

La polygynie chez le Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* dans l'ouest de la Suisse

Pierre-Alain Ravussin, Daniel Arrigo & Michael Schaub

P.-A. Ravussin



Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* mâle à proximité du nid. La posture est typique et s'accompagne habituellement de mouvements de haut en bas de la queue et parfois des ailes. Baulmes VD, 29 mai 2020.

Près de quarante années de suivi du Gobemouche noir dans l'ouest de la Suisse romande ont permis de mettre en évidence et d'analyser quelques aspects de la polygynie chez cette espèce. Les résultats montrent que son occurrence varie aussi bien temporellement que spatialement et que les acteurs de ces couples présentent des caractéristiques bien typées. Malgré cela, les causes et conséquences de ces divers régimes d'appariement demeurent en grande partie énigmatiques.

On considérait jusqu'à récemment qu'une large majorité des espèces d'oiseaux étaient monogames, contrairement aux mammifères par exemple. Cette conception trouve son origine dans l'analyse de LACK (1968), qui avait établi que 94 % des espèces de passereaux étaient monogames. Mais, par la suite, de nombreuses études impliquant le baguage et portant sur les espèces européennes conduisaient MØLLER (1986) à relativiser cette proportion. Selon lui, sur 122 espèces de passereaux étudiées de près, seules 61 % étaient exclusivement monogames

et donc 39 % montraient des éléments de polygynie, régulière ou occasionnelle. Parmi ces espèces, le Gobemouche noir est probablement celle qui a été la plus étudiée. Elle manifeste en effet une tendance marquée à la polygynie, c'est-à-dire une situation où un mâle est apparié avec deux femelles, voire plus. Il s'agit en fait d'une polygynie facultative, puisque la plupart des mâles sont monogynes. Elle est connue de longue date (OLOFSON 1939) et fut déjà étudiée en détail lors des travaux de pionnier de von HAARTMANN (1949, 1951) menés dans le sud de

la Finlande. Ses suivis réalisés sur le long terme avaient par exemple montré que cette polygynie était généralement aussi polyterritoriale, un mâle pouvant attirer une femelle dans deux territoires nettement séparés.

Dans l'ouest de la Suisse romande, le Gobemouche noir fait l'objet d'un suivi dans des réseaux de nichoirs installés dans deux secteurs distincts. Sur la rive nord du lac de Neuchâtel entre Grandson VD et Corcelles-près-Concise VD et à Baulmes VD, environ 14 km plus à l'ouest. Dans ce dernier site, le baguage des jeunes a débuté en 1978 et la capture systématique et le baguage des adultes nicheurs à partir de 1980. Dès la première année de capture des adultes nicheurs à Baulmes, nous avons constaté des cas de polygynie et ce fut le cas presque chaque année par la suite. Sur la rive nord du lac de Neuchâtel, où le suivi de la nidification du Gobemouche noir est effectué suivant les mêmes méthodes depuis 1989, le phénomène est beaucoup plus rare, sans qu'on en sache les raisons.

Le but de ce travail est de préciser les conditions des différents cas de polygynie observés dans ces deux sites d'étude, en particulier 1) leur occurrence, 2) leurs variations annuelles, 3) la distance entre les nids d'un même mâle polygyne et leur différence de date de ponte, 4) leur relation avec l'âge des partenaires et la coloration des mâles et 5) leurs conséquences en termes de réussite de la reproduction et de survie des jeunes issus de ces différents nids.

Matériel et méthodes

Zones de suivi

Dans et autour du village de Baulmes VD (46°47' ; 06°31', alt. 650 m), quelques nichoirs ont été installés dans les années 1960-1970. Le réseau de nichoirs a été régulièrement entretenu et développé depuis lors. Leur nombre a passé de 21 en 1978 à 130 en 1987 et a varié depuis lors entre 90 et 160. Ces nichoirs sont installés dans des forêts mixtes, des bosquets, des haies, des arbres isolés et des vergers, le tout sur une surface d'environ 180 ha.

