

ARTICLE ORIGINAL

Caractéristiques du nid et du site de nidification chez le grèbe huppé (*Podiceps cristatus*)¹

Influence sur le succès des éclosions²

par
Corinne MARÉCHAL³

SUMMARY : Nest and nest site characteristics of great Crested grebe (*Podiceps cristatus*). Influence on hatching success.

The study aimed at determining the influence of nest and nest-site characteristics on breeding success in a population of great Crested grebes (*Podiceps cristatus*) nesting on an old méandrer of the river Meuse on the Belgium-Dutch border. Evolution of clutches has been followed during two breeding seasons (1991 and 1992). The features of the nests and the nest-sites have been subjected to a multivariate analysis. It's difficult to distinguish clearly between successful and unsuccessful nests during the same year. Moreover, most characteristics are not constant any year. Only two parameters seem to have the same effects on nesting success in 1991 and 1992 : the distance from nest to nearest neighbour and the water level in nest site. Nests distant from another nest and in deep water were less successful. Other possible causes of nesting failure have been tackled (investigator disturbance, bad weather conditions, fall of eggs, clutch-destruction by human).

¹ Ce travail s'inscrit dans un programme d'étude du comportement, des structures sociales et de la dynamique des populations du grèbe huppé que mène depuis 1986 le service d'Ethologie et de Psychologie animales de l'Université de Liège (Prof. J.-Cl. RUWET, 22 quai Van Beneden, B-4020 LIEGE, Belgique. Tél. 32-(0)41 / 66 50 81, Fax : 32-(0)41 / 66 50 10.

² Manuscrit reçu le 11 décembre 1992 ; accepté le 31 mars 1993.

³ Licenciée en Sciences zoologiques, diplômée de l'Université de Liège en 1992.
Adresse actuelle : rue Mont Creveau, 2, B-7170 LA HESTRE, Belgique.

Remerciements : L'auteur a bénéficié sur le terrain, en 1992, de l'aide technique — photographies, recensements, mesurages — de MM. S. HOUBART et M. BOCKIAU. L'analyse des données a été réalisée selon les directives de R.M. LIBOIS. La photographie aérienne de la zone d'écluses, en page 3, a été gracieusement fournie par le Ministère wallon des Travaux publics, service de la Meuse liégeoise. Il les en remercie très vivement.

Introduction

En Europe occidentale, le grèbe huppé (*Podiceps cristatus*) connaît depuis le début du siècle une expansion démographique et géographique extraordinaire. Ce phénomène est le résultat de la conjugaison de différents facteurs : création de nouveaux milieux favorables à sa reproduction (réservoirs, étangs artificiels, carrières inondées, etc.), mesures de protection prises après les massacres du 19^{ème} siècle, augmentation du stock de nourriture suite à la multiplication des piscicultures, des pêcheries et de l'eutrophisation des eaux, et tolérance accrue vis-à-vis de l'homme (CRAMP et SIMMONS, 1977).

C'est ainsi que l'espèce a colonisé, dès le début des années 80, un bras de la vieille Meuse à Lanaye-Eijsden, à la frontière belgo-néerlandaise (PIETTE et RUWET, 1990).

Or, chez beaucoup d'espèces d'oiseaux, il a été démontré que la qualité du site de nidification est essentielle parce qu'elle peut avoir des conséquences importantes sur le succès de la reproduction. Elle est donc susceptible de conditionner la démographie des espèces et leur choix de l'habitat (HIGGINS, 1977 ; HINES et MITCHELL, 1983 ; BIRKHEAD *et al.*, 1985 ; BIRKHEAD et NETTLESHIP, 1987).

Dès lors, nous avons tenté de déterminer dans quelle mesure les caractéristiques du nid et du site de nidification influençaient le succès de la reproduction chez le grèbe huppé à Lanaye-Eijsden.

Comportement du grèbe huppé en relation avec le site de nidification

Le comportement social du grèbe huppé est complexe et a été étudié par de nombreux auteurs (HARRISSON et HOLLOM, 1932 ; HANZAK, 1952 ; SIMMONS, 1955 ; BAUER et GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1966 ; FJELDSA, 1973 ; PIETTE et RUWET, 1990).

Les activités sociales sont principalement observées pendant la saison de reproduction, qui s'étend en général de février à septembre.

Les individus forment alors des couples monogames. Chaque couple sélectionne ensuite un site de nidification et devient territorial. La spécialisation morphologique du grèbe huppé le limite dans son choix d'un site de nidification au milieu strictement aquatique. Quand le territoire est établi, le couple construit un nid où auront lieu les sollicitations et les accouplements répétés, la copulation proprement dite et la ponte. Le nid sera abandonné à la fin des éclosions.

I. description du nid

Le nid est flottant, amené sur le fond par son poids ou amarré à des branches ou à un support quelconque. Il peut aussi être construit sur un nichoir artificiel mis à sa disposition. Il est fait de débris végétaux arrachés au fond lors des plongées, de parties de plantes immergées, de vase et même de détritus. Tout au long de l'incubation, le couple y ajoutera des matériaux, spécialement si le niveau des eaux s'élève (HANZAK, 1952 ; SIMMONS, 1955 ; LEYS et DE WILDE, 1971 ; FJELDSÅ, 1973 ; JACOB, 1983 ; HOUBART et RUWET, 1987).

Zone d'étude

Nos observations ont été effectuées sur le bras de la vieille Meuse à Lanaye-Eijsden au cours de la saison de reproduction 1992 (**photo 1**). Ce bras est situé entre Visé (province de Liège, Belgique) et Maastricht (province de Zuid-Limburg, Pays-Bas). C'est un ancien méandre de la Meuse isolé de celle-ci dans les années '60 à l'occasion de la rectification du cours du fleuve (**photo 2**). La surface du plan d'eau créé est de 40,4 ha. Sa rive gauche est belge, la droite néerlandaise. Elles sont plantées d'aulnes, de robiniers, de saules blancs, etc. Ce bras est resté en communication avec la Meuse dans sa partie en aval. Il subit donc les crues et les décrues du fleuve, les fluctuations rapides du niveau des eaux causées par les lâchers d'eau des écluses de Lanaye, et des fluctuations plus rares, mais de plus forte amplitude, dues au fonctionnement des turbines hydrauliques du barrage de Lixhe, notamment lors des fortes précipitations (d'après PIETTE et RUWET, 1990).



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

Du début avril à septembre 1992, il a été fréquent de voir plusieurs couvées se succéder sur un même site après l'échec ou la réussite de la (des) couvée(s) précédente(s). Au total, nous avons suivi, en 1992, l'évolution de 66 couvées réparties sur 37 sites de nidification. Nous avons également utilisé des données de 1991 qui portaient sur 45 sites de nidification¹.

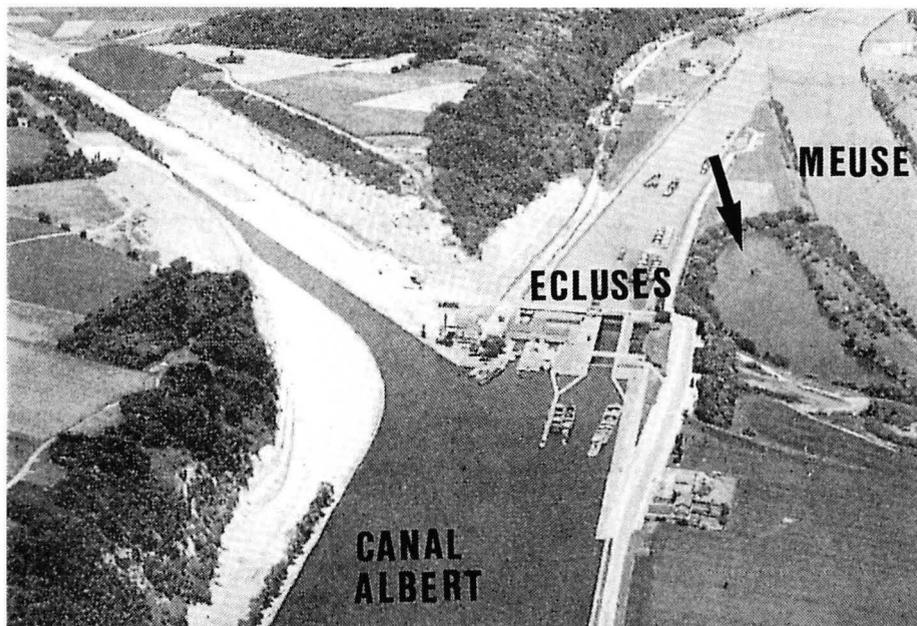


Photo 2. Plan de situation de la zone d'étude.

Méthode

I. Collecte des données

A) Repérage et visites

Le repérage des sites et le suivi de l'évolution des pontes ont été effectués en parcourant les berges et en circulant en bateau sur le plan d'eau. Seuls les nids ayant contenu au moins un oeuf ont été pris en compte. Nous avons effectué des visites en bateau approximativement tous les 15 jours afin de collecter des informations. Nos visites n'ont jamais excédé quelques minutes et ont été les plus discrètes possible.

B) Choix des descripteurs

Chaque site a été caractérisé par 2 types de variables, les unes se rapportant au milieu, les autres au nid ; la plupart d'entre-elles ont été catégorisées :

- distance nid/berge (3 classes : 0-3 m, 3-6 m, > 6 m) ;
- distance nid/sentier (3 classes : 0-10 m, 10-20 m, > 20 m) ;

⁴ Les données de 1991 ont été récoltées par J.-Cl. RUWET ; celles de 1992 ont été récoltées avec la collaboration de S. HOUBART jusqu'en juillet, par J.-Cl. RUWET en août-octobre.

- distance nid/nid occupé le plus proche (3 classes : 0-10 m, 10-40 m, > 40 m) ;
- distance nid/place de pêche (2 classes : 0-15 m, > 15 m) ;
- couverture végétale (4 classes : nulle, faible, moyenne, dense - **photos 3 à 6**) ;
- visibilité du sentier (3 classes : nulle, moyenne, grande - **photos 7 à 9**) ;
- niveau d'eau à l'emplacement du nid (3 classes : 0-60 cm, 60-120 cm, > 120 cm) ;
- diamètre extérieur du nid ;
- cuvette (présence, absence) ;
- hauteur totale du nid ;
- hauteur du nid au-dessus du niveau d'eau ;
- type de nid (3 classes : posé sur le fond, semi-flottant, sur un nichoir artificiel).

Nous avons considéré chaque couvée comme appartenant à un site de nidification distinct, défini par un ensemble particulier de valeurs de paramètres.

