Les effets du règlement de la deuxième correction des eaux du Jura

La réussite de la reproduction des oiseaux nicheurs de la rive sud du lac de Neuchâtel

Rapport final

Rapport:
A. Aebischer
Institut de Zoologie
Université de Fribourg
Pérolles
1700 Fribourg

Trauvaux de terrain:
A. Aebischer
V. Antoniazza
M. Antoniazza

Chef de projét:
Prof. D. Meyer
Institut de Zoologie
Université de Fribourg
Pérolles
1700 Fribourg

Sur mandat du laboratoire de recherches hydrauliques de l'ETH, Zürich

Fribourg, novembre 1994

Table des matières

page

1. Introduction 1

2. Zone d'étude 2

3. Méthodes 4

4. Résultats 6

4.1. Sites des nids 6

4.1.1. Supports préférés pour la construction des nids 6

4.1.2 Influence des différents facteurs sur le choix de l'emplacement des nids 7

4.2 Hauteurs des nids 7

4.2.1 Hauteurs des nids au-dessus du niveau d'eau 7

4.2.2 Hauteurs absolues des nids 5

4.2.3 Influence de différents facteurs sur la hauteur des nids 10

4.2.4 Jusqu'à quel point les oiseaux peuvent-ils éviter l'augmentation du niveau d'eau 13

4.3 Phénologie de nidification 13

4.4 Succès de reproduction 18

4.4.1 Nichées réussies 18

4.4.2 Nombre de jeunes envolés 19

4.4.3 Prédation 19

4.4.4 Inondations 19

4.4.5 Comportement des oiseaux en cas de pertes de nichées 20

4.5 Développement des effectifs de couples nicheurs pendant ces dernières années 20

4.6 Effets de différents niveaux d'eau 23

4.6.1 Calcul des pertes à attendre en cas d'inondations 23

4.6.2 Calcul des pertes en cas d'inondations à l'aide des hauteurs des nids 26

4.6.3 Comparaison entre les valeurs calculées et les valeurs constatées 29

4.6.4 Proportion des couples nichant dans des régions inondées par le lac directement 30

4.6.5 Evolution présumée de la population des locustelles luscinioïdes pour différents succès de reproduction 31

5. Évolution idéale du niveau du lac pour la protection des oiseaux 33

6. Evolution de la population à long terme 36

7. Résumé 38

8. Remerciements 39

9. Littérature citée 40

1. Introduction

Chaque année, une partie des oiseaux nichants dans les roselières au bord du lac de Neuchâtel perdent leurs nichées suite aux inondations. Nous voulions savoir à quel point la perte de nichées due à des inondations est importante, et comment le niveau d'eau du lac de Neuchâtel pourrait être réglé, afin que les dommages causés à l'avifaune soit les plus faibles possible. Le but de ce travail est, d'une part, la mise au point du niveau du lac au cours de la saison qui garantisse le meilleur succès possible de reproduction et, d'autre part, l'évaluation des déviations par rapport au niveau d'eau idéal en ce qui concerne la perte de nichées. Pour cela il fallut trouver le plus de nids possible de différentes espèces d'oiseaux. A l'aide de l'analyse des données mesurées aux différents nids et des observations dans les territoires, il s'agissait de découvrir:

- quels étaient les facteurs décisifs pour le choix de la hauteur du nid
- dans quelle mesure d'autres pertes apparaissent (prédateurs, précipitations, froid)
- le comportement des oiseaux en cas de pertes
- quel est l'effet d'inondations, ainsi que l'effet de différents niveaux du lac, sur le succès de reproduction et à plus long terme sur la population.

Nous avons cherché des nids pour trois espèces seulement car, d'une part, les inondations ne font pas de dommages chez toutes les espèces et, d'autre part, pour plusieurs espèces, le temps nécessaire à trouver les nids aurait été trop long en raison de leur rareté et de leur comportement discret. Les espèces subissant des dommages plus ou moins grands à cause des inondations et dont on trouve assez de nids sont la locustelle luscinoïde *Locustella luscinoides*, la mésange à moustaches *Panurus biambicus*, et le bruant des roseaux *Emberiza schoeniculus*. En général, ces espèces construisent leurs nids dans des touffes de laiches, entre des feuilles de marisques *Cladium mariscus*, ou sur des roseaux couchés. La locustelle, ainsi que la mésange, sont sur la liste rouge des espèces d'oiseaux en danger et vulnérables de Suisse (Zbinden 1989). Ces deux espèces font partie des nicheurs réguliers dont les effectifs sont faibles et, donc le plus souvent, très vulnérables en raison de leurs exigences écologiques particulières, par exemples les vastes étendues dont elles ont besoin. A peu près 300 couples de locustelles luscinioïdes (Aebischer, en prép.) et moins de 100 couples de mésanges à moustaches nichent en Suisse. Plus de 80% des locustelles luscinioïde nichent au bord du lac de Neuchâtel. En dehors de la Grande-Cariçaie, la mésange à moustaches niche seulement au "Heidenweg" (île St-Pierre), au bord du lac de Bienne. Contrairement aux deux autres espèces, le bruant des roseaux compte parmi les oiseaux que l'on rencontre plus fréquemment dans les régions humides. Cependant, la destruction permanente d'habitats idéaux pour la nidification mène à des diminutions de l'effectif dans beaucoup de régions (Blümel 1982). Antoniazza (1979) estima un effectif de 630 à 780 couples de bruants au bord du lac de Neuchâtel.

Ce travail représente une synthèse de résultats des années 1990, 1991, 1992 et 1993 (Aebischer et al. 1993). En outre, nous avons fait un jugement d'ensemble du niveau du lac au cours de la saison de nidification et des propositions pour la régulation du niveau d'eau. De 1976 a 1989 M. et V. Antoniazza (1980) ainsi que B. Magnin ont trouvé 82 nids des trois espèces mentionnées auparavant. Ils ont à chaque fois pris note de différentes données, comme la hauteur des nids, la densité des roseaux, le nombre de jeunes et leur âge, etc. Nous avons tenu compte aussi souvent que possible des données antérieures dans l'évaluation de nos résultats.

2. Zone d'étude

Pour nos espèces, l'habitat le plus important se compose de prairies à grandes laiches entremêlées de roseaux. Contrairement à la locustelle luscinioïde et au bruant des roseaux, qui s'étendent dans toute la ceinture de roseaux, la mésange à moustaches n'apparaît chaque année qu'à des endroits bien précis et ne colonise donc pas tous les biotopes favorables. Pour ce travail nous avons surtout choisi des régions où l'on trouve les trois espèces ensembles. La zone d'étude comporte essentiellement les surfaces de roseaux entre Portalban, Gletterens et Chevroux, ainsi qu'une partie de la réserve de Cheyres. Quelques données de nids trouvés dans d'autres régions ont aussi été considérées. Une description exacte de la végétation est donnée par Berset (1949/50), Keller (1969/70), Antoniazza (1979) et Roullier (1983). Une carte phytosociologique à l'échelle 1:5000 est en préparation par le groupe d'étude et de gestion de la rive sud du lac de Neuchâtel.

Durant la période de nidification, les marais entre Chevroux et Portalban sont inondés en grande partie. Mais les "sols des touffes" (voir fig. 1) et la strate de litière se trouvent à un niveau suffisamment élevé pour que les oiseaux puissent y construire leurs nids. Malgré les dunes, l'eau des marais est en contact avec l'eau du lac à plusieurs endroits, de telle façon qu'un changement du niveau du lac entraîne aussi un changement de profondeur de l'eau dans la prairie à grandes laiches. Nous avons pu confirmer cela en comparant le niveau journalier du lac avec des mesures du niveau d'eau dans les marais à plusieurs endroits et à différentes dates durant toute la saison de nidification. Seul le niveau d'eau dans la réserve de Cheyres change indépendamment du niveau du lac, car à cet endroit la dune sépare les eaux jusqu'à un niveau de 430,21 m (Lindemann 1988). De fréquentes ou fortes précipitations peuvent malgré tout élever le niveau d'eau dans la réserve de Cheyres, et il est très probable que, lorsque le niveau du lac atteind 429,70 m ou plus, cela soit aussi le résultat de la pression de l'eau du lac à travers la dune. Dans les régions séparées du lac par une dune, les nids sont moins exposés aux inondations. En comparant les variations du niveau du lac avec les variations du niveau d'eau à différents endroits dans la ceinture de roseaux, nous avons pu nous rendre compte dans quelles régions ces eaux entrent en contact direct, pour un niveau du lac inférieur à 429,60 m. Nous avons vu qu'entre Chevroux et Portalban, entre Cudrefin et le canal de la Broye, ainsi qu'au Fanel, le niveau d'eau dans la zone à roseaux augmente parallèlement au niveau du lac. Dans la région entre Portalban et Cudrefin par contre, l'eau n'est pas en contact direct avec le lac lorsque celui-ci a un niveau de 429,60 m. Les variations du niveau d'eau à Champ-Pittet, entre Yvonand et Cheyres, ainsi qu'entre Cheyres et La Corbière, sont également indépendantes de celles du niveau du lac. On ne sait pas exactement comment le niveau d'eau change dans la zone à roseaux du sud de Chevroux jusqu'à La Motte, où toutefois très peu de locustelles luscinioïdes et de mésanges à moustaches nichent.

La plus grande partie de la zone d'étude est soumise à un programme de fauchage. Chaque automne, à peu près un tiers de la surface de roseaux est fauchée.

Comme il a été mentionné auparavant, les variations du niveau d'eau pendant la période de nidification provoquent régulièrement des pertes de nichées. Le niveau d'eau peut augmenter jusqu'à 30 cm par jour comme cela a été le cas du 14.2.90 au 15.2.90. A cette époque, le niveau d'eau monta de 81 cm en 5 jours. Lindemann (1988) remarqua la destruction de toutes les deuxièmes nichées (sauf pour les rousserolles) dans la réserve de Cheyres après les inondations de 1987. La figure 2 représente les précipitations et le niveau du lac pendant la saison de nidification de 1990 à 1993.

Fig. 1: Structure des touffes de laiche

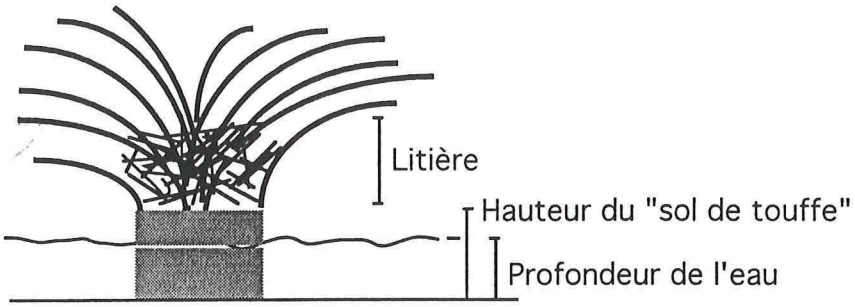
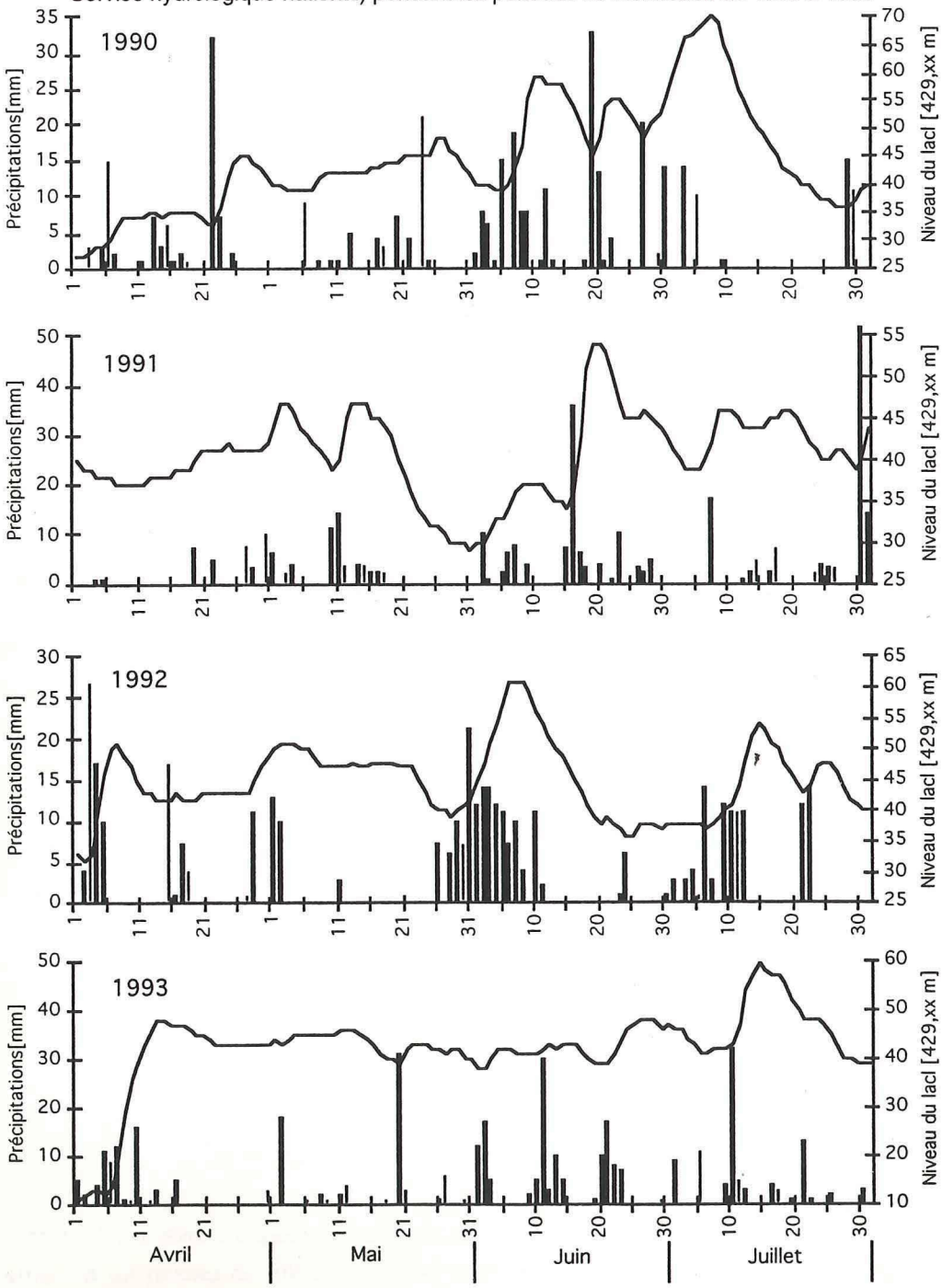


Fig. 2: Précipitations (d'après la station aérologique de Payerne) et les niveaux du lac de Neuchâtel (données du Service hydrologique national) pendant les périodes de nidification de 1990 à 1993



3. Méthodes

Les travaux de terrain ont été effectué entre fin avril et fin juillet 1990, entre fin avril et fin juin 1991, entre début avril et fin juillet 1992 et entre début avril et mi-août 1993. Des perches, installées tous les 50 m, nous servaient de point de repère et nous facilitaient ainsi la cartographie des territoires et des nids. La recherche de nids a été décrit en détail dans Aebischer (1991). Pour chaque nid nous avons mesuré et décrit l'emplacement du nid, le recouvrement du nid, l'association végétale, la distance jusqu'aux eaux ouvertes, la densité des roseaux, la hauteur des roseaux, la hauteur du nid, la profondeur de l'eau, la structure des touffes, la hauteur potentielle pour la construction du nid et le succès de reproduction. Le contenu du nid (nombre d'oeufs, nombre et âge des jeunes) a été noté à chaque visite du nid. L'âge des jeunes a pu être déterminé pour les mésanges à moustaches d'après des données de Wawrzyniack & Sohns (1986), pour les bruants d'après des données de Blümel (1982) et pour les locustelles luscinioïdes d'après nos propres études (Aebischer, en prép.). Nous avons pu déterminer le début de la ponte et le moment de l'envol des jeunes d'après l'âge des jeunes ainsi qu'en connaissant la durée d'incubation et le temps que les jeunes restent dans le nid (voir tab. 1). Comme le niveau d'eau est connu pour le jour de la mesure ainsi que pour le jour de la ponte du premier oeuf (tableaux du Service Hydrologique National), nous avons pu déterminer la hauteur du nid par rapport à la surface de l'eau au début de la ponte (sauf dans la réserve de Cheyres). Comme la durée de construction d'un nid varie beaucoup d'une espèce à l'autre (de 2 à 9 jours, Schiermann 1928, Dirkx 1939, König 1951, Ghiot 1971, Ulbricht 1975, Blümel 1982, Wawrzyniack & Sohns 1986), il n'a pas été possible de déterminer la hauteur des roseaux ni celle du nid le jour du début de la construction de chacun des nids. Mais une comparaison du niveau d'eau journalier (d'avril à juillet, de 1990 à 1993) avec les niveaux d'eau de 5 jours avant ou après a montré une différence moyenne de 0,22 cm seulement. En additionnant la hauteur du nid au niveau du lac, pour un jour choisi au hasard, on obtient la "hauteur absolue du nid". Cette hauteur correspond au niveau d'eau auquel la cuvette du nid se fait inonder. En 1992 et 1993, nous avons de plus essayé de déterminer, pour chacun des sites de nid, quel serait le domaine des hauteurs potentielles pour la construction d'un nid.

