

IMPORTANCE DE LA POLYGYNIE DU CINCLE PLONGEUR (*CINCLUS CINCLUS*) DANS LES VOSGES MOYENNES ALSACIENNES

par Robert FOHR¹

Résumé : Comme dans de nombreux autres secteurs, la monogamie constitue le système d'appariement nettement majoritaire de la population de Cincle plongeur étudiée sur le versant alsacien des Vosges moyennes de 2001 à 2014. Cependant l'étude a permis de mettre en évidence un taux global non négligeable de 18 % de mâles appariés à plusieurs femelles durant au moins une saison. La relative proximité d'une majorité des sites de nidification, le morcellement et l'instabilité de l'habitat sur le plan des ressources, et l'important degré d'asynchronisme des cycles de reproduction des femelles permettent d'expliquer ce résultat. Toutefois, les sécheresses survenues certaines années, occasionnant des étiages sévères, peuvent avoir ponctuellement amplifié l'importance de la polygynie.

Plusieurs textes relativement anciens se rapportant aux stratégies d'appariement ont décrit le genre *Cinclus* comme étant monogame (BENT 1948, HANN 1950, BAKUS 1959, VERNER & WILLSON 1969). Toutefois plus récemment, quelques auteurs ont admis dans des contextes particuliers, que certains mâles pouvaient se reproduire avec plusieurs femelles (polygynie) au cours de la même saison de nidification. Qualifiées parfois de « paternités hors couple », ces situations ont été qualifiées de rares ou tout au plus occasionnelles (BIRKEAD & MOLLER 1992, ØIGARDEN 2010). Simultanément, d'autres recherches ont décrit divers cas de polygamie (FUCHS 1970, MORSE 1979, GALBRAITH 1979 in YOERG 1990, SACHER 1980, HANSEN 1981, HEGELBACH 2002). Au cours de ces mêmes décennies, quelques études ont mis en évidence des taux très contrastés, mais la plupart significatifs, de mâles s'appariant avec deux femelles ou davantage (PRICE & BOCK 1973, MARTI 1978, MARZOLIN 1988, YOERG 1990).

C'est dans ce contexte contradictoire qu'une étude a été menée avec l'aide du CRBPO/MNHN dans les Vosges moyennes alsaciennes. Ainsi, entre 2001 et 2014, des baguages et contrôles de plus de 50 couples reproducteurs par an nous ont permis :

- d'évaluer l'importance de la polygynie dans notre zone d'étude et les diverses performances des mâles reproducteurs concernés ou non par ce phénomène ;
- d'analyser comment et pourquoi ce système de reproduction s'est implanté ;
- de mener une réflexion à son propos, sur le plan environnemental.

MÉTHODOLOGIE

L'aire d'étude

Le suivi a été réalisé sur la partie montagnarde de 4 bassins hydrographiques du versant alsacien des Vosges, à la charnière des zones gréseuses et cristallines. Déjà décrits

¹ L'article est dédié à Claude PETIT, décédé en décembre 2018

(FOHR 2007 et 2013), le périmètre de la zone d'étude et ses caractéristiques sont restés globalement comparables dans la durée. Néanmoins, durant ces 14 années de suivi, l'activité humaine a pu modifier l'habitat de l'oiseau affectant ses possibilités de nidification dans un sens ou dans l'autre :

- d'une part, on note la disparition de plus d'une dizaine de sites de nidification à l'est de la zone en approche de la plaine, principalement entre 2005 et 2009 ;
- d'autre part, un nombre comparable de nouvelles implantations a été observé dans quelques fonds de vallées à partir de 2010, surtout dans le secteur ouest de la haute Bruche et de ses affluents.

La détermination des mâles polygames et leurs caractéristiques

Tous les poussins nés au cours du suivi, ainsi que les adultes nicheurs, ont été munis, s'ils n'en étaient pas déjà porteurs, d'une bague métallique. Cette dernière a permis d'une année à l'autre :

- de les identifier de façon certaine après capture et recapture ;
- de comptabiliser divers effectifs selon le type d'appariement ;
- de retracer, autant que possible, l'histoire des individus et donc certains traits de leur comportement, ainsi que la productivité de jeunes à l'envol, la longévité apparente des oiseaux et la dispersion après la naissance.

Pour la plupart des oiseaux, la capture n'a été possible qu'à l'aide d'un filet japonais de 6 à 20 m installé en travers des cours d'eau. Toutefois, l'observation à distance des nids sur l'ensemble du linéaire des territoires, a parfois complété ce dispositif. Ce fut le cas lorsqu'un mâle déjà nicheur et connu sur un site de reproduction (bague) n'a pas pu être capturé à proximité du nid d'une deuxième partenaire pour permettre le contrôle de sa bague. Dans ces conditions, il a fallu surveiller ses déplacements et ses positionnements sur le cours d'eau, afin de s'assurer qu'il était l'unique mâle sur un secteur. Ce fut également le cas lorsqu'il a fallu, chez les mâles reproducteurs optant pour la monogynie ou la polygynie, apprécier sur le plan comportemental un investissement plus important soit dans le soin des oisillons, soit dans les vols de surveillance du domaine afin de limiter l'intrusion de congénères (HANSEN 1981). Ce fut le cas enfin, lors des séries de visites hebdomadaires sur les sites occupés. L'objectif était alors de vérifier la continuité d'une activité de couple au cours du cycle de reproduction, et permettre de relever les dates, la taille des pontes ou nichées déterminant à terme la productivité moyenne à l'envol (FOHR 2013).