Sur la rive nord du lac de Neuchâtel, entre Grandson VD et Corcelles-près-Concise VD (46°50' ; 06°42', alt. 435 m), l'espèce est présente depuis 1968 et les nichoirs sont installés sur de grands arbres isolés dans des parcs,

des ripisylves et des haies séparant des parcelles de cabanes riveraines. Le nombre de nichoirs contrôlés a varié entre 140 et 171.

Contrôle des nichoirs

Dès la mi-avril, chaque nichoir est inspecté au minimum une fois tous les 15 jours et ce jusqu'à la mi-juillet. Le contenu du nichoir est noté de manière systématique : espèce, stade de construction du nid, nombre d'œufs en cours de ponte ou en incubation, nombre d'œufs éclos, nombre de jeunes bagués et envolés. Les femelles sont capturées sur les œufs après au moins 10 jours d'incubation, ou sur les jeunes fraîchement éclos. Les mâles (et les femelles qui n'auraient pas été capturées avant) sont capturés lors du nourrissage alors que les jeunes sont âgés de 4 à 10 jours. Une planchette actionnée par l'observateur permet de fermer le trou de vol lorsque l'adulte est à l'intérieur. Les oiseaux adultes sont bagués ou contrôlés, mesurés (aile, 3^e rémige primaire) et pesés. On sait depuis DROST (1936) que les mâles peuvent être divisés en 7 classes différentes de coloration du plumage, allant de I lorsque le plumage est entièrement noir pur, à VII lorsqu'il est d'un brun-gris semblable à celui de la femelle, avec tous les intermédiaires possibles. On note ce score de coloration pour les mâles, ainsi que les détails de leur plumage (tache frontale, limite de mue aux grandes couvertures), les scores musculaire et graisseux, ou encore les détails de mue.

La date de ponte du premier œuf est établie à partir du nombre d'œufs des pontes incomplètes, en admettant la ponte d'un œuf chaque jour. La grandeur de ponte est déterminée lors de la tentative de capture de la femelle après au moins 10 jours d'incubation. Le nombre de jeunes éclos est défini lors de l'installation du piège pour la capture du mâle, puis vérifié en présence des œufs non éclos lors du baguage des jeunes, qui est réalisé si possible lorsqu'ils sont âgés de 10 jours. Le succès ou l'échec de la nidification est déduit de l'observation du nid après l'envol des jeunes.

Comportement des mâles

Dès leur arrivée sur les zones de nidification, les mâles chantent de manière soutenue en défendant un site de nid afin d'y attirer une femelle. À l'origine, l'espèce niche dans d'anciennes cavités de pics au sein de boisements ouverts

mais, dans les zones bien pourvues en nichoirs, c'est pratiquement toujours l'un d'eux qui est choisi, tant dans les peuplements de conifères purs que dans les forêts mixtes ou de feuillus, les bosquets, parcs, vergers, haies et jardins. Dans nos secteurs d'étude, les cavités naturelles ne sont utilisées qu'exceptionnellement. Parfois, dès son arrivée, le mâle d'emblée va chanter à un autre nichoir, voire à un troisième. Très souvent, ces nichoirs sont dans des zones différentes, parfois à plusieurs centaines de mètres les unes des autres. Les premières femelles arrivent quelques jours après les mâles et la situation se complique ensuite avec des arrivées de mâles et de femelles s'échelonnant sur près d'un mois. Nos contrôles permettent de repérer les mâles chanteurs, puis l'inspection des nichoirs va nous renseigner sur le déroulement de la nidification. Ce n'est très généralement que lors de la capture des adultes que l'on pourra découvrir, grâce au baguage et à la lecture des bagues, les cas de polygynie. Lorsque le mâle est monogyme, il est généralement capturé lors d'un nourrissage dans la demi-heure suivante. Lorsqu'il est polygyne, la situation se complique : parfois, le mâle nourrit alternativement dans deux nichoirs et sa capture et la confirmation de la polygynie se font relativement facilement ; dans d'autres cas, le mâle est beaucoup plus assidu à nourrir l'une des deux nichées. C'est souvent la plus précoce. Il ne nourrit alors la deuxième nichée que beaucoup plus rarement, parfois une fois toutes les heures, voire moins. Enfin, il est possible qu'il ne nourrisse pas du tout l'une des deux nichées. D'un point de vue pratique, le piège est installé, puis bloqué, afin d'éviter son déclenchement accidentel, sous le trou de vol un ou deux jours avant la tentative de capture du mâle, dans le but qu'il s'habitue au piège. L'affût pour la capture est effectué durant une heure au moins. Si le mâle n'a pas été vu, le piège est à nouveau bloqué et la capture est ensuite une nouvelle fois tentée 2 à 6 jours plus tard. Si, au terme de deux heures d'affût, il n'est jamais venu nourrir, on abandonne. On se retrouve donc devant les cas de figures suivants :

