

## DEMOGRAPHIE DU MARTIN-PECHEUR (*ALCEDO ATTHIS*): INCIDENCES CLIMATIQUES SUR LE SUCCES REPRODUCTEUR

Roland LIBOIS

### INTRODUCTION

Une étude des fluctuations d'effectifs nicheurs de Martins-pêcheurs (*Alcedo atthis*) menée en Belgique de 1973 à 1989 nous permettait de mettre en évidence, d'une part l'influence significative des rigueurs hivernales et, d'autre part, celle des conditions climatiques printanières (Libois et Hallet-Libois, 1989). On savait déjà que suite à des hivers très froids, les populations régressent dramatiquement (Morgan & Glue, 1977; Bezzel, 1980; Hallet & Doucet, 1982) mais l'incidence du climat printanier sur la restauration des effectifs n'avait pas été bien illustrée jusqu'alors. A l'époque cependant, nous n'étions pas en mesure de préciser quel aspect du cycle de reproduction de l'oiseau pouvait être sensible à l'influence de ces facteurs climatiques. L'objectif du présent travail est de comprendre dans quelle mesure ces facteurs peuvent moduler la vitesse de récupération d'une population nicheuse.

Dans la littérature, en effet, il n'est pas possible de trouver une étude suffisamment détaillée pour avoir des éléments de réponse à cette question. Si les caractéristiques principales de la reproduction du Martin-pêcheur sont relativement bien connues, les données publiées ne permettent pas une analyse fine des variations.

La taille de la ponte du Martin-pêcheur varie de 3 à 9, voire 10 oeufs pour une moyenne se situant, suivant les auteurs, entre 6,3 et 6,7; le nombre de loin le plus fréquent étant de 7 oeufs (Brown, 1934; Clancey, 1935; Gentz, 1940; Morgan & Glue, 1977; Gurevitch *et al.*, 1978; Guénat *in* Bezzel, 1980). La période de ponte est très étalée: elle couvre au moins cinq mois. En fait, la date de la ponte la plus précoce semble varier en fonction de la latitude (relation avec la longueur de la photopériode): elle est plus hâtive en Suisse (début mars: Bezzel, 1980) ou en Angleterre (mars: Clancey, 1935; Morgan & Glue, 1977) qu'en Scandinavie (08 au 10 avril: Svensson, 1978). Toutefois, à latitude équivalente,

il semble qu'elle puisse être influencée par l'installation plus ou moins rapide du printemps. C'est ainsi qu'en Russie centrale (district de Riazan), les premières pontes sont observées au début de mai seulement (Gurevitch *et al.*, 1978) alors qu'en Estonie, elles apparaissent déjà à la mi-avril (Kumari, 1939). Il en va de même en ce qui concerne le mode de la distribution de fréquence des dates de dépôt du premier oeuf. Les dernières pontes s'observent de la deuxième quinzaine de juillet (Kumari, 1939; Morgan & Glue, 1977; Gurevitch *et al.*, 1978) à la fin du mois d'août (Clancey, 1935; Mertens, 1976; Bezzel, 1980). Gurevitch *et al.* (1978) ont remarqué, d'une année à l'autre, des différences importantes dans la phénologie de la reproduction mais n'apportent aucun élément d'analyse.

Une aussi longue période de ponte s'explique notamment par le fait que les couples entreprennent généralement plusieurs nichées par an: souvent deux, parfois trois, exceptionnellement quatre (Zöller, 1980; Libois-Hallet, 1984; Libois, 1993). En moyenne, le nombre de nichées par couple est voisin de 2 (1,96 en Suède: Svensson, 1978; 1,88 en Bade-Wurtemberg: Bezzel, 1980; 1,75 en Belgique: Hallet-Libois, 1985).

L'intervalle entre les pontes varie de 36 à 109 jours, les intervalles inférieurs à 49 jours correspondant à des nichées chevauchantes. Ces dernières sont toutefois relativement peu fréquentes (Bezzel, 1980) et commencent au plus tôt lorsque les jeunes de la nichée précédente ont atteint un âge de 10-11 jours (Kumari, 1939; Heyn, 1963; Ruthke, 1968; Reinsch, 1970).

Quelques auteurs ont tenté une estimation du succès de la reproduction. Calculé comme le rapport du nombre de jeunes envolés au nombre total d'oeufs pondus, Clancey (1935) le chiffre à 80% mais son échantillon est très faible (10 nichées observées). D'autres évaluations semblent plus

fiables: 62,3% (Morgan & Glue, 1977); 67% (Bezzel & Pölking, 1979); de 50 à 70% suivant les années (Gurevitch *et al.*, 1978). D'autres ont exprimé le succès en nombre annuel de jeunes envolés par couple ou par site. Les valeurs sont variables suivant les années et les études: 5,8 en moyenne en Russie (Gurevitch *et al.*, 1978); entre 5,6 et 10,7 dans le Mecklembourg (Bezzel, 1980); 8,5 dans le Jura (Guénat cité par Bezzel, 1980); de 7 à 12,4 en Belgique (moyenne = 10,85; Hallet-Libois, 1985). Néanmoins, aucune tentative ne fut faite pour comprendre le déterminisme de ces variations, si ce n'est de manière assez intuitive.

### CADRE GEOGRAPHIQUE

Notre zone d'étude comprend la vallée de la Meuse depuis Vireux (Département des Ardennes, F.) jusqu'à Huy (Province de Liège, B.) ainsi que la partie inférieure des principaux affluents du fleuve, Sambre exceptée. Quelques sites localisés sur des affluents de la Sambre ont également été visités régulièrement (Fig. 1). Parmi les cours d'eau étudiés, les plus petits sont de type salmonicole (Déluve, Crupet, Houille, Samson, Ywoigne...), les plus importants appartiennent à la zone à barbeau de type supérieur (Lesse, Viroin) ou inférieur (Meuse). Leurs eaux sont principalement du type calcaire riche (condruzien). Une pollution organique est décelable sur la plupart d'entre eux, et va en empirant (Van Den Bergh & Everbecq, 1992).

Dans la suite du texte, les sites de nidification ont été répartis en trois groupes: ceux de la Meuse, ceux établis à proximité d'étangs et les autres se trouvant sur des rivières d'importance variable.

### METHODES

#### Opérations de terrain

Les sites occupés par les Martins-pêcheurs sont repérés au printemps, généralement à partir de la mi-avril. Ils font ensuite l'objet d'une surveillance qui consiste à compter les oeufs, à baguer les jeunes au nid, à contrôler leur envol et, dans la mesure du possible, à baguer ou contrôler les adultes nicheurs. Le comptage des oeufs s'effectue au moyen d'un tube muni, à son extrémité, d'un petit miroir incliné

à 45° éclairé par une ampoule. Les jeunes sont comptés au moment de l'ouverture du nid qui est pratiquée en vue du baguage. Celui-ci a normalement lieu entre le 8ème et le 15ème jour après l'éclosion. Le bec des jeunes est alors mesuré, ce qui permet une estimation de leur âge à un jour près (Hallet-Libois, 1985). Les éventuels oeufs clairs et les jeunes morts sont retirés. Le sort de la nichée est précisé à l'occasion de visites ultérieures destinées aussi à repérer l'éventualité d'une nouvelle nidification qui est alors suivie de la même manière. Les pontes sont notées  $P_1, P_2, P_3, P_4$  en fonction de leur ordre d'apparition. Les pontes de remplacement sont notées  $R_1, R_2 \dots$  suivant qu'elles succèdent à un échec de la première, deuxième ... nichée. Une troisième ponte qui suit une  $R_1$  est notée  $3R_1$ . Lorsqu'au cours d'une même saison, une femelle présente sur un site est remplacée par une autre, les pontes sont notées  $F_2, 2F_2 \dots$ . Le Tableau 1 donne la ventilation des pontes observées suivant leur numéro d'ordre en fonction des années. Enfin, la recapture, d'une année sur l'autre, d'individus bagués nous a permis d'effectuer des comparaisons en fonction de l'âge des adultes nicheurs.

#### Détermination de la date de la ponte

Les dates de la ponte du premier oeuf et de l'éclosion sont déterminées par observation directe lorsque cela est possible (rare) ou par rétrocalcul à partir de l'âge estimé des pulli. La date de l'éclosion est égale à la date du baguage des jeunes diminuée de leur âge. La date de dépôt du premier oeuf est estimée en retranchant de la date d'éclosion de la durée de la couvaison (19 jours; Heyn, 1963; Bezzel, 1980) et le nombre d'oeufs pondus diminué d'une unité. La couvaison débute en effet généralement lors de la ponte de l'avant dernier oeuf (Heyn, 1963). La précision de ce type de calcul, que nous avons pu vérifier dans 41 cas, est de l'ordre d'un à deux jours.

#### Caractérisation des conditions climatiques.

La station météorologique IRM de Hastière a été retenue comme représentative des conditions climatiques de vallée dans notre zone d'étude. Outre les valeurs des précipitations, les degrés-jours, indice de fraîcheur du climat ont été considérés. Chaque jour