Les différences de hauteurs et de hauteurs absolues des nids entre les espèces et entre différentes années ont été examinées avec des analyses de variance. Les variations de secteur en secteur et sur différents supports ont été examinées avec des tests non-paramétriques (test de Kruskall-Wallis et Mann-Whitney). Les hauteurs et densités des roseaux ont également été comparées avec le test de Kruskall-Wallis, car elles montrent des variations qui diffèrent selon les espèces. Les différentes analyses de hauteurs et de hauteurs absolues des nids ont été faites avec des tests paramétriques (sauf pour la comparaison entre les espèces, car une distribution normale n'était plus donnée à cause de 4 nids faisant exception). Nous avons utilisé la régression multiple pour examiner la dépendance de la hauteur des nids de plusieurs variables. Les corrélations ont en général été exprimées avec le coefficient de corrélation de Pearson et des tests de significance ont été fait à l'aide de la z-transformation (Sokal & Rohlf 1981). Nous avons examiné le rapport entre la quantité de précipitations et le degré de recouvrement par la végétation avec la corrélation de rang de Kendall. A l'aide des résultats de l'augmentation des effectifs d'Antoniazza (1988, 1991 et en prép.), nous avons pu calculer des trends dans le développement des effectifs de chaque espèce. Suivant l'exemple de Berthold & Querner (1979) et Berthold et al. (1986) nous avons essayé de déterminer des trends ou des tendances dans le développement des effectifs. Nous avons appelé "trends" des augmentations ou des diminutions étant assurées statistiquement à un niveau de 5% au minimum. Nous avons appelé "tendances" des augmentations ou des diminutions étant assurées statistiquement à un niveau de 10%, mais n'atteignant pas le niveau de 5%. De ce fait nous avons examiné d'une part le développement dans les régions individuelles (depuis 1985 à Cheyres, depuis

1986 à Gletterens et depuis 1988 à Chevroux) et, d'autre part le développement du total des effectifs dans les trois régions (deux régions seulement pour la mésange à moustaches, celle-ci ne nichant pas à Cheyres). L'augmentation de la densité des couples nicheurs des années successives a été vérifiée avec la corrélation de rang de Spearman.

Tab. 1: Biologie de reproduction des trois espèces d'après [1]Schiermann (1924, 1928), [2]Ten Kate (1931), [3]Dirkx (1939), [4]König (1951), [5]Mildenberger (1958), [6]Glutz v. Blotzheim (1962), [7]Feindt & Jung (1968), [8]Ghiot (1976), [9]Blümel (1982), [10]Hermann (1982/83), [11]Pikulski (1986), [12]Wawrzyniack & Sohns (1986), [13]Aebischer (in prep.)

	Durée d'incubation	durée au nid	début de l'incubation	Source
Locustelle luscinioïde	12 - 14 d	12 - 14 d	à partir de l'avant-dernier oeuf	1), 3), 5), 11), 13)
Mésange à moustaches	11 - 13 d	10 - 13 d	à partir de l'avant-dernier oeuf	2), 4), 7), 12)
Bruant des roseaux	12 - 14 d	10 - 12 d	à partir de l'avant-dernier oeuf	6), 8), 9), 10),

4. Résultats

Au total, nous avons trouvé 126 nids de locustelles luscinioïdes, 98 nids de mésanges à moustaches et 122 nids de bruants des roseaux entre 1976 et 1993, dont à peu près les trois quarts de 1990 à 1993. Nous avons pu déterminer le début de la ponte pour 317 nids.

4.1 Sites des nids

4.1.1 Supports préférés pour la construction des nids

249 nids sur un total de 302 se trouvaient dans des touffes de laiches (en général des touffes de *Carex elata*). 41 nids ont été construits entre des feuilles de marisques (tab. 2). D'autres plantes ne servaient qu'exceptionnellement de support à la construction des nids. Il n'existe pas de différence significatives entre les hauteurs des nids construits dans les touffes de laiche et les hauteurs des nids construits entre les feuilles de marisques; ni entre les hauteurs absolues respectives (tab. 3 & 4).

Tab. 2: Nombre de nids trouvés sur différents supports

	Mésange à moustaches	%	Bruant des roseaux	%	Locustelle luscinioïde	%	Total	%
dans des touffes de laiche	58	79.5	102	87.9	89	78.8	249	82.5
entre des feuilles de marisque	9	12.3	9	7.8	23	20.4	41	13.6
entre des tiges de roseaux	1	1.4	0	0.0	1	0.9	2	0.7
entre des feuilles de massette	5	6.8	1	0.9	0	0.0	6	2.0
dans des touffe de choin	0	0.0	4	3.4	0	0.0	4	1.3
Total	73	100	116	100	113	100	302	100

Tab. 3: Comparaison entre les hauteurs des nids construits dans des touffes de laiche et des hauteurs des nids construits entre des feuilles de marisque (test de Mann-Whitney)

Espèce	U	p
Locustelle luscinioïde	498.5	0.530
Bruant des roseaux	304.0	0.878
Mésange à moustaches	196.5	0.740

Tab. 4: Comparaison entre les hauteurs absolues des nids construits dans des touffes de laiche et des hauteurs absolues des nids construits entre des feuilles de marisque (test de Mann-Whitney)

Espèce	U	p
Locustelle luscinioïde	215.0	0.117
Mésange à moustaches	216.0	0.810

4.1.2 Influence des différents facteurs sur le choix de l'emplacement des nids

Les alentours du nid constituent un facteur décisif dans le choix de son emplacement. La végétation (hauteur et densité des roseaux, structure de la touffe) et le degré de recouvrement des alentours du nid par la végétation sont à prendre en considération en tant que facteurs pouvant influencer leur choix. Autant la hauteur que la densité des roseaux peuvent protéger le nid en le cachant. Des roseaux hauts et denses peuvent diminuer la perte de nichées causée par les rapaces ou corvidés, les parasites (coucou), ou les précipitations. Mais comme la plupart des nids sont construits dans la litière, le degré de recouvrement par des vieilles feuilles de laiches ou de marisques est au moins aussi important en tant que protection contre les ennemis.

Les oiseaux ont donc intérêt de construire leurs nids le plus caché possible. Mais la probabilité d'être inondé augmente pour les nids construits très bas. La question qui se pose est de savoir si les oiseaux construisent leurs nids le plus bas ou le plus haut possible, s'ils font un compromis dans le sens d'un "trade-off" (Milinski & Heller 1978), ou alors s'ils utilisent les hauteurs données par la structure des touffes. Pour découvrir quels facteurs influencent la hauteur des nids et quels emplacements potentiels sont choisis, nous avons mesuré pour chacun des nids sa hauteur, mais aussi plusieurs structures de la végétation, ainsi que la profondeur de l'eau.

Les trois espèces préfèrent, en tant qu'emplacement pour leurs nids, les touffes avec une litière la mieux développée possible. Si on compare l'épaisseur de la litière pour les nids trouvés en 1993 avec l'épaisseur de la litière aux 655 endroits distribués régulièrement (tous les 12,5 m) sur la surface examinée, on remarque des différences hautement significatives. Même en tenant compte seulement des endroits où la litière dépasse les 30 cm d'épaisseur parmi les endroits choisis, on trouve encore des différences hautement significatives (χ^2=90,75, df=2, p<0,0001). Pour tous les emplacements des nids de locustelles et de bruants, ainsi que pour 36 parmi les 39 emplacements de nids de mésanges, l'épaisseur de la litière dépassait les 20 cm (locustelle luscinioïde: M_{83}=47,6 16,1 cm, valeur minimale: 20 cm, mésange: M_{39}=41,0 20,1 cm, valeur minimale: 12 cm, bruant des roseaux: M_{61}=44,0 14,6 cm, valeur minimale: 20 cm). Donc, les oiseaux construisent leurs nids seulement aux endroits où la litière est suffisamment développée. Nous n'avons remarqué chez aucune des espèces une construction significativement plus élevée de nids dans des litières plus épaisses (tab. 5).

Tab. 5: Corrélations entre les hauteurs des nids, resp. entre les hauteurs absolues des nids et l'épaisseur de la litière.

	hauteurs des nids-épaisseur de la litière			hauteurs absolue des nids-épaisseur de la litière		
Espèce	**r**	**p**	**n**	**r**	**p**	**n**
Locustelle lusinioide	0.052	0.650	80	0.139	0.238	74
Bruant des roseaux	0.101	0.474	53	0.211	0.129	53
Mésange à moustaches	0.078	0.657	35	0.122	0.480	36

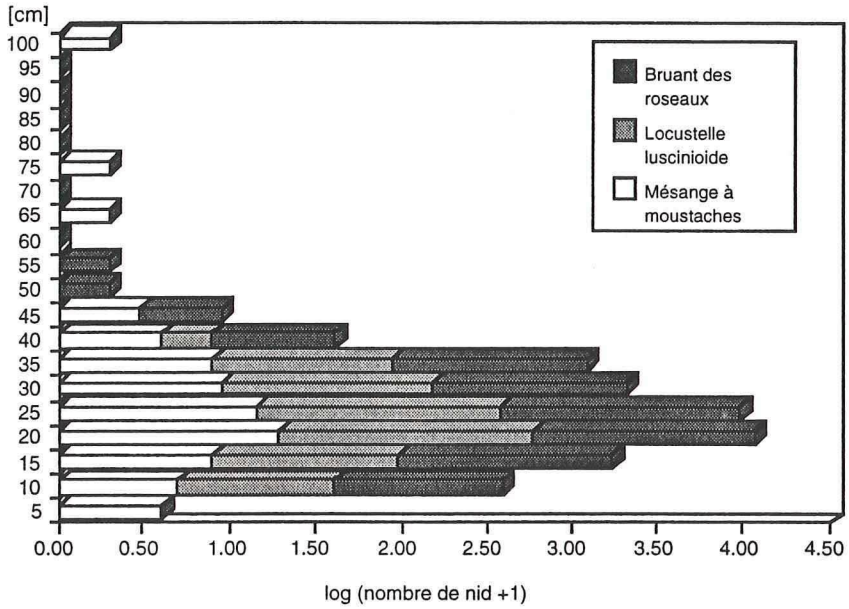
4.2 Hauteurs des nids

4.2.1 Hauteurs des nids au-dessus du niveau d'eau

La hauteur moyenne des nids (distance entre le bas du creux du nid et la surface de l'eau au début de la ponte) était de 21,3 cm pour les bruants (SD=9,3; n=104), de 20,3 cm pour les locustelles (SD=6,6; n=101), de 23,4 cm pour les mésanges (SD=14,8; n=68) et de 20,8 cm pour les mésanges n'ayant pas

de nids sur les massettes (SD=8,7; n=64). Les trois espèces ne diffèrent pas significativement du point de vue de la hauteur de leurs nids (ANOVA, F=1,922, p=0,148). Les valeurs se situent entre 5 et 50 cm chez les bruants, entre 3 et 36 cm chez les locustelles et entre 4 et 96 cm chez les mésanges (sans compter les nids sur les massettes: entre 4 et 42 cm; voir fig. 3). Les hauteurs des nids ne diffèrent pas significativement d'une année à l'autre (tab. 6). En tout, 8,4% des nids ont été construits à des hauteurs de moins de 10 cm au-dessus du niveau d'eau et 21,2% à des hauteurs de moins de 15 cm. 3,3% des nids seulement se trouvaient à 40 cm au-dessus du niveau d'eau au début de la ponte.

Fig.3: Hauteurs des nids



Tab. 6: Analyse de variance des hauteurs des nids dans les années 1990-1993 pour les trois espèces

Espèce	Degré de liberté	F	p
Mésange à moustaches	3	2.649	0.587
Bruant des roseaux	3	1.518	0.216
Locustelle luscinioïde	3	0.418	0.741

4.2.2 Hauteurs absolues des nids

Les hauteurs absolues des nids (hauteur absolue du fond du creux du nid; correspond au niveau du lac auquel le nid se ferait inonder) ne diffèrent pas significativement pour les trois espèces (Kruskal-Wallis, H_{corr}=3,72, p=0,156). Les trois espèces sont donc exposées aux inondations de la même façon. Seuls 3 nids sur 255 (6,7%) ont été construits au-dessous de 429,50 m. 26,2% des nids se trouvaient au-dessous de 429,60 m, 58,8% au-dessous de 429,70 m, 86% au-dessous de 429,80 m et 97,8% au-dessous de 429,90 m (voir fig. 5). D'une année à l'autre (1990-1993), par contre, les hauteurs absolues des nids diffèrent significativement et cela pour toutes les espèces (tab. 7). Ces différences viennent du fait que les niveaux d'eau ne sont pas les mêmes d'une année à l'autre. En 1991, le niveau du lac était un peu plus bas pendant la saison de nidification que les autres années, et en 1993 le niveau était un peu

plus bas qu'en 1990 et 1992. En 1992 et 1993 nous avons déterminé pour chacun des emplacements (n=165) la hauteur absolue à laquelle les oiseaux auraient pu construire leurs nids (hauteur absolue potentielle des nids). En tout, seulement 13,3% des nids auraient pu être construits plus bas que 429,50 m (constatation: 0,8% des nids l'étaient), et seulement 3,6% plus bas que 429,45 m (constatation: 0,4% l'étaient) (tab. 8). On ne trouve pratiquement pas d'emplacements idéaux pour construire les nids au-dessous de 429,40 à 429,50 m.

Le danger d'inondation semble être le même pour tous les nids se trouvant à des endroits en contact direct avec l'eau du lac. Dans les secteurs examinés, nous n'avons pas pu trouver de différences significatives dans les hauteurs absolues des nids pour les locustelles et les mésanges (tab. 9). Dans un secteur (Chevroux ouest) les hauteurs absolues des nids de bruants étaient en moyenne un peu plus élevées que dans les autres. En 1990, l'année où le niveau d'eau était plus élevé qu'en moyenne, nous avons trouvé tous les nids de bruants dans ce secteur. Dans les autres secteurs, par contre, les hauteurs absolues des nids de bruants ne diffèrent pas. Nous ne pouvons pas donner d'indications exactes sur le danger d'inondation dans la réserve de Cheyres, car le niveau d'eau y change indépendamment de celui du lac. Le niveau du lac augmente en général après de fortes précipitations. Celles-ci sont également la cause de l'augmentation du niveau d'eau dans la réserve de Cheyres (voir aussi chapitre 2).

Fig. 4: Variations des hauteurs absolus des nids (moyenne et écart-type) chez les trois espèces dans différentes années

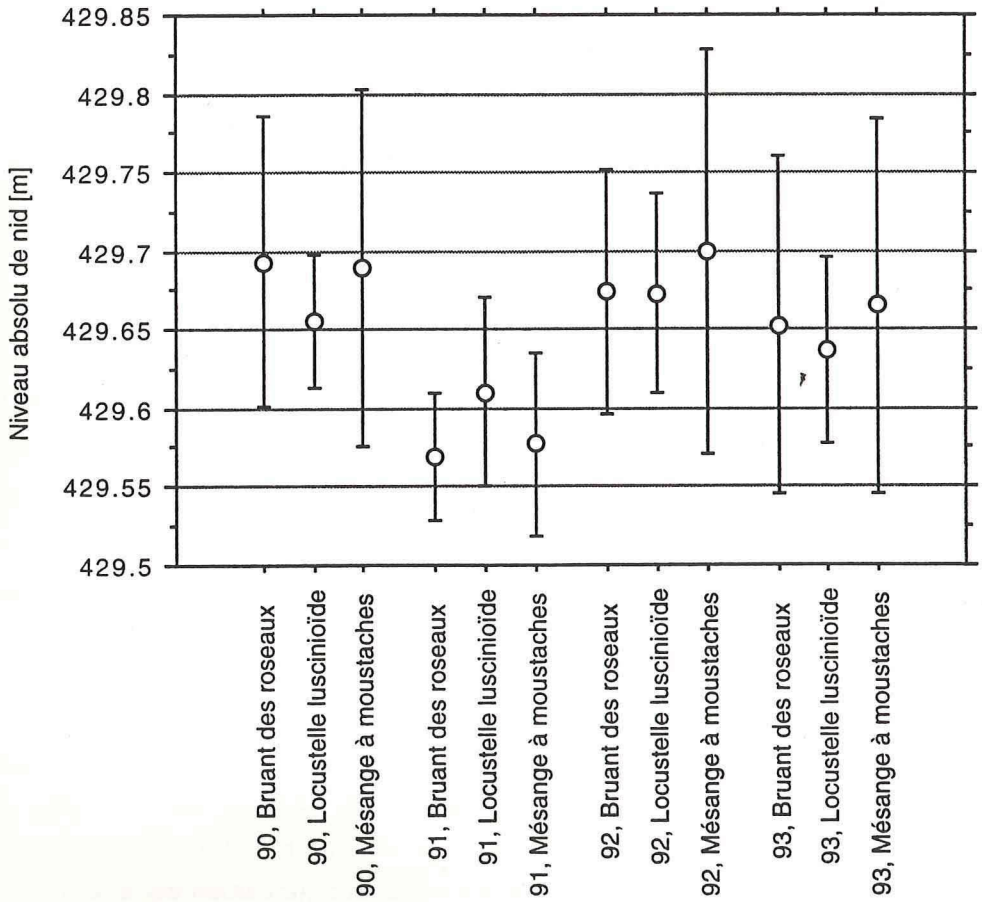
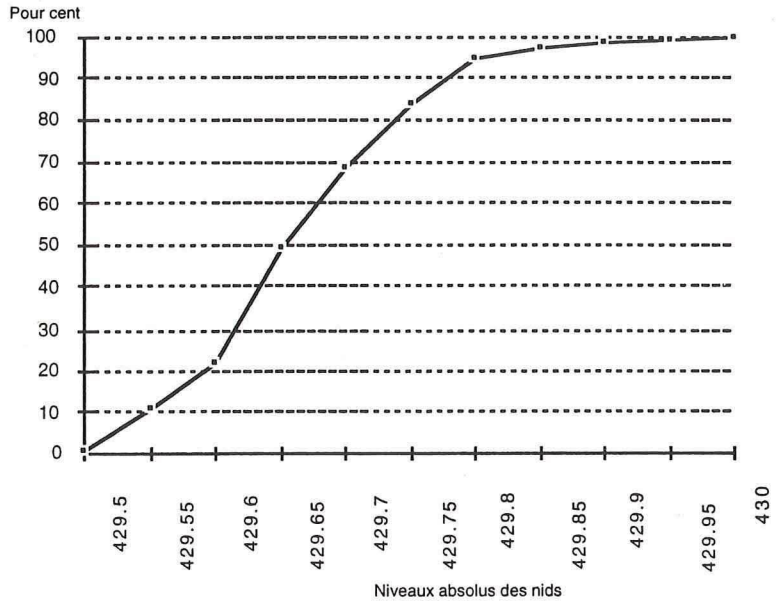