- 1) le mâle a été capturé lors d'un nourrissage dans un seul nichoir. On considère alors qu'il s'agit d'un cas de monogynie. Des risques

de confusion existent malgré tout. En effet, le mâle considéré comme monogyme pourrait nourrir une deuxième nichée sans qu'on ait pu le contrôler. Toutefois, les mâles monogynes sont fidèles à leur nichée et à leur nichoir. Ils nourrissent assidûment et très régulièrement, ce qui représente un bon indice de leur monogynie ;

- 2) le mâle a pu être capturé, et donc identifié, dans deux nichoirs différents la même saison avant l'envol des jeunes de la nichée la plus précoce : c'est un cas de polygynie prouvée ;
- 3) on n'a pas observé de mâle venant nourrir durant au moins deux heures d'affût lors de deux journées de nourrissage différentes : c'est un cas de polygynie probable, avec un mâle qui ne nourrit pas la deuxième nichée ou très peu souvent. Dans ce cas, on ne peut cependant exclure la mort du mâle entre l'éclosion et l'envol, situation toutefois plutôt peu probable.

Sur la rive nord du lac de Neuchâtel, dans un petit nombre de nichées ($N=51$, 7,7 %), il n'a pas été possible de tenter la capture du mâle pour diverses raisons (modèle de nichoir mal adapté, absence d'accord des propriétaires de la parcelle, dérangements trop importants, etc.). Le statut du couple a alors été établi sur la base d'observations : polygynie probable lorsque la part du mâle aux nourrissons était très faible ou absente et polygynie peu vraisemblable pour les situations dans lesquelles le mâle n'a pu être capturé mais semblait nourrir régulièrement comme un mâle monogyme.

Résultats

Fréquence des cas de polygynie

À Baulmes, 577 nids ont été suivis entre 1980 et 2016. Nous avons pu montrer une polygynie certaine dans 106 cas (18,4 %, SD¹ : 1,6 %) et probable dans 52 (9,0 %, SD : 1,2 %), soit, au total, 158 cas sur 577 (27,4 %, SD : 1,9 %). Cette situation est une moyenne générale qui ne reflète pas les très grandes différences inter-annuelles de ces cas de polygynie. Ainsi, aucun cas n'a été observé en 1996 de même qu'en 2013, alors que le maximum a été atteint en 2007 avec 71,4 % des nids liés à des mâles

¹ SD : « Standard Deviation » : écart-type



P.-A. Ravussin

Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* femelle. Si la coloration du dos est parfois identique à celle de certains mâles de type de coloration VII, celle du ventre des femelles n'est jamais aussi uniformément blanche que chez les mâles. Noter également l'absence de tache frontale. Baulmes VD, 23 juin 2018.

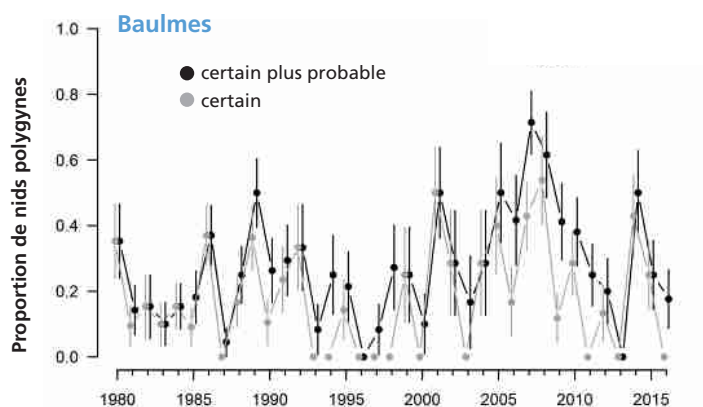


Fig. 1
Proportion annuelle de nids de Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* avec mâle polygyne (« certain » et « certain plus probable ») à Baulmes VD de 1980 à 2016 (N=577 nids). Les barres d'erreur correspondent à $\pm$ l'écart-type.