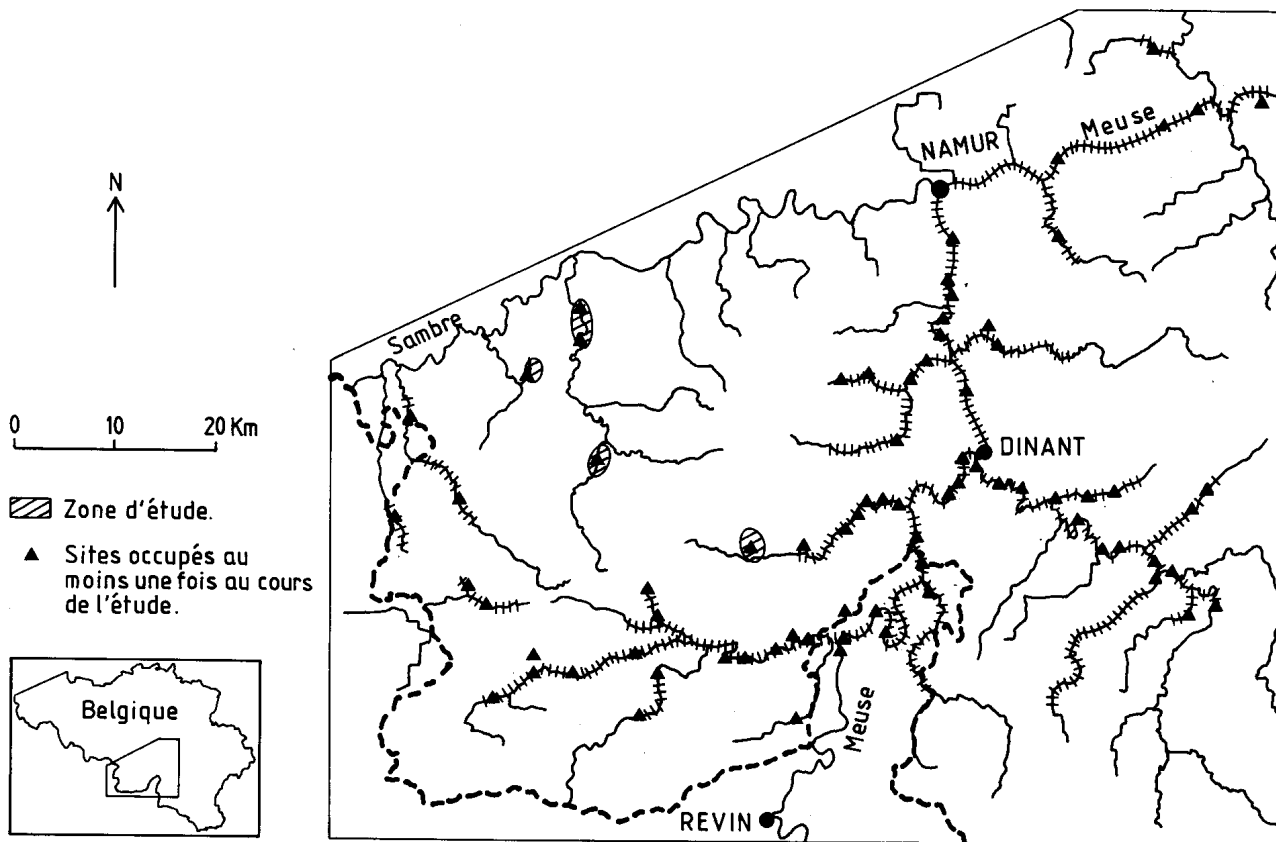


Fig.1. Région d'étude sur la démographie du Martin-pêcheur.

Tableau 1. Ventilation annuelle du nombre de pontes observées (n = 524) en fonction de leur ordre d'apparition.

	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	Totaux
Pontes										
P1	3	16	15	27	37	55	32	46	44	275
R1	-	-	-	-	6	8	9	8	5	36
P2	2	11	11	15	14	26	10	24	21	134
P3	1	6	-	1	3	7	4	6	3	31
3R1	-	-	-	-	3	1	4	4	-	12
R2	-	-	-	-	1	2	1	3	-	7
F2	-	-	-	3	2	2	2	2	1	12
2F2	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
P4+	-	-	-	1	-	4	-	-	-	5
?	4	-	-	-	3	4	-	-	-	11
Totaux	10	33	26	48	69	109	62	93	74	524

N.B. La catégorie P4+ comprend les pontes de remplacement de la troisième nichée.

est caractérisé par une valeur égale à la différence entre 15°C et la température moyenne de la journée, si celle-ci est inférieure à 15°C. La valeur mensuelle est la somme de toutes les valeurs journalières. Elle est d'autant plus élevée qu'il a fait froid au cours du mois.

### Statistiques

Les variables étudiées n'étant ni aléatoires, ni normales, nous avons eu recours à des tests non paramétriques pour traiter nos données (variance: test de Kruskal-Wallis; distributions de fréquence: test de  $\chi^2$  ou de Kolmogorov-Smirnov). Les données relatives à la date du début des pontes ont été considérées de trois manières différentes (variable aléatoire normale, normalisation par transformation logarithmique et variable circulaire (Batschelet, 1981). Les résultats se sont avérés identiques en tous points. Les traitements ont été réalisés à l'aide du logiciel biomeco (Groupe Biométrie, 1988). Etant donné leur petit nombre, les données de 1985 ont été omises dans certains tests.

## RESULTATS

### Phénologie des pontes

La Fig. 2 illustre, par décade, la distribution de fréquence des dates de dépôt du premier oeuf. La nidification commence au cours de la deuxième décade de mars. La date moyenne de dépôt de la P1 est le 19 avril. En fait, elle s'étale du 18 mars au 04 juillet avec un pic couvrant le mois d'avril. La date la plus tardive appelle un commentaire. Elle est le fait d'oiseaux qui, en 1989, se sont installés très tard sur une île de la Meuse, à Givet, où trois autres couples nichaient déjà. Lors de leur capture au nid, les deux parents avaient les tarses brunâtres et muaient: le mâle au niveau de la tête et des couvertures marginales; la femelle au niveau des rectrices et des rémiges primaires (la 10<sup>e</sup> droite ainsi que les 4<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup> gauches étaient en croissance). Pourrait-il s'agir d'individus nés tôt dans la saison? Chez aucun des autres reproducteurs que nous avons manipulés au cours de l'étude, nous n'avons constaté une coloration brune des tarses. Doucet (comm. pers.) a rencontré quelques rares cas de tarsométatarsiens brunâtres à brun chez les nidificateurs mais tard dans la saison. En revanche, l'état

de mue de la femelle indique qu'il doit s'agir d'une adulte (Doucet, 1971) mais est-il inimaginable qu'un oiseau jeune accusant une maturité sexuelle précoce ne puisse entamer précocement une mue des penes?

P2 et R1 débutent tout à la fin d'avril mais le pic des R1 précède celui des P2, et la date moyenne de dépôt des R1 (21 mai) est significativement plus avancée que celle des P2 (7 juin) ( $t = 5,01$ ;  $p < 0,0005$ ; Tableau 2). Les troisièmes pontes, qu'elles soient normales (P3) ou de remplacement (R2 ou 3R1), débutent au cours de la première décade de juin; elles culminent fin juin et s'étalent jusqu'au début d'août, la plus tardive étant observée le 05 août. Les dates moyennes des R2 et 3R1 ne diffèrent pas significativement (respectivement 25 et 27 juin) mais les P3 ont lieu plus tard (6 juillet) ( $t_{47} = 2,42$ ;  $p \cong 0,02$ ) (Tableau 2). Les exceptionnelles quatrièmes pontes se sont étalées du 12 au 30 juillet. L'une d'entre elles, ayant débuté le 13/07, est intervenue alors que les trois nichées précédentes avaient réussi (Libois, 1993).

La date de la première ponte varie fortement en fonction du grand type d'habitat et de l'année, ces deux facteurs interagissant de façon significative ( $F_{243}^{14} = 2,10$ ;  $p \cong 0,025$ ). Les pontes sont, en moyenne, nettement plus précoces (8 jours) sur la Meuse ou au voisinage d'étangs que sur les rivières (Tableau 2). En outre, les variations annuelles de ces dates sont en relation avec le régime thermique du mois de mars. Plus il fait froid en mars, plus les pontes sont tardives: la corrélation est hautement significative ( $r_7 = 0,806$ ;  $p < 0,01$ ) entre les degrés-jours en mars et la date de la première P1 de l'année. Cette constatation vaut également pour chacun des trois grands types d'habitat (Fig. 3). La pente des droites calculées, de même que leur ordonnée à l'origine ne sont pas significativement différentes (test F de comparaison multiple des pentes). Des corrélations significatives apparaissent également entre le régime thermique de mars et la date moyenne des premières pontes pour les nids établis à proximité d'étangs ( $r_6 = 0,727$ ;  $p \cong 0,035$ ) ou sur la Meuse ( $r = 0,912$ ;  $p < 0,01$ ). En revanche, cette corrélation n'est toutefois pas significative pour les rivières.

Une analyse de variance réalisée sur les dates des deuxièmes pontes ne révèle aucune différence significative entre les années ( $F_{119}^8 = 1,31$ , n.s.).

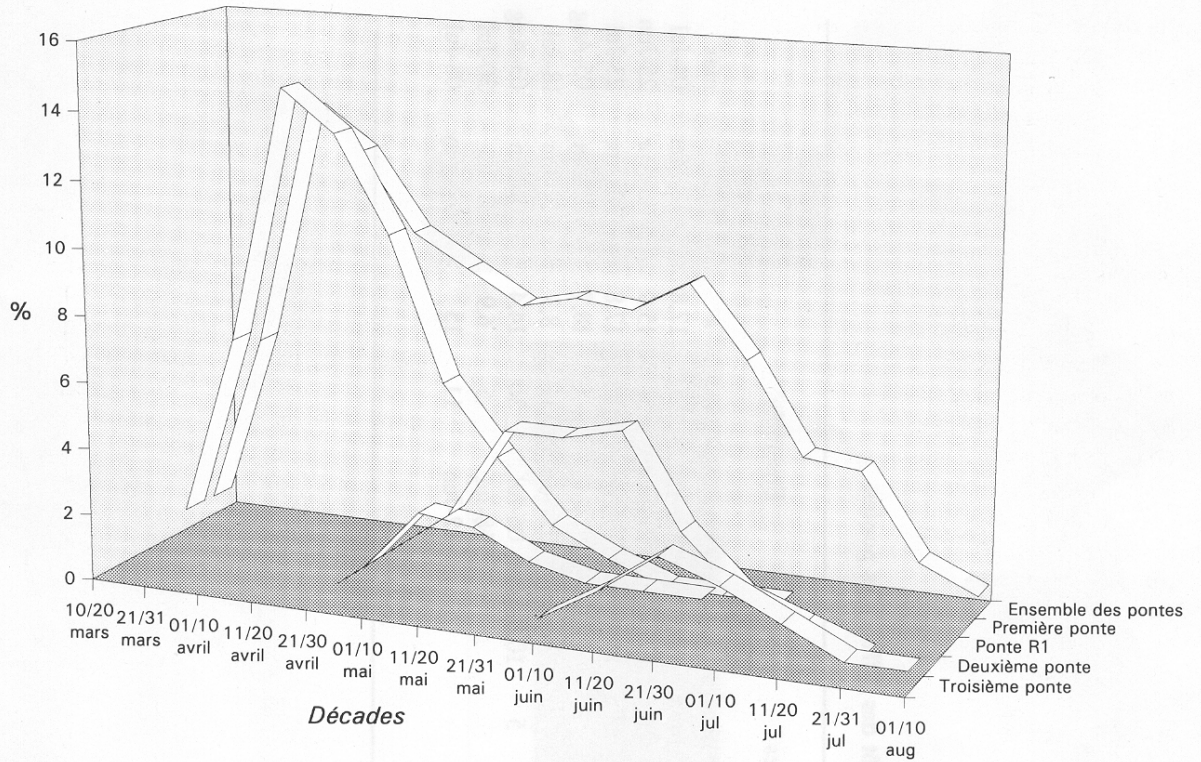


Fig. 2. Distribution de fréquence des pontes en fonction du temps (n tot = 513).