Fig.5: Fréquences cumulées des hauteurs absolues des nids en pour cent



Tab. 7: Analyse de variance des hauteurs des nids dans les années 1990-1993 pour les trois espèces

Espèce	DF	F	p
Mésange à moustaches	3	4.580	0.006
Bruant des roseaux	3	3.802	0.013
Locustelle luscinioïde	3	3.197	0.028

Tab. 8: Limites inférieures des hauteurs de nid potentielles

Espèce	< 429,55 m	%	< 429,50 m	%	< 429,45 m	%	< 429,40 m	%	Total
Locustelle luscinioïde	21	26.9	7	9.0	0	0	0	0	78
Mésange à moustaches	12	30.0	9	22.5	4	10.0	1	2.5	40
Bruant des roseaux	17	36.2	6	12.8	2	4.3	0	0	47
Total	50	30.3	22	13.3	6	3.6	1	0.6	165

4.2.3 Influence de différents facteurs sur la hauteur des nids

Le fait que, chez les trois espèces, les hauteurs et densités des roseaux près des nids varient significativement (Kruskal-Wallis, $H_{corr} = 50.07$, $p<0,0001$ pour les densités resp. Kruskal-Wallis, $H_{corr} = 50.63$, $p<0,0001$ pour les hauteurs), contrairement aux hauteurs absolues des nids, indique que ces dernières ne sont pas influencées par la structure des roseaux. Ceci est confirmé par le fait que, chez

aucune des trois espèces, il n'existe une corrélation entre les hauteurs absolues des nids et la hauteur ou la densité des roseaux (p>0,1 pour les trois espèces).

Il est surprenant qu'il existe une corrélation entre la hauteur des nids et celle des roseaux pour les trois espèces et, pour la locustelle luscinioïde, entre la hauteur des nids et la densité des roseaux (tab. 9). Le recouvrement des nids, par contre, n'est pas influencé par la hauteur des roseaux (tab. 10). Nous avons pu confirmer la supposition affirmant que, à long terme, la structure du sol et/ou le niveau d'eau moyen influencent à un endroit donné la structure des touffes et les tiges de roseaux dans une même direction (en augmentant ou en diminuant la hauteur du "sol de la touffe" et en même temps celle des tiges de roseaux).

La hauteur des "sols de touffes" et la hauteur moyenne des roseaux indiquent une corrélation fortement significative (r=0,576, p<0,0001, n=168). Bien que, d'après des analyses de régression simple, les variations des hauteurs de nids semblent être expliquées par la hauteur des roseaux et par la hauteur des "sols de touffes" pour les trois espèces ainsi que par la densité des roseaux pour les locustelles (coefficients de régression significatifs, p<0,05), des analyses de régression multiple montrent que pour les mésanges et les locustelles le facteur le plus important et le seul facteur avec un coefficient significatif est la hauteur des "sols de touffes" (tab. 11). Chez le bruant, la hauteur des roseaux semble aussi pouvoir jouer un rôle.

Une régression multiple avec les valeurs standardisées des hauteurs des roseaux, des densités des roseaux et des hauteurs des "sols de touffes" montrait que cette dernière variable contribuait le plus à expliquer les hauteurs des nids et qu'elle était la seule à influencer la hauteur des nids.

La nouvelle végétation devient de plus en plus haute dans le courant de la période de nidification. Cela peut-il mener à ce que des nids construits plus tard soient construits plus haut? Pour répondre à cette question, nous avons mis en relation pour chaque espèce la hauteur des nids avec un "numéro du jour" (29 mars=jour 1, 30 mars=jour 2 etc.). La hauteur des nids n'a augmenté chez aucune des espèces durant le déroulement de la saison de nidification (tab. 12).

Il y a une corrélation faible entre la hauteur des nids et les facteurs suivants: "hauteur des roseaux au-dessus du niveau d'eau au début de la ponte", "densité des roseaux", "profondeur de l'eau au début de la ponte" et "numéro du jour". Les quatre facteurs ensemble expliquent la hauteur des nids à 24,7% chez la locustelle luscinioïde, à 17,5% chez la mésange, et à 37,8% chez le bruant (coefficient de détermination de la régression multiple).

Plus le niveau d'eau est élevé au début de la ponte, plus la hauteur absolue des nids est élevée (tab. 13). Mais la marge qu'ont les oiseaux pour éviter l'eau est petite. Le niveau d'eau au début de la ponte et les hauteurs des nids ont une corrélation négative significative. La hauteur des nids diminue avec l'augmentation du niveau d'eau (tab. 23).

Tab. 9: Corrélation entre les hauteurs des nids et les hauteurs, resp. densités des roseaux.

	Hauteur des roseaux			densité de roseaux		
	r	p	n	r	p	n
Locustelle luscinioïde	0.281	0.015	74	0.278	0.016	75
Mésange à moustaches	0.277	0.026	64	0.115	0.360	66
Bruant des roseaux	0.423	0.0002	72	0.018	0.878	78

Tab. 10: Corrélation entre le recouvrement des nids et la hauteur des roseaux

	r	p	n
Locustelle luscinioïde	0.022	0.835	89
Mésange à moustaches	-0.193	0.152	57
Bruant des roseaux	-0.095	0.384	75

Tab. 11: Régression multiple (avec des valeurs standardisées) des hauteurs de nid contre les hauteurs des roseaux et les hauteurs des "sols de touffes" pour les trois espèces ainsi que contre les densités des roseaux pour la locustelle

		coefficiant de régression	t	p
Mésange à moustaches	Intercept	20.95	13.2	<0.0001
	Hauteur des roseaux	0.34	0.2	0.81
	Hauteur des "sol de touffes"	6.14	4.6	0.0001
Bruant des roseaux	Intercept	19.70	18.2	<0.0001
	Hauteur des roseaux	3.85	2.5	0.0085
	Hauteur des "sol de touffes"	4.58	4.1	0.0002
Locustelle luscinioïde	Intercept	20.30	32.6	<0.0001
	Hauteur des roseaux	0.23	0.3	0.77
	Hauteur des "sol de touffes"	2.60	3.3	0.0013
	Densité des roseaux	0.91	1.0	0.30

Tab. 12: Corrélations entre les hauteurs des nids et le numéro du jour (29 mars = jour 1)

	r	p	n
Locustelle luscinioide	0.158	0.170	77
Mésange à moustaches (sans les nids dans les massettes)	-0.234	0.068	65
Bruant des roseaux	0.156	0.158	83

Tab. 13: Corrélations entre les hauteurs absolus des nids et le niveau du lac au début de la ponte

	r	p	n
Locustelle luscinioïde	0.538	<0.0001	89
Mésange à moustaches	0.479	0.0001	67
Bruant des roseaux	0.392	<0.0001	90

Tab. 14: Corrélations entre les hauteurs des nids et le niveau du lac au début de la ponte

	r	p	n
Locustelle luscinioïde	-0.357	0.0002	101
Mésange à moustaches	-0.411	0.0007	64
Bruant des roseaux	-0.303	0.0017	104

4.2.4 Jusqu'à quel point les oiseaux peuvent-ils éviter l'augmentation du niveau d'eau

En 1992 et 1993, nous avons déterminé, pour chaque emplacement de nids (n=165), à quelle hauteur au-dessus de l'eau ("hauteur potentielle du nid") et à quelle hauteur absolue ("hauteur absolue potentielle du nid") les oiseaux auraient pu construire leurs nids. En tout, seulement 14% des nids auraient pu être construits plus haut que 429,85 m et 31% des nids plus haut que 429,80 m. A 52% des emplacements, les oiseaux n'avaient pas la possibilité de construire leurs nids plus haut que 429,75 m (tab. 15). Pour 88% des nids, les oiseaux n'avaient pas la possibilité de construire à plus de 40 cm plus haut, et pour 95% des nids à plus de 45 cm plus haut.

Plus le niveau d'eau est élevé, plus cela devient difficile pour les oiseaux de trouver un emplacement pour leurs nids. Plus les nids sont construits en hauteur, plus cela devient difficile pour les oiseaux de trouver un emplacement assez recouvert, augmentant ainsi le danger de pertes par des prédateurs ou des précipitations.

Les locustelles ont construit 44 nids sur 80 (55%) dans le tiers inférieur de la litière, 24 nids (30%) dans le tiers du milieu et 12 nids (15%) dans le tiers supérieur. Chez la mésange, 24 nids sur 35 (69%) se trouvaient dans le tiers inférieur, 7 nids (20%) dans le tiers du milieu et 4 nids (11%) dans le tiers supérieur. 22 sur 49 (45%) des nids de bruants se trouvaient dans le tiers inférieur, 23 (47%) dans le tiers du milieu et 4 (8%) dans le tiers supérieur. En tout 55% des nids ont été construits dans le tiers inférieur de la litière et 77% des nids dans la moitié inférieure, ce qui indique que les oiseaux essayent de construire leurs nids le plus bas possible dans la litière. Le recouvrement des nids ne diffère pas significativement pour les trois classes de hauteurs (tiers inférieur, tiers du milieu, tiers supérieur) (Kruskal-Wallis, H_{corr}=0,169, p=0,734). Il n'y a pas de corrélation négative significative entre le recouvrement des nids et la hauteur des nids (r=-0,049, p=0,452, n=237). Les nids construits plus en hauteur ne sont donc pas moins bien recouverts. Nous n'avons pas non plus pu trouver de corrélation significative entre le recouvrement des nids et l'épaisseur de la litière, la densité des roseaux, la hauteur absolue des nids, la hauteur des nids au-dessus du niveau d'eau au début de la ponte, ou la hauteur du sol des touffes au-dessus du niveau d'eau (tab. 16). Mais la plupart des oiseaux ne construisent leurs nids qu'à des endroits où il y a suffisamment de recouvrement par la végétation (tab. 17). Seul plus ou moins 13% des nids étaient recouverts à moins de 50%.

A 5 périodes différentes nous avons suspendu des entonnoirs (diamètre 7 cm), pendant 2 à 12 jours, à différents endroits (de 29 à 43 endroits), pour déterminer la quantité de précipitations. Le recouvrement a été mesuré au-dessus de chaque entonnoir. Nous avons remarqué une corrélation fortement significative dans 4 cas sur 5 entre la quantité de précipitations et le degré de recouvrement (tab. 18). Plus le nid est recouvert, mieux les jeunes sont alors protégés des précipitations.

4.3 Phénologie de nidification

Pour la plupart des nichées trouvées en 1977, ainsi que de 1985 à 1993 nous avons pu, après avoir déterminé le terme de l'éclosion des jeunes ou après avoir déterminé leur âge, faire des calculs à l'aide de données sur la biologie de nidification nous menant au début de la ponte, ainsi qu'à l'envol des jeunes. Les nids inondés avant la ponte peuvent être remplacés en quelques jours seulement par les oiseaux. Et comme les trois espèces font de toute façon de nouveaux nids pour leur deuxième nichée, les inondations ne jouent plus aucun rôle après l'envol des jeunes. Une augmentation du niveau d'eau extrême peut, par contre, restreindre fortement la quantité des emplacements possibles pour les nids (voir chapitre 4.2.4).

Tab. 15: Limites supérieures des hauteurs *potentielles* des nids (en haut) et limites supérieures des hauteurs absolues *potentielles* des nids (en bas) chez les trois espèces (nombres, resp. pourcentage des nids)

	>30 cm	%	>35 cm	%	>40 cm	%	>45cm	%	>50 cm	%	Total
Locustelle luscinioïde	47	59	27	34	14	18	6	8	3	4	80
Mésange à moustaches	19	51	12	32	4	11	2	5	1	3	37
Bruant des roseaux	14	27	6	12	2	4	0	0	0	0	51
Total	80	48	45	27	20	12	8	5	4	2	168

	>429,75m	%	>429,80m	%	>429,85m	%	>429,90m	%	Total
Locustelle luscinioïde	37	47	22	28	10	13	3	4	78
Mésange à moustaches	20	50	15	38	8	20	4	10	40
Bruant des roseaux	22	47	14	30	5	11	3	6	47
Total	79	48	51	31	23	14	10	6	165

Tab. 16: Corrélations entre le recouvrement des nids et différentes variables

	Locustelle luscinioïde		Mésange à moustaches		Bruant des roseaux	
	r	p	r	p	r	p
Epaisseur de la litière	-0.010	0.934	-0.023	0.889	0.156	0.231
Densité de roseaux	-0.025	0.804	0.172	0.181	0.009	0.933
Hauteur de nid	0.015	0.891	0.028	0.842	-0.140	0.197
Hauteur du "sol "des touffes de laiche	0.052	0.679	-0.352	0.052	-0.180	0.261
Hauteur absolue de nid	-0.022	0.843	-0.051	0.703	-0.116	0.298

Tab. 17: Distribution de fréquence des différents degrés de recouvrement

	Locustelle luscinioïde		Mésange à moustaches		Bruant des roseaux		Total	
Recouvrement	n	%	n	%	n	%	n	%
95 - 100 %	34	33.3	24	37.5	23	23	81	30.5
80 - 90 %	33	32.4	17	26.6	34	34	84	31.6
50 - 79 %	26	25.5	14	21.9	27	27	67	25.2
0 - 49 %	9	8.7	9	14.1	16	16	34	12.7
Total	102	100	64	100	100	100	266	100

Malgré le faible nombre de couples qui couvent encore en juillet, la quantité de nichées tardives (envol des jeunes après la mi-juillet) est probablement plus élevée pour toutes les espèces que ce qui apparaît sur les tableaux (19 et 20). Il faut investir beaucoup de temps pour trouver les quelques nichées tardives, d'autant plus que, la végétation ayant déjà beaucoup grandi et les oiseaux ayant un comportement plus discret, le travail est rendu plus difficile. Dans les illustrations 6 et 7, le nombre de nids est indiqué dans les différentes pentades (périodes de 5 jours) pour les trois espèces avec, à chaque fois, le début de la

ponte et la date d'envol correspondants. A partir des tableaux 19 et 20, on peut calculer, pour n'importe quelle pentade, le nombre de nichées déjà commencées, déjà terminées ou pas encore commencées (voir aussi chapitre 4.6).

Le moment auquel une femelle commence à pondre dépend de facteurs endogènes *et* exogènes. Un changement de la longueur du jour, de la température et de l'offre en nourriture agissent en tant que facteurs externes (Immelmann 1971), ce qui peut faire avancer ou reculer le début de la ponte, suivant les années. Nous ne pouvons pas dire dans quelle mesure les conditions météorologiques ont influencé l'offre en nourriture et ainsi le début de la nidification pendant les années de nos recherches.

