

ARTICLE ORIGINAL

Profils comportementaux, individuels et de couple, au sein d'une population nidificatrice de grèbes huppés *Podiceps cristatus* L.

par

Véronique PIETTE* et Jean-Claude RUWET**

ABSTRACT : Individual and pair behavioural profiles in a breeding population of Great Crested Grebes (*Podiceps cristatus* L.)

From early March to late August 1987, a sample of some sixteen Great Crested Grebes breeding pairs has been thoroughly followed, in order to draw pair and individual behavioural profiles, and to get intimate knowledge of personal success or failure stories, as well as of social interactions within the group. The ultimate goal is to refine the understanding of the recruitment process.

The sample is part of a local population whose numbers fluctuate between 70 and 80 individuals, a population which had been fastly expanding in the early eighties. The habitat is an old meander of the river Meuse on the Belgian-Dutch border, isolated upstream from the main artificial river-bed but still in communication with it downstream; it covers 4.40 Ha; right and left banks develop respectively 656 and 766 m; they are irregularly fringed with willow and alder shrubs and trees, offering less nesting opportunities than required by postulating pairs in spring. Thus, competition for nest sites and territories is high and late settlers have to wait until successful birds leave with their chicks or until unsuccessful pairs eventually give up after several nesting attempts. It is so far possible to distinguish three successive waves of breeding cycles : the first wave settlers mate, select nest site and defend a territory from late March; part of the breeding pairs is replaced in June by a second wave; a third one, initiated in late July and in August, might produce young reaching autonomy as late as in October. This general outline allows the expression of individual diversity in aggressivity, diligence, persistence or tactics, which may be important for success or failure.

Each breeding wave begins with a phase characterized by repeated copulations, continuing for days or weeks, and which probably ensures maturation and synchronization of pair-members. This phase is shortened for birds of the second and third waves, who are already synchronized before winning a nest site. The quick succession of breeding pairs on the nest and territories is to be taken into account when taking a census of a breeding population or when evaluating breeding success and chick recruitment.

It is argued that population dynamics study as well as habitat and population management have to gain in a better knowledge of behaviour, through an integrated approach of both the population and the individual and social levels.

* Licenciée en Psychologie, groupe de psychologie clinique, 1986.

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

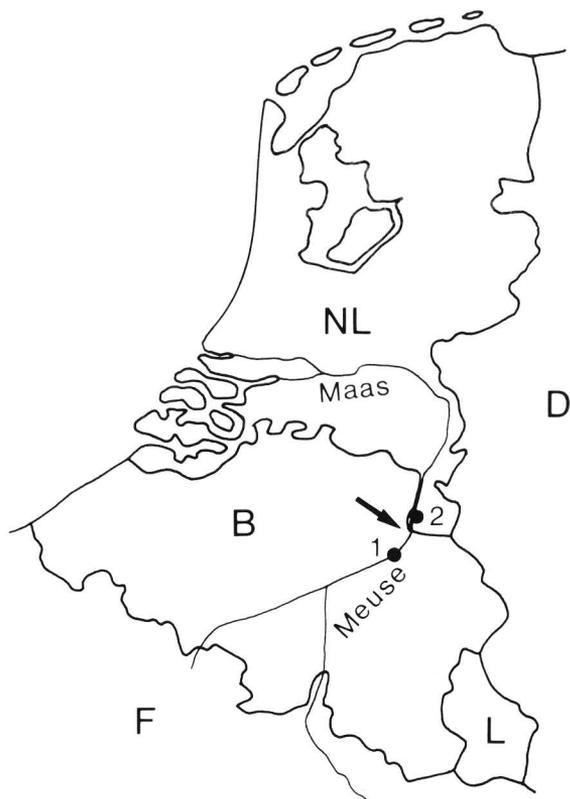


Fig. 1. Situation géographique du site d'étude de Lanaye-Eijsden, à la frontière belge-néerlandaise (flèche) entre Liège (1) et Maastricht (2).



Photo 1. Vue générale vers l'aval du site d'étude de la vieille-Meuse à Lanaye-Eijsden.

Introduction

Dans l'imaginaire des éthologistes, le grèbe huppé *Podiceps cristatus* L. est cet oiseau dont les cérémonies de parade ont conduit Julian Huxley (1914, 1966) à formuler le concept de la ritualisation (voir Ruwet, 1969, 1984, 1988). Pour les ornithologues toutefois, le grèbe huppé fut longtemps une espèce rare, en butte aux persécutions des chasseurs, des pêcheurs et des collectionneurs de coquilles d'oeufs. Il y a deux décennies pourtant, s'est installée une modification réciproque du comportement du grèbe huppé et de l'homme l'un vis-à-vis de l'autre. A la confrontation a succédé une coexistence pacifique. Parallèlement, le grèbe huppé a élargi le spectre des sites qu'il adopte pour la nidification : initialement confiné aux roselières inondées bordant les plans d'eau (Verheyen, 1951; Witherby *et al*, 1952), il s'installe aussi aujourd'hui à découvert, à l'écart des rivages, arrimant son nid à de fragiles ancrages (Jacob, 1983; Ruwet, 1984), acceptant même comme support des nichoirs artificiels flottants (Houbart et Ruwet, 1987). Il en est résulté depuis les années 70 une expansion marquée de ses populations (Tricot, 1975; Jacob, 1983; Van Esbroeck et De Villers, 1981). Depuis le début des années 80, le site belgo-néerlandais de la vieille Meuse à Lanaye-Eijsden, aux confins de Visé en province de Liège (Belgique) et de Maastricht en province de Limbourg (Pays-Bas) abrite ainsi une population nidificatrice de plusieurs dizaines de couples de grèbes huppés, une situation qu'on n'aurait pas pu trouver dans toute la basse-Meuse dans les années 60, et qu'on n'aurait même pas envisagé rêver !

Expansion de la population et forte densité locale; cérémonies nuptiales complexes et interactions nombreuses garanties entre les partenaires et les rivaux; stratégie de reproduction impliquant la formation d'un couple solide s'investissant durablement dans les soins parentaux et l'élevage et l'éducation de quelques jeunes : les conditions sont idéales pour une recherche intégrant les aspects comportementaux, sociaux et démographiques de la biologie d'une espèce, une approche encore trop souvent négligée. Ecologistes et éthologistes abordant l'étude d'une espèce sur le terrain se placent en effet dans des perspectives différentes : les premiers s'intéressent à la population, les seconds s'intéressent aux individus et au groupe social. Pour un écologiste, une population est une somme de reproducteurs et de consommateurs anonymes; obligé qu'il est d'appréhender les grands nombres et de vastes ensembles, de dresser des bilans globaux, il doit procéder par échantillons objectifs et aveugles, nous entendons par là : dépersonnalisés. Pour un éthologiste au contraire, une population est le siège et le résultat des interactions, de la compétition mais aussi de l'émulation et de la coopération d'individus dotés chacun d'une histoire propre et d'une personnalité; et ces individus ne sont pas interchangeable (voir Ruwet, 1988). Passer d'une perspective à l'autre n'est pas aisé : plus la population étudiée est vaste, plus les profils individuels se dissolvent dans la masse, échappent à l'observation ou sont négligés; plus l'échantillon est réduit, plus la connaissance qu'on a de chacun est intime, plus la situation devient particulière.

Le site de la vieille Meuse à Lanaye-Eijsden a la dimension idéale pour aborder la double perspective *populationnelle* de l'écologiste, *individuelle* et *sociale* de l'éthologiste. Quelques dizaines de couples occupent un site bien circonscrit; c'est déjà un cadre démographique satisfaisant, et l'ensemble demeure contrôlable; la pression de la population, en expansion depuis le début des années 80, garantit un niveau d'activité et un nombre d'interactions élevés; les profils individuels et les histoires personnelles, la dynamique du groupe, les succès et les échecs des uns et des autres au sein du groupe peuvent être évalués en regard de la population locale. Aussi, depuis 1986, surveillons-nous étroitement le site de la vieille Meuse et sa population de grèbes huppés. Les aspects plus particulièrement populationnels (effectifs et leurs fluctuations, succès de la

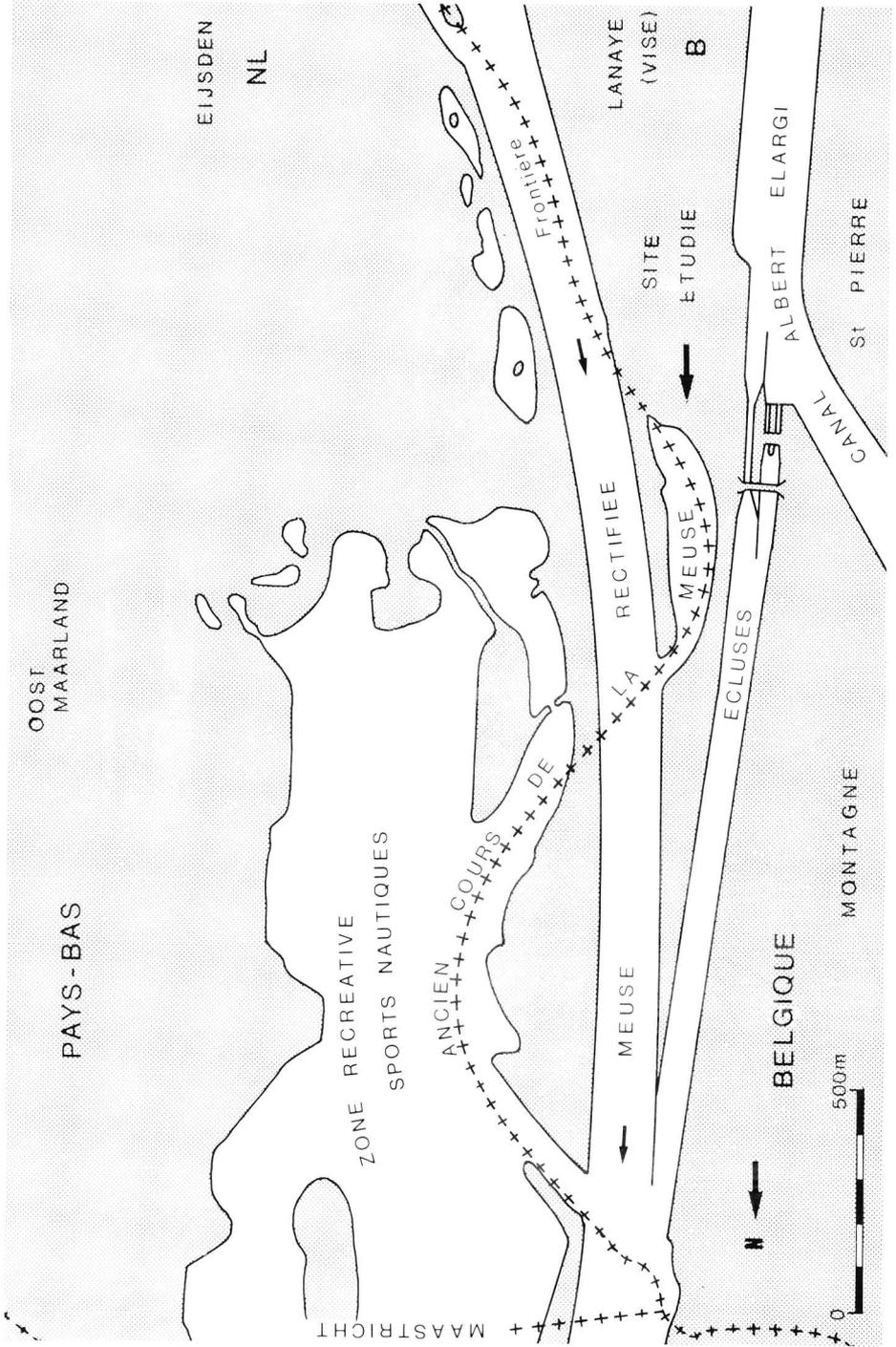


Fig. 2. Plan de situation du site d'étude de Lanaye-Eijsden dans le complexe de la basse-Meuse à la frontière belge-néerlandaise.

reproduction et recrutement, valeur relative des sites de nidification, causes d'échec, protection et gestion) seront exposés dans un autre travail. Le présent article a pour objet d'exposer une étude conduite en 1987, et centrée sur les aspects comportementaux et sociaux d'un échantillon de la population dont on s'est efforcé de distinguer les individus et les couples, traçant leurs profils et leurs trajectoires personnels. S'inscrivant dans la perspective de l'étude globale et à long terme de la population, la présente étude avait donc essentiellement pour objet de déterminer dans quelle mesure la connaissance intime de l'histoire d'un groupe enrichit la compréhension que l'on a de l'ensemble de la population, et est susceptible de modifier l'appréhension que l'on a des études populationnelles, par exemple quant à la validité des recensements, de l'analyse des succès, des recommandations de gestion.

Matériel et Méthodes

Le site d'étude

Le site de la vieille Meuse à Lanaye-Ejisdien (**fig. 1 : situation géographique**) est un ancien méandre "à gauche" de la Meuse mitoyenne. Celle-ci était ainsi nommée parce que la frontière belgo-néerlandaise suit les points de plus grande profondeur du fleuve en ses méandres dans la plaine alluviale. D'importants travaux de génie civil dans les années 60 ont isolé ce méandre du cours désormais quasi rectiligne du fleuve (**fig.2 : plan de situation**). Ces travaux ont non seulement coupé la communication de l'ancien lit d'avec le nouveau chenal ainsi que son alimentation par l'amont, mais ont entraîné aussi un remaniement de ses berges; la largeur du méandre a notamment été réduite par la rectification de sa rive droite à l'aide de masses de graviers recouverts de terre.

C'est grâce aux associations de pêcheurs (Syndicat des pêcheurs en eaux banales, basse Meuse liégeoise) que le méandre ne fut pas purement et simplement remblayé et que les services de la Meuse liégeoise du Ministère des Travaux publics consentirent à maintenir un étroit chenal de communication avec le nouveau cours du fleuve, vers l'aval. Le but des pêcheurs était de convertir le nouveau plan d'eau en une frayère naturelle pour les brèmes, carpes, gardons et brochets. Ils procédèrent à des plantations sur la rive gauche (aulnes, robiniers, saules blancs, pins, érables); la rive droite a été spontanément recolonisée (aulnes, saules, frênes). Les oiseaux ont progressivement peuplé le site, les grèbes manifestant une expansion au cours des années 80.

Le plan d'eau ainsi recréé couvre approximativement 4 Ha 40 ares; il développe 1.422 m de berge : 656 m sur la rive droite; 766 sur la rive gauche. Pour les besoins de nos repérages, nous avons piqueté les berges de plaquettes numérotées, espacées de 20 m; chaque numéro est placé à l'amont du secteur qu'il désigne (**fig. 3 : aspect paysager et grille de repérage**).

En communication par l'aval avec le lit principal, la vieille Meuse continue à subir le contrecoup des crues et des décrues du fleuve. En dehors de la grande crue de printemps (mars) et de l'étiage estival, celles-ci ne sont pas faciles à décrypter, car le plan d'eau de la nouvelle Meuse est régulé par le barrage de Lixhe quelques kilomètres en amont en territoire belge, et par un barrage à une distance équivalente en aval de

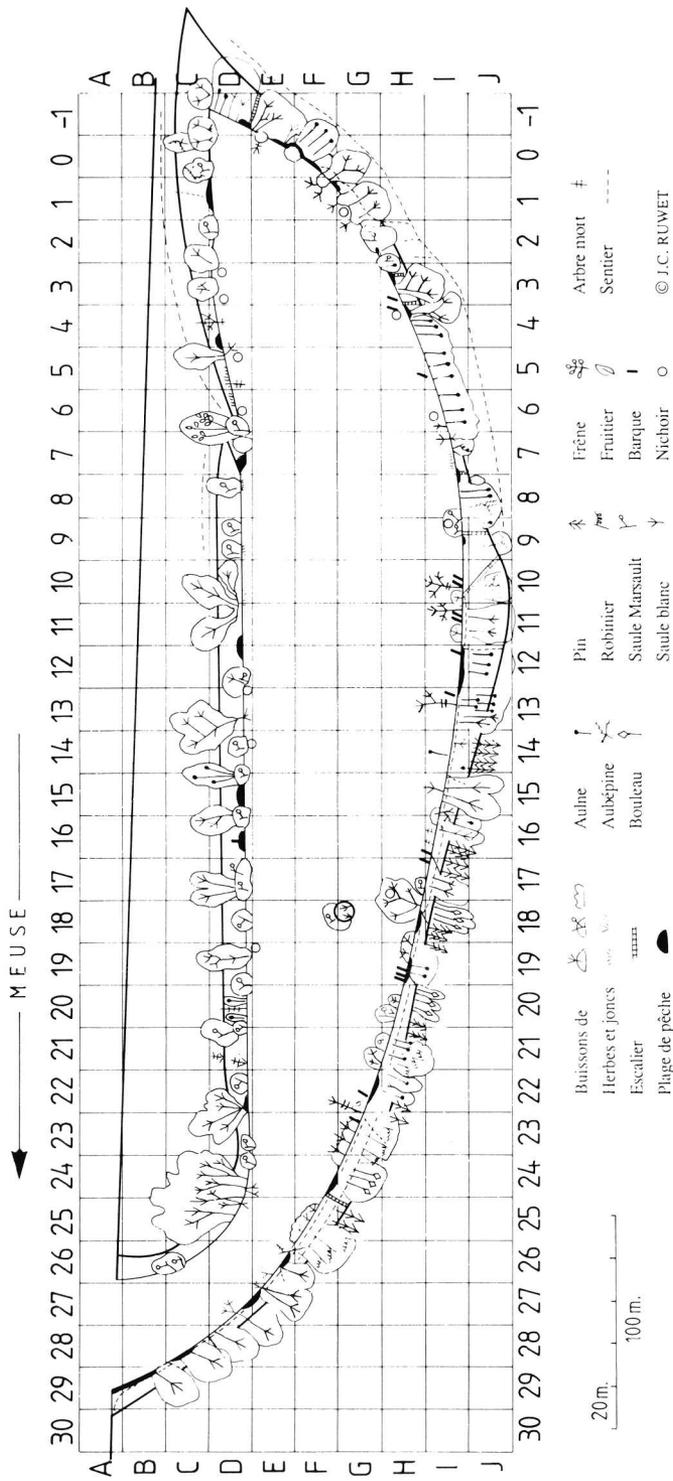
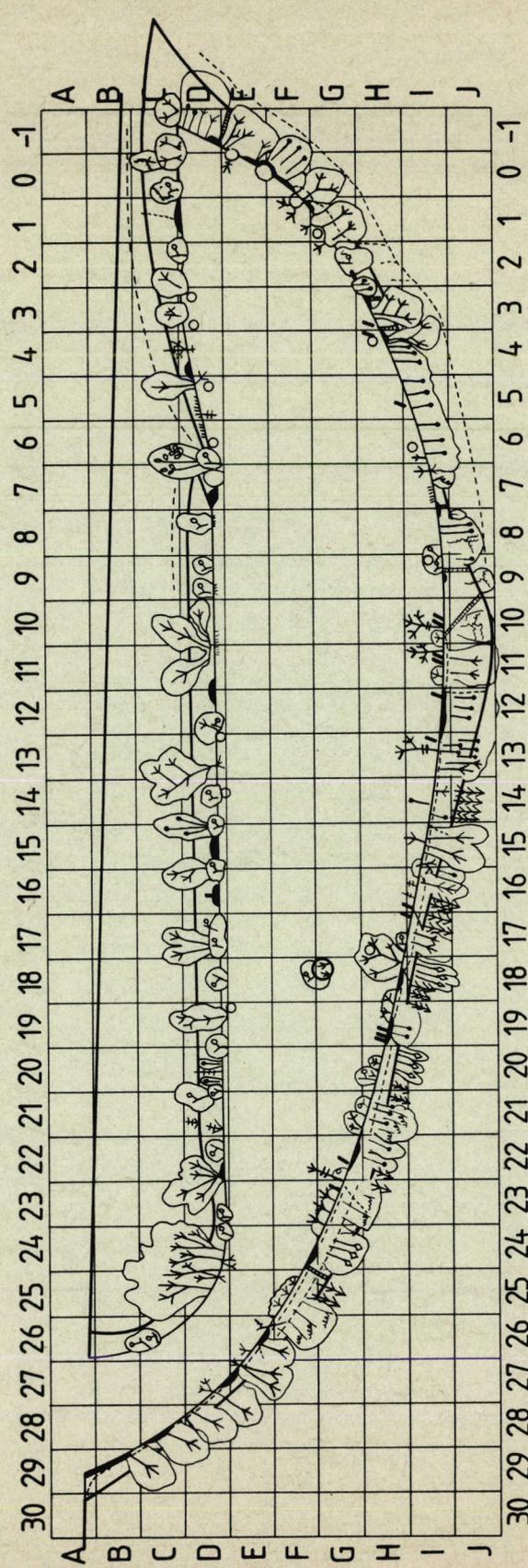


Fig. 3. Aspect paysager et grille de repérage du site de la vieille-Meuse à Lanaye-Eijsden.

MEUSE

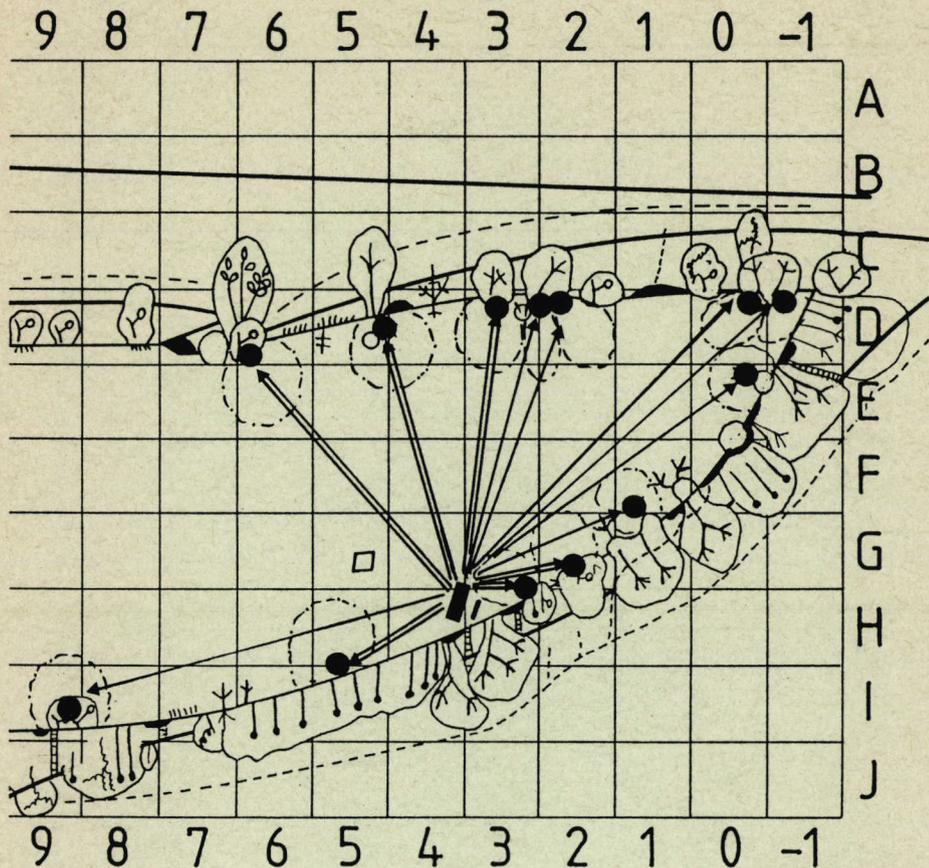


- Buissons de
- Herbes et jones
- Escalier
- Plage de pêche
- Aulne
- Aubépine
- Bouleau
- Pin
- Robinier
- Saule Marsault
- Saule blanc
- Frêne
- Fruiter
- Barque
- Nichoir
- Arbre mort
- Sentier

20 m.

100 m.

© J.C. RUWET



- -
 -
- Barque servant de poste d'observation.
- Sites qui, du fait de l'éloignement et de la végétation, ne permettent pas un contrôle visuel permanent des événements se passant sur les nids.
- Espace défendu
- Bouée
- Site de nidification

Fig. 6. Zone étudiée.

Posté dans la barque amarrée en H-3/4, l'observateur embrasse du regard la totalité de l'aire étudiée, l'ensemble des territoires concernés, et exerce un contrôle visuel permanent sur la moitié des nids.

Maastricht. De plus, lorsque le plan d'eau est étale, les lâchures d'eau aux écluses de Lanaye, au dos de la vieille Meuse, refluent vers l'amont, et pénètrent dans celle-ci, provoquant des fluctuations rapides se répercutant sur la sécurité des pontes et des nids de grèbes.

L'échantillon étudié

La population de grèbes huppés, qui comptait au plus fort de la saison — en mai et juin — plus de 70 sujets adultes, était répartie en 1986 sur pas moins de 35 sites de nidification, qui ont connu des sorts divers. Les plus fortes concentrations étaient situées rive gauche, de H-17 à G-23; autour de l'île; de D-10 à D-20 en rive droite; dans le fond du plan d'eau en amont, de D-7 à G-2 (fig. 4 : plan de situation des tentatives et des sites de nidification en 1986).

Quelle que soit leur position sur le plan d'eau et l'emplacement de leur territoire, les oiseaux se dirigent régulièrement vers l'embouchure pour aller pêcher en Meuse; ils se déplacent le plus souvent à la nage en surface, mais lorsqu'ils dépassent le point 23 vers l'aval, où le chenal se rétrécit, ils poursuivent fréquemment leur trajet en plongée. Dans la mesure où tous les oiseaux se plient à ce schéma et se rendent en Meuse, les allées et venues et les perturbations qu'elles induisent sont d'autant plus abondantes qu'on va de l'amont vers l'aval. Un point d'observation situé en aval implique que l'on maîtrise l'identification — sans marquage artificiel — de tous les habitants du plan d'eau, ce qui est irréalisable. Cela exclu que l'on choisisse comme zone d'étude le secteur situé à l'aval de la ligne 18. Le secteur D-10 à D-20 est trop distant pour être surveillé de la rive gauche et vice versa pour le secteur I-9 à I-16. Cette dernière portion est elle-même très étirée pour qu'on puisse embrasser du regard l'ensemble des nids à partir de la rive gauche elle-même. On a donc choisi de concentrer l'observation des comportements et de la dynamique sociale sur l'échantillon de la population appelé à occuper la portion du plan d'eau en amont de la ligne des piquets 8. On pouvait raisonnablement s'attendre à y voir s'installer une dizaine de couples en 1987.

La fig. 5 montre la localisation de 35 sites d'installation ou de tentative d'installation de nids en 1987 pour la population globale sur l'ensemble de la saison. La fig. 6 précise la situation du point d'observation choisi par rapport aux oiseaux de l'échantillon de la présente étude. L'aire ainsi couverte va de D-1 à D-7 sur la rive droite; de D-1 à I-9 sur la rive gauche; elle couvre approximativement 1 Ha et 33 ares. Elle peut être tenue entièrement sous le regard et le contrôle d'un observateur se tenant dans une barque amarrée dans le secteur H-4. Les plages horaires d'observation ont été variées de façon à couvrir la journée, tout en évitant les moments où le site est le plus perturbé par des promeneurs, pêcheurs, touristes.

Distinction des sexes et identification des individus

Le dimorphisme sexuel est quasiment inexistant chez le grèbe huppé. Le mâle ne se différencie de la femelle que par sa corpulence légèrement plus forte et par un développement un peu plus prononcé des ornements de la tête (huppe et collerette). Après une quinzaine de jours d'habitation, un observateur attentif arrive toutefois à distinguer sans équivoque les représentants des deux sexes. Plusieurs jours d'observation assidue sont encore nécessaires pour arriver à distinguer et reconnaître chaque individu grâce aux variations légères des tons du plumage et des combinaisons ainsi constituées. Des fiches individuelles ont été élaborées.

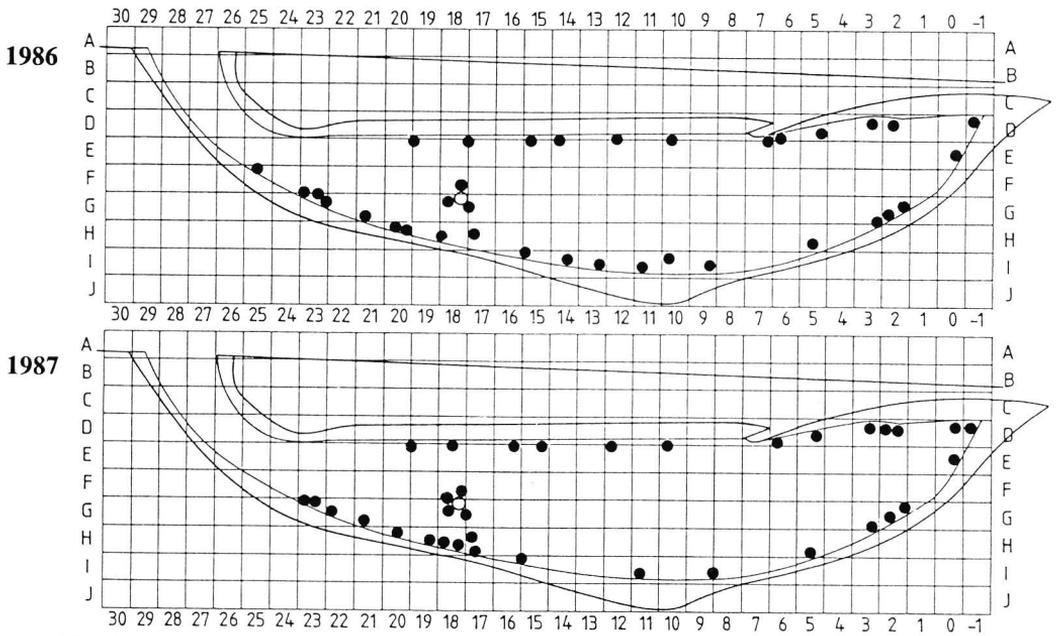


Fig. 4 et 5. Localisation des tentatives et des sites de nidification en 1986 et 1987.

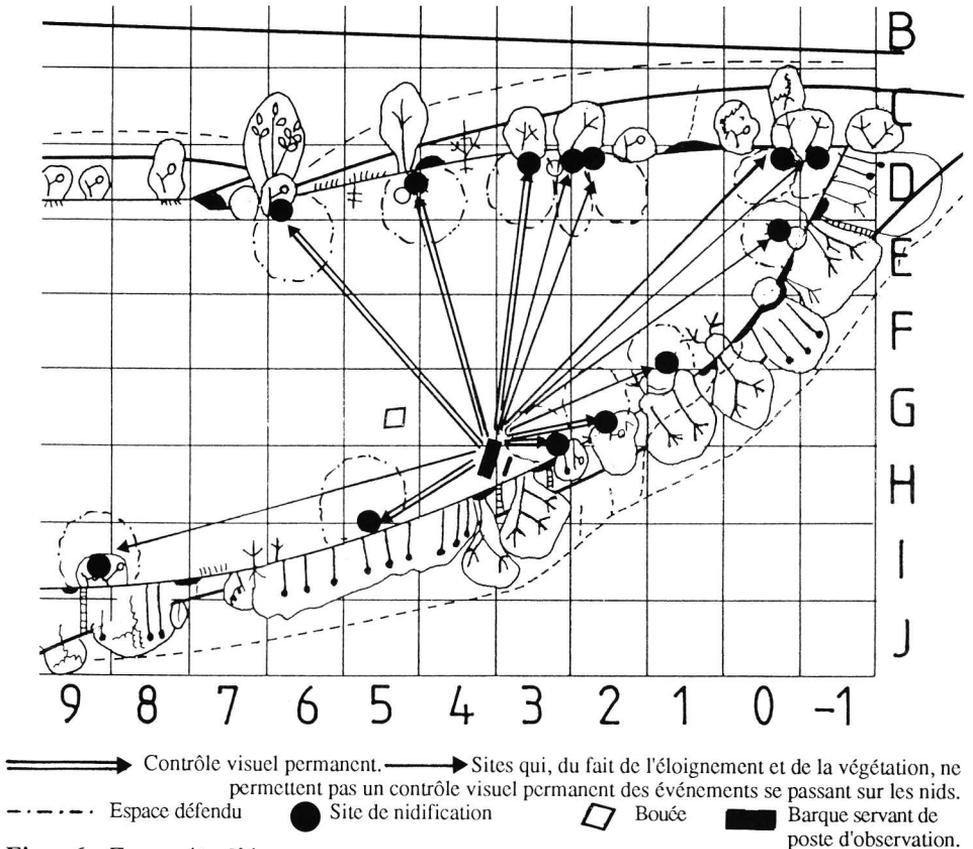


Fig. 6. Zone étudiée.

Posté dans la barque amarrée en H-3/4, l'observateur embrasse du regard la totalité de l'aire étudiée, l'ensemble des territoires concernés, et exerce un contrôle visuel permanent sur la moitié des nids.

Par exemple, pour le couple D-5' :

- **femelle** : corps menu et silhouette assez ronde; aspect terne et foncé du plumage; dos et flancs gris brun terne uniforme; gorge et joues blanches; petite crête noire; collerette courte, roux noir très foncé;
- **mâle** : dos noir contrastant avec le roux clair des flancs; gorge et joues blanches à reflets roux; poitrail roux clair se voyant de loin; longue crête noire; longue collerette roux vif à bord noir.

Nous avons pu rapidement maîtriser l'identification de tous les sujets de notre aire d'observation, dépister les étrangers, repérer leurs traits distinctifs et les reconnaître.

Dénomination des couples

Nous avons dénommé les couples en fonction de la localisation des sites qu'ils occupent et le cas échéant en fonction de l'ordre où ils se sont succédé sur un même site :

- D-5 : désigne le premier couple de grèbes installé sur le site localisé en D-5;
- D-5' : désigne le deuxième couple qui s'est installé sur le même site D-5 après le départ des premiers propriétaires;
- D-2a : désigne un couple installé au site D-2 à proximité du piquet désignant cette zone D-2;
- D-2b : désigne le proche voisin du couple D-2a installé également sur le site D-2, très près du précédent, mais avec toutefois un territoire bien distinct;
- C-I : désigne un couple d'intrus non encore identifiés;
- X-Y, X-Z, Z-Z,... : désignent des couples fréquemment observés dans la zone étudiée, mais assez nomades et non encore installés; dès qu'un territoire est choisi, le couple est alors dénommé en fonction de la localisation de celui-ci.

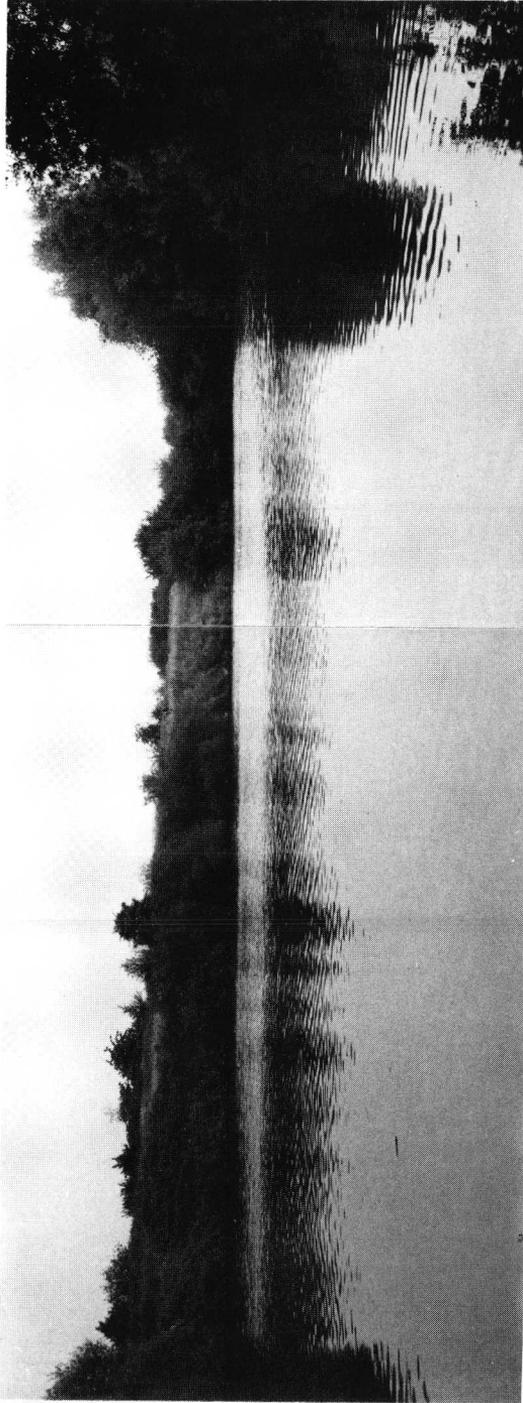
Présentation des résultats

La **chronologie des événements** (pp 11 à 69) est un résumé des faits les plus importants observés pour chaque couple. Certains de ces événements, illustrant spécialement bien une situation ou un comportement individuel, sont présentés en *italique* et sont numérotés (séquence comportementale de référence), de façon à mettre en évidence la dynamique du comportement ou pour rendre compte du contexte social.