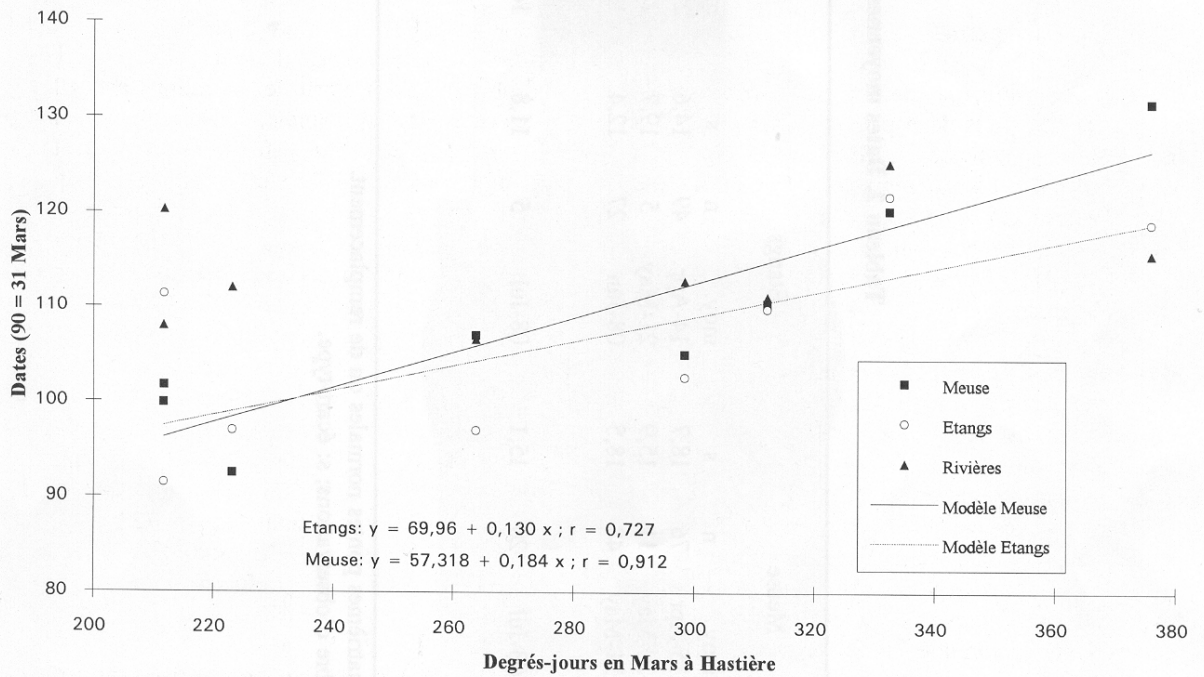


Fig. 3 Relation entre la température en mars et la date moyenne des premières pontes.

Tableau 2. Dates moyennes de dépôt des différentes pontes.

Pontes	Meuse			Etangs			Rivières			Ensemble				
	moy.	n	s	moy.	n	s	moy.	n	s	moy.	n	s	min	max
P1	15-Apr	76	18,7	14-Apr	49	14,6	23-Apr	145	17,4	19-Apr	270	17,8	18-Mar	04-Jul
R1	20-May	11	15,9	21-May	5	19,7	21-May	18	14,6	21-May	34	15,9	30-Apr	25-Jun
P2	31-May	48	18,5	08-Jun	27	12,4	12-Jun	53	17,4	07-Jun	128	17,8	29-Apr	23-Jul
R2										27-Jun	7	18,7	01-Jun	05-Aug
3R1										25-Jun	12	8,3	14-Jun	18-Jul
P3	03-Jul	20	15,1	08-Jul	5	11,8	14-Jul	5	10,8	06-Jul	30	14,4	04-Jun	03-Aug
P4+										18-Jul	5	6,9	12-Jul	30-Jul
F2										12-Jun	11	15	17-May	08-Jul

P4+: quatrièmes pontes normales ou de remplacement.

n: nombre d'observations; s: écart-type.

Par ailleurs, on constate que les couples mosans sont les plus précoces, suivis par ceux établis à proximité d'étangs ( $F^2_{125} = 6,64$ ;  $p < 0,01$ ) (Tableau 2). Pour les R1, en revanche, il n'y a aucune différence entre habitats.

En ce qui concerne les troisièmes pontes (P3), l'analyse de variance ne révèle aucune différence significative entre types d'habitats ( $F^2_{27} = 1,24$ ; n.s.) bien que les couples mosans soient en moyenne plus précoces que ceux installés sur les rivières.

### Intervalle entre nichées.

Le plus faible intervalle observé est de l'ordre de 34 à 35 jours, ce qui signifie que la femelle a recommencé à pondre alors que les jeunes de la nichée précédente étaient âgés de 10 jours. Dans pareil cas, la seconde nichée est établie dans un autre terrier et si les Martins-pêcheurs entreprennent une troisième nichée, ils reviennent fréquemment dans le terrier où ils ont élevé la première. Généralement, les terriers alternants sont proches, creusés dans une berge voisine ou dans la même berge, à quelques dizaines de centimètres l'un de l'autre. Nous avons toutefois observé des couples utilisant des parois distantes de plusieurs centaines de mètres: Couvin (1986): 650 m; Crupet (1992): 1100 m; Mariembourg (1986, 1989, 1990): 850 m; Revogne (1990): 500 m; Treignes (1986): 1000 m; Treignes (1987): 1400 m; Vierves (1988): 800 m. Sans le contrôle des adultes par le baguage, pareils changements de sites pourraient entraîner une surestimation de la population. Il en est de même dans des circonstances particulières telles que celles que nous avons observées en 1989, sur l'île à Heer (Givet). En première nidification, deux couples y occupèrent respectivement le terrier A et le terrier B, à environ 175 m à l'aval de A. La femelle A fut victime d'une prédation (rat ?) alors qu'elle couvait. En deuxième nichée, le mâle A, accouplé à une nouvelle femelle s'appropriera le nid B et le couple B s'établit dans un autre terrier, 100 m à l'aval de B.

En 1991, nous avons observé deux cas de femelles qui, en cours de saison, ont à la fois changé de canton et de partenaire. Après un échec de sa première nichée à Beignée, une femelle est reprise à Montignies-le-Tilleul (5,5 km à l'aval) sur des petits jeunes alors que ce site était précédemment occupé par une autre femelle qui, elle aussi, avait raté sa première nichée. L'autre cas est moins

ordinaire car il y eut chevauchement de nichées à 9 km de distance (16,5 km en suivant les cours d'eau). Il s'agit d'une femelle établie sur la Meuse (Waulsort) qui, ayant mené à bien le début de l'élevage de ses jeunes, laissa ces derniers aux bons soins du mâle pour aller rejoindre un célibataire cantonné sur l'Hermeton, à Soulme. Le 14 mai, elle commençait à y pondre alors que ses premiers jeunes avaient environ 16 jours.

Nous avons étudié les variations de longueur de la période qui sépare le dépôt du premier oeuf des pontes successives d'un même couple lorsque l'élevage des nichées se déroulait normalement. Il s'agit donc des intervalles P1-P2, P2-P3 et R1-3R1 (Tableau 3). Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre années ou types d'habitat. Entre P1 et P2, l'intervalle est significativement plus long qu'entre P2 et P3 ou qu'entre R1 et 3R1 ( $F^2_{152} = 9,98$ ;  $p < 0,001$ ), l'intervalle moyen entre P2 et P3 ne différant pas de celui entre R1 et 3R1 ( $t_{37} = 1,20$ ; n.s.). En fait, les intervalles P1-P2 se scindent en deux catégories: l'une concerne les oiseaux qui n'ont que deux nichées (P2 non suivie), la seconde, ceux qui en ont trois (P2 suivie). Lorsque la P2 est suivie, la longueur de l'intervalle P1-P2 est identique à celle de l'intervalle P2-P3 ou R1-3R1 (43 jours en moyenne, cfr Tableau III). En revanche, lorsque P2 n'est pas suivie, l'intervalle P1-P2 est beaucoup plus long (56 jours en moyenne) et cela quel que soit l'habitat considéré ( $F^4_{149} = 11,735$ ;  $p < 0,001$ ).

La proportion de P2 chevauchant la P1 est d'ailleurs bien plus importante lorsque la P2 est suivie que lorsqu'elle ne l'est pas ( $\chi^2_1 = 36,98$ ;  $p < 0,001$ ). La proportion de troisièmes nichées chevauchant la deuxième est remarquablement plus élevée que celle de deuxièmes chevauchant la première ( $\chi^2_1 = 19,77$ ;  $p < 0,001$ ). Toutefois, si l'on ne prend pas en considération les P2 non suivies, ces proportions sont rigoureusement identiques ( $\chi^2_1 = 0,003$ ).

Le Tableau 3 reprend également quelques caractéristiques des intervalles relatifs aux pontes de remplacement et aux secondes femelles. Il n'est pas surprenant de constater que l'intervalle moyen entre une ponte et sa ponte de remplacement est nettement plus court que l'intervalle entre deux pontes "normales". Les Martins-pêcheurs peuvent en effet se remettre à pondre très rapidement après la perte

Tableau 3. Caractéristiques des intervalles entre pontes.

		m	s	min	max	n	n<49j.
P1-P2	pas de P3	56,53	18,5	37	114	86	21
	avec P3	43,13	5,81	35	62	31	27
	Total	52,98	13,36	35	114	117	48
P2-P3		42,53	5,98	34	59	30	26
R1-3R1		45,4	6,55	36	55	10	6
P1-R1		41,19	16,03	12	79	30	
P2-R2 et P3-R3		32,3	8,6	15	42	10	
entre femelles		58,56	12,74	43	82	9	

Tableau 4. Distribution de fréquence, par milieu, du nombre de couples en fonction du nombre annuel de nidifications.