C) Etablissement du succès des nidifications

Une nidification a été considérée comme réussie lorsque nous avons constaté l'éclosion d'au moins un jeune (critère de REARDEN, 1951 *in* KRASOWSKI & NUDDS, 1986). Plusieurs situations permettent d'établir la réussite d'une couvée : on aperçoit le(s) jeune(s) sur le dos d'un des parents ou, tandis que le(s) jeune(s) reste(nt) invisible(s), on observe un comportement de nourrissage chez un parent, les plumes du dos gonflées chez l'autre, on entend des pépiements ; on peut aussi retrouver des débris de coquille et des restes d'enveloppe coquillière sur le nid. Nous avons établi l'échec d'une nidification dans le cas de la disparition d'une couvée bien avant que l'incubation (d'une durée de 28 jours) ne soit arrivée à son terme.

II. Traitement des données

Dans une première phase du traitement, nous avons comparé les sites de nidification réussie avec les sites de nidification échouée, chaque descripteur étant pris isolément.

Toutefois, les différentes variables peuvent être liées. Or cette méthode ne permet pas de montrer la complexité des interactions pouvant exister entre elles. Nous avons alors dans une seconde phase réalisé une analyse statistique de type multidimensionnelle, l'analyse des correspondances.

L'ordinateur construit un espace à autant de dimensions qu'il y a de variables. Pour rendre interprétable l'hypervolume obtenu, l'ordinateur effectue des projections dans des plans définis par les directions principales d'allongement du nuage, les axes factoriels ou axes principaux d'inertie. Ainsi les projections bidimensionnelles sont réalisées de telle sorte qu'elles soient toutes orthogonales et que la dispersion des points soit maximale sur le premier plan, un peu moindre sur le deuxième plan, etc.

L'ordinateur fournit alors la liste des valeurs propres des facteurs extraits. Celles-ci correspondent à la part de variabilité totale des données qu'ils représentent (pourcentage d'inertie). Un axe est d'autant plus important qu'il est saturé, c'est-à-dire qu'il correspond à une plus grande dispersion du nuage.



Photo 3. Couverture végétale nulle.



Photo 4. Couverture végétale faible.



Photo 5. Couverture végétale moyenne.



Photo 6. Couverture végétale dense.



Photo 7. Visibilité du sentier nulle (vue de la berge opposée ; flèche : sentier).



Photo 8. Visibilité du sentier moyenne.



Photo 9. Visibilité du sentier importante.

Il est possible de projeter dans les plans successifs la position de chacun des sites. Le programme calcule les contributions absolues (CA), c'est-à-dire la part de variabilité d'un facteur imputable à un élément (site ou variable), ainsi que les contributions relatives, c'est-à-dire la part de variabilité d'un élément pris en compte par un facteur.

La superposition du nuage des sites et du nuage des variables permet de visualiser l'organisation des uns par rapport aux autres.

L'ultime étape de cette analyse est ensuite de rechercher d'éventuelles affinités entre certains sites et certaines variables, chaque site se trouvant entouré des modalités des variables qui le décrivent et chaque variable des sites qu'elle caractérise. Pratiquement nous avons utilisé la troisième version du programme BIOMEKO (GROUPE BIOMÉTRIE, 1988).

Résultats

I. Analyse unidimensionnelle

Nous avons écarté de notre analyse les nidifications pour lesquelles nous manquons de données, de même que celles dont le résultat était incertain, c'est-à-dire lorsque nous avons constaté la disparition des oeufs après presque 28 jours d'incubation sans toutefois avoir aperçu de jeunes ou de signes d'éclosion. Nous avons ainsi retenu 28 sites pour l'année 1991 et 61 sites pour l'année 1992.

A) distance nid/berge

Nous avons dénombré presque autant de réussites à moins de 3 m (46,3 %) qu'à plus de 3 m (53,6 %) de la berge alors que plus de 70 % des nids où la couvée a échoué sont écartés de la berge de plus de 3 m. Il semble donc exister une dépendance entre la réussite des couvées et la distance des nids à la berge. Le test de χ^2 confirme d'ailleurs cette hypothèse ($\chi^2 = 6,16$; $p < 0,005$). Il est remarquable² que sur 56 sites éloignés de la berge, 9 d'entre-eux, soit à peine 16 %, le soient à plus de 6 m. En effet, l'écartement des nids par rapport à la berge est limité par l'étroitesse de la frange de végétation où ils sont construits.

B) distance nid/sentier

Ce facteur fut introduit afin de mettre en évidence une éventuelle influence de la présence des promeneurs sur le résultat des nidifications. A proximité du sentier, il y a davantage de couvées ratées que de couvées réussies : 54,2 % des échecs ont lieu à moins de 10 m d'un sentier contre 73,9 % des réussites. Cette différence ne s'est toutefois pas révélée significative. Cette absence apparente de dépendance entre la distance du nid au sentier peut s'expliquer par le fait que l'impact des promeneurs peut également être lié à la vue que les oiseaux ont de ceux-ci.

Un nid très proche du sentier peut s'avérer bien dissimulé. C'est pourquoi nous avons, par ailleurs, introduit le paramètre « visibilité du sentier ». Il fera l'objet d'une discussion ultérieure.

Nous avons remarqué que, dans les deux situations, la majorité des nids (82,9 % pour les réussites et 85,4 % pour les échecs) sont installés à moins de 20 m d'un sentier ; 16 % seulement des couvées sont situées au-delà de cette limite. Une localisation à plus de 20 m du sentier supposerait un nid très éloigné de la rive ou un sentier très reculé sur la berge, situation rarement rencontrée.

C) distance nid/nid voisin

Dans le cas des nidifications réussies, la distance à un nid voisin est assez variable. En revanche, pour 77 % des nids où la couvée a échoué, aucun voisin n'est rencontré à moins de 10 m. L'éloignement d'un nid voisin occupé pourrait influencer défavorablement l'issue de la nidification. Toutefois, la différence entre les deux distributions d'effectifs n'est pas significative.

Notons que ce paramètre est fonction de la répartition des nids sur le site et non de leur densité. Il est effectivement possible de trouver des nids très éloignés d'un voisin à une époque où la population sur le site est importante. La majorité des couvées relevées à plus de 40 m d'un voisin datent de la fin du mois de mai, époque à laquelle de nombreux nicheurs étaient déjà installés.

D) distance nid/place de pêche

Ce descripteur ne fut retenu qu'en 1991. Il ne fut pas repris en 1992. En effet, cette année, les places de pêche sont restées inoccupées la plupart du temps, les pêcheurs semblant avoir préféré au site une nouvelle frayère aménagée en amont. Nous avons constaté qu'en 1991 la proximité d'une place de pêche dans le voisinage des nids paraissait être sans effet sur la réussite des nichées (χ^2 NS). Néanmoins, le nombre de couvées réussies éloignées d'un site

de pêche (> 15 m) est presque deux fois supérieur à celui des couvées réussies qui en sont proches (64,7 % contre 35,3 %). Il faut toutefois se garder de conclusions trop hâtives vu la taille réduite de l'échantillon (n = 28).

E) Couverture végétale

Son importance a été estimée à partir du bateau. Il est apparu une tendance générale à l'augmentation du nombre de nidifications en fonction de la densité du couvert végétal. Cette observation rejoint les conclusions de différents auteurs qui considèrent le facteur végétal comme un des plus déterminants dans le choix du site de nidification (GOTZMAN, 1965 *in* ULFVENS, 1988 ; LEYS et DE WILDE, 1971 ; FJELDSÅ, 1977). Deux tiers des couvées réussies ont été recensées sous une couverture végétale moyenne ou dense, un tiers sous un couvert plus épars. Nous avons observé davantage (42 %) de couvées échouées localisées sous un couvert faible ou nul. Mais cette différence n'est pas significative.

F) Visibilité du sentier

Nous avons essayé d'imaginer la facilité avec laquelle une couveuse apercevait un observateur empruntant le sentier à la hauteur de son nid et vice versa. Cette visibilité dépend de la topographie du terrain ou de la barrière végétale séparant le nid et le sentier. Mais ce paramètre ne paraît pas déterminant dans la réussite des nidifications : les couvées réussies et les couvées échouées se répartissent de façon identique entre les 3 classes. La moitié des couvées ont été trouvées sur des sites non repérables du sentier. Cette situation était prévisible. En effet, quand la végétation a atteint son plein développement, le bord du plan d'eau ne peut être aperçu que sur moins de la moitié du pourtour du site.

G) Niveau d'eau à l'emplacement du nid

La grande majorité des couvées (83 %) ont été recensées en des sites où le niveau ne dépasse pas 120 cm. Nous en avons trouvé peu (17 %) à des emplacements où l'eau est plus profonde. Mais il ne pourrait en être autrement vu que le niveau moyen du plan d'eau est assez faible. Aucune tendance permettant de différencier les couvées réussies de celles qui ont échoué en fonction de ce paramètre n'a pu être révélée (χ^2 NS).

H) Diamètre externe du nid

En 1991, nous trouvons de nombreux nids dont le diamètre avoisine le mètre, un maximum de 135 cm ayant été rencontré. Par contre, en 1992, le diamètre excède rarement 90 cm. Une comparaison des moyennes de 1991 et 1992 nous a d'ailleurs montré que les nids de 1991 étaient significativement plus larges que ceux de 1992 ($\chi^2_{87} = 3,80$).

Cependant, ces résultats doivent être pris avec précaution vu la façon dont ont été prises les mesures les deux années. En 1991, une seule série de mesures a été effectuée (le 24 mai). En 1992, la prise des mesures a été étalée sur toute la saison de reproduction.

En comparant le diamètre moyen des nids des couvées réussies avec celui des couvées échouées en 1991 et 1992, nous avons trouvé que les nids des couvées réussies étaient significativement plus grands les deux années.

I) Cuvette

Sur le terrain, et au vu des données de 1991, le creusement d'une cuvette est apparu comme étant une généralité. C'est ainsi qu'on constate un très faible pourcentage de nids qui en sont dépourvus (13,5 %). De plus, nous avons trouvé quasiment autant de couvées réussies (12,2 %) sur un nid sans cuvette que de couvées échouées sur un nid avec cuvette (14,6 %). L'influence de la présence ou de l'absence d'une cuvette sur le résultat de la nidification apparaît donc négligeable.

J) Hauteur totale du nid

Par rapport aux nids de 1992, les nids de 1991 sont apparus significativement plus hauts, ceci pour un niveau de confiance de 90 %, qui n'est pas celui couramment admis ($\alpha = 95$ %). Nous avons alors comparé la hauteur totale moyenne des nids où la couvée fut une réussite avec celle des nids où la couvée fut un échec, pour 1991 et 1992. Il apparaît que la hauteur totale des nids est significativement plus importante en cas de réussite, en 1991 comme en 1992. Cependant, la remarque faite au point H concernant l'absence d'uniformité du point de vue méthodologique est toujours valable.