Nous avons également inséré quelques **synthèses** résumant brièvement l'évolution de chaque couple. Ces synthèses renvoient aux **tableaux synoptiques** (pp. 70 à 78) qui présentent les mêmes informations sous une autre forme, permettant de visualiser rapidement le cheminement de chaque couple au cours de la saison tout en le comparant aux autres couples.

Les **commentaires** concernent autant les comportements individuels que la dynamique de la sous-population; ils renvoient souvent aux **séquences comportementales** sélectionnées dans l'exposé chronologique des événements.

La description des comportements et des cérémonies de parade est basée sur l'éthogramme élaboré et précisé successivement par Selous (1901), Huxley (1914), Simmons (1955) et Kop (1978). Ces comportements ont été analysés et la terminologie en a été adaptée en français par Ruwet (1984), auquel on est invité à se reporter.



Vue générale de la zone étudiée, photographiée du point I-8. On embrasse ici du regard le plan d'eau, la rive opposée de D-5 à l'angle D-1. L'observateur installé dans sa barque se trouve en retrait des arbres figurant à l'avant-plan à droite.

Chronologie des événements

1) 31/03/1987 : 10h00-15h00

Quatre couples sont installés dans la zone d'observation et occupent chacun un site de reproduction : D-6; D-5; D-1 et I-8. En D-1 et en G-1, un premier nid avait été construit avant la décrue de la Meuse et se trouve suspendu aux branches qui initialement le soutenaient. En I-8, un couple exhibe une cérémonie de présentation de plantes.

2) 01/04/1987 : 14h30-17h30

D-6 : Une ébauche de nid est construite; le couple passe la majorité de son temps à apporter des branches. Le mâle, grimpé sur la plateforme, invite à l'accouplement puis la femelle le monte très brièvement. Après, la construction du nid reprend son cours et le mâle, revenu au site avec une branche, chasse le couple D-2b qui circulait à une dizaine de mètres du nid D-6. Ensuite la femelle reste seule sur le territoire, le mâle s'en va vers l'embouchure.

D-5 : Le couple arrive au site D-5 et en chasse le couple D-2b.

D-2b : On observe une invitation à l'accouplement qui a lieu dans les branches du site D-2 à proximité d'une petite ébauche de nid. Cette parade est suivie d'une longue séquence de secouements de tête avec lissage ritualisé. Le couple D-2b se dirige ensuite vers le nid D-6 mais est directement chassé par le mâle D-6. Après le départ de ce dernier vers l'embouchure, le couple D-2b revient à proximité du nid D-6 où la femelle D-6 demeure seule. Elle menace frontalement à distance le couple D-2b pendant que celui-ci parade : on assiste à une cérémonie de secouements de tête de forte intensité avec lissage ritualisé et à une cérémonie de présentation de plantes. Le couple D-2b s'éloigne calmement; il se met alors à poursuivre au centre du plan d'eau le couple D-1 qui se dirigeait vers l'embouchure. Le couple D-2b s'installe ensuite en D-5 mais est expulsé des lieux dès le retour du couple D-5.

D-1 : Le couple semble occuper deux sites : D-1 et G-2. Il quitte le site D-1 pour se diriger vers l'embouchure et, au passage au centre du plan d'eau, il est poursuivi par le couple D-2b. De retour, le couple D-1 exhibe une cérémonie de la découverte suivie d'une cérémonie de secouements de tête de forte intensité puis il vient au site G-2 à proximité d'une petite ébauche de nid.

I-8 : Un couple parade au site I-8 : il exhibe une cérémonie de présentation de plantes ainsi que de nombreuses cérémonies de secouements de tête d'intensité variable.

3) 06/04/1987 : 10h00-16h00

D-6 : Le couple D-6 attaque un nouveau couple qui cherche à s'installer au site D-4. Ensuite, le couple D-6 reste longtemps inactif en D-6 avant de s'éloigner vers l'embouchure. Vingt minutes après, le couple D-6 revient à son site et le mâle invite plusieurs fois à l'accouplement dans les branches; le nid a disparu. Ensuite le couple D-6 va et vient; lors d'un retour au site, la femelle exhibe la parade du gros dos à une dizaine de mètres de l'endroit où se trouvait le nid. A nouveau de nombreux va-et-vient ont lieu; de temps à autres l'un des membres du couple apporte une branche.

D-5 : *Après être resté longtemps inactif au site D-5 à proximité du nichoir, le couple D-5 vient menacer frontalement le couple D-3 à proximité du site D-6 pendant que le mâle D-6 est à ce moment précis en pleine parade d'invitation à l'accouplement en D-6. Lors de cet échange de menaces frontales, ce sont les mâles des couples D-5 et D-3 qui se tiennent à l'avant-plan, en face à face, cou au ras de l'eau tandis que chaque femelle reste en retrait, derrière son mâle, adoptant également la posture de menace frontale (séquence 1).*

Le couple D-5 vient ensuite visiter le site G-2 où le nid a disparu; le mâle D-5 invite à l'accouplement dans les branches puis le couple D-5 se dirige vers le site D-1. Là, il est arrêté par l'un des membres du couple D-1 resté seul au site D-1. Le couple D-5 revient au site G-2; on observe alors des invitations à l'accouplement en pleine eau. Il se dirige ensuite vers le centre du plan d'eau, mâle en tête, et échange des menaces frontales avec un couple d'intrus. Le couple D-5 revient à nouveau au site G-2 et le mâle recommence ses invitations à l'accouplement puis retourne à proximité du site D-1. Un des membres du couple D-5 vient visiter le site D-3. Son partenaire le rejoint et ensemble ils viennent visiter le site D-2b. Un des membres du couple D-5 s'approche du nid D-2b tandis que l'autre retourne à proximité du site D-1.

D-3 : Un couple (D-3) occupe le site D-4 mais en est chassé par le couple D-6. Peu de temps après cet échange agressif, le couple D-3 retourne en D-4. La femelle invite à l'accouplement dans les branches et le mâle tente de la monter. Les membres du couple s'éloignent l'un de l'autre pour ensuite exhiber une cérémonie de présentation de plantes qui reste toutefois incomplète : les oiseaux ne se dressent pas poitrail contre poitrail. Une deuxième cérémonie de présentation de plantes est conduite à son terme. Le couple D-3 commence la construction d'une ébauche de nid au site D-4. Lors d'un passage d'un membre du couple D-1 qui retournait vers son site D-1, le couple D-3 s'avance au centre du plan d'eau pour menacer D-1. Après un moment de calme, le couple D-3 s'en va vers l'embouchure. Après dix minutes, le couple D-3 revient à proximité du site D-6 et en est chassé par le couple D-5. Le couple D-3 regagne son site où a lieu une parade d'invitation à l'accouplement suivie d'une cérémonie de présentation de plantes.

D-2b : Les partenaires D-2b copulent sur le nid au moment où le couple D-3 exhibe la deuxième cérémonie de présentation de plantes. En fin d'observation, au moment où D-3 effectue à nouveau une cérémonie de présentation de plantes, le couple D-2b se trouve sur le site de D-3 et l'un des membres du couple D-2b y invite à l'accouplement.

D-1 : En début d'observation, on assiste au retour du couple D-1 vers son nid. Lorsqu'il passe au niveau des sites D-3 et D-2b, les occupants de ces territoires menacent D-1 qui plonge aussitôt pour continuer son chemin vers D-1. L'un des membres du couple D-1 se dirige directement vers le nid D-1 et s'y installe en posture d'invitation à l'accouplement. Dès qu'ils se sont rejoints, les deux oiseaux apportent des matériaux sur le nid puis une longue séquence de toilettage suit en F-1.

Le couple D-1 quitte alors la zone d'observation pour se diriger vers l'embouchure et, au passage, le mâle D-5 s'avance vers eux pour les menacer en F-5. Après quelques instants, un des membres du couple D-1 revient au site D-1 et en chasse le couple D-5 venu visiter les lieux en l'absence des propriétaires. Le second partenaire D-1 rentre à

son tour puis un des membres du couple D-1 s'installe sur le nid D-1 en posture d'invitation à l'accouplement tandis que l'autre, très hésitant, va et vient, plonge à proximité du nid. Cette posture d'invitation à l'accouplement s'accompagne ensuite de sollicitations actives suivies d'une copulation. (séquence 2).

En G-2, le nid construit par le couple D-1 a disparu.

4) 07/04/1987 : 09h30-16h30

Nous allons tout d'abord présenter un très bref résumé de l'observation pour chaque couple puis nous détaillerons la succession des événements.

D-6 : En dehors d'une construction intensive, on assiste à de nombreuses invitations et sollicitations à l'accouplement du mâle suivies par des montes de la femelle.

D-5 : C'est le premier jour où l'on observe le mâle D-5 installé sur le nichoir D-5 en posture d'invitation et de sollicitation à l'accouplement. On assiste à une série de montes femelle sur mâle suivies de montes mâle sur femelle. Pour la première fois, le mâle dépose des matériaux de construction sur le nichoir.

D-3 : Le couple D-3 exhibe au site D-4 des invitations à l'accouplement en pleine eau suivies d'une cérémonie de présentation de plantes.

D-2b : Outre une construction intensive, on assiste également pour le couple D-2b à des invitations et sollicitations à l'accouplement.

D-1 : Ce couple exhibe de nombreuses parades : cérémonie de secouements de tête de forte intensité; cérémonie de présentation de plantes; parade du gros dos de la femelle en G-2; lissage ritualisé et cérémonie de secouements de tête synchronisés à la perfection; sollicitation à l'accouplement sur le nid D-1.

Résumé de l'observation

Les événements les plus importants commencent avec le retour du couple D-1 au site D-1 où il exhibe une cérémonie de secouements de tête, suivie d'une cérémonie de présentation de plantes. Le couple D-1 se dirige alors en F-3 et là a lieu une cérémonie de secouements de tête de forte intensité. Pendant ce temps, on assiste également à une tentative d'accouplement du couple D-3 dans les branchages qui bordent le site D-4. Le couple D-1 retourne au site D-1 et exhibe à nouveau une cérémonie de secouements de tête de forte intensité. La femelle D-1 fait le gros dos puis le couple échange des secouements de tête parfaitement synchronisés avec lissage ritualisé. Ensuite le couple s'éloigne un peu de son site D-1 et se toilette en pleine eau. Durant les parades du couple D-1, on observe des invitations à l'accouplement du couple D-2b qui ont lieu sur le nid D-2b.

Après la longue séquence de toilettage du couple D-1, le mâle D-1 quitte sa partenaire et se dirige vers l'embouchure tandis que la femelle revient au site D-1. A plus de 100 m de sa compagne, le mâle D-1 émet un cri d'appel; sa femelle semble lui répondre par un "aboïement" caractéristique de la posture : cou au ras de l'eau. Le mâle émet à nouveau son cri d'appel auquel la femelle répond alors par le même type de cri. Pour la dernière fois, le mâle émet son cri d'appel; la femelle, hésitante, fait des petits va-et-vient en direction de son partenaire puis finit par le rejoindre. Ils se dirigent tous deux vers l'embouchure (séquence 3).

Dix minutes après, la femelle D--1 revient vers le site D--1 et, lors de son passage au centre du plan d'observation, elle est poursuivie jusqu'en G-3 par le mâle D-5 accompagné de sa femelle en posture de sommeil. La femelle D--1 est rejointe par son mâle après le départ du couple D-5, puis le couple D--1 visite les abords du site G-1.

Les couples D-6 et D-3 sont absents depuis longtemps. Au site D-2b on observe le couple D-2b en pleine construction, activité interrompue par des invitations et des sollicitations à l'accouplement qui ont lieu sur le nid.

On assiste ensuite à un échange antagoniste entre les voisins D-2b et D--1 au piquet D-1, comme si une ligne territoriale imaginaire avait été tracée : juste à ce point précis, à proximité de la berge, les deux couples se menacent : les mâles respectifs de chaque couple adoptent la posture de menace frontale avec émission intense du "rââh". Les mâles rivaux sont en face à face, à quelques dizaines de cm l'un de l'autre, tandis que chaque femelle reste derrière son compagnon et menace à distance en direction du couple voisin. Puis, de manière synchrone, chaque mâle se tourne vers sa partenaire pour échanger des secouements de tête avant de retourner à proximité de son site de nidification (séquence 4).

Cette séquence est directement suivie d'une manifestation territoriale similaire opposant les couples D-6 et D-5 au piquet D-6. D-6 retourne ensuite vers son nid et le mâle s'y installe pour inviter à l'accouplement. La femelle D-6, hésitante, finit par s'écarter; le mâle vient la rejoindre en pleine eau. C'est alors au tour de la femelle D-6 de s'installer sur le nid pour inviter à l'accouplement tandis que son partenaire plonge aux alentours et apporte des matériaux de construction sur le nid. La femelle D-6 descend du nid et le couple continue la construction de la plateforme.

Un couple d'intrus arrive dans notre zone d'observation alors que tous les sites répertoriés sont occupés. Le mâle avance en posture de qui-vive, suivi par sa femelle. Arrivés au centre du plan d'eau, ils sont directement repoussés par le mâle D--1 qui les menace frontalement. Le couple intrus rebrousse chemin et, lors de sa retraite, il est pris en chasse par le mâle D-5 suivi de sa femelle en posture de sommeil (séquence 5).

Au nid D-6 et D-2b, la construction est intensive; quant à D--1, l'un des membres du couple est couché sur le nid en posture d'invitation à l'accouplement, tandis que l'autre pêche à plus de 100 m du nid. Un second couple d'intrus arrive au centre du plan d'eau, il est aussitôt pris en chasse par le mâle D--1 qui rejoint ensuite sa compagne en D--1. Les intrus se dirigent vers le site G-2 mais aussitôt le mâle D--1 s'avance vers eux en plongée et attaque. Directement les intrus s'enfuient vers l'embouchure. Après cette séquence, on entend la succession typique des cris émis lors de la copulation au site D-6. Pendant ce temps, le couple D-2b pêche à proximité de son site, l'un des partenaires essaie d'avalier un gros poisson sans y parvenir et le laisse retomber à l'eau, l'autre le saisit alors au bout de son bec et tente de l'avalier en vain durant plus de 10 minutes.

Au nid D-6, le mâle est couché en posture d'invitation à l'accouplement. Sa femelle, postée initialement derrière son compagnon, secoue légèrement le bec latéralement. Elle saute sur le nid pour s'installer à côté du mâle; tous deux échangent des secouements de tête mais, probablement par manque de place, la femelle bascule et tombe à l'eau.

En D-5, après une légère invitation à l'accouplement de la femelle à proximité du nichoir, le mâle saute sur la plateforme pour inviter et solliciter l'accouplement. La femelle D-5, très hésitante, reste derrière le mâle, s'éloigne, plonge à proximité du nichoir pendant qu'on entend une copulation en D-6. Le mâle D-5 descend du nichoir; dès que sa partenaire s'approche, il saute sur le nichoir, sollicite l'accouplement puis prend la

position d'invitation à la monte. La femelle D-5 monte le mâle, elle échange ensuite avec lui des secouements de tête puis le mâle descend du nichoir (séquence 6).

Cette séquence est directement suivie d'une nouvelle copulation bruyante en D-6. Le couple D-5 recommence une monte femelle sur mâle sur le nichoir. En D-6, le mâle sollicite l'accouplement et sa femelle le monte tandis qu'en D-2b et D-3 l'un des partenaires sollicite vainement l'accouplement.

Le mâle D-5 se dirige vers le site D-6 directement après la monte. Un échange de menaces frontales a lieu au piquet 6 entre les mâles D-5 et D-6, à nouveau comme si une frontière imaginaire les séparait l'un de l'autre. La femelle D-6 rejoint son mâle en posture de menace frontale mais elle reste à l'écart du conflit. Le mâle D-5 revient sur son site puis monte sa femelle qui sollicitait activement l'accouplement. Simultanément une copulation a lieu en D-6 (séquence 7).

A cet instant, on peut aussi observer le couple D-3 en pleine cérémonie de présentation de plantes pendant que l'un des membres du couple D-2b sollicite l'accouplement sur le nid. Les montes femelle sur mâle se succèdent rapidement en D-6 et D-5; les femelles, à peine sautées à l'eau, font le tour du nid ou du nichoir pour se poster à nouveau derrière leur mâle, prêtes à le monter directement. Quant aux couples D-1 et D-2b, ils échangent encore une fois des menaces frontales à la frontière de leur territoire respectif. Les deux mâles D-1 et D-2b sont distants de 1 m et tentent chacun de faire reculer l'autre par des faux-plongeurs, cependant chacun reste sur place. Les femelles participent à cette interaction agressive mais restent à l'écart, derrière leur mâle, en posture de menace frontale.

Un couple d'intrus arrive dans la zone d'observation, il passe devant la barque et vient visiter le site G-2 mais est directement expulsé par les menaces violentes du mâle D-5 suivi de sa femelle. Rappelons que ce site G-2 est également défendu par le couple D-1 où celui-ci avait notamment construit une ébauche de nid. En D-3, le couple exhibe encore une cérémonie de présentation de plantes pendant que la femelle D-5, revenue au site D-5, sollicite l'accouplement sur le nichoir.

Le mâle D-5 monte sa partenaire à trois reprises, tous deux dans un état d'excitation intense. Les copulations se succèdent très vite, D-5 ne semble même pas dérangé par la présence d'un couple d'intrus venu sur son site, à quelques mètres du nichoir, alors que habituellement le mâle D-5 se montre très agressif et ne tolère aucune présence à moins de 20 m de la plateforme (séquence 8).

On observe encore deux montes mâle sur femelle en D-5, toujours sur le nichoir. En D-6 c'est le mâle qui sollicite l'accouplement, la femelle le monte à plusieurs reprises tout en apportant des matériaux sur le nid, menaçant au passage des intrus.

Une femelle intruse fait son apparition, elle se dirige directement vers le site D-1. La femelle D-1 n'hésite pas un instant à se lancer à l'attaque. On observe alors une attaque mutuelle en plongée. La suite des événements est assez confuse, tout ce qu'on peut affirmer c'est que, une demi-heure plus tard, un couple d'intrus occupe le site D-1 et l'un des membres de ce couple sollicite l'accouplement sur le nid D-1, nid déserté à ce moment par ses propriétaires. Au moment crucial de la copulation, le couple D-1 fait son apparition et attaque le couple intrus. Les partenaires D-1 s'avancent tous deux en posture de menace frontale vers le couple d'intrus qui s'est alors déjà écarté du nid D-1. Le mâle D-1, en tête, plonge, laissant sa femelle seule face aux intrus mais il resurgit aussitôt dans le sens opposé à sa première progression, dos aux intrus, si bien que ces derniers se retrouvent véritablement encerclés par surprise. Cette stratégie d'attaque en tenaille ne laisse aux intrus que la possibilité d'une fuite éperdue (séquence 9).

**Commentaires : période du 31/03/1987 au 07/04/1987
(cf. tableaux synoptiques p. 73)**

Le premier jour d'observation, le 31 mars, quatre couples sont déjà installés : D-6, D-5, D-1 et I-8. En D-1 un nid construit avant la décrue de la Meuse est suspendu aux branchages. En I-8, le couple qui occupe les lieux exhibe une cérémonie de présentation de plantes.

La situation évolue rapidement au cours des premiers jours d'avril. Deux nouveaux couples s'installent au bord de la rive droite (le couple D-2b le 01/04, le couple D-3 le 06/04). Bien que le territoire occupé initialement par ces nouveaux venus semble peu délimité, les frontières territoriales de chaque site de nidification se dessinent rapidement à l'occasion des rencontres antagonistes fréquentes entre voisins (cf. séq. 4 p. 14). L'activité de chaque couple se concentre sur les territoires de nidification respectifs et bientôt les comportements se synchronisent au sein de la sous-population formée à ce moment de six couples. Les nids sont construits en quelques jours et les partenaires exhibent leurs parades à proximité (cérémonie de secouements de tête avec lissage ritualisé, cérémonie de la découverte, cérémonie de présentation de plantes).

Le couple D-5 se démarque déjà vis-à-vis de ses congénères, il ne construit pas de nid, seules quelques branches sont déposées sur le nichoir installé en D-5. Cette plateforme artificielle est utilisée par les partenaires D-5 pour les copulations. Chez les autres couples, dès que les constructions sont assez solides pour supporter le poids des oiseaux, les partenaires s'engagent dans la phase de copulations. Ce sont les mâles qui semblent prendre l'initiative d'inviter et de solliciter leur partenaire à l'accouplement. Au début les femelles sont très hésitantes, ce n'est qu'après de longues séquences au cours desquelles les mâles alternent invitations et sollicitations qu'elles se décident à monter leur compagnon (cf. séq. 6 p. 14).

Dès le 7 avril, les copulations se succèdent rapidement, nous assistons à des montes alternées mâle sur femelle et femelle sur mâle. L'activité de chaque couple semble stimuler l'activité des autres : dès qu'une copulation survient chez l'un, les montes sont bientôt observées chez les proches voisins. Cette phase d'excitation élevée se manifeste également par la fréquence des conflits territoriaux entre voisins à leur frontière commune. Tout se passe comme si ces rencontres antagonistes ne faisaient qu'amplifier à leur tour l'ardeur des oiseaux pour les copulations répétées (cf. séq. 7 et 8 p. 15).

Remarque sur le comportement territorial des couples D-1 et D-5

Début avril, le couple D-1 occupe deux territoires situés en D-1 et en G-2 sur chacun desquels il construit une ébauche de nid. La zone comprise entre D-1 et G-2 est défendue contre toute intrusion par le couple. Le 6 avril, le couple D-1 choisit le site D-1 pour exhiber ses parades d'invitation à l'accouplement mais, le lendemain, le "double" territoire est à nouveau entièrement occupé. Au cours de ces deux mêmes jours, le couple D-5 se met à circuler dans la zone d'observation pour visiter plusieurs sites alors qu'auparavant il demeurait calmement cantonné

sur le site D-5 (cf. séq. 2 p. 12). La zone G-2 devient tantôt le lieu de parade du couple D-5, tantôt celui du couple D-1. Si un couple d'intrus s'aventure dans cette région, il sera rapidement expulsé par D-1 ou par D-5. Les mâles de ces deux couples déploient une agressivité intense, parfois des intrus sont chassés de l'extrémité de l'ancien bras de la Meuse par le mâle D-1, puis c'est le mâle D-5 qui prend la relève pour les faire fuir vers l'embouchure (cf. séq. 5 p. 14).

En quelques jours d'observation, on peut déjà constater que certains individus se singularisent malgré l'apparence stéréotypée du comportement de l'espèce. A titre d'illustration, la **séquence 9** (p. 15) nous montre que si tous les grèbes défendent leur territoire, tous ne le font pas de la même manière : D-1 est le seul couple à avoir développé une stratégie de défense territoriale que nous avons qualifiée d'"attaque en tenaille". Nous aurons l'occasion d'en avoir d'autres démonstrations (cf. séq. 16 p. 19).

5) 08/04/1987 : 10h00-16h00

D-6 : Ils menacent et attaquent les couples D-5 et I-8. Une copulation a lieu sur le nid.

D-5 : Ils visitent les sites G-2 et D-1; on observe sur le nichoir des montes femelle sur mâle. Le mâle exhibe seul une cérémonie de présentation de plantes. Le couple D-5 dépose sur le nichoir des matériaux de construction.

D-3 : Le couple visite également les sites G-2 et D-1.

D-2b : Le mâle D-2b se montre très agressif. La femelle, lors d'un retour au site, exhibe la parade du lissage ritualisé après avoir échangé des secouements de tête avec son partenaire. Elle invite à l'accouplement à proximité du nid.

D-1 : Ils visitent le site G-2 bien qu'ils occupent toujours leur site D-1. On observe les cérémonies de secouements de tête avec lissage ritualisé et de présentation de plantes. Le mâle échangera quelques secouements de tête avec une femelle intruse.

G-2 : Un nouveau couple occupe le site G-2; on observe déjà des invitations à l'accouplement dans les branchages du site.

I-8 : Un couple occupe le site I-8, il a construit un nid et des copulations ont lieu sur la plateforme.

Résumé de l'observation

En début d'observation, la situation est fort calme, les seuls individus présents sont les couples D-5 et D-2b ainsi qu'un des membres du couple D-1.

En D-2b, après une cérémonie de secouements de tête, une parade d'invitation à l'accouplement a lieu à proximité du nid. Le couple D-3 fait son apparition, probablement revenu de l'embouchure; il est attaqué au passage par le mâle D-5 suivi de sa femelle en posture de sommeil. A peine revenu chez lui en D-4, c'est le couple D-2b qui s'avance vers le couple D-3 comme si D-2b venait voir qui s'approche puis, paisiblement, D-2b retourne ensuite à son site.

C'est au tour à présent de la femelle D-1 de tenter un retour vers son site, mais son chemin est barré par les menaces frontales du mâle D-2b qui s'est avancé jusqu'en F-4. Le mâle D-1, quant à lui, émet ses cris d'appel en direction de sa femelle alors qu'il se trouve en D-0. La femelle rebrousse chemin en se dirigeant vers l'embouchure alors que son mâle émet à nouveau un cri d'appel dans sa direction. Le mâle D-1 attend encore

quelques secondes puis s'en va en plongée rejoindre sa compagne en F-6. Tous deux reviennent vers leur site de nidification en D-1, malgré les menaces frontales du mâle D-2b (séquence 10).

A ce moment, un conflit violent oppose les couples D-6 et I-8 : I-8 s'avance jusqu'en G-8, le couple D-6, mâle en tête, se lance alors à l'attaque. I-8 retourne chez lui tandis que D-6 reste en F-8. Cette bagarre bruyante est suivie d'un échange de menaces frontales et de faux-plongeons entre les mâles D-3 et D-2b à leur frontière commune puis chacun rentre chez soi. *La femelle D-3, venant de l'aval (embouchure), tente de regagner son site mais est aussitôt menacée frontalement par le mâle D-5. Le mâle D-3 rejoint sa compagne et fait face au mâle D-5 pour échanger avec lui des menaces frontales pendant que la femelle D-3 rentre chez elle (séquence 11).* Un couple d'intrus arrive au centre de la zone d'observation, il est pris en chasse par le couple D-3 puis par le couple D-1 qui, lui, le repousse jusqu'en G-4.

En D-5, le mâle installé sur le nichoir invite à l'accouplement, sa femelle le monte à deux reprises. *Le mâle D-3, resté seul au site, émet son cri d'appel; quelques minutes après, on entend au loin le même type de cris émis par la femelle D-3 qui revient en longeant la rive droite. Dès son retour, a lieu une cérémonie de secouements de tête avec lissage ritualisé chez la femelle (séquence 12).* Un quart d'heure plus tard, le couple D-3 quitte le site et se dirige vers l'embouchure. Pour éviter les menaces frontales du mâle D-5 qui venait à sa rencontre, D-3 passe son chemin en plongée. Ce départ est suivi du retour du couple D-1 qui vient visiter le site G-2 avant de regagner le site D-1. C'est alors au tour du couple D-5 de visiter le site G-2. Là, la femelle D-5 invite son mâle à l'accouplement en pleine eau. Avant de rentrer au site D-5, le couple D-5 fait un détour vers le site D-1 mais le mâle D-1 s'est déjà avancé vers lui pour le menacer. A peine rentré au site, le couple D-5 semble prendre la relève pour venir menacer le couple I-8 en H-7, auparavant menacé par le couple D-6 actuellement rentré chez lui.

Succède alors un événement assez particulier : un intrus venu de l'aval (individu que l'on n'avait pas encore identifié jusqu'à présent) se dirige en D-1. Comme on pouvait s'y attendre, le couple D-1 se lance à l'attaque, mâle en tête et un violent combat entre mâles éclate en D-0. Ensuite, à notre grand étonnement, la femelle D-1 se met à suivre l'intrus qui s'éloigne pendant que son mâle reste seul en E-1. Au passage, la femelle D-1 et le mâle intrus sont menacés par le mâle D-5 qui s'est avancé au centre. Le mâle D-1 émet alors un cri d'appel en direction de sa femelle puis s'avance jusqu'en E-4 tout en criant. Un quart d'heure plus tard, la femelle D-1 réapparaît, elle surgit d'une plongée face à son mâle. Tous deux vont à nouveau visiter le site G-2 avant de retourner en D-1 (séquence 13). Ce retour est suivi de l'arrivée de la femelle D-2b; le couple D-2b exhibe aussitôt une cérémonie de secouements de tête de forte intensité avec lissage ritualisé chez la femelle. A peine rentré au site, le mâle D-1 monte sur le nid et sollicite sa compagne à l'accouplement, celle-ci reste en pleine eau à se toiletter. Son partenaire finit par la rejoindre. Au même instant on entend une copulation en I-8. Le couple D-5 circule beaucoup dans toute la zone d'observation. Le couple D-6, lui, n'est pas souvent sur son site et, lorsqu'il y revient, il n'y demeure pas longtemps. Lors d'un retour, il exhibe une cérémonie de secouements de tête de forte intensité avec lissage ritualisé. Ensuite une cérémonie de présentation de plantes a lieu, elle est uniquement conduite à son terme par le mâle D-6. Le couple D-6 se dirige alors vers son nid, y dépose quelques matériaux de construction puis les partenaires copulent sur le nid.

Une longue période de calme de 45 minutes est troublée par un échange antagoniste très bruyant entre D-5 et D-6. Le couple D-5 s'est avancé à 3 m à droite du nid D-6 alors que D-6 s'en était éloigné de 20 m. Directement, le couple D-6, mâle en tête, fonce vers D-5 et les deux mâles, en face à face, échangent des menaces frontales violentes puis s'attaquent sous l'eau. Les femelles de chaque couple restent à l'écart,

derrière leur mâle respectif. Dès qu'un mâle se tourne vers sa compagne, il échange avec elle des secouements de tête de forte intensité. Tout rentre dans l'ordre, chacun retourne chez lui avec, cette fois, la femelle en tête et le mâle qui ferme la marche, dos aux voisins (séquence 14).

L'observation se termine avec le couple D-1 en pleine parade : secouements de tête, lissage ritualisé, présentation de plantes. Cette harmonie est interrompue par l'arrivée d'un intrus, probablement une femelle, qui vient échanger des secouements de tête avec le mâle D-1. La femelle D-1 attaque alors la rivale en torpille et on assiste à une poursuite entre femelles (séquence 15). Un nouveau couple vient de s'installer au site G-2 où l'un des partenaires invite déjà à l'accouplement. Ceci donne lieu à une explosion d'agressivité en G-4 : le nouveau couple se retrouve aux prises avec les couples D-2b et D-5. Puis D-3 vient visiter le site G-2 à présent libre mais en est expulsé par le couple D-1. D-3 fuit vers le site D-1 avec le couple D-1 à ses trousses. Quand D-3 arrive en D-1, le mâle D-1 plonge pour surgir face à D-3. A nouveau, le couple D-1 vient de faire une démonstration de sa technique d'attaque en tenaille (séquence 16).

6) 09/04/1987 : 12h30-18h00

D-6 : La construction du nid est surtout entretenue par le mâle; deux montes mâle sur femelle ont lieu.

D-5 : On observe également deux montes mâle sur femelle sur le nichoir.

D-3 : Le couple construit enfin un nid au site D-3, à 20 m à gauche du nid D-2b. L'un des membres du couple D-3 tente une parade d'invitation à l'accouplement sur le nid D-6 mais en est expulsé par les propriétaires.

D-2b : Le mâle invite légèrement à l'accouplement puis c'est au tour de la femelle de solliciter l'accouplement. Ensuite on enregistre deux montes femelle sur mâle de même qu'une copulation "dérangée" par des fuligules morillons.

D-1 : D-1 copule au site D-1 puis reprend la construction d'une plateforme en G-2 sur laquelle il tente une monte.

I-8 : Ils entretiennent la construction du nid et y copulent.

Résumé de l'observation

A 12h30, la situation est très calme, tous les individus connus sont présents à l'exception de la femelle D-6. Le couple D-3 s'en va calmement vers l'embouchure, mâle en tête. On peut facilement les suivre aux jumelles jusqu'à cet endroit; on constate alors qu'il leur faut moins de dix minutes pour parcourir une telle distance.

A 13h10, le mâle D-6 est toujours seul au site et interrompt de temps à autre son toilettage pour émettre des cris d'appel, corps orienté vers l'embouchure. Le couple D-5 s'en va également vers la Meuse. A 13h30, on observe une monte mâle sur femelle en I-8. Deux minutes après, la femelle de D-6 revient au site D-6 et se toilette à quelques mètres du nid. Son compagnon va et vient comme s'il cherchait à l'amener près du nid mais elle continue sa toilette. Le mâle D-6 vient alors se toiletter auprès d'elle puis retourne près du nid, enfin suivi par sa partenaire en posture de sommeil. Le mâle monte sur le nid tandis que la femelle reste à un mètre et se toilette puis elle menace frontalement à distance la femelle D-5 en s'éloignant. Elle se rapproche du nid sur lequel le mâle est toujours en position d'invitation à l'accouplement et elle adopte à nouveau la posture de sommeil. On entend encore une copulation au nid I-8. Quant au mâle D-2b, il invite légèrement à l'accouplement, c'est-à-dire qu'il couche simplement son cou à l'horizontale sur le nid. A 13h50, le mâle D-6 est toujours dans la même position; sa femelle se repose à proximité (séquence 17).

A 13h55, le couple D-3 rentre au site et, au passage, il menace le couple D-2b qui s'est légèrement avancé vers lui. Le couple D-3 exhibe ensuite une cérémonie de secouements de tête. Le couple D-2b revient près de son nid où la femelle sollicite l'accouplement. Peu de temps après, c'est le mâle qui sollicite et invite sa femelle à la monte, ce qu'elle fait assez rapidement à deux reprises consécutives. Le mâle de D-5 revient au site et on assiste directement à deux montes mâle sur femelle au nichoir. Ce retour est suivi par celui de D-1 suivi de loin par un couple d'intrus. *Lors du passage de D-1, ce dernier échange des menaces frontales violentes avec le couple D-2b puis, chacun chez soi, ils copulent simultanément en D-2b et D-1 (séquence 18)*. Ensuite D-1 vient visiter le site G-2 puis s'éloigne à nouveau du côté de l'embouchure où les intrus sont également partis.

Vers 14h20, on entend une copulation mâle sur femelle en D-5 sur le nichoir tandis que D-3 construit activement son nid. A 14h40, deux montes mâle sur femelle ont lieu au nid D-6, suivis d'une copulation dérangée par un couple de fuligules morillons en D-2b. En D-3, la construction est tellement rapide que l'on peut déjà remarquer une petite plateforme située à 20 m à gauche du nid D-2b.

A 15h00, on observe une monte mâle sur femelle en D-6 en même temps qu'une copulation en D-2b. Cinq minutes plus tard, c'est en I-8 qu'une copulation a lieu; on entend une seconde après sept minutes. A cet instant, le mâle D-6 est sur le nid et sollicite l'accouplement pendant que sa femelle s'apprête à le monter (séquence 19). Le couple D-1 visite le site D-5 inoccupé puis le couple D-1 s'approche à moins de 3 m du nid D-6. La femelle D-6 s'écarte du nid et vient menacer frontalement à distance le couple D-1 qui se tient en posture de qui-vive. Cependant, de l'autre côté du site D-6, arrive également un couple d'intrus, si bien que la femelle D-6 se retrouve encerclée, quatre grèbes à moins de 2 m d'elle. Elle quitte la posture de menace frontale lorsque son compagnon descend du nid pour la rejoindre. C'est lui qui fait fuir les deux couples, suivi de sa partenaire restée en retrait, en posture de menace frontale (séquence 20). En prenant la fuite, les partenaires D-1 se séparent, chacun partant dans une direction opposée. Au centre du plan d'eau, le mâle D-1 prend en chasse le couple d'intrus; directement, la femelle D-1 se précipite en courant sur l'eau, battant des ailes, en direction des intrus, qui prennent la fuite (séquence 21).

A 15h35, le site D-6 semble inoccupé, la femelle du couple D-3 s'installe sur le nid D-6 mais aussitôt le couple D-6 revient et chasse le couple opportuniste qui plonge dans la direction de l'embouchure (séquence 22).

A 15h50, le couple D-1 occupe à nouveau le site G-2 et recommence à y construire un nid. *Un quart d'heure plus tard, un couple d'intrus se dirige vers le site D-1. La femelle D-1, très hardie, se rue littéralement vers eux pour les expulser (séquence 23)*. Cinq minutes après, le couple D-1 visite le site D-6 mais le mâle D-6 vient directement les menacer; la femelle D-1 fuit vers l'embouchure tandis que son compagnon se dirige vers le site D-5. A ce moment, la femelle D-5 tente de rentrer chez elle mais le mâle D-1 se lance à sa poursuite, lui-même attaqué au passage par le mâle D-6. A 16h20, le couple D-5 revient à proximité du nichoir.