	Nombre de pontes (y compris pontes de remplacement)			
	1	2	3	4
Meuse	19	29	28	4
Etangs	15	27	7	-
Rivières	70	63	10	1
Totaux	104	119	45	5

de leur couvée ou de leur nichée, soit 2 jours après la perte d'une ponte de 7 oeufs (Ruthke, 1968), 4 jours après celle d'une nichée selon nos observations.

#### Non synchronisation des pontes.

Nous avons comparé quatre sous-bassins où nous disposions d'effectifs nicheurs suffisants: le Viroin (+ Eau Blanche, Eau Noire et affluents), l'Hermeton, la Lesse et ses affluents, enfin la Meuse *sensu stricto*. L'intervalle séparant les dates extrêmes des P1 varie, suivant les années, de 7 à 83 jours sur le Viroin, de 2 à 59 jours sur l'Hermeton,

de 13 à 50 jours en Lesse et de 11 à 66 jours en Meuse. Il est donc exceptionnel que tous les couples installés sur le même sous bassin hydrographique entament la nidification au même moment.

#### Nombre de nichées.

Le Tableau 4 montre la distribution, par grand type de milieu, du nombre de couples en fonction du nombre de pontes successives observées annuellement. Les sites de la Meuse sont beaucoup plus fréquemment le siège de troisièmes nidifications que les autres et les couples installés sur les affluents s'avèrent nettement moins productifs. La valeur du



$\chi^2_4$  calculée sur ce tableau en regroupant les effectifs des sites à 3 et 4 nichées s'élève à 41,63 ( $p < 0,0005$ ). Tous milieux confondus, il n'apparaît aucune différence significative entre années ( $\chi^2_{14} = 21,95$ ; N.S.). Nous avons cependant remarqué qu'en 1987 et en 1988, une seule troisième nidification a été entreprise. Notons aussi que les sites où 4 nidifications successives ont été observées se trouvent tous en Meuse, à l'exception d'un seul.

Nous avons mis en évidence une corrélation multiple significative entre pluviosité et température en mai, d'une part, et la proportion des couples installés en Meuse qui entreprennent une troisième nidification, d'autre part ( $r = 0,890$ ;  $F^2_5 = 9,51$ ;  $p < 0,025$ ; Fig. 4). Ceux-ci sont d'autant moins nombreux que mai est pluvieux et froid. Mai précède le dépôt des troisièmes pontes et correspond à la période d'élevage des deuxièmes nichées les plus hâtives. Notons aussi que plus les couples sont précoces, plus la probabilité qu'ils entreprennent plusieurs nichées est élevée.

L'âge des femelles n'influence pas le nombre de nidifications (Tableau 5;  $\chi^2_2 = 1,19$ , n.s.). En revanche, les mâles âgés ( $\geq 2$  ans) entreprennent plus fréquemment plusieurs nidifications la même année que les mâles d'un an au plus (Tableau 5;  $\chi^2_2 = 12,16$ ;  $p = 0,005$ ). Il s'avère aussi que les mâles de plus d'un an sont en moyenne plus précoces de 9 jours que les plus jeunes ( $t_{70} = 2,36$ ;  $p = 0,02$ ) alors qu'aucune différence n'est constatée pour les femelles. Trois des cinq mâles impliqués dans 4 nidifications successives sont âgés de 2 ans ou plus; l'âge des deux autres est inconnu.

#### Taille de la ponte.

La Fig. 5 représente la distribution de fréquence du nombre d'œufs pondus en fonction du rang de la ponte. La première ponte forme une catégorie à elle seule ( $n = 204$ ), la deuxième catégorie est constituée de  $P_2$  ( $n = 95$ ) et de  $R_1$  ( $n = 30$ ), la troisième, de  $P_3$  ( $n = 20$ ),  $R_2$  ( $n = 7$ ), et  $3R_1$  ( $n = 10$ ). Les pontes

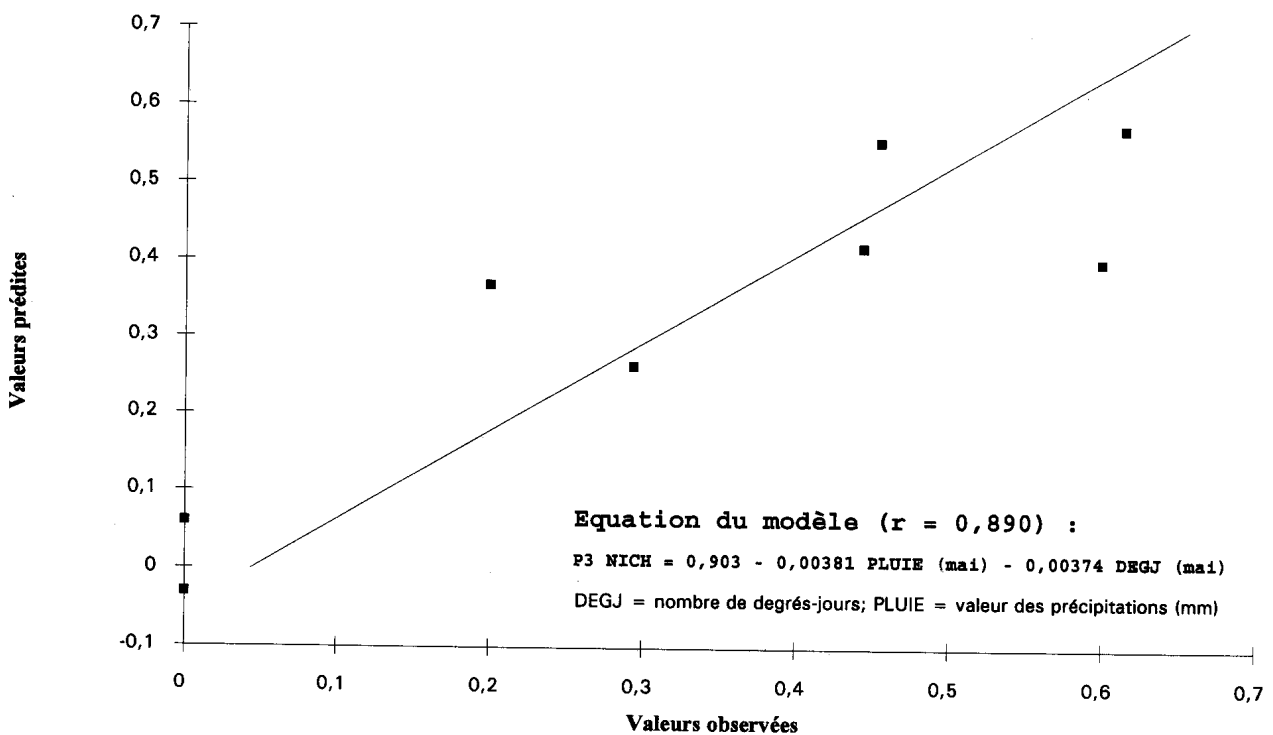


Fig. 4. Corrélation entre les valeurs prédites par le modèle et les valeurs observées de la proportion des couples mosans effectuant une troisième nichée (P3 NICH).

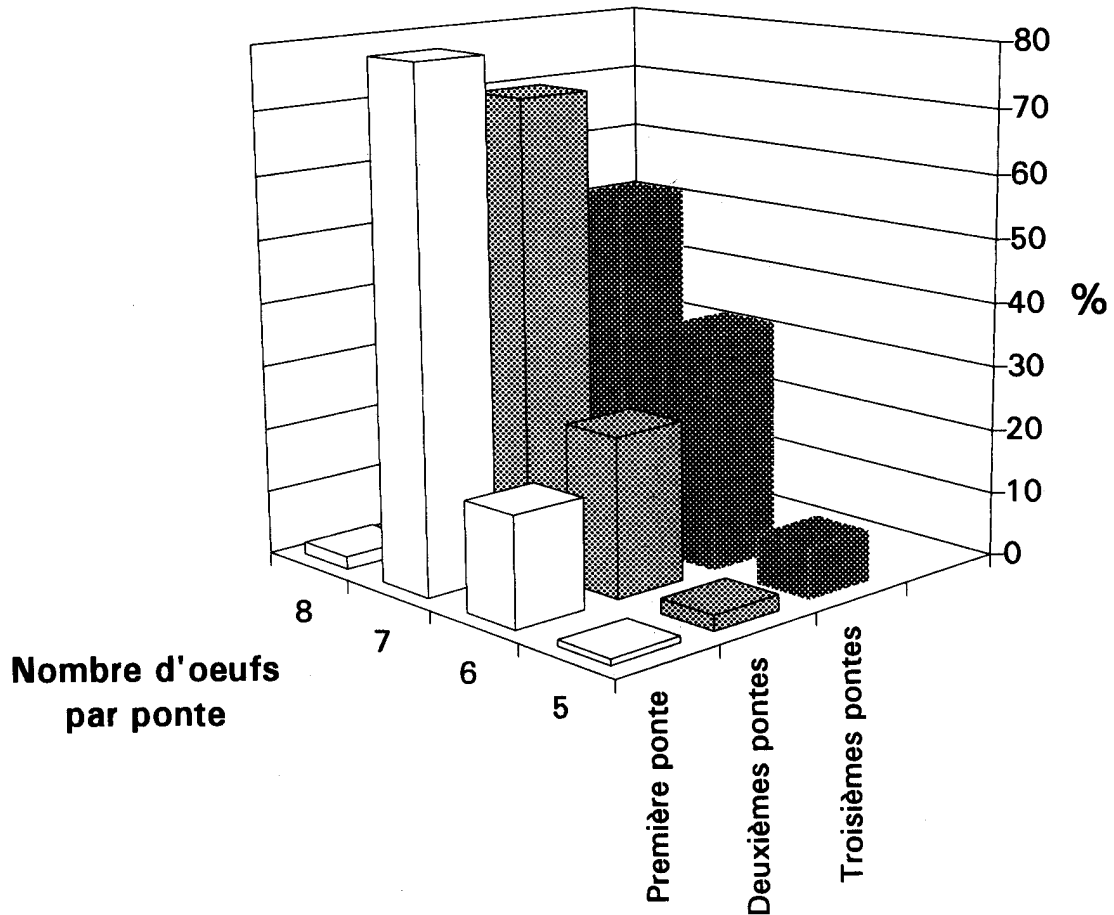


Fig. 5. Distribution du nombre d'oeufs par couvée en fonction de l'ordre de la ponte (n = 367).