Les bagues colorées en plastique n'ont pas été utilisées. Certes, ces dernières auraient parfois pu éviter certaines difficiles opérations de recapture (MARZOLIN 1988), mais les lectures des couleurs auraient parfois été difficiles en raison de l'obscurité régnant généralement près des nids et leurs alentours.

Un mâle a été considéré polygyne s'il a été contrôlé au moins une fois, entre février et juin principalement, dans l'environnement immédiat de deux ou de plusieurs sites de nidification pendant la période de nourrissage des poussins (après leur 7^e jour, quand les yeux sont bien ouverts).

Par rapport à ces critères, on retiendra plus précisément que pour démontrer le cantonnement territorial d'un mâle, une seule capture à proximité d'un nid a été considérée comme suffisante dans la mesure où le remplacement d'un nicheur territorialisé en cours de saison de reproduction survient rarement (TYLER & ORMEROD

1994). Par contre, les cas suivants n'ont pas été considérés comme de la polygynie selon les termes de certains auteurs (BAKUS 1959, MORSE 1979, HANSEN 1981) :

- les changements temporaires de partenaires qui n'ont pas abouti à une ponte effective ;
- les fréquentations de courte durée de quelques mâles ayant courtsisé une seconde femelle pendant qu'une première couvait.

Enfin, la synchronisation ou non des périodes de reproduction des femelles appariées à un même mâle a été étudiée. Nous avons pour cela tenu compte du temps du nourrissage des nichées et surtout de la date de ponte du 1^{er} œuf dans chaque nid (FOHR 2013).

Ainsi, comme le soulignent la plupart des auteurs, plusieurs types de polygynies ont été envisagés :

- les polygynies harem (LACK 1968, PRICE & BOCK 1973, MORSE 1979, HANSEN 1981) où les premiers œufs des pontes respectives sont quasi simultanés, c'est à dire espacés de moins de 7 jours. Dans de tels cas, une contribution du mâle territorial à l'élevage des différentes nichées est difficile ;
- les polygynies asynchrones (HANSEN 1981, MARZOLIN 1988), mais avec un recoupement entre les périodes de nidification des femelles liées à un même mâle. Dans ces cas, une participation partielle et séquentielle du mâle territorial à plusieurs nourrissages plus ou moins décalés est possible ;
- les cas de polygynie successive, où 2 femelles peuvent nicher à la suite l'une de l'autre, soit en des sites plus ou moins distants, soit exceptionnellement dans le même nid au cours d'une saison de reproduction. Dans un tel cas, l'une des femelles présente sur le territoire d'un mâle polygyne a nécessairement dû attendre l'envol de la nichée d'une première partenaire pour pondre ses oeufs. Ce n'est qu'à cette condition que probablement, elle a pu à la fois bénéficier d'un lieu de reproduction et de l'aide d'un mâle auprès de sa nichée, comme dans toute banale situation de monogynie (HANSEN 1981).

Enfin, les valeurs moyennes des paramètres productivité - longévité apparente - dispersion des mâles reproducteurs selon leur stratégie d'appariement, ont été comparées selon une analyse de variance suivie du test HSD de Tukey. Le critère de significativité retenu étant $p < 0,05$.

RÉSULTATS

Importance de la polygynie au sein de l'effectif reproducteur

Au cours des 14 années de suivi, 373 mâles ont pu être identifiés comme reproducteurs certains. Ils peuvent se diviser en trois groupes :

- les individus qui n'ont été que **monogynes** ($n = 306$). Largement majoritaires, ils représentent **82 % des mâles reproducteurs**. Une bonne partie d'entre eux ($n = 107$, soit 35 %), est restée liée à la même femelle pendant 2 à 3 saisons successives. Mais le suivi montre aussi que certains de ces mâles reproducteurs pendant 4 à 6 ans, ont pu changer de partenaire au moins une fois ($n = 10$, soit 3 %) ;
- les individus qui n'ont été que **polygyne**s ($n = 43$). Ils sont minoritaires puisqu'ils représentent seulement **12 % de l'ensemble des mâles**. Étonnamment, presque tous ne se sont reproduits qu'une année ($n = 40$, soit 93 %). Trois autres ont été polygyne sur 2 saisons consécutives avec des femelles différentes, avant de disparaître. Un tel

résultat peut s'expliquer par le coût énergétique engendré par une polygynie asynchrone qui est susceptible de réduire la longévité du mâle. La plupart des observations relatives à une période de nourrissage simultané d'au moins 2 nichées, indiquent en effet une intense activité du mâle, liée au cumul du nourrissage des différentes nichées et de la poursuite de la surveillance territoriale nécessaire pour repousser d'éventuels intrus pouvant perturber les nicheuses ;

- enfin, comme certains auteurs ont également pu le suspecter dans leurs suivis (MARZOLIN 1988), une petite partie des reproducteurs (n = 24, soit 6 %), a combiné de manière aléatoire les 2 systèmes d'appariement selon les années. Dans ce groupe, lorsqu'il y a polygynie, comme pour les individus uniquement polygynes, il n'y a aucune simultanéité dans les périodes d'élevages des nichées. Ces dernières étant majoritairement décalées de 10 à 15 jours. On remarque également que leurs partenaires sont différentes entre saisons de nidification consécutives. Ils seront par la suite qualifiés de **combinants**.