La situation se calme pendant quinze minutes puis on entend une copulation en I-8. Le mâle D-6 est seul depuis longtemps sur son territoire et, de temps à autres, il pousse ses cris d'appel. Il menace violemment le couple D-5 qui s'est approché de son nid, mâle D-5 en tête. Le mâle D-6 s'écarte ensuite à 10 m de son nid et, orienté vers l'embouchure, il émet plusieurs cris d'appel avant de venir à nouveau menacer violemment le couple D-5 resté à proximité du site D-6. Le mâle D-5 riposte à intensité égale aux menaces frontales du mâle D-6; la femelle D-5 reste à l'écart en posture de qui-vive.

A 16h50, le couple D-3 revient sur son site; ce retour donne lieu à une contestation territoriale entre D-3 et D-2b à leur frontière commune à 3 m en amont du nid D-3. C'est là que les mâles voisins échangent des menaces frontales bruyantes et faux-plongeurs tandis que les femelles restent à l'arrière du conflit. Puis, chez le couple D-3, les plongeurs en avant sont alternés entre partenaires, bien que cette série de plongeurs ne semble pas dissuader le mâle D-2b qui s'avance de plus en plus vers D-3 en posture de pré-attaque. Les deux mâles antagonistes se retrouvent alors en posture de pré-attaque à peine distants de 20 cm. Des cris intenses de menace sont émis, entrecoupés de mouvements de confort hors de propos de plus en plus fréquents. De la sorte, l'ardeur des deux opposants se calme progressivement, le combat est évité et chacun retourne chez soi pour échanger intensément des salutations avec son partenaire (séquence 24). A 17h02, la femelle D-6 rejoint enfin son compagnon puis ils s'en vont tous les deux vers l'embouchure. A 17h07, la femelle D--1 regagne le site G-2 et une copulation a directement lieu sur la petite plateforme construite en G-2. Le couple D--1 vient ensuite visiter les alentours du site D-3, mais il est repoussé par les menaces simultanées de D-3 et D-2b en parfait accord, alors qu'ils viennent à peine d'éviter un combat sanglant (séquence 25).

7) 10/04/1987 : 13h45-17h45

D-6 : Le mâle invite et sollicite longuement l'accouplement; on observe des montes mâle sur femelle et femelle sur mâle.

D-5 : Le couple se met à construire en D-3; il apporte des matériaux sur le nid D-3 en l'absence des propriétaires.

D-2b : On observe de nombreuses copulations mâle sur femelle.

D--1 : Ils restent longtemps absents, leur retour semble déclencher des explosions d'agressivité.

I-8 : Les partenaires copulent sur le nid.

Trois couples font leur apparition : X-Y qui parade en pleine eau et visite le site G-2, X-X et un troisième couple d'intrus.

Résumé de l'observation

A 13h45, la situation est assez calme : en D-6 le mâle est couché sur le nid en posture d'invitation à l'accouplement, sa femelle se trouve à 3 m en posture de sommeil; le couple D-5 se promène au centre du plan d'eau; D-3 est en pleine construction; D-2b est en posture de sommeil à proximité de son nid; D--1 est au centre. A 14h10, on observe deux copulations successives mâle sur femelle au nid D-2b pendant que le couple I-8 est chassé de F-5 par le couple D-5. Le couple X-Y fait sa première apparition et va parader en D-0 : il exhibe une longue cérémonie de secouements de tête avec lissage ritualisé qui finit par être interrompue par les menaces frontales de la femelle D--1.

A 15h00, le mâle D-6 est toujours sur son nid et sollicite l'accouplement; la femelle, d'abord très hésitante, finit par monter son partenaire. A 15h30, le couple X-Y parade en F-4; il exhibe une magnifique cérémonie de la découverte : c'est le mâle qui adopte la posture du chat tandis que la femelle exécute la résurgence spectrale. Cette cérémonie est suivie de longs secouements de tête d'une intensité maximale d'abord, d'intensité décroissante ensuite avec lissage ritualisé. Puis le mâle circule de F-4 à F-7 en faisant des va-et-vient en posture d'invitation à l'accouplement, suivi de très près par sa compagne (séquence 26). Ensuite, le couple X-Y échange des menaces frontales avec D--1 lors du retour de ces derniers.

A 15h35 et 15h40, on entend une copulation en D-2b. La femelle de X-Y vient à proximité du site D-2b, mais elle est directement attaquée en plongée par un des membres du couple D-2b. La femelle X-Y fuit et se retrouve à la frontière des sites D-2b/D-3, elle en est expulsée par les menaces frontales des deux mâles D-3 et D-2b. Elle se dirige alors vers l'embouchure et, au passage, est menacée par la femelle D-5 suivie de son mâle. Elle revient vers le site D-3 mais subit à nouveau les menaces des propriétaires. Elle s'écarte enfin en posture de qui-vive en poussant régulièrement un cri aigu particulier. A 16h00, on observe en F-6 un échange de menaces frontales entre les couples D-5 et X-Y. Un autre couple d'intrus, X-X, se trouve non loin de là, en F-8. Au même moment, on entend une copulation au nid I-8. *Cinq minutes après, le couple D-1 vient subitement attaquer le couple D-2b alors que l'un des partenaires se trouvait en pleine sollicitation active à l'accouplement et que l'autre s'apprêtait à le monter. Le couple D-1 se rue vers le couple D-2b; le membre du couple D-2b, qui était en posture de sollicitation n'a même pas le temps de sauter à l'eau avant de répondre une première fois à cette attaque subite. Les deux couples échangent de nombreuses menaces frontales très bruyantes avec faux-plongeurs et chacun, par moment, recule pour échanger des secouements de tête très intenses avec son partenaire avant de se lancer à nouveau dans l'affrontement. Ensuite D-1 s'écarte du site D-2b (séquence 27).*

Vers 16h25, X-Y vient parader en G-2 mais est directement expulsé des lieux par la femelle D-1, très agressive, suivie par son mâle. Le couple X-Y, plus paisible, s'écarte simplement et vient parader en pleine eau. Le mâle X-Y, en posture d'invitation à l'accouplement, circule lentement de F-6 à F-4 en faisant des va-et-vient, suivi de très près par sa femelle en posture de pré-monte. A 16h30, il y a une monte mâle sur femelle en D-2b suivie dix minutes plus tard d'une monte mâle sur femelle en D-6 pendant que X-Y continue ses va-et-vient toujours avec des attitudes typiques de l'accouplement. *Le mâle D-6 quitte le nid directement après une nouvelle copulation. La femelle D-6 reste au site pendant que son partenaire plonge en direction de X-Y pour ressurgir bec pointé dans le ventre du mâle X-Y qui lui, saute littéralement en l'air. Suite à cette attaque en torpille, les deux mâles s'affrontent avec violence en F-7, chacun tentant de saisir le bec de l'autre pour le forcer la tête dans l'eau. Ils tenteraient de se noyer mutuellement qu'ils ne se comporteraient pas différemment. Le mâle D-6 finit par rejoindre sa femelle restée au site et échange avec elle des secouements de tête de forte intensité pendant que X-Y exhibe les mêmes comportements d'apaisement. Puis D-6 copule aussitôt sur le nid, le mâle montant sa partenaire (séquence 28).*

A 16h55, le couple D-5 se dirige directement vers le site D-3 inoccupé et place des branches sur le nid D-3 ! Pendant ce temps, le second couple d'intrus X-X est chassé des alentours du site D-6 par ses propriétaires. X-Y lui, vient visiter le site G-2, la femelle en tête suivie par son mâle. A 17h00, on entend une copulation en I-8; pendant ce temps, X-Y parade en F-3 et il exhibe une cérémonie de secouements de tête avec lissage ritualisé avant d'aller visiter le site D-1 inoccupé. A 17h05, on entend une copulation en D-2b tandis que X-Y revient en F-8 en menaçant un couple d'intrus. Quant au couple D-5, il construit toujours avec énergie en D-3; à 17h20, la femelle D-5 s'en va vers l'embouchure. Une minute après, on observe une monte mâle sur femelle au nid D-2b directement suivie par un échange de menaces frontales entre le mâle D-5 et le couple X-Y en F-5, puis le mâle D-5 revient sur son site D-5. A 17h35, la femelle D-6 revient à proximité du nid, sur lequel le mâle vient de s'installer pour solliciter l'accouplement.

8) 13/04/1987 : 18h30-20h30

D-6 : On observe trois copulations sous les branches dont une pour laquelle on a pu identifier qu'il s'agissait de la monte du mâle.

D-5 : Le mâle sollicite l'accouplement sur le nichoir; ensuite, c'est le mâle qui monte la femelle.

D-3 : Après une contestation territoriale entre D-3 et D-2b, D-3 retourne à son ancien site en D-4 et l'un des partenaires y invite à l'accouplement.

D-2b : La femelle invite à l'accouplement couchée sur le nid de leurs voisins D-3.

D-1 : Le couple D-1 occupe toujours le même vaste territoire; il a construit un nouveau nid près de la rive droite bien que l'ancien nid de la rive gauche ne soit pas détruit. Une copulation a lieu sur ce nouveau nid.

G-2 : Un nouveau couple occupe le site G-2 mais est bientôt expulsé par les couples D-5 et D-1.

X-Y : Le mâle continue à circuler en posture d'invitation à l'accouplement, sa femelle le suit dans l'attitude typique qui précède la monte en émettant un cri plaintif.

Trois nouveaux couples circulent dans notre zone d'observation.

9) 14/04/1987 : 18h45-20h30

D-6 : Deux copulations ont lieu sur le nid.

D-5 : Ce couple se montre toujours aussi agressif et n'hésite pas à venir menacer le couple X-Y sur le site D-6, situation opposant alors D-5 et D-6.

D-3 : Ils occupent à nouveau leur site en D-3 et on observe une copulation sur le nid.

D-2b : Trois copulations ont lieu sur le nid.

D-0 : Un nouveau couple vient s'installer en D-0, à 20 m du nid D-1, mais il y subit les attaques du couple D-1 qui défend toujours un vaste territoire.

D-1 : Le couple se déplace de D-1 à G-2 et chasse tout couple qui tente de s'installer dans cette zone.

G-2 : Le nouveau couple G-2 tente de s'installer mais est repoussé par l'agressivité du couple D-1.

X-Y : Le mâle invite toujours à l'accouplement en H-5 sans vraiment s'établir à proximité d'une berge.

10) 15/04/1987 : 14h45-18h50

D-6 : Le mâle reste longtemps installé sur le nid, sa compagne à proximité, et trois copulations ont lieu dont deux montes du mâle.

D-5 : Le mâle sollicite l'accouplement sur le nichoir à plusieurs reprises puis c'est au tour de sa compagne d'adopter le même comportement.

D-3 (= D-3b) : On observe trois copulations sur le nid.

D-3a : Un nouveau couple (D-3a) vient de s'installer en D-3a, c'est-à-dire à la frontière des territoires D-3 (D-3b) et D-2b. On y observe des invitations à l'accouplement et des cérémonies de secouements de tête avec lissage ritualisé.

D-2b : Il y a également des copulations et, comme en D-6, le mâle D-2b reste sur le nid.

D-1 : Le couple a construit un troisième nid à proximité du second en D-1. Le couple visite à nouveau le site G-2 puis retourne en D-1 pour copuler trois fois sur le nouveau nid.

G-2 : Le couple G-2 occupe le site G-2.

I-8 : Le couple occupe le site I-8.

X-Y : Le couple est en H-7 et le mâle invite à l'accouplement en pleine eau.

Résumé de l'observation

A 14h45, l'observation débute avec une copulation en D-3b suivie d'une copulation en D-2b. Un troisième couple (D-3a) s'est installé entre les sites D-3b et D-2b, juste à gauche du nichoir, à la frontière entre les territoires D-3b et D-2b. A 15h05, les couples D-3a et D-3b s'affrontent en échangeant des menaces frontales violentes puis le couple D-3a s'écarte. Il vient visiter le site D-5 puis il s'approche du piquet D-6. En D-6, le mâle demeure sur son nid, sa femelle à proximité. Quant aux autres couples, en D-1 la femelle est seule, en G-2 le couple occupe son site comme en I-8 et le couple X-Y se trouve en H-7. Le mâle X-Y s'avance en posture de menace frontale jusqu'en E-7 pour repousser un mâle intrus.

A 15h17, l'un des membres du couple D-3a est en posture d'invitation à l'accouplement puis les partenaires échangent des secouements de tête avec lissage ritualisé. Le couple X-Y s'avance vers le couple G-2 et le fait fuir jusqu'en G-7 sans pour autant adopter la posture de menace frontale. Ensuite, le couple G-2 revient vers le site G-2; le mâle G-2 adopte alors la posture de menace frontale et repousse de la sorte la femelle D-1 jusqu'en F-3. A 15h40, un affrontement violent explose entre les couples D-2b, D-3b et D-1, à quelques mètres du nid D-2b. Cinq minutes après, une seconde bagarre violente oppose les couples D-6 et D-1 à proximité du nid D-6 : les deux mâles s'affrontent et se battent tandis que chaque femelle reste derrière son compagnon, en posture de menace frontale. A 16h10, le mâle D-5 installé sur le nichoir sollicite l'accouplement, sa femelle reste impassible à proximité. *A 16h15, une nouvelle bagarre violente oppose les couples D-5, G-2 et D-1 à 4 m du nid G-2. Initialement, c'est le couple D-5 qui traverse toute la largeur du plan d'eau pour venir menacer et attaquer le couple G-2 en G-2. Un combat oppose les mâles D-5 et G-2, au cours duquel la femelle G-2 est séparée de son compagnon. Elle s'éloigne vers l'embouchure pendant que le mâle G-2 est attaqué par le couple D-1. Le couple D-1 semble avoir été attiré par les cris de menaces de D-5 et D-2 car, avant cet affrontement, D-1 se reposait paisiblement à proximité du site D-2b (séquence 29).*

A 16h20, le mâle X-Y parade en pleine eau : il circule en G-7 en posture d'invitation à l'accouplement en émettant le cri plaintif typique de la pré-monte, sa compagne le suit de très près. A 16h35, le mâle D-5 installé sur le nichoir sollicite l'accouplement puis descend de la plateforme tandis que sa compagne y prend place et adopte à son tour la posture de sollicitation. A 16h40, on enregistre une copulation en D-2b. A 17h00, on entend en D-1 une copulation qui a lieu sur le troisième nid construit par ce couple.

A 17h05, une violente bagarre éclate entre les couples D-3b et D-3a; cet affrontement est suivi du départ de D-2b et D-3b qui ne reviendront que vingt minutes plus tard. C'est d'abord le couple D-2b qui tente de regagner son site en faisant un large détour par le site D-1 avant de revenir à proximité de son territoire. Aussitôt, le mâle D-3a menace le couple D-2b et l'empêche de la sorte de se rapprocher du nid D-2b. A ce moment-là, le couple D-3b revient chez lui malgré les menaces frontales du mâle D-3a qui s'est alors dirigé vers D-3b. Le couple D-2b semble profiter de cette occasion pour regagner son site (séquence 30).

A 17h40, la femelle G-2 arrive au site G-2 en poussant deux cris d'appel; elle reste quelques instants en G-2 puis plonge lorsque le couple D-6 s'avance vers elle, femelle en tête en posture de menace frontale. La femelle G-2 fait surface, plonge à nouveau pour resurgir devant le couple D-6 qui l'attaque alors sans tarder. La femelle G-2 fuit vers l'embouchure mais son chemin est interrompu par les menaces du couple X-Y qui s'est avancé en F-7. La femelle G-2 s'écarte de X-Y pour rejoindre son

partenaire, tous deux s'éloignent alors vers l'embouchure. Aux abords de l'île, le mâle G-2 fait demi-tour et revient vers le site G-2 tandis que la femelle continue son chemin vers l'embouchure; à 17h57 elle regagnera son site (séquence 31).

A 18h15, un affrontement oppose les mâles D-2b et D-1 à proximité du nid D-2b. Une minute après, on entend une copulation à quelques mètres de là, en D-3b. A 18h17, le couple D-5 s'approche du site D-2b, aussitôt il est menacé violemment par le mâle D-2b. Le couple D-1 vient visiter le site G-2 pendant que le couple G-2 demeure paisiblement en pleine eau à quelques mètres du site G-2. A 18h27 et 18h42, il y a une copulation en D-1 sur le troisième nid. A 18h45, on enregistre une copulation en D-3b suivie de deux montes successives en D-6, femelle sur mâle.

11) 17/04/1987 : 8h30-16h30

D-6 : On enregistre de nombreuses copulations : monte mâle sur femelle, mâle sur femelle, femelle sur mâle, mâle sur femelle, femelle sur mâle. Le mâle D-6 se montre fort agressif, il n'hésite pas à attaquer des intrus et à les poursuivre jusqu'en E-10.

D-5 : Le mâle invite à l'accouplement en D-4; le couple oscille de D-4 à D-6. Lors d'un échange de menaces avec les voisins D-3b, la femelle D-5 est expulsée du site D-4 par le couple D-3b pendant que son partenaire est poursuivi par le mâle G-2 qui vient de traverser le plan d'eau.

D-3 : Le couple recommence à construire en D-4 puis le mâle retourne en D-3 et invite sa partenaire à l'accouplement. On enregistre deux copulations dont l'une mâle sur femelle. Ce couple échange de nombreuses menaces frontales avec des intrus venus visiter le site et avec les voisins D-2b.

D-2b : La principale activité du couple se résume en de nombreuses montes (mâle sur femelle, femelle sur mâle, mâle sur femelle, indéterminé, mâle sur femelle, mâle sur femelle, mâle sur femelle, mâle sur femelle, femelle sur mâle). La femelle, après une copulation, vient menacer le couple D-5 en D-4 et le repousse jusqu'aux limites du territoire D-5.

D-0 : Ce couple cherche à s'installer en D-0 où il commence à construire mais il doit affronter les nombreuses menaces de D-2b, D-1 et G-2.

D-1 : Une cérémonie de présentation de plantes a lieu en D-1 puis les partenaires copulent à de nombreuses reprises (sept copulations). *En fin d'observation, le mâle D-1 vient parader face à la femelle G-2 : il surgit devant elle par résurgence spectrale, mais celle-ci l'attaque aussitôt (séquence 32).*

G-2 : Le mâle de ce couple devient très agressif, il va jusqu'en D-5 pour attaquer et expulser des intrus. Il échange également de nombreuses menaces avec D-1 en E-3. Le couple G-2 apporte des matériaux sur son nid dans lequel un premier oeuf a été pondu. On observe encore trois montes mâle sur femelle. La femelle, restée seule au site, est rejointe par le mâle D-1 mais dès la résurgence spectrale de celui-ci elle fonce littéralement sur lui pour lui lancer un coup de bec dans le poitrail.

I-8 : Ce couple est assez stable et calme; on observe une copulation.

X-Y : Le mâle circule toujours en I-6, en posture d'invitation à l'accouplement, suivi de près par sa femelle qui tente plusieurs fois de le monter en pleine eau. Ils exhibent ensemble une très belle cérémonie de la découverte où le mâle adopte la posture du chat tandis que la femelle assume la résurgence spectrale. Cette cérémonie est suivie d'un long échange de secouements de tête avec lissage ritualisé.

Notre zone d'observation est littéralement envahie par des couples d'intrus qui cherchent à s'installer. Ceci semble susciter une sorte de "coopération" entre voisins qui se rassemblent pour expulser les étrangers. Nous avons notamment observé un couple d'intrus menacés violemment au site D-4 par le couple D-3b, le mâle D-5, le couple D-1 et le mâle G-2, tous réunis à cette occasion (séquence 33).

Commentaires : période du 08/04/1987 au 17/04/1987 (cf. tableaux synoptiques p. 73)

Au cours de cette période, de nombreux couples viennent visiter la zone observée, certains d'entre eux parviennent à s'établir plus ou moins rapidement (le couple X-Y le 10/04, le couple G-2 le 13/04, le couple D-0 le 14/04, le couple D-3a le 15/04). A la mi-avril, le secteur sous observation compte donc dix couples nicheurs.

En général, lorsqu'un nouveau couple cherche un site de nidification, il cède devant les menaces violentes des voisins proches du site convoité ou des individus les plus agressifs de la population comme le mâle D-5, le couple D-1 et le couple D-6 (cf. séq. 28 p. 22, 29 p. 24, 31 p. 24, 33 p. 25). Cette invasion de nouveaux couples entraîne avec elle un climat d'agressivité intense : lorsque les couples déjà établis n'affrontent pas des intrus, ils se lancent dans des échanges de menaces violentes avec leurs voisins à leurs frontières communes (cf. séq. 14 p. 18, 24 p. 21, 27 p. 22). De plus, comme les grèbes gagnent souvent la pleine Meuse pour aller pêcher, les allées et venues des congénères provoquent bien souvent des échanges antagonistes où chacun tente de faire obstruction au passage des autres. Dans ces circonstances, les plus mal lotis sont évidemment les couples installés au fond du "bras mort" comme D-0 et D-1 (cf. séq. 10 p. 17, 11 p. 18).

On peut donc constater qu'au sein même de la population installée, les couples se témoignent beaucoup d'animosité; cependant, ils paraissent parfois tous s'unir dans l'effort pour expulser un couple indésirable (cf. séq. 25 p. 21, 29 p. 24, 33 p. 25).

Grâce à la multiplicité des circonstances au cours desquelles l'agressivité se manifeste, il est à nouveau possible de mettre en évidence la variabilité comportementale des individus. Nous prendrons comme exemples les couples D-0 et G-2, tous deux installés depuis peu dans la zone observée. Alors que le couple D-0 se fait le plus "discret" possible et fuit le plus souvent devant les attaques, le mâle G-2, après quelques jours, devient rapidement l'individu le plus agressif de la population. Il n'hésite pas à traverser le "bras mort" pour attaquer le couple D-5 chez lui ou à venir menacer avec violence le couple D-1, s'attaquant de la sorte aux membres les plus agressifs des alentours. Nous pourrions ainsi qualifier le comportement du couple D-0 de conquête et défense passives du territoire : le comportement territorial se limite à sa plus simple expression, c'est-à-dire uniquement être présent sur le territoire comme force dissuasive pour les autres. Le couple G-2 adopterait la politique inverse de conquête et défense actives et dépasserait même celle-ci en allant "au devant du danger" : le mâle G-2 s'affirme en effet comme le membre le plus agressif de la population lorsqu'il vient menacer les couples D-5 et D-1 sur leur propre territoire alors qu'ils étaient initialement les plus querelleurs des environs. Comme autre exemple, le cas du couple D-3a est tout aussi significatif. En très peu de temps, ce couple D-3a parvient à s'installer entre les territoires D-3 et D-2b pourtant occupés. Une conquête aussi rapide d'un site au détriment des deux couples propriétaires et malgré leurs plus vives contestations n'est réalisable que si le couple opportuniste fait preuve d'une agressivité hors du commun, empêchant même les propriétaires de regagner le peu d'espace qui leur reste (cf. séq. 30 p. 24).

La fréquence et l'intensité des manifestations agressives dans la vie du grèbe posent évidemment la question : pourquoi ? Une réponse partielle pourrait être donnée au niveau des "risques" intraspécifiques qu'un couple peut rencontrer en ce début de saison de reproduction. En effet, de nombreux couples circulent à la recherche d'un site de nidification, dès qu'un territoire est délaissé même très éphémèrement par ses propriétaires, il est rapidement convoité par des opportunistes (cf. séq. 16, p. 19, 22 p. 20, 23 p. 20). Nous avons également émis l'hypothèse qu'un grèbe peut quitter son ou sa partenaire pour former un nouveau couple. Jusqu'à présent les "liaisons extraconjugales" se sont limitées à quelques échanges de secouements de tête (cf. séq. 13 p.18) mais nous verrons notre hypothèse se confirmer au cours des observations (cf. synthèse I p. 37, couple H-3 et séq. 41 p. 31). Dans ces circonstances, nous comprenons également mieux pourquoi des partenaires émettent sans cesse des cris d'appel lorsqu'ils sont séparés; pourquoi les mâles n'hésitent pas à aller rechercher leur femelle aux prises avec des congénères (une menace peut en effet être suivie par des secouements de tête de salutation entre étrangers du sexe opposé) (cf. séq. 3 p. 13, 10 p. 17, 11 p. 18, 12 p. 18, 13 p. 18, 20 p. 20); pourquoi les femelles souvent moins agressives que les mâles n'hésitent toutefois pas à se lancer à la poursuite de femelles étrangères (cf. séq. 15 p. 19, 21 p. 20, 32 p. 25).

12) 21/04/1987 : 06h30-12h30

D-6 : Tout au long de l'observation, le mâle D-6 reste seul à proximité de son site. Il se rapproche de son nid pour chasser des intrus envahissant les lieux. Un couple étranger parvient toutefois à s'installer sur le nid D-6 et s'y accouple avant d'être expulsé par le propriétaire. Ensuite, le mâle D-6 revient de temps en temps à proximité du nid et émet ses cris d'appel. Lors des quelques retours de la femelle D-6, des copulations rapides et souvent silencieuses ont lieu sur le nid. C'est ainsi que la femelle monte son partenaire à deux reprises. Ensuite, le couple exhibe une cérémonie de présentation de plantes à proximité du site.

D-5 : Le couple D-5 est présent au début de l'observation, il se repose à proximité du nichoir; nous ne le verrons plus par la suite; c'est un couple d'intrus qui fréquentera alors les lieux.

D-3 : Le couple construit avec acharnement son nid en D-3 et y copule une fois. Il quitte le site pour n'y revenir qu'en fin d'observation.

D-2b : L'un des membres du couple est couché sur le nid pendant que son partenaire, probablement le mâle, circule à proximité en posture de menace frontale pour venir de temps à autres échanger quelques brèves menaces avec le couple D-3 à leur frontière commune. *Ensuite, survient une bagarre très violente succédant à l'intrusion d'un couple étranger qui cherchait à s'installer à droite du nid D-2b (en D-2a). Cet affrontement oppose tout d'abord les couples D-2b et D-2a, puis D-0 et le mâle G-2 viennent se joindre à la bagarre qui a lieu en D-2. Le couple D-2a est finalement expulsé et vient au centre du plan d'observation (séquence 34).* Le couple D-2b retourne à proximité de son nid et y apporte des matériaux de construction; ensuite, le mâle monte la femelle. Le couple D-2b se dirige vers l'embouchure puis le mâle revient seul au site, émet plusieurs cris d'appel avant de repartir vers l'embouchure. *C'est durant l'absence du couple D-2b qu'un couple d'intrus prend possession du site : non seulement il apporte des matériaux sur le nid D-2b mais il copule à trois reprises et menace tout individu qui s'approche. C'est notamment le cas d'un couple d'étrangers venus visiter le site D-0 : à peine arrivé dans les alentours du site D-2b, ce couple d'étrangers est violemment menacé par le couple opportuniste installé en D-2b puis par le mâle D-6 qui s'est avancé jusqu'en D-2 pour venir manifester son animosité. Bien que ce couple d'étrangers se soit écarté du site D-2b, les échanges de*

menaces persistent un moment entre le mâle D-6 et le mâle intrus installé en D-2b puis le mâle D-6 retourne chez lui (séquence 35). Ce n'est qu'au retour des propriétaires du site D-2b que les opportunistes quittent les lieux; cette séquence est exposée plus loin (pp. 28-29).

D-2a : Un nouveau couple occupe le site D-2a, site très étroit, coïncé entre D-2b et D-0. Le couple D-2a doit subir les menaces des deux côtés mais parvient quand même à apporter des matériaux au site.

D-0 : Le couple D-0 construit rapidement un nid à gauche du nid D-1, bien que ce couple D-0 soit harcelé par les menaces violentes du couple voisin D-1, tout en étant occupé à ne pas se laisser envahir par le couple D-2a qui vient de s'installer à proximité de D-0. En fin d'observation, il y aura une monte mâle sur femelle sur l'ébauche de nid que D-0 a déjà construite.

D-1 : En dehors des comportements agressifs dirigés vers leur nouveau voisin D-0, l'activité du couple D-1 se centre sur la consolidation du nid qui contient déjà un œuf. Les copulations persistent; on observe deux montes dont une mâle sur femelle. Un membre du couple est souvent vu couché sur le nid, comme si la couvaison prenait cours.

G-2 : Bien qu'il se soit installé tardivement, le couple G-2 couve déjà une ponte de quatre œufs. C'est principalement la femelle qui demeure sur le nid pour couvrir. De temps à autre, son partenaire vient la relayer mais il ne reste jamais longtemps sur le nid. Quand c'est lui qui couve, la femelle apporte des matériaux de construction pour consolider la plateforme. Lorsque c'est la femelle qui couve, le mâle reste dans les environs du site et expulse tout intrus, parfois à plus de 30 m du nid.

I-8 : Le couple est toujours aussi stable et "discret", il n'hésite toutefois pas à attaquer le couple X-X qui vient parader à proximité du site.

X-Y : Le couple se trouve toujours en H-7. Bien qu'il ne se rapproche guère de la berge pour établir un site et y construire un nid, le mâle se montre toutefois très agressif lorsque des individus passent au centre du plan d'eau, en G et F, 6 et 7. Il n'hésite pas à les menacer et à les poursuivre comme s'il défendait un territoire situé au centre du plan d'eau.

X-X : Un autre couple circule également au centre du plan d'eau en se comportant comme X-Y, c'est-à-dire que le mâle X-X circule lentement, en position d'invitation à l'accouplement, suivi de très près par sa compagne.

Résumé du violent affrontement qui a eu lieu en D-2, en fin d'observation

Nous rappelons qu'à ce moment le couple D-2b a quitté la zone d'observation, un couple d'intrus s'installe au site D-2b, copule et défend le territoire contre toute intrusion. De retour, les propriétaires D-2b se dirigent vers leur site. Aussitôt, les intrus s'avancent et les menacent violemment, si bien que D-2b s'écarte vers le site D-1. Le couple D-2b revient alors à la charge, comme s'il avait dû prendre son élan en faisant un tel détour avant de se lancer dans un affrontement violent. Les deux mâles rivaux échangent aussitôt des menaces frontales intenses et très bruyantes. La femelle D-2b reste derrière son partenaire tandis que la femelle opportuniste est toujours installée sur le nid D-2b. Les deux mâles se lancent littéralement l'un sur l'autre, l'intrus parvient à saisir le bec du mâle D-2b et le force la tête dans l'eau en immergeant complètement son adversaire par le poids de son corps. Cette lutte dure tellement longtemps que nous étions persuadée que le mâle D-2b n'en réchapperait pas. Il finit toutefois par se dégager de l'emprise du rival et resurgit à quelques mètres du lieu de combat. Aussitôt, les deux mâles se ruent à nouveau l'un sur l'autre, un second combat très violent éclate entre eux, tandis que les femelles restent à l'écart en posture de menace frontale et poussent les cris typiques. Le spectacle semble attirer tous les occupants des alentours qui s'approchent rapidement et encerclent le combat : c'est d'abord D-3 qui vient, puis le mâle G-2 qui traverse toute la largeur du plan d'eau, puis D-6, X-X, D-0 et le mâle D-1. L'excitation gagne tout le monde et

atteint son paroxysme, il n'est bientôt plus possible d'identifier les individus en lutte, tellement les affrontements émanent de toute part, les opposant chacun à tous. Chaque fois qu'un mâle se retranche légèrement du combat général, c'est pour échanger des secouements de tête d'une intensité maximale avec sa partenaire avant de se lancer à nouveau à corps perdu dans la lutte. Ces huit couples sont concentrés dans un rayon d'un mètre, un mètre et demi sur le site D-2b et, dès que le nid D-2b est libre, un couple se rue littéralement sur cette plateforme pour s'y installer et solliciter l'accouplement. Aussitôt le mâle D-2b se lance à l'attaque pour expulser les opportunistes qui défilent sur son nid. C'est comme si, tout d'un coup, tous les grèbes de notre zone d'observation luttèrent sans merci pour conquérir un seul site disponible pour la nidification. L'excitation se calme progressivement au rythme des secouements de tête entre partenaires, comportement se communiquant de proche en proche. Chacun retourne alors chez lui, laissant les propriétaires regagner leur territoire, en D-2b. Quant au couple intrus responsable de la perturbation, il reste à quelques mètres en amont du nid D-2b... Le calme est enfin revenu (séquence 36).

13) 22/04/1987 : 13h30-17h00

D-6 : Le couple reste calmement à proximité du nid en posture de sommeil. Une monte mâle sur femelle a lieu sur le nid, puis le mâle prend en chasse un couple d'intrus et les repousse jusqu'en D-4.

D-5 : Le couple sera absent tout au long de l'observation.

D-3 : Le couple apporte des matériaux de construction; trois montes mâle sur femelle ont lieu sur le nid. Le mâle D-3 menace le couple d'intrus venu se réfugier en D-4 suite à la poursuite du mâle D-6.

D-2b : Quatre montes mâle sur femelle sont enregistrés pour ce couple. La femelle reste bien souvent couchée sur le nid après les montes, elle n'en descend que pour venir menacer des intrus à distance lorsque son partenaire s'est absenté. Lors d'un retour à son site, le mâle D-2b poursuit un couple d'intrus (le même couple chassé par le mâle D-6 et le mâle D-3) jusqu'en E-5 puis il revient près de son nid.

D-2a : Le couple oscille entre D-2 et D-1 puis circule un peu partout dans notre zone d'observation.

D-0 : Ils construisent toujours le nid; le mâle monte sa partenaire à trois reprises. Les échanges de menaces ont toujours lieu entre D-0 et D--1, chacun restant à plus ou moins un mètre de son nid respectif.

D--1 : Ils couvent à tour de rôle tout en apportant des matériaux sur le nid. Ils viennent toujours menacer D-0 à la frontière commune.

G-2 : La femelle couve pendant que le mâle circule calmement au centre du plan d'eau. Il fait cependant toujours preuve d'une agressivité intense et prend en chasse notamment un couple d'intrus qu'il poursuit jusqu'en D-1 puis qu'il refoule jusqu'en D-3.

X-Y : Quatre tentatives de monte femelle sur mâle ont lieu en pleine eau, en H-5. Le mâle X-Y s'avance jusqu'en E-6 pour chasser le couple D-2a.

X-X : Le couple exhibe une cérémonie de secouements de tête avec lissage ritualisé en G-6 puis en G-4. Le mâle circule en posture de menace frontale tout en émettant ses "raah", de G-4 à G-5. Le mâle exhibe alors une cérémonie de présentation de plantes en F-6 bien que sa compagne n'y participe pas. Le couple visite le site H-3. Une seconde séquence de lissage ritualisé se déroule en F-6 puis le mâle recommence à émettre ses "raah" tout en se promenant de G-3 à G-4.

14) 23/04/1987 : 09h30-16h30

D-6 : Le mâle reste longtemps couché sur le nid, la femelle monte le mâle à trois reprises.

D-5 : Le couple reste à proximité du nichoir puis copule une fois.

D-3 : Ils apportent des matériaux sur le nid; trois montes mâle sur femelle ont lieu sur la plateforme.

D-2b : La phase de couvaion débute avec le premier œuf, le mâle monte encore sa compagne à trois reprises.

D-0 : Le nid est achevé.

D-1 : Le couple est en pleine phase de couvaion, on observe toutefois encore une copulation.

G-2 : Lorsque la femelle couve, le mâle reste à proximité et défend un vaste territoire. Quand c'est le mâle qui couve, la femelle apporte des matériaux sur le nid.

X-X : Au moment où le couple semble s'installer en H-3, à quelques mètres à droite de notre poste d'observation, nous avons assisté à une scène très particulière, celle du changement de partenaire. Le mâle X-X (H-3) retourne ensuite au site H-3 avec sa nouvelle femelle, après avoir expulsé son ancienne compagne (cf. compte rendu de l'observation p. 31).

X-Y : Le mâle invite à l'accouplement en I-7.

Compte rendu de l'observation

A 09h30 la situation est très calme : en G-2, la femelle couve, son mâle se trouve au centre du plan d'eau; en D-1, un des membres du couple couve également; en D-0, un individu reste seul à proximité du nid; en D-2b, un grèbe couve seul; en D-3, les deux partenaires apportent des matériaux sur le nid; en D-5, le site est déserté; en D-6, le mâle chasse un couple d'intrus, puis vient apporter quelques branches sur le nid avant de s'y installer, tandis que sa compagne se toilette à quelques mètres; X-X est en posture de sommeil en G-4.

A 09h54, le mâle D-3 monte sa partenaire installée en posture d'invitation à l'accouplement sur le nid. En F-7, un couple d'intrus exhibe la cérémonie de secouements de tête avec lissage ritualisé, puis le mâle s'écarte pour exécuter la cérémonie de présentation de plantes bien que sa partenaire n'adopte pas les mêmes comportements que lui. Ces intrus se dirigent ensuite vers le site D-6 mais ils sont directement repoussés par les menaces frontales à distance de la femelle D-6. Ils s'écartent alors vers le site D-5 puis rebroussement aussitôt chemin, refoulés jusqu'en D-7 par le couple D-5. En s'écartant vers D-7, le mâle intrus, en tête, adopte la posture du qui-vive suivi par sa femelle en posture de repos alors que c'est elle qui ferme la marche. Le couple D-5 les suit de quelques mètres, mâle en posture de menace frontale, femelle derrière lui en posture de repos.