Tab. 18: Corrélation de rang d'après Kendall entre les précipitations et le recouvrement

Période	n	tau	z	p
11.5. - 17.5.	42	-0.555	-5.18	<0.0001
18.8. - 22.5.	29	-0.431	-3.82	0.0001
3.6. - 15.6.	39	-0.491	-4.96	<0.0001
25.6. - 28.6.	43	-0.099	-1.08	0.28
9.7. - 11.7.	45	-0.389	-4.46	<0.0001

Tab. 19: Nombres cumulés des nichées qui ont été commencées à différents dates (les numéros de pentades correspondent aux numéros dans le tab. 21)

	Total des 3 espèces		Locustelle luscinioïde		Mésange à moustaches		Bruant des roseaux	
Pentade	nombre de nids cummulés	%	nombre de nids cummulés	%	nombre de nids cummulés	%	nombre de nids cummulés	%
18	1	0.3	0	0.0	1	1.2	0	0.0
19	5	1.6	0	0.0	5	6.0	0	0.0
20	6	1.9	0	0.0	6	7.1	0	0.0
21	8	2.5	0	0.0	8	9.5	0	0.0
22	13	4.1	1	0.9	12	14.3	0	0.0
23	27	8.5	1	0.9	26	31.0	0	0.0
24	64	20.1	10	8.5	43	51.2	11	9.4
25	108	34.0	25	21.4	49	58.3	34	29.1
26	171	53.8	50	42.7	58	69.0	63	53.8
27	199	62.6	60	51.3	60	71.4	79	67.5
28	209	65.7	63	53.8	63	75.0	83	70.9
29	226	71.1	70	59.8	68	81.0	88	75.2
30	238	74.8	72	61.5	71	84.5	95	81.2
31	253	79.6	81	69.2	73	86.9	99	84.6
32	262	82.4	84	71.8	76	90.5	102	87.2
33	278	87.4	92	78.6	79	94.0	107	91.5
34	290	91.2	97	82.9	82	97.6	111	94.9
35	294	92.5	98	83.8	82	97.6	114	97.4
36	303	95.3	105	89.7	82	97.6	116	99.1
37	307	96.5	108	92.3	82	97.6	117	100.0
38	309	97.2	110	94.0	82	97.6	117	100.0
39	312	98.1	111	94.9	84	100.0	117	100.0
40	315	99.1	114	97.4	84	100.0	117	100.0
41	317	99.7	116	99.1	84	100.0	117	100.0
42	318	100.0	117	100.0	84	100.0	117	100.0

Tab. 20: Nombres cummulés des nichées desquelles les jeunes se sont envolés à différents dates (les numéros de pentades correspondent aux numéros dans le tab. 21)

	Total des 3 espèces		Locustelle luscinioïde		Mésange à moustaches		Bruant des roseaux	
Pentade	nombre de nids cummulés	%	nombre de nids cummulés	%	nombre de nids cummulés	%	nombre de nids cummulés	%
23	1	0.3	0	0.0	1	1.2	0	0.0
24	5	1.6	0	0.0	5	6.0	0	0.0
25	5	1.6	0	0.0	5	6.0	0	0.0
26	7	2.2	0	0.0	7	8.3	0	0.0
27	10	3.1	0	0.0	10	11.9	0	0.0
28	24	7.5	1	0.9	23	27.4	0	0.0
29	52	16.4	4	3.4	40	47.6	8	6.8
30	80	25.2	12	10.3	47	56.0	21	17.9
31	142	44.7	33	28.2	58	69.0	51	43.6
32	189	59.4	54	46.2	60	71.4	75	64.1
33	204	64.2	60	51.3	63	75.0	81	69.2
34	221	69.5	65	55.6	68	81.0	88	75.2
35	231	72.6	70	59.8	70	83.3	91	77.8
36	248	78.0	76	65.0	73	86.9	99	84.6
37	256	80.5	82	70.1	75	89.3	99	84.6
38	273	85.8	87	74.4	79	94.0	107	91.5
39	284	89.3	93	79.5	82	97.6	109	93.2
40	294	92.5	98	83.8	82	97.6	114	97.4
41	300	94.3	103	88.0	82	97.6	115	98.3
42	306	96.2	107	91.5	82	97.6	117	100.0
43	309	97.2	110	94.0	82	97.6	117	100.0
44	311	97.8	110	94.0	84	100.0	117	100.0
45	312	98.1	111	94.9	84	100.0	117	100.0
46	317	99.7	116	99.1	84	100.0	117	100.0
47	317	99.7	116	99.1	84	100.0	117	100.0
48	318	100.0	117	100.0	84	100.0	117	100.0

Tab. 21: Numéros de pentade et dates correspondantes

Pentade	du ... au ...
18	27.3.-31.3.
19	1.4.-5.4.
20	6.4.-10.4.
21	11.4.-15.4.
22	16.4.-20.4.
23	21.4.-25.4.
24	26.4.-30.4.
25	1.5.-5.5.
26	6.5.-10.5.
27	11.5.-15.5.
28	16.5.-20.5.
29	21.5.-25.5.
30	26.5.-30.5.
31	31.5.-4.6.
32	5.6.-9.6.
33	10.6.-14.6.

Pentade	du ... au ...
34	15.6.-19.6.
35	20.6.-24.6.
36	25.6.-29.6.
37	30.6.-4.7.
38	5.7.-9.7.
39	10.7.-14.7.
40	15.7.-19.7.
41	20.7.-24.7.
42	25.7.-29.7.
43	30.7.-3.8.
44	4.8.-8.8.
45	9.8.-13.8.
46	14.8.-18.8.
47	19.8.-23.8.
48	24.8.-28.8.

Fig. 6: Distribution de fréquences pour les dates de débuts de ponte (les numéros de pentades correspondent aux numéros dans le tableau 32)

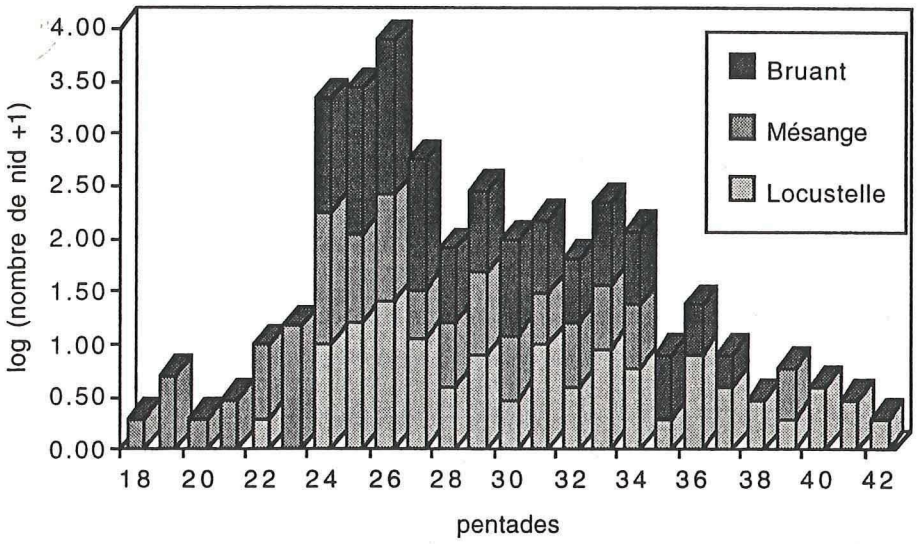


Fig. 7: Distribution de fréquences pour les dates de l'envol des jeunes (les numéros de pentades correspondent aux numéros dans le tableau 32)

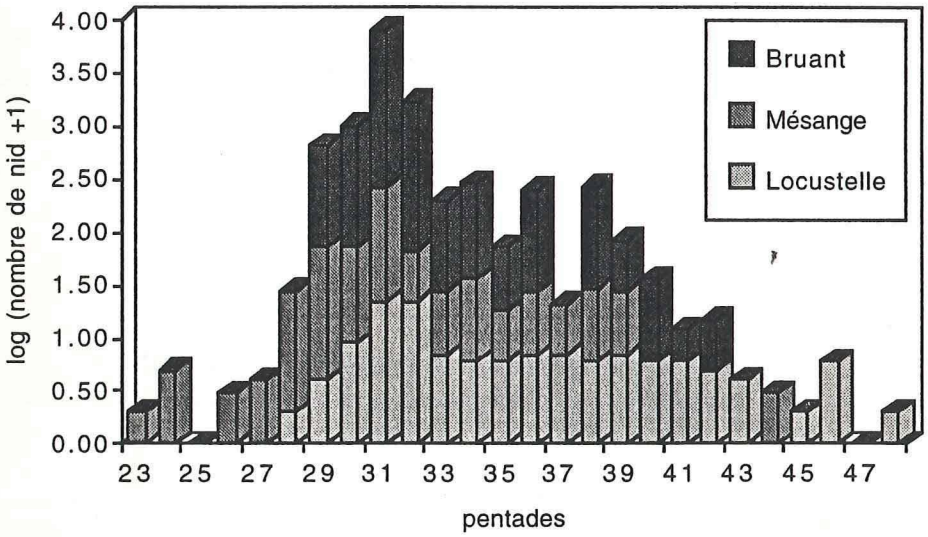
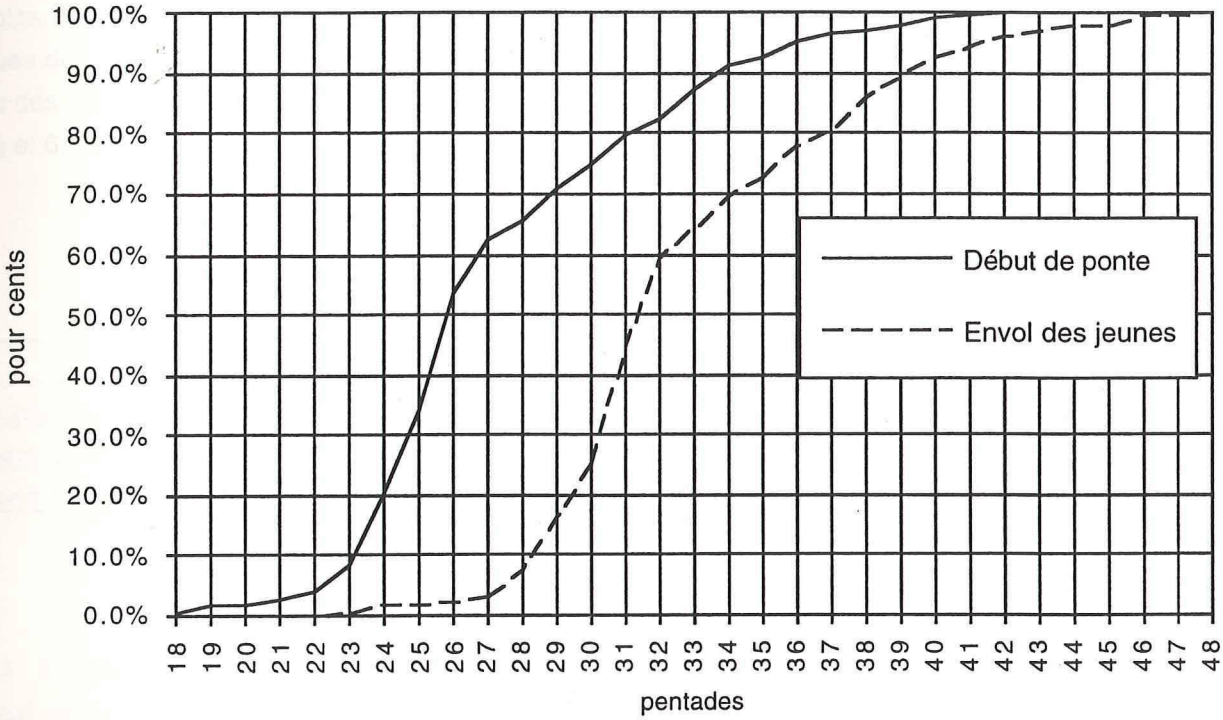


Fig. 8: Fréquence cumulée des dates de début de ponte et des dates de l'envol des jeunes pour le total des trois espèces (les numéros de pentades correspondent aux numéros dans le tableau 21)



4.4 Succès de reproduction

4.4.1 Nichées réussies

Un "nid réussi" est un nid duquel au moins un jeune s'envole. Au total, 80% (!) des nids trouvés étaient des nids réussis (tab. 22). Ces valeurs oscillaient chez les trois espèces entre 60 et 95% suivant les années, mais en gros, elles étaient assez constantes. 56 nids n'ont pas eu d'envol de jeunes.

Tab. 22: Taux de nids réussis (n: nombre de nids trouvés)

	avant 1991		1991		1992		1993		Total	
	n	% réussit	n	% réussit	n	% réussit	n	% réussit	n	% réussit
Locustelle luscinioïde	16	94	6	83	37	78	45	84	104	83.7
Mésange à moustaches	24	63	18	78	11	91	10	70	63	73.0
Bruant des roseaux	46	89	10	80	26	81	27	63	109	79.8
Total	86	83	34	79	74	81	82	76	276	79.7

4.4.2 Nombre de jeunes envolés

En moyenne, de 2,50 a 3,35 jeunes par nids se sont envolés (tab. 23). La moyenne pour les trois espèces ensemble est de 3,04 jeunes par nid (748 jeunes pour 246 nids). Pour pouvoir déterminer le nombre de jeunes s'étant envolés par couple et par année, il faudrait pouvoir reconnaître chacun des couples. En 1992 et 1993, nous avons bagué une grande partie des locustelles examinées avec des bagues de couleurs, ce qui nous a permis de connaître le succès total pour ces couples (les territoires avec des mâles seuls ne sont pas considérés): 6,1 jeunes par couple se sont envolés en 1992 (n=12 nids) et 6,7 jeunes en 1993 (n=15 nids).

Tab. 23: Nombre de jeunes envolés par nid (y compris les nichées échouées)

	1990	1992	1993	1985-1993	nombre de jeunes	nombre de nids
Locustelle luscinioïde	4.1	3.2	3.1	**3.35**	318	95
Mésange à moustaches	2.6	3.9	1.3	**2.50**	125	50
Bruant des roseaux	3.7	2.8	2.0	**3.02**	305	101

4.4.3 Prédation

Le taux de prédation était de 3,4% pour les nids trouvés jusqu'en 1991, de 12,3% pour ceux trouvés en 1992 et de 10,7% pour ceux trouvés en 1993. Seuls 22 nids sur 295 (7,5%) ont été victimes de prédateurs (tab. 24). Jones (1972) et Schranck (1972) ont remarqué qu'un recouvrement élevé des nids résultait en un taux de prédation moins élevé. Dans notre étude, nous avons remarqué les degrés de recouvrement suivants pour des nids étant victimes de prédateurs: 20%, 30%, 2x40%, 50%, 3x60%, 75%, 3x80%, 3x90%, 4x95%, 2x100%. La plupart du temps nous ne pouvions pas exactement déterminer le prédateur. Si les prédateurs sont des petits mammifères ou des râles d'eau, le recouvrement du nid ne joue aucun rôle. Pikulski (1986) a découvert chez la locustelle luscinioïde que la profondeur de l'eau était en moyenne moins grande pour les nids victimes de prédateurs que pour les nichées réussies. Nous avons pu faire la même constatation; mais par contre chez nous le nombre de nids victimes de prédateurs restait bas.

Tab. 24: Taux de nids prédatés

	n	nids prédatés	%
Locustelle luscinioïde	106	7	6.6
Mésange à moustaches	75	5	6.7
Bruant des roseaux	114	10	8.8
Total	295	22	7.5

4.4.4 Inondations

12 nids sur 299 (4%) ont été inondés (tab. 25). Les 22 nids restant sans envol de jeunes ont probablement subit des pertes dues aux précipitations ou au froid, ou alors ont été abandonnés.

Tab. 25: Taux de nids inondés

	n	nids inondés	%
Locustelle luscinioïde	109	3	2.8
Mésange à moustaches	76	5	6.6
Bruant des roseaux	114	4	3.5
Total	299	12	4.0

4.4.5 Comportement des oiseaux en cas de pertes de nichées

Chez la **locustelle luscinioïde**, 1 couple sur 10 quitta le territoire après la perte de sa nichée. Tous les autres recommencèrent tout de suite la construction d'un nouveau nid, car nous avons pu constater le début de la ponte après quelques jours seulement pour les nichées de remplacement (1x après 2-6 j, 2x4 j, 3x5 j, 1x5-7 j, 1x9-13 j, 1x17-23 j). Dirkx (1939) a remarqué le début d'une nouvelle ponte après 4-10 jours pour 5 nids perdus (moyenne: 6,6 j). En Pologne, 3 couples qui avaient perdu leurs nids recommencèrent après 9 à 11 jours la ponte d'une nichée de remplacement (Pikulski 1986). Dans la zone que nous avons examinée, un couple de **mésanges à moustaches** a recommencé 5 jours après la perte d'une nichée à pondre de nouveaux oeufs. D'après Wawrzyniak & Sohns (1986) les femelles pondent le premier oeuf d'une nichée de remplacement 5 à 9 jours, en général 6 jours après la perte d'une première nichée. Trois nichées perdues de **bruants des roseaux** ont également été remplacées rapidement. Les nouveaux oeufs ont été pondus après 5 jours, après 5-10 jours, et après 6-8 jours. D'après Hermann (1982/83), les bruants pondent le premier oeuf de la nichée de remplacement 6 jours après la perte de l'ancienne nichée (n=8).

Lindemann (1988) a remarqué un déplacement important des territoires après une augmentation extrême du niveau d'eau de 429,49 m (3 juin) à 430,24 m (22 juin) en 1987 à Cheyres. A cause de l'inondation, toutes les deuxièmes nichées déjà commencées ont été détruites, et une grande partie des emplacements idéaux pour les nids se trouvaient sous l'eau. Si les oiseaux perdent leurs nichées à cause d'une inondation, il semblerait qu'ils recommencent tout de suite une nouvelle nichée près de l'ancien nid - au cas où ils retrouvent des emplacements idéaux pour leurs nids après cette inondation. Par contre, si une région est aussi changée après une inondation que les oiseaux ne la reconnaissent plus en tant qu'habitat, ils quittent la région.