En somme, il a été évalué pour notre zone d'étude au cours de la période 2001 à 2014, un **taux non négligeable de mâles à comportement polygyne pendant au moins une saison de reproduction : 18 %** (n = 67). Comme certains d'entre eux l'ont été sur plus d'une saison de reproduction, et parfois même avec plus de deux femelles, ce sont 71 cas de polygynie qui ont été mis en évidence. Ils se répartissent en 64 cas de bigynie (90 %), 6 cas de trigynie et une surprenante quadrigynie.

Incidence de la polygynie sur le nombre de couples reproducteurs

Le tableau 1 détaille le nombre de mâles et de femelles reproducteurs par année dans la zone d'étude.

		2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014
1	Nombre total de mâles reproducteurs	65	80	81	86	72	66	65	78	70	58	51	58	65	63
2	Nombre de mâles polygynes	12	6	33	14	2	6	22	2	4	6	18	11	6	14
3	Proportion de mâles polygynes	18%	8%	41%	16%	3%	9%	34%	3%	6%	10%	35%	19%	9%	22%
4	Nombre de femelles reproductrices	80	81	86	71	65	65	78	70	58	51	57	65	63	62
5	Nombre de femelles ayant occupé le nid d'une première femelle nicheuse	1	2	8	2	2	1	5	2	1	3	1	1	1	5
6	Proportion de « secondes » femelles dans l'ensemble des nicheuses	1,3%	2,5%	9,3%	2,8%	3,1%	1,5%	6,4%	2,9%	1,7%	5,9%	1,8%	1,5%	1,6%	8,1%

Tableau 1 : Particularités de l'effectif reproducteur, liées à la polygynie

Le nombre de couples reproducteurs où le mâle est polygyne (Tab. 1, ligne 2) est comparé au nombre total de mâles reproducteurs (Tab. 1, ligne 1) par année d'étude. On constate que selon les années (ligne 3), le nombre de mâles polygynes représente 3 à 41 % du nombre total des mâles reproducteurs. On observe certes que ce pourcentage est fréquemment supérieur à 5 % au cours de la durée du suivi, ce qui indique une certaine régularité de la polygynie (EMLEN & ORING 1977). Mais on relèvera aussi que 2003, 2007, 2011 et 2014 se caractérisent par des taux très élevés de mâles polygynes.



Parade nuptiale de Cincles plongeurs (photos V. MICHEL)



Pour chaque saison, le nombre de femelles nicheuses ayant occupé le nid d'une première partenaire d'un mâle (Tab. 1, ligne 5) a été comparé au nombre total de femelles reproductrices (Tab. 1, ligne 4). On note certes que selon les années, le pourcentage a fluctué (Tab. 1, ligne 6). Mais on remarquera, comme précédemment, que les saisons 2003, 2007 et 2014 présentent des taux très élevés de secondes femelles nichant dans le nid d'une première nicheuse.

Une analyse de régression linéaire, montre qu'il existe pour les résultats de 14 années, une relation positive et significative entre les pourcentages de mâles polygynes et les mâles à polygynie successive ($p = 0,046$) dans un même nid.

Performances comparées entre les mâles monogynes, polygynes et combinants

La productivité de chacun de ces groupes correspond au nombre total des jeunes produits à l'envol, sur l'ensemble des années où les individus se sont reproduits dans la zone d'étude. Mais tandis que chez tous les mâles combinants, un succès à l'envol a pu être constaté, on observe que :

- chez les monogynes, 34 mâles sur 306 (soit 11,1 %), ont eu des femelles qui ont connu un échec de nidification ;
- chez les polygynes, 4 mâles sur 43 (soit 9,3 %), ont eu des femelles avec échec de nidification.

Par ailleurs, la productivité n'est pas significativement différente entre les mâles monogynes et polygynes. Mais elle est respectivement et significativement 2,1 à 2,6 fois plus élevée chez les combinants que chez ces 2 autres groupes ($p < 0,0001$) (Tab. 2 ci-dessous).

Groupes	N	Productivité ou nombre de jeunes à l'envol
Monogynes	306	6,9 ± 1,0
Polygynes	43	8,7 ± 0,4
Combinants	24	18,0 ± 1,3

Tableau 2 : Productivité des mâles selon leur type d'appariement

Longévité apparente

La longévité apparente, ou durée de présence dans la zone d'étude pour les individus mâles qui y sont nés, ne diffère pas significativement entre monogynes et polygynes (Tab. 3). Elle est par contre respectivement et significativement 2,1 à 2,4 fois plus élevée, chez les combinants ($p < 0,0001$). Seuls les mâles nés dans la zone d'étude et dont la date de naissance était connue ont été pris en compte.