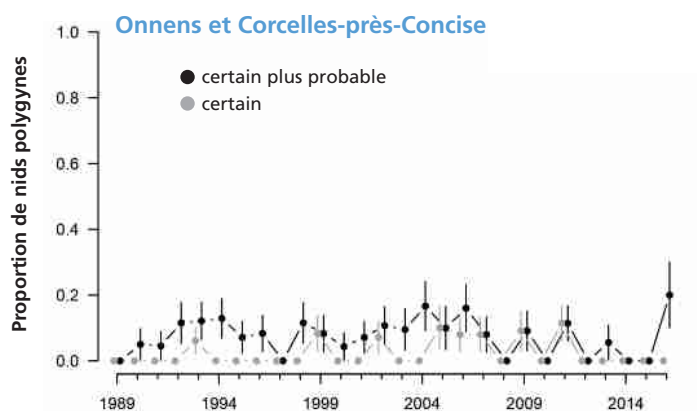


Fig. 2
Proportion annuelle de nids de Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* avec mâle polygyne (« certain » et « certain plus probable ») à Onnens VD et Corcelles-près-Concise VD de 1989 à 2016 (N=663 nids). Les barres d'erreur correspondent à $\pm$ l'écart-type.

polygynes. Au cours de six années, le taux de polygynie a été égal ou supérieur à 50 %. Les variations annuelles du taux de polygynie sont présentées dans la *figure 1*. La trigynie a pu être prouvée en une seule occasion, en 2008 (RAVUSSIN *et al.* 2009). Toutes les autres circonstances concernent des cas de bigynie.

Dans le secteur compris entre Onnens et Corcelles-près-Concise, 663 nids ont été suivis entre 1989 et 2016. Les preuves de polygynie n'ont pu être constatées que dans 18 cas (2,7 %, SD : 0,6 %). Les tentatives de capture des mâles n'ont pas pu être réalisées de manière aussi systématique qu'à Baulmes et la polygynie probable est révélée dans 34 cas (5,1 %, SD : 0,9 %), alors qu'elle est peu vraisemblable dans 16 autres nids (2,4 %, SD : 0,6 %). Au total, on compte 52 cas de polygynie, ce qui représente 7,8 % (SD : 1,0 %). Globalement, les cas de polygynie sont donc plus de 3 fois plus nombreux à Baulmes que dans les nichoirs du bord du lac de Neuchâtel (*fig. 2*).

Distance entre les nids des mâles polygynes

La distance séparant les deux nids d'un mâle polygynie a pu être mesurée dans 53 cas dans le secteur de Baulmes. Elle varie de 40 m au minimum à 860 m au maximum, avec une grande majorité des cas (N=20, 38 %) entre 100 et 200 m (*fig. 3*). D'un bout à l'autre du réseau de nichoirs, la distance est d'environ 3 km.

Intervalle de temps entre les pontes dans les différents nids successifs des mâles polygynes

L'intervalle de temps séparant la date de ponte du premier œuf des deux nids d'un mâle polygynie a été mesuré dans 51 cas à Baulmes et 8 cas sur la rive du lac de Neuchâtel. Il est en moyenne de 8,37 jours (SD : 4,58) et varie de 0 (la ponte débute exactement le même jour dans les deux nids) à 21 jours (ponte au moment de l'éclosion dans le premier nid, soit 5 à 6 jours de ponte, suivis de 13 à 14 jours d'incubation). Dans la majorité des cas (89,8 %) les intervalles sont situés entre 2 à 14 jours (N=59; *fig. 4*).