A 10h10, le mâle D-6 est toujours installé sur le nid pendant que la femelle se repose en E-6. Le couple D-5 s'avance au centre du plan d'eau mais est menacé en G-4 par le mâle X-X. En D-3, la femelle vient de descendre du nid et la construction reprend son cours. En D-2b, la femelle, descendue du nid, apporte également des matériaux sur la plateforme pendant que le mâle se toilette à quelques mètres. En D-1 et G-2, un membre du couple couve paisiblement. A 10h30, on entend une monte femelle sur mâle en D-6. Un couple d'intrus se dirige vers les sites D-0 et D-1 mais en est aussitôt chassé par les menaces du mâle D-1 et du mâle D-0. A 10h32, une deuxième monte femelle sur mâle est observée en D-6.

De 10h35 à 11h00, le calme est rompu par une violente bagarre : les intrus qui s'étaient dirigés vers D-0 et D-1 viennent à proximité du nid D-3 couvé par la femelle : aussitôt, le mâle D-3 adopte la posture de préparation à l'attaque devant ce mâle intrus si proche qui, lui, s'apprête aussitôt à répondre par une attaque franche. Le combat inévitable a lieu entre ces deux mâles. La femelle D-3 saute du nid et vient menacer frontalement la femelle intruse pendant que les deux mâles se battent. D-3 réussit finalement à repousser les intrus jusqu'en D-5 puis il revient sur son site. C'est alors

qu'un combat généralisé survient, opposant le couple d'intrus, le couple D-5, le couple X-Y et le mâle G-2. X-Y et le mâle G-2 ont traversé le plan d'eau, apparemment attirés par le vacarme de la première lutte qui opposait les intrus à D-3 (séquence 37). Lors de la fuite du couple d'intrus au cours du second affrontement, la femelle de ce couple est séparée de son partenaire et se met à suivre le couple X-X (= H-3) au centre du plan d'eau. Alors que la femelle X-X était en plongée, le mâle X-X semble profiter de l'occasion pour échanger avec l'intruse quelques secouements de tête, bientôt interrompus par l'attaque directe de la femelle X-X dirigée vers la femelle intruse (séquence 38). Le couple d'intrus, enfin réuni, vient visiter le site D-4 mais en est expulsé par la femelle D-3 qui les menace à distance.

A 11h22, on entend une copulation en D-1. Le couple X-X vient visiter à plusieurs reprises le site H-3 situé à 10 m à gauche du nid G-2. A notre grand étonnement, le mâle G-2 semble tolérer la présence si proche du couple X-X, alors qu'il n'hésite pas à venir menacer et même attaquer des intrus à proximité de l'autre berge, traversant de la sorte toute la largeur du plan d'eau. A 11h33, le couple X-X apporte les premières branches pour construire une ébauche de nid. A ce moment là, en face, les mâles D-3 et D-2b s'affrontent à leur frontière commune puis chacun rentre chez soi et, avec une parfaite synchronisation, le mâle D-3 et le mâle D-2b montent leur femelle respective (séquence 39).

Au centre du plan d'eau, trois couples d'intrus se reposent. L'un d'eux se dirige vers D-1 mais est aussitôt refoulé par l'agressivité du mâle G-2 qui a traversé toute la largeur du plan d'eau. Quant aux deux autres couples d'intrus, ayant suivi le premier mouvement des intrus chassés par le mâle G-2, ils sont repoussés par la femelle D-0 qui les menace de près. L'un des couples intrus s'écarte et vient exhiber une cérémonie de présentation de plantes en F-5, aussitôt interrompue par le mâle X-X qui les attaque, suivi de sa compagne. Au retour, le couple X-X est à son tour attaqué par le mâle D-5; X-X n'insiste pas et s'écarte. Au centre du plan d'eau, le mâle X-X adopte alors la posture du chat et est aussitôt rejoint par sa femelle qui vient échanger avec lui des secouements de tête avec lissages ritualisés initiés par le mâle. Le couple X-X regagne le site H-3 et le mâle se met à construire pendant que sa partenaire reste à proximité, en posture de repos.

Un couple d'intrus s'approche du site D-0 où la femelle est seule. Elle tente de les repousser par ses menaces frontales et ses faux-plongéons mais la femelle intruse, très agressive, l'attaque aussitôt, accompagnée de son partenaire. Devant une telle agressivité, la femelle D-0 recule vers le site D-1 et les intrus viennent s'installer en D-0 (séquence 40).

A 13h00, on observe une monte femelle sur mâle en D-6. En H-3, le couple X-X est toujours en pleine construction parfois interrompue, lorsque le mâle G-2 les menace à distance.

C'est après une menace du mâle G-2 que le mâle X-X, s'étant écarté avec sa compagne au centre du plan d'eau, échange rapidement quelques secouements de tête avec une femelle étrangère, parade aussitôt interrompue par une attaque franche de la femelle X-X. Mâle et femelle X-X échangent alors des secouements de tête, puis le mâle s'écarte à toute vitesse en courant sur l'eau pour s'immobiliser rapidement et adopter la posture du chat. Sa femelle le rejoint par progression lente, cou dressé à la verticale, crête en deux huppées dressées, collerette à moitié écartée. Au moment où la femelle X-X est sur le point de rejoindre son mâle, toujours en posture du chat, la femelle étrangère surgit par résurgence spectrale devant le mâle X-X. Elle est aussitôt attaquée par la femelle X-X qui se rue sur l'intruse puis rejoint son compagnon pour échanger des secouements de tête intenses avec lui. La femelle intruse n'est cependant pas seule; elle est accompagnée d'un mâle dont les colorations du plumage ressemblent à celles du mâle X-X. Le mâle

X-X adopte à nouveau la posture du chat en s'écartant de sa compagne; aussitôt, la femelle étrangère resurgit devant lui dans la posture du "pingouin fantôme". Cette fois, ils ont le temps d'échanger des secouements de tête avec lissage ritualisé avant l'attaque de la femelle X-X qui expulse à nouveau la femelle étrangère. Pendant plus d'un quart d'heure, la femelle intruse suit à distance les moindres déplacements du couple X-X et, dès que l'occasion se présente (dès que la femelle X-X s'écarte un peu de son partenaire), la femelle étrangère et le mâle X-X en profitent pour se courtoiser avant une nouvelle attaque franche de la femelle X-X vers sa rivale. A 14h00, le mâle X-X exhibe toujours les parades du gros dos au centre du plan d'eau. Il s'oriente vers la femelle étrangère, qui plonge aussitôt, et non pas vers sa compagne qui est sur le point de le rejoindre. Il tourne même le dos à sa femelle alors qu'elle vient vers lui pour échanger des secouements de tête. La femelle rivale n'abandonne pas la partie et rejoint le mâle dès qu'elle en a l'occasion, surgissant devant lui par résurgence spectrale pour ensuite échanger des secouements de tête de plus en plus intenses. Arrivé à un tel niveau d'excitation, le mâle X-X est vu un bref moment en train de saluer le mâle qui accompagne la femelle étrangère, mais la femelle X-X vient directement remettre de l'ordre en attaquant le mâle intrus ! Suite à une bagarre entre les deux femelles rivales, la femelle X-X surgit face au mâle étranger, qui profite aussitôt de l'occasion pour la saluer. La femelle X-X lui adresse quelques légers secouements de tête, mais se dirige rapidement vers son compagnon. Celui-ci est déjà en pleine cérémonie de secouements de tête avec sa nouvelle conquête. A nouveau, la femelle X-X attaque sa rivale. La situation évolue rapidement; le mâle et la femelle étrangère s'engagent dans de nombreuses cérémonies de la découverte, comme si les attaques de la femelle X-X ne faisaient que renforcer leur ardeur à parader. Lors d'une attaque de la femelle X-X dirigée vers la femelle rivale, alors que le mâle attendait en posture du gros dos, il se rue sur sa propre compagne pour l'attaquer et la faire fuir. Dès qu'elle revient auprès de lui, il se lance à nouveau dans une attaque franche. Il la fait fuir de la sorte plus de dix fois, puis il rejoint la femelle étrangère et, ensemble, ils exhibent à nouveau les cérémonies de la découverte en toute tranquillité. La femelle X-X reste à l'écart et pousse ses cris d'appel en direction de son compagnon. Peu de temps après, le mâle qui accompagnait la femelle étrangère émet également ses cris d'appel. A 14h25, le mâle étranger se trouve seul au centre du plan d'eau et émet ses cris d'appel. Le mâle X-X se promène avec sa nouvelle partenaire, ils exhibent ensemble une cérémonie de présentation de plantes en G-4 avant de venir s'installer en H-3. A 14h35, le mâle X-X exhibe à nouveau la parade du chat, sa nouvelle compagne plonge aussitôt mais c'est son ancien mâle qui vient se poster devant le mâle pour lui adresser quelques secouements de tête. Aussitôt, le mâle X-X quitte la posture du chat et se rue sur le mâle intrus pour l'attaquer. L'ancienne femelle de X-X reste à distance puis s'éloigne vers l'embouchure suivie à un mètre cinquante par le mâle étranger (séquence 41).

A 14h45, on enregistre deux montes successives mâle sur femelle en D-2b. A 14h54, on peut observer une cérémonie de secouements de tête avec lissage ritualisé du mâle X-X avec sa nouvelle femelle au site H-3 pendant que le mâle X-Y invite à l'accouplement en pleine eau, en I-7. A 15h00, on entend une monte mâle sur femelle en D-3. Le nouveau couple X-X se trouve maintenant au centre du plan d'eau et parade : cérémonies de secouements de tête avec lissage ritualisé et cérémonie de présentation de plantes se succèdent. A 15h05, alors que le couple D-5 s'est montré très calme durant toute l'observation, il y a soudainement une copulation sur le nichoir. A 15h15, le couple X-X est toujours en pleine parade : après une cérémonie de secouements de tête avec lissage ritualisé, le mâle menace frontalement un intrus au centre de la zone d'observation puis adopte la posture du chat en exécutant des lissages ritualisés. A 15h45, le couple X-X a regagné le site H-3 et se met à construire une ébauche de nid. A 16h00, la situation est très calme, la plupart des grèbes sont en posture de sommeil ou se toilettent. A 16h10, l'ancienne femelle de X-X revient au site d'observation suivie par un mâle qui ressemble à l'ancien compagnon de l'actuelle femelle de X-X. Ils se dirigent tous deux vers D-0, y échangent quelques légers secouements de tête puis font demi-tour, mâle en tête.

15) 24/04/1987 : 16h30-20h00

D-6 : La seule activité du couple se limitera durant toute l'observation à la consolidation du nid.

D-5 : Ils restent inactifs à proximité du nichoir durant toute l'observation.

D-3 : Deux montes ont lieu, d'abord mâle sur femelle puis femelle sur mâle. Ils apportent des matériaux sur le nid.

D-2b : Au début de l'observation, c'est le mâle qui couve pendant que la femelle se repose à proximité. Lorsque c'est au tour de la femelle de couvrir, le mâle D-2b s'éloigne et chasse un couple d'intrus puis échange quelques secouements de tête avec la femelle intruse avant de la chasser à nouveau.

D-0 : Le couple est présent au site D-0.

D-1 : Le couple est en pleine phase de couvaision.

G-2 : La femelle couve et le mâle reste à proximité. Celui-ci vient parfois menacer le couple X-X en H-3 puis il retourne chez lui sans l'attaquer. Il se lance à la poursuite d'un couple d'intrus venu construire à 2 m de son nid pendant son absence. Il fait fuir le mâle intrus mais échange des secouements de tête avec la femelle intruse.

H-3 : Nous dénommerons le couple X-X (mâle X-X et sa nouvelle femelle), H-3, puisqu'il s'installe et construit un nid en H-3. Le mâle invite à l'accouplement au milieu des branches du site, puis la femelle sollicite à l'accouplement au même endroit. Les cérémonies de secouements de tête avec lissage ritualisé et présentation de plantes ont toujours lieu, notamment après des menaces et faux-plonges du mâle destinés à faire fuir des intrus qui viennent à proximité du site H-3.

X-Y : Le mâle invite à l'accouplement en pleine eau, en H-5. Le couple visite le site H-3 lors de l'absence des propriétaires et en expulse un couple d'intrus. Le mâle sollicite l'accouplement à cet endroit, sa partenaire tente de le monter à deux reprises.

On compte quatre couples d'intrus qui cherchent à s'installer, notamment en D-2a (à quelques mètres à droite du nid D-2b), en D-1, en E-6 et en G-1. C'est peut-être à cause de cette densité qu'une bagarre générale explose en D-1, réunissant les couples D-0, D-1, D-2a, les intrus de G-2 et le mâle D-2b.

16) 28/04/1987 : 10h30-16h00

D-6 : Durant toute l'observation, le mâle D-6 est resté seul à proximité de son nid.

D-5 : L'ancien couple n'est pas là, ce sont des intrus qui occupent le site et y paraded : après une cérémonie de secouements de tête avec lissage ritualisé, le mâle exhibe la parade du chat, mais aussitôt le couple intrus est expulsé du site par le couple H-3 qui vient les attaquer en D-5.

D-3 : Le mâle monte la femelle à plusieurs reprises; on compte trois copulations.

D-2b : C'est tantôt le mâle, tantôt la femelle qui couve.

D-0 : Un membre du couple est souvent vu installé sur le nid comme s'il couvait.

D-1 : Ils sont toujours en pleine phase de couvaision.

G-2 : Ils couvent et apportent des matériaux pour consolider le nid.

H-3 : Le mâle invite à l'accouplement en pleine eau, en F-4 et en G-4. Le couple circule beaucoup, il traverse toute la largeur de la zone d'observation pour venir attaquer en plongée un couple d'intrus qui paradait en D-5. Il apporte fréquemment des matériaux sur le nid.

X-Y : Le couple est en G-6, puis le mâle vient déposer deux branches en H-5.

Il y a quatre couples d'intrus qui cherchent à s'installer : en D-5 où un couple parade; en D-2a où un couple apporte des matériaux de construction; en G-1 où un couple construit une ébauche de nid; le dernier couple se trouve en D-1.

17) 29/04/1987 : 09h45-15h00

D-6 : Ils entretiennent la construction du nid, puis le mâle monte sa partenaire; lorsque celle-ci est descendue, le mâle s'installe sur le nid.

D-5 : Le couple D-5 est revenu au site et chasse un couple d'intrus.

D-3 : Ils apportent à tour de rôle des matériaux sur le nid, la femelle demeure ensuite longtemps couchée sur celui-ci.

D-2b : La femelle couve pendant que le mâle reste à proximité.

D-2a : Le couple construit une ébauche de nid; des invitations à l'accouplement ont lieu parmi les branchages.

D-0 : Ils apportent des matériaux de construction au nid, puis la femelle s'y installe. On observe alors une monte mâle sur femelle.

D-1 : Ils couvent à tour de rôle une ponte de trois œufs.

G-2 : Ils couvent tout en consolidant le nid.

H-3 : On observe une cérémonie de présentation de plantes, puis le mâle invite à l'accouplement sur l'ébauche de nid. La femelle parade au centre du plan d'eau avec un mâle intrus en exhibant des secouements de tête avec lissage ritualisé, puis elle revient au site et le couple H-3 continue une construction intensive.

X-Y : Le mâle et la femelle invitent à l'accouplement à tour de rôle en pleine eau, en H-5. La femelle tente de monter son partenaire.

On compte cinq couples d'intrus qui cherchent à s'établir : deux se trouvent en G-2, trois en E-3.

18) 30/04/1987

D-6 : Deux œufs couvés.

D-5 : Un nid vient d'être construit à quelques mètres à droite du nichoir.

D-2b : Quatre œufs couvés.

G-2 : Trois œufs couvés.

19) 05/05/1987 : 10h30-14h30

D-6 : Il y a deux œufs dans le nid momentanément couvert par le mâle.

D-5' : C'est un nouveau couple (D-5') qui occupe le site D-5 et qui apporte des matériaux de construction sur le nid, puis le mâle monte sa compagne installée en posture d'invitation à l'accouplement sur le nid.

D-3 : Le nid de D-3 a disparu, le couple reste inactif au site.

D-2b : Ils couvent et consolident leur nid.

D-2a : L'ébauche de nid a également disparu mais le couple est toujours présent.

D-0 et **D-1** couvent.

G-2 : Ils couvent, mais la ponte est maintenant réduite à deux œufs. Un couple d'intrus tente de s'installer à proximité du nid G-2, mais le mâle G-2, très agressif, les expulse.

H-3 : L'ébauche de nid a disparu, le couple exhibe une cérémonie de présentation de plantes.

X-Y : Ils se trouvent en H-6.

20) 06/05/1987 : 14h00-17h30

D-6 : Ils couvent

D-5' : Un œuf pondu est déjà couvé; on assiste encore à une monte mâle sur femelle.

D-3 : Le couple reconstruit un nid au même endroit que le précédent. Il exhibe une cérémonie de secouements de tête avec lissage ritualisé.

D-2b : Ils couvent et entretiennent la construction du nid.

D-0, D--1 et G-2 couvent.

H-3 : Le couple H-3 est absent, c'est un couple d'intrus qui se met à construire au site H-3.

X-Y : Le mâle invite à l'accouplement en pleine eau, en I-6, en D-3, en D-6. En I-6, le couple exhibe une cérémonie de présentation de plantes puis il visite les alentours du site D-2b.

21) 07/05/1987 : 16h30-18h45

D-6 : Le couple couve et entretient la construction du nid; c'est lors des retours au nid que le mâle D-6 et le mâle D-5' échangent des menaces frontales avec faux-plongeurs, chacun situé à égale distance de son nid.

D-5' : Ils couvent une ponte de deux œufs et consolident la plateforme. Deux montes mâle sur femelle ont lieu sur le nid.

D-3 : On aperçoit le nouveau nid sur lequel le mâle monte sa partenaire à deux reprises. Ils apportent toujours des matériaux de construction sur le nid.

D-2b, D-0, D--1 et G-2 couvent.

X-Y : Le couple est en H-6.

H-3 : Un couple d'intrus construit en H-3; le mâle invite à l'accouplement dans les branches; sa partenaire adopte ensuite le même comportement et le mâle tente de la monter.

I-8 : On entend une copulation sur le nid.

22) 08/05/1987 : 09h30-13h00

D-6 : Ils couvent.

D-5' : Ils couvent toujours une ponte de deux œufs et entretiennent la construction du nid.

D-3 : Ils apportent toujours des matériaux sur le nid. La couvaison d'un œuf n'est pas encore permanente, la femelle invite toujours à l'accouplement.

D-2b, D-0 et D--1 couvent.

G-2 : Tout au long de l'observation, c'est la femelle qui couve la plupart du temps, tandis que son mâle reste au centre du plan d'eau, en F-3, et menace tout individu qui traverse la zone d'observation.

H-3 : Il y a une ébauche de nid mais, à part X-Y qui vient visiter les lieux, le site reste désert.

I-8 : Ils couvent.

X-Y : Ils visitent les sites H-3 et I-8; le mâle invite à l'accouplement en pleine eau, en H-6.

23) 10/05/1987 : 18h30-19h30

D-6 : Ils couvent.

D-5' : Ils couvent et apportent toujours des matériaux pour consolider le nid.

D-3 : La couvaison n'est pas permanente, ils apportent des matériaux sur le nid qui contient un seul œuf.

D-2b et D-0 couvent et consolident leur nid.

D--1 et G-2 couvent.

H-3 : L'ébauche de nid est toujours là, mais le site reste inoccupé.

X-Y : Un nichoir a été placé en H-5, à quelques mètres de la berge, puisque X-Y semble avoir établi son territoire à cet endroit et que ce site, par le manque de végétation, ne permet pas aux grèbes d'y construire un nid.

Le nichoir a été placé le 08/05/1987 après-midi*, mais X-Y ne semble pas s'y intéresser, il circule en E-3 !

Des intrus viennent visiter les sites D-6 et D-5, un couple demeure en D-2a.

24) 13/05/1987 : 09h15-12h00

D-6 et **D-5'** couvent et consolident leur nid.

D-3 : Ils couvent mais une monte mâle sur femelle a encore lieu sur le nid.

D-2b : Ils couvent; après avoir été relayée par le mâle, la femelle se dirige directement vers un couple d'intrus en posture de menace frontale en E-4, elle les refoule jusqu'en E-6 puis revient à proximité de son nid et s'y toilette.

D-0 et **D-1** couvent.

G-2 : Ils couvent; après un relais, le mâle fonce directement vers un autre couple d'intrus en F-5. Il s'approche par plongeon successifs et attaque le mâle étranger pour le poursuivre jusqu'en E-9. Lors du retour vers son site, il vient en E-5 menacer le premier couple d'intrus, auparavant chassé par la femelle D-2b.

H-3 : Il reste quelques branches de l'ébauche de nid, les lieux sont toujours aussi déserts.

X-Y : Le couple oscille entre F-6 et H-6; il ne semble toujours pas s'intéresser au nichoir.

Au total, on compte quatre couples d'intrus en E-5.

25) 15/05/1987 : 11h00-13h00

D-6 : Ils couvent; le mâle vient menacer la femelle d'un couple intrus qui cherche à s'installer à proximité du site D-6, en D-7.

D-5' : Ils couvent et entretiennent la construction du nid.

D-3 : Ils couvent.

D-2b : Ils couvent; après un relais, la femelle D-2b vient chasser un couple d'intrus qui occupe le site D-4.

D-0 : Ils couvent et consolident le nid; la femelle D-0 échange des menaces frontales avec la femelle D-1 à 1 m à droite du nid D-0, pendant que les deux mâles D-0 et D-1 couvent. Lorsqu'un couple s'approche du site D-0, la femelle D-0 n'hésite pas à venir le menacer violemment pour le faire fuir.

D-1 : Ils couvent; les femelles D-0 et D-1 échangent des menaces frontales à leur frontière commune, à 1 m à droite du nid D-0.

G-2 : Ils couvent; le mâle G-2 menace des intrus qui s'approchent de son site après avoir été expulsés du site D-0 par la femelle D-0. Après un relais, le mâle G-2 attaque un couple d'intrus en D-4 et les poursuit jusqu'en E-8. Là, le mâle G-2 se rue sur le mâle du couple intrus.

Au cours de cette bagarre, la femelle étrangère s'enfuit vers l'embouchure tandis que son compagnon prend la direction opposée. Arrivé en E-5, le mâle étranger émet ses cris d'appel, puis s'en va rejoindre sa partenaire vers l'embouchure.

H-3 : L'ébauche de nid est détruite, le site n'est toujours pas occupé.

I-8 : Ils couvent; la femelle vient menacer le couple X-Y en G-5.

X-Y : Ils commencent à apporter quelques branches près d'une bouée (et non sur le nichoir) en G-5. Là, le mâle sollicite l'accouplement et la femelle tente de le monter en pleine eau. Ensuite, c'est la femelle qui adopte la posture d'invitation à l'accouplement et son compagnon tente de la monter en pleine eau, à proximité de la bouée.

* HOUBART, S. et J.-Cl. RUWET, 1987 : un nichoir pour grèbe huppé. Cahiers d'Éthologie appliquée, 7 (2) : 129-130.

Il y a trois couples d'intrus : l'un essaie de s'installer en D-7 mais subit les menaces du couple D-6; un autre couple visite le site D-4, puis demeure en E-6; un individu se repose au site D-2a.

Synthèse I : période du 31/03/1987 au 15/05/1987 (cf. tableaux synoptiques pp. 73 et 75)

D-6 : Le dernier jour de mars, le couple D-6 occupe déjà un site de nidification où il construit un nid qui est achevé le 10 avril. La période de copulations répétées, pourtant précoce, est très longue, puisqu'elle s'étend sur tout le mois d'avril. La phase de couvaison débute le 30 avril avec une ponte de deux œufs.

D-5 : Les premiers jours d'observation, le couple D-5 demeure paisiblement sur son territoire. Le 6 avril, le mâle, installé sur le nichoir, invite sa compagne à l'accouplement. Dès le lendemain, de nombreuses montes mâle sur femelle et femelle sur mâle alternent sur le nichoir. Ce nichoir est donc utilisé par les partenaires pour les copulations, mais il ne servira pas de base à la construction d'un nid. Le mâle se contente de déposer quelques branches sur la plateforme artificielle le 8 avril mais, le même jour, les partenaires délaissent leur territoire pour aller parader sur le site G-2. Cette instabilité persiste; le 10 avril, le couple D-5 occupe le site D-3 et apporte des matériaux sur l'ébauche de nid construite par les propriétaires. A partir du 13 avril, le couple se cantonne davantage en D-5; les invitations, sollicitations et copulations ont à nouveau lieu sur le nichoir. Les dernières montes sont observées le 23 avril. A la fin de ce mois, les absences du couple sont de plus en plus fréquentes; dès le 30 avril le couple D-5 ne reviendra plus dans la zone d'observation. Ce même jour, nous constatons qu'un nid a été construit par un couple inconnu en D-5, à quelques mètres du nichoir.

D-5' : Nous supposons que le couple D-5' a profité de l'absence du couple D-5 les quelques derniers jours d'avril pour prendre possession du territoire et y construire très rapidement son nid. Le 5 mai, les partenaires D-5' prennent place sur le nid pour copuler. Dès le lendemain, un œuf est déposé dans le nid; le mâle monte toujours sa partenaire installée sur la plateforme. Le 7 mai, un nouvel œuf a été pondu et les copulations persistent. La couvaison débute le 8 mai avec cette ponte de deux œufs.

D-3 : A partir du 6 avril, le couple D-3 occupe le site D-4 comme lieu de parade, une petite ébauche de nid est construite à cet endroit. Le 9 avril, les partenaires s'éloignent de quelques mètres du site D-4 pour construire leur nid en D-3. Le 14 avril, le nid est achevé et des copulations ont lieu sur cette plateforme jusqu'au 28 avril. Le 30 avril, le couple D-3 est absent de la zone d'observation; le 5 mai, le couple occupe à nouveau son territoire mais le nid est détruit. Dès le lendemain parades et constructions reprennent cours. Le 7 mai, le second nid est achevé et le mâle monte sa compagne. Le 8 mai, la phase de couvaison débute avec le premier œuf pondu; une copulation sera pourtant encore observée le 13 mai.

D-2b : A partir du premier avril, le couple D-2b parade et construit un nid sur son site de nidification. Le nid est achevé le 6 avril et les partenaires copulent déjà sur la plateforme. La phase de copulations répétées dure jusqu'au 23 avril; ce même jour, la couvaison débute avec le premier œuf. Le 30 avril, nous constatons que la ponte couvée compte quatre œufs.

D-2a : Le couple D-2a arrive tardivement dans la zone d'observation. Il faut attendre le 21 avril pour voir les partenaires parader et construire en D-2a, à moins de 10 m du nid D-2b. Le lendemain, le couple circule dans la zone d'observation, puis disparaît pendant deux jours. Durant cette absence, un couple d'intrus occupe le site et apporte des matériaux de construction. Le 28 avril, le couple D-2a recommence à construire sur son territoire. Le lendemain, des copulations ont lieu sur l'ébauche de nid. Au cours des quinze premiers jours de mai, le couple demeure le plus souvent inactif sur son site de nidification.

D-0 : Le couple D-0 est observé pour la première fois sur son site le 14 avril; trois jours plus tard, il entame la construction d'un nid. Les 21 et 22 avril, le mâle monte sa partenaire installée sur l'ébauche de nid. La construction de la plateforme est achevée le 23 avril et des copulations ont encore lieu le 29 avril. Le 5 mai, nous constatons que le couple est en pleine phase de couvaision.

D-1 : Dès le début des observations, le couple D-1 occupe un double territoire qui s'étend de D-1 à G-2 et où deux nids ont déjà été construits (en D-1 et en G-1). Comme ces nids sont inaccessibles pour les oiseaux suite à la décrue de la Meuse, le couple D-1 construit en G-2 le premier avril et parade en D-1. Le nid situé en G-2 semble achevé le 2 avril mais le couple est absent durant toute l'observation. Le 6 avril, le nid en G-2 est détruit et le couple construit une nouvelle plateforme en D-1 sur laquelle des copulations ont lieu. Les 7 et 8 avril, le couple D-1 occupe à nouveau son vaste territoire en exhibant des parades en D-1, en G-1 et en G-2. Le 9 avril, les partenaires D-1 copulent tantôt sur le nid D-1, tantôt sur les restes de la construction en G-2. Le 13 avril, alors que nous constatons la présence d'un nouveau couple en G-2 (les futurs propriétaires du site G-2), nous découvrons un deuxième nid en D-1 construit au bord de la rive droite, à quelques mètres du premier nid toujours intact. Le même jour, les partenaires D-1 s'installent sur leur nouveau nid pour copuler. Deux jours plus tard, les montes ont lieu sur un troisième nid construit à proximité du second. En une quinzaine de jours, le couple D-1 aura donc construit au moins cinq nids : quatre plateformes en D-1 et une en G-2. Le 21 avril, un œuf a été pondu dans le troisième nid D-1 et la couvaision débute le 22 avril, alors que des montes sont encore observées les 21 et 23 avril. Le 29 avril, nous constatons que la ponte couvée compte trois œufs.

G-2 : Le couple G-2 occupe le site de manière passive les 13 et 14 avril. Dès son troisième jour de présence, le mâle G-2 se montre très agressif et expulse les anciens propriétaires du site G-2 (les couples D-1 et D-5). Le 17 avril, nous constatons qu'un nid a été construit et qu'il contient déjà un œuf, les partenaires copulent encore sur le nid. Le 21 avril, le couple G-2 est en pleine phase de couvaision, la ponte compte quatre œufs. Le 30 avril, il n'y a que 3 œufs dans le nid; le 5 mai, l'oiseau ne couve plus que deux œufs.

H-3 : Le couple H-3 ou X-X circule dans la zone d'observation à partir du 21 avril. Il visite le site H-3 où le mâle sollicite sa compagne à l'accouplement. Le lendemain le couple circule toujours dans la zone d'observation en exhibant de nombreuses parades, le site H-3 est encore visité par les partenaires. Le 23 avril, le mâle H-3 expulse sa compagne légitime pour former un nouveau couple avec une femelle étrangère (cf. séq. 41 p. 31). De nombreuses cérémonies de cour se succèdent rapidement au centre du plan d'eau, puis le nouveau couple H-3 vient s'installer en H-3 et y apporte des matériaux de construction. Les jours suivants, le couple alterne construction et cérémonies de parade. Le 5 avril, l'ébauche de nid fragile est détruite, les partenaires exhibent une cérémonie de présentation de plantes. Dès le lendemain, le couple H-3 disparaît et le site est déjà visité par un couple d'intrus.

X-Y : Le couple X-Y fait sa première apparition dans la zone observée le 10 avril. Le couple circule en paradant, à la recherche d'un site de nidification (cf. **séq. 26** p. 21). De jour en jour, l'activité du couple X-Y se concentre dans la zone H-5/6, à proximité d'une partie de la berge dépourvue de branchage. Cette zone H-5/6 est défendue comme un territoire, pourtant le couple n'y construira jamais de nid. Les partenaires circulent à cet endroit et tentent l'un l'autre de se monter en pleine eau.

I-8 : Le couple I-8 parade déjà sur son territoire le premier jour d'observation. Le 8 avril, le nid est achevé et les partenaires y prennent place pour la copulation. Les dernières montes sont observées le 7 mai et la phase de couvaion débute le lendemain.

Commentaires : période du 31/03/1987 au 15/05/1987

Début avril, les couples D-6, D-5, D-2b, D-1 et I-8 occupent déjà chacun un site de nidification dans la zone observée. Au cours du mois d'avril, la population d'oiseaux nicheurs va plus que doubler, les couples D-3, X-Y, G-2, D-0, D-2a et enfin H-3 s'installent l'un après l'autre. Le climat dans lequel cet accroissement populationnel se déroule a déjà fait l'objet de commentaires (pp. 16 et 26). Les bagarres générales (cf. **séq. 34** p. 27, **36** p. 28, **37** p. 30) et les intrusions des opportunistes foisonnent (cf. **séq. 35** p. 27, **36** p. 28, **40** p. 31). Au cours de cette période, nous constatons que la précocité d'installation d'un couple n'implique pas qu'il va franchir rapidement les multiples phases de la reproduction. En effet, parmi les premiers couples installés, certains paradent plus qu'ils ne construisent (couples I-8, X-Y), d'autres entreprennent à l'inverse des constructions multiples, hésitant entre plusieurs territoires (couples D-1, D-5, D-3). Les couples qui arrivent tardivement ne perdent pas de temps, ils se cantonnent directement sur le territoire choisi et construisent un unique nid en quelques jours. Cette variabilité temporelle au niveau des parades et de la construction du nid n'est pas encore très considérable, exception faite des couples comme X-Y et D-2a qui semblent s'être définitivement arrêtés à ce stade de la reproduction. La source de divergence maximale entre les couples observés se situe au niveau de la durée de la phase de copulations répétées (cf. **tableaux I** p. 73). En fait, les partenaires les premiers installés copulent très tôt dans l'année (les couples D-6 et D-2b le premier avril) mais présentent une phase de copulations répétées extrêmement longue (29 jours chez le couple D-6). Les couples tardifs traversent en quelques jours la phase de copulations répétées et entament parfois la couvaion avant les autres (exemple du couple G-2). Cette dysharmonie temporelle au cours du mois d'avril conduit toutefois vers la synchronisation des couples pour la phase de couvaion début mai : le 8 mai, 8 couples sur les 10 installés sont en train de couver.

26) 18/05/1987 : 11h00-14h00

D-6 : Ils couvent.

D-5' : Ils couvent une ponte de trois œufs.

D-3, D-2b et D-0 couvent.

D-1 : L'éclosion est en cours, on peut déjà apercevoir un jeune caché dans le plumage du dos de l'oiseau couveur.

G-2 : Ils ont quitté leur nid mais demeurent dans la zone d'observation avec leur unique jeune.

I-8 : Ils couvent.

X-Y : Le couple est en G-5.

Un couple d'intrus exhibe un lissage ritualisé en G-4, puis visite le site H-3.

Observation du couple G-2

Le couple G-2 a quitté son nid, les parents se toilettent l'un près de l'autre en F-3, la femelle portant le jeune sur son dos. Lorsqu'un parent, tout en se toilettant, arrache une petite plume blanche de son poitrail, il la tend directement vers le jeune, la trempe dans l'eau puis la lui présente à nouveau, animé de gestes lents et doux. Le jeune avale ainsi successivement plusieurs petites plumes blanches puis descend du dos de la mère et vient vers le mâle pour grimper sur lui. Aussitôt, la femelle part en plongée, tandis que son partenaire s'immobilise, plumes du dos ébouriffées. La femelle plonge aux alentours du mâle et vient apporter au jeune une petite larve. Elle repart aussitôt, plonge en G-5 puis revient nourrir le jeune en F-3. La femelle oriente alors ses plongées vers le site E-5, le mâle suit lentement ses déplacements. Après une plongée, la femelle émet un cri d'appel, simultanément le mâle accentue sa posture du gros dos. La femelle plonge à nouveau puis vient nourrir le jeune. En la suivant, le mâle arrive en E-6 et menace, cou en S, un couple d'intrus, qui s'écarte aussitôt. Le mâle se dirige en E-9, bientôt rejoint par sa femelle qui émet un cri particulier très doux ne ressemblant à aucune émission vocale entendue jusqu'à présent. Elle tend de la nourriture au jeune, mais le mâle s'écarte d'elle pour venir menacer des intrus qui sont à ce moment chassés par le couple D-3 au centre du plan d'eau. La femelle G-2 suit son partenaire en émettant des cris d'appel, mais le jeune ne surgit pas des plumes du dos de son père. Finalement, la femelle repart en plongée. Le mâle vient la rejoindre en E-3, le jeune est à nouveau nourri. Le mâle revient à proximité du nid G-2 et reste là, calme et silencieux, pendant que sa compagne plonge. Le mâle se dirige ensuite en D-4 pour menacer frontalement un couple d'intrus. Aussitôt, il est rejoint par la femelle et tous deux échangent alors des menaces frontales avec le mâle D-5'. Puis, le mâle G-2 revient vers le centre du plan d'eau, tandis que la femelle recommence ses plongées. Après avoir nourri le jeune une dernière fois, la femelle reste à proximité de son partenaire et se toilette longuement. Elle s'écarte pour menacer la femelle d'un couple d'intrus venu visiter le site H-3, son agressivité fait aussitôt fuir les étrangers. Après une altercation entre le couple D-2b et des intrus de D-2a, le mâle G-2 se rue en courant sur l'eau vers un autre couple d'intrus en E-2, alors que le jeune est toujours sur son dos et le restera. L'enregistrement des cris à ce moment-là nous a permis de constater que le jeune criait intensément (séquence 42).