Groupes	N	Longévité moyenne, en jours
Monogynes	76	875 ± 58
Polygynes	13	788 ± 141
Combinants	7	1870 ± 192

Tableau 3 : Longévité apparente des mâles selon leur type d'appariement



Cincle plongeur (photo D. HACKEL)

Dispersion post-natale

La distance de dispersion est déterminée comme étant celle qui sépare le lieu de naissance du site de première reproduction, mais uniquement à partir des contrôles réalisés uniquement à l'intérieur du périmètre de suivi et toujours à moins de 500 m des sites de nidification. Les dispersions éventuelles sur une distance supérieure au diamètre approximatif de la zone étudiée (soit 30 km) n'ont ainsi pas pu être déterminées, ce qui ne permet pas une comparaison avec d'autres études (MARZOLIN 1988). Dans ces conditions, le tableau 4 montre une distance de dispersion ne différant pas significativement entre les groupes ($p = 0,26$), bien qu'elle soit respectivement 1,6 à 1,7 fois plus faible chez les mâles polygynes en comparaison des deux autres groupes. Seuls les mâles nés dans la zone d'étude ont été pris en compte.

Groupe	N	Dispersion moyenne en km
Monogynes	76	4,6 ± 10,4
Polygynes	13	2,8 ± 1,0
Combinants	7	4,9 ± 1,4

Tableau 4 : Distance de dispersion des mâles selon leur système de reproduction

DISCUSSION

En analysant les performances des différents groupes de mâles reproducteurs de notre zone d'étude, plusieurs particularités de leurs systèmes d'appariement peuvent être mises en évidence.

En effectuant un suivi sur plusieurs saisons de reproduction, un fait déjà suspecté par d'autres auteurs (MARZOLIN 1988) apparaît : certains cycles ne sont pas inéluctablement monogynes ou polygynes. En effet, entre 2001 et 2014, parmi les 373 mâles reproducteurs recensés, 24 (6%) ont utilisé les deux manières durant leur durée de vie apparente dans la zone d'étude.

Contrairement à d'autres suivis (PRICE & BOCK 1973 ; MARZOLIN 1988), sur notre zone d'étude, la polygynie ne paraît pas plus performante que la monogynie. Nos résultats montrent des moyennes de productivité de jeunes à l'envol qui ne sont pas significativement différentes pour les groupes de mâles n'ayant connu que l'un ou l'autre des modes d'appariement (Tab. 2, 1^{ère} et 2^e lignes).

La productivité et la longévité apparente sont chacune au moins deux fois plus importantes chez les combinants que chez les individus monogynes ou polygynes (Tab. 2 & 3). Pour autant, considérer qu'en moyenne la durée de présence dans la zone du suivi est primordiale pour obtenir une productivité plus importante, est discutable. En effet, le même nombre d'individus n'a pas été pris en compte dans cette comparaison de deux types de données. La totalité des reproducteurs a été retenue dans chaque groupe de mâles pour établir les moyennes de productivité, tandis que seuls les mâles natifs de la zone d'étude ont pu être sélectionnés dans le calcul des moyennes de longévité.

Des facteurs autres que la durée de leur présence sur les territoires ont pu intervenir dans le succès de reproduction chez les combinants, mais leur impact semble, sauf analyse cas par cas, difficile à apprécier. Entre autres possibilités pour les mâles de ce groupe, un bon territoire avec une répartition homogène de ressources liées à des eaux claires à proximité des sites de nidification pourrait avoir considérablement limité les dépenses d'énergie des adultes, donc prolongé leur survie (HANSEN 1981).

Si par contre, nous cherchons à appréhender les paramètres ayant pu amener 18 % des mâles reproducteurs à être polygynes sur une ou plusieurs saisons et de ce fait pérenniser ce système d'appariement, la comparaison de nos résultats avec ceux d'autres études s'avère indispensable.

Mais procéder de cette manière uniquement à travers divers suivis énonçant un pourcentage de mâles polygynes, semble mal adapté (Tab. 5). Une telle démarche démontre certes des différences sensibles entre taux de polygynie, mais la diversité des méthodes de travail et des milieux naturels, le manque d'homogénéité de la taille des échantillons et de la durée des suivis effectués, rendent difficiles les comparaisons.

Durée des suivis	Localisation	Mâles reproducteurs	Auteurs	Taux de mâles polygynes
1973	Colorado	31	PRICE & BOCK 1973	12,8 %
1976-1977	Utah	30	MARTI 1978	3,4 %
1981-1987	Lorraine	50	MARZOLIN 1988	4 à 9 %
1989	Pays de Galle	8	YOERG 1990	50 %
2010	Scandinavie	?	ØIGARDEN 2010	2% de paternités hors couple
2000-2014	Vosges	68	FOHR 2018	18 %

Tableau 5 : Taux de mâles polygynes selon diverses études

Ainsi, une autre démarche plus adéquate semble nécessaire. Pour expliciter l'apparition et la signification écologique des cas de polygynie, on comparera nos résultats aux hypothèses intéressantes émises par d'autres auteurs afin d'en analyser les concordances et les contradictions. Parmi ces propositions, trois d'entre elles nous sont apparues peu plausibles, tandis que trois autres ont été retenues étant plus appropriées.



Cincle plongeur (photo F. GIRARDIN)

Hypothèses discutables

En terme de causalité, les deux premières retiennent principalement une oisiveté propice aux relations "hors couple", occasionnée chez les mâles pendant la couvaison et le début des élevages, tandis que la troisième donne de l'importance au déséquilibre de l'effectif de chaque sexe avant ou pendant la saison de reproduction.