K) Hauteur du nid au-dessus du niveau d'eau

La comparaison des moyennes de 1991 et 1992 fait ressortir une différence significative pour un niveau de confiance de 90 % : les nids de 1991 sont plus surélevés que ceux de 1992. En comparant ensuite les nids des deux catégories en 1991 et 1992, il s'est avéré qu'en 1992, les nids s'élevaient davantage hors de l'eau en cas de réussite ; par contre, aucune différence significative n'a été observée pour les nids de 1991.

L) Type de nid

Sur les 7 nichoirs installés sur le site, seulement 3 ont été occupés en 1992 et 5 en 1991. Pour une raison inconnue, les couples ne semblent guère s'y intéresser et privilégient les sites naturels. On peut constater également qu'il y a deux fois plus de couvées sur des nids semi-flottants que de couvées sur des nids atteignant le fond (55 contre 26). En fait, ces derniers sont le résultat d'une longue accumulation de débris végétaux. Par conséquent, ils sont moins abondants que les deux autres types de nids qui ne nécessitent, eux, que quelques jours de construction.

Les trois types de nids se caractérisent par une différence de flottabilité. Ainsi, à cause de leur poids, les nids posés sur le fond sont souvent plus stables et suivent plus difficilement les fluctuations de niveau que les nichoirs et les nids semi-flottants. Cependant, la stabilité du premier type de nids dépend de la masse de végétation accumulée tandis que la mobilité du deuxième type de nids est fonction de la flexibilité des branchages qui servent d'ancrage. Il aurait peut-être été intéressant d'introduire, en plus du paramètre concernant la structure du nid, un paramètre traduisant sa mobilité, mais il est difficile d'estimer la manière dont vont répondre les nids aux variations de niveau, aux vagues, aux mouvements des oiseaux, etc.

En fonction de ce facteur de stabilité, il est donc permis de faire une distinction entre, d'une part, les nids posés sur le fond et, d'autre part, les nids semi-flottants ou posés sur un nichoir artificiel. En comparant l'importance relative de ces deux groupes, nous constatons que, par rapport à l'ensemble des nids semi-flottants ou posés sur un nichoir artificiel, la proportion de nids posés sur le fond est deux fois supérieure dans le cas des nichées réussies que dans le cas des nichées ratées. Les couvées posées sur des nids instables seraient donc davantage menacées d'échec. La différence n'est pourtant pas significative.

Conclusion partielle

L'analyse de chacun des paramètres du milieu et du nid nous a permis de distinguer les sites de nidification réussie et les sites de nidification échouée sur la base de deux critères :

- la distance nid/berge : chez les grèbes ayant raté leur nidification, le nid est plus souvent éloigné de la berge que chez les grèbes dont la nidification est une réussite.
- les dimensions du nid [diamètre extérieur, hauteur totale, hauteur hors de l'eau (nids de 1992)] : les chances de réussite des couvées sont plus grandes sur les nids de grandes dimensions que sur les nids de petite taille.

Par contre, pour les autres paramètres relevés, seules quelques tendances ont pu être dégagées :

- les couvées semblent échouer davantage à proximité d'un sentier ;
- pour de très nombreux nids, l'éloignement d'un autre couple nicheur coïncide avec l'échec de la couvée ;
- les nidifications établies sous une couverture végétale relativement importante tendent à réussir mieux que sous une couverture végétale faible ou nulle ;
- la visibilité du sentier est très variable, quel que soit le résultat de la nidification ;
- le niveau d'eau est, le plus souvent, compris entre 60 et 120 cm, sur les sites de nidification réussie comme sur les sites de nidification échouée. Comme la variable précédente, il ne semble pas lié au devenir des couvées ;
- le sort des couvées serait indépendant de la présence d'une cuvette de ponte ;
- la ponte sur des nids semi-flottants ou sur des nichoirs artificiels semble diminuer le succès des couvées.

Cependant, aussi intéressantes que ces constatations puissent être, nous ne pouvons nous en contenter. En effet, dans la nature, les variables interagissent pour produire un résultat. Le succès de la nidification ne va pas dépendre d'une seule d'entre-elles mais de leurs multiples interactions. L'analyse unidimensionnelle est donc insuffisante et une analyse multidimensionnelle s'impose. On verra alors se confirmer les observations faites dans la première partie de l'analyse, mais d'autres faits pourront être dégagés.

II. Analyse multidimensionnelle

Les données de 1991 et 1992 ont fait l'objet de deux analyses séparées. Pour 1992, en effet, nous ne disposons pas d'informations sur la distance séparant les différents nids des places de pêche les plus proches. Pour 1991, deux variables, la couverture végétale et la visibilité du sentier ont dû être extrapolées à partir de la situation constatée sur le site en 1992. Ces deux variables ont été mises en éléments supplémentaires de manière à ce qu'elles ne perturbent pas les résultats. Ainsi sont-ils représentés dans différents plans, mais ne contribuent pas à la construction des axes.

La première étape de cette analyse consiste d'abord à créer des classes pour chaque variable retenue de manière à répondre aux exigences de l'analyse des correspondances : les effectifs des modalités de chaque variable doivent être répartis de la façon la plus uniforme possible entre chacune d'elles tout en conservant une signification biologique au découpage (**tableaux I et II**).

Tableau I. Modalités des différentes variables pour l'analyse des correspondances de l'année 1992.

N°	VARIABLE	CODE	CLASSE 1	CLASSE 2	CLASSE 3
1	distance nid/berge	DB	0-3,4 m (DB1)	> 3,4 m (DB2)	
2	distance nid/sentier	DS	0-9 m (DS1)	9-14 m (DS2)	> 14 m (DS3)
3	distance nid/nid voisin	DV	0-10 m (DV1)	10-28 m (DV2)	> 28 m (DV3)
4	couverture végétale	CV	nulle à faible (CV1)	moyenne (CV2)	dense (CV3)
5	visibilité du sentier	VS	nulle (VS1)	moyenne (VS2)	importante (VS3)
6	niveau d'eau à l'emplacement du nid	N	0-70 cm (N1)	70-95 cm (N2)	> 95 cm (N3)
7	diamètre extérieur	Di E	0-60 cm (Di E1)	60-77 cm (Di E2)	> 77 cm (Di E3)
8	cuvette	CU	présente (CU1)	absente (CU2)	
9	hauteur totale du nid	HT	0-40 cm (HT1)	40-57 cm (HT2)	> 57 cm (HT3)
10	hauteur du nid au-dessus du niveau d'eau	HE	0-9,5 cm (HE1)	> 9,5 cm (HE2)	
11	type de nid	T	sur le fond (T1)	semi-flottant (T2)	nichoir artificiel (T3)

Tableau II. Modalités des différentes variables pour l'analyse des correspondances pour de l'année 1991.

N°	VARIABLE	CODE	CLASSE 1	CLASSE 2	CLASSE 3
1	distance nid/berge	DB	0-3,3 m (DB1)	> 3,3 m (DB2)	
2	distance nid/sentier	DS	0-6 m (DS1)	6-10 m (DS2)	> 10 m (DS3)
3	distance nid/nid voisin	DV	0-5 m (DV1)	5-20 m (DV2)	> 20 m (DV3)
4	distance nid/place de pêche	DV	0-10 m (DP1)	10-50 m (DP2)	> 50 m (DP3)
5	couverture végétale	CV	nulle à moyenne (CV1)	moyenne (CV2)	dense (CV3)
6	visibilité du sentier	VS	nulle (VS1)	moyenne (VS2)	importante (VS3)
7	niveau d'eau à l'emplacement du nid	N	0-70 cm (N1)	70-100 cm (N2)	> 100 cm (N3)
8	diamètre extérieur	Di E	0-80 cm (Di E1)	80-90 cm (Di E2)	> 90 cm (Di E3)
9	cuvette	CU	présente (CU1)	absente (CU2)	
10	hauteur totale du nid	HT	0-40 cm (HT1)	40-57 cm (HT2)	> 57 cm (HT3)
11	hauteur du nid au-dessus du niveau d'eau	HE	0-10 cm (HE1)	> 10 cm (HE2)	
12	type de nid	T	sur le fond (T1)	semi-flottant (T2)	nichoir artificiel (T3)

A) Analyse des correspondances : année 1992

Extraction des axes principaux

Les six premiers axes extraits de l'analyse représentent respectivement 13,94 %, 11,78 %, 10,09 %, 9,30 %, 7,76 % et 6,88 % de la variabilité totale des données. Ces valeurs ne sont pas très importantes mais elles ne doivent pas arrêter l'interprétation : tant que l'on peut trouver une signification logique aux axes de dispersion, l'analyse reste légitime, quelle que soit la variabilité qu'ils expriment (BENZECRI et coll., 1973).

Interprétation

Plans des axes factoriels 1 et 2, 1 et 3, 2 et 3 (graphe 1, 2 et 3)

Nous constatons que les graphiques plans fournis par les trois principaux axes extraits ne présentent aucun aspect particulier : les sites de nidification réussie et les sites de nidification échouée y sont largement dispersés, complètement mélangés. Aucune distinction n'est possible entre les deux groupes.

Nous avons, par conséquent, analysé les plans des facteurs d'ordre supérieur (4, 5 et 6) pour tenter de mettre en évidence des groupements que les relations et les influences réciproques des axes 1, 2 et 3 nous auraient éventuellement empêché de dégager. Seul le plan défini par les axes 3 et 4 semble susceptible de nous fournir des renseignements.