4.5 Développement des effectifs de couples nicheurs pendant ces dernières années

Depuis plusieurs années, la densité de couples nicheurs des oiseaux des roseaux est recensée systématiquement dans trois régions différentes sur la rive sud du lac de Neuchâtel (Antoniazza 1988, 1991 & en prép.). A Cheyres, ces recherches ont déjà commencé en 1985, à Gletterens en 1986, et à Chevroux en 1988. Le tableau 26 représente les densités découvertes pendant les différentes années.

Les locustelles montrent un trend vers une augmentation à Cheyres, ainsi qu'à Gletterens. Pour les mésanges, on ne remarque aucune tendance dans ces deux régions. Cette espèce niche souvent en colonies. La "densité" dans un secteur précis varie donc beaucoup selon l'endroit de la colonie. Les bruants montrent un trend vers une augmentation qu'à Gletterens. A l'aide du nombre total de couples dans les trois régions et de la surface totale de toutes les régions, on a pu calculer la densité pour la surface totale, ce qui a permis d'examiner des augmentations ou diminutions éventuelles pendant les

dernières années. Chez la locustelle luscinioïde et chez le bruant, nous avons noté un trend fortement positif pour la surface totale, ainsi que pour le logarithme de la densité. Les mésanges ne montrent à nouveau aucune tendance vers une augmentation ou une diminution (tab. 27, fig. 9).

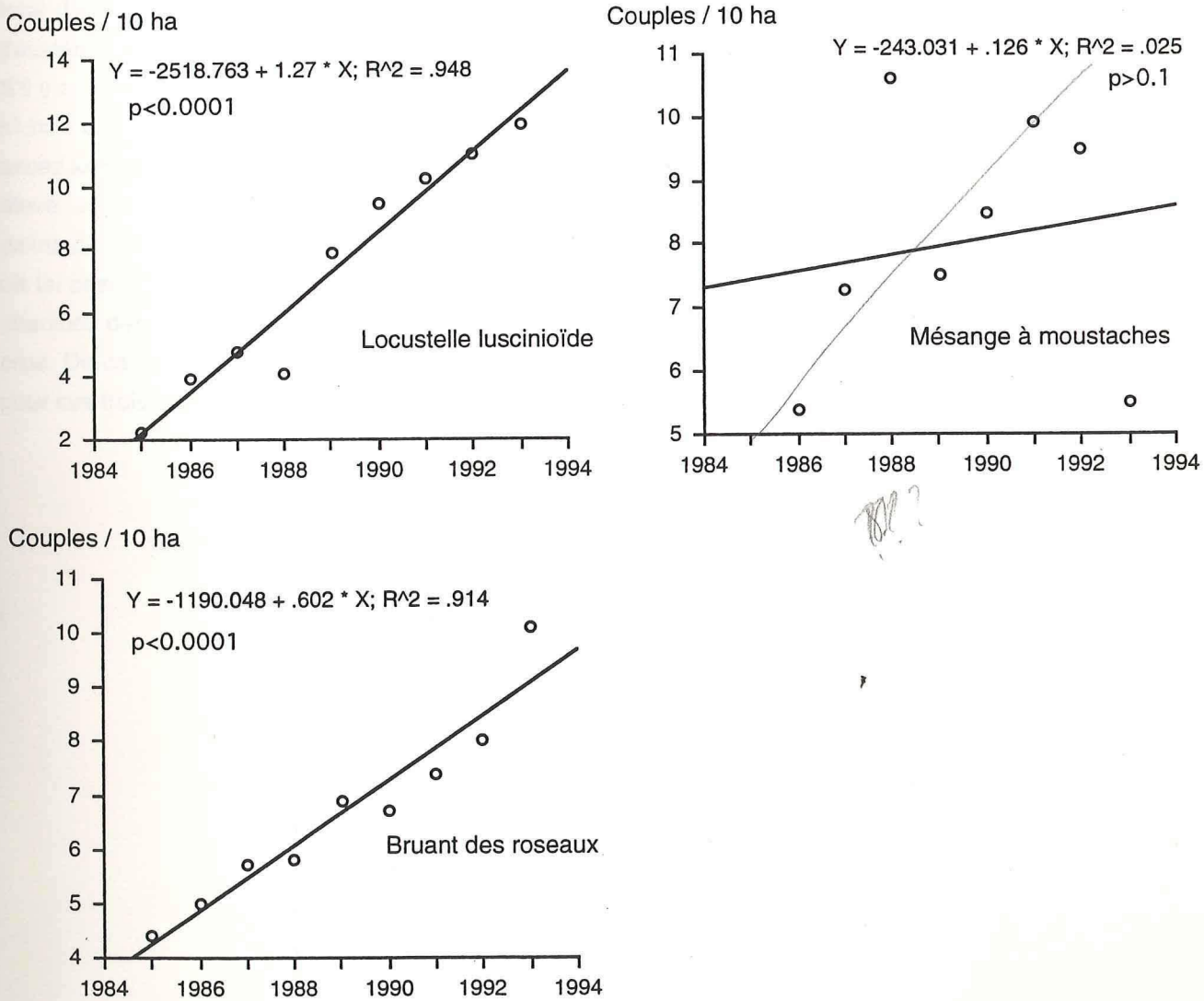
Tab. 26: Evolution des densités de population (couple par ha) de 1976 à 1993 à Gletterens, Chevroux et Cheyres (d'après Antioniazza 1979, 1988, 1991 et comm.pers.)

Locstelle luscinioïde	Cheyres	Chevroux	Gletterens
1976	4,2		9,0
1985	2,2	6,0	
1986	2,7		4,8-5,9
1987	2,2	4,6-5,4	8,0
1988	2,2	6,3	4,7-5,3
1989	6,0	12,6	7,3
1990	4,4	17,4	10,4
1991	4,4	19,5	11,4
1992	4,9	21,6	11,4-12,0
1993	5,5	16,8	16,3
Mésange à moustaches			
1976			
1985		3,8-5,6	
1986			5,2-5,6
1987		4,3-4,9	7,3
1988		8,4-12,6	9,3-12,0
1989		8,4-12,6	5,3-5,9
1990		14,7-18,9	2,6-3,9
1991		14,7-16,8	5,7-7,0
1992		15,8-20,0	3,8-5,1
1993		7,4-10,5	3,2-3,8
Bruant des roseaux			
1976	7,5		8-10
1985	4,4	3,8-5,0	
1986	4,9		5,2
1987	5,5	2,0-2,6	6,0
1988	6,0	5,3	6,0
1989	4,9	6,8	9,3
1990	3,6	10,5	8,1
1991	4,4	10,5	8,9
1992	4,9	8,4	11,4
1993	7,1	9,5	13,9

Tab. 27: Corrélation de rang de Spearman entre les densités totales (nombre total par surface totale) et les années 1985 à 1993 (avec et sans transformation logarithmique)

	Densité - année		log (densité) - année	
	Rho	p	Rho	p
Locustelle luscinioïde	0.983	0.005	0.954	0.007
Mésange à moustaches	0.238	0.529	0.232	0.617
Bruant des roseaux	0.983	0.005	0.954	0.007

Fig. 9: Evolution des densités de population (nombre total sur la surface totale des zones d'étude) des trois espèces (d'après Antoniazza 1988, 1991 et com. pers.). Régression: Locustelle luscinioïde et Bruant des roseaux: p<0.0001, Mésange à moustaches: p>0,1.



4.6 Effets de différents niveaux d'eau

4.6.1 Calcul des pertes à attendre en cas d'inondations

A l'aide des hauteurs absolues des nids et des dates d'envols des oiseaux, on peut calculer la perte théorique due à l'inondation pour n'importe quel niveau d'eau et n'importe quel jour (respectivement pentades) (voir tab. 30). On sait combien de pour cent des nichées contiennent des oeufs ou des jeunes dans une pentade donnée (tab. 29), et combien de pour cent des nids se trouvent au-dessous d'un niveau donné (tab. 28).

Les valeurs du tableau 30 ne sont valables que si, pendant une saison de nidification, il y a *qu'une* forte augmentation du niveau du lac, comme c'était le cas en 1985, 86, 87, 89, 91, 92 et 93. Quelles sont les pertes pour les oiseaux s'il y a une deuxième augmentation du niveau d'eau? Dans le tableau 30, nous ne tenons pas compte du fait qu'après une première augmentation du niveau d'eau une partie des nichées est déjà inondée. Si le niveau du lac se trouve déjà au-dessus de 429,50 m après une première augmentation, le nombre de nids concernés après une deuxième inondation est plus restreint. Le taux total de nids inondés se compose des pertes dues à la première inondation *et* des pertes dues à la deuxième inondation.

S'il y a suffisamment de temps entre deux inondations, les oiseaux peuvent recommencer une nouvelle nichée entre les deux. Si le niveau du lac avant une inondation se trouve déjà, pendant une période assez longue, au-dessus de 429,50 m, les oiseaux sont obligés de construire leurs nids à un niveau plus élevé, ce qui veut dire que les hauteurs absolues des nids ne correspondent plus à notre modèle de distribution des niveaux d'eau (les valeurs dans le tableau 28 changent). Quelles seraient les pertes dans un tel cas? Pour obtenir un nouveau modèle de distribution, nous considérons seulement les hauteurs absolues des nids qui se trouvent au-dessus du niveau absolu correspondant au niveau du lac avant la crue. De cette manière, on obtient les sommes des fréquences données dans le tableau 31. Les effets pour ces trois scénarios sont exprimés en pour cent de nichées inondées dans les tableaux 32-34.

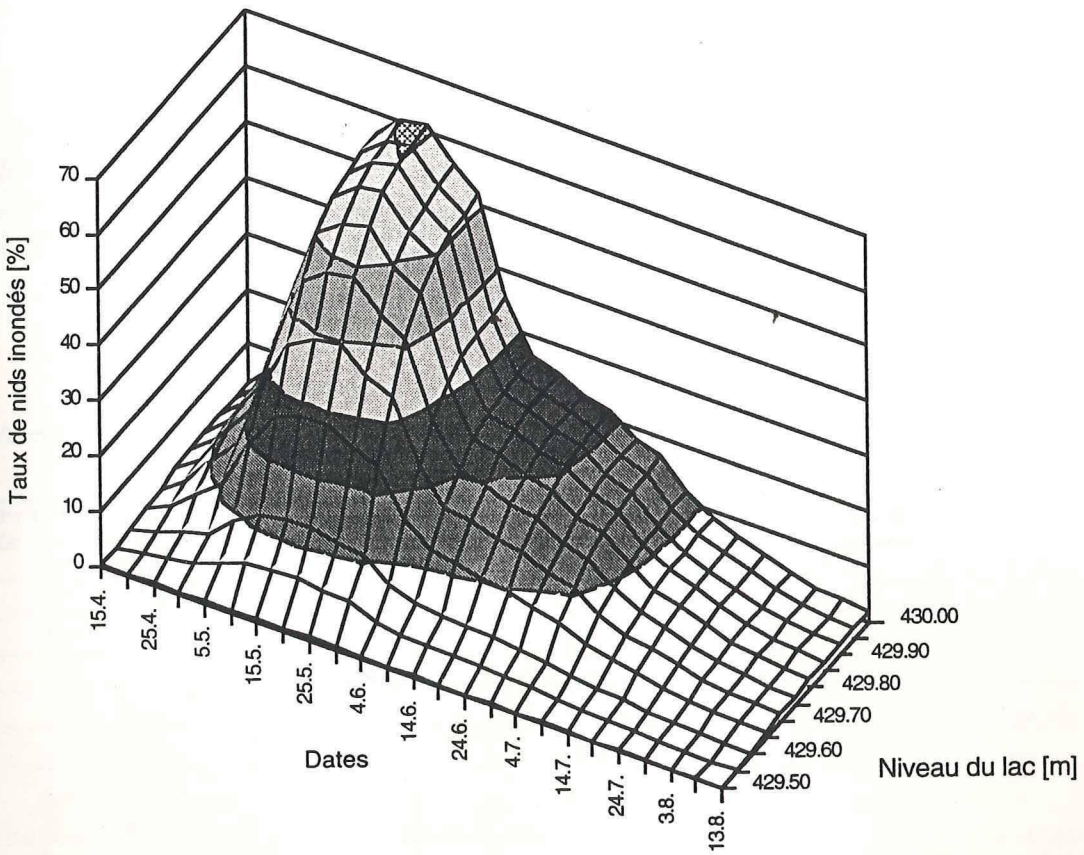
Tab. 28: Fréquences cumulées des nids construits en-dessous de différents niveaux

jusque'au niveau ...	taux de nid
429.50 m	0.8 %
429.55 m	10.2 %
429.60 m	20.4 %
429.65 m	45.7 %
429.70 m	63.8 %
429.75 m	78.3 %
429.80 m	88.2 %
429.85 m	94.1 %
429.90 m	96.5 %
429.95 m	97.6 %
430.00 m	98.8 %

Tab. 29: Taux de nids contenants des oeufs ou des jeunes à différentes dates

Date	Taux de nids
15 avril	3.1 %
20 avril	7.5 %
25 avril	16.1 %
30 avril	23.6 %
5 mai	43.1 %
10 mai	57.2 %
15 mai	61.1 %
20 mai	62.0 %
25 mai	56.2 %
30 mai	52.8 %
4 juin	35.8 %
9 juin	26.4 %
14 juin	25.1 %
19 juin	23.0 %
24 juin	21.7 %
29 juin	18.2 %
4 juillet	16.7 %
9 juillet	12.0 %
14 juillet	8.8 %

Fig. 10: Taux de nids inondés suite à des crues du lac à différents niveaux et à differentes dates



Tab. 30: Conséquences hypothétiques des crues du lac à différents niveaux pour le succès de reproduction des locustelles luscinioïdes, mésanges à moustaches et bruant des roseaux. En haut: niveaux du lac; colonne à gauche: dates. Exemple: Une crue au niveau 429,80 m dans la pentade du 15 au 19 juin inonde 20,3 % de toute les nichées de la saison. Toutes les données en pour cent.

jusque au ...	429.50	429.55	429.60	429.65	429.70	429.75	429.80	429.85	429.90	429.95	430.00
15.4.	0.0	0.3	0.6	1.4	2.0	2.4	2.7	2.9	3.0	3.0	3.1
20.4.	0.1	0.8	1.5	3.4	4.8	5.9	6.6	7.1	7.2	7.3	7.4
25.4.	0.1	1.6	3.3	7.4	10.3	12.6	14.2	15.2	15.5	15.7	15.9
30.4.	0.2	2.4	4.8	10.8	15.1	18.5	20.8	22.2	22.8	23.0	23.3
5.5.	0.3	4.4	8.8	19.7	27.5	33.7	38.0	40.6	41.6	42.1	42.6
10.5.	0.5	5.8	11.7	26.1	36.5	44.8	50.5	53.8	55.2	55.8	56.5
15.5.	0.5	6.2	12.5	27.9	39.0	47.8	53.9	57.5	59.0	59.6	60.4
20.5.	0.5	6.3	12.6	28.3	39.6	48.5	54.7	58.3	59.8	60.5	61.3
25.5.	0.4	5.7	11.5	25.7	35.9	44.0	49.6	52.9	54.2	54.9	55.5
30.5.	0.4	5.4	10.8	24.1	33.7	41.3	46.6	49.7	51.0	51.5	52.2
4.6.	0.3	3.7	7.3	16.4	22.8	28.0	31.6	33.7	34.5	34.9	35.4
9.6.	0.2	2.7	5.4	12.1	16.8	20.7	23.3	24.8	25.5	25.8	26.1
14.6.	0.2	2.6	5.1	11.5	16.0	19.7	22.1	23.6	24.2	24.5	24.8
19.6.	0.2	2.3	4.7	10.5	14.7	18.0	20.3	21.6	22.2	22.4	22.7
24.6.	0.2	2.2	4.4	9.9	13.8	17.0	19.1	20.4	20.9	21.2	21.4
29.6.	0.1	1.9	3.7	8.3	11.6	14.3	16.1	17.1	17.6	17.8	18.0
4.7.	0.1	1.7	3.4	7.6	10.7	13.1	14.7	15.7	16.1	16.3	16.5
9.7.	0.1	1.2	2.4	5.5	7.7	9.4	10.6	11.3	11.6	11.7	11.9
14.7.	0.1	0.9	1.8	4.0	5.6	6.9	7.8	8.3	8.5	8.6	8.7
19.7.	0.1	0.7	1.5	3.3	4.6	5.6	6.4	6.8	6.9	7.0	7.1
24.7.	0.0	0.6	1.1	2.5	3.4	4.2	4.8	5.1	5.2	5.3	5.3
29.7.	0.0	0.4	0.8	1.7	2.4	3.0	3.4	3.6	3.7	3.7	3.8
3.8.	0.0	0.3	0.6	1.3	1.8	2.2	2.5	2.6	2.7	2.7	2.8
8.8.	0.0	0.2	0.4	1.0	1.4	1.7	1.9	2.1	2.1	2.1	2.2
13.8.	0.0	0.2	0.4	0.9	1.2	1.5	1.7	1.8	1.8	1.9	1.9

Tab. 31: Fréquences cumulées des nids en-dessous de différents niveaux, si avant la crue le niveau du lac avait déjà atteint 429.60 m, resp. 429.70 m, resp. 429.80 m.

si toutes les hauteurs absolues des nids ≥429,60 m	Taux de nids en-dessous du niveau ...	si toutes les hauteurs absolues des nids ≥429,70 m	Taux de nids en-dessous du niveau ...	si toutes les hauteurs absolues des nids ≥429,80 m	Taux de nids en-dessous du niveau ...
429.65	27.7%	429.75	37.0%	429.85	51.7%
429.70	49.1%	429.80	64.2%	429.90	72.4%
429.75	67.9%	429.85	82.7%	429.95	82.8%
429.80	81.8%	429.90	90.1%	430.00	93.1%
429.85	91.2%	429.95	93.8%		
429.90	95.0%	430.00	97.5%		
429.95	96.9%				
430.00	98.7%				

Tab. 32: Conséquences hypothétiques des crues du lac à différents niveaux pour le succès de reproduction des trois espèces, si avant la crue le niveau du lac avait déjà atteint 429.60 m. En haut: niveaux du lac; colonne à gauche: dates. Toutes les données en pour cent.