1^{ère} hypothèse : Pour PRICE & BOCK (1973) citant VON HAARTMAN (1969), un nid en dôme est plus performant en terme d'isolation thermique que ceux moins protégés des autres espèces. Il est **ainsi** possible que cette particularité conduise à une réduction de l'apport alimentaire nécessaire à la nichée pendant la période d'élevage et de ce fait, il est aussi vraisemblable, que le seul investissement de la femelle dans le nourrissage des jeunes suffise au succès de la reproduction. Toutefois on objectera, qu'il est également évident pour tous les mâles polygynes ou non (rappel : 82 % de reproducteurs sont monogynes dans la zone étudiée), qu'il y a bénéfice à disposer d'un nid fermé et d'une importante implication des femelles, donc des mêmes possibilités de temps libre les uns les autres au cours de chaque saison de reproduction.

2^e hypothèse : Pour EMLÉN & ORING (1977), reprenant l'argumentation de MORSE (1979), l'investissement parental est inégal dans les couples de cincles. Il est en effet généralement admis que les femelles assument l'essentiel des tâches liées à la nidification jusqu'à la première semaine d'âge des jeunes. Cela conduirait au désœuvrement

temporaire des mâles durant cette période. Ceux-ci seraient dès lors libres de rencontrer une autre femelle. Toutefois, comme le soulignent les auteurs de cette hypothèse, encore faut-il qu'une autre partenaire ait pu surgir opportunément à distance relative d'une nidification en cours. Or, durant notre suivi effectué sur plus d'une décennie, une telle opportunité n'a pas été confirmée par la capture. Plus précisément, en saison des nids, hormis 4 mâles de passage en 14 années, seuls les individus fréquentant un site de nidification ont été capturés et identifiés. Aucun cinclé femelle, lié à l'effectif flottant ou de réserve, donc implanté ou évoluant dans des secteurs situés entre des territoires longs de 0,8 à plus de 5 km, n'a été localisé.

3^e hypothèse : Certes le déséquilibre de l'effectif des sexes a été également évoqué par TYLER & ORMEROD 1994 en tant que vecteur de la polygynie. Ce dernier a pu être ainsi rapporté au surnombre potentiel de mâles (RICHTER 1954, MORK 1975) ou à divers excédents de femelles (GALBRAITH 1979). Mais pour notre part au cours du suivi dans les Vosges moyennes, tous les individus d'une population n'ont probablement pas été détectés à l'intérieur de la zone d'étude, qu'il s'agisse des périodes de repos comme de celles de reproduction. Le travail de capture ayant parfois difficilement atteint les 600 m aval ou amont du nid, les individus errant dans les intervalles hors territorialité n'ont pu être évalués.

Hypothèses retenues

Si l'on tient compte :

- de nos résultats en termes de fréquence et de caractéristiques des mâles polygynes ;
- de la répartition des sites de nidification et de la phénologie des pontes (FOHR 2007 et 2013) ;
- ainsi que les hypothèses d'EMLÉN & ORING se rapportant aux systèmes d'appariements (HANSEN 1981).

Trois facteurs essentiels paraissent influencer sur le taux de polygynie, évalué à 18 % entre 2001-2014 :

- la distribution spatiale des sites de nidification ;
- le degré d'asynchronisme des cycles de reproduction des femelles ;
- un facteur écologique.

L'incidence de la distribution des sites de nidification sur la polygynie

Plusieurs constats successifs sont à prendre en compte. L'observation du comportement des mâles en vol ou pataugeant et plongeant pour capturer leurs proies favorites, a permis de relever :

- d'une part, des distances à parcourir très variables d'une année à l'autre, entre les aires de nourrissage et les lieux de nidification, parfois éloignés de plus d'un km les uns des autres ;
- d'autre part, une hétérogénéité spatiale dans la répartition des sites d'alimentation en période de reproduction. En effet, au cours de chaque saison de nidification, des tronçons de territoires supérieurs à plus de 2 km sont apparus non fréquentés.

Ainsi, non nécessairement à proximité des nids, une discontinuité dans la répartition de la faune benthique servant à l'alimentation des cinclés, est peut-être une caractéristique de l'ensemble des domaines de l'oiseau dans les Vosges moyennes. Ces caractéristiques de l'habitat résultent vraisemblablement en grande partie des effets des

crues récurrentes qui surviennent en fin de période hivernale, et qui ont déjà été évoquées par plusieurs auteurs (MAIRE & HUMBERT 1982) : elles occasionnent en effet presque chaque année, ici ou là au hasard des courants et de la turbidité, le colmatage de diverses parties du lit des cours d'eau, le plus souvent entre février et mars, entraînant des dépôts sédimentaires particulièrement fins susceptibles d'empêcher l'installation et le développement des macro-invertébrés. Parallèlement, elles ont par contre provoqué durant les mêmes semaines, l'amoncellement de caillasses en partie immergées, à granulométrie très variable en d'autres endroits. Leurs interstices bien dégagés et laissant circuler des eaux claires, ont généralement facilité dans ces cas, l'accrochage principalement de larves d'éphémères et de trichoptères (MAIRE & HUMBERT 1982).