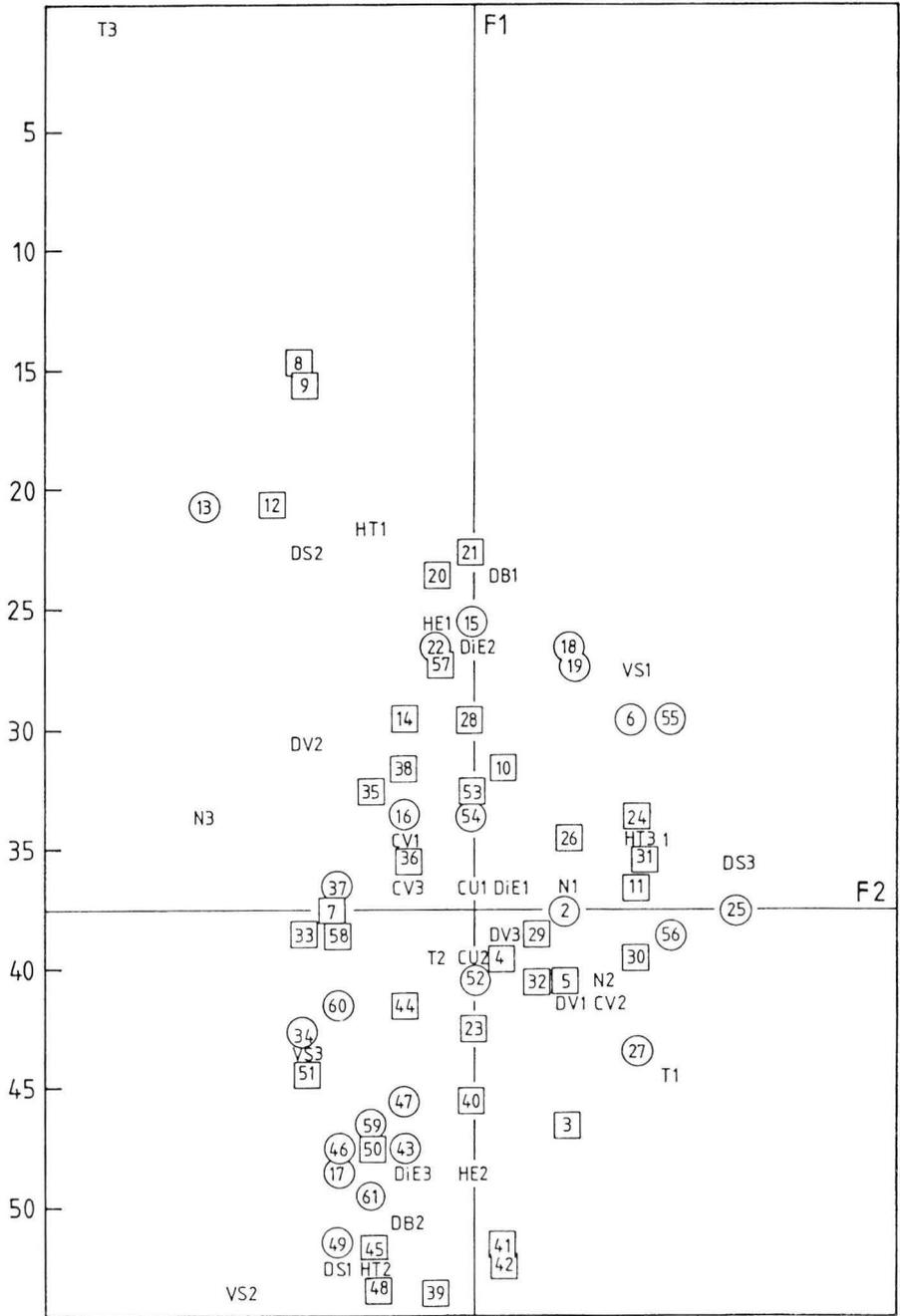
Plans des axes factoriels 3 et 4 (graphe 4)

La projection des sites sur ce plan ne met en évidence aucune partition nette entre les sites de nidification réussie et les sites de nidification échouée. Toutefois, on voit que la majorité des sites de nidification échouée occupent le coin inférieur droit de la figure.

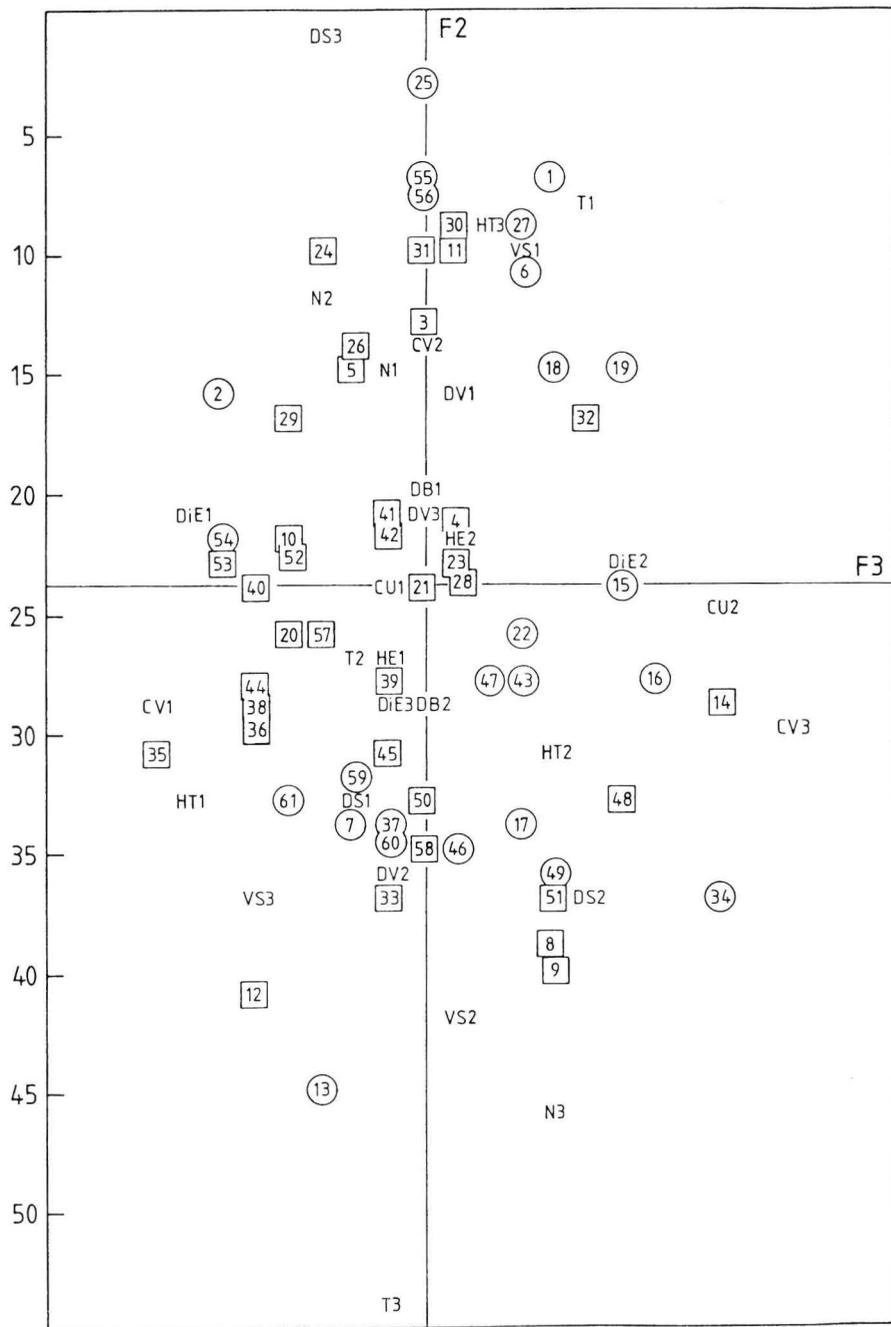
Le troisième axe issu de l'analyse est principalement constitué par la couverture végétale (CA : 34,9 %), le diamètre extérieur du nid (CA : 18,6 %) et la hauteur totale du nid (CA : 14,1 %). Les principaux descripteurs de l'axe 4 sont : le niveau d'eau (CA : 31,3 %), la distance au nid voisin (CA : 18,3 %), le type de nid (CA : 13,4 %) et la visibilité du sentier (CA : 11,1 %).

La superposition du nuage des variables et de celui des sites permet de faire ressortir les caractéristiques les plus marquantes de la plupart des sites de nidification échouée : leur couvert végétal est éparé (CV1) ; les nids sont très étroits (DiE1) ou très larges (DiE3), minces (HT1) et dépassent peu au-dessus du niveau d'eau (HE1) ; le niveau d'eau à leur emplacement est moyen (N2) ou élevé (N3) ; leur séparation d'un nid voisin est grande (DV3) ; ce sont des nids semi-flottants (T2) ou posés sur un nichoir artificiel (T3) ; ils sont éloignés de la berge (DB2), très proches ou à distance moyenne du sentier (DS1) et DS2).

La configuration des nuages sur les autres plans analysés n'est pas suffisamment particulière pour que nous les abordions.



Grphe 1. Plan des axes factoriels 1 et 2 (année 1992) (Légende : □ échec ; ○ résultat).



Graph 3. Plan des axes factoriels 2 et 3 (année 1992) (Légende : □ échec ; ○ résultat).

B) Analyse des correspondances : année 1991

Extraction des axes principaux

La variabilité représentée par les 6 premiers axes est de 66 % : 16,69 % pour F1, 13,6 % pour F2, 10,2 % pour F3, 9,33 % pour F4, 8,51 % pour F5 et 7,32 % pour F6. Bien que ces pourcentages correspondent à des valeurs propres assez faibles, la remarque formulée dans le cas de l'analyse de 1992 est toujours valable.

Interprétation

Plan des axes factoriels 1 et 2 (graphe 5)

Les sites sont projetés sur ce plan selon deux ensembles superposés correspondant, l'un, aux sites où les couvées ont réussi, l'autre, aux sites où les couvées ont échoué.

Le premier nuage s'étale aussi bien le long de l'axe 1 que le long de l'axe 2. Cependant, les points qui le constituent sont deux fois plus nombreux dans le bas du graphe. Quant aux points du second ensemble, la plupart d'entre-eux sont regroupés dans le coin supérieur gauche de la figure.

Les principaux descripteurs de l'axe 1 sont :

- la hauteur totale du nid (CA : 19,8 %) ;
- la distance du nid au nid voisin (CA = 19,7 %) ;
- la hauteur du nid hors de l'eau (CA = 18,6 %) ;
- le niveau d'eau à l'emplacement du nid (CA = 14,3 %).

Ceux de l'axe 2 sont :

- la distance du nid à la berge (CA = 31,6 %) ;
- le niveau d'eau à l'emplacement d nid (CA = 18,9 %) ;
- la hauteur totale du nid (CA = 16,3 %) ;
- le type de nid (CA = 14 %).