Tableau 5. Influence de l'âge des oiseaux sur le nombre de nidifications.

	Nombre de nichées			
	1	2	3	4
<b>A. Les Femelles</b>				
Oiseaux de				
1 an	9	12	3	-
2 ans et plus	12	17	8	1
<b>B. Les Mâles</b>				
Oiseaux de				
1 an	16	10	2	-
2 ans et plus	9	22	11	3

dues à une seconde femelle apparaissant sur le site ont été exclues car les antécédents de ces femelles ne sont pas connus. La proportion de pontes ne comprenant que 5 ou 6 oeufs est significativement plus élevée en troisième nidification qu'en première ou deuxième (tests de Kruskal-Wallis et de  $\chi^2$  significatifs pour  $p < 0,001$ ). En dehors de cette différence, nous n'avons détecté aucune variation significative du nombre d'oeufs pondus, tant en fonction de l'année que du type de milieu ou de l'âge de la femelle. Notons cependant que les pontes à 8 oeufs étaient toujours des premières pontes. La taille de la ponte du Martin-pêcheur est donc remarquablement constante, se situant entre 5 et 8 oeufs avec un mode important à 7. La moyenne calculée sur l'ensemble des pontes est de  $6,749 \pm 0,543$  ( $n = 391$ ).

### Taille des nichées.

*Peu après l'éclosion (Fig. 6).*

Aucune variation dans les distributions de fréquence de la taille des nichées à l'éclosion n'a pu être mise en évidence en fonction de l'âge des femelles (1 an comparé aux plus âgées), de l'année, du rang de la ponte ou du grand type de milieu, quel que soit le test utilisé ( $\chi^2$ , Kruskal-Wallis, Kolmogorov-Smirnov), (Fig. 6). Aucune différence significative n'a pu être décelée quant à la fréquence des pertes totales de nichée au stade couvain en fonction des mêmes facteurs. La moyenne générale est de  $5,494 \pm 1,959$  ( $n = 475$ ) jeunes éclos par nichée; elle est de  $6,014 \pm 1,04$  ( $n = 434$ ) si l'on exclut les pertes totales de pontes.

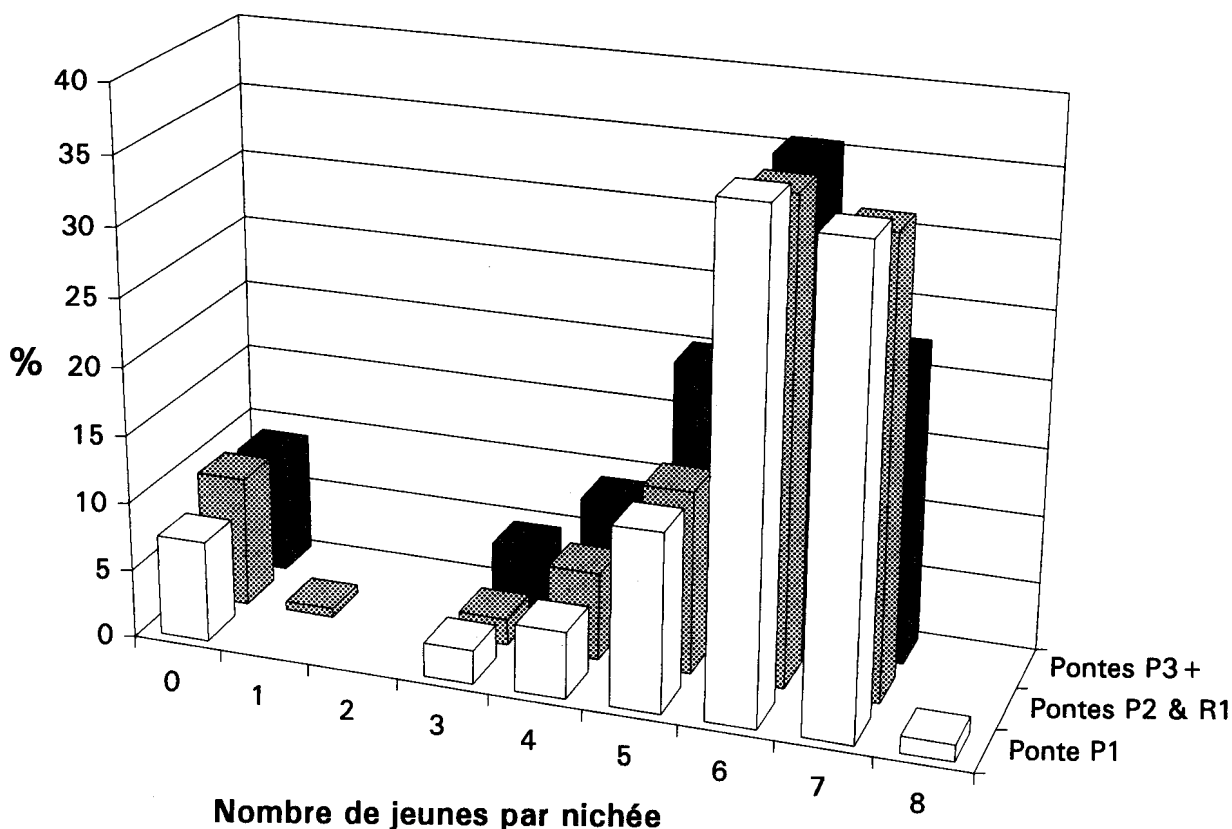


Fig. 6. Distribution de fréquence du nombre de jeunes éclos en fonction de l'ordre de la ponte ( $n = 447$ )

### A l'envol.

Type de milieu, ordre de la ponte, ou âge du mâle ou de la femelle n'ont apparemment aucune influence sur la distribution de fréquence de la taille des nichées à l'envol, pas plus que sur la proportion des échecs (Fig. 7). Cependant, l'analyse non paramétrique de la variance réalisée sur l'ensemble des données montre une différence significative entre années ( $\chi^2_8 = 25,23$ ;  $p = 0,001$ ). C'est la conséquence d'une mauvaise production de jeunes à l'envol en 1989 et en 1991 (Fig. 8) car lorsque les données relatives à ces deux années sont retranchées, le test de Kruskal-Wallis n'est plus significatif ( $\chi^2_6 = 10,24$ ;  $p \approx 0,11$ ). Cette différence vient essentiellement des résultats relatifs aux premières nichées: la proportion d'échecs en première nichée varie significativement d'une année

sur l'autre ( $\chi^2_7 = 25,41$ ;  $p \approx 0,001$ ) ce qui n'est pas le cas pour les pontes ultérieures ( $\chi^2_7 = 4,98$ ; n.s.). Sur l'ensemble des nichées observées ( $n = 516$ ), le nombre moyen de jeunes produits à l'envol est de  $4,579 \pm 2,670$ , ce qui représente un succès global, par rapport aux oeufs pondus de 67,8%. Sans tenir compte des pertes totales, il s'élève à  $5,908 \pm 1,17$  ( $n = 400$ ).

Un autre moyen d'aborder l'étude du succès de la nidification est de calculer le nombre jeunes produits par adulte et cela pour chaque canton de nidification. Exprimée de cette manière, la production s'avère fortement dépendante du type de milieu et de l'année (test de Kruskal-Wallis:  $\chi^2_2 = 14,20$ ;  $p = 0,0008$  pour l'habitat et  $\chi^2_7 = 15,78$ ;  $p \approx 0,03$  pour les années, 1985 exclue). La production des adultes

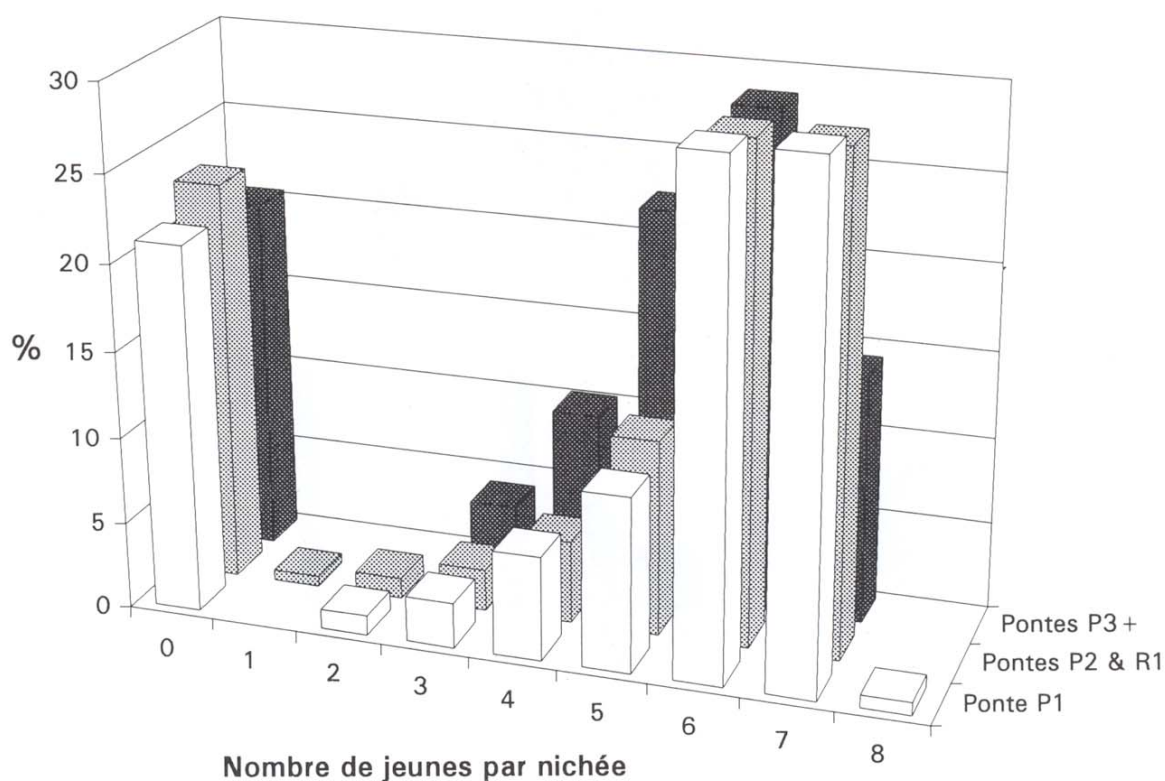


Fig. 7. Distribution de fréquence du nombre de jeunes à l'envol en fonction de l'ordre de la ponte ( $n = 487$ ).

