée permet la coordination des oiseaux; bien plus, elle assure leur maturation. Chaque étape assure la préparation de l'étape suivante, en amenant les partenaires au niveau d'excitation requis pour progresser vers et dans la phase suivante. L'ensemble des cérémonies de parade apparaît donc comme un enchaînement de phases qui se construisent progressivement en se mettant en place. C'est dans ce contexte de développement progressif, de maturation des motivations, de perfectionnement et synchronisation des actions, que doit être apprécié le caractère rituel des parades.

Français	Anglais	Allemand	Néerlandais
<u>COMPORTEMENT DE RIVALITE</u>			
1. La menace frontale	Forward-display	Vorwärts-Drohstellung	Dreigen
2. L'attaque feinte (faux plongeon, plongeon sur place)	Token-diving	Scheinangriff (Intention tauchen)	Schijnaanval (Intentie-duiken)
3. La pré-attaque (la préparation à l'attaque)	Pre-attack-posture (Attack-upright)	Vor-Angriffs-Pose (Angriff-Aufrecht)	Aanval-rechtop
4. L'attaque unilatérale L'attaque franche ... ... en plongée ... en surface	Sinister-dive Patter-pursuit Flight	Vervolgungstauchen Vervolgungsflattern Flucht	Achterna-duiken
5. La fuite précipitée ... en surface ... en plongée	Patter-flight Escape-dive	Flucht-flattern Flucht-tauchen	Vluchten Vlucht-duiken
6. Le combat	Fight	Kampf	Vechten
7. La retraite L'évitement	Escape/Withdrawal Furtive-posture	Rückzug Flucht-Pose	- Vluchthouding
8. Le qui-vive	Furtive-upright		
8. Le qui-vive	Alarm-upright	Alarm-Pose	Alarm-houding
9. L'attitude du chat (le gros dos) - orientée - dressée (cfr. II)	Cat-attitude Cat display Cat-forward (Swanning) Cat-upright	Katzen-Pose Imponier-Pose Vorwärtsimponieren Aufrechtimponieren	Kat-houding Voorwaartimponeren Rechtop-imponeren
<u>CEREMONIES DE PARADE</u>			
I. <u>Cérémonie de la découverte</u>	Discovery ceremony	Entdeckungs-Zeremonie	Ontdekkings-ceremonie
10. Attitude de signalement - dressée - orientée	Advertising Advertising-upward Advertising-forward	- Jungfern-Pose Jungfern-Vorwärts	- Rechtop-roepen Voorwaarts-roepen
11. Plongeon d'approche	Ripple-dive Ripple-approach/Discovery-dive	Welle tauchen	Rimpel-duiken
12. Résurgence spectrale (Pingouin fantôme)	Ghost-dive (HUXLEY) Ghostly Penguin (SIMMONS) (Ghost-posture)	Geister-Pose	Spookhouding

II. <u>Cérémonie de retraite</u>	Display-ceremony (SIMMONS) Retreat-ceremony (KOP) Retreat-flight	Baltz-Zeremonie Flucht-Zeremonie Rückzug-Flucht	Balts-ceremonie Vlucht-ceremonie Terugtrekken
13. Le vol de retraite La retraite en vol	Ceremonial-flight		
(9) Posture du chat (cfr. ci-dessus)			
III. <u>Cérémonie de secouements de tête</u>	Head-shaking-ceremony Head-shaking-display	Kopfschüttel-Zeremonie	Kopschudceremonie
14. Secouements lents de tête	Head-shaking-upright	Kopfschüttel-Pose	Kopschud-houding
15. Secouements de tête avec toilette ritualisé	Head-shaking with Habit-preening	Scheinputzen	Schijnpoetsen
16. Approche frontale	Forward-approach	Vorwärts-Nähern	Voorwaarts-naderen
17. Inclinaison de tête	Head-bowing	Kopf-Verbeugen	Kopbuigen
IV. <u>Cérémonie de présentation de plantes</u>	Weed-trick-ceremony Penguin-dance ceremony	Material-Präsentierung Pinguin-Tanz-Zeremonie	Wier-ceremonie
18. Statue dressée	Statue-upright	Statue-Aufrecht	Statig-Rechtop
19. Le plongeon de récolte	Weed-dive	Material-Tauchen	Wier-duiken
20. L'approche de présentation	Weed-forward	Vorwärtz-Präsentierung	Wier-voorwaarts
21. Le dressement de présentation (présentation dressée)	Weed-upright	Aufrecht-Präsentierung	Wier-rechtop
22. Le pingouin pédaleur La danse du pingouin	Penguin dance Penguin posture	Pinguin-Tanz Pinguin-Pose	Pinguindans Pinguin-houding
23. Nage en parallèle Nage de concert	Parallel-swimming	Neberreinander-Herschwimmung	-
24. L'invitation au site du nid	Nest-side-invitation Invitation on the water	Nest-Platz-Einladung	Nestplats invitatie
V. <u>Cérémonie de la parade</u> <u>Sollicitation à l'accouplement</u>	Courtship behaviour Solliciting-display (SIMMONS)	Baltzverhalten Paarung-Aufforderung	
25. - couchée	Passive-pairing-display (H.)		
26. - dressée	Rearing-display	Aufbäumen	
27. L'accouplement (la copulation)	Copulation (coition)	die Begattung (die Kopula)	
28. Le saut par dessus	Jumping ahead	Absprung	