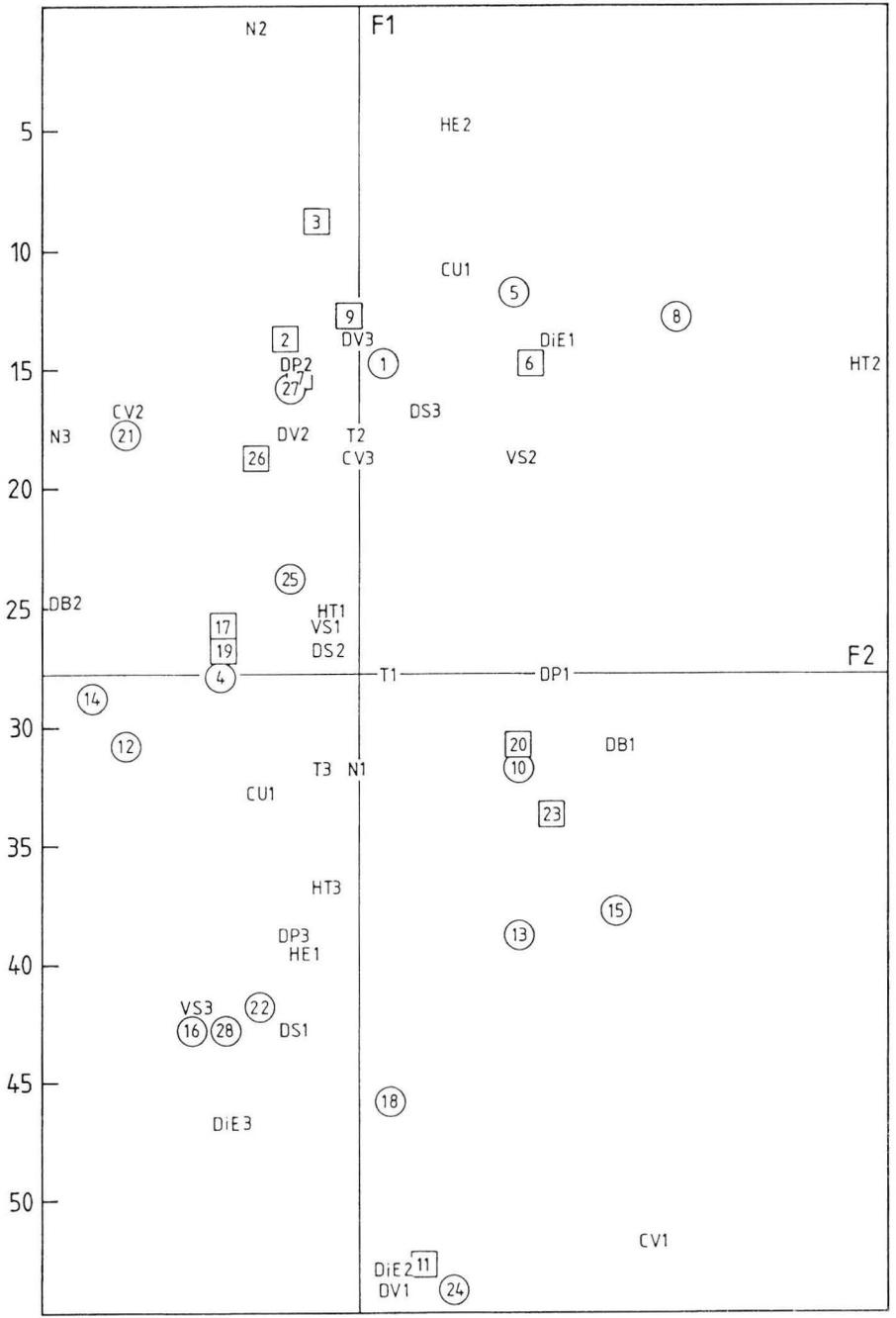
Si nous examinons la position relative des variables et la position des sites par rapport à celles-ci, nous pouvons constater ce qui suit.

Les sites projetés du côté positif de l'axe 1 sont éloignés du sentier (DS3) et d'un nid voisin (DV2, DV3) ; le niveau d'eau y est moyen (N2) ou important (N3) ; les nids qui y sont construits sont de petit diamètre (DiE1) et de hauteur totale moyenne (HT2) et s'élèvent beaucoup au-dessus du niveau d'eau (HE2) ; leur couverture végétale est moyenne (CV2) ou dense (CV3).

Parmi ces sites, ceux qui figurent à gauche de l'axe A sont particulièrement éloignés de la berge (DB2) et situés à distance moyenne d'une place de pêche (DP2).

Les caractéristiques qui viennent d'être décrites concernent donc la majorité des sites où la nidification s'est soldée par un échec.

Dans le bas du graphe, les sites sont généralement proches du sentier (DS1) et proches d'un nid voisin (DV1) ; le niveau à l'emplacement des nids est



Graph 5. Plan des axes factoriels 1 et 2 (année 1991) (Légende : □ échec : ○ résultat).

bas (N1) ; le diamètre externe de ceux-ci est moyen (DiE2) ou très grand (DiE3) ; ils sont très hauts (HT3) mais peu surélevés (HE1). C'est sur de tels sites qu'une grande partie des couvées ont réussi.

Un site de nidification échouée (n° 11) se distingue tout en bas du graphe. Son isolement s'explique par sa très grande proximité à un nid voisin. Enfin, deux autres sites de nidification échouée (n° 20 et 23) s'écartent aussi de l'ensemble des autres : ils correspondent à des nids situés très près de la berge.

Plan des axes factoriels 2 et 3 (graphe 6)

Nous avons analysé le plan des axes 2 et 3 afin de soustraire les nuages à l'influence de l'axe 1 et de dégager celle des axes 2 et 3. Cependant, tous les sites sont relativement bien dispersés dans chacun des cadrans de ce plan. Comme dans l'analyse des données de 1992, nous avons alors considéré les plans déterminés par les axes 4, 5 et 6. Dans ce cas-ci également seul le plan des axes 3 et 4 nous a paru intéressant.

Plan des axes factoriels 3 et 4 (graphe 7)

Nous constatons que la majorité des sites de nidification échouée sont situés du côté positif de l'axe 3.

Les principales variables qui interviennent dans la construction cet axe sont :

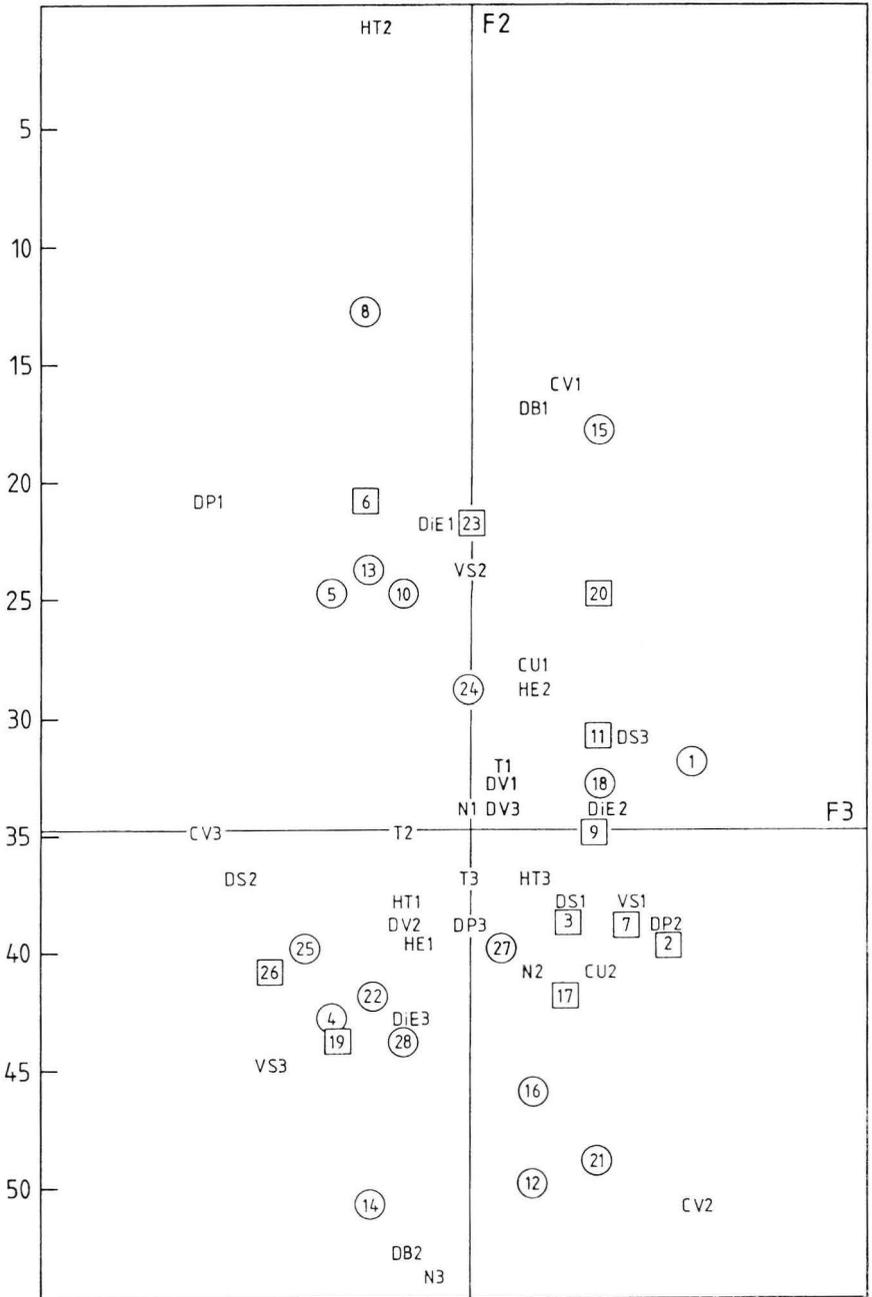
- le niveau d'eau à l'emplacement du nid (CA = 30 %) ;
- la distance du nid au sentier (CA = 20,9 %) ;
- la distance à une place de pêche (CA = 18,5 %).

Ces nids sont caractérisés par une distance au sentier faible (DS1) ou importante (DS3), une distance moyenne à une place de pêche (DP2) et une courte distance au bord (DB1) ; la hauteur totale des nids est importante (HT3), la hauteur hors de l'eau également (HE2) ; leur diamètre est moyen (DiE2) ; ils sont invisibles du sentier (VS1) et peu ou pas protégés par la végétation (CV2, CV1) ; ils sont généralement posés sur le fond.