	429.65	429.70	429.75	429.80	429.85	429.90	429.95	430.00
15.4.	0.9	1.5	2.1	2.5	2.8	2.9	3.0	3.1
20.4.	2.1	3.7	5.1	6.1	6.8	7.1	7.3	7.4
25.4.	4.5	7.9	10.9	13.2	14.7	15.3	15.6	15.9
30.4.	6.5	11.6	16.0	19.3	21.5	22.4	22.9	23.3
5.5.	11.9	21.2	29.3	35.3	39.3	40.9	41.8	42.5
10.5.	15.8	28.1	38.8	46.8	52.2	54.3	55.4	56.5
15.5.	16.9	30.0	41.5	50.0	55.7	58.0	59.2	60.3
20.5.	17.2	30.4	42.1	50.7	56.5	58.9	60.1	61.2
25.5.	15.6	27.6	38.2	46.0	51.3	53.4	54.5	55.5
30.5.	14.6	25.9	35.9	43.2	48.2	50.2	51.2	52.1
4.6.	9.9	17.6	24.3	29.3	32.6	34.0	34.7	35.3
9.6.	7.3	13.0	17.9	21.6	24.1	25.1	25.6	26.1
14.6.	7.0	12.3	17.0	20.5	22.9	23.8	24.3	24.8
19.6.	6.4	11.3	15.6	18.8	21.0	21.9	22.3	22.7
24.6.	6.0	10.7	14.7	17.8	19.8	20.6	21.0	21.4
29.6.	5.0	8.9	12.4	14.9	16.6	17.3	17.6	18.0
4.7.	4.6	8.2	11.3	13.7	15.2	15.9	16.2	16.5
9.7.	3.3	5.9	8.1	9.8	10.9	11.4	11.6	11.8
14.7.	2.4	4.3	6.0	7.2	8.0	8.4	8.5	8.7
19.7.	2.0	3.5	4.9	5.9	6.6	6.8	7.0	7.1
24.7.	1.5	2.7	3.7	4.4	4.9	5.1	5.2	5.3
29.7.	1.1	1.9	2.6	3.1	3.5	3.6	3.7	3.8
3.8.	0.8	1.4	1.9	2.3	2.6	2.7	2.7	2.8
8.8.	0.6	1.1	1.5	1.8	2.0	2.1	2.1	2.2
13.8.	0.5	0.9	1.3	1.6	1.7	1.8	1.8	1.9

4.6.2 Calcul des pertes en cas d'inondations à l'aide des hauteurs des nids

Nous avons montré au chapitre 4.2.3 que les hauteurs absolues des nids (tab. 7) diffèrent significativement pour différentes années (1990 à 1993), mais que ce n'est pas le cas pour les hauteurs des nids (tab. 6). En 1991 les hauteurs absolues moyennes des nids étaient les plus basses, tandis qu'en 1990 elles étaient les plus élevées. Le niveau d'eau pendant la saison de nidification était également le plus bas en 1991 et le plus élevé en 1990 (fig. 2). Malgré la variation des niveaux d'eau, les hauteurs des nids restèrent les mêmes en moyenne pour toutes les espèces au cours de différentes années. Pour les trois espèces, les hauteurs absolues des nids ont une corrélation fortement positive, et les hauteurs des nids une corrélation fortement négative avec le niveau du lac le jour du début de la ponte (tableaux 13 & 14; pour toutes les espèces ensemble: hauteur absolue des nids: $r=-0,271$, $p<0,0001$). Il semblerait donc que les oiseaux construisent leurs nids à une certaine distance de la surface de l'eau, mais qu'ils ne peuvent pas éviter l'eau en les construisant jusqu'à une hauteur indéfinie, à cause de la structure des laiches.

Par la suite, il s'agissait d'essayer de juger des effets d'une augmentation du niveau d'eau grâce à la distribution connue des hauteurs des nids. Pour chacune des pentades, on connaît le pourcentage des nids qui contiennent des oeufs ou des jeunes (tab. 29). Si on multiplie ces valeurs par le nombre de nids qui se trouvent au-dessous d'une hauteur donnée (tab. 35), on obtient le nombre de nids inondés pour

différentes pentades et pour des crues à différents niveaux (tab. 36). Dans les figures 12 et 13, les effets causés par des augmentations sont visibles. Une augmentation de 10 cm correspond environ à une augmentation jusqu'à un niveau de 429,60 m, et une augmentation de 30 cm environ à une augmentation jusqu'à un niveau de 429,80 m (comparer tab. 36 avec tableaux 30 & 32).

Si deux inondations se suivent à peu de temps d'intervalle, une partie des nichées est encore sous l'eau à cause de la première inondation quand la deuxième se produit. Pour calculer les pertes à attendre dans ce cas, il faut soustraire la valeur de la partie droite du tableau 35 qui correspond la hauteur atteinte à la première inondation (partie gauche du tableau 35) à la valeur qui correspond à la hauteur atteinte par la deuxième inondation. Puis les valeurs du tab. 29 sont multipliées par ces différences. Selon la hauteur atteinte lors de la première augmentation du niveau d'eau, on obtient de nouvelles valeurs. Pour calculer les pertes totales de la saison, on additionne ces valeurs aux pertes calculées pour la première inondation.

Tab. 33: Conséquences hypothétiques des crues du lac à différents niveaux pour le succès de reproduction des trois espèces, si avant la crue le niveau du lac avait déjà atteint 429.70 m. En haut: niveaux du lac; colonne à gauche: dates. Toutes les données en pour cent.

	429.75	429.80	429.85	429.90	429.95	430.00
15.4.	1.1	2.0	2.6	2.8	2.9	3.0
20.4.	2.8	4.8	6.2	6.8	7.0	7.3
25.4.	6.0	10.3	13.3	14.5	15.1	15.7
30.4.	8.7	15.2	19.5	21.3	22.1	23.0
5.5.	15.9	27.7	35.6	38.8	40.4	42.0
10.5.	21.2	36.7	47.3	51.5	53.7	55.8
15.5.	22.6	39.2	50.5	55.1	57.3	59.6
20.5.	22.9	39.8	51.3	55.9	58.2	60.5
25.5.	20.8	36.1	46.5	50.6	52.7	54.8
30.5.	19.5	33.9	43.7	47.6	49.5	51.5
4.6.	13.2	23.0	29.6	32.3	33.6	34.9
9.6.	9.8	16.9	21.8	23.8	24.8	25.7
14.6.	9.3	16.1	20.8	22.6	23.5	24.5
19.6.	8.5	14.8	19.0	20.7	21.6	22.4
24.6.	8.0	13.9	17.9	19.6	20.4	21.2
29.6.	6.7	11.7	15.1	16.4	17.1	17.7
4.7.	6.2	10.7	13.8	15.0	15.7	16.3
9.7.	4.4	7.7	9.9	10.8	11.3	11.7
14.7.	3.3	5.6	7.3	7.9	8.3	8.6
19.7.	2.7	4.6	6.0	6.5	6.8	7.0
24.7.	2.0	3.5	4.5	4.9	5.1	5.3
29.7.	1.4	2.4	3.1	3.4	3.6	3.7
3.8.	1.0	1.8	2.3	2.5	2.6	2.7
8.8.	0.8	1.4	1.8	2.0	2.1	2.1
13.8.	0.7	1.2	1.6	1.7	1.8	1.9

Tab. 34: Conséquences hypothétiques des crues du lac à différents niveaux pour le succès de reproduction des trois espèces, si avant la crue le niveau du lac avait déjà atteint 429.80 m. En haut: niveaux du lac; colonne à gauche: dates. Toutes les données en pour cent.

	429.85	429.90	429.95	430.00
15.4.93	1.6	2.2	2.6	2.9
20.4.93	3.9	5.4	6.2	7.0
25.4.93	8.3	11.7	13.3	15.0
30.4.93	12.2	17.1	19.5	22.0
5.5.93	22.3	31.2	35.7	40.1
10.5.93	29.6	41.4	47.4	53.3
15.5.93	31.6	44.2	50.6	56.9
20.5.93	32.1	44.9	51.3	57.7
25.5.93	29.1	40.7	46.5	52.3
30.5.93	27.3	38.2	43.7	49.2
4.6.93	18.5	25.9	29.6	33.3
9.6.93	13.6	19.1	21.9	24.6
14.6.93	13.0	18.2	20.8	23.4
19.6.93	11.9	16.7	19.0	21.4
24.6.93	11.2	15.7	18.0	20.2
29.6.93	9.4	13.2	15.1	16.9
4.7.93	8.6	12.1	13.8	15.5
9.7.93	6.2	8.7	9.9	11.2
14.7.93	4.5	6.4	7.3	8.2
19.7.93	3.7	5.2	6.0	6.7
24.7.93	2.8	3.9	4.5	5.0
29.7.93	2.0	2.8	3.1	3.5
3.8.93	1.4	2.0	2.3	2.6
8.8.93	1.1	1.6	1.8	2.0
13.8.93	1.0	1.4	1.6	1.8

Tab. 35: Fréquences cummulées des hauteurs des nids

jusqu'à la hauteur ...	Taux de nids
5 cm	1.1 %
10 cm	8.4 %
15 cm	21.2 %
20 cm	45.8 %
25 cm	69.2 %
30 cm	82.8 %
35 cm	93.8 %
40 cm	96.7 %
45 cm	98.2 %
50 cm	98.5 %

Tab. 36: Perte théorique pour différentes élévations du niveau du lac à des dates différentes. En haut: élévation du niveaux du lac en cm; colonne à gauche: dates. Toutes les données en pour cent.

Dates	0-<5	5-<10	10-<15	15-<20	20-<25	25-<30	30-<35	35-<40	40-<45	45-<50
15.4.	0.0	0.3	0.7	1.4	2.1	2.6	2.9	3.0	3.0	3.1
20.4.	0.1	0.6	1.6	3.4	5.2	6.2	7.0	7.3	7.4	7.4
25.4.	0.2	1.4	3.4	7.4	11.1	13.3	15.1	15.6	15.8	15.9
30.4.	0.3	2.0	5.0	10.8	16.3	19.5	22.1	22.8	23.2	23.2
5.5.	0.5	3.6	9.1	19.7	29.8	35.7	40.4	41.7	42.3	42.5
10.5.	0.6	4.8	12.1	26.2	39.6	47.4	53.7	55.3	56.2	56.3
15.5.	0.7	5.1	13.0	28.0	42.3	50.6	57.3	59.1	60.0	60.2
20.5.	0.7	5.2	13.1	28.4	42.9	51.3	58.2	60.0	60.9	61.1
25.5.	0.6	4.7	11.9	25.7	38.9	46.5	52.7	54.3	55.2	55.4
30.5.	0.6	4.4	11.2	24.2	36.5	43.7	49.5	51.1	51.8	52.0
4.6.	0.4	3.0	7.6	16.4	24.8	29.6	33.6	34.6	35.2	35.3
9.6.	0.3	2.2	5.6	12.1	18.3	21.9	24.8	25.5	25.9	26.0
14.6.	0.3	2.1	5.3	11.5	17.4	20.8	23.5	24.3	24.6	24.7
19.6.	0.3	1.9	4.9	10.5	15.9	19.0	21.6	22.2	22.6	22.7
24.6.	0.2	1.8	4.6	9.9	15.0	18.0	20.4	21.0	21.3	21.4
29.6.	0.2	1.5	3.9	8.3	12.6	15.1	17.1	17.6	17.9	17.9
4.7.	0.2	1.4	3.5	7.6	11.6	13.8	15.7	16.1	16.4	16.4
9.7.	0.1	1.0	2.5	5.5	8.3	9.9	11.3	11.6	11.8	11.8
14.7.	0.1	0.7	1.9	4.0	6.1	7.3	8.3	8.5	8.6	8.7

4.6.3 Comparaison entre les valeurs calculées et les valeurs constatées

Nous avons évalué les niveaux du lac au cours de la saison de nidification pour ces dernières années (1985 à 1993) avec nos modèles:

1993: 1er cas
1992: 1er cas
1991: 1er cas
1990: 2ème ou 3ème cas
1989: 1er cas
1988: 3ème cas
1987: d'abord 3ème puis 2ème cas
1986: deux fois 3ème cas
1985: 2ème ou 3ème cas

1er cas: seulement une inondation;
2ème cas: seconde inondation peu de temps après la première;
3ème cas: augmentation du niveau après avoir déjà été au-dessus de 429,50 m, éventuellement après une première augmentation

Ensuite, nous avons calculé les pertes hypothétiques dues aux inondations à l'aide des hauteurs absolues des nids (voir chap. 4.6.1) et à l'aide des hauteurs des nids (voir chap. 4.6.2), et nous les avons comparées avec les pertes constatées en 1986 et de 1990 à 1993 (tab. 37). La différence entre les

valeurs constatées et celles calculées grâce aux hauteurs absolues des nids est de 1 à 6%. Nous n'avons malheureusement pratiquement pas de données pour l'année 1987, qui est une exception. Mais d'après les données de Lindemann (1988), les premières nichées n'ont pratiquement pas été inondées. La plupart des deuxièmes nichées, par contre, ont été inondées, ce qui correspond assez bien à notre valeur calculée avec les hauteurs absolues des nids. La différence entre les valeurs constatées et calculées grâce aux hauteurs des nids est de 0,5 à 2% pour les années 1990 à 1993. On peut mettre la différence de 16% en 1986 sur le compte de notre modèle, qui ne considère pas le fait que les possibilités de construire un nid sont restreintes vers le haut si le niveau du lac reste élevé, p.ex. au-dessus de 429,70 m pendant une assez longue période, ce qui fut le cas en 1986. Au cas où le niveau d'eau est élevé, les oiseaux doivent construire leurs nids aux emplacements idéaux restants et ne peuvent plus respecter une distance minimale au-dessus de la surface de l'eau. Dans ce cas, les valeurs de la partie droite du tableau 35 sont au-dessous des valeurs réelles.

Il semblerait donc qu'il soit préférable de calculer les valeurs à partir des hauteurs absolues des nids plutôt qu'à partir des hauteurs des nids, pour les années où le niveau du lac reste pendant une assez longue période au-dessus de 429,65 m durant la saison de nidification. Pour les années 1990 à 1993, les deux méthodes de calcul étaient à peu près aussi précises l'une que l'autre. Nous devons aussi considérer que la possibilité d'un nombre plus faible de jeunes, dû au fait que les adultes auraient renoncé à se reproduire à cause des fortes inondations (p.ex. en 1987), n'a pas été calculée. Évidemment, il s'agit aussi dans ce cas de pertes qui se répercutent sur la dynamique de la population.