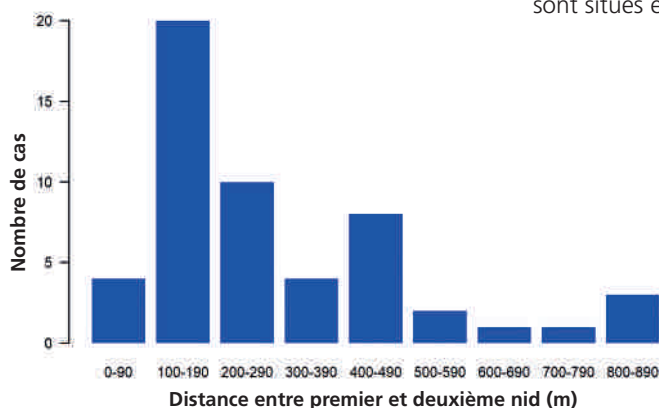


Fig. 3
Sur le secteur de Baulmes VD, distance entre les deux nids successifs d'un même mâle polygynie de Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* (N=53).

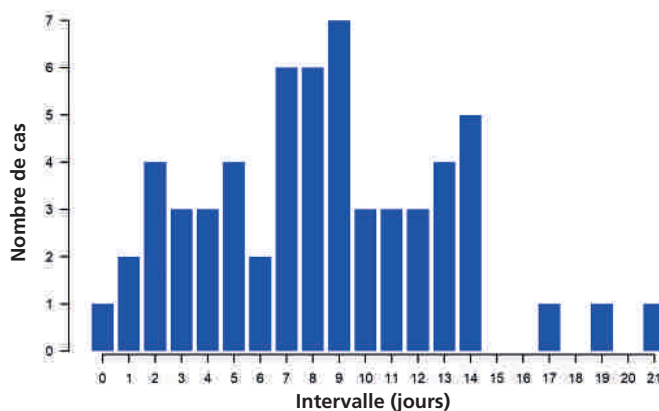


Fig. 4
Intervalle de temps entre les pontes dans les différents nids des Gobemouches noirs *Ficedula hypoleuca* mâles polygynes (N=59).

Influence du nombre d'adultes nourrissant sur les paramètres de la nidification

Chez les couples monogynes, on observe un rythme de nourrissage élevé, auquel participent activement le mâle et la femelle. Chez les couples polygynes, la contribution du mâle au ravitaillement de la nichée est très variable. Ses apports au nourrissage des jeunes peuvent se révéler à peine moins réguliers chez certains couples, mais parfois aussi beaucoup plus occasionnels, voire absents. La *figure 5* montre l'effet du nombre d'adultes participant au nourrissage sur quelques paramètres de la reproduction (1P: seule la femelle nourrit; 2P: les deux parents participent au nourrissage). On ne note pratiquement pas de différence dans la grandeur de ponte (1P: 5,67 SD: 0,92; 2P: 5,84 SD: 0,84, test de Student: $p = 0,18$, ns) et le nombre d'œufs éclos (1P: 5,52 SD: 0,98; 2P: 5,47 SD: 1,04, test de Student: $p = 0,37$, ns). En revanche, les différences se marquent dans le succès d'élevage. Les femelles seules ne parviennent à élever en moyenne que 3,02 (SD: 2,32) jeunes, alors que celles qui bénéficient de l'apport du mâle au nourrissage en élèvent en moyenne 4,67 (SD: 1,82; test de Student: $p < 0,0001$). Le nombre de jeunes amenés à l'envol par les femelles seules est donc inférieur de près de 35 %.

Le nombre de survivants contrôlés les années suivantes ne montre que très peu de différences, avec une proportion de reprise de 10,2 % (SD: 2,4) chez les jeunes élevés par la femelle seule, et de 8,9 % (SD: 0,6, $\chi^2 = 0,12$, $df = 1$, $p = 0,73$) chez les couples où les deux adultes participent au nourrissage. Pour les nichées élevées par la femelle seule, la phase critique est donc clairement celle de l'élevage jusqu'à l'envol.