Dans ces conditions d'instabilité et de morcellement des ressources dans l'habitat, afin d'assurer la nourriture suffisante pour le couple et sa couvée, certains mâles ont été amenés à agrandir la taille de leur domaine vital, principalement de mars à mai. Ils ont ainsi pu progressivement compenser les longueurs sans intérêt de leur domaine. Cela les a conduit à annexer des espaces recelant un potentiel de larves supplémentaires sur les sites voisins de nidification. Il en résulte les faits suivants :

- les femelles attirées par des possibilités d'implantation de nids plus ou moins rapprochées, se trouvent incluses d'affilée à l'intérieur du nouvel ensemble territorial étendu d'un mâle, rendant leur prise de contrôle par ce mâle possible ;
- l'évincement préalable de congénères de même sexe, présents dans le secteur, a pu être nécessaire ;
- dans ces situations majoritaires de bygynie, on notera aussi que l'une des deux femelles a choisi de s'associer à un mâle déjà apparié. Dans cette option cruciale, le mâle n'a été accepté par la femelle, que dans la mesure où elle l'a considéré apte à garantir la disponibilité en ressources durant une saison entière selon la taille et la qualité du territoire. Plutôt que de s'accoupler dans un contexte de monogynie à un mâle seul, disposant d'un domaine pauvre en ressources, les reproductrices ont été amenées à partager un même partenaire avec une autre pour assurer leur succès reproducteur.

Au final, comme l'ont souligné LACK en 1968 puis EMLÉN & ORING en 1977, notre étude montre que le système de polygynie contribue prioritairement à s'approprier, puis à défendre, les ressources essentielles d'un milieu devenu hétérogène, avant d'aboutir aux appariements. Il se manifeste d'abord par un agrandissement du territoire des mâles. C'est seulement par la suite, que ceux-ci sont indirectement amenés à monopoliser plusieurs partenaires. Il s'agit d'une stratégie augmentant les chances de réussite de la reproduction, sur des secteurs particuliers, où s'impose d'ordinaire la monogamie. Dans la zone d'étude, tous les bassins ont été concernés par ce processus. Seul le cours principal de la Bruche en aval de Schirmeck, en raison des grandes distances séparant les sites potentiels de nidification (distance moyenne > 3,5 km), n'a pas connu de cas de polygamie. Ailleurs, compte-tenu des confluences des cours principaux et de leurs affluents, les distances entre sites de reproduction qui conditionnent le système polygame étaient relativement courtes. Elles ont varié approximativement entre 100 et 1400 m en vol direct.

Influence de l'asynchronisme sur le cycle de reproduction des femelles

Dans ce contexte d'asynchronie, il semble que l'accession à des femelles supplémentaires par l'accaparement préalable des ressources s'est généralisée chez tous les mâles polygynes de la zone étudiée. On remarque cependant que le partage ultérieur des soins parentaux aux poussins, est différent ou nuancé selon le cas :

- d'une part, on constate fréquemment (comme dans les cas de monogynie) un nombre équivalent de nourrissages par les deux parents quand la ponte des premiers œufs de 2 nids voisins était espacée de plus de 2 semaines. Dans ce contexte, alors que des femelles couvraient les oisillons au nid, le mâle a fréquemment été observé apportant la becquée aux jeunes, rarement dès le 3^e ou 4^e jour, le plus souvent vers le 7^e ;
- d'autre part, on observe quand les intervalles entre pontes variaient de moins de 15 jours, que le mâle s'est rarement manifesté avant le 7^e jour des poussins. Généralement, il intervenait plus tard, vers le 10^e jour et selon des fréquences difficiles à établir.

Ainsi globalement, il est évident que les mâles d'une polygynie asynchrone, ont plus ou moins apporté leur aide, même minime, à chacune de leurs partenaires au cours des élevages. Leurs interventions, à défaut d'être continues, se sont effectuées au moins temporairement. En quelle que sorte, ils alternaient, leur présence sur plusieurs sites.

Ces conclusions d'une extension préalable du territoire des mâles en cas de polygynie asynchrone, puis d'une appropriation des femelles, sont toutefois contredites par les auteurs qui ont effectué un suivi de polygynies dites « simultanées » ou polygynies harem. Dans cet autre comportement, non constaté dans notre zone d'étude, mais où l'hétérogénéité de l'alimentation a été également mise en évidence, le suivi des appariements et débuts de ponte a montré des écarts très courts entre femelles, de moins de 7 jours (PRICE & BOCK 1973, HANSEN 1981, MORSE 1979, MARZOLIN 1988). Les conclusions sont inverses des nôtres :

- les mâles concernés par ce système de polygynie, ont tous procédé à une appropriation directe des femelles avant de se consacrer presque exclusivement à des vols incessants au-dessus de l'ensemble territorial permettant de disposer des ressources ;
- de plus, selon ces mêmes auteurs, certaines partenaires nicheuses d'un mâle polygyne ont dû accomplir seules les tâches d'élevage (MARZOLIN 1988). La plupart des observations suggéraient une activité des mâles consacrée surtout à la surveillance des domaines et à l'expulsion des intrus.