Tab. 37: Comparaison des pertes (nids inondés) *calculées* avec les pertes *constatées*
(Pour l'année 1985, il n'est pas clair combien de nids ont été inondé (22 % ou 57 %), car le niveau d'eau s'abaissait lentement après la première crue. Donc nous ne connaisons pas la distribution des fréquences des hauteurs absolues des nids avant la deuxième crue)

Année	Taux de nids inondés(*calculés* d'après les hauteurs absolue de nids)	Taux de nids inondés (*calculés* d'après les hauteurs de nids)	Taux de nids inondés *constatés*
1993	**2 %**	**2 %**	**1 %** (1 sur 86)
1992	**5 %**	**2 %**	**2 %** (1 sur 65)
1991	**2 %**	**0,5 %**	**0 %** (0 sur 35)
1990	**10 % ou 11 %**	**4 %**	**6 %** (4 sur 71)
1989	**2 %**	**0,5 %**	-
1988	**5 %**	**4 %**	-
1987	21 + 21 = **42 %**	6 + 16 = **22 %**	-
1986	11+ 22 = **33 %**	3 + 8 = **11 %**	**27 %** (6 sur 22)
1985	**22 % oder 57 %***	**55 %**	-

4.6.4 Proportion des couples nichant dans des régions inondées par le lac directement

Les pourcentages hypothétiques des tableaux 28 et 30 ne tiennent compte que des surfaces de roseaux qui se font inonder directement par le lac. L'augmentation du niveau du lac dépend des précipitations. Les précipitations sont sont également la cause d'augmentations du niveau d'eau dans les régions séparées du lac, mais celles-ci ne peuvent pas être réglées. En 1992, nous avons recensé 230 à 260 locustelles luscinioïdes sur la rive sud du lac de Neuchâtel. Entre 55 et 66% de ces territoires se

trouvaient dans des régions qui sont en contact direct avec l'eau du lac (Fanel; canal de la Broye-Cudrefin; Portalban-Chevroux). Entre 32 et 39% des territoires se trouvaient dans des parcelles de roseaux qui ne sont pas inondées par le lac à un niveau du lac de 429,60 m (Cudrefin-Portalban; La Corbière - Estavayer; Cheyres - Yvonand - Champ-Pittet). Par contre, nous ne savons pas si les petites surfaces de roseaux entre Chevroux et La Motte se font inonder par le lac. A ces endroits, nous y avons trouvé 10 à 12 chanteurs. La taille de la population de mésanges à moustaches et sa distribution au bord de la rive sud ne sont pas tout à fait connues. En 1987, leur population a été estimée à plus de 80 couples (Antoniazza 1988). Mais comme plus de la moitié des habitats idéaux pour la nidification sont en contact direct avec l'eau du lac, donc inondés par le lac directement, et qu'une grande partie des mésanges nichent entre Chevroux et Portalban, nous pouvons supposer que la partie des nids en danger d'inondation par une augmentation du niveau du lac est à peu près la même que pour la locustelle luscinioïde.

4.6.5 Evolution présumée de la population des locustelles luscinioïdes pour différents succès de reproduction

Nous disposons d'assez de données au sujet du succès de reproduction de la locustelle pour pronostiquer à long terme l'évolution de la population lors de différents scénarios d'inondations. Malheureusement, nous ne savons pratiquement rien aujourd'hui sur la mortalité chez les jeunes et très peu sur la mortalité chez les adultes. Cependant nous pouvons calculer, pour différents taux de survie à l'aide de "tableaux de vie" et des matrices de Leslie, le taux de reproduction nécessaire pour que la population ne diminue pas à moyen terme.

Par nichée réussie, nous avons trouvé 3,74±1,25 jeunes à l'envol. Pratiquement tous les parents ont deux nichées par an, très rarement trois. Ainsi, sans compter les inondations ou les prédations, environ 7,5 jeunes sont élevés par an et par couple. Le taux de prédation est de 0 à 12 % selon les années. Si on prend, pour simplifier, un taux constant de 10 % de perte par prédation, on obtient, sans compter les inondations, un chiffre de 6,7 jeunes élevés par an et par couple. Si nous savons combien de jeunes par an et par couple sont nécessaires et combien de jeunes peuvent être élevés, s'il n'y a pas d'iondations, nous pouvons calculer combien de pertes dues aux inondations sont supportables pour que la croissance de la population ne soit pas affectée (tab. 38).

Nos valeurs de plus de 6 jeunes envolés par an et par couple suffisent largement pour maintenir la population (tab. 39 et fig. 11, Aebischer & Meyer 1993). S'il arrive des inondations (comme en 1987, où une partie des premières nichées et toutes les deuxièmes nichées ont été inondées) pendant plusieurs années de suite, le succès de reproduction ne suffit plus à maintenir la population . Un taux de survie de 60 % chez les adultes et de 40 % ou plus chez les jeunes serait alors nécessaires - valeurs qui sont très probablement au-dessus des valeurs réelles.

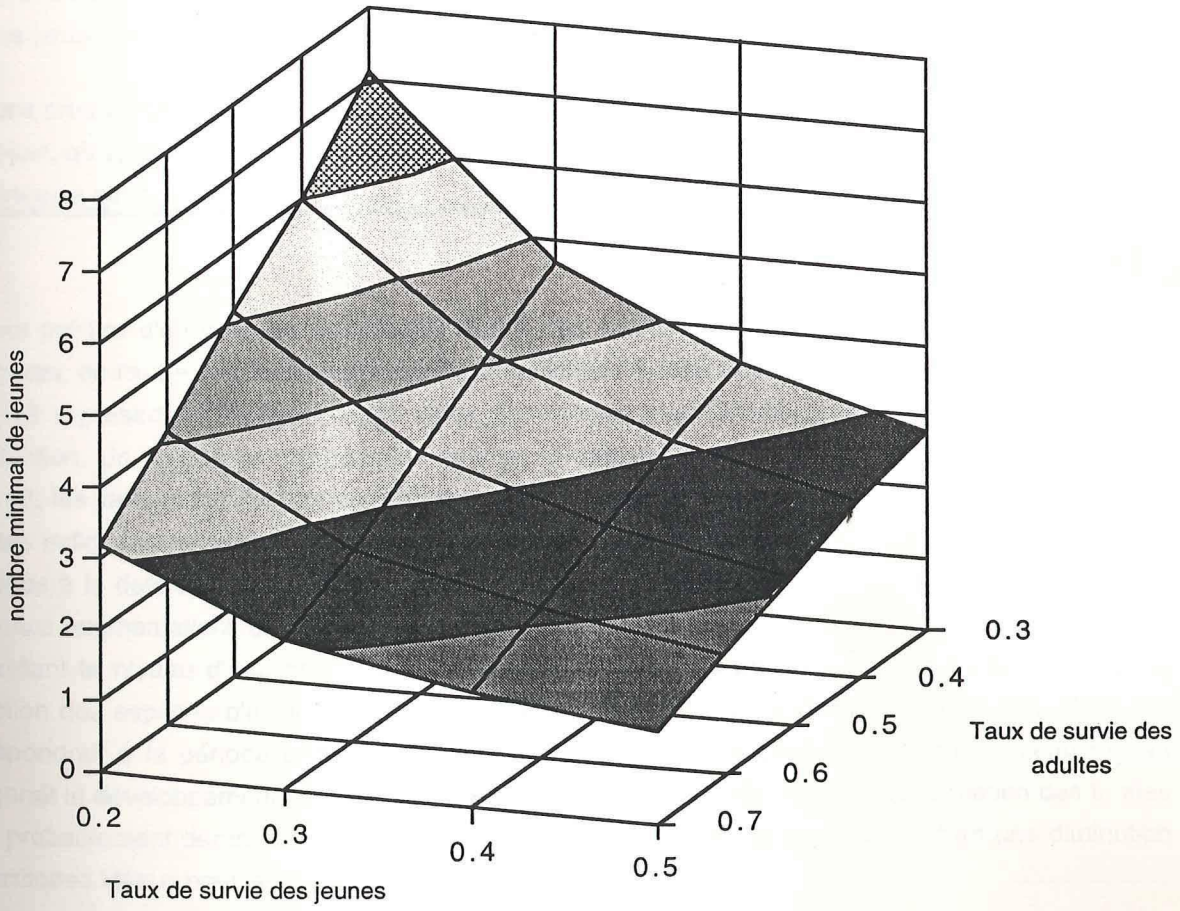
Tab. 38: Pertes supportables (taux de nichées) par des inondations pour que la population de locustelle luscinioïde ne diminue pas (pour différents taux de survie chez les adultes et chez les jeunes)

	Taux de survie des jeunes			
Taux de survie des adultes	**20%**	**30%**	**40%**	**50%**
40%	10%	39%	54%	63%
50%	24%	49%	61%	69%
60%	39%	60%	69%	75%

Tab. 39: Nombre de jeunes à l'envol (par couple et par an) nécessaire pour éviter une diminution de la population de locustelle luscinioïde (pour différents taux de survie chez les adultes et chez les jeunes)

	Taux de survie des jeunes			
Taux de survie des adultes	**20%**	**30%**	**40%**	**50%**
40%	6.0	4.1	3.1	2.5
50%	5.1	3.4	2.6	2.1
60%	4.1	2.7	2.1	1.7

Fig. 11: Nombre de jeunes nécessaire (par couple et par an) pour éviter une diminution de la population de locustelle luscinioïde (pour différents taux de survie chez les adultes et chez les jeunes)



5. Évolution idéale du niveau du lac pour la protection des oiseaux

D'après les résultats du chapitre 4, nous pouvons tirer les conclusions suivantes:

- Si le niveau du lac reste au-dessous de 429,50 m pendant toute la saison de nidification, aucun nid ne se fait inonder par les changements dus au niveau d'eau.

- Si le niveau d'eau atteint sa hauteur maximale avant la mi-avril, et que par la suite il n'y a plus aucune crue importante, aucun nid ne sera inondé. Mais le niveau d'eau ne devrait pas dépasser les 429,70 m et en aucun cas les 429,80 m, car de ce fait une grande partie des emplacements possibles pour la construction des nids se trouverait sous l'eau, ce qui amènerait les oiseaux à renoncer à la reproduction où à quitter la zone.

- Une légère crue (jusqu'à 10 cm) résulte en une perte de 10% au plus, car seuls 10% des nids sont construits dans ce domaine.

- Les pertes à attendre à cause des élévations du niveau d'eau pendant la saison de nidification (mi-avril à fin-juillet) sont données dans les tableaux 30, 32, 33, et 36. Les conséquences d'une augmentation du niveau d'eau sont les pires du début à la fin mai, car 45-60% de tout les nids contiennent des oeufs ou des jeunes pendant ce mois (voir tab. 29).

- Si une crue pendant la saison de nidification est inévitable, elle porte à moins de conséquences après la mi-juin, où après fin juin , car à peu près deux tiers, respectivement trois quarts des nichées sont déjà terminées à ce moment.

On peut prédire d'un côté les dommages dus à des augmentations du niveau d'eau de différentes envergures, de l'autre, les dommages causés aux nichées à différentes époques de l'année. Les figures 12 et 13 représentent l'influence des deux paramètres mentionnés auparavant sur le succès de reproduction. Un succès de reproduction optimal correspond à 100 pour cent sur l'ordonnée. Dans la figure 13, les valeurs sur l'ordonnée correspondent au pourcentage de nids se trouvant au-dessus des hauteurs indiquées sur l'abscisse et, dans la figure 13, au pourcentage de nids qui n'ont pas d'oeufs ou de jeunes à la date indiquée sur l'abscisse. Le tableau 40 représente une simplification des effets de différentes augmentations du niveau d'eau.

En gardant le niveau d'eau moyen tel qu'il l'était ces dernières années, il serait préférable pour la protection des espèces d'avoir des inondations avant le début mai plutôt qu'en mai et en juin, ce qui correspondrait à la période principale de nidification. Une baisse générale du niveau d'eau moyen changerait le développement et la structure de la végétation au fil des années. La formation des touffes serait probablement dérangée, et la surface de roseaux diminuée, ce qui résulterait en une diminution des territoires idéaux pour les oiseaux.

Fig. 12: Succès de reproduction suite à des élévations d'eau à différents niveaux (indépendement de la date). 100 % = succès optimal

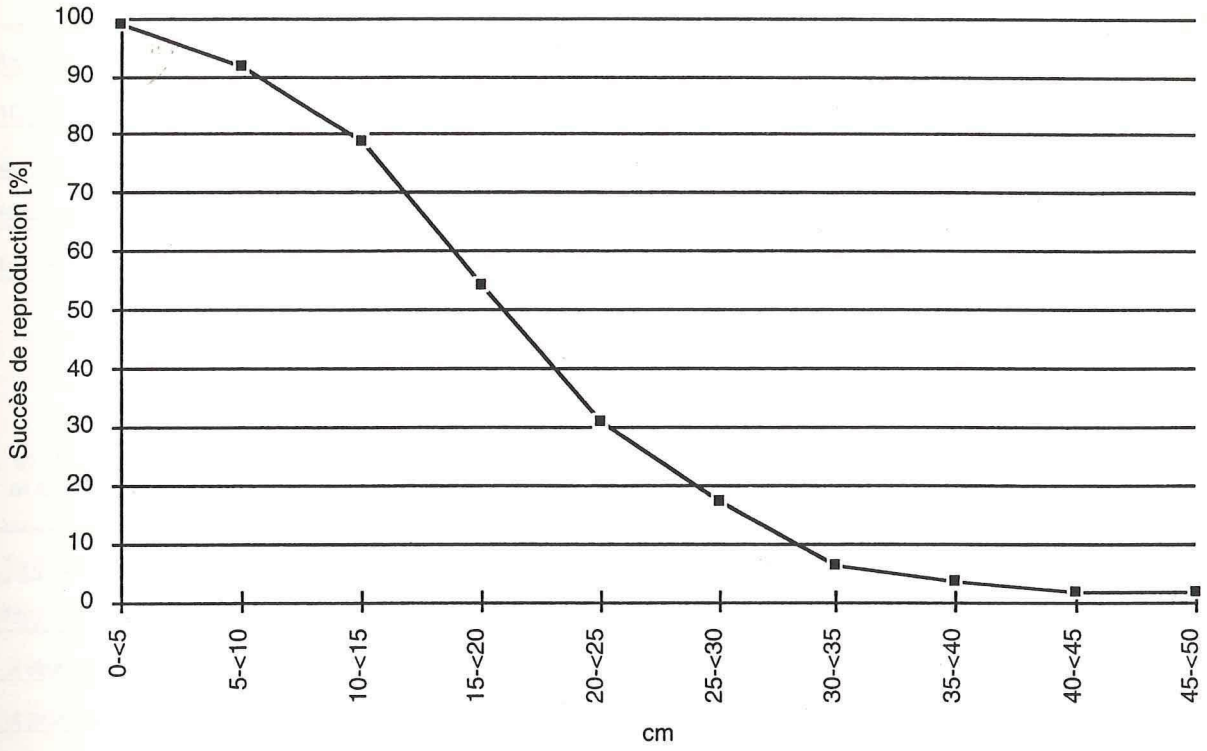
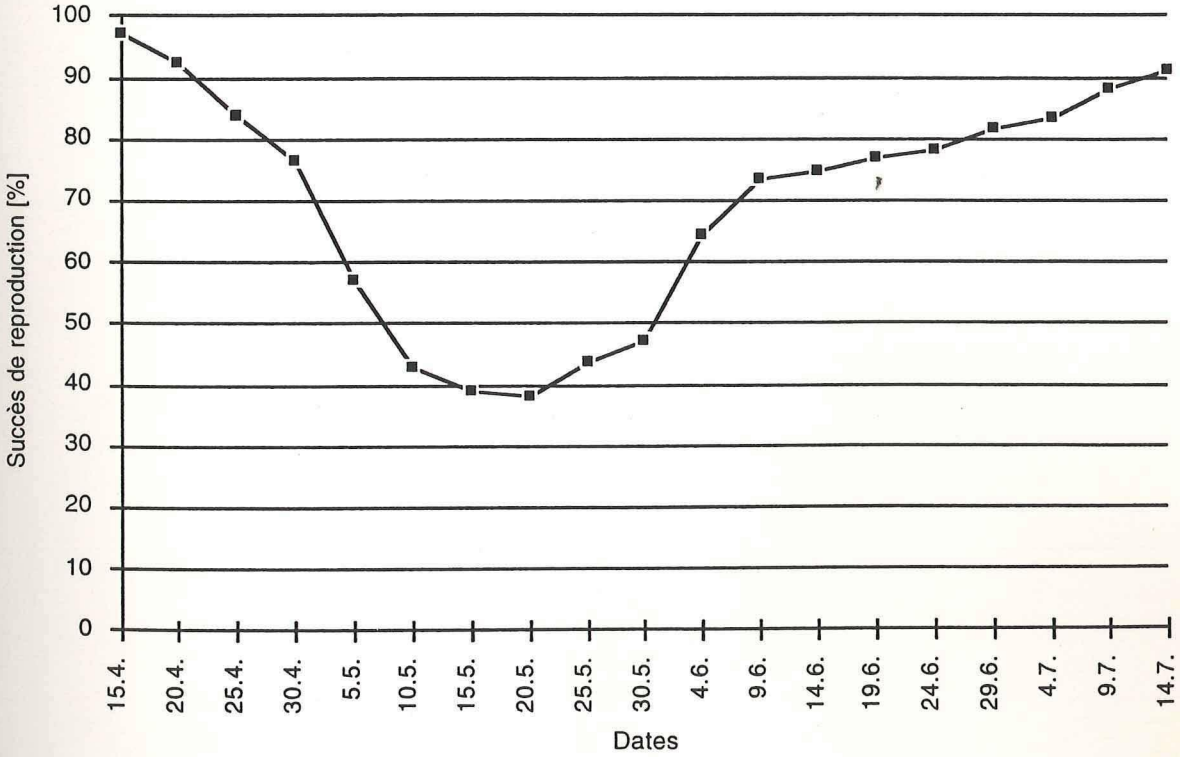


Fig. 13: Succès de reproduction suite à des crues à différentes dates (indépendement de l'importance de la crue). 100 % = succès optimal



Tab. 40: Représentation simplifiée des conséquences de différentes crues

	Elévation jusqu'au niveau 429,60 m	Elévation jusqu'au niveau 429,70 m	Elévation jusqu'au niveau 429,80 m		Elévation de 10 cm	Elévation de 20 cm	Elévation de 30 cm
≈ fin avril	≈ 5 %	≈ 15 %	≈ 20 %		≈ 5 %	≈ 15 %	≈ 20 %
≈ 10 mai	≈ 10 %	≈ 35 %	≈ 50 %		≈ 10 %	≈ 30 %	≈ 50 %
≈ 20 mai	≈ 10 %	≈ 40 %	≈ 50 %		≈ 10 %	≈ 35 %	≈ 50 %
≈ début juin	≈ 5-10 %	≈ 20 %	≈ 30 %		≈ 5 %	≈ 20 %	≈ 30 %
≈ fin juin	≈ 5 %	≈ 10 %	≈ 15 %		< 5 %	≈ 10 %	≈ 15 %

Tab. 41: Evolution d'une population d'après son succès de reproduction pour différentes taux de survie des jeunes et des adultes. "-": la population diminue; "≈const.": la population reste stable; "+": la population augmente

Taux de survie des jeunes:	20 %	20 %	30 %	30 %	40 %	40 %	50 %
Taux de survie des adultes:	40 %	60 %	40 %	60 %	60 %	70 %	70 %
2 jeunes par couple par an	-	-	-	-	-	-	-
4 jeunes par couple par an	-	-	-	-	≈const.	+	+
6 jeunes par couple par an	-	-	-	+	+	+	+
8 jeunes par couple par an	-	-	≈const.	+	+	+	+

6. Evolution de la population à long terme

Afin de pouvoir décrire la dynamique d'une population, il faut connaître les variables démographiques comme le taux de naissance, la mortalité juvénile, la mortalité des adultes, l'espérance de vie moyenne et le taux de retour (pour les migrateurs). Ce genre de connaissances nécessite des études faites sur de longues durées et une surveillance des entières populations. Et malgré cela, il reste un facteur d'insécurité chez les migrateurs qui sont infidèles au site de nidification, car on ne sait pas quelle partie de la population s'établit ailleurs l'année suivante.