BIBLIOGRAPHIE

=====

- ARMSTRONG, E.A., 1947  
 Bird Display and Behaviour : An Introduction to the Study of Bird Psychology.  
 Lindsay Drummond Ltd/E. Benn Ltd., Londres.
- BAUER, K.M. und GLUTZ, U.N. von BLOTZHEIN, 1966  
 Handbuch des Vögel Mitteleuropas. Band 1 : Graviiformes - Phoenicop-  
 teriformes.  
 Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.
- Commission pour l'Avifaune de Belgique, 1967  
 Avifaune de Belgique.  
Le Gerfaut, 57 : 273-363.
- CRAMP, S. and K.E.L. SIMMONS (Eds.), 1977  
 Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa :  
 The Birds of the Western Palearctic. Vol. 1.  
 Oxford University Press, Oxford.
- DE MAERSCHALK, F., 1935  
 Brève communication.  
Le Gerfaut, 28 : 146-147.
- GEROUDET, P., 1946  
 La Vie des Oiseaux. Les Palmipèdes.  
 Delachaux et Niestlé, Neuchâtel/Paris.
- GEROUDET, P. (coord.), 1984  
 Chronique ornithologique romande : Le printemps et la nidification  
 en 1983.  
Nos Oiseaux, 37 : 295-307.
- HUXLEY, J.S., 1914  
 The courtship-habits of the Great-Crested Grebe (Podiceps cristatus)  
 with an addition to the theory of sexual selection.  
Proc. Zool. Soc. London, 35 : 491-562.
- HUXLEY, J.S. (Ed.), 1966  
 A discussion on ritualization of behaviour in animal and man.  
Phil. Trans. Roy. Soc. London, Serie B, Biol. Sc., n° 772, Vol. 253 :  
 247-526.
- JACOB, J.P., 1983  
 Progression du Grèbe Huppé (Podiceps cristatus) comme nicheur en  
 Wallonie et en Brabant.  
Aves, 20 (1) : 1-24.
- KOP, P.P.A.M., 1978  
Podiceps cristatus (Podicipedidae). Courtship behaviour (open air  
 shots).  
 Film E2426, Enc. Cin. Göttingen 1977.  
 Publ. Wiss. Film, Sekt. Biol., Ser. 11, n° 1/E2426, 28 p.
- LEDANT, J.P., J.P. JACOB et P. DEVILLERS, 1983  
 Protégeons nos oiseaux, 326 p.  
 Duculot, Gembloux.
- LIPPENS, L. et H. WILLE, 1972  
 Atlas des oiseaux de Belgique et d'Europe occidentale.  
 Lannoø, Tielt.

- RUWET, J.CI., 1969  
 Ethologie, Biologie du Comportement, 238 p.  
 Dessart, Bruxelles.
- SELOUS, E., 1901  
 Bird watching.  
 Dent : Londres.
- SIMMONS, K.E.L., 1955  
 Studies on the Great Crested Grebe.  
 Avicult. Mag., 61 : 3-13; 93-102; 131-146; 181-201; 235-253; 294-316.
- SIMMONS, K.E.L. et J.H. DRENTH, 1957  
 The Penguin-dance of the Great Crested Grebe.  
 British Birds, 50 : 269-270, Pl. 48.
- SUETENS, W., 1960  
 De Kuiffuut in België.  
 De Giervalk, 50 : 231-264.
- TRICOT, J., 1975  
 Recensement de la population nicheuse des grèbes huppés (Podiceps cristatus) en 1975 dans le Brabant et la partie wallonne de la Belgique.  
 Aves, 12 : 84-86.
- VAN ESBROECK, J. et P.E. DE VILLERS, 1981  
 Un cas d'adaptation du grèbe huppé (Podiceps cristatus) à la présence humaine.  
 Aves, 18 : 36-47.
- VERHEYEN, R., 1951  
 Les oiseaux d'eau de Belgique, 182 p.  
 Patrimoine de l'IRScNBq, Bruxelles.

#### REMERCIEMENTS

=====

Je remercie Jacques et Josette VAN ESBROECK, de la Société d'Etudes ornithologiques AVES, qui ont mis à ma disposition trois photos prises à courte distance aux étangs Mellaerts à Woluwe-Bruxelles. Mes remerciements vont également à Maggy KEIRSSCHIETER-RENNOTTE qui a réalisé la frappe et le montage du manuscrit, et à Véronique MAES-HUSTINX, qui a réalisé l'encrage de mes dessins.



Photo 3.

Gros plan d'un adulte transportant sur son dos un poussin, dont seule la tête émerge du berceau de plumes sis entre les ailes légèrement entrouvertes (étangs Mellaerts à Wolluwe-Bruxelles, cliché J. VAN ESBROECK)