Influence du statut du couple sur les paramètres de la nidification

Si l'on sépare les couples en trois catégories en fonction de leur statut:

- couple monogyme (M): les deux adultes participent au nourrissage et le mâle n'a pas été contrôlé à un autre nid,

- couple polygyne primaire (P1): les deux adultes participent au nourrissage et le mâle a été contrôlé à un autre nid dont la date de ponte est plus tardive,
- couple polygyne secondaire (P2): les deux adultes participent au nourrissage et le mâle a été contrôlé à un autre nid dont la date de ponte est plus précoce,

on ne constate que des différences minimales dans les paramètres de la reproduction (*fig. 6*). Les grandeurs moyennes de ponte varient entre 5,83 SD: 0,82 (M), 6,06 SD: 0,90 (P1) et 5,65 SD: 0,81 (P2), et les différences sont à peine significatives (ANOVA, $F = 3,1$, $df = 2$, 426, $p = 0,046$). La différence entre les P1 et les P2 est pratiquement liée au retard moyen d'environ 8 jours dans la date de ponte. En effet, la grandeur de ponte diminue de 0,07 œuf par jour (RAVUSSIN & NEET 1995), ce qui correspond à 0,56 œuf sur 8 jours alors que la différence entre les P1 et les P2 est de 0,41 œuf. Les nombres d'œufs éclos ne montrent que très peu de différences, avec 5,48 SD 1,02 (M), $5,47 \pm 1,22$ (P1) et 5,33 SD: 0,94 (P2) (ANOVA, $F = 0,5$, $df = 2$, 424, $p = 0,61$). Quant au nombre de jeunes à l'envol, les données obtenues chez les couples monogynes (4,74 SD: 1,77) et polygynes primaires (4,78 SD: 2,06) demeurent très proches, alors que cette valeur tombe à 4,19 SD: 1,69 chez les couples polygynes secondaires (ANOVA, $F = 2,2$, $df = 2$, 425, $p = 0,12$).

La proportion d'oiseaux repris comme nicheurs les années suivantes est de 8,4 % (SD: 0,7) chez les couples monogynes, 14,8 % (SD: 2,3) chez les polygynes primaires et 8,3 % (SD: 1,9) chez les couples polygynes secondaires. Elle est plus élevée pour les polygynes primaires ($\chi^2 = 8,22$, $df = 2$, $p = 0,02$).

Âge des partenaires du couple en fonction du statut de polygynie

L'âge des nicheurs est connu exactement chez les oiseaux bagués au nid comme poussins les années précédentes. Celui des femelles des couples monogynes a pu être déterminé dans 131 cas. Les femelles d'un an, soit nées l'année précédente, sont au nombre de 65 (49,6 %), celles de deux ans 35 (26,7 %), celles de trois

² ns: différence statistiquement non significative

³ df: « degrees of freedom », nombre de degrés de liberté

P.-A. Ravussin



Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* mâle bagué. Remarquer la coloration très grise du manteau et de la tête et la couleur brune des couvertures primaires, souvent typiques des oiseaux de deuxième année civile. Baulmes VD, 23 juin 2018.

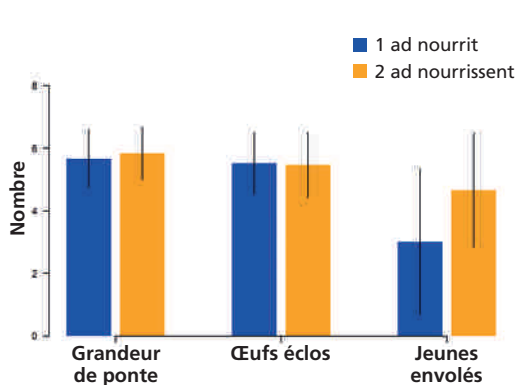


Fig. 5
Comparaison des grandeurs de ponte, du nombre d'œufs éclos et du nombre de jeunes envolés en fonction du nombre d'adultes de Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* participant au nourrissage à Baulmes VD (1 ad. nourrissant: N=52 nids, 2 ad. nourrissant: N=425 nids). Les barres d'erreur correspondent à $\pm$ l'écart-type.