Pour nos populations, nous ne connaissons ni la mortalité des adultes, ni celle des jeunes. Mais d'après Cody (1971), la mortalité annuelle des adultes chez les passereaux est de 40 à 60% et la mortalité des jeunes, depuis le moment de l'envol jusqu'à la fin de la première année, est de 60 à 70%. D'après ces chiffres, il faudrait théoriquement que 2,5 à 3,3 jeunes par couple et par année s'envolent pour qu'une population reste stable. Pendant les 5 dernières années en tout cas, les trois espèces examinées au bord du lac de Neuchâtel ont atteint ces valeurs. Le changement d'une seule des variables démographiques mentionnées (p.ex. un taux de naissances ou d'envols diminué à cause d'inondations) peut fortement influencer le développement des effectifs (Pulliam, Dunning & Liu 1992). Si, lors d'une seule année catastrophique, beaucoup de pertes sont occasionnées, elles peuvent être compensées pendant les années qui suivent (comme cela a déjà été observé pour beaucoup de passereaux). Berthold & Querner (1979) estiment un taux de fluctuation naturel de 20-30% pour les passereaux. Après l'année exceptionnelle 1987 où pratiquement toutes les deuxièmes nichées avaient été inondées, le trend vers une augmentation de population a été interrompu pendant quelques temps chez la locustelle luscinioïde et le bruant des roseaux (voir fig. 9). La densité de locustelles luscinioïdes était légèrement plus basse en 1988 qu'en 1987, et celle des bruants était à peu près la même pour les deux années. Mais en 1989 déjà, les populations suivaient à nouveau le trend vers une augmentation.

Nous avons simulé le développement de la population pendant 20 ans avec Ramas Age (Applied Biomathematics) pour différents taux de reproduction (2, 4, 6 ou 8 jeunes par couple et par année) et différentes probabilités de survie (20-50% pour les jeunes jusqu'à une année s'étant déjà envolés et 40-70% pour les adultes) (voir tab. 41). En tant que valeurs pour la taille des populations de départ, nous avons choisi, pour différentes classes d'âge, des valeurs dans l'ordre de grandeur des valeurs observées (jeunes: 0-400, adultes d'une année: 400-500, durée de vie maximale: 6 ans). Si l'on considère un succès de reproduction (jusqu'au moment de l'envol) de seulement deux jeunes en moyenne par couple et par année (en considérant également les couples n'ayant pas réussi), la population n'est capable de survivre dans aucun cas. Pour un taux de survie de 60% pour les adultes et de 40% pour les jeunes, il faut que 4 jeunes s'envolent par couple et par année pour que la population ne diminue pas. Les pertes d'une année à catastrophes peuvent être compensées dans tous les cas. Même si pendant deux ans il n'y a pas eu de nidification, la population n'est pas encore mise en danger.

Le nombre de grandes inondations qui auront lieu après l'introduction de la réglementation sur la régulation du niveau du lac n'est pas encore connue, donc il n'est pas encore possible de prédire exactement quel sera le développement de la population.

La perte des nichées commencées au début de la saison de nidification a probablement un effet plus fort sur le développement de la population que la perte de nichées commencées tardivement. Certes, la plupart des couples recommencent une nichée de remplacement tout de suite après la perte de leur première nichée. Mais après l'envol de cette nichée de remplacement le temps ne suffit plus forcement pour une deuxième nichée. De plus, les jeunes d'une nichée commencée tôt dans la saison survivent souvent avec plus de probabilité jusqu'à l'âge de reproduction, au printemps de l'année suivante, que les jeunes issus d'une nichée tardive.

Un niveau d'eau trop bas peut aussi avoir des conséquences négatives sur le monde des oiseaux. Les grèbes huppées, ainsi que d'autres espèces (p.ex. les rousserolles turdoïdes) profitent des inondations car, dans ce cas, une plus grande surface de roseaux correspond à leurs besoins pour un habitat. D'après Renevey (1989), une diminution du niveau d'eau pendant la saison de nidification de la grèbe huppée résulte en une perte de 10% des nichées au bord du lac de Neuchâtel, parce que les nids se retrouvant à sec ne sont plus atteignables à la nage. D'après Dementjev (1969), Dirkx (1939), et Erhard & Spitz (1964) les locustelles luscinioïdes ne fondent leur nid que dans les régions inondées, et Mildenberger (1958) découvrit qu'un niveau d'eau à la baisse mène à une diminution de l'effectif, et qu'un bas niveau d'eau sur une certaine période peut mener à l'abandon du biotope.

7. Résumé

De 1990 à 1993, nous avons trouvé 260 nids de locustelles luscinioïdes, de mésanges à moustaches, et de bruants des roseaux. Pour chaque nid, nous avons déterminé la hauteur et le contenu des nids, ainsi que le succès de reproduction. Nous avons également analysé la végétation entourant ces nids. Pour toutes les espèces, les hauteurs des nids dépendent en premier lieu de la structure des touffes de laiches, mais aussi du niveau d'eau au début de la ponte. Les hauteurs des nids sont les mêmes pour toutes les espèces et tous les secteurs examinés. De ce fait, les locustelles luscinioïdes, les mésanges à moustaches et les bruants des roseaux sont exposés aux inondations à part égale. Dans les régions qui se font inonder par l'eau du lac directement, nous avons pu déterminer les hauteurs absolues des nids à partir des hauteurs des nids au-dessus de la surface de l'eau et du niveau du lac qui est connu. Pour ces données il n'y a pas de différences entre les espèces ni les secteurs. Contrairement aux hauteurs des nids, les hauteurs absolues des nids sont dépendantes du niveau d'eau et sont donc différentes suivant les années. Plus le niveau d'eau au moment de la construction du nid est élevé, plus les hauteurs absolues des nids sont élevées. Les trois espèces semblent construire leurs nids à une certaine distance de la surface de l'eau. Pour un niveau d'eau élevé, cela n'est possible que dans une certaine mesure, car la structure des touffes de laiches ne permet la construction d'un nid que jusqu'à une certaine hauteur.
Les mésanges à moustaches commencent à nicher au début avril, les locustelles luscinioïdes et les bruants des roseaux à la fin avril. La période de nidification dure à peu près jusqu'à fin juillet.
Pour les mésanges à moustaches, le succès de reproduction déterminé au bord du lac de Neuchâtel (2.50 jeunes envolés par nid) correspond à celui donné dans la littérature. Pour les locustelles luscinioïde (3.35 jeunes envolés par nid) et les bruants des roseaux (3.02 jeunes envolés par nid), par contre, nous avons eu des valeurs nettement plus élevées. Le taux de prédation (7.5 %) et la quantité de nids inondés (4.0 %) restèrent étonnamment bas. Un succès de reproduction comme celui des années 1990 à 1993 suffirait à préserver les effectifs pour toutes les espèces, et probablement à faire augmenter les populations de locustelles et de bruants, ce que nous avons d'ailleurs observé ces dernières années.
D'après les hauteurs des nids, les hauteurs absolues des nids et la phénologie de nidification, nous pouvons prédire les pertes à venir pour différentes évolutions du niveau du lac au cours de la saison de nidification. Nous expliquons les effets de différents niveaux d'eau dans les détails et nous comparons les valeurs calculées avec les pertes déterminées. Les différences se trouvent dans l'ordre de grandeur de quelques pour cent, mais les pertes restent très basses pour ces quatre années. Si le niveau du lac reste supérieur à 429,60 m durant un certain temps pendant la saison de nidification, il est préférable de calculer les pertes à l'aide du modèle de distribution des hauteurs absolues des nids. Pour une augmentation du niveau d'eau à partir d'un niveau inférieur à 429,50 m, le calcul est plus précis à partir du modèle de distribution des hauteurs des nids. Deux fonctions (fig. 12 et 13) donnent des renseignements sur les dommages causés par une crue du lac à différentes hauteurs, ainsi qu' à différentes dates.

8. Remerciements

Jacques Studer, Myriam Krieg et Mario Tschan nous ont secouru à cartographier les territoires, à chercher les nids et à baguer les oiseaux. Louis-Félix Bersier nous a aidé à analyser les données. La station ornithologique suisse de Sempach a mis à disposition sa bibliothèque, ainsi que les cartes des nids de bruants des roseaux de ces archives, et notamment Raymond Lévêque et Hans Schmid nous ont fourni des informations supplémentaires. Nous aimerions les remercier, ainsi que tous les autres qui nous ont aidé d'une manière ou d'une autre dans notre travail.

9. Littérature citée

Aebischer, A. (1991): Einfluss der Wasserstandsschwankungen des Neuenburgersees auf den Bruterfolg von schilfbewohnenden Singvögeln. Travail de diplôme, Université de Fribourg.

Aebischer, A., M. Antoniazza, V. Antoniazza & D. Meyer (1993): Einfluss der Wasserstandsschwankungen des Neuenburgersees auf den Bruterfolg von schilfbewohnenden Singvögeln. Schlussbericht. Typoscript.

Aebischer, A. & D. Meyer (1993): Periodic disturbances (inundations).and nestig site selection: Life history traits of the savi's Warbler, *Locustella luscinioides.* Abstract, Zoologia '94, Lausanne.

Antoniazza, M. (1979): Les oiseaux nicheurs des marais non-boisés de la Rive Sud du lac de Neuchâtel. Travail de licence, Université de Neuchâtel.

Antoniazza, M. (1988): Gestion des zones naturelles (rapp. no 5): Effets de l'entretien sur l'avifaune nicheuse des marais: 1er rapport/résultats de 1985-87. Cheseaux-Noréaz.

Antoniazza, M. (1991): Gestion des zones naturelles (rapp. no 18): Avifaune nicheuse des marais: rapport intermédiaire/résultats des recensements de 1990. Cheseaux-Noréaz

Antoniazza, V. (1980): Régime alimentaire et autres facteurs d'isolement écologique de trois passereaux nicheurs du marais. Travail de licence, Université de Neuchâtel.

Bauer, K.M. & U.N. Glutz v. Blotzheim (1968): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 8 (Anseriformes 1. Teil). Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt a. M.

Bauer, S. & G. Thielcke (1982): Gefährdete Brutvogelarten in der Bundesrepublik Deutschland und im Lande Berlin: Bestandesentwicklung, Gefährdungsursachen und Schutzmassnahmen. *Vogelwarte* 31: 183-391.

Berset, J. (1949/50): La végétation de la réserve de Cheyres et des rives avoisinantes du lac de Neuchâtel. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 40: 65-94.

Berthold,P., G. Fliege, U. Querner, H. Winkel (1986): Die Bestandesentwicklung von Kleinvögeln in Mitteleuropa: Analyse von Fangzahlen. *J. Orn.* 127 (4): 397-437.

Berthold,P. & U. Querner (1979): Über Bestandesentwicklung und Fluktuationsrate von Kleinvogelpopulationen: Fünfjährige Untersuchungen in Mitteleuropa. *Ornis Fennica* 56: 110-123..

Bezzel, E. & R. Prinzinger (1990): Ornithologie. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.

Blümel, H. (1982): Die Rohrammer. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

Cody, M.L. (1971): Ecological aspects of reproduction. In: Avian biology Vol I, edited by D.S. Farner et al. pp. 461-513. Academic Press, New York.

Dementjev, G.P. (1969): Birds of the Soviet Union, Vol.V. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.

Dirkx, H. (1939): Notes sur Locustella luscinioïdes luscinioïdes. *Le Gerfaut* 29 (1): 1-31.

Erhard, Ch. & F. Spitz (1964): Observation sur l'avifaune des Marais de St. Gond (Marnes). *Oiseaux de France* 14 (no. 1): 44-45.

Feindt, P. & Jung, K. (1968): Bartmeisen: Einblicke in ihr verborgenes Leben. Gebrueder Gerstenberg, Hildesheim.

Ghiot, C. (1971): Portrait du Bruant des roseaux. *Res. Nat. Orn. Bel.* 19: 20-26.

Ghiot, C. (1976): Contribution à l'étude du comportement territorial chez le bruant des roseaux. *Le Gerfaut* 66: 267-305.

Glutz von Blotzheim, U.N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aargauer Tagblatt AG, Aarau.

Hermann, H. (1982/83): Ökologie und Verhalten der Rohrammer in den Amperauen bei Emmering. *Verh. Orn. Ges. Bayern* 23 (5/6): 459-477.

Immelmann, K. (1971): Ecological aspects of periodic reproduction. In: Avian biology Vol. I, edited by D.S. Farner et al. pp. 341-389. Academic Press, New York & London.

Jones, R.E. (1972): Evaluation of nesting cover as protection from magpie predation. *J.Wildl.Manag.* 36 (3): 727-732.

Keller, L. (1969/70): Etude des groupements végétaux de la réserve de Cheyres. *Bull. Soc. Fri. Sc. Nat.* 59: 47-59.

König, O. (1951): Das Aktionssystem der Bartmeise Teil 1 u. 2. *Oesterr. Zool. Zeitschr.* 3: 1-82 u. 247-325.

Lindemann, W. (1988): Die Nistvögel zweier Parzellen des unverholzten Feuchtgebiets am Südostufer des Neuenburgersees. Diplomarbeit, Universität Fribourg.

Mildenberger, H. (1958): Zur Oekologie und Brutbiologie des Rohrschwirls. *J.Ornithol.* 99: 92-99.

Milinski, M. & R. Heller (1978): The influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (Gasterosteus aculeatus L.). *Nature* 275: 642-644.

Pikulski, A. (1986): Breeding biology and ecology of Savi's Warbler at Milicz fish-ponds. *Ptaki Slaska* 4: 2-39.

Pulliam, H., J.B. Dunning & J.G. Liu (1992): Population dynamics in complex landscapes - a case study. *Ecol. Appl.* 2: 165-177.

Renevey,B. (1989): Biologie de la population nicheuse du grêbe huppé, Podiceps cristatus, sur la rive sud-est du lac de Neuchâtel. Dissrtation, Universität Bern.

Roulier, C. (1983): Contribution à l'étude phytosociologique des groupements végétaux non boisés de la rive sud du lac de Neuchatel. *Bull. Soc. Frib. sc. nat.* 72: 75-125.

Schiermann, G. (1924): Locustella luscinioïdes im Kremmer Luch bei Berlin. *J. Orn.* 72 (1): 1-4.

Schiermann, G. (1928): Der Rohrschwirl. *J.Orn.* 76: 660-668.

Schranck, B.W. (1972): Waterfowl nest cover and some predation relationships. *J.Wildl.Manag.* **36** (1): 182-186.

Sokal, R.R. & F.J. Rohlf (1981): Biometry (2. ed.). Freeman and Company, New York.

Ten Kate, C. G. B. (1931): Zur Brutbiologie von Panurus biarmicus. *Beitr. Fortpfl.biol. Vögel* 7 (1): 1-44 u. 7-47.

Ulbricht, H. (1975): Zur Brutbiologie der Rohrammer. *Beitr. Vogelkd.* 21 (6): 452-470.

Wawrzyniak, H. & G. Sohns (1986): Die Bartmeise. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

Zbinden, N. (1989): Beurteilung der Situation der Vogelwelt in der Schweiz in den 1980er Jahren - Rote Liste der gefährdeten und verletzlichen Vogelarten der Schweiz. *Orn. Beob.* 86: 235-241.