27) 19/05/1987 : 09h15-15h30

D-6 : Ils couvent.

D-5' : La couvaison d'une ponte de trois œufs est interrompue par le niveau très fluctuant de l'eau qui immerge complètement le nid et la ponte. Le couple apporte sans cesse des matériaux sur le nid; dès que le niveau d'eau baisse, le mâle s'installe pour couvrir mais la remontée rapide du niveau d'eau l'oblige à descendre bientôt du nid (séquence 43).

D-3 : Ils couvent une ponte de quatre œufs.

D-2b et D-0 couvent.

D-1 : Le couple est en E-8 avec un seul jeune; le nid est vide.

G-2 : Ils sont en E-5 avec leur unique jeune mais reviennent en G-2 pour expulser les intrus qui s'approchent de leur nid.

X-Y : Le mâle sollicite l'accouplement en E-6 puis en H-5 près du nichoir.

I-8 : Ils couvent; on observe encore une monte mâle sur femelle.

Quatre couples d'intrus fréquentent notre zone d'observation : deux couples à proximité du site D-6, un couple en D-2a et un couple à proximité du nid G-2 où un des partenaires invite à l'accouplement.

Résumé de l'observation

09h15 : Le couple D-1 est en E-8 avec son unique jeune porté par le mâle, tandis que la femelle plonge aux alentours et vient le nourrir. Le couple G-2 se tient en E-5, le jeune sur le dos du mâle; la femelle plonge pour lui apporter de la nourriture. Au cours d'une plongée, la femelle G-2 surgit face à la femelle D-5' au piquet D-6; elles échangent alors des menaces frontales très bruyantes mais ne s'attaquent pas. Aussitôt, le mâle G-2 se précipite vers sa compagne. Celle-ci s'avance vers lui puis, ensemble, ils s'éloignent lentement, tandis que la femelle D-5' retourne vers son nid. 09h45 : *Le couple G-2 est en E-5; à présent, c'est la femelle qui porte le jeune; le mâle se toilette à proximité et tend une petite plume blanche vers le jeune, mais celui-ci reste caché dans les plumes de sa mère. Subitement, le mâle G-2 se dirige en posture de menace frontale vers le couple D-1 en E-8. Arrivé à proximité du couple D-1, le mâle G-2 attaque la femelle. Après un combat très éphémère avec celle-ci, le mâle G-2 menace frontalement le mâle D-1 qui se tient en posture du chat, cou tendu à la verticale, collerette écartée, huppe dressée, bec largement ouvert avec émission de cris intenses; c'est lui qui porte le jeune. La femelle D-1 adopte la même posture que son partenaire, et émet un cri plaintif intense. Le mâle G-2 ne quitte pas sa posture de menace frontale, il émet ses "raah raah" bruyants tandis que sa compagne est restée en E-5 avec le jeune et pousse des cris d'appel dans la direction de son mâle. Ce dernier finit par s'écarter lentement du couple D-1 qui, aussitôt, se salue avec frénésie (séquence 44).* 10h10 : Le mâle G-2 est retourné à proximité de son nid G-2 puis vient menacer frontalement le mâle X-Y qui se reposait paisiblement avec sa compagne en G-4, à proximité d'un couple d'intrus. Le mâle G-2 se met alors à suivre lentement, en posture de menace frontale, le mâle X-Y qui, lui, s'éloigne en G-5, tandis que la femelle X-Y se dirige en E-1. Le couple d'intrus qui se trouvait à proximité de X-Y se dirige en D-7. Arrivé près de la bouée, en G-5, le mâle X-Y émet des cris d'appel pendant que le mâle G-2 rejoint sa compagne et échange avec elle des secouements de tête de forte intensité.

Le mâle X-Y s'avance en E-6, bientôt rejoint par sa femelle. Aussitôt, il adopte la posture d'invitation à l'accouplement puis sollicite la monte. Tous deux échangent ensuite des secouements de tête avant de se diriger vers le nichoir, en H-5. Là-bas, le mâle X-Y circule lentement en posture d'invitation à l'accouplement, suivi de très près par sa femelle. 10h25 : Le mâle G-2 traverse toute la largeur du plan d'eau en posture de menace frontale pour chasser un couple d'intrus qui se reposait en E-6. Le mâle G-2 repousse de la sorte les intrus jusqu'en E-8. Il revient en E-6 et y demeure pour se reposer. Un second couple d'intrus est d'abord chassé par le mâle D-6. Ces étrangers se dirigent en D-4 et sont alors menacés par le mâle G-2 qui les suit en posture de menace frontale. Les intrus s'écartent et, au passage, sont menacés par le mâle D-5' à quelques mètres du nid D-5'. 11h10 : Le mâle D-6 attaque le premier couple d'intrus situé à droite du site D-6; il se rue ensuite sur le mâle du second couple d'intrus situé à gauche du site D-6, puis il revient à proximité de son nid couvé par la femelle.

11h15 : *Le mâle D-2b attaque la femelle G-2 en E-4, celle-ci s'écarte en criant. Aussitôt, son mâle vient près d'elle et menace frontalement le mâle D-2b qui recule en posture de pré-attaque jusqu'à son nid. La femelle G-2 part en plongée puis vient menacer un couple d'intrus à proximité de son nid G-2. Les intrus s'éloignent légèrement mais reviennent aussitôt. La femelle G-2 fonce alors sur eux en plongée et les chasse de son territoire; le mâle G-2 est resté en E-4 avec le jeune sur le dos (séquence 45).*
 12h22 : *Le couple G-2 est en E-5, le jeune descend de son père et monte sur la femelle. Le mâle s'éloigne, la femelle reste seule en E-5. Un couple d'intrus s'approche d'elle sans présenter de comportement agressif. Aussitôt, la femelle adopte la posture du chat en émettant un cri plaintif intense : "mêê mêê mêê". Les intrus s'écartent paisiblement, la femelle G-2 reprend son attitude de repos. Le mâle G-2, après avoir menacé un couple d'intrus en E-6, revient près de sa compagne. Celle-ci se secoue et le jeune tombe à l'eau; il se précipite vers le mâle et grimpe sur son dos. La femelle part en plongée et vient nourrir le jeune. A ce stade de son développement, le jeune garde presque constamment la tête hors du plumage du mâle. Un couple d'intrus vient s'installer en G-2; un des partenaires grimpe sur le nid. Directement, le mâle G-2 traverse la zone d'observation en posture de menace frontale avec le jeune sur le dos et vient chasser les intrus qui prennent aussitôt la fuite. Le mâle G-2 retourne ensuite en E-5, mais déjà les intrus occupent à nouveau le site G-2. Le mâle G-2 se lance encore à l'attaque, il plonge avec le jeune sur le dos vers les intrus, à 10 m du nid G-2. Ce plongeon fait automatiquement fuir les intrus installés sur le nid pour la copulation (séquence 46). A peine surgi de l'eau, le mâle G-2 se secoue et le jeune tombe à l'eau. Le mâle s'immobilise et adopte la posture du chat pendant que le petit grimpe sur son dos. 14h05 : Le mâle G-2 est revenu en E-5, mais les intrus tentent à nouveau de s'installer en G-2. Cette fois, c'est la femelle G-2 qui provoque la fuite des intrus par un seul plongeon dans leur direction. Elle rejoint son compagnon en E-5 et le jeune monte sur le dos de sa mère. Le mâle G-2 retourne sur son site G-2, il sillonne le territoire par plongeon successifs alternés d'aboiements lorsqu'il fait surface. Il est bientôt rejoint par sa compagne.*

28) 20/05/1987 : 14h00-16h00

D-6 : Ils couvent et entretiennent la construction du nid.

D-5' : Le nid est complètement immergé, toute la ponte a probablement été emportée par le niveau fluctuant de l'eau. Le couple reste inactif à proximité des restes du nid.

D-3 : Ils couvent et apportent des matériaux sur le nid.

D-2b : Ils couvent et consolident le nid.

D-0 : Ils couvent et apportent également des matériaux sur le nid.

D-1 : Le couple est absent.

G-2 : Ils se tiennent en E-2 avec leur jeune.

X-Y : Le couple est absent.

Un couple d'intrus occupe le site D-2a; un second couple visite les sites D-3 et D-2b où le mâle invite à l'accouplement en pleine eau; un troisième couple d'intrus est expulsé de E-0 par le mâle D-0.

Remarque : La reprise générale de l'activité de construction est certainement provoquée par une montée exceptionnelle du niveau d'eau suite au temps très pluvieux. Malgré l'énergie que les grèbes consacrent à la consolidation des nids, le temps particulièrement mauvais ainsi que la fluctuation inexpliquée du niveau des eaux ont causé la perte d'un nid avec la ponte (nid D-5') et menacent les autres couples du même sort.

29) 22/05/1987 : 09h30-13h30

D-6 : Ils couvent.

D-5' : Une cérémonie de secouements de tête avec lissage ritualisé est suivie d'une monte mâle sur femelle qui a lieu sur les restes de l'ancien nid. Tout au long de l'observation, le couple D-5' est occupé à repousser le couple G-2 envahissant une partie de son territoire.

D-3 et **D-2b** couvent.

D-0 : Ils couvent et consolident le nid.

D-1 : Le couple est toujours absent de notre zone d'observation.

G-2 : Le site G-2 est occupé par un couple d'intrus (G-2'), la femelle de ce couple est déjà installée sur le nid pour couvrir un œuf, tandis que le mâle apporte des matériaux. Ces nouveaux individus, appelés maintenant G-2', copulent à trois reprises. *Une bagarre éclate au retour du couple G-2. Le mâle G-2 arrive en tête avec son jeune sur le dos, suivi par sa compagne. Ils se dirigent directement vers leur nid G-2. Le mâle G-2 s'avance subitement vers un couple d'intrus (X-Z) installé à proximité, en H-3, alors que sa trajectoire initiale laissait penser qu'il allait se ruer sur les intrus qui occupent son nid. Le mâle G-2 se précipite vers le mâle X-Z qui, lui, recule aussitôt de plusieurs mètres. Dans son élan, le mâle G-2 provoque la chute du jeune, le petit rejoint rapidement sa mère, restée à proximité du nid G-2. Les deux mâles G-2 et X-Z échangent des menaces violentes, tous deux prêts à attaquer l'autre. Pendant ce temps, le mâle G-2' descend du nid G-2 et s'approche avec sa compagne de la femelle G-2 portant son jeune. Celle-ci adopte la posture figée du gros dos : cou dressé à la verticale, ornements de la tête mis en évidence, elle émet des cris plaintifs en direction de son partenaire. Des cris de menaces émanent de toutes parts, puis les mâles G-2 et X-Z se lancent l'un sur l'autre pour se battre un bref instant. La femelle G-2 rejoint son partenaire et échange avec lui des secouements de tête de forte intensité, cérémonie également exécutée par le couple X-Z. Le couple G-2' s'avance alors vers le couple G-2 et les deux mâles rivaux échangent des menaces frontales bruyantes. Puis le couple G-2 se retire de l'affrontement et s'éloigne jusqu'en D-5 où le couple D-5' se repose. Quant au couple G-2, dès qu'un affrontement agressif survient ou qu'un couple d'intrus passe au centre du plan d'eau, le mâle s'avance en posture de menace frontale pour chasser les intrus (séquence 47).*

Les propriétaires du site D-5 oscillent entre D-6 et D-5. De retour au site, le mâle D-5' échange des menaces frontales avec le mâle G-2. Le couple D-5' ne se montre toutefois pas très agressif, l'antagonisme n'évolue pas au-delà de quelques menaces frontales. Le couple G-2 demeure en D-5 et la femelle vient y nourrir son jeune porté par le mâle. Le couple D-5' retourne à proximité du nid D-5 et le mâle monte sa partenaire. *Après vingt-cinq minutes de calme, le jeune G-2 descend du père et monte sur le dos de sa mère. Directement, le mâle G-2 s'avance en posture de menace frontale vers la femelle D-5', à 3 m à gauche du nid D-5'. Le mâle G-2 et la femelle D-5' échangent alors des menaces violentes, tous deux en posture de préparation à l'attaque, tandis que le mâle D-5' reste derrière sa femelle. Puis le mâle G-2 se lance sur la femelle D-5' qui, aussitôt, plonge pour ressurgir à 1 m. La femelle G-2, restée à l'écart du conflit, pousse un cri d'appel. Le mâle G-2 menace ensuite frontalement le mâle D-5' puis se rue sur lui. Les deux mâles se battent, dressés l'un contre l'autre hors de l'eau. L'affrontement éphémère est suivi d'une cérémonie de secouements de tête de forte intensité exhibée par les deux couples antagonistes. Ensuite, le mâle G-2, très excité, se rue sur un couple d'intrus qui passait dans les environs et poursuit le mâle intrus jusqu'en E-7. Le mâle G-2 revient près de sa compagne en D-5, cou au ras de l'eau, en poussant ses "raah raah" (séquence 48).*

H-3 : Le site est occupé par un couple d'intrus (X-Z) qui est expulsé des lieux par le mâle G-2 puis X-Z revient au site H-3 où la femelle invite à l'accouplement avec une tentative de monte du mâle. Le mâle apporte des matériaux au site, il menace les intrus qui viennent à proximité du territoire.

X-Y : Ils demeurent paisibles en F-8.

I-8 : Une copulation a lieu sur le nid.

Outre les couples X-Z et G-2', deux autres couples étrangers fréquentent la zone d'observation et cherchent à s'installer malgré les menaces des mâles G-2 et G-2'.

30) 25/05/1987 : 12h30-17h00

D-6 : Ils couvent.

D-5' : On assiste à une succession de copulations qui ont lieu sur l'ancien nid.

D-3 : Ils couvent.

D-2b : Ils ont deux jeunes et demeurent à proximité du nid; parfois, un des partenaires monte sur le nid et s'y installe.

D-0 : Ils couvent.

D-1 : Ils sont toujours absents de notre zone d'observation. Un couple d'intrus connus (X-N) copule trois fois sur le nid D-1.

G-2 : Le couple G-2 se tient toujours en D-5 avec son jeune. Le site G-2 n'est plus occupé par le couple G-2'; c'est le couple X-Z qui s'y installe pour copuler deux fois sur le nid.

X-Y : Le couple est absent.

Un couple d'intrus se trouve en E-2 (intrus connus) et deux couples se reposent en E-7 et F-7.

Résumé de l'observation

12h30 : Le couple D-2b se tient à proximité du nid et chacun des partenaires porte un jeune sur le dos. Le couple G-2 est toujours en D-5, le mâle portant le jeune. A 12h50, les partenaires D-5' copulent sur l'ancien nid. Le couple X-Z se tient à proximité du site G-2 qui n'est plus occupé par le couple G-2'. Le mâle G-2 demeure en D-5 avec le jeune, la femelle part en plongée pour nourrir son rejeton. Dès que sa mère arrive, il tend le cou vers elle puis saute la rejoindre à l'eau. Elle lui présente un petit poisson qu'il avale sans tarder avant de se précipiter vers son père pour grimper sur son dos.

A 13h05, la femelle D-5' monte son partenaire; aussitôt sautée à l'eau, elle se poste à nouveau derrière lui, prête à le monter une seconde fois. A 13h15, la femelle G-2 se toilette à côté de son compagnon. Elle tend à plusieurs reprises des petites plumes blanches à son jeune. En D-2b, les deux jeunes sont à présent sur le dos de la mère, à proximité du nid. Le mâle D-2b s'éloigne; il plonge en H-4 puis vient se toiletter auprès de la femelle. A 13h20, la femelle D-2b monte sur le nid avec ses deux jeunes sur le dos, le mâle est à proximité. A 13h25, la femelle G-2 repart en plongée, en H-6, tandis que le mâle est toujours en D-5 avec le jeune. A 13h37, la femelle D-2b se dresse à la verticale sur son nid et les deux jeunes tombent, l'un à l'eau, l'autre sur le bord du nid. La femelle descend du nid à proximité du jeune tombé à l'eau. Elle fait le gros dos tout en émettant un petit cri très doux pendant qu'il essaie de monter sur elle. L'autre jeune descend du nid et rejoint la femelle tandis que le mâle s'installe sur le nid. En D-1, un couple d'intrus connus (X-N) visite le site. A 13h55, le mâle D-2b descend du nid et se toilette à proximité. A 14h00, X-N copule sur le nid D-1; deux minutes après, on entend une deuxième copulation. Deux montes (femelle sur mâle) du couple X-Z ont ensuite lieu sur le nid G-2, puis la femelle X-Z s'éloigne suivie de son mâle en E-3. A 14h07, X-N s'accouple à nouveau en D-1. Le mâle X-Z s'approche de la barque, en H-4, en posture de menace frontale, orienté vers un couple d'intrus situé en H-6, à proximité de la bouée. Il les menace à distance, cou en S, en émettant ses "raah", avant de retourner en G-2.

A 14h10, la femelle G-2 porte le jeune pendant que le mâle plonge près de la bouée, en H-6. Quand il fait surface, il adopte la posture de menace frontale en émettant ses "aboiements" puis il replonge. Le mâle G-2 vient nourrir le jeune en D-5, il y demeure ensuite et se toilette. Il tend à plusieurs reprises une petite plume blanche au jeune puis finit par l'avalier lui-même. A 14h20, le jeune descend de la femelle et monte sur son père pendant que la femelle s'éloigne. Le mâle G-2 se dirige en E-8 vers sa compagne, le jeune sur le dos, tout en menaçant les grèbes qui se trouvent sur

son chemin. Là, le jeune descend du mâle et tente de monter sur le dos de sa mère. Les deux adultes se toilettent l'un à côté de l'autre et, dès que le jeune s'approche de l'un par derrière, le parent s'écarte lentement. Le jeune se tient à présent entre les deux adultes; chacun à leur tour, ils lui donnent une petite plume. Le jeune vient derrière sa mère et grimpe sur son dos pendant qu'elle adopte la posture du chat. Le couple G-2 revient en D-5; à 14h45, le jeune descend puis remonte sur la femelle. Le mâle tend une plume au rejeton qui la saisit puis la lâche. Aussitôt, les parents se précipitent ensemble pour attraper la plume; c'est la femelle qui la tient au bout du bec, mais le mâle la lui prend et la tend plusieurs fois au jeune avant de l'avalé lui-même. A 15h00, le mâle D-2b monte sur son nid, s'installe mais bascule à l'eau. Sept minutes plus tard, il remonte sur le nid et y demeure. Le jeune G-2 se tient à proximité de son père et se rue vers la femelle dès qu'elle s'approche pour le nourrir. Elle repart directement en plongée pendant que le jeune revient près du mâle. Ce dernier échange alors des menaces frontales avec le mâle D-5' resté seul à proximité de son ancien nid D-5. Puis le mâle D-5' s'installe sur son nid pour adopter l'attitude d'invitation à l'accouplement pendant quelques secondes avant de descendre. A 15h20, la femelle G-2 apporte un poisson au jeune, qui tente de l'avalé puis le laisse tomber. La femelle le lui représente plusieurs fois tout en émettant des petits cris doux. En fait, le poisson semble bien trop gros pour être avalé par le jeune; finalement, c'est la femelle qui l'engloutit et le petit retourne sur le dos de son père.

A 15h30, le mâle D-2b est toujours installé sur le nid; sa compagne demeure à proximité avec les deux jeunes sur le dos. Le mâle D-2b, de son nid, tend une plume vers les jeunes. L'un d'eux descend de la femelle, vient au bord du nid et attrape la plume pour l'avalé puis remonte sur la mère. Le mâle descend du nid et se toilette à proximité de la femelle. Celle-ci se secoue et les deux jeunes tombent à l'eau puis remontent aussitôt sur son dos. A 15h40, le mâle D-2b s'avance en posture de menace frontale et chasse un couple d'intrus jusqu'en D-4. Là, la femelle D-3 s'avance vers les intrus en émettant des cris de menace intenses. Les intrus s'écartent et se dirigent vers D-1 mais sont refoulés par les menaces frontales de la femelle D-0. Ils s'avancent à nouveau vers le site D-1, le combat éclate, opposant la femelle intruse et la femelle D-0 au piquet 1. Le mâle D-0 quitte son nid et se dirige vers les intrus en plongée puis les attaque pendant que la femelle D-0 recule et vient s'installer sur le nid.

A 16h10, le mâle D-5' monte sa partenaire installée sur le nid D-5; quatre minutes après, c'est au tour de la femelle de monter le mâle. Une autre monte, femelle sur mâle, aura lieu en D-5' à 16h35. En fin d'observation, la femelle G-2 apporte un poisson de 4-5 cm à son jeune, aussi large que la petite tête du jeune. Celui-ci parvient à l'avalé mais doit garder le cou tendu, bec pointé vers le ciel, entrouvert, laissant dépasser la queue du poisson. Il grimpe et s'installe sur le dos de son père, bec toujours à la verticale laissant dépasser la queue du poisson... A 17h00, l'observation se termine avec une monte mâle sur femelle au nid D-5'.

31) 26/05/1987 : 11h00-16h00

D-6 : Ils couvent une ponte de deux œufs.

D-5' : Les restes du nid sont à nouveau complètement immergés. Le couple se repose à proximité du site; il est menacé subitement par la femelle D-2b en E-4. Le couple D-5' regagne son territoire et le mâle se bat avec un mâle intrus en D-5. Après le retour de G-2 près du nichoir, en D-5, les deux couples G-2 et D-5' s'affrontent : le mâle G-2 avec le jeune sur le dos se tient à l'avant-plan en posture de menace frontale, sa femelle reste un peu en retrait. Le mâle G-2 fait face à la femelle D-5' également en posture de menace frontale; le mâle D-5' menace aussi mais reste derrière sa compagne.

D-3 : Ils couvent et entretiennent la construction du nid. La femelle D-3 échange des menaces frontales en E-4 avec le mâle D-2b.

D-2b : Ils restent à proximité de leur nid. Les jeunes sont tantôt portés par le mâle, tantôt par la femelle, ou bien chaque parent prend en charge un jeune. Le plus souvent, c'est la femelle qui part en plongée pour ensuite venir nourrir les deux jeunes restés sur le dos du père. Le mâle D-2b chasse le couple D-2a en se précipitant vers lui en posture de menace frontale. Puis il affronte la femelle D-3 en E-4. Lors d'un retour au site, la femelle D-2b menace frontalement le couple D-5' qui se reposait en E-4.

D-0 : Ils couvent, la femelle chasse les intrus D-2a initialement refoulés vers D-0 par le mâle D-2b. Le mâle D-0 vient menacer frontalement le couple d'intrus X-Z qui visitait le site D-1. Puis le mâle D-0 échange des menaces frontales au piquet 2 avec le couple D-2a.

D-1 : Le couple est toujours absent de notre zone d'observation.

G-2 : Le couple arrive dans la zone d'observation et se dirige directement vers le site D-5. Le jeune suit de près ses parents. Arrivé près du nichoir D-5, le jeune plonge à deux reprises à proximité du mâle puis grimpe sur son dos. Ce retour est bientôt suivi d'un échange de menaces frontales entre D-5' et G-2 à proximité du nichoir, mais le calme revient rapidement. Le couple D-5' retourne à proximité de son nid tandis que la femelle G-2 part en plongée, laissant le mâle et le jeune près du nichoir D-5. Dès le retour de la mère, le jeune saute à l'eau et se précipite vers elle en émettant ses petits cris stridents. Il avale sans peine le poisson que la femelle lui tend, puis remonte sur le dos de son père pendant que la femelle plonge.

G-2' : Le mâle X-Z monte sa femelle installée sur le nid G-2, puis c'est le couple G-2' qui occupe les lieux. Les partenaires G-2' apportent des matériaux sur le nid puis y copulent à quatre reprises (deux montes mâle sur femelle).

32) 27/05/1987 : 10h00-14h00

D-6 : Ils couvent.

D-5' : Deux montes mâle sur femelle ont lieu sur le nid D-2b puis ils regagnent leur site D-5, après avoir été expulsés par le couple D-2b. Ils viennent visiter le site D-2a.

D-3 : Ils couvent et consolident le nid.

D-2b : Ils expulsent D-5' dès leur retour au site D-2b. Ils restent ensuite à proximité du nid avec leur deux jeunes.

D-0 : L'éclosion est en cours, on peut déjà apercevoir la tête d'un jeune caché dans le plumage de l'oiseau couveur.

D-1 : Le couple est toujours absent.

G-2 : Le couple sera absent tout au long de l'observation.

G-2' : Le couple G-2' occupe toujours le site G-2; sept copulations ont lieu sur le nid.

I-8 : Ils couvent.

X-Y : Le mâle invite à l'accouplement en pleine eau, en G-5, en présence de sa femelle, puis il reste longtemps seul.

X-Z : La femelle invite à l'accouplement en pleine eau, en H-3, puis c'est au tour du mâle d'adopter à plusieurs reprises ce type de comportement. Il apporte des matériaux pour la construction d'une petite ébauche de nid. Il tente de monter la femelle en H-3.

X-N : Le couple circule en F-1, puis s'installe en G-1, où il construit un nid. Trois copulations ont lieu sur ce nouveau nid (deux montes mâle sur femelle).

Quatre couples d'intrus fréquentent la zone d'observation : le couple D-2a se met à construire en D-2a; un couple visite le site G-1 puis vient en E-6; un autre couple visite le site D-2a et enfin, un couple d'intrus se repose en D-5.

Résumé de l'observation

10h00 : X-Z se tient en posture de sommeil sur le site H-3. A côté, le couple G-2' occupe le site G-2 puis s'avance en F-1 pour menacer le couple X-N. En D-0, la femelle est installée sur le nid en faisant le gros dos; l'éclosion est certainement en train de se dérouler. A 10h22, il y a une copulation en G-2' sur le nid. En D-2b, la femelle D-5'

s'est installée sur le nid. En D-3, le mâle couve pendant que sa partenaire apporte des matériaux sur les bords du nid. A 10h30, le mâle D-5' monte sa compagne installée sur le nid D-2b, puis le mâle chasse un couple d'intrus venu à proximité du nid D-2b.

A 10h33, le couple D-2b revient dans notre zone d'observation, mâle en tête, suivi de la femelle qui porte les deux jeunes sur son dos. A ce moment-là, D-5' copule à nouveau en D-2b, pendant que G-2' copule à deux reprises en G-2. Le mâle D-2b, arrivé à 20 m de son nid, plonge vers le mâle D-5' et l'attaque directement. Les deux mâles se battent, dressés hors de l'eau, ils cherchent à se saisir mutuellement le bec. La femelle D-5' descend du nid et vient menacer frontalement la femelle D-2b qui s'est rapprochée du nid; l'un de ses jeunes est tombé à l'eau et tente de grimper sur son dos. La femelle D-3 vient sur les lieux du conflit en posture de menace frontale, aussitôt rejointe par son compagnon. Ils échangent alors des secouements de tête de forte intensité puis regagnent leur nid. Le mâle D-2b se retire de l'affrontement entre mâles et vient attaquer la femelle D-5' qui pousse des cris intenses. Le couple D-5' prend la fuite et vient se réfugier sur son site D-5 tandis que D-2b reprend possession de son territoire. Tout rentre dans l'ordre : D-5' se toilette en D-5, D-2b se toilette en D-2b (séquence 49).

10h45 : Le couple X-Y est revenu à proximité de la bouée, en G-5; là, le mâle circule lentement en posture d'invitation à l'accouplement, pendant que sa partenaire se toilette à proximité. A 10h48, il y a une monte mâle sur femelle de X-N sur le nid qu'ils ont construit en G-1. Après la monte, la femelle reste sur le nid pour solliciter l'accouplement, tandis que son compagnon échange des menaces frontales avec le mâle D-0 qui s'est approché à 10 m à droite du nid G-1. A 11h05, le mâle D-0 retourne chez lui et une seconde monte mâle sur femelle a lieu en G-1. En H-3, le mâle X-Z invite à l'accouplement parmi les branches du site, puis le couple circule à proximité de la barque en effectuant de nombreux plongeurs. Le mâle X-Z escorté par sa femelle revient au site H-3 déposer des plantes; il invite ensuite à l'accouplement parmi les branches.

Le couple D-5' poursuit un couple d'intrus qu'il menace de D-5 jusqu'en E-1, mâle D-5' en tête, en posture de menace frontale, suivi de sa femelle. Le mâle D-5' se met à suivre la femelle intruse tandis que le mâle intrus plonge pour faire face à la femelle D-5' et la menace dans un premier temps, puis la salue ensuite. Le mâle intrus suit la femelle D-5' en émettant des "kat" répétés, cou tendu obliquement au-dessus de l'eau, collerette largement écartée, crête aplatie. Finalement, le couple D-5' revient au nid et les intrus s'éloignent vers l'embouchure.

A 11h35, on observe une monte mâle sur femelle en G-2', puis la femelle reste installée sur le nid; à 11h42, ils copulent à nouveau. A 12h16, on enregistre encore une copulation en G-2'. A 12h35, la femelle D-0 se dresse sur le nid et arrange les branches autour d'elle. Elle n'est pas encore descendue du nid que le mâle y grimpe déjà. Après être descendue, elle se secoue, tend une plume au jeune resté sur les bords du nid, puis elle s'en va en plongée tandis que le jeune grimpe sur le mâle installé sur le nid. En H-3, c'est au tour de la femelle X-Z d'inviter à l'accouplement, cachée parmi les branches du site. Le mâle se poste derrière elle en posture de pré-monte et émet un cri plaintif intense puis saute sur sa compagne.

A 12h45, le mâle G-1 (ou X-N) vient près de la femelle G-2' et échange avec elle des menaces frontales. Aussitôt, il est rejoint par sa compagne qui le dépasse pour venir affronter la femelle G-2'. Le mâle G-1 reste à l'arrière plan, cou en S, en émettant ses cris de menace. La femelle G-1 effectue plusieurs plongeurs sur place puis s'écarte légèrement pour échanger des saluts avec son partenaire avant de replonger plusieurs fois sur place. Elle finit par attaquer la femelle G-2' qui ne se laissait pas intimider par les faux-plongeurs de la femelle G-1. Le mâle G-1 garde ses distances, cou en S, collerette mise en évidence. Après une lutte brève opposant les femelles, celle de G-2' s'éloigne en F-2 et s'y toilette tandis que le couple G-1 regagne son site.

33) 30/05/1987 : 09h30-15h00

D-6 : Ils couvent une ponte de deux œufs et consolident le nid.

D-5' : Le couple est présent quelques instants puis s'en va vers l'embouchure et ne reviendra plus durant toute l'observation.

D-3 : Ils couvent et entretiennent la construction du nid.

D-2b : Ils restent à proximité du nid avec leurs deux jeunes nourris par la femelle.

D-0 : Ils couvent toujours; l'unique jeune est nourri par le mâle.

D-1 : Ils sont toujours absents.

G-1 : Le site n'est plus occupé par le couple X-N.

G-2 : Ils sont absents durant toute l'observation.

G-2' : La couvaison semble prendre cours.

I-8 : Ils couvent et apportent des matériaux sur le nid.

X-Z : Ils occupent toujours le site H-3 où la femelle et le mâle invitent à l'accouplement parmi les branches.

X-Y : Ils sont absents.

34) 01/06/1987 : 10h10-13h10

D-6 : Ils couvent.

D-5' : Ils ont construit un nouveau nid, à proximité des restes de l'ancien. Une monte mâle sur femelle a lieu sur cette plateforme. Le reste du temps, ils apportent des matériaux de construction sur le nid.

D-3 : Ils couvent.

D-2b' : Un nouveau couple occupe les lieux et repousse les anciens propriétaires. De nombreuses montes ont lieu sur le nid D-2b. Nous appellerons ce nouveau couple D-2b'.

D-2b : Ils sont expulsés de leur site et restent à proximité avec leur deux jeunes.

D-0 : Le couple quitte le nid et se tient en D-1 avec son unique jeune nourri par le mâle.

D-1 : Un couple est présent dans notre zone d'observation, ces adultes ressemblent au couple D-1. Ils sont accompagnés de trois jeunes qui pourraient avoir l'âge de la progéniture de D-1

G-1 : Le couple G-1 (X-N) n'occupe plus le site; c'est X-Z qui vient copuler plusieurs fois sur le nid G-1.

G-2 : Le couple est absent durant toute l'observation.

G-2' : Ils couvent mais des montes ont toujours lieu sur le nid.

I-8 : Ils couvent.

Résumé de l'observation

10h10 : D'emblée, l'observation commence avec une bagarre violente entre le mâle X-Z et le mâle G-2' en F-2 puis le mâle G-2' retourne chez lui tandis que le mâle X-Z, accompagné par sa femelle, vient en G-1. A 10h20, X-Z copule (mâle sur femelle) en G-1. Le couple D-0 se tient à 3 m à droite du nid avec son unique jeune. *Le couple D-2b se trouve à 1 m de son nid, chaque parent porte un jeune sur son dos; un couple d'intrus se tient également à proximité du nid. La femelle D-2b s'avance alors lentement vers le nid, cou tendu obliquement vers l'avant, plumes du cou et du dos fortement hérissées, collerette écartée et crête aplatie. Elle progresse vers le nid suivie de son partenaire qui adopte la même attitude mais le hérissément du plumage est moins prononcé. Les intrus restent près du nid, mâle à l'avant plan, adoptant la même posture menaçante que la femelle D-2b. Celle-ci s'approche à moins de 20 cm des intrus, qui reculent alors très lentement; la femelle D-2b progresse jusqu'au nid, tandis que les intrus s'écartent à droite de celui-ci. A 10h35, la femelle D-2b porte les deux jeunes sur son dos; elle se trouve à 4 m à gauche du nid tandis que son compagnon est resté à proximité de la plateforme et menace, cou en oblique, les intrus qui répondent par le même*

comportement. Les deux mâles sont en face à face, en posture de pré-attaque, bec ouvert; ils émettent des cris intenses de menace. Puis, lentement, le mâle D-2b se retire du conflit et rejoint sa femelle. A 10h40, le couple D-2b est toujours entre les nids D-2b et D-3 pendant que les intrus s'accouplent (mâle sur femelle) sur le nid D-2b. Le mâle intrus descend du nid après la monte, mais sa femelle reste en posture d'invitation à l'accouplement. La femelle D-2b s'avance alors vers le nid D-2b et vient affronter le mâle opportuniste, tandis que le mâle D-2b reste à distance avec les deux jeunes sur le dos. Le combat inévitable explose violemment entre la femelle D-2b et le mâle intrus. Le mâle D-2b se rapproche du lieu de combat pendant que la femelle intruse descend du nid et rejoint son mâle. La femelle D-2b et le mâle intrus sont à nouveau en face à face, prêts à attaquer l'autre. Le mâle intrus tourne lentement la tête de gauche à droite, secoue le corps et les ailes avant de reprendre la posture de menace frontale, il frappe alors l'eau d'un mouvement latéral du bec. La femelle D-2b plonge et surgit à 10 cm du mâle; elle le menace alors cou dressé à la verticale, bec incliné contre le cou, puis chacun s'écarte légèrement et la cérémonie de secouements de tête de forte intensité a lieu entre les membres de chaque couple. La femelle intruse remonte sur le nid et adopte la posture d'invitation à l'accouplement pendant que le couple X-Z s'adonne à des secouements de tête de forte intensité alors qu'il dormait à 10-15 m du site D-2b. Le couple D-2b retourne entre les nids D-2b et D-3 et les intrus copulent sur le nid D-2b à 10h50 (séquence 50).

A 10h58, X-Z copule (femelle sur mâle) sur le nid G-1, puis la femelle s'écarte pour se reposer à 5 m du nid, tandis que le mâle adopte à nouveau la position d'invitation à l'accouplement. Après la copulation des intrus en D-2b, le mâle descend du nid et échange à nouveau des menaces frontales avec la femelle D-2b qui s'est avancée vers le nid. La femelle intruse reste sur le nid D-2b en posture d'invitation à l'accouplement. Le mâle D-2b rejoint sa compagne pendant qu'elle exécute plusieurs plonges sur place ou en reculant. La femelle intruse descend du nid pour rejoindre son partenaire. Le couple D-2b s'éloigne et, à 11h10, les intrus copulent à nouveau sur le nid D-2b, ainsi qu'à 11h30 (mâle sur femelle). Une minute après c'est X-Z qui copule (mâle sur femelle) en G-1; à 11h45, le mâle X-Z monte encore sa partenaire. A 12h05, il y a une copulation en G-2'. Le couple D-5' revient au site D-5; il a construit un nouveau nid à 1,50 m à gauche de l'ancien nid; à cet endroit, le nid est mieux caché par la végétation. A 11h10, il y a encore une monte mâle sur femelle de X-Z en G-1. A 12h45, le mâle D-5' revient près du nid; dès son retour, la femelle monte sur le nid et invite à l'accouplement, qui a aussitôt lieu. A 12h54, une copulation en G-2' précède une monte femelle sur mâle de X-Z sur le nid G-1.

35) 02/06/1987 : 19h00-20h30

D-6 : L'éclosion est en cours; le couple couve toujours, mais on a pu observer le nourrissage du premier jeune.

D-5' : Ils couvent un œuf.

D-3 : Ils couvent.