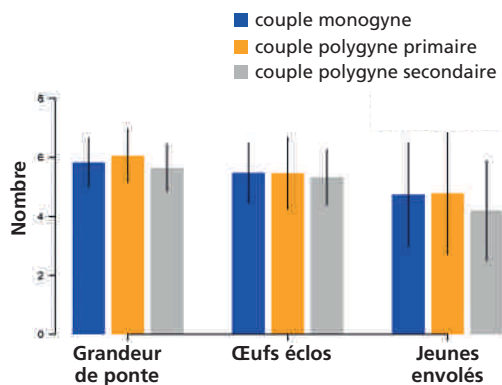


Fig. 6
Comparaison des grandeurs de ponte, du nombre d'œufs éclos et du nombre de jeunes envolés chez les couples de Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* monogynes (N=325), polygynes primaires (N=50) et polygynes secondaires (N=51) à Baulmes VD. Les barres d'erreur correspondent à $\pm$ l'écart-type.

ans 11 (8,4 %). À quatre ans, elles ne sont plus que 9 (6,9 %) et celles de 5 et 6 ans représentent au total 11 oiseaux (8,4 %). Toutefois, à Baulmes, deux femelles baguées adultes ont été ensuite recontrôlées six ans plus tard. Elles étaient donc âgées d'au moins 7 ans.

Pour les femelles des couples polygynes, l'échantillon est beaucoup plus réduit. Ainsi, les femelles des couples polygynes primaires ne sont que 18 à avoir été baguées comme poussins au nid et parmi elles, 4 (22,2 %) ont été contrôlées à un an, 3 à deux ans (16,7 %), 5 à 3 ans (27,8 %) et 6 à 4 ans et plus (33,3 %).

Les femelles des couples polygynes secondaires sont 21 dont l'âge a pu être déterminé précisément. Quatorze d'entre elles (66,7 %) se reproduisaient à un an, 1 (4,8 %) à deux ans, 2 (9,5 %) à 3 ans et 4 (19 %) à 4 ans et plus.

Les proportions relatives aux classes d'âge des femelles nicheuses dans les couples monogynes, polygynes primaires et polygynes secondaires sont représentées dans la *figure 7*. Avec toute la réserve nécessaire vu l'effectif réduit de l'échantillon, il semble que les femelles polygynes secondaires sont surtout des femelles âgées d'un an (2 a. c.), alors que ce n'est pas le cas des polygynes primaires.

Les femelles se reproduisant dans les couples monogynes sont pour 51 % des femelles d'un

an. Ces femelles sont moins bien représentées chez les couples polygynes primaires, avec moins d'un quart (24 %), et nettement surreprésentées dans les couples polygynes secondaires, avec près des deux tiers (65 %). Les différences sont significatives, ce qui montre que les proportions des diverses classes d'âge diffèrent entre les couples monogynes, polygynes primaires et polygynes secondaires ($\chi^2 = 16,7$, $df = 6$, $p = 0,01$).

Les proportions des classes d'âge des mâles sont également représentées dans la *figure 7*. Parmi les 135 mâles monogynes ayant été bagués au nid et contrôlés par la suite, 36 (26,7 %) étaient âgés d'un an, 50 (37 %) de deux ans, 25 (18,5 %) de 3 ans et 24 (17,89 %) de 4 ans et plus. Les polygynes primaires sont au nombre de 20, avec 2 oiseaux d'un an (10 %), 6 oiseaux de deux ans (30 %), 7 oiseaux de 3 ans (35 %) et 5 oiseaux de 4 ans et plus (25 %). Pour les polygynes secondaires, le nombre total est de 19 avec 1 seul cas pour un mâle d'un an (5,3 %), 6 de deux ans (31,6 %), 8 de trois ans (42,1 %) et 4 de 4 ans et plus (21 %).