En somme, dans notre zone d'étude des Vosges moyennes, comme les appariements simultanés se sont avérés inexistantes et que le système de polygynie asynchrone a été privilégié pendant toute la décennie du suivi, le succès reproducteur semble avoir été largement favorisé. En effet, comme ont pu le souligner EMLÉN-ORING en 1977 et HANSEN en 1981 :

- le système asynchrone de polygynie semble avoir bénéficié aux nichées dans la mesure où la contribution des mâles a été presque aussi importante que dans les couples monogynes. L'engagement conséquent auprès des oisillons, c'est-à-dire des nourrissages et divers soins partagés par les 2 parents, a pu leur assurer le succès de l'envol du nid ;
- le système de polygynie non synchronisée a bénéficié aux femelles, dans la mesure où plus de temps a été consacré par les mâles pour partager avec chaque nicheuse, les efforts de soins parentaux. Plus ces dernières ont été soulagées dans leur tâche, plus le coût individuel en dépenses d'énergie et le risque de mortalité ont pu se réduire, donc favoriser leur survie ;
- enfin, ce système a préservé les mâles eux-mêmes, dans la mesure où plus l'asynchronie était importante, moins leurs déplacements pénibles de surveillance des domaines étaient nécessaires. En effet, plus les mâles pouvaient porter leur attention

sur un élevage à la fois, moins le risque de se faire voler une partenaire était important.

Conséquence ou impact d'un facteur écologique

Selon certains auteurs (HANSEN 1977, SCHMID & SPITZNAGEL 1985), les cas de polygynie semblent augmenter lorsque surviennent des conditions environnementales particulières, se rapportant en général à un seul facteur écologique. Nous trouvons un exemple étayant cette hypothèse dans une région géographique proche de notre zone d'étude, en Lorraine en 1984, avec un taux maximum de mâles polygynes faisant suite à une année de fortes crues où la population locale des cincles a probablement essayé de se restaurer (MARZOLIN 1988). D'autre part, si on cherche des événements équivalents directement dans notre zone d'étude, on retiendra pendant les printemps de fortes canicules provoquant d'importants étiages, une élévation du taux des polygynies successives (secondes femelles dans un même nid à la suite d'une première nicheuse).

Certes on peut objecter pour la plupart des rivières alsaciennes que la survenue d'étiages annuels légers est récurrente (MAIRE & HUMBERT 1982) et que la persistance d'un taux de mâles polygynes paraît évidente (Tab 1, ligne 3), puisque sur 14 saisons, 11 d'entre elles indiquent le dépassement du taux de régularité de 5 % comme le requièrent VERNER & WILLSON en 1969.

Néanmoins il faut tenir compte également du fait que les saisons de reproduction 2003, 2007 et 2014, caractérisées par des conditions de sécheresse particulière (apparition de multiples seuils dans les cours d'eau, isolement de mouilles sur plusieurs dizaines de mètres), montrent des taux de mâles polygynes nettement en hausse qui peuvent surprendre. Leurs valeurs comprises entre 3 % et 7 % (Tab 1, ligne 3), contrastent avec les pourcentages notés dans la majorité des années de suivi, qui oscille généralement entre 0,6 % et 1,2 %.

Interprétation d'un facteur écologique

L'explication la plus plausible de ces données discordantes au cours des années de grande sécheresse, tient vraisemblablement au désintérêt que manifestent alors de nombreuses femelles vis à vis de certains sites de reproduction qui ne permettent plus aux nids de surplomber directement l'eau courante et qui n'ont donc pas été occupés, car la sécurité des pontes et nichées vis-à-vis des prédateurs ne pouvait pas être assurée. Dès lors, certaines femelles ont probablement préféré attendre que les bons sites de nidification (à hauteur d'écoulement restant conséquente) déjà occupés par une femelle se libèrent pour les occuper à leur tour.

CONCLUSION

Dans notre zone étude, considérant l'historique de 125 sites de reproduction (FOHR 2007) et celui de plus de 150 sites inventoriés en 2014, il n'y a pas de carence de sites de nidification pour le Cincle plongeur sur le versant alsacien des Vosges moyennes. Par contre, il y a un risque important que la qualité de certains lieux de reproduction se dégrade, s'il advenait que des étiages sévères se répètent ou s'amplifient. En plus de la problématique de disponibilité des ressources alimentaires, il se pourrait que progressivement, face à l'assèchement de certains tronçons de cours d'eau, les cincles ne puissent plus trouver les conditions de sécurité suffisante vis à vis des prédateurs pour

leur nidification. En fin de compte, avec l'accentuation d'une forme de dérèglement climatique, au-delà de la pérennisation du système d'appariement polygyne, c'est aussi l'abandon par l'oiseau de contrées entières, actuellement favorables, qui pourrait survenir dans un avenir plus ou moins proche.

REMERCIEMENTS

J'adresse mes remerciements à l'équipe du CRBPO/MNHN, cette étude n'ayant pu être réalisée sans l'appui du marquage individuel, à Claude PETIT pour la gestion informatique ayant permis l'élaboration de ce texte, à Vincent VIBLANC, chercheur au CNRS à Strasbourg (DEPE-IPHC) qui a réalisé l'analyse statistique des données, à René GROCOLAS pour son accompagnement sur le plan de la réflexion et la synthèse du suivi, enfin à tous les bénévoles et salariés de la LPO Alsace, pour leur aide sur le plan de la communication et le travail de terrain.