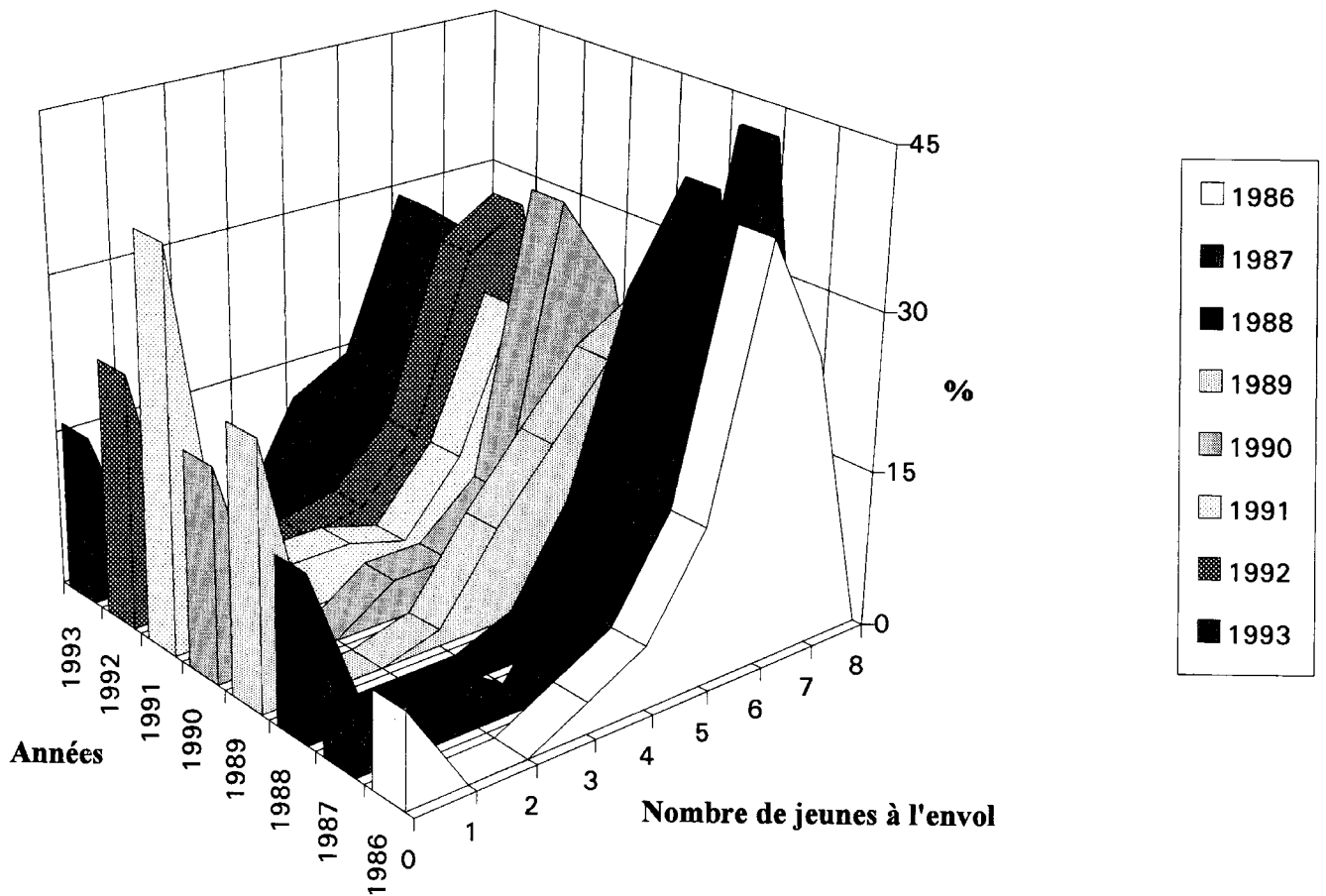


Fig. 8. Distribution de fréquence des jeunes à l'envol en fonction des années.

installés sur la Meuse est la plus importante et il se confirme que les années 1989 et 1991 furent mauvaises partout (Fig. 9). Les années 1989 à 1991 se caractérisent par un mois de mars plutôt chaud, ce qui incita les oiseaux à s'installer assez tôt. Cependant, en 1989, avril connut des pluies très importantes (240% de la normale) et juin fut relativement froid (1,57 fois plus que la normale). En 1990, avril et juin furent normaux, tant pour la pluie que pour les températures. Mai fut sec. En revanche, mai et juin 1991 furent particulièrement froids: la valeur des degrés-jours s'éleva respectivement à 145 et 222% de la valeur de référence (Normale) et avril

compta 13 jours de gelée, avec un minimum de  $-5^{\circ}\text{C}$  sous abri le 21/04. Ces conditions printanières particulières ont, selon toute apparence, entraîné la perte d'assez nombreuses premières nichées.

Les échecs.

Des 516 nichées observées, 116 ont échoué: 46 pendant la couvaison, 64 pendant l'élevage des jeunes et 6 à un moment qui n'a pas pu être déterminé. Le taux de réussite global est donc de 76,52%. Le Tableau 6 détaille les causes certaines ou probables de ces échecs. Parmi les motifs

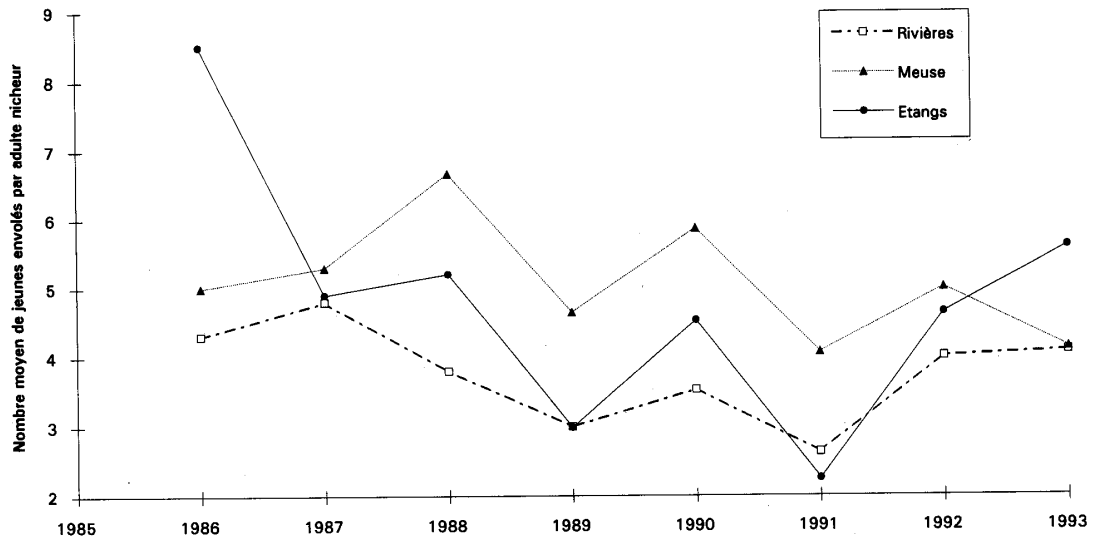


Fig. 9. Evolution du succès reproducteur annuel.

Tableau 6. Echecs de la nidification.

	?	Période	
		Couvaison	Elevage
<b>1. Causes établies</b>			
Destruction volontaire	1		1
Travaux		2	1
Dérangements		2	1
Accident de baguage			2
Prédation		7	5
Inondation		2	1
Eboulement	1	1	1
<b>2. Causes probables</b>			
Dérangement		2	6
Accident de baguage			1
Prédation			1
Inondation, fortes pluies		2	3
Gelées nocturnes tardives	2	8	24
Nuit froide (juillet-août)		1	3
Bigamie		4	3
Disparition d'un parent		1	2
<b>3. Causes inconnues</b>			
	2	13	10
<b>Totaux</b>	<b>6</b>	<b>46</b>	<b>64</b>

d'échecs qui ont pu être établis avec certitude, la prédation est de loin le principal (12 cas sur 28) mais les facteurs anthropiques ne sont pas négligeables (10 cas). Parmi les motifs supposés, les conditions météorologiques semblent pouvoir expliquer près de 40% des pertes (34 cas sur 88). Il arrive en effet, suite à un épisode de gelée nocturne, de retrouver morts au nid des jeunes éclos depuis quelques jours seulement. En 1989, 6 pertes de P1 sur les 10 observées et en 1991, 10 sur 14 sont vraisemblablement la conséquence de nuits trop froides qui, dans la région, ne sont pas rares jusqu'à la mi-mai (-1,4 le 15/05/89 et -3°C le 18/05/91). Le taux global d'échecs subi en première nidification par les couples qui commencent à pondre en mars est d'ailleurs significativement supérieur à celui des couples plus tardifs ( $\chi^2_1 = 4,55$ ;  $p < 0,05$ ).

#### DISCUSSION

Nos résultats concordent globalement avec les données publiées, tant en ce qui concerne le succès global de la nidification que la phénologie des pontes ou leur nombre (voir introduction). Mais la durée de l'étude et le grand nombre d'observations leur confèrent une grande précision et permettent une analyse fine de la variabilité des caractères de la reproduction. Nous rappelons ci-après les faits principaux qui s'en dégagent et les discutons en termes de stratégie adaptative.

1. Les oiseaux établis sur la Meuse ou à proximité d'étangs sont plus précoces que sur les rivières.
2. Le début des premières pontes est modulé par les conditions thermiques du mois de mars.
3. Sur un même bassin ou sous-bassin hydrographique, les pontes ne sont pas synchronisées.
4. La proportion de couples mosans entreprenant plus de deux nichées est corrélée aux conditions pluviométriques de mai.
5. L'intervalle entre nichées successives est plus court quand il y a trois pontes que lorsqu'il n'y en a que deux. Dans le cas de trois nidifications successives, il est rare que les nichées ne se chevauchent pas.
6. Les couples établis en Meuse entreprennent plus souvent une troisième nidification.
7. Les mâles d'un an tentent moins fréquemment que les plus âgés une seconde ou une troisième nidification. Leur nichée démarre un peu plus tardivement.
8. Bien que plus faible en troisième ponte, la production d'oeufs est remarquablement constante, de même que le taux d'éclosion.