Ainsi, avec seulement 7,7 % de mâles polygynes se reproduisant à un an (3 sur 39), en comparaison des 26,7 % de mâles monogynes d'un an, l'accès à la polygynie semblerait être l'apanage des « vieux » mâles. Cependant,

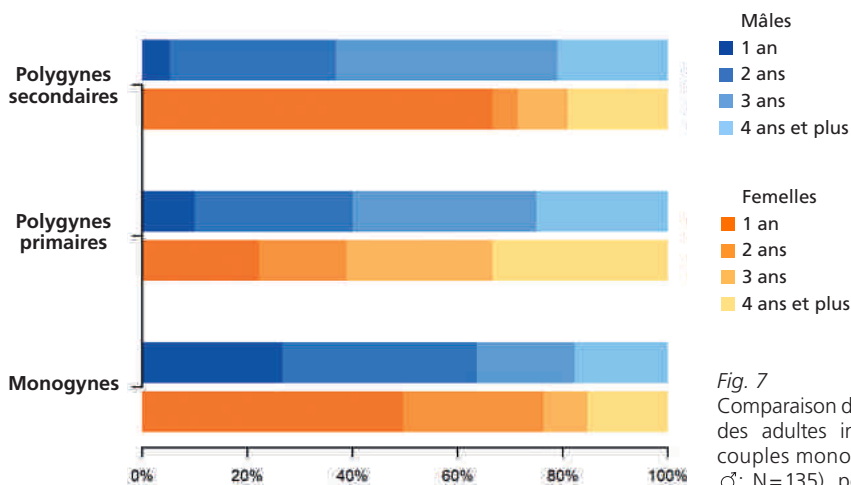


Fig. 7
Comparaison des structures d'âge des adultes impliqués dans les couples monogynes (♀: N = 131, ♂: N = 135), polygynes primaires (♀: N = 18, ♂: N = 20) et polygynes secondaires (♀: N = 21, ♂: N = 19). Les barres d'erreur correspondent à $\pm$ l'écart-type.

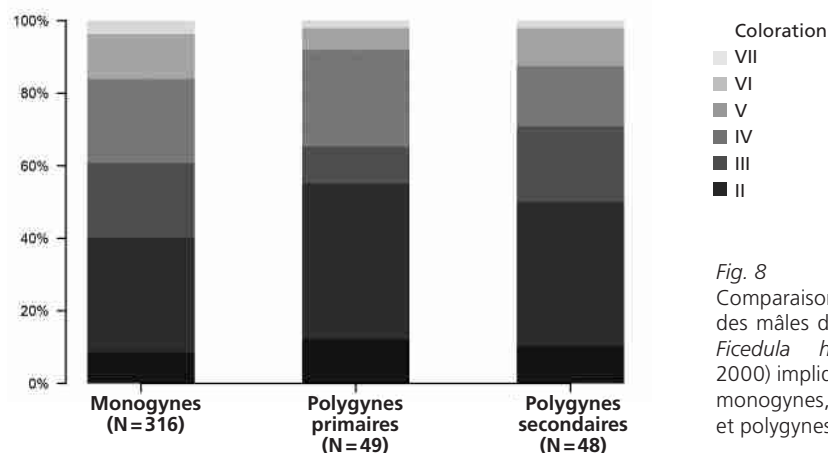


Fig. 8

Comparaison de la coloration des mâles de Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* (RAVUSSIN 2000) impliqués dans les couples monogynes, polygynes primaires et polygynes secondaires.

notre faible échantillon ne nous permet pas de conclure fermement à ce sujet ($\chi^2=11,3$, $df=6$, $p=0,08$).

Coloration des mâles en fonction du statut de polygnie

La coloration des mâles intervenant dans les couples monogynes, polygynes primaires et polygynes secondaires est présentée dans la figure 8. Cette coloration a pu être déterminée chez 413 mâles et les proportions des divers types ne montrent pas de différences significatives ($\chi^2=8,5$, $df=10$, $p=0,58$). Notons que les deux catégories de polygynes sont évidemment très semblables, vu qu'elles concernent les mêmes oiseaux mais capturés, et donc mesurés à des moments différents.

Discussion

Les séances d'affût pour la capture des adultes des couples monogynes duraient généralement moins d'une demi-heure, parfois une dizaine de minutes seulement. En revanche, chez les couples polygynes, durant les nombreuses et longues séances d'affût pour la capture des mâles, à de multiples reprises, il a été possible d'observer la présence de mâles qui venaient au nichoir, se posaient au trou de vol toujours sans nourriture au bec et sans jamais pénétrer à l'intérieur. Cependant, ils étaient vivement intéressés à la présence