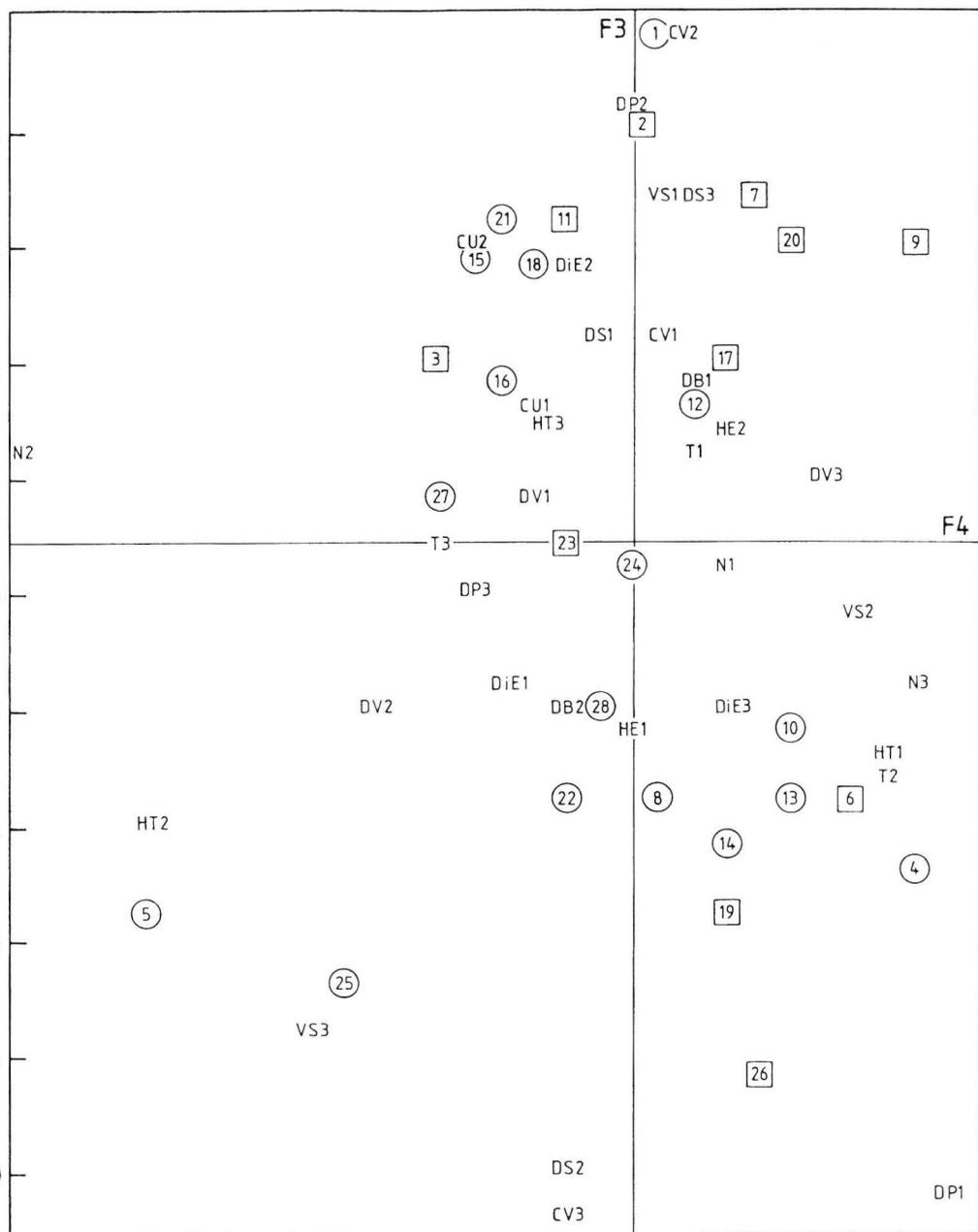
Les sites n° 6, 19 et 26 s'isolent des autres sites de nidification échouée. Ils diffèrent de ceux-ci, le n° 6 par sa couverture végétale dense, le n° 19 par son exposition au sentier, et, enfin, le n° 26 par ces deux caractères à la fois.

Conclusion partielle

L'analyse des correspondances effectuées sur les données de 1992 nous a permis de confirmer les tendances dégagées lors de l'analyse unidimensionnelle. En effet, par rapport aux nids dont les couvées ont abouti à l'éclosion, ceux dont les couvées ont échoué sont situés généralement loin de la berge, à proximité du sentier et à distance importante d'un autre nid ; leur couverture végétale est éparse ; ils sont généralement de dimensions modestes ; la majorité sont semi-flottants ou posés sur un nichoir artificiel. De plus, l'analyse nous a apporté un renseignement nouveau : le niveau d'eau est important à l'emplacement des sites de nidification échouée.



Grphe 6. Plan des axes factoriels 2 et 3 (année 1991) (Légende : □ échec ; ○ résultat).



En revanche en 1991, des faits contredisent certaines conclusions tirées de l'analyse unidimensionnelle. En effet, les couvées échouées peuvent également être proches de la berge, très éloignées du sentier, protégées par un couvert végétal dense ou posées sur des nids épais, surélevés et reposant sur le fond. Nous avons aussi constaté que la plupart des échecs survenaient sur des nids invisibles du sentier et construits à distance moyenne d'une place de pêche. Comme en 1992, les sites des couvées échouées sont éloignés d'un nid voisin et l'eau y est profonde.

Discussion générale et conclusion

Au cours de notre étude, nous avons tenté de déterminer quelles étaient les caractéristiques du site de nidification du grèbe huppé susceptibles d'influencer le succès des éclosions.

Nous avons vu qu'il était difficile de différencier nettement les sites de nidification réussie et les sites de nidification échouée au cours d'une même saison de reproduction. Ensuite, si nous avons pu dégager des tendances très générales, il s'avère que la plupart des caractéristiques ne sont pas constantes d'une année à l'autre. Sur cette base, établir des critères absolus de réussite des pontes est chose impossible.

Toutefois, nous avons mis en évidence deux facteurs qui semblent influencer pareillement le sort des nidifications en 1991 et 1992 :

1. Distance au nid occupé le plus proche

Notre analyse indique que l'éloignement d'un autre couple nicheur réduit les chances de survie des pontes. Nous avons fait deux hypothèses pour expliquer cette constatation.

Selon la première, les couvées des nids éloignés bénéficieraient d'une protection moindre que les couvées des nids proches les uns des autres. En effet, dans ce dernier cas, la présence d'un couple défendant sa couvée contre les prédateurs ou chassant les intrus serait favorable à la couvée des couples voisins.

Toutefois, pour différents auteurs qui se sont intéressés à l'influence de la répartition des nids sur le succès de la reproduction du grèbe huppé, la réussite de la nidification dépend plus de l'habitat que de la distance entre les nids (GROC, 1986 ; MOSKAL et MARSZALEK, 1986 ; SALONEN & VENTTINEN, 1988). Leur conclusion sert de base à notre seconde hypothèse.

Au début de la saison de reproduction, les premiers couples arrivés sur le plan d'eau ont choisi les meilleurs sites. Ils s'y sont concentrés, obligeant les retardataires à occuper les sites restants, isolés : les plus défavorables.

Seule une analyse fine des différentes vagues successives de nidification et de leur relation avec la réussite des couvées permettrait de vérifier la validité de cette dernière hypothèse.

2. Niveau d'eau à l'emplacement du nid

L'eau est moins profonde sur les sites de nidification réussie que sur les sites de nidification échouée. Dans le cadre de l'étude de trois espèces de canards, KRASOWSKI et NUDDS (1986) suggèrent que les nids construits à une faible profondeur d'eau souffriraient moins de l'action des vagues que les autres. Son hypothèse pourrait expliquer nos résultats. Quoi qu'il en soit, aucune donnée de la littérature n'établit de lien entre le niveau d'eau et le succès des pontes du grèbe huppé.

Néanmoins, malgré ces facteurs constants, nous avons vu que la définition des caractéristiques des sites de nidification réussie et échouée restait vague.

Il semble que le choix des descripteurs puisse être rendu responsable de cette absence de distinction marquée entre les sites. La méthode exige en effet que les variables sélectionnées représentent un inventaire complet des caractéristiques des individus (BENZECRI et coll., 1973). Autrement dit, l'étude, par cette technique, d'une situation donnée, nécessite qu'on introduise l'ensemble des paramètres qui la déterminent. Or, l'éventail des facteurs susceptibles d'influencer la réussite de la nidification est très large, chez le grèbe huppé, comme chez la plupart des autres espèces d'oiseaux. En plus des caractéristiques du site de nidification, citons les facteurs météorologiques (MEARNS et NEWTON, 1988), les facteurs de dérangement par l'homme (KELLER, 1989), la prédation (MEARNS et NEWTON, 1988), la pollution (MEARNS et NEWTON, 1988), les facteurs sociaux (COULSON, 1966) ou alimentaires (OWEN, 1959).

Il va de soi que, dans le cadre d'une étude aussi limitée dans le temps et dans l'espace que la nôtre, il était impossible de considérer tous ces facteurs à la fois.

Néanmoins, notre étude a révélé l'insuffisance des caractéristiques du microhabitat et du nid pour distinguer les deux types de sites. Il est, par conséquent, évident que des facteurs d'une autre nature, et que nous n'avons pas introduits, ont agi sur le résultat de la reproduction. Toutefois, l'observation des nids ne nous a jamais permis d'identifier les causes d'échec. En effet, la presque totalité des couvées a disparu sans laisser de trace. Il est donc extrêmement difficile d'analyser les différents facteurs susceptibles d'avoir influencé le succès des éclosions au cours des deux saisons de reproduction et, à fortiori, d'estimer leur importance relative. Nous en avons envisagé quatre :

1. Dérangement par l'observateur

Il est possible que nos visites, pourtant aussi brèves et discrètes que possible, aient contribué à faire échouer certaines nidifications : les nids, jugés trop peu sûrs, auraient alors purement et simplement été abandonnés. Nos visites ont peut-être également induit la prédation, par les corvidés (Pies et Corneilles) notamment.

2. Conditions météorologiques

Le site peut connaître des fluctuations importantes et rapides du niveau d'eau causées par des précipitations abondantes et persistantes. Dans ces conditions, de nombreux nids se retrouvent inondés. Les couvées peuvent aussi souffrir de la baisse trop rapide du niveau : les nids mis à sec deviennent inaccessibles pour les grèbes qui les abandonnent. Enfin, des pluies prolongées et la chute des températures qui s'ensuit peuvent provoquer la perte des couvées mais surtout la mort des jeunes et peuvent compromettre toute autre tentative de reproduction.

3. Accidents

Des oeufs ont été retrouvés au pied du nid. Le passage de bateaux à moteur et les fortes vagues qu'il provoque pourrait secouer les nids au point d'en faire tomber les oeufs. Il arrive aussi parfois que les deux partenaires d'un couple montent ensemble sur le nid, lors du relais-couvaison par exemple. A cette occasion, il n'est pas à exclure qu'ils causent la perte de leurs oeufs en les bousculant et en les faisant basculer hors du nid.

4. Destruction délibérée par l'homme

Aucun pillage des nids par l'homme n'a jamais été observé. Toutefois, en 1991, une grande partie des couvées a disparu à l'ouverture de la pêche (HOUBART et RUWET, comm. pers.). Cette cause d'échec n'est donc pas impossible.

Un travail tel que le nôtre laisse entrevoir toute la difficulté d'identifier l'ensemble des facteurs qui assurent le succès de la reproduction et ouvre la voie à des études plus approfondies de l'écologie de la reproduction du grèbe huppé à Lanaye-Eijsden (incidence des facteurs climatiques, humains, etc. ?).