D-2b : Ils se tiennent en D-4 avec leurs deux jeunes.

D-2b' : Il y a deux montes mâle sur femelle sur le nid D-2b.

D-0 : Ils sont absents de notre zone d'observation.

D--1 : Ils sont absents; le site est occupé par le couple X-Z (D--1').

G-2 : Ils sont absents; le couple G-2' couve en G-2.

X-Y : Ils visitent le site H-3.

Résumé de l'observation

Après une demi-heure d'observation, nous avons été témoin d'un événement perturbateur important qu'il y a lieu de relater dans le cadre de l'évolution journalière du comportement des grèbes de notre population. Vers 19h30, une dizaine de personnes accompagnées de huit chiens se sont regroupées sur la rive gauche en Y-7. Tour à tour, les propriétaires de chaque chien ordonnaient bruyamment à l'animal de traverser à la nage le plan d'eau pour aller chercher sur la rive opposée une "proie" (cadavres de femelles colverts, corneilles, ...) cachée auparavant dans la végétation de la berge (en D-5 et D-6). De l'autre côté, le propriétaire "hurlait" ses ordres au chien : "over", "zoek voedsel", hurlements accompagnés d'incessants coups de sifflet stridents, sans compter le vacarme du groupe d'adultes très excités par les événements. Tous les grèbes, très dérangés, adoptèrent la posture d'alarme. Les couples accompagnés de jeunes quittèrent la zone d'observation (D-6, D-2b) tandis que les couples en phase de couvaison s'éloignèrent de leur nid sans y retourner (D-5, D-3, D-2b', G-2', X-Y, X-Z) (comportement que les oiseaux ne présentent qu'en cas de danger extrême). Les chiens étaient dirigés fortuitement vers l'endroit de la rive droite qui abrite de nombreux couples installés (D-6, D-5', D-3, D-2). L'un des chiens, lors de l'abordage, faillit prendre appui sur un nid couvé (D-5). Le suivant, au lieu d'aller chercher la proie désignée, n'est pas sorti de l'eau mais s'est mis à poursuivre, comme on pouvait évidemment s'y attendre, le mâle D-6 resté près de son nid où l'éclosion des œufs était en cours (un jeune, un œuf), malgré les ordres hurlés par le propriétaire manifestement incapable de maîtriser le comportement de son chien. Cette séquence a duré près d'une heure, c'est-à-dire que quatre chiens sur les huit avaient fait leurs exercices. Nous supposons donc qu'une démonstration complète implique un dérangement majeur de deux heures au moins (sans compter les actes quasi délinquants de certains, un peu lassés par le spectacle déjà monotone, qui cherchaient à raviver leur excitation en lançant puérilement des pierres à un cygne tuberculé occupant depuis peu le bras mort de la Meuse). Plainte a été déposée auprès de l'Administration des Eaux et Forêts de Liège qui a identifié le club de dresseurs de chiens et a promptement mis fin à leurs pratiques à Lanaye.

36) 03/06/1987 : 14h15-18h00

D-6 : L'éclosion est toujours en cours, il reste un œuf couvé et l'unique jeune est nourri par le partenaire qui n'est pas installé sur le nid.

D-5' : Ils couvent une ponte d'au moins deux œufs et consolident la construction du nid.

D-3 : Ils couvent et apportent des matériaux sur le nid.

D-2b : Ils se tiennent en E-3 avec leurs deux jeunes.

D-2b' : Ils couvent déjà un œuf, mais une monte mâle sur femelle a encore lieu sur le nid.

D-0 : Ils sont en pleine Meuse avec leur unique jeune porté par le mâle et nourri par la femelle.

D-1 : Le couple est toujours absent, nous ne l'avons vu ni en pleine Meuse, ni dans la zone d'observation. Le site D-1 est occupé par le couple X-Z (D-1'); le mâle monte sa compagne installée sur le nid.

G-2 : Le couple est absent.

G-2' : Ils couvent.

X-Y : Ils sont en G-5; le mâle parade seul, il exécute une cérémonie de présentation de plantes puis invite à l'accouplement en pleine eau. Sa compagne reste impassible à proximité de lui.

I-8 : Ils couvent.

37) 04/06/1987 : 14h00-18h00

D-6 : L'éclosion est toujours en cours, on ne compte encore qu'un seul jeune.

D-5' : Ils couvent et entretiennent la construction du nid. Une bagarre oppose le mâle D-5' et la femelle D-3, qui s'était avancée à quelques mètres à droite du piquet 5. Le mâle D-3, resté sur le nid, émet des cris de menace bruyants, le bec ouvert, en tendant le cou dans la direction du lieu de combat.

D-3 : Ils couvent.

D-2b : Ils se tiennent en E-5 avec les deux jeunes. La femelle D-2b s'avance en posture de menace frontale vers le couple X-Y. Le mâle D-2b suit sa compagne en émettant son "raah", cou au ras de l'eau. Aussitôt à proximité d'elle, il échange avec sa partenaire des secouements de tête accompagnés de quelques lissages ritualisés puis la femelle tend brusquement une plume à l'un des jeunes installé sur le dos du mâle, interrompant ainsi de manière brutale le rituel.

D-2b' : Ils couvent un œuf, entretiennent la construction du nid et copulent une fois (mâle sur femelle). Le mâle D-2b' est attaqué par le mâle X-Z en F-2.

D-0 : Le couple est absent de notre zone d'observation.

D-1 : Le couple est toujours absent. Le site est occupé par le couple X-Z, le mâle X-Z apporte des matériaux sur le nid puis monte à deux reprises sa partenaire en posture d'invitation à l'accouplement.

G-2 : Le couple est absent.

G-2' : Ils couvent; lors d'un retour au centre du plan d'eau de la femelle X-Y, le mâle G-2' s'avance vers elle en posture de menace frontale et la fait fuir.

I-8 : Ils couvent une ponte de remplacement de quatre œufs.

X-Y : Le couple se tient en G-5 puis se rapproche du site I-8. Le mâle X-Y s'avance à moins de 10 m du nid I-8 et échange alors des menaces frontales avec la femelle I-8 qui s'est dirigée directement vers lui. La femelle I-8 tente de repousser le mâle X-Y par un faux-plongeon puis se lance à l'attaque. Après une brève bagarre, les deux antagonistes s'écartent l'un de l'autre. La femelle I-8 menace alors le mâle X-Y, ailes ouvertes, cou tendu, collerette étalée, crête en deux touffes, tout en poussant un cri plaintif particulier. Puis, dans un mouvement très rapide, elle ferme les ailes et plonge une seconde fois sur place. Le mâle X-Y plonge également puis les deux opposants échangent des menaces, cou en oblique, en exécutant de nombreux mouvements de confort, secouant le corps, les ailes. Puis X-Y s'écarte lentement du conflit et revient en G-5 à proximité de la bouée. C'est à ce moment que le couple X-Y est menacé frontalement par la femelle D-2b. Ensuite, le mâle X-Y reste seul près de la bouée et émet de temps à autre ses cris d'appel. Peu après, la femelle X-Y revient et passe à proximité de son compagnon. La femelle X-Y se dirige en H-3 et plonge; là, elle est menacée et chassée par le mâle G-2', qui plonge dans sa direction. Elle revient près de la bouée puis se dirige en E-4, elle est alors poursuivie par la femelle D-2b. La femelle X-Y s'enfuit aussitôt en courant sur l'eau et rejoint son compagnon. Une brève cérémonie de secouements de tête a lieu avant le départ de la femelle.

38) 05/06/1987 : 10h00-12h00

D-6 : Le couple ne couve plus, il se tient à proximité du nid. La femelle porte l'unique jeune nourri par le mâle.

D-5' : Ils couvent.

D-3 : L'éclosion est en cours, la femelle passe la plupart de son temps à apporter des matériaux sur les bords du nid.

D-2b : Ils sont absents.

D-2b' : Ils couvent une ponte de deux œufs et entretiennent la construction du nid.

D-0 : Ils sont absents.

D-1 : Ils sont absents. Le site D-1 est toujours occupé par le couple X-Z et le mâle monte sa compagne à deux reprises. Celle-ci reste installée sur le nid bien qu'il n'y ait pas encore d'œufs.

G-2 : Le couple est absent.

G-2' : Ils couvent et apportent des matériaux sur le nid.

I-8 : Ils couvent.

X-Y : Ils ne sont pas dans la zone d'observation.

Synthèse II : période du 18/05/1987 au 05/06/1987 (cf. tableaux synoptiques pp. 75 et 77)

D-6 : Une ponte de deux œufs est couvée durant 33 jours; le 34^{ème} jour, l'éclosion a lieu, un premier jeune se cache dans les plumes du dos de l'oiseau couveur. Les parents demeurent sur le nid à tour de rôle pendant trois jours. Le 5 juin, le couple parental se tient à proximité du nid avec son unique jeune.

D-5' : Une ponte de trois œufs est couvée pendant 12 jours au cours desquels les partenaires apportent fréquemment des matériaux pour consolider le nid. Malgré l'effort fourni, le 19 mai le nid et la ponte sont immergés au rythme des fluctuations importantes du niveau d'eau (cf. **séq. 43** p. 40). Le lendemain, la ponte a été emportée par l'eau et le nid est réduit à un amas désordonné de branches. Le couple D-5' demeure inactif sur son site de nidification. Deux jours plus tard, le couple parade à nouveau et une monte mâle sur femelle a lieu sur les restes de l'ancien nid malgré la présence envahissante du couple G-2 sur le territoire D-5 (cf. **séq. 48** p. 43). Le 25 mai, nous observons encore de nombreuses copulations en D-5 mais, le lendemain, les restes du nid se trouvent à nouveau sous eau. De plus, durant ces jours, le couple D-5' doit fréquemment affronter les agressions violentes du couple G-2 venu s'installer en D-5 avec son jeune. C'est peut-être suite à cette série d'événements perturbateurs que le 27 mai le couple D-5' déménage en D-2b et utilise le nid de ce site pour copuler avant d'en être expulsé par les propriétaires (cf. **séq. 49** p. 47). Fin mai, le couple D-5' semble délaisser son site de nidification mais, le premier juin, nous constatons qu'un nouveau nid a été construit. Les partenaires D-5' prennent place sur cette nouvelle plateforme et copulent. Dès le lendemain, le premier œuf de la seconde ponte est déjà couvé, un deuxième œuf est pondu le 3 juin.

D-3 : La couvaison d'une ponte de 4 œufs dure 28 jours; l'éclosion débute le 5 juin, c'est-à-dire le 29^{ème} jour de couvaison.

D-2b : La phase de couvaison s'étale sur une période d'au moins 29 jours (du 24/04 au 22/05). Le 25 mai, le couple D-2b se tient à proximité du nid avec ses deux jeunes. Le couple parental demeure sur son territoire jusqu'aux derniers jours de mai pour élever sa progéniture. Les parents se montrent très agressifs; tout grèbe passant à proximité du site est violemment menacé, parfois attaqué par le mâle comme par la femelle. Dès que le couple D-2b s'absente, son nid est aussitôt occupé par des opportunistes (cf. **séq. 50** p. 48). Le premier juin, un nouveau couple prend possession du site D-2b malgré les nombreuses tentatives du couple propriétaire pour faire fuir les intrus (cf. **séq. 49** p. 47). Le couple D-2b doit bientôt se résigner à élever ses jeunes à distance de son territoire. Quant aux nouveaux propriétaires D-2b', ils copulent sur les restes de l'ancien nid durant les quatre premiers jours de juin. Au cours de cette brève phase de copulations répétées, le nid est consolidé et contient déjà un œuf le 3 juin. La couvaison débute le 5 juin avec un ponte de deux œufs. En cinq jours, le couple D-2b' franchit les multiples phases d'installation, construction, parades, copulations, ponte et couvaison.

D-2a : Le couple D-2a occupe encore son territoire durant la seconde quinzaine de mai. Il demeure là inactif; seules quelques parades et manipulations de matériaux sont observées. Fin mai, des intrus occupent le site D-2a et une nouvelle ébauche de nid est construite. Nous ne reverrons plus le couple D-2a dans la zone d'observation et, après le départ des intrus, le site D-2a restera désert.

D-0 : Si l'on admet que la phase de couvainson commence le premier mai, alors elle s'étend sur une période de 26 jours. L'éclosion débute le 26 mai et dure au moins quatre jours. Le premier juin, le couple parental quitte le nid mais demeure à proximité avec son seul jeune. Dès le lendemain, le couple D-0 disparaît de la zone d'observation.

D-1 : L'éclosion est déjà en cours le 18 mai; la phase de couvainson aura donc duré un maximum de 26 jours. Le 19 mai, le couple accompagné d'un jeune quitte le nid et s'éloigne de son territoire. Nous n'aurons plus l'occasion d'observer ce couple. Cinq jours après la disparition du couple D-1, un couple d'intrus nommé X-N occupe le site et utilise déjà l'ancien nid pour les copulations. Le territoire D-1 reste ensuite inoccupé les derniers jours du mois de mai.

D-1' (= X-Z) : A partir du 2 juin, c'est le couple X-Z qui prend possession du territoire D-1. Durant trois jours, les partenaires apportent des matériaux sur l'ancien nid et copulent sur la plateforme consolidée. Auparavant, ce couple X-Z occupait le site H-3, site délaissé par ses anciens propriétaires depuis le 5 mai et ensuite convoité par plusieurs couples d'intrus. A partir du 22 mai, le site H-3 devient le lieu de parade du couple X-Z et les partenaires y construisent une ébauche de nid (c'est la troisième ébauche de nid construite à cet endroit). Le 26 mai, le couple X-Z parade toujours en H-3 mais profite de l'absence du couple G-2' pour s'installer sur le nid G-2 et copuler. Le 30 mai, c'est le nid construit en G-1 par le couple X-N qui est alors utilisé par les partenaires X-Z pour les copulations. Après ces démenagements multiples, le couple X-Z s'installe définitivement en D-1 le 2 juin.

G-1 : Au site G-1, un couple d'intrus installé là pour quelques jours avait construit une petite ébauche de nid fin avril. Il faut attendre le 28 mai pour voir ce site à nouveau occupé; c'est le couple X-N qui construit un nid déjà utilisé pour les copulations. Deux jours plus tard, nous constatons que le site est à nouveau déserté.

G-2 : La couvainson dure au moins 27 jours (du 21/04 au 17/05); la ponte initiale de quatre œufs, réduite de moitié au cours de la couvainson, ne donne naissance qu'à un seul jeune le 28 mai. Les deux jours suivant l'éclosion, les parents circulent dans la zone d'observation pour nourrir le jeune, mais ils reviennent souvent à proximité du nid (cf. séq. 42 p. 40). Ils se montrent particulièrement agressifs, attaquant tout grèbe qui se trouve sur leur chemin. Le mâle se lance parfois subitement dans les attaques violentes, même si le jeune est installé sur son dos (cf. séq. 44 p. 41, séq. 45 p. 42, 46 p. 42). Malgré la forte agressivité du couple G-2, un couple d'intrus non moins agressif s'installe sur le territoire G-2 le 22 mai (cf. séq. 47 p. 43). En un jour ou deux, ce couple d'intrus prend possession du site et consolide la plateforme, on peut observer des copulations sur le nid contenant déjà un œuf. Le 25 mai, le nid G-2, déserté par ses nouveaux propriétaires (G-2'), est aussitôt occupé par le couple X-Z, installé à proximité en H-3. Les partenaires X-Z ont le temps de copuler sur le nid avant le retour du couple G-2', qui les chasse rapidement. Les propriétaires G-2' s'installent à leur tour pour copuler. Des montes ont encore lieu le lendemain. La phase de couvainson débute fin mai, mais nous observerons encore des copulations le premier juin.

Dès la présence du couple G-2' en G-2, le couple G-2, accompagné de son jeune, vient s'installer sur une partie du territoire D-5, menaçant et attaquant bien souvent les propriétaires du site (cf. séq. 48 p. 43). Le couple G-2 demeure chez ses "hôtes" quelques jours puis disparaît de la zone observée.

X-Y: Au cours des quinze derniers jours de mai, le couple X-Y circule dans la zone

H-5/6. Les partenaires sillonnent le site en exhibant des parades d'invitation et sollicitation à l'accouplement en pleine eau. Début juin, les absences du couples sont de plus en plus fréquentes.

I-8 : Alors que la phase de couvaion avait déjà débuté le 8 mai, des copulations sont encore observés les 19 et 22 mai. Comme les jours passés à couver couvrent une période anormalement longue (du 08/05 au 16/06 c'est-à-dire 40 jours), nous supposons que la ponte de quatre œufs comptés le 4 juin est déjà une ponte de remplacement. La seconde phase de couvaion aurait donc commencé vers le 20 mai.

Commentaires : période du 18/05/1987 au 05/06/1987

A la mi-mai, deux couples, D-1 et G-2, attendent déjà l'éclosion des œufs; les autres continuent à couver, exception faite du couple X-Y qui n'a toujours pas construit de nid. Pour les malchanceux comme D-5' et I-8, une nouvelle phase de copulations répétées est rapidement entamée après la perte de la ponte.

Début juin, les dernières éclosions ont lieu chez D-6 et D-3. Sur les huit couples qui avaient entamé la couvaion de leur première ponte, six couples atteignent la phase d'éclosion; par ordre chronologique, il s'agit des couples G-2, D-1, D-2b, D-0, D-6 et enfin D-3. Dès la fin de l'éclosion, les couples portant leur(s) jeune(s) sur le dos quittent le nid; certains, comme D-1 et D-0, abandonnent aussitôt leur site de nidification et vont probablement élever leur(s) jeune(s) en pleine Meuse ou au centre du "bras mort". D'autres, comme G-2 et D-2b, demeurent à proximité de leur territoire avec leur progéniture et luttent contre l'invasion de couples opportunistes à la recherche d'un nid déjà construit (cf. séq. 49 p. 47). Malgré l'exacerbation de l'agressivité des parents au moment de l'élevage des jeunes (cf. séq. 44 p. 41, 45 p. 42, 46 p. 42, 48 p. 43), les familles sont bientôt expulsées de leur ancien territoire par les nouveaux couples conquérants (cf. séq. 47 p. 43, 50 p. 48). En quelques jours, ces nouveaux venus (G-2', D-2b', D-1') s'installent, consolident les anciens nids, copulent et commencent déjà à couver leur ponte. Les anciens propriétaires restés dans la zone d'observation pour élever les jeunes quittent également l'endroit et emmènent leurs rejetons en pleine Meuse. Nous nous trouvons donc à une période charnière au cours de laquelle la population d'oiseaux nicheurs se trouve partiellement renouvelée.

39) 07/06/1987 : 08h50-12h00

D-6 : Ils restent à proximité du nid; le jeune porté par le mâle est nourri par la femelle. Lorsque c'est elle qui le porte, le mâle s'installe sur le nid.

D-5' : Ils couvent et apportent des matériaux sur le nid.

D-3 : L'éclosion est en cours; la femelle vient nourrir le premier jeune installé sur le dos du mâle qui couve toujours. La femelle se montre très active, traversant la zone d'observation dans toute sa largeur pour apporter des matériaux sur le nid. Elle devient très agressive, menace tout grèbe sur son passage, même loin de son nid. Elle attaque notamment le mâle D-5' qui était près de son nid, couvé par sa compagne. Plus tard au cours de l'observation, la femelle D-3 revient au site et saute sur le nid, s'installant à côté du mâle qui reste couché encore quelques minutes avant de descendre. Il s'éloigne en plongée puis vient nourrir le jeune avant de repartir. Le mâle D-3 vient menacer le couple D-2b qui se trouve à gauche de l'arbre mort en D-4. Il menace frontalement la femelle D-2b lorsqu'elle émerge de l'eau, il frappe l'eau d'un mouvement latéral du bec avant de rentrer chez lui. Il grimpe sur le nid à côté de sa compagne, puis tous deux se dressent à la verticale et le mâle descend du nid, laissant la femelle se réinstaller pour couver.

D-2b : Le couple arrive en E-5; le mâle ne porte qu'un seul jeune sur le dos. La femelle part en plongée; dès qu'elle émerge de l'eau, le jeune saute à l'eau pour se précipiter vers la mère et attraper directement la nourriture qu'elle lui apporte. La femelle repart en plongée puis fait surface au centre du plan d'eau. Le mâle G-2' s'avance vers elle et la menace frontalement à distance en poussant ses "raah". La femelle le menace également mais avec le cou redressé à la verticale. Le mâle D-2b s'avance vers le mâle G-2' en posture de menace frontale et le fait reculer. Le couple D-2b échange des secouements de tête de forte intensité, puis il vient en D-4, où il est alors menacé par le mâle D-3.

D-2b' : Ils couvent une ponte de trois œufs. Le mâle monte sa compagne installée sur le nid.

D-0 : Le couple est absent.

D-1 : Le couple est absent. Le couple X-Z occupe toujours le site, nous l'appellerons **D-1'**. Il couve son premier œuf.

G-2 : Le couple est absent.

G-2' : La femelle couve. Un couple d'intrus s'approche à quelques mètres du nid; la femelle G-2' les menace frontalement sans en descendre. Les intrus sont ensuite attaqués en torpille par le mâle G-2' qui les poursuit jusqu'en D-6.

X-Y : Ils restent à proximité de la bouée, en G-5.

40) 08/06/1987 : 18h30-20h00

D-6 : La femelle reste seule près du nid avec le jeune.

D-5' : Ils couvent une ponte de trois œufs et apportent des matériaux sur le nid.

D-3 : L'éclosion est toujours en cours; la femelle apporte des matériaux pour consolider le nid; elle vient également nourrir le jeune.

D-2b : Ils sont en D-4, le jeune est porté par la femelle.

D-2b' : Ils couvent une ponte de trois œufs et entretiennent la construction du nid.

D-1' : Ils couvent deux œufs et consolident le nid.

G-2' : Ils couvent.

D-0, D-1, G-2 et X-Y sont absents.

41) 09/06/1987 : 15h45-17h00

D-6 : Le mâle s'est installé sur le nid avec sur le dos un jeune que la femelle vient nourrir.

D-5' : Ils couvent et consolident le nid.

D-3 : Ils couvent toujours; la femelle vient nourrir les deux jeunes qui demeurent sur le dos du mâle, installé sur le nid.
D-2b : Ils sont en E-3, c'est la femelle qui nourrit le jeune;
D-2b' : Ils couvent.
D-1' : Ils couvent et entretiennent la construction du nid.
G-2' : Ils couvent.
D-0, D-1, G-2 et X-Y sont absents.

42) 10/06/1987 : 13h00-17h00

D-6 : L'unique jeune de ce couple a disparu; le comportement du mâle (qui sera détaillé plus loin) nous laisse penser que la perte est très récente.
D-5' : Ils couvent quatre œufs.
D-3 : Ils couvent toujours; les deux jeunes sont nourris tantôt par le mâle, tantôt par la femelle.
D-2b : Ils sont en E-4, chaque parent apporte de la nourriture au jeune.
D-2b' : Ils couvent et entretiennent la construction du nid.
D-1, G-2' et **I-8** couvent.
D-0, D-1, G-2 et X-Y sont absents de notre zone d'observation.

Résumé de l'observation du couple D-6 le jour de la perte du jeune.

13h45 : La femelle D-6 se toilette à quelques mètres devant son nid et le mâle émet plusieurs cris aigus, cou tendu, bec à l'horizontale présentant de la nourriture. Il se rapproche de la femelle en émettant à nouveau ses cris tout en tendant le bec vers le dos de la femelle. Il crie encore une fois puis avale la nourriture qu'il présentait et plonge. Il surgit à quelques mètres, tend le cou au ras de l'eau, pousse un "rhâââ" puis plonge à nouveau. La femelle se toilette toujours près du nid. Le mâle surgit de l'eau pour émettre son "rhâââ" encore une fois; à ce moment, la femelle adopte la posture de menace frontale en s'avançant légèrement puis recommence sa toilette. Le mâle adopte alors une posture très particulière qui ressemble à l'attitude de sommeil, mais le bec trempe dans l'eau, le mâle émet un cri particulier, comme un "rhâââ" très doux. Puis il secoue les ailes en tendant le corps vers le haut; il adopte ensuite la posture de sommeil, qu'il quitte aussitôt pour se secouer une seconde fois énergiquement en frappant l'eau de ses ailes déployées. Il se met à se toiletter mais d'une manière étrange et inhabituelle, avec beaucoup d'excitation. La femelle se dirige vers le nid, cou en oblique, puis s'éloigne et se toilette à quelques mètres. Elle se rapproche ensuite du mâle en émettant un cri très doux puis tous deux recommencent leur toilettage énergique. Cette séquence dure presque une demi-heure. Le couple se rapproche du nid D-6 tout en se lissant le plumage et le mâle émet à deux reprises son "rhâââ", cou au ras de l'eau; puis le couple continue sa toilette (séquence 51).

14h20 : Le mâle I-8 s'est avancé vers le centre du plan d'eau et échange des menaces frontales avec le mâle D-6, tous deux distants de 10 m. La femelle D-6 rejoint son mâle en posture de menace frontale. Dès son arrivée, le mâle I-8 plonge et s'écarte du couple qui est en train de se saluer énergiquement. Le mâle D-6 regagne son nid, immerge la tête puis dépose une plante sur le bord de la plateforme. Il rejoint sa compagne en émettant un "rhâââ" très doux. Le couple recommence aussitôt son toilettage. A 14h32, le mâle D-6 plonge en F-7 et s'éloigne jusqu'en E-12 pendant que sa partenaire continue son toilettage. Le mâle revient en F-8, émet son "rhâââ", puis se dirige en F-5 pour crier à nouveau avant de plonger. Il vient en G-5 et échange des menaces frontales avec le mâle I-8. La femelle D-6 rejoint son mâle et secoue la tête avec lui puis ils retournent vers leur site; la femelle se toilette en D-6, le mâle en D-8. A 14h50,

le mâle D-6 plonge et surgit à proximité de la barque, en H-4; il s'éloigne et pousse son "rhâââ". La femelle D-6 reste seule à proximité du nid; elle interrompt de temps à autre son toilettage pour émettre un cri d'appel (15h26). A 16h30, la femelle D-6 est toujours seule et se toilette en F-7. A 16h35, le mâle D-6 revient près du nid et émet son "rhâââ", cou au ras de l'eau. Il se précipite vers la plateforme et en chasse une poule d'eau. Il émet encore une fois son "rhâââ" et reste seul au site.

43) 11/06/1987 : 16h15-18h30

D-6 : Le couple reste longtemps inactif au site.

D-5' : Ils couvent.

D-3 : Ils ont perdu leur progéniture et quittent leur site. Ils demeurent au centre de la zone d'observation puis visitent le site H-3.

D-2b : Ils se tiennent également au centre de la zone d'observation avec leur unique jeune.

D-2b' : Ils couvent et entretiennent la construction du nid.

D-1', G-2' et **I-8** couvent.

X-Y : Le mâle est seul en G-5, à proximité de la bouée.

D-0, D-1, G-2 sont absents; un couple d'intrus occupe le site D-3 et une monte mâle sur femelle a lieu sur le nid D-3.

Résumé de l'observation

16h20 : Le mâle D-5' couve; trois couples d'intrus se tiennent à proximité du nichoir D-5. La femelle D-2b menace frontalement un couple d'intrus et les refoule jusqu'en D-6, puis elle rejoint son mâle au centre du plan d'eau. Dès son arrivée, le jeune se dirige vers elle. Les intrus reviennent peu après en D-5. Le couple D-3 demeure en

D-3; sa progéniture a disparu. A 16h40, le mâle D-2b est devant l'arbre mort, en D-4, avec son jeune à proximité de lui. La femelle D-2b se dirige à nouveau en posture de menace frontale vers le couple d'intrus. Elle poursuit la femelle intruse jusqu'en D-6 en passant devant le couple D-3. Elle revient vers son compagnon en D-4, tandis que le mâle D-6 s'avance vers le mâle intrus et le menace frontalement au piquet 6. A 16h43, la femelle D-5' revient au site et échange directement des menaces frontales avec le couple D-3, cou en oblique, collerette largement écartée, bec ouvert. Le mâle D-3 se tient dans la même posture que la femelle D-5'; il est à l'avant-plan du conflit, laissant sa femelle légèrement à l'écart; de temps à autre, il secoue le bec latéralement. Le mâle D-6 arrive en posture de menace frontale et chasse le couple D-3 du site D-5, pendant que la femelle D-2b s'avance vers la source du conflit et menace frontalement un couple d'intrus. En retournant chez lui, le mâle D-6 menace frontalement un couple d'intrus près du site D-6. Les partenaires de ce couple intrus sont séparés : la femelle s'enfuit du côté de l'embouchure et le mâle intrus se dirige vers le site D-5. Au loin, la femelle intruse émet son cri d'appel, cri auquel son compagnon répond par le même type de cri, cou tendu à la verticale.

A 16h52, le même couple d'intrus vient en D-2b, à droite du nid couvé par la femelle D-2b'. Le mâle intrus se rapproche du nid en adoptant la posture du qui-vive, posture adoptée par la femelle D-2b' depuis leur arrivée, tout en exécutant plusieurs lissages ritualisés. Puis le mâle intrus tente une invitation à l'accouplement parmi les branches, à proximité du nid. La femelle D-2b' tend alors le cou vers les opportunistes et les menace frontalement. Elle se dresse subitement sur son nid, saute à l'eau et court derrière les intrus sur une distance de quelques mètres, puis revient vers son nid. Les intrus reviennent aussitôt au site D-2b et la femelle D-2b' se lance à nouveau à leur poursuite. Les intrus s'en vont en D-1 pendant que la femelle D-2b' se réinstalle sur son

nid. A peine arrivés en D-1, ils font demi-tour et viennent visiter le site D-3. Pendant ce temps, le couple D-3 s'est dirigé en D-1, mais est directement chassé par la femelle D-1' qui les poursuit jusqu'en D-2. Le couple D-3 revient en D-5 mais le mâle D-5' vient les menacer et les expulse de son site. D-3 se dirige davantage vers le centre du plan d'eau et y est menacé par la femelle D-2b et par le mâle D-6. Le mâle X-Y, lui, resté à proximité de sa bouée (en G-5), les menace de loin. A 17h11, les intrus installés au site D-3 copulent sur le nid pendant que le couple D-3 visite le site H-3. Puis le couple D-3 revient au centre de la zone d'observation et est à nouveau menacé par la femelle D-2b et le mâle D-5'; D-3 s'écarte alors en E-6 (séquence 52). La femelle intruse du site D-3 passe au centre, entre le mâle D-5' et la femelle D-2b, à la suite du couple D-3, en posture du qui-vive. Arrivée en E-6 à proximité du couple D-3, la femelle intruse émet son cri d'appel, orientée vers son compagnon resté au site D-3. A 17h26, la femelle D-5' couve pendant que son partenaire patrouille dans les environs et chasse encore le couple D-3 en E-6. Le couple d'intrus du site D-3 visite le site H-3 puis se rapproche du nid G-2 avant de partir vers l'embouchure. Depuis le départ des intrus, la situation restera très calme jusqu'à la fin de l'observation.

44) 12/06/1987 : 09h10-12h00

D-6 : Il y a une copulation sur le nid.

D-5' : Ils couvent et consolident le nid.

D-3 : Ils oscillent longtemps entre F-12 et F-15, mais ne reviennent pas dans la zone d'observation.

D-2b : Ils sont en F-14 puis reviennent au centre du plan d'eau. La femelle y nourrit le jeune porté par le mâle.

D-2b', **D-1'** et **G-2'** couvent.

D-0, **D-1**, **G-2** et **X-Y** sont absents de la zone d'observation.

45) 16/06/1987 : 10h15-13h00

D-6 : Deux copulations ont lieu sur le nid.

D-5' : Ils couvent une ponte de quatre œufs et entretiennent la construction du nid.

D-3 : Ils occupent à nouveau leur site; le mâle monte la femelle puis c'est la femelle qui monte son partenaire.

D-2b' : Ils couvent.

D-1' : Ils couvent et apportent des matériaux sur le nid.

G-2' : Ils couvent et consolident le nid.

I-8 : Ils couvent.

X-Y : Le mâle est présent dans la zone d'observation pendant cinq minutes.

D-2b, **D-0**, **D-1** et **G-2** sont absents.

Deux couples d'intrus sont présents dans la zone d'observation et l'un (**Z-Z**) cherche à s'installer.

Résumé de l'observation

Un couple d'intrus se tient à proximité du site D-6 et un second couple sur le plan d'eau (en D-5, D-3, G-5 et au centre). Nous dénommerons ce second couple **Z-Z**. Il est menacé par **D-5'** : la femelle **D-5'** apporte des matériaux sur le nid **D-5** puis vient menacer le mâle **Z-Z** en s'avançant vers lui silencieusement en posture de menace frontale. Les intrus reculent vers **D-4**, la femelle **D-5'** se met à se toiletter. A 10h58, **Z-Z** vient visiter le site **H-3**; au même instant, le mâle **G-2'** revient vers son nid pour apporter des végétaux. Directement, **Z-Z** plonge et resurgit à quelques centimètres du mâle **G-2'**, qui sursaute

littéralement; Z-Z replonge tout de suite. Le mâle Z-Z se dirige alors en D-6 et est menacé à distance par la femelle D-6. Le couple Z-Z va en D-2b et là, les deux femelles, Z-Z et D-2b', échangent des menaces frontales avec faux-plongeurs. Les intrus Z-Z s'écartent et se dirigent en D-5, puis reviennent au centre du plan d'eau. A 11h25, le mâle G-2' se dirige vers le couple Z-Z, en E-2, qui s'éloigne directement vers la bouée, en G-5. Le mâle G-2' se lance alors à la poursuite de Z-Z : il plonge jusqu'à la bouée puis vient se toiletter en F-5, tandis que Z-Z se toilette en F-7. A 11h36, Z-Z vient à droite du nid D-6. La femelle D-5' s'avance vers le piquet 6 en posture de menace frontale et Z-Z s'écarte alors de 20 m à gauche du nid D-6.

Le mâle G-2' se met subitement à poursuivre la femelle D-2b' qui rentre au site D-2b avec une branche. Elle va jusqu'au nid D-2b, dépose sa branche, puis, sans attendre, elle fait demi-tour et attaque le mâle G-2' qui plonge pour s'enfuir. Il surgit plus loin, des végétaux au bout du bec et les apporte au nid G-2. A 11h55, le couple Z-Z se repose à gauche du nid D-6. A 12h00, le couple Z-Z est attaqué en E-5 par la femelle D-5' et le mâle D-1'. Z-Z s'écarte en E-7; c'est le mâle I-8 qui vient échanger des menaces frontales avec le mâle Z-Z en D-7, puis le mâle I-8 retourne en G-7. Z-Z reste en D-7 mais est attaqué par le mâle D-6 qui quitte son nid pour poursuivre Z-Z jusqu'en D-9. Là, le mâle D-6 dépasse le couple Z-Z pour le menacer en sens inverse et le refoule de la sorte vers le centre du plan d'eau. Le mâle D-6 revient près de son nid et échange des saluts bruyants avec sa compagne restée au site. A ce moment-là, une bagarre violente oppose les mâles G-2' et D-1' au centre de la zone d'observation, puis les deux mâles rivaux s'écartent l'un de l'autre et se toilettent longuement. Le couple Z-Z s'est rapproché du lieu du combat. Le couple D-3 s'avance vers Z-Z en posture de menace frontale; le couple Z-Z s'écarte directement et vient en H-4, à proximité de la barque, puis se dirige vers la bouée en G-5. Directement, le mâle I-8 vient à sa rencontre en posture de menace frontale. Z-Z s'en va; il est alors expulsé du site D-2 par le mâle D-3.

A 12h20, on entend une copulation en D-6 suivie deux minutes plus tard d'une autre (mâle sur femelle) en D-3. A 12h30, une seconde monte mâle sur femelle a lieu au nid D-6 suivie, quatre minutes plus tard, d'une monte femelle sur mâle en D-3. A 12h40, la femelle D-3 suit la femelle D-6 de D-4 jusqu'en D-5 en posture de menace frontale. La femelle D-6 rejoint son compagnon et c'est lui qui s'avance alors vers la femelle D-3 pour la menacer. Celle-ci n'insiste pas et retourne chez elle tandis que le couple D-6 vient en G-3 avant de rentrer au site D-6.

46) 17/06/1987 : 10h30-13h30

D-6 : Deux copulations ont lieu sur le nid, l'une mâle sur femelle, l'autre, silencieuse, femelle sur mâle.

D-5' : Ils couvent.

D-3 : Le mâle invite à l'accouplement sur le nid puis c'est la femelle qui sollicite son partenaire. Une monte mâle sur femelle a ensuite lieu sur le nid D-3.

D-2b : Le couple revient dans notre zone d'observation, en D-4; le mâle porte toujours le jeune bien qu'il soit déjà assez grand.

D-2b', **D-1'** et **G-2'** couvent.

I-8 : L'éclosion est en cours, il y a au moins un jeune.

D-0, **D-1**, **G-2** et **X-Y** sont absents.