Zusammenfassung : Zum Auftreten von Polygynie bei der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) in den mittleren Vogesen

Wie in anderen Gebieten ist auch in den elsässischen Mittelvogesen die Monogamie die vorherrschende Form der Partnerschaft bei Wasseramseln. Das ergab eine Untersuchung der dortigen Population von 2001 bis 2014. Die Studie zeigte allerdings auch, dass 18% der Männchen über mindestens eine Brutsaison mit mehreren Weibchen verpaart waren. Als Gründe hierfür werden angenommen : die relative Nähe der meisten Brutreviere zueinander, die insgesamt weitgehende Zersplitterung und Instabilität geeigneter Habitate und die häufig asynchronen Reproduktionszyklen der Wasseramselweibchen. Zusätzlich könnte auch das zeitweise Austrocknen von Fließgewässern Polygynie begünstigen.

Summary: The importance of polygyny for Dipper (*Cinclus cinclus*) in the medium Alsatian Vosges

As in many other sectors, monogamy is the main pairing system in the population of Dippers on the Alsatian side of the Vosges studied from 2001 to 2014. The study made it possible to highlight a total rate of 18% of males paired with several females for at least one season. The relative proximity of a majority of nesting sites, habitat fragmentation and habitat instability, and the high degree of asynchronous female reproductive cycles help to explain this result. However, the droughts that have occurred in certain years, causing a severe drop in water levels, may have punctually amplified the importance of polygyny.

BIBLIOGRAPHIE

- BAKUS G. J., 1959a.- Territoriality Movements and Population Density of the Dipper in Montana; nov 1959, vol. 61: 410-425
- BAKUS G. J., 1959b.- Observations on the life history of the Dipper in Montana. *Auk*, 76 : 19 & 207.
- BENT A.C., 1948.- Life histories of North American nuthatches, wrens, thrashers, and their allies. *U.S. Natl. Mus. Bull.* 195 : 1-475.
- BIRKEAD & MOLLER, 1992.- *Sperm Competition and Sexual Selection*.
- FOHR R., 2007.- Répartition et abondance du Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) dans 4 bassins versants des Vosges bas-rhinoises. *Ciconia* 31 : 29-36

- FOHR R., 2013.- Quelques aspects de la reproduction du Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) dans les Vosges moyennes alsaciennes ; *Ciconia* 37 : 114-128.
- FUCHS E., 1970.- Zur Biologie der Wasseramsel *Cinclus cinclus*. Zoolog. Anstalt der Universität, 4051 Basel, Rheinsprung 9; O.B. 3-14
- GALBRAITH H., 1979.- Polygamy in the Dipper. *Scottish Birds*, 10 : 180-181
- HANN H. W., 1950.- Nesting Behavior of the American Dipper in Colorado. *The Condor* 52 : 49-62.
- HAARTMAN VON L., 1969.- Nest site and evolution of polygamy in European passerine birds. *Ornis Fenn.* 46: 1-12
- HANSEN, 1981.- Polygyny as an adaptive alternative to monogamy in two species of Dippers : *Cinclus mexicanus* and *Cinclus pallasii*.
- HEGELBACH J., 2002.- Zunahme des Brutbestands der Wasseramsel *Cinclus cinclus* am Küsnachter Bach von 1987 bis 2002. *Orn. Beob.*, 101: 99 –108.
- LACK D., 1968.- *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. London.
- MARTI C.D. & STEPHEN C., EVERETT W., 1978.- Polygyny in Utah Dippers. *Western Birds* 9: 174.
- MAIRE G. & HUMBERT J., 1987.- Le Giessen. *Encyclopédie de l'Alsace*. Tome 6 : 3 369-3 372
- MARZOLIN G., 1988.- Polygynie du Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) dans les côtes de Lorraine. *L'Oiseau et R.F.O.*, 58 : 277-286
- MOODY C., 1955.- Display-flight of Dipper. *British Birds*, 48: 184.
- MORSE P. J., 1979.- Pairing and Courtship in The North American Dipper. *Bird-Banding* Winter 1979: 62-65
- ØIGARDEN T. & LINLØKKEN A., 2010.- Is the breeding success of the White-throated Dipper *Cinclus cinclus* in Hedmark, Norway influenced by acid rain? – *Ornis Norvegica* 33: 118-129.
- PRICE F. E. & BOCK C. E., 1973.- Polygyny in the Dipper. *The Condor*, 75:457-486.
- SACHER G., 1980.- Bigamie bei der Wasseramsel, *Cinclus cinclus* (L.). *Yhür. Orn. Mitt.*, 28: 35-36
- TYLER S.J. & ORMEROD J., 1994.- *The dippers*. T. & A. D. Poyser, London, United Kingdom
- VERNER J. & WILLSON M.F., 1969.- Mating systems, sexual dimorphism, and the role of male North American passerine birds I, the nesting cycle. *Ornithol. Monogr.* N° 9: 1-76
- YOERG S. I., 1990.- Infanticide in the Eurasian Dipper. *The Condor*, 92: 775-776

**Adresse de l'auteur : 30 rue principale, F- 67220 URBEIS
robertfohr@gmail.com**