L'étude de l'influence des aspects comportementaux pourrait également se révéler très intéressante (influence, par exemple, des profils comportementaux, individuels ou de couple, sur le succès des éclosions ?).

RÉSUMÉ

Le grèbe huppé (*Podiceps cristatus*) est une espèce qui a connu, en Europe, une expansion démographique et géographique extrêmement rapide suite notamment à la création de milieux favorables à sa reproduction (étangs artificiels, carrières inondées, réservoirs, etc.). Elle a ainsi colonisé dans les années '80 un bras de la vieille Meuse à Lanaye-Eijsden, à la frontière belgo-néerlandaise. L'espèce y niche dans la végétation rivulaire, arrime son nid à des branchages et subit des fluctuations plus ou moins importantes du niveau du plan d'eau. Comme différents auteurs l'ont fait chez d'autres espèces d'oiseaux, nous avons tenté de déterminer si les caractéristiques du nid et du site de nidification avaient une influence sur le succès de la reproduction du grèbe

huppé. Nous avons à cet effet suivi l'évolution des pontes au cours de 2 saisons de reproduction et effectué différents relevés relatifs aux nids et aux sites de nidification. Dans un premier temps, chaque variable a été traitée séparément dans le but de relever une éventuelle dépendance entre celle-ci et le résultat des couvées. Dans un second temps, une analyse multidimensionnelle a été réalisée : l'analyse des correspondances. Cette technique permet de rechercher d'éventuelles affinités entre certains sites et certaines variables. La distinction entre les sites de nidification réussie et les sites de nidification échouée est difficile à établir au cours d'une même saison de reproduction. De plus, la plupart des caractéristiques ne sont pas constantes d'une année à l'autre. Seuls deux facteurs se sont avérés influencer pareillement le sort des nidifications en 1991 et 1992 : en cas d'échec, la distance entre le nid et le nid occupé le plus proche est plus importante qu'en cas de réussite et le niveau d'eau à l'emplacement du nid est plus élevé.

Toutefois, nos résultats mettent en évidence l'insuffisance des caractéristiques du microhabitat et du nid pour différencier nettement les deux types de sites, ce qui suggère que des facteurs d'une autre nature exercent leur influence sur le résultat de la nidification. Nous avons alors abordé différentes causes possibles d'échec : dérangement par l'observateur, mauvaises conditions météorologiques, chute des oeufs, destruction des couvées par l'homme.

BIBLIOGRAPHIE

- BAUER K.M. et Glutz von BLOTZHEIM U.N. (1966) — *Handbuch des Vögel Mitteleuropas*. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.
- BENZECCI J.P. et coll. (1973) — *L'analyse des données*. II : L'analyse des correspondances. 3^{ème} éd., Dunod, Paris.
- BIRKHEAD T.R. et NETTLESHIP D.N. (1987) — Ecological relationships between Common Murres *Uria aalge*, and Thick-billed Murres, *Uria lomvia*, at the Gannet Islands, Labrador. II. Breeding success and site characteristics. *Can. J. Zool.*, **65** : 1630-1637.
- BIRKHEAD T.R., GREENE E., BIGGINS J.D. et NETTLESHIP D.N. (1985) — Breeding site characteristics and breeding success in Thick-billed Murres. *Can. J. Zool.*, **63** : 1880-1884.
- COULSON J.C. (1966) — The influence of pair bond and age on the breeding biology of the kittiwake gull, *Rissa tridactyla*. *Journal of Animal Ecology*, **35** : 269-279.
- CRAMP S. et SIMMONS K.E.L. (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 Palearctic, Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
- FJELDSÅ J. (1977) — *Grèbes*. Copenhagen.
- GOC M. (1986) — Colonial versus territorial breeding of the great crested grebe *Podiceps cristatus* on Lake Druzno. *Acta Orn.*, **22** : 95-145.
- GOTZMAN J. (1965) — Environment preferences in the grebes (*Podicipididae*) during breeding season. *Ekol. Polska, Seria A*, **13** : 289-301.
- GROUPE BIOMÉTRIE (1988) — Logiciel Bioméco, version 3, 10 disquettes. C.E.P.E. - C.N.R.S., Montpellier.
- HANZAK J. (1952) — The Great Crested Grebe, its ecology and economic significance. *Acta Mus. Nat. Prague*, **8 B** : 3-37.
- HARRISSON T.H. et HOLLON P.A.D. (1932) — The Great Crested Grebe Enquiry, 1931. *British Birds*, **26** : 62-92, 102-131, 142-155, 174-195.

- HIGGINS K.F. (1977) — Duck nesting in intensively farmed areas of North Dakota. *J. Wildl. Manage.*, **41** (2) : 232-242.
- HINES J.E. et MITCHELL G.J. (1983) — Gadwall nest-site selection and nesting success. *J. Wildl. Manage.*, **47** (4) : 1063-1071.
- HOUBART S. et RUWET J.C. (1987). Un nichoir flottant pour grèbe huppé (*Podiceps cristatus*). *Cahiers d'Ethologie appliquée*, **7** (2) : 129-139.
- JACOB J.-P. (1983) — Progression du grèbe huppé (*Podiceps cristatus*) comme nicheur en Wallonie et en Brabant. *Aves*, **20** (1) : 1-24.
- KELLER V. (1989) — Variations in the response of Great Crested Grebes *Podiceps cristatus* to human disturbance - a sign of adaptation ? *Biol. Conserv.*, **49** (1) : 31-45.
- KRASOWSKI T.P. et NUDDS T.D. (1986) — Microhabitat structure of nest sites and nesting success of diving ducks. *J. Wildl Manage.*, **50** (2) : 203-208.
- LEYS H.N. et DE WILDE J.J.F.E. (1971). — Het voorkomen van de Fuut *Podiceps cristatus* L. in Nederland. *Limosa*, **44** : 133-183.
- MEARNS R. et NEWTON I. (1988) — Factors affecting breeding success of Peregrines in South Scotland. *Journal of Animal Ecology*, **57** : 903-916.
- MELDE M. (1973) — *Der Haubentaucher*. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- MOSKAL J. et MARSZALEK J. (1986) — Effet of habitat and nest distribution on the breeding success of the great crested grebe *Podiceps cristatus* on Lake Zarnowieckie. *Acta Orn.*, **22** (2) : 147-158.
- OWEN D.F. (1960) — The nesting success of the heron *Ardea cinerea* in relation to the availability of food. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **133** : 597-617.
- PIETTE V. et RUWET J.C. (1990) — Profils comportementaux, individuels et de couples, au sein d'une population nidificatrice de grèbes huppés *Podiceps cristatus* L. *Cahiers d'Ethologie appliquée*, **10** (1) : 1-86.
- REARDEN J.D. (1951) — Identification of waterfowl nest predators. *J. Wildl. Manage.*, **15** : 386-395.
- SALONEN V. et PENTTINEN A. (1988) — Factors affecting nest predation in the Great Crested Grebe : field observations, experiments and their statistical analysis. *Ornis Fennica*, **65** : 13-20.
- SIMMONS K.E.L. (1955) — Studies on Great Crested Grebes. *Avic. Mag.*, **61** : 3-13, 93-102, 131-146, 181-201, 235-153, 294-316.
- ULFVENS J. (1988) — Comparative breeding ecology of the Horned Grebe *Podiceps auritus* and the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* : archipelago versus lake habitats. *Acta Zool. Fennica*, **183** : 1-75.

ANNEXE

Tous les nids recensés ont été numérotés en fonction de leur position sur une grille de repérage (**fig. 1**). Chacune des couvées dont nous avons suivi l'évolution a reçu un numéro en fonction du nom du nid qui l'a abritée et en fonction de sa position relative dans la succession des différentes couvées observées sur ce même nid. Par exemple, 1G1 désigne la première couvée observée dans le nid du site localisé en 1G ; 1G2 désigne une deuxième couvée suivie sur ce même nid.

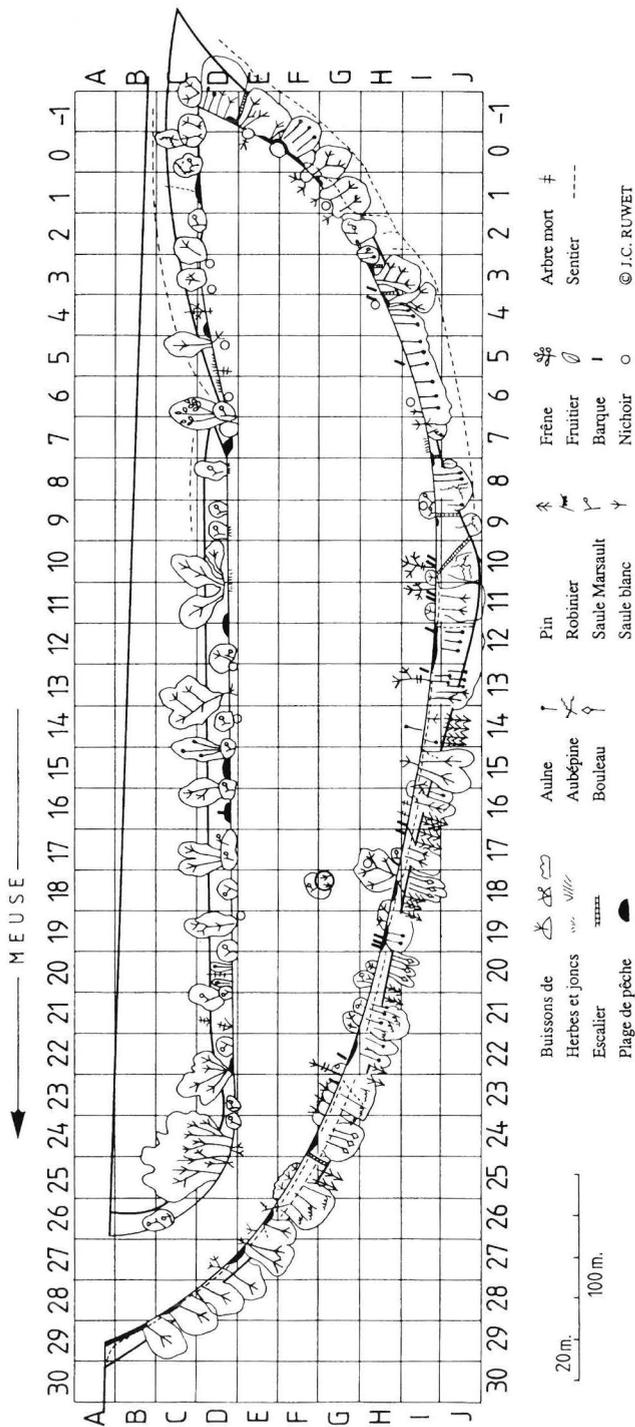


Fig. 1. Aspect paysager et grille de repérage de la zone d'étude de la vieille Meuse à Lanaye - Eijsden.