Z-Z : Ce couple arrive en D-4, suivi du couple D-6, mais ce dernier ne menace pas Z-Z. Le mâle D-3 s'avance alors vers Z-Z en posture de menace frontale, Z-Z s'écarte directement pour venir au centre du plan d'eau. Le mâle D-6, lui, fait demi-tour et revient sur son site D-6 tandis que sa femelle suit Z-Z vers le site G-2. Z-Z reste là quelques minutes puis retourne au centre avant de se diriger en D-4. Cette fois, c'est le mâle D-5', à peine relayé par sa compagne, qui vient échanger des menaces frontales avec

le mâle Z-Z. Le couple Z-Z se dirige alors vers D-3 mais est automatiquement chassé par le mâle D-3; Z-Z revient alors en G-2. Au centre du plan d'eau, il exhibe une cérémonie de secouements de tête avec lissage ritualisé précédée de la parade de présentation de plantes uniquement exécutée par le mâle. Le couple Z-Z s'approche du couple D-2b dès son retour en D-4. Directement le jeune D-2b, qui était à l'eau, grimpe sur son père tandis que la femelle D-2b avance vers Z-Z en posture de menace frontale, aussitôt suivie par son partenaire qui émet ses "rhâââ". Z-Z s'éloigne jusqu'en E-7 puis vient en D-6. A ce moment, la femelle D-6 est en train de monter son partenaire sur le nid. La copulation terminée, elle saute à l'eau pour venir menacer Z-Z qui s'éloigne en E-4, à quelques mètres du couple D-2b. Z-Z circule encore un peu dans notre zone d'observation puis s'éloigne vers l'embouchure.

47) 18/06/1987 : 13h45-16h30

D-6 : On observe une monte mâle sur femelle.

D-5', D-2b' et D-1' couvent.

D-3 : Ils restent à proximité du nid, inactifs.

G-2' : Ils couvent et consolident le nid.

I-8 : Ils sont à proximité du nid avec leurs deux jeunes.

X-Y : Le mâle exhibe la cérémonie de présentation de plantes mais sa compagne reste inactive. Le mâle adopte alors la posture d'invitation à l'accouplement en H-5.

Z-Z : Le couple occupe le site G-1 où un nid a été construit; le mâle monte sa partenaire sur le nid.

D-2b, D-0, D-1 et G-2 sont absents de notre zone d'observation.

48) 19/06/1987 : 09h15-12h00

D-6 : Ils apportent des matériaux de construction sur le nid.

D-5' : Ils couvent et consolident le nid.

D-3 : Le mâle monte sa partenaire, puis celle-ci sollicite à nouveau l'accouplement, pendant que le mâle apporte des branches sur le nid.

D-2b' et D-1' couvent et consolident leur nid.

G-2' : Ils couvent et apportent ensemble des matériaux sur le nid.

I-8 : L'un des partenaires s'est installé sur le nid avec les deux jeunes sur le dos.

X-Y : Ils se trouvent en E-16 et ne viennent pas dans notre zone d'observation.

Z-Z : Ils viennent en G-2 mais sont repoussés par les menaces frontales du mâle D-1' qui s'est avancé jusqu'en G-1. Z-Z fait demi-tour pour venir au centre du plan d'eau. Là, le mâle venu de H-3 plonge vers Z-Z, puis se met à poursuivre le mâle Z-Z en courant sur l'eau, traçant une trajectoire circulaire. Au cours de cette poursuite, le couple Z-Z est séparé. Dès le départ du mâle I-8, le mâle Z-Z émet ses cris d'appel, aussitôt rejoint par sa partenaire. Le mâle I-8 repart en plongée et surgit face au mâle D-6, en F-7. Il attaque alors subitement le mâle D-6, puis le mâle I-8 revient rapidement à 20 m de son nid couvé par la femelle (séquence 53). Z-Z va en E-2, mais déjà le mâle Z-Z est poursuivi par le mâle D-1' jusqu'en E-3. En rebroussant chemin, le mâle D-1' attaque au passage la femelle Z-Z restée en retrait de la poursuite des mâles.

49) 23/06/1987 : 13h30-15h30

D-6 : Ils sont à proximité du nid, inactifs.

D-5' : Ils couvent une ponte de quatre œufs et, bien qu'ils soient très actifs à la construction, le nid se trouve à nouveau à moitié immergé.

D-3 : Deux montes mâle sur femelle ont lieu sur le nid D-3 puis le mâle D-3 expulse le couple Z-Z venu à proximité de son site.

D-2b' et **G-2'** couvent.

D-1' : Ils couvent et apportent des matériaux sur le nid.

Z-Z : Trois montes mâle sur femelle ont lieu sur le nid.

I-8 : Ils ont quitté le nid et demeurent en I-9 avec leurs deux jeunes.

50) 24/06/1987 : 14h15-15h30

D-6 : Ils entretiennent la construction du nid, puis le mâle s'y installe.

D-5', **D-2b'**, **D--1'** et **G-2'** couvent.

D-3 : Le mâle monte sa partenaire puis il s'installe sur le nid.

I-8 : Le couple est à proximité du nid, mais ils n'ont plus qu'un seul jeune.

27/06/1987 et 29/06/1987

D-6 : Ils couvent une ponte de deux œufs.

D-5' : Le nid avec la ponte ont été emportés par l'eau.

D-2b' et **D-1'** couvent.

G-1 (Z-Z) : Ils couvent une ponte de deux œufs.

G-2' : Le couple n'est plus là et le nid est vide. L'éclosion a probablement eu lieu les 25 et 26 juin.

51) 02/07/1987 : 06h00-08h30

D-6 : Une copulation a lieu sur le nid, puis l'un des membres du couple reste sur la plateforme.

D-5' : Ils reviennent à proximité des restes du nid.

D-3 et **D-1'** couvent.

D-2b' : L'attitude de l'oiseau couveur évoque une éclosion en cours.

G-1 : Un couple se tient à proximité du nid.

G-2 : Un couple d'intrus occupe le site et copule sur l'ancien nid.

I-8 : Ils sont toujours à proximité du nid avec leur unique jeune.

D-2b, **D-0**, **D--1**, **G-2** et **X-Y** sont absents.

52) 05/07/1987 : 09h00-12h00

D-6 : Ils couvent.

D-5' : Ils circulent beaucoup dans toute la zone d'observation.

D-3 : Ils couvent et consolident le nid.

D-2b' : Il y a trois œufs dans le nid (2 bruns et 1 blanc); une femelle invite à l'accouplement, mais le mâle ne la monte pas. Nous n'avons pas pu identifier le couple qui occupait les lieux ce jour-là.

D-1' : L'éclosion est en cours.

G-2 : Un couple couve une ponte de deux œufs. Il ressemble au couple G-2', mais nous ne sommes pas en mesure d'affirmer qu'il s'agit vraiment du couple G-2'.

I-8 : Ils restent avec leur jeune à proximité du nid.

X-Y : Ils sont en E-5, inactifs.

53) 06/07/1987 : 13h30-16h00

D-6 et D-3 couvent.

D-5' : Ils reconstruisent un nid à partir des restes de l'ancienne plateforme.

D-2b : Ils viennent en E-5 avec leur jeune.

D-2b' : Il y a un couple à proximité du nid D-2b; il s'agit peut-être du couple D-2b', mais l'identification reste incertaine.

D-1' : Le couple quitte le nid accompagné de trois jeunes nourris par la femelle en E-1.

G-1 : Le couple G-1 serait en E-5 et un couple d'intrus se trouve à la frontière G-1/G-2.

G-2 : Le site n'est plus occupé; deux poules d'eau sont montées sur le nid. Le couple G-2 et son jeune demeurent en F-8.

I-8 : Ils sont en F-5 avec leur jeune. Celui-ci tente de monter sur le mâle qui, automatiquement, adopte l'attitude "ambivalente" en émettant ses "mêê mêê mêê".

D-0, D-1 et X-Y sont absents.

En F-8, il y a un regroupement de grèbes accompagnés de leurs jeunes : un couple avec deux jeunes; un couple avec un jeune; un adulte seul avec un jeune; le couple D-2b avec son jeune et le couple G-2 avec son jeune.

54) 10/07/1987 : 14h30-16h30

D-6 et D-3 couvent.

D-5' : Il y a une ponte de trois œufs; le couple se tient à proximité du nid.

D-2b : Ils sont au centre du plan d'eau avec leur jeune.

D-2b' : Un couple occupe le site; il s'agit peut-être du couple D-2b'. Une monte a lieu sur le nid puis le mâle se dirige vers le jeune D-2b au centre du plan d'eau et lui lance subitement un coup de bec sur la tête, puis il rejoint directement sa compagne restée près du nid. Le jeune D-2b s'enfuit et vient se réfugier près de son père.

D-1' : Le couple D-1' vient à proximité du site G-2; directement, le mâle D-1' et le mâle G-2 se lancent dans un bref combat. Le couple D-1' n'est plus accompagné que d'un seul jeune, alors que, le jour précédent, la famille était encore au complet.

G-2 : Ils occupent à nouveau leur site mais leur grand jeune ne les accompagne plus.

I-8 : Ils sont au centre du plan d'eau avec leur jeune.

D-0, D-1' et X-Y sont absents.

55) 13/07/1987 : 06h45-09h00

D-6 : Ils couvent une ponte de trois œufs.

D-5' : Le couple est absent durant toute l'observation. Le nid et la ponte de trois œufs sont à nouveau à moitié immergés.

D-3 : Ils couvent.

D-2b : Au site D-2b, la situation est assez confuse. Tout d'abord, un couple A (désigné ainsi pour la séquence) occupe le site, le mâle est installé sur le nid D-2b et sa compagne reste à proximité. Le mâle A descend du nid pour venir menacer le mâle D-1' qui s'est avancé jusqu'en D-2. Les deux mâles échangent des menaces frontales, puis D-1' va rejoindre sa femelle au centre du plan d'eau, tandis que le couple A regagne la proximité du nid D-2b et s'y toilette. Un autre couple B (désigné ainsi pour la séquence) arrive dans notre zone d'observation et se dirige directement vers le site D-2b, mâle B en tête. Celui-ci se rue vers le mâle A qui occupe le site D-2b et les deux mâles antagonistes plongent en même temps, pendant que la femelle B se dirige en ligne droite vers le nid D-2b. Le couple B parvient à expulser le couple A du site et, directement, la femelle B s'installe sur le nid en position d'invitation à l'accouplement pendant que son partenaire apporte des matériaux sur les bords du nid. L'autre couple A va s'installer en G-2. Au site D-2b, le mâle B monte sa partenaire puis, au lieu de sauter à l'eau après la monte, il reste installé

sur elle et tous deux secouent la tête. Le mâle bascule et se retrouve couché à côté de la femelle. En fait, au cours de l'observation, nous nous sommes rendue compte que les partenaires désignés par B sont les propriétaires actuels du site D-2b; il s'agit probablement du couple D-2b'. Vingt-cinq minutes après la première monte, deux copulations successives auront encore lieu en D-2b.

D-1' : *Le couple arrive dans la zone étudiée tout au début de l'observation. Chacun des membres du couple se déplace par petits plongements successifs. Plus aucun jeune n'accompagne D-1'. Le mâle surgit de l'eau, un petit poisson au bout du bec, et adopte la posture de nourrissage en émettant des "rhââ" comme s'il venait nourrir un jeune. Mâle et femelle se dirigent jusqu'en D-1 puis s'approchent du site D-2. Le mâle D-1' échange alors des menaces frontales avec le couple A (intrus de D-2b) puis rejoint sa femelle restée à distance du conflit. Ils plongent ensemble puis surgissent de l'eau en même temps et échangent quelques faibles secouements de tête, puis le mâle tend un petit poisson vers la femelle qui le saisit directement, le secoue légèrement dans l'eau puis plonge. Ils surgissent à nouveau simultanément et échangent des secouements de tête de forte intensité, puis replongent sans cesse, d'une manière très excitée. Ils viennent au centre du plan d'eau, toujours par petits plongements successifs. Ils surgissent ensemble, le mâle avec un petit poisson au bout du bec. Ils se dirigent alors l'un vers l'autre en poussant des petits "kat" très doux. Le mâle progresse en adoptant l'attitude de nourrissage, il trempe à plusieurs reprises le poisson dans l'eau en le secouant légèrement. Arrivé près de la femelle, il tend le poisson devant lui, comme s'il y avait un jeune à proximité. La femelle s'oriente alors vers lui, attrape le poisson et l'avale. Des séries de plongements ont à nouveau lieu et le couple se déplace ainsi de D-5 en D-1, puis il quitte la zone d'observation. Cette séquence, entre l'arrivée et le départ de D-1', a duré une heure (séquence 54).*

D-5', D-2b, D-0, D-1, G-2, X-Y et I-8 sont absents.

56) 15/07/1987 : 18h30-20h30

D-6 : Ils couvent.

D-5' : La ponte est toujours dans le nid, mais le couple ne couve pas; il visite le site G-2.

D-3 : Ils couvent; le mâle échange des menaces frontales avec le mâle D-1' chaque fois que celui-ci s'approche du site D-3. Le mâle D-3 expulse également un couple d'intrus venu à proximité du nid D-5.

D-2b' : Une copulation a encore lieu sur le nid.

D-1' : Ils consolident leur ancien nid et circulent beaucoup dans toute la partie droite du plan d'eau (D-1, D-2, D-3, G-2).

Dans la zone F/G - 13/14 il y a un regroupement de grèbes parmi lesquels on peut reconnaître le couple **I-8** et le couple **D-2b**, tous deux accompagnés de leur unique jeune.

57) 22/07/1987 : 14h15-16h15

Une pluie abondante et continue est tombée pendant trois jours; le niveau d'eau est très élevé, il dépasse au moins d'un demi-mètre le niveau habituel.

D-6 : Ils couvent.

D-5' : Le nid est détruit et la ponte a certainement été emportée par l'eau. Le mâle D-5' reste seul tout au long de l'observation et émet à plusieurs reprises ses cris d'appel. A 15h00, alors qu'il appelait à nouveau, un mâle intrus se dirige vers lui en plongée. Le mâle D-5' adopte alors la posture du chat. L'intrus surgit subitement devant le mâle D-5' par résurgence spectrale. Le mâle D-5' fonce immédiatement sur l'intrus qui prend aussitôt la fuite. Le mâle D-5' revient dans les branchages du site et émet à nouveau ses cris d'appel.

D-3 : Ils apportent inlassablement des matériaux pour consolider le nid et couvent une ponte de deux œufs. Le mâle chasse tout grèbe qui vient à proximité du site.

D-2b' : Ils consolident le nid.

D-2b : Il sont au centre du plan d'eau avec leur jeune.

G-2 : *Le couple G-2, accompagné de son grand jeune, oscille entre G-2 et D-2. Le grand jeune suit le couple parental à distance; dès qu'il tente un rapprochement, il reçoit un coup de bec du mâle, parfois de la femelle.* Le mâle G-2, toujours aussi agressif, échange des menaces frontales et faux-plongeons avec un couple d'intrus en D-2, puis le couple G-2 exhibe une cérémonie de secouements de tête accompagnée de lissages ritualisés en D-2 après le départ des intrus. Pendant ce temps, le grand jeune G-2 est resté à proximité du nid G-2.

D-0, D-1, D-1', X-Y et I-8 sont absents de notre zone d'observation.

58) 25/07/1987 : 09h45-12h00

D-6 : Le couple reste longtemps inactif au site en posture de sommeil. Il visite le site D-5 inoccupé puis, au retour, chasse le couple X-Y qui s'était avancé en E-6.

D-5' : Ils quittent le site dès notre arrivée et ils resteront absents durant toute l'observation. Le nid est à nouveau détruit.

D-3 : Il n'y a plus de nid; le mâle reste seul au site. Dès le retour de la femelle, le couple exhibe une cérémonie de secouements de tête avec lissage ritualisé puis une cérémonie de présentation de plantes, incomplète chez le mâle. Celui-ci expulse le couple X-Y venu visiter les alentours, en D-4, puis il chasse le couple I-8 qui nourrissait son jeune en D-4.

D-2b' : Le couple D-2b' occupe le site et, bien qu'il en soit expulsé à deux reprises par le mâle G-2, D-2b' copule deux fois sur son nid (11h02, 11h05).

D-1' : Un couple (D-1'?) couve une ponte de deux œufs.

G-2 : Ils occupent à nouveau leur site; le grand jeune ne les accompagne plus. Ils copulent à trois reprises sur l'ancien nid (10h21, 10h32, 10h44). Le mâle G-2, toujours aussi agressif, circule souvent, cou au ras de l'eau, aux alentours de son site G-2, en poussant des "rhâââ" de menace. Il traverse deux fois toute la largeur du plan d'eau pour venir attaquer et expulser le couple qui s'installe en D-2b.

I-8 : Ils nourrissent leur jeune en H-5, puis ils se dirigent en D-4, mais sont expulsés par D-3. Ils retournent en I-9 et y demeurent.

X-Y : Ils sont au centre du plan d'eau. Ils s'avancent en E-6 mais sont chassés par le couple D-6. Ils quittent alors la zone d'observation.

D-2b, D-0 et D-1 sont absents.

59) 05/08/1987 : 13h30-16h00

D-6 : Ils consolident la construction du nid. Un œuf a été pondu mais n'est pas encore couvé. Une copulation a lieu sur le nid.

D-5 : C'est le couple D-2b, accompagné du grand jeune, qui occupe le site.

D-3 : Une copulation a lieu sur le nouveau nid construit à quelques décimètres de l'endroit où se trouvait l'ancienne plateforme.

D-2b : Le couple D-2b avec son grand jeune est en D-5. Le couple D-2b' couve en D-2b une ponte de deux œufs tout en consolidant le nid.

D-1' : Ils couvent une ponte de trois œufs.

G-2 : Ils consolident l'ancien nid; deux œufs ont été pondus mais ne sont pas encore couvés. Le couple circule beaucoup dans la zone d'observation.

I-8 : Ils restent en G-9 avec leur jeune.

D-5', D-0, D-1 et X-Y sont absents.

Résumé des principaux échanges agressifs lors de l'observation

A 13h40, la femelle G-2 s'avance en F-3, s'y toilette, puis vient en E-4. Son partenaire la rejoint en D-4 mais, aussitôt, le couple G-2 est menacé frontalement par le mâle D-3 suivi de sa femelle. Le mâle G-2 se dirige en D-6 en posture de menace frontale, tandis que la femelle G-2 traverse le plan d'eau pour revenir au site G-2 et émettre un cri d'appel dans la direction de son compagnon. Pendant ce temps, le mâle D-6 émet son cri d'appel puis rejoint sa femelle à quelques mètres de leur site. Le mâle G-2 s'avance à 20 cm du nid D-6 et échange maintenant des menaces frontales avec le mâle D-6, tous deux distants de moins de 30 cm. La femelle G-2, restée chez elle, émet un "aboïement" pendant que son mâle va en H-6. A 13h50, le mâle G-2 revient au nid G-2 déposer un roseau. A 13h55, le mâle G-2 est en D-3 et pousse ses "rhâââ", cou tendu au ras de l'eau. Sa compagne n'est plus dans la zone d'observation. A 14h00, la femelle G-2 revient près du nid et y dépose un roseau puis s'écarte en émettant des "rhâââ", cou tendu obliquement au-dessus de l'eau. Son partenaire est toujours en D-3. Elle émet à nouveau ses "rhâââ rhâââ", cou en oblique, bec ouvert, pointé vers son mâle. A 14h03, elle traverse le plan d'eau en poussant toujours le même type de cri et rejoint son compagnon. Tous deux se toilettent en D-3 pendant que, un peu plus loin, le mâle D-2b menace frontalement le mâle D-6 venu chercher des branches en D-5. A 13h30, le mâle D-2b menace à nouveau le mâle D-6 revenu en D-5.

A 14h32, un affrontement oppose les couples D-2b et G-2 en D-5. Le mâle et la femelle D-2b menacent frontalement côte à côte, laissant le grand jeune à l'arrière plan; le couple G-2 fait face, dans la même posture, à 30 cm du couple D-2b. Le grand jeune D-2b se rapproche de ses parents en poussant des cris. Directement, le mâle D-2b s'écarte de l'affrontement, entraînant son jeune plus loin, puis le mâle rejoint sa compagne pour menacer à nouveau G-2. Après quelques échanges de cris de menace, c'est la femelle D-2b qui se détourne et entraîne le jeune avec elle vers le saule, en D-5. Le mâle D-2b quitte l'affrontement pour les rejoindre en D-5; le couple D-2b menace alors G-2 à distance, cou relevé en S. Le couple G-2 revient vers son site G-2 (séquence 55).

60) 08/08/1987 : 09h30-12h00

D-6 et D-1' couvent.

D-5' : *Le couple D-5' est absent durant toute l'observation. Le site est toujours occupé par le couple D-2b et son grand jeune. Ce dernier, bien qu'il soit encore nourri par sa mère, est menacé à plusieurs reprises par son père. Dès que le mâle rentre au site D-5, le jeune se précipite vers lui en émettant ses cris stridents; le mâle plonge puis surgit et s'avance vers le jeune en posture de menace frontale; le jeune s'enfuit en criant de plus belle. Puis ils restent distants l'un de l'autre de 2 m en se toilettant (séquence 56).*

D-3 : Le couple occupe toujours le site D-3. Le mâle échange des menaces frontales avec le mâle G-2 quand celui-ci circule à proximité du site D-3. Ensuite, c'est le mâle D-3 qui vient visiter le site G-2, mais, à peine arrivé, il est expulsé par le mâle G-2 qui le poursuit jusqu'en D-3. Revenu chez lui, le mâle D-3 attaque à son tour le mâle G-2; le combat est alors inévitable. Le couple D-3 ne quittera plus son site jusqu'à la fin de l'observation. Les échanges agressifs ont alors lieu avec les voisins qui occupent le site D-2b : échanges de menaces frontales à la frontière commune D-3/D-2b.

D-2b : Le couple se tient en D-5 avec son grand jeune. Le site D-2b est occupé par le couple D-2b'. Il couve et échange plusieurs fois des menaces frontales avec D-3.

G-2 : En début d'observation, le mâle et la femelle circulent ensemble un peu partout sur le plan d'eau. En passant près du site D-3, les mâles G-2 et D-3 échangent des menaces frontales. Le couple G-2 revient près de son nid. Une demi-heure après, c'est le mâle D-3 qui est expulsé des alentours du site G-2 par le mâle propriétaire. Le mâle G-2 poursuit le mâle D-3 jusque chez lui et, en D-3, le combat a lieu entre les deux mâles rivaux. Durant

tout le reste de l'observation le mâle G-2 circule partout en émettant, tantôt des cris de menace cou au ras de l'eau, tantôt des cris d'appel cou dressé à la verticale. Sa compagne restera absente jusqu'à la fin de l'observation; le nid contient deux œufs mais apparemment, ils ne sont pas couvés. En fin d'observation, le mâle G-2 traverse la largeur du plan d'eau pour venir menacer le couple D-2b' en D-2b. Il revient à proximité de son nid et adopte à nouveau la posture de menace quand un intrus fait son apparition en E-5. Dès que l'intrus arrive en E-2, le mâle G-2 fonce sur lui puis revient en G-2.

Synthèse III : période du 07/06/1987 au 08/08/1987 (cf. tableaux synoptiques pp. 77 et 78)

D-6 : Après l'éclosion, les parents demeurent cinq jours avec leur unique jeune à proximité du nid. Le sixième jour, nous constatons la disparition du jeune; le comportement très particulier des parents semble indiquer que la perte est encore très récente (cf. séq. 51 p. 56). Le septième jour, les partenaires demeurent inactifs sur leur territoire. Le 12 juin, deux jours après la perte du jeune, D-6 s'engage dans une nouvelle phase de copulations répétées qui s'étend jusqu'au 18 juin. Le couple traverse ensuite une période de sept jours calmes au cours de laquelle il consolide le nid. Le 27 juin, une nouvelle ponte de deux œufs est couvée. La phase de couvaision semble se dérouler sans problème : nous observons encore une copulation le 2 juillet et, le 13 juillet, nous constatons que la ponte couvée compte 3 œufs. Le 25 juillet, le nid est abandonné, le couple demeure inactif à proximité du site. La ponte a probablement été emportée par les eaux exceptionnellement élevées à ce moment. Début août, les partenaires D-6 commencent leur troisième phase de copulations répétées. Le nid est consolidé et le premier œuf de cette troisième ponte est couvé sans tarder.

D-5' : Début juin, le couple D-5' entame sa seconde phase de couvaision avec une ponte de remplacement de quatre œufs. Alors que les partenaires avaient plutôt subi la présence envahissante du couple G-2 après la destruction du nid D-5, cette seconde phase de couvaision semble réveiller l'agressivité du couple D-5', surtout exacerbée chez la femelle.

Le 23 juin, la montée des eaux menace encore d'emporter nid et ponte; pourtant, durant la couvaision, les partenaires apportaient chaque jour des matériaux pour consolider le nid. Malgré cette construction incessante, les efforts acharnés du couple sont ruinés le 27 juin : pour la deuxième fois, l'eau détruit le nid et emporte la ponte. Début juillet, le couple demeure paisiblement sur son territoire ou circule dans la zone d'observation. Le 6, le nid est reconstruit à partir des restes du précédent. Quatre jours plus tard, nous constatons que trois œufs ont été déposés dans le nid mais ils ne sont guère couvés. Le 22 juillet, les eaux montantes causent pour la troisième fois la perte du nid et de la ponte. A partir du 25 juillet, nous ne reverrons plus le couple D-5'.

D-3 : L'éclosion dure six jours; le 10 juin, l'oiseau couveur porte deux jeunes sur le dos. Le 11, le couple a quitté son site de nidification mais les deux jeunes ont disparu. Les parents errant ci et là sont menacés par tous les couples propriétaires, pendant que des intrus copulent déjà sur leur nid (cf. séq. 52 p. 57). Le 12, nous apercevons le couple D-3 circulant au centre du "bras mort" de la Meuse sans toutefois revenir dans la zone observée. A partir du 16 juin, le couple D-3 reprend possession de son territoire, il consolide le nid et entame sa seconde phase de copulations répétées. Les dernières montes sont observées le 24 juin et, le 2 juillet, le couple est déjà en pleine phase de couvaision. Le 22 juillet, les partenaires

s'activent pour consolider le nid menacé par la montée importante des eaux. Malgré ses efforts, le couple D-3 subit le même sort que les couples D-6 et D-5'; le nid avec la ponte de deux œufs sont détruits. Le couple D-3 se réengage sans tarder dans de nouvelles parades; le 5 août, un troisième nid a déjà été construit et les partenaires s'y installent pour les copulations.

D-2b : Après une brève absence, les parents D-2b reviennent dans la zone d'observation pour élever l'unique jeune qui leur reste. Jusqu'au 12 juin, la famille se cantonne à proximité du site D-4. Les parents se montrent très actifs pour nourrir leur jeune et très agressifs à l'égard des congénères. La seconde quinzaine de juin, la famille D-2b ne fréquente plus la zone d'observation. Il faut attendre le 6 juillet pour voir revenir les parents suivis du jeune presque âgé d'un mois et demi. Au cours de ce mois de juillet, le trio est fréquemment vu dans la zone mais sa présence n'est toutefois pas permanente. Début août, la famille occupe le site D-5 déserté par ses propriétaires. Le jeune, âgé à présent de deux mois et demi, est toujours nourri par sa mère mais les menaces que lui adresse son père annoncent probablement le moment de son indépendance (cf. séq. 56 p. 65).

D-2b' : Bien que la couvaison soit entamée depuis deux jours, des copulations ont encore lieu et un troisième œuf est pondu le 7 juin. Les partenaires couvent à tour de rôle et consolident le nid tout au long du mois de juin. Après 28 jours de couvaison assidue, nous suspectons une éclosion le 2 juillet, sans toutefois pouvoir la vérifier. Le 5 juillet, le nid contient trois œufs (dont un fraîchement pondu) et un couple non identifié parade à proximité. Nous ne pouvons faire que des suppositions pour comprendre ce qui s'est passé au site D-2b entre les 2 et 5 juillet. Comme l'éclosion était attendue pour le début juillet, le couple D-2b' a peut-être quitté définitivement son territoire en emportant un seul jeune; le nid avec la ponte des deux œufs abandonnés serait aussitôt occupé par un couple d'intrus et l'œuf fraîchement pondu découvert le 5 juillet appartiendrait à ces derniers. L'éclosion a peut-être donné naissance à un seul jeune qui disparaît rapidement; soit le couple D-2b' demeure sur les lieux et un nouvel œuf est pondu avant le 5 juillet, soit il abandonne son nid et c'est un couple d'intrus qui prend possession du site. Nous continuerons à dénommer D-2b' le couple présent en D-2b tout en sachant que l'identité des sujets demeure incertaine. La ponte énigmatique des trois œufs comptée le 5 juillet disparaît le lendemain. Le 10 juillet, nous constatons qu'une nouvelle phase de copulations a déjà commencé; elle sera prolongée au moins jusqu'au 25 juillet. Le vieux nid est consolidé et la couvaison d'une ponte de deux œufs a déjà pris cours le 5 août.

D-1' (ou X-Z) : Dès le 7 juin, les partenaires se montrent très assidus pour la couvaison d'une ponte d'au moins trois œufs; la construction du nid est fréquemment entretenue. Après plus de 27 jours, l'éclosion est en cours le 5 juillet. Le lendemain, les parents quittent le nid avec leur trois jeunes. Le 10 juillet, la famille D-1' fréquente toujours la zone observée mais deux jeunes ont déjà disparu. Le 13 juillet, les parents reviennent seuls à proximité de leur territoire; leur comportement étrange semble indiquer que la dernière perte est encore très récente (cf. séq. 54 p. 63). Deux jours plus tard, le couple occupe à nouveau son site de nidification et consolide le nid. Le 25 juillet, un couple couve une ponte de deux œufs; il s'agit probablement du couple D-1'. Le 5 août, la ponte couvée compte 3 œufs.

G-1 : Un couple d'intrus Z-Z fait son apparition le 16 juin; il circule dans la zone d'observation pendant deux jours à la recherche d'un site de nidification, ce qui provoque évidemment de nombreuses querelles avec les couples installés. Le 18 juin, nous constatons que Z-Z occupe le site G-1 où il a déjà construit un nid aussitôt utilisé pour les copulations. Le lendemain, le couple Z-Z sillonne à

nouveau la zone d'observation; il est encore harcelé par les individus les plus agressifs de la population (cf. observation 48 p. 43). Le 23 juin, le couple Z-Z est retourné en G-1 et de nombreuses copulations ont lieu sur le nid. Le 27 juin, la couvaison d'une ponte de deux œufs est en cours. Le 2 juillet, un couple demeure inactif à proximité du nid G-1 vide, il s'agit probablement du couple Z-Z. Il fréquentera encore la zone d'observation pendant quelques jours avant de disparaître.

G-2 : Pendant une longue période de plus d'un mois, la famille G-2 ne fréquente plus la zone d'observation. Il faut attendre le 6 juillet pour voir revenir les parents accompagnés de leur grand jeune. Le 10 juillet, le couple G-2 semble reprendre possession de son territoire à ce moment déserté par les derniers occupants; ce jour-là, le grand jeune n'accompagne pas ses parents. Ensuite, le couple G-2 déserte à nouveau les lieux, laissant le site libre aux intrus. Le 22 juillet, les parades du couple G-2 annoncent un nouveau cycle de reproduction. Quant au jeune, à présent âgé de plus de deux mois, il semble contraint par les menaces que lui adressent ses parents à prendre son indépendance (cf. observation 56 p. 65). Trois jours plus tard, le jeune ne les accompagne plus; ceux-ci, déchargés de leur rôle parental, s'accouplent à nouveau sur les restes du vieux nid G-2. Le 5 juillet, le nid consolidé contient deux œufs mais les partenaires ne couvent pas; ils circulent dans la zone d'observation, mâle en tête, cherchant querelle çà et là (cf. séq. 55 p. 65).

G-2' : Au cours du mois de juin, la couvaison se déroule sans problème pour le couple G-2'. Le 27 juin, le site G-2 n'est plus occupé et le nid est vide. Après plus de 27 jours de couvaison, l'éclosion a probablement eu lieu les 25 et 26 juin; les parents G-2' auraient donc quitté immédiatement le site emportant leur progéniture au loin. Le 2 juillet, un couple non identifié occupe le site G-2 et des copulations ont lieu sur le nid. Trois jours plus tard, une ponte de deux œufs est couvée. Le 6 juillet, alors que nous constatons le retour de la famille G-2 après une longue absence, le site G-2 est subitement déserté par ses derniers occupants qui couvaient encore le jour précédent.

I-8 : La couvaison d'une seconde ponte de quatre œufs dure plus de 27 jours. L'éclosion débute le 17 juin et se prolonge au moins encore trois jours. Durant cette phase, le mâle I-8 se montre très agressif; alors qu'il venait rarement au centre de la zone observée, il se lance à présent dans des attaques subites bien loin de son nid (cf. séq. 53 p. 60). Le 23 juin, le couple parental se tient à proximité du site I-8 avec ses deux jeunes. Le lendemain, un jeune disparaît; le trio demeure sur son territoire jusqu'au 5 juillet. A partir du 6 juillet, la famille circule au centre du plan d'eau; nous pourrions l'observer jusqu'au 8 août; le jeune a près de deux mois.

Commentaires : période du 07/06/1987 au 08/08/1987

Après le départ des couples accompagnés de leurs jeunes début juin (couples G-2, D-1, D-2b, D-0), une nouvelle vague de copulations répétées est entamée par les couples d'intrus qui viennent rapidement occuper les nids abandonnés (couples G-2', D-2b', D-1') ainsi que pour les anciens couples malchanceux, comme D-5', qui ont perdu leur ponte. A nouveau, la synchronisation est assurée, tous les grèbes installés, anciens et nouveaux, s'engagent dans une même phase de couvaison et la seconde vague des éclosions a lieu fin juin début juillet (couples I-8, G-2', D-1', D-2b'). Dans le courant de la fin juillet-début août, une troisième

vague de copulations répétées est observée chez six couples. Les trajectoires qui les ont amenés à se lancer dans cette ultime tentative pour se reproduire illustrent bien la divergence des destinées de chacun :

- certains anciens ont connus deux échecs successifs, soit par perte des pontes, soit par perte des jeunes (couples D-6, D-5', D-3);
- certains couples installés plus tardivement ont échoué pour les mêmes raisons (couple D-1');
- certains couples inconnus viennent s'installer très tardivement dans la zone d'observation; comme nous ignorons leur passé, nous ne savons pas s'ils ont déjà connu plusieurs échecs (couple D-2b');
- enfin, certains couples appartenant à la population initiale ont réussi un premier cycle de reproduction et reviennent sur leur territoire pour une ultime tentative (couple G-2).

EPILOGUE

Au cours du mois d'août, les observations vont s'espacer, et les certitudes font place au doute et aux spéculations.

Le sort de D-6 et de D-2b', qui ont recommencé une couvaison début août, est incertain : D-6 disparaît sans laisser de trace, vraisemblablement après un échec; D-2b' peut théoriquement avoir conduit sa couvaison jusqu'à l'éclosion tout au début septembre, mais nous ne retrouvons pas la famille le 9.09.

Le 21.08, le couple D-1' est accompagné de deux petits poussins, portés sur le dos; la famille s'écarte rapidement du cul-de-sac où était installé le nid et s'avance jusqu'en E6.

G-2, qui avait déjà accompli un cycle de nidification, et conduit un jeune jusqu'à l'indépendance, mène à bien une ultime couvaison; l'éclosion a lieu le 29.08; les adultes, porteurs du poussin, quittent le nid mais demeurent en eau libre, à proximité. Le 9.09, le couple se tient avec son jeune, tantôt sur le dos, tantôt sur l'eau, dans le secteur E-5. C'est le seul cas authentifié dans la zone d'étude de la réussite de deux nichées successives par un même couple, dans le même territoire, sur le même site, et sur le même nid, occupé toutefois par des opportunistes pendant la période d'élevage du premier jeune.

De juillet à août, la vieille Meuse se dépeuple. Dans le courant du mois d'août et jusqu'au 9.09, la population totale du bras de Meuse tourne autour d'une quarantaine de sujets, y compris les quelques couples encore engagés dans la couvaison ou les soins aux jeunes. Le 9 septembre, date de l'ultime contrôle, il n'y a plus dans la zone étudiée — secteur amont de la vieille Meuse — qu'un adulte et la famille G-2 : parents et un poussin, vigoureux.