Nous avons remarqué l'absence de synchronisation entre les couples s'installant sur un même bassin. Si le contraire était la règle, tous les couples seraient soumis aux mêmes aléas météorologiques au même moment du cycle reproductif. En cas de crue, toutes les nichées en cours risqueraient la destruction. Lors d'un coup de froid à un moment critique de l'élevage, tous les jeunes seraient perdus... Nous avons en effet vu que les gelées tardives pouvaient être une cause d'échec importante. Par rapport à des événements aussi peu prévisibles, l'absence de synchronisation a donc valeur de stratégie adaptative.

Comme chez la plupart des oiseaux des régions tempérées, la reproduction du Martin-pêcheur répond à un cycle annuel entraîné par les variations de la longueur du jour. Le facteur ultime déclenchant effectivement le début des pontes paraît cependant être d'ordre climatique: la température clémente.

Les couples établis au bord de la Meuse sont de loin les plus productifs. Ce n'est pas la conséquence d'une meilleure réussite de leurs nichées mais celle du fait qu'ils élèvent, beaucoup plus systématiquement qu'ailleurs, une troisième nichée. Ces couples sont les plus précoces. Il en va de même pour les couples établis au voisinage d'étangs. Les conditions d'installation y sont probablement meilleures. En effet, contrairement aux rivières qui connaissent de fréquentes crues printanières, les étangs demeurent pratiquement à niveau constant et la Meuse aussi, puisqu'elle est régularisée par de nombreux barrages. Les sites de reproduction y sont donc accessibles en toute sécurité plus tôt que sur les rivières et les conditions d'alimentation y sont plus stables. Sur les sites mosans, les nichées se succèdent également à un rythme plus rapide. C'est là, en effet, que les nichées chevauchantes sont les plus fréquentes. Cette stratégie implique nécessairement qu'un des deux adultes subviennent seul aux besoins alimentaires des jeunes, libérant ainsi son partenaire pour la couvaison de la nichée suivante. Cela n'est possible que dans d'excellentes conditions trophiques: la nourriture doit être abondante et accessible facilement, faute de quoi les oiseaux

dépensent trop de temps ou d'énergie en recherche et en transport. En effet, compte tenu du fait qu'un adulte requiert chaque jour pour son propre compte environ 20 poissons pesant en moyenne 1,1 g et que les jeunes consomment chacun en moyenne 7 poissons de 3 g (Hallet-Libois, 1985), un adulte qui nourrit seul doit pêcher en moyenne 70 poissons par jour. En juin, la durée de l'éclairement correspondant à la période active du Martin-pêcheur (Hallet-Libois, *op. cit.*) est d'environ 16 heures. Le Martin-pêcheur doit donc capturer un poisson toutes les 14 minutes et en transporter un au nid toutes les 20 minutes. Il ne peut y arriver que si les conditions de pêche sont favorables.

La relation que nous avons mise en évidence entre la proportion de couples entreprenant une troisième nichée et les conditions pluviométriques de mai peut également s'expliquer par rapport à des impératifs énergétiques et alimentaires. En effet, la pluie, en ridant la surface de l'eau et en gonflant les débits rend les poissons nettement moins accessibles et oblige les deux partenaires à pêcher pour arriver à nourrir leur progéniture. Le froid printanier a, pour les oiseaux, la même conséquence en ce qu'il retarde l'apparition d'une grande quantité d'alevins. La reproduction des poissons cyprinidés, proies principales du Martin-pêcheur sur la Meuse, de même que l'incubation et la croissance des alevins sont en effet largement tributaires de la température de l'eau (Philippart et Vranken, 1983).

L'intérêt du chevauchement de nichées peut se comprendre comme suit: lorsque les jeunes ont atteint l'âge de 10 jours, leurs besoins énergétiques augmentent considérablement. Un des moyens mis en oeuvre par les adultes pour les couvrir est précisément d'augmenter la durée de leur phase d'activité (Hallet-Libois, *op. cit.*). Du 01/08 au 01/09, le jour se raccourcit de 1 h 45 min. En fin de saison, il est donc important pour l'oiseau d'avoir gagné ne fut-ce que quinze jours: cela lui permet de disposer pour nourrir les derniers jeunes d'une durée d'éclairement significativement plus longue et donc d'augmenter les chances de succès de la nichée.

Une nouvelle ponte n'est jamais déposée avant que les jeunes de la nichée précédente n'aient atteint l'âge de 10-11 jours. Jusqu'à l'âge de 8 jours environ, les pulli doivent en effet être régulièrement réchauffés par un des parents puisqu'ils n'ont pas encore acquis une régulation thermique autonome

(Hamas, 1981). Pendant cette période de l'élevage, la présence de deux adultes est indispensable: l'un séjourne au nid pendant que l'autre pêche.

Nous avons enfin constaté que les mâles plus âgés commencent à nicher légèrement plus tôt que les mâles d'un an et qu'ils entreprennent, sur une même saison, plus de nichées que leurs cadets. Pour expliquer ce fait, il est tentant d'invoquer leur plus grande expérience, leur meilleure connaissance des ressources de leur domaine vital. Mais alors pourquoi, chez les femelles, n'observerait-on aucune influence de l'âge? Serait-ce principalement l'expérience du mâle, notamment au niveau de la pêche qui interviendrait? La contribution du mâle au nourrissage des jeunes est essentielle, notamment dans le cas de nichées chevauchantes. Il est possible aussi que son habileté intervienne à un autre moment du cycle de reproduction, à savoir préalablement à la ponte, lorsqu'il ravitaille la femelle en lui offrant régulièrement des poissons.

## CONCLUSIONS

Tous les caractères du cycle de reproduction du Martin-pêcheur ne présentent pas la même variabilité. Taille de la ponte et taux d'éclosion sont remarquablement constants d'un milieu à l'autre ou d'une année à l'autre. La production globale de jeunes dépend donc essentiellement du nombre de nichées par saison et de leur taux d'échec. C'est à ce niveau que l'influence des facteurs climatiques doit être recherchée. Une esquisse résumée est donnée à la Fig. 10.

Lorsqu'en mars la température est clémente, les oiseaux sont incités à pondre plus tôt, ce qui permet aux couples installés d'élever plus de nichées puisqu'ils disposent de plus de temps avant le retour de l'automne. Nicher précocement comporte cependant des risques car les épisodes de gelée ne sont pas rares au début du printemps et les oisillons sont très sensibles au froid. Il est donc hautement avantageux, au niveau de la population, que tous les couples ne nichent pas de manière synchrone.

Le climat exerce également une influence majeure sur la disponibilité et l'accessibilité de la nourriture. En effet, un printemps chaud sera plus favorable à une fraie plus précoce de la majeure partie des poissons-proies et la croissance des alevins est plus rapide en eaux plus chaudes. Par



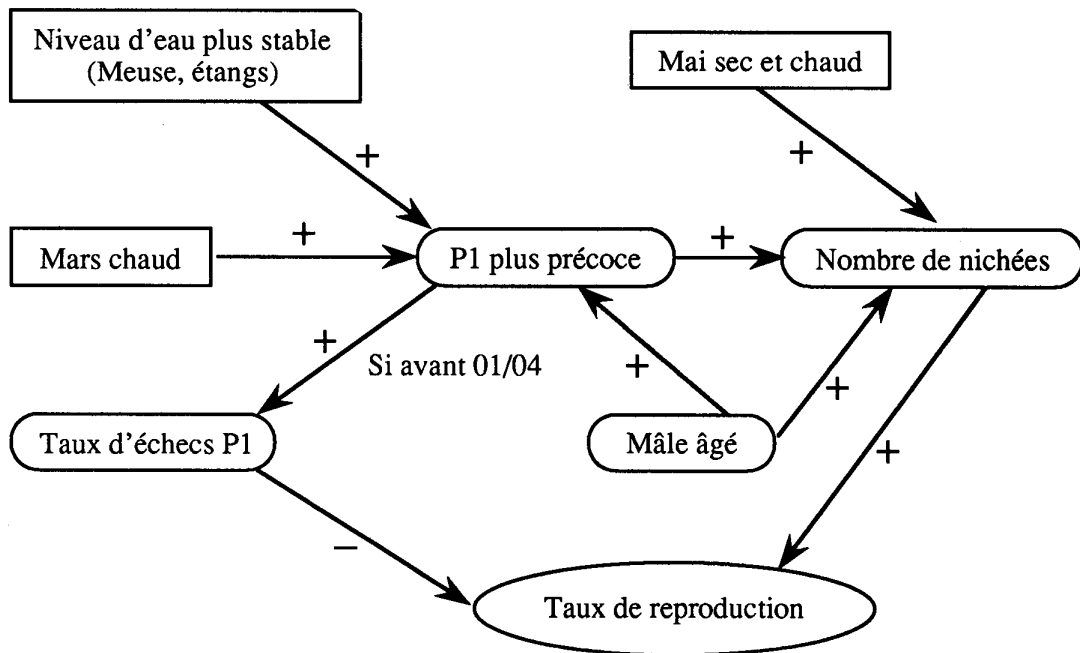


Fig. 10. Représentation schématique de l'influence des facteurs climatiques sur le taux de reproduction (nombre de jeunes produits par adulte).

ailleurs, des pluies trop importantes augmentent les niveaux et la turbidité de l'eau, et rendent ainsi la recherche de nourriture beaucoup plus malaisée. L'influence positive de la stabilité des niveaux d'eau de la Meuse et des étangs est une confirmation de l'importance de ce facteur. Lorsque la nourriture est abondante et facilement accessible, l'élevage des jeunes, une fois qu'ils ont une dizaine de jours, peut être réalisé par un adulte seulement, l'autre pouvant se libérer pour entamer une nouvelle nidification. Ces chevauchements de nichées sont plus fréquents sur la Meuse où les disponibilités alimentaires sont quasiment illimitées et lorsque le mâle concerné est inexpérimenté.

#### REMERCIEMENTS

Sans les autorisations de baguage qui m'ont été accordées à l'intervention de l'I.R.Sc.N.B. (Bruxelles) et du C.R.B.P.O. (Muséum - Paris), tout ce travail n'eût pas été possible. Je remercie également le Fonds de la Recherche Fondamentale et Collective pour son appréciable aide financière (convention n°2.4547.89) ainsi que Mr. E. de Moffarts, Ernest et André, de la Société des Grottes de Han-sur-Lesse pour les facilités qu'ils m'ont accordées.