	site	résultat de la nidification	dist. du nid/berge (m)	dist. nid/sentier (m)	dist. nid/nid voisin (m)	couverture végétale	visibilité du sentier	niveau d'eau (cm)	diam. ext. du nid (cm)	cuvette	haut. totale du nid (cm)	haut. hors eau (cm)	type de nid
1	-1D	R	3	21	44	dense	nulle	71,5	77	présente	82	12	touche le fond
2	2D1	R	3,75	21,75	57	faible	nulle	78	59	présente	40	10	semi flottant
3	2D2	E	3,75	21,75	57	moyenne	nulle	78	79	présente	55	15	semi flottant
4	2D3	E	3,75	21,75	10,7	dense	nulle	78	89,5	présente	51,1	7,5	semi flottant
5	lim 2-3D	E	2,6	20,6	9,1	faible	nulle	74	79	présente	57	14	semi flottant
6	3aD	E	1,34	19,3	10	dense	nulle	71	63	présente	65	5	semi flottant
7	5D1	R	7	13	24,5	nulle	grande	135	54	présente	70	14	semi flottant
8	6D1	E	3,2	13,2	24,5	dense	nulle	134	73	présente	8	8	nichoir artificiel
9	6D2	E	3,2	13,2	24,5	dense	nulle	134	65	présente	7	7	nichoir artificiel
10	9D1	E	1,05	5	33	faible	nulle	86	51	absente	23	1	semi flottant
11	9D2	E	1,05	5	33	moyenne	nulle	86	50	absente	93,5	6,5	semi flottant
12	11D1	E	2,88	11	33	faible	grande	114	48	présente	6	6	nichoir artificiel
13	11D2	R	2,88	11	26	faible	grande	114	87	présente	6,5	6,5	nichoir artificiel
14	12D1	E	3,3	14	5,1	dense	nulle	146,5	70	absente	51	6	semi flottant
15	12D2	R	3,3	14	5,1	dense	nulle	146,5	61	présente	67,5	8,5	semi flottant
16	13D1	R	2,2	13	5,1	dense	nulle	109	72,5	présente	47,5	11	semi flottant
17	15bD1	R	5	13	4,8	moyenne	moyenne	208,5	79,5	présente	42,5	12,5	semi flottant
18	17aD1	R	2,14	10	25	moyenne	nulle	63	71	présente	60	9,5	touche le fond
19	17aD2	R	2,14	10	11,7	moyenne	nulle	63	77	absente	75	7	touche le fond
20	17bD	E	1,8	10	11,7	faible	nulle	42	60	présente	21	6	semi flottant
21	18D1	E	2,7	10	18,9	moyenne	nulle	51,5	65	présente	25	5	semi flottant
22	18D2	R	2,7	10	18,9	dense	nulle	51,1	73	présente	33	11	semi flottant
23	1F	E	2,3	6,3	20	moyenne	grande	29,5	68	présente	45	15	touche le fond
24	1G1	E	2,6	26	5	faible	nulle	56,5	50	présente	69	12	semi flottant
25	1G2	R	2,6	26	5	moyenne	nulle	56,5	55	présente	78	14	touche le fond
26	2G1	E	3,65	26	5	moyenne	nulle	66	53	absente	32	4	semi flottant
27	2G2	R	3,65	26	5	dense	nulle	66	77,5	présente	78,5	13	semi flottant
28	6I	E	3,4	13	34	nulle	nulle	79,5	68	présente	53	8	semi flottant
29	9I1	E	4,2	14,3	50	nulle	nulle	85	50	présente	56	6	semi flottant
30	9I2	E	4,2	14,3	34	moyenne	nulle	85	72	présente	70	10	semi flottant

31	9B	E	4,2	14,3	34	moyenne	nulle	85	70	présente	62,5	9,5	semi flottant
32	9/4	E	4,2	12,8	120	dense	nulle	85	85	présente	99	15	touche le fond
33	11a1	E	11	12,3	10,35	moyenne	moyenne	99	60	présente	30	11	semi flottant
34	11a2	R	11	12,3	55	dense	moyenne	99	69	absente	41	12	semi flottant
35	11b1	E	3,2	4,5	10,35	faible	grande	71,5	60	présente	17,5	5,5	semi flottant
36	11b2	E	3,2	4,5	10,35	faible	grande	71,5	65	présente	30	12	semi flottant
37	141	R	7,8	10,3	55	faible	grande	99	85	présente	63	9	semi flottant
38	151	E	1,8	5,7	90	nulle	grande	53	76	présente	34	7	semi flottant
39	161	E	5,7	7,9	40	faible	moyenne	38	83	présente	52	14	touche le fond
40	20aH1	E	3,5	8,2	2,1	moyenne	grande	74	56	présente	30	10	semi flottant
41	20bH1	E	4,5	8,6	2,1	moyenne	grande	56	60	présente	49	11	touche le fond
42	20bH2	E	4,5	4,5	2,1	moyenne	grande	56	60	présente	49	11	touche le fond
43	20bH3	R	4,5	4,5	2,1	dense	grande	56	77	présente	52,5	12,5	semi flottant
44	21G1	E	4,55	4,55	12,3	faible	moyenne	93	50	présente	71	9	semi flottant
45	21G3	E	4,55	4,55	12,3	moyenne	moyenne	93	102	présente	44	10	semi flottant
46	21G2	R	4,55	4,55	27,4	dense	moyenne	93	86	présente	41	8	semi flottant
47	22G	R	1,74	1,75	27,4	dense	grande	48	81	présente	57	10	touche le fond
48	23aG1	E	4,8	4,8	32	dense	grande	97	92	absente	49	11	touche le fond
49	23aG2	R	4,8	4,8	4,8	dense	grande	97	79	absente	40,5	10	semi flottant
50	23bG1	E	5,1	5,1	10	dense	moyenne	126	54	présente	46	9	semi flottant
51	23bG2	E	5,1	5,1	47	dense	moyenne	126	61	présente	41	4,5	semi flottant
52	25aF1	R	2,06	18	5	faible	moyenne	61	92,5	présente	33	17,5	semi flottant
53	25bF1	E	2,2	18	42	faible	grande	67,5	90	présente	35	5	semi flottant
54	25bF2	R	2,2	18	5	faible	grande	67,5	87,5	présente	35	8,5	semi flottant
55	18G	R	1,75	50	50	nulle	nulle	86,5	75	présente	82	8	touche le fond
56	3bD	R	2,80	20,8	3,70	moyenne	nulle	87,5	93,5	présente	80	15	semi flottant
57	3cD	E	3,80	22	3,70	moyenne	nulle	98	60	présente	7	7	nichoier artificiel
58	15bD2	E	5	13	100	faible	moyenne	197	82	présente	59	6	semi flottant
59	23cG	R	4,34	4,34	40	faible	grande	103	108	présente	116	16	semi flottant
60	21bG	R	4,4	4,45	25	faible	grande	95,5	72	présente	59	14	semi flottant
61	20bG	R	4,5	8,6	25	faible	grande	75	81	présente	57	15	semi flottant

Tableau 1 : données brutes de 1992 (R = réussite ; E = échec).

	site	résultat de la nidification	dist. du nid/berge (m)	dist. nid/sentier (m)	dist. nid/nid voisin (m)	dist. nid/place de pêche (m)	couverture végétale	visibilité du sentier	niveau d'eau (cm)	diam. ext. du nid (cm)	cuvette	haut. totale du nid (cm)	haut. hors eau (cm)	type de nid
1	-1D	R	2,8	12	44	35	dense	nulle	80	79	présente	50	14	touche le fond
2	5D	E	8,9	10,1	41	11	nulle	grande	147	70	absente	55	50	semi flottant
3	6D	E	4,6	5,9	41	7,8	dense	nulle	149	63	présente	9	9	nichoir artificiel
4	15D	R	2,4	8	14	12	dense	nulle	107	135	absente	53	14	semi flottant
5	12D	R	3,5	11	37	9	dense	nulle	167	87	présente	60	14	semi flottant
6	14D	E	2,1	18	14	21	dense	nulle	98	64	présente	21	21	nichoir artificiel
7	16D	E	2,75	18	26	8	dense	moyenne	135	82	présente	44	24	semi flottant
8	18D	R	2,35	17	31	41	dense	moyenne	86	88	présente	27	27	semi flottant
9	20D	E	2,50	7	31	75	moyenne	nulle	48	86	présente	48	0	touché le fond
10	2aG	R	2,70	5,7	2,7	100	moyenne	nulle	70	60	présente	79	9	touché le fond
11	2bG	E	4,25	8,5	2,7	10,4	moyenne	nulle	80	53	présente	18	3	semi flottant
12	2cG	R	2,70	7,5	5,1	5,3	moyenne	nulle	37	70	présente	42	5	semi flottant
13	6I	R	6,80	7,2	36	100	nulle	nulle	100	98	présente	10	10	nichoir artificiel
14	8I	R	2,85	19	6,2	100	moyenne	nulle	61	80	présente	73	12	touché le fond
15	9I	R	3,90	12	6,2	100	moyenne	nulle	97	95	présente	75	3	semi flottant
16	11aI	R	11,50	13	12	14,5	moyenne	moyenne	98	90	présente	106	8	touché le fond
17	11bI	E	3,10	4,4	12	100	faible	grande	70	80	présente	76	6	touché le fond
18	14I	R	6,10	8,6	31	100	moyenne	grande	112	90	présente	19	10	semi flottant
19	16aI	E	3,10	3,7	40	28	faible	grande	63	90	présente	75	12	touché le fond
20	16bI	E	3,70	4,2	30	100	nulle	grande	82	77	absente	24	12	touché le fond
21	18aH	R	9,50	12,8	8,8	100	faible	grande	101	103	présente	107	6	touché le fond
22	18bI	R	2,90	6,8	4,9	100	nulle	grande	42	90	présente	58	16	touché le fond
23	19H	E	3,50	5,5	3,7	5,5	faible	grande	57	100	présente	65	8	touché le fond
24	20H	R	4,25	8,7	21	100	moyenne	grande	142	100	présente	50	32	semi flottant
25	21G	R	4,9	9,4	16,5	5,1	moyenne	moyenne	107	80	présente	25	13	semi flottant
26	22G	E	3,9	4,9	12	100	dense	grande	80	82	absente	51	20	semi flottant
27	23aG	R	4,4	4,9	4,1	10,25	moyenne	moyenne	121	91	présente	131	10	touché le fond
28	23bG	R	3,6	4,4	1,9	100	faible	grande	107	90	absente	39	13	semi flottant

Tableau II : données brutes de 1991 (R = réussite ; E = échec).