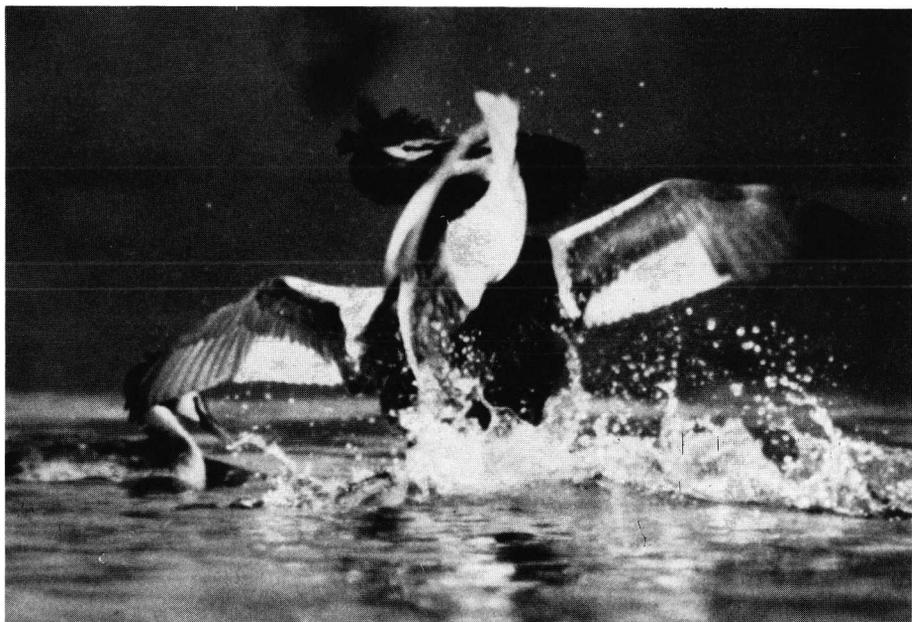
TABLEAUX SYNOPTIQUES I, II, III ET IV. Légende

1. D-2 site de nidification D-2;
2. D-2a site D-2a; site de nidification le plus proche du piquet D-2.
3. d-2 couple qui occupe le site D-2;
4. d-2' second couple qui occupe le site D-2 après le départ du couple d-2;
5. c-I couple d'intrus;
6. x-y, x-z, z-z... dénomination de couples qui fréquentent régulièrement la zone observée sans s'y établir;
7. Δ présence du couple sur son territoire;
8. \blacktriangle absence du couple sur son territoire;
9. \diamond présence du couple dans la zone observée sans occuper son territoire;
10. \blacklozenge absence du couple dans la zone observée;
11.  recherche active d'un territoire : déplacement du couple, attaque, fuite, manipulation de matériaux;
12.  choix du territoire : présence régulière du couple au site de nidification, lieu de parade et de défense territoriale;
13.  cérémonie de la découverte au sein du couple;
14.  "cérémonie" de la découverte uniquement initiée et exhibée par le mâle;
15.  "cérémonie" de la découverte uniquement initiée et exhibée par la femelle;
16.  toilettage ritualisé;
17.  cérémonie de présentation de plantes;
18.  présentation de plantes chez le mâle uniquement;
19.  présentation de plantes chez la femelle uniquement;
20.  succession des cérémonies de la découverte, de présentation de plantes et de toilettage ritualisé;
21.  changement de partenaire : nouvelle femelle;
22.  changement de partenaire : nouveau mâle;
23.  construction du nid;
24.  ébauche de nid;
25.  nid construit; 1 : premier nid construit; 2 : deuxième nid construit au même site; ...

26.  entretien de la construction du nid;
27.  vieux nid, ou nid suspendu dans les branches suite à la baisse du niveau d'eau;
28.  nid immergé;
29.  disparition du nid;
30.  nichoir;
31.  construction sur un nichoir;
32.  invitation(s) à l'accouplement du mâle en pleine eau;
33.  invitation(s) à l'accouplement de la femelle en pleine eau;
34. *  sollicitation(s) à l'accouplement du mâle en pleine eau;
35. *  sollicitation(s) à l'accouplement de la femelle en pleine eau;
36.  invitation(s) à l'accouplement du mâle sur le nid;
37.  invitation(s) à l'accouplement de la femelle sur le nid;
38. *  sollicitation(s) à l'accouplement du mâle sur le nid;
39. *  sollicitation(s) à l'accouplement de la femelle sur le nid;
40.  tentative(s) d'accouplement mâle sur femelle en pleine eau;
41.  tentative(s) "d'accouplement" femelle sur mâle en pleine eau;
42.  tentative(s) d'accouplement en pleine eau sans avoir distingué les sexes au sein du couple;
43.  accouplement(s) mâle sur femelle sur le nid;
44.  "accouplement(s)" femelle sur mâle sur le nid;
45.  "accouplement(s)" femelle sur mâle sur le nid suivi(s) d'(un) accouplement(s) mâle sur femelle;
46.  accouplement(s) sur le nid sans avoir distingué les sexes au sein du couple;
47.  accouplement(s) mâle sur femelle et construction du nid;
48.  accouplement(s) sur le nid (sans avoir distingué les sexes au sein du couple) et entretien de la construction du nid;

49.  accouplement mâle sur femelle sur un ancien nid;
50.  "accouplement(s)" sur le nichoir femelle sur mâle suivi(s) d'(un) accouplement(s) mâle sur femelle;
51.  ponte : nombre d'oeufs dans le nid;
52.  perte de la ponte;
53.  couvaision : 1 oeuf;
54.  éclosion en cours, 1 oeuf et 3 jeunes;
55.  le couple parental quitte le nid mais reste à proximité avec 3 jeunes;
56.  le couple parental quitte le nid mais reste dans la zone observée avec 3 jeunes;
57.  le couple parental quitte le nid et la zone observée avec 1 jeune (l'absence d'étoile symbolise le fait qu'il fut impossible de compter les jeunes après l'éclosion);
58. * 1 jeune de petite taille;
59.  disparition d'1 jeune de petite taille;
60.  1 jeune de taille moyenne;
61.  disparition d'1 jeune de taille moyenne;
62.  1 jeune de grande taille (taille adulte);
63.  disparition d'1 jeune de grande taille (taille adulte).

Date Site	31-III	1-IV	2-IV	3-IV	4-IV	5-IV	6-IV	7-IV	8-IV	9-IV	10-IV	11-IV	12-IV	13-IV	14-IV	15-IV	16-IV	17-IV	18-IV	19-IV	20-IV	21-IV	22-IV	23-IV	24-IV	25-IV	26-IV	27-IV	28-IV	29-IV	30-IV	
1. D-6	$\Delta d-6$	$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 				$\Delta d-6$ 			$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 			$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 			$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 					
2. D-5	$\Delta d-5$	$\Delta d-5$ 	$\blacklozenge d-5$				$\Delta d-5$ 			$\Delta d-5$ 	$\Delta d-5$ 	$\Delta d-5$ 	$\Delta d-5$ 	$\Delta d-5$ 				$\Delta d-5$ 	$\blacklozenge d-5$ 	$\Delta d-5$ 	$\Delta d-5$ 			$\blacklozenge d-5$ 	$\Delta d-5$ 	$\blacklozenge d-5$ 						
3. D-4							$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$					$\Delta d-3$ 				$\Delta d-3$ 													$\Delta c-1$	
4. D-3										$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 			$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 			$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 			$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 	$\blacklozenge d-3$
5. D-2b		$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-2b$ 				$\Delta d-2b$ 			$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-2b$ 				$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-2b$ 			$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-2b$ 				
6. D-2a																							$\Delta d-2a$ 	$\Delta d-2a$ 	$\blacklozenge d-2a$ 	$\blacklozenge d-2a$ 			$\Delta d-2a$ 	$\Delta d-2a$ 	$\Delta d-2a$ 	$\Delta d-2a$
7. D-0											$\Delta x-y$ 				$\Delta d-0$ 	$\blacklozenge d-0$		$\Delta d-0$ 				$\Delta d-0$ 	$\Delta d-0$ 	$\Delta d-0$ 	$\Delta d-0$ 			$\Delta d-0$ 	$\Delta d-0$ 	$\Delta d-0$ 	$\Delta d-0$ 	
8. D-1	$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 	$\blacklozenge d--1$				$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$			$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 				$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 			$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$ 	$\Delta d--1$
9. G-1								$\Delta d--1$ 																	$\Delta c-1$ 				$\Delta c-1$ 			
10. G-2		$\Delta d-1$ 	$\blacklozenge d-1$ 				$\Delta d-1$ 	$\Delta d-1$ 	$\Delta d-1$ 	$\Delta d-1$ 	$\Delta x-y$			$\Delta g-2$ 	$\Delta d-1$ 	$\Delta d-1$ 	$\Delta g-2$ 	$\Delta g-2$ 	$\Delta g-2$ 				$\Delta g-2$ 	$\Delta g-2$ 	$\Delta g-2$ 	$\Delta g-2$ 			$\Delta g-2$ 	$\Delta g-2$ 	$\Delta g-2$ 	$\Delta g-2$
11. H-3																							$\Delta h-3$ 	$\Delta h-3$ 	$\Delta h-3$ 	$\Delta h-3$ 			$\Delta h-3$ 	$\Delta h-3$ 		
12. H-5/6											$\Delta x-y$ 			$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 				$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 			$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 		
13. I-8	$\Delta i-8$ 	$\Delta i-8$ 							$\Delta i-8$ 	$\Delta i-8$ 	$\Delta i-8$ 					$\Delta i-8$ 	$\Delta i-8$ 	$\Delta i-8$ 							$\Delta i-8$ 			$\Delta i-8$ 			$\Delta i-8$ 	



Photos 2 et 3. Grèbes huppés à Lanaye-Eijsden.

En haut : violent affrontement en présence d'un tiers.

En bas : cérémonie de secouements de tête avec toilette ritualisée.

(Photos Pierre VERBRUGGEN, 1987)

Date Site	1-V	2-V	3-V	4-V	5-V	6-V	7-V	8-V	9-V	10-V	11-V	12-V	13-V	14-V	15-V	16-V	17-V	18-V	19-V	20-V	21-V	22-V	23-V	24-V	25-V	26-V	27-V	28-V	29-V	30-V	31-V		
1. D-6			$\Delta d-6$ 		$\Delta d-6$ 			$\Delta d-6$ 		$\Delta d-6$ $\Delta c-1$ 	$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ $\Delta x-z$ 	$\Delta d-6$ $\Delta c-1$ 	$\Delta d-6$ $\Delta x-z$ 			$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 		$\Delta d-6$ 	$\Delta d-6$ 											
2. D-5					$\diamond d-5$ $\Delta d-5'$ 			$\diamond d-5$ $\Delta d-5'$ 		$\diamond d-5$ $\Delta d-5'$ 																							
3. D-4															$\Delta c-1$				$\Delta c-1$ 	$\Delta c-1$ 			$\diamond g-2$ 										
4. D-3			$\Delta d-3$ 		$\Delta d-3$ 			$\Delta d-3$ 		$\Delta d-3$ 			$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 		$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 	$\Delta d-3$ 												
5. D-2b			$\Delta d-2b$ 		$\Delta d-2b$ 			$\Delta d-2b$ 		$\Delta d-2b$ 	$\Delta d-2b$ 																						
6. D-2a					$\Delta d-2a$	$\diamond d-2a$	$\diamond d-2a$	$\Delta d-2a$		$\Delta d-2a$			$\Delta d-2a$		$\Delta d-2a$			$\Delta d-2a$	$\Delta d-2a$	$\Delta d-2a$			$\Delta d-2a$		$\diamond d-2a$	$\Delta d-2a$	$\Delta d-2a$				$\diamond d-2a$		
7. D-0			$\Delta d-0$ 		$\Delta d-0$ 			$\Delta d-0$ 		$\Delta d-0$ 			$\Delta d-0$ 	$\Delta d-0$ 		$\Delta d-0$ 	$\Delta d-0$ 	$\Delta d-0$ 	$\Delta d-0$ 	$\Delta d-0$ 	$\Delta d-0$ 												
8. D--1			$\Delta d-1$ 		$\Delta d-1$ 			$\Delta d-1$ 		$\Delta d-1$ 	$\Delta d-1$ 																						
9. G-1																															$\Delta x-n$ 	$\Delta x-n$ 	$\diamond x-n$
10. G-2			$\Delta g-2$ 		$\Delta g-2$ 			$\Delta g-2$ 		$\Delta g-2$ 	$\Delta g-2$ 	$\Delta g-2$ 																					
11. H-3					$\Delta h-3$ 	$\Delta c-1$ 	$\Delta c-1$ 	$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 									$\Delta c-1$	$\Delta x-z$ 			$\Delta x-z$ 			$\Delta x-z$ 	$\Delta x-z$ 				$\Delta x-z$ 	$\Delta x-z$ 	
12. H-5/6					$\Delta x-y$	$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 	$\diamond x-y$ 	$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 			$\Delta x-y$ $\Delta c-1$ $\Delta c-1$ $\Delta c-1$ 		$\Delta x-y$ 			$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 	$\diamond x-y$ 			$\Delta x-y$ 		$\diamond x-y$	$\Delta x-y$ 	$\Delta x-y$ 			$\diamond x-y$ 			
13. I-8							$\Delta i-8$ 	$\Delta i-8$ 	$\Delta i-8$ 	$\Delta i-8$ 			$\Delta i-8$ 		$\Delta i-8$ 		$\Delta i-8$ 	$\Delta i-8$ 	$\Delta i-8$ 		$\Delta i-8$ 	$\Delta i-8$ 											



Photos 4 et 5. Grèbes huppés à Lanaye-Eijsden.
Certains couples s'installent à découvert (site H-5 en 1986, photo du haut); d'autres se camouflent davantage dans la végétation (site D-1, 1986).

Photo J.-Cl. RUWET

Conclusions générales

Nous avons retracé l'évolution détaillée des comportements individuels de reproduction d'un échantillon de plus de quinze couples de grèbes huppés, suivis de fin mars à début août 1987, et constituant un groupe au sein de la population nidificatrice du site de la vieille Meuse à Lanaye-Eijsden. Nous mettons en exergue ci-dessous les faits saillants de nos observations, illustrant les interrelations existant entre la personnalité et le profil individuel des oiseaux suivis, les avatars qu'ils ont personnellement connus, la dynamique sociale, la vie du groupe et l'évolution de cet échantillon de la population au cours du cycle de reproduction. Ces considérations renvoient aux commentaires plus précis (pp. 16, 26, 39, 54, 68) et aux synthèses (pp. 37-38, 52-54, 66-68) de l'exposé chronologique des événements.

I. Le comportement de reproduction

1. L'agressivité

Le comportement agressif chez le grèbe huppé a déjà été minutieusement décrit dans sa remarquable stéréotypie. Il présente toutefois une variabilité importante quant à la fréquence et au degré d'intensité exprimés, variant en fonction du sexe et de la personnalité des sujets, en fonction aussi des circonstances et des phases du cycle de la reproduction.

a. Le sexe

En général, au sein du couple, c'est le mâle qui se montre le plus agressif en toute circonstance. C'est lui qui se charge le plus souvent de défendre activement le territoire, sa compagne, et plus tard, sa famille. Les affrontements entre couples opposent le plus souvent les mâles, en face à face, tandis que les femelles restent légèrement en retrait de leur compagnon pour émettre leurs menaces.

En l'absence du mâle, parti pêcher par exemple, la femelle assure la défense territoriale, mais le degré d'agressivité exprimée est nettement moins élevé : elle se contente d'exhiber des menaces frontales et se lance rarement dans des attaques véritables. Si toutefois une femelle étrangère s'approche de son compagnon et que celui-ci ne la repousse pas, elle n'hésite pas à attaquer l'intruse, et même à combattre violemment.

b. La personnalité

Quelques grèbes — le plus souvent des mâles, mais parfois aussi des femelles — se singularisent par l'intensité et la fréquence de l'expression des comportements agressifs. Ce sont des individus qui s'approprient un territoire de manière active : dès que le site de nidification est choisi, il est énergiquement défendu et il peut parfois s'étendre au détriment de ceux des voisins proches. Ces mêmes individus prennent rapidement l'ascendant sur les autres couples territoriaux dans la zone neutre que constitue le centre du plan d'eau, entre les deux rives occupées du secteur choisi; ce sont eux qui se chargent le plus souvent d'expulser les nouveaux venus à la recherche d'un site de nidification et qui se sont engagés dans cette zone neutre. Très querelleurs, ils n'hésitent pas à aller menacer des couples propriétaires chez eux, parfois à plusieurs centaines de mètres de leur propre territoire. Lorsque des conflits

violents surviennent dans la zone étudiée, ils vont se mêler à ces affrontements dans lesquels ils n'étaient pas initialement impliqués, affrontements qui débouchent ainsi sur des confrontations générales.

A l'opposé, certains oiseaux se montrent si peureux qu'ils fuient dès qu'ils sont menacés; le plus souvent, ils ne parviennent pas à s'installer dans la zone sous observation. D'autres adoptent la stratégie de conquête et de défense passives d'un territoire : ils fuient également devant les menaces mais, très tenaces, ils reviennent chaque fois sur le site choisi dès que la place est vacante et finissent par s'y installer.

c. Les circonstances

En règle générale, un couple est dominant au cours d'un affrontement lorsqu'il se trouve sur son territoire; il parvient donc le plus souvent à faire fuir les intrus. On comprend dès lors que les échanges agressifs soient le plus souvent équilibrés et d'intensité égale quand la confrontation a lieu à une frontière commune. Certains individus particulièrement agressifs parviennent cependant à repousser les frontières voisines jusqu'au point où l'agressivité du propriétaire agressé et refoulé vers le centre de son territoire équilibre celle de l'envahisseur.

Outre une conquête partielle d'un territoire occupé, un couple peut s'approprier la totalité d'un site de nidification, expulsant de la sorte les propriétaires légitimes. En fait, ces changements de population ne prennent place qu'à certaines phases du cycle de reproduction, même s'ils sont parfois tentés à d'autres moments.

d. Phases de la reproduction

A chaque début de cycle de reproduction marqué par une vague de copulations, la fréquence et l'intensité des manifestations agressives augmentent dès que de nouveaux couples se présentent pour choisir le long des berges un site d'installation. Les frontières territoriales se marquent au cours de ces affrontements; c'est dans ce climat d'excitation générale que chaque couple entame sa phase de copulations répétées, indispensable à la bonne synchronisation et à la maturation des partenaires; bien souvent, les montes sont précédées et/ou suivies de conflits territoriaux.

L'agressivité ne se calme partiellement qu'au moment des couvaisons, mais dès les premiers jours des éclosions, elle est à nouveau exacerbée chez les oiseaux qui s'engagent dans un rôle parental. Tout grèbe passant à proximité d'un territoire abritant une famille est violemment menacé; le parent qui part à la recherche de nourriture pour ses jeunes attaque parfois subitement des congénères rencontrés en chemin, même loin de sa famille.

Les éclosions achevées, les familles quittent le nid et ses environs immédiats; certains abandonnent leur territoire, et s'éloignent de la zone observée; les parents défendent alors un espace autour de la famille en déplacement, empiétant parfois de la sorte sur une partie d'un territoire occupé. D'autres familles ne quittent pas le territoire initial, même si elles sillonnent les alentours à la recherche de nourriture. Cependant, les sites des nids et les nids eux-mêmes ainsi abandonnés sont rapidement convoités par des nouveaux couples et ces quelques familles restées sur leur territoire sont rapidement délogées par les intrus, qui démarrent à leur tour un cycle de reproduction.

d. "Coopération" pour la défense du territoire

A plusieurs reprises, nous avons observé des confrontations générales au cours desquelles des intrus opportunistes étaient expulsés d'un territoire à l'intervention combinée des couples voisins, réunis à cette occasion alors qu'ils se montrent

habituellement intolérants entre eux. Malgré l'apparence anarchique de ces affrontements, ils laissent l'impression d'une "coopération" entre propriétaires voisins, aboutissant à l'expulsion des intrus de la zone observée.

2. Le territoire, les parades et les copulations multiples

Selon le schéma classique, les oiseaux célibataires à la recherche d'un partenaire s'identifient et se rapprochent grâce à la *parade de la reconnaissance*, recommencée plusieurs fois, parfois interrompue par la cérémonie de la *retraite*. Lorsque le couple est formé et que deux sujets sont habitués l'un à l'autre, ils progressent par la *cérémonie de présentation des plantes* qui, tout en les synchronisant de mieux en mieux, les conduit à rechercher un site de nidification et à construire une plateforme, ébauche du futur nid. Les parades spectaculaires cèdent ainsi progressivement la place à la construction proprement dite du nid. Quand celui-ci est assez solide pour soutenir les partenaires, ils y prennent place à tour de rôle pour des copulations multiples; cette phase dure plusieurs jours, voire plusieurs semaines, jusqu'à la ponte des oeufs.

Lorsqu'on suit l'évolution des comportements individuels, on se rend compte que maints cas échappent à ce schéma classique. Ainsi, certains couples acquièrent un territoire sans s'engager dans la construction d'un nid et demeurent ainsi aux premiers stades des parades d'invitation et de sollicitation à la copulation, sans s'y engager. D'autres couples sont vus, errant sur le plan d'eau et le long des rives, profitant de l'absence des propriétaires pour s'installer sur un nid sans surveillance et y copuler avant d'en être expulsés. Il peut s'agir de couples eux-mêmes propriétaires et qui traversent une phase critique de leur reproduction (par exemple après la destruction du nid et/ou de la perte d'une ponte). Il est possible aussi d'observer des couples d'intrus en pleine phase de copulations alors qu'ils ne possèdent apparemment ni territoire ni nid. Enfin, nous avons vu des couples bien engagés dans le cycle de reproduction, ayant construit un nid et y pratiquant des séries de copulations répétées, cesser brusquement toute activité et quitter le territoire.

3. Les tentatives multiples et les vagues successives de reproduction

Lorsqu'on considère globalement l'activité générale de la population du début du printemps à la fin de l'été, on a l'impression que les copulations — manifestations particulièrement bruyantes — et la couvaison s'étendent sur toute cette période. En fait, il existe trois vagues successives de nidification, caractérisées chacune en leur début par les cérémonies de copulations répétées. Ces différentes vagues correspondent à des tentatives successives de reproduction apparaissant bien définies dans le temps du fait de la synchronisation des oiseaux qui y participent.

La **première vague de reproduction** se met progressivement en place en mars-avril : certains couples s'installent précocement et s'engagent dans une longue phase de synchronisation ponctuée de copulations répétées, alors que les derniers venus raccourcissent les étapes et ne s'y engagent que durant quelques jours, si bien que l'ensemble des reproducteurs de cette première vague commencent la phase de la couvaison quasiment tous en même temps.

De nombreux couples échouent dans cette première tentative de reproduction : pour les uns, ce sont les fluctuations des eaux qui fragilisent les nids, les submergent, emportent les pontes; pour d'autres, ce sont les jeunes qui, à peine éclos, disparaissent... Quelques couples toutefois échappent à tous ces dangers, surmontent sans ennui la longue période de couvaison et s'engagent dans plusieurs semaines de soins parentaux qui conduisent les jeunes à l'autonomie en été.

Début juin, les nids abandonnés par ces familles sont rapidement adoptés par de nouveaux couples en attente d'un site de nidification; ces derniers s'engagent sans tarder dans la phase de copulations répétées. Au même moment, les couples qui, pour des raisons diverses, ont échoué dans leur tentative, s'engagent également dans une nouvelle phase de copulations répétées marquant pour eux la **deuxième tentative de se reproduire**. A nouveau, la synchronisation s'installe entre les anciens et les nouveaux venus. Certains vont réussir et leurs jeunes atteindront l'âge de l'indépendance en septembre; cependant, les échecs encore nombreux (destruction du nid, perte de la ponte, perte des jeunes en bas âge) n'épargnent pas les nouveaux venus, pas plus que les couples pour qui cette tentative était la deuxième. Certains abandonnent alors définitivement le site de nidification. Au même moment, des couples qui, eux, ont réussi leur tentative, partent élever leurs jeunes loin de leur territoire.

Une **troisième tentative de reproduction** est alors initiée au début du mois d'août; y participent des couples présents depuis le mois de mars et qui ont déjà échoué deux fois; d'autres s'étaient installés début juin et entament donc une deuxième tentative; quelques rares couples n'avaient encore jamais été observés dans la zone d'étude et occupent très tardivement des nids abandonnés. Nous avons aussi observé un couple revenir sur son ancien site de nidification pour entreprendre une ultime tentative au mois d'août, après avoir mené à bien sa première nichée et avoir élevé sa progéniture jusqu'à l'indépendance. Ces ultimes tentatives produisent des jeunes qui ne pourront être indépendants qu'à la mi-novembre. Leur succès est donc assez précaire.

4. Les phases de copulations répétées et le comportement de monte chez les femelles

Les phases de copulations répétées qui surviennent au cours des tentatives de reproduction successives présentent une variabilité temporelle importante. La durée de la phase de copulations inhérente à la première vague de reproduction peut varier d'un mois à quelques jours en fonction du couple considéré : les couples installés précocement dans l'année présentent une longue phase de copulation tandis que les retardataires ne copulent que durant quelques jours pour commencer à couvrir en même temps, et parfois même avant les premiers installés. La phase de copulation observée lors de la deuxième tentative est en général beaucoup plus brève, surtout chez les nouveaux couples en attente d'un site libre et qui s'installent sur les anciens territoires délaissés par les familles.

Au cours de ces phases de copulations répétées échelonnées de mars à août, nous avons noté un total de 236 montes pour l'ensemble de l'échantillon étudié. Nous avons estimé que la fréquence des montes pour les femelles pouvait atteindre le quart du total observé. Ce type de comportement est plus fréquent lors de la première tentative de reproduction, lorsque la phase de copulations répétées est longue, et où ce comportement joue sans doute un rôle essentiel dans la synchronisation et la maturation réciproque des partenaires.

II. Le succès de la reproduction

Le succès des nichées a été spécialement faible en 1987. La première cause d'échec est le mauvais temps — la pluie et le vent — responsable de hautes eaux agitées, situation compliquée du flux et du reflux des lâchures des eaux des écluses, et qui ont entraîné des fluctuations submergeant souvent les nids et les pontes. Le taux d'éclosion a été faible. Sur les seize couples observés de mars à août 1987, trois seulement ont réussi à coup sûr à élever un jeune jusqu'à l'indépendance; l'un de ces trois couples, ayant réussi une seconde nichée en août-septembre, a peut-être aussi conduit jusqu'à l'indépendance, prévisible pour fin octobre, un deuxième jeune né le 29 août et contrôlé

pour la dernière fois le 9 septembre. Pour quatre autres couples ayant réussi à conduire la couvaison jusqu'à l'éclosion, nous ne connaissons pas l'échéance : tous les quatre, dont deux ont été vus en charge d'un jeune, ont rapidement quitté la zone d'observation; certaines perturbations, dues à la présence humaine (dressage de chiens, déplacements en barque) n'y sont peut-être pas étrangères. Notons que la littérature considère le brochet *Esox lucius* comme un prédateur redoutable des jeunes en bas âge. Ce recrutement quasi nul des jeunes fut assez général pour l'ensemble du site de Lanaye-Eijsden pour 1987 et s'est répercuté sur la densité de la population en 1988.

III. Perspectives pour les études populationnelles

Chez le grèbe huppé, la reproduction couvre une très longue partie de l'année, de mars à novembre, et voit se succéder plusieurs vagues impliquant un échantillon de couples à chaque fois modifié en fonction de l'histoire — succès ou échec — de chacun : ceux qui réussissent quittent leur nid, rapidement convoité par de nouveaux venus; ceux qui ont échoué effectuent une nouvelle tentative, et sont rapidement synchronisés aux nouveaux arrivants; d'autres encore abandonnent toute tentative et quittent les lieux.

On ne s'étonne plus dès lors que la densité de la population culmine en mai, moment où sont installés les oiseaux de la première vague et où attendent les oiseaux en surnombre. Au fur et à mesure que la saison progresse, la population diminue du fait des familles qui quittent les lieux, et des oiseaux qui, après des échecs répétés, abandonnent toute tentative.

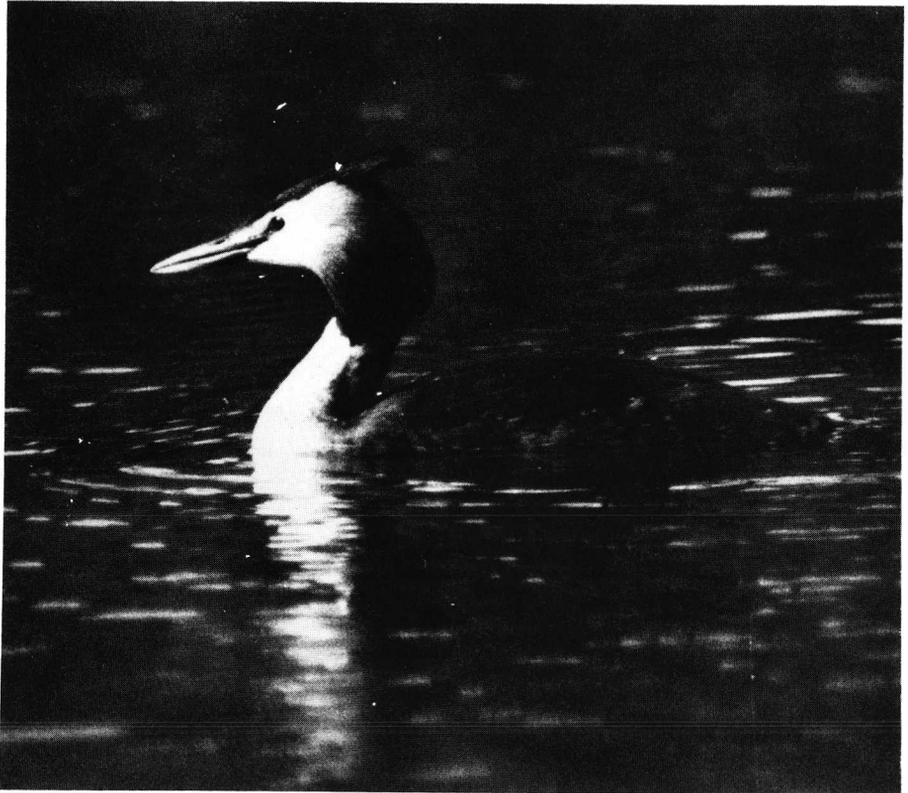
Dans les recensements ponctuels pratiqués par les ornithologues à l'occasion de quelques sondages, le nombre de couples est généralement assimilé au nombre de sites de nidification et de nids occupés, et les oiseaux en surnombre sont considérés comme des estivants non nicheurs. En fait, une observation continue d'un nombre limité de sites et de couples a seule permis d'établir que nombre de nids occupés et nombre de couples ne sont pas assimilables, puisque dans un même territoire, sur un même site de nidification et même, sur un même nid, peuvent se succéder jusqu'à trois couples différents.

En réalité, depuis l'expansion du grèbe huppé à Lanaye-Eijsden au début des années 80, le nombre de sites disponibles pour installer un territoire et construire un nid est inférieur au nombre de postulants; l'agressivité des premiers oiseaux installés empêche normalement tout empiètement nouveau; c'est seulement à l'occasion des échecs ou des succès de cette première vague de nidification que, certains couples abandonnant la partie, d'autres quittant les lieux avec leur famille, les oiseaux en surnombre peuvent tenter leur chance.

Le taux de succession rapide des reproducteurs sur les sites de nidification et sur les nids est un facteur nouveau dont il faut tenir compte dans une étude populationnelle. Le moment relativement synchronisé des éclosions est un moment charnière, non seulement parce qu'il permet de confronter le nombre de jeunes produits au nombre d'oeufs pondus, mais aussi parce que c'est le moment où une nouvelle vague d'occupants est susceptible de s'installer.

Ces études populationnelles ne doivent pas se limiter à quelques sondages périodiques. Elles doivent, vu la rapidité des changements, se fonder sur des relevés fréquents, s'étaler sur toute la durée de la période de reproduction, se concentrer spécialement sur les moments charnières pour ne pas manquer les vagues successives impliquant un renouvellement partiel des couples reproducteurs. Les résultats devraient être exprimés en nombre d'individus constituant la population, en nombre de couples formés et potentiellement reproducteurs, en nombre de nids construits et de territoires

occupés, en nombre de pontes observées dans chaque nid, en nombre de jeunes issus des éclosions, en nombre de jeunes de taille moyenne observés sur le plan d'eau, en nombre de jeunes qui atteignent l'âge de l'indépendance... Ce n'est qu'en confrontant toutes ces données relevées régulièrement et fréquemment au cours d'une même longue saison qu'on parviendra à quantifier fidèlement la reproduction d'une population de grèbes huppés, à rendre compte de sa dynamique et de son évolution, à proposer de judicieuses mesures de protection et de gestion.



Remerciements

Nous remercions chaleureusement Servais Houbart, William Ferard, Michel Bockiau et Christian Michel pour les "coups de main" sur le terrain, notamment la réalisation du piquetage et la pose des nichoirs; Pierre Verbruggen pour le prêt de photographies; Maggy Keirsschieter et Véronique Maes pour l'aide ultime lors de la finition du manuscrit, et particulièrement Dominique Caseau, qui a mis toute sa patience et sa minutie à la composition du texte et des tableaux.

VP et JCR

BIBLIOGRAPHIE

- BAUER, K.M. und U.N. GLUTZ von BLOTZHEIM, 1966. — *Podiceps cristatus*, pp. 271-285, in Handbuch des Vögel Mitteleuropas. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.
- CRAMP, S. and K.E.L. SIMMONS (Eds), 1977. — *Podiceps cristatus* Great Crested Grebe, pp. 78-89, in Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa : The Birds of the Western Palearic, Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
- FJELDSÅ, J., 1973. — Antagonistic and heterosexual behaviour of the Horned Grebe, *Podiceps auritus*. *Sterna*, **12** (3) : 161-217.
- FJELDSÅ, J., 1973. — Distribution and geographical variation of the Horned Grebe *Podiceps auritus* (Linnaeus, 1758). *Orn. Scand.*, **4** : 55-86.
- FJELDSÅ, J., 1973. — Feeding and habitat selection of the Horned Grebe, *Podiceps auritus* (Aves), in the breeding season. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren*, **136** : 57-95.
- FJELDSÅ, J., 1973. — Territory and the regulation of population density and recruitment in the Horned Grebe, *Podiceps auritus arcticus* (Boje, 1822). *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren*, **136** : 117-189.
- GOC, M., 1986. — Colonial versus territorial breeding of the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* on Lake Druzuo. *Acta Ornithologica*, **22** (2) : 95-143.
- HANZAK, J., 1952. — The Great Crested Grebe, its ecology and economic significance. *Acta Mus. Nat. Prague*, **8 B** : 3-37.
- HARRISSON, T.H. and P.A.D. HOLLLOM, 1932. — The Great Crested Grebe Enquiry, 1931. *British Birds*, **26** : 62-92, 102-131, 142-155, 174-195.
- HOUBART, S. et J.-Cl. RUWET, 1987. — Un nichoir flottant pour grèbe huppé. *Cah. Ethol. appl.*, **7** (2) : 129-139.
- 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. 35 (3) : 247-526.
- KOP, P.P.A.M., 1971. — Some notes on the moult and age determination in the Great Crested Grebe. *Ardea*, **59** : 56-60.
- KOP, P.P.A.M., 1978. — *Podiceps cristatus* (Podicipedidae) - Courtship Behaviour (open air shots). Film E2 426, Enc. Cin. Göttingen 1977. Publ. Wiss. film, Sekt. Biol., Ser. 11, n° 1 / E2 426, 28 p.
- Mc CARTAN, L. and K.E.L. SIMMONS, 1956. — Territory in the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* re-examined. *Ibis*, **98** : 370-378.
- MELDE, M., 1973. — Der Haubentaucher. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 126 p.
- MOSKAL, J. and J. MARSZALEK, 1986. — Effect of habitat and nest distribution on the breeding success of the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* on Lake Zarnowieckie. *Acta Ornithologica*, **22** (2) : 147-157.

- RUWET, J.-Cl., 1969. — Ethologie, Biologie du comportement, 238 p. Dessart, Bruxelles.
- RUWET, J.-Cl., 1984. — La ritualisation des parades chez les oiseaux; le cas du grèbe huppé *Podiceps cristatus* L. *Cah. Ethol. appl.*, **4** (4) : 313-352.
- RUWET, J.-Cl., 1988 — Définition de quelques termes d'usage courant en éthologie et dans les disciplines associées. *Cah. Ethol. appl.*, **8** (4) : 583-615.
- SELOUS, E., 1901. — Bird watching, Dent, Londres.
- SIMMONS, K.E.L., 1955. Studies on Great Crested Grebes. — *Avicult. Mag*, **61** : 3-13, 93-102, 131-146, 181-201, 235-253, 294-316.
- SIMMONS, K.E.L., 1965. — The Rituel World of the Great Crested Grebe. *Animals*, **6** : 226-231.
- SIMMONS, K.E.L., 1974. — Adaptations in the reproductive biology of the Great Crested Grebe. *British Birds*, **67** : 413-437.
- 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 I.R.S.N.B., Bruxelles.
- WITHERBY, H.F., F.C.R. JOURDAIN, N.F. TICEHURST, B.W. TUCKER, 1952. — The Great Crested Grebe - *Podiceps cristatus cristatus* (L.), pp. 85-93, in the Handbook of British Birds, Vol. 4, Londres.