Pour m'avoir accompagné sur le terrain ou

signalé des sites, je tiens à remercier Th. Dewitte, G. Hallet-Van Roost, M. Lambert, P. Loly, S. Sorbi ainsi que les étudiants en zoologie de Liège dont je supervisais les exercices pratiques. Je dois à Jean Doucet une bonne connaissance préalable de l'espèce, le repérage de nombreux sites ainsi que la maîtrise des techniques, parfois délicates, d'ouverture et de remise en état des nids. Qu'il trouve ici l'expression de ma plus sincère gratitude.

Je dois également à mes enfants et à mon épouse, pour les nombreux week-ends, congés et soirées qu'ils ont dû sacrifier un merci tout spécial. Sans leur patience, leur compréhension et leur soutien actif, y compris sur le terrain, ce travail n'aurait pu être mené à bien.

Enfin, Jean Doucet et le Dr. Roger Prodon (Banyuls/Mer) ont accepté de relire et de critiquer les premières versions de ce texte. Leurs remarques pertinentes m'ont été d'une très grande utilité.

#### RESUME

Suite à un hiver rude, on sait que les populations de Martin-pêcheur régressent dramatiquement. La rapidité de la restauration des effectifs dépend entre autres des conditions climatiques régnant pendant la saison de reproduction. Pour tenter de connaître quel aspect précis du cycle de reproduction de l'oiseau était sensible à ces facteurs, nous avons suivi, de 1985 à 1993, le déroulement de plus de 500 nichées. Notre zone d'étude comprend la Meuse depuis Vireux (F, 08) jusqu'à Huy (B, Liège) ainsi que la partie inférieure de ses principaux affluents. Les sites de nidification sont repérés au printemps et surveillés jusqu'à fin août. La date de la ponte du premier oeuf est déterminée, les oeufs comptés, les jeunes bagués au nid et, dans la mesure du possible, les adultes sont contrôlés.

Nos conclusions principales sont les suivantes:

1. Le début des premières pontes est modulé par le régime thermique de mars.
2. Sur un même bassin hydrographique, les pontes ne sont pas synchronisées.
3. La production d'oeufs et le taux d'éclosion sont constants d'une année sur l'autre, d'une ponte à l'autre et d'un grand type de milieu à l'autre (rivières, fleuve, étangs).
4. La production de jeunes à l'envol dépend du nombre de nidifications successives réalisées par les différents couples.
5. Pour un couple, la probabilité d'entreprendre une troisième nichée dépend notamment de la précocité de

sa première ponte, de l'âge du mâle, de la qualité du milieu et des conditions pluviométriques de mai.

L'ensemble de ces résultats est discuté en termes de stratégie adaptative.

#### BIBLIOGRAPHIE

- Batschelet, E. 1981. Circular statistics in biology. Academic Press, New-York, 371 pp.
- Bezzel, E. 1980. Gattung *Alcedo* L., 1758. In: Glutz von Blotzheim, U.N. et K.M. Bauer, Handbuch der Vögel Mittel-europas, Band 9: Piciformes-Columbiformes. Akad. Verslagsgesellschaft, Wiesbaden, pp. 735-774.
- Bezzel, E. et Pölking, F. 1979. Kleinod Eisvogel. Welt der Tiere, 6(2): 1-31.
- Brown, R.L. 1934. Breeding Habits and numbers of kingfishers in Renfrewshire. Brit. Birds, 27: 256-258.
- Clancey, P. 1935. On the habits of kingfishers. Brit. Birds, 28: 295-301.
- Doucet, J. 1971. Contribution à l'étude de la mue des rémiges et des rectrices chez le martin-pêcheur d'Europe. Gerfaut, 61: 14-42.
- Gentz, K. 1940. Ein Beitrag zur Fortpflanzung biologie des Eisvogels. Mitt. Ver. sächs. Orn., 6: 89-108.
- Groupe biométrie 1988. Logiciel Biomeco. CEPE, route de Mende, Montpellier.
- Gurevitch, I.D., Numerov, A.D., Allenova, L.S., Kryukova, O.V. et Lyssenko, I.P. 1978. Quelques données sur l'écologie et la productivité du martin-pêcheur. Proc. Oka State Reserve, 17: 207-216 (en russe).
- Hallet-Libois, C. 1985. Modulations de la stratégie alimentaire chez le martin-pêcheur (*Alcedo atthis*). Cahiers Ethol. appl., 5(4): 1-206.
- Hallet, C. et Doucet, J. 1982. Le martin-pêcheur (*Alcedo atthis*) en Wallonie: statut des populations et mesures de protection. Aves, 9: 1-12.
- Hamas, M.J. 1981. Thermoregulatory development in the belted kingfisher. Comp. Biochem. A, 69: 149-152.
- Heyn, D. 1963. Über die Brutbiologie des Eisvogels. Falke, 10: 153-158.
- I.R.M. (s.d.). Bulletins mensuels des observations climatologiques, années 1985 à 1993.
- Kumari, E. 1939. Zur Nistökologie des Eisvogels, *Alcedo atthis ispida* L., am Ahaja-Fluß. Loodusuuriate Seltsi Aruanded, 45: 1-96.

- Libois, R.M. (1993). Réussite de quatre nichées successives chez le Martin-pêcheur (*Alcedo atthis*) au cours de la même saison. *Aves*, 30: 31-36.
- Libois, R.M. et Hallet-Libois, C. 1989. Expansion et régression: deux mots-clés de la dynamique des populations du martin-pêcheur (*Alcedo atthis*). *Aves*, 26 n° spécial, 93-101.
- Libois-Hallet, C. 1984. Observations éco-éthologiques à propos de quatre nidifications successives chez un couple de martins-pêcheurs (*Alcedo atthis* (L.)). *Alauda*, 52: 147-151.
- Mertens, R. 1976. Vier Jahresbruten eines Eisvogel-paares. *Charadrius*, 12: 87-88.
- Morgan, R. et Glue, D. 1977. Breeding, mortality and movements of kingfishers. *British Birds*, 24: 15-24.
- Philippart, J.C. et Vranken, M. 1983. Atlas des poissons de Wallonie. Distribution, écologie, éthologie, pêche, conservation. *Cahiers Ethol. appl.*, 3, suppl. 1-2, 295 p.
- Reinsch, A. 1970. Zwei Paare des Eisvogels (*Alcedo atthis*) mit drei Jahresbruten. *Vogelwelt*, 91: 199-200.
- Ruthke, P. 1968. Drei Jahresbruten beim Eisvogel. *Vogelwelt*, 89: 129-137.
- Svensson, S. 1978. Kungsfiskaren *Alcedo atthis* i Klippantrakten, Skåne - förekomst och biologi. *Vår Fågelvärld*, 37: 97-112.
- Van Den Bergh, C. et Everbecq, E. 1992. L'eau. Etat de l'environnement wallon, Ministère Région wallonne, Dir. gén. Ressources nat. & Environn., Namur, pp. 9-73.
- Zöller, W. 1980. Vierfach-Schachtelbruten des Eisvogels (*Alcedo atthis*). *Ornith. Mitteil.*, 32: 171-178.

#### SAMENVATTING

Men weet dat zeer koude winters de populatie van de IJsvogel dramatisch achteruit doet gaan. De snelheid waarmee deze aantallen zich herstellen hangt af van de klimatologische omstandigheden tijdens het broedseizoen. Om te onderzoeken welk aspect van de broedcyclus het meest gevoelig is voor deze factoren, werden tussen 1985 en 1993 de broedsels van meer dan 500 nesten gevolgd. Het studiegebied ligt langs de Maas vanaf Vireux (F, 08) tot Hoi (B, Luik), alsmede langs de benedenloop van de

belangrijkste zijrivieren. De nesten werden vanaf de lente tot eind augustus gevolgd. De legdatum van het eerste ei werd vastgesteld, de eieren geteld, de pulli in het nest geringd en in de mate van het mogelijke werden ook de adulte vogels gecontroleerd.

Onze belangrijkste conclusies zijn de volgende :

1. De legdatum van het eerste legsel wordt beïnvloed door het temperatuursverloop van maart.
2. In eenzelfde hydrografisch gebied zijn de legsels niet synchroom.
3. Van het ene jaar op het andere en tussen de verschillende habitat types (stroom, vijvers en rivieren) zijn geen duidelijke verschillen waargenomen wat het aantal eieren en het broedsucces betreft.
4. Het aantal vliegvlugge jongen hangt af van het aantal broedsels dat door de verschillende broedparen wordt grootgebracht.
5. De waarschijnlijkheid dat een broedpaar een derde broedsel tracht groot te brengen hangt af van hoe vroeg het eerste legsel werd gelegd, de leeftijd van het mannetje, de kwaliteit van het leefmilieu alsmede de weersomstandigheden (neerslag en temperatuur) in mei.

Uiteindelijk worden alle resultaten in functie van een strategie van aanpassing besproken.

#### SUMMARY

It is well known that the Kingfisher populations decrease dramatically after a severe winter. The recovery depends on the climatic conditions of the next reproductive seasons. In order to understand the mechanism involved in this climatic influence, the fate of more than 500 broods was studied between 1985 and 1993. The study area comprises the river Meuse from Vireux (F, 08) downstreams to Huy (B, Liège) and the lower part of its main tributaries. The first egg laying date was determined for each brood, eggs were counted, pulli ringed at nest and the adults controlled and ringed when possible.

Our main conclusions are:

1. The beginning of the first clutch is correlated with the thermic conditions of March.
2. The clutches are not synchronised, even on a same watercourse.
3. The egg production and the hatching success don't show clear variations between years and habitat types (river, ponds and small streams) or depending on the clutch rank.

4. The fledged young production depends on how much broods are raised by the different pairs.
5. The probability a pair is attempting a third brood is function of how early the first clutch is layed, the age of the male (older males settle earlier and are more productive), the habitat quality and the weather conditions (rain, temperature) in May.

All these results are discussed in terms of adaptative strategy.

Dr. Roland LIBOIS, *Laboratoire d'Ethologie, Institut de Zoologie, Université de Liège, Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique.*

Accepté le 30 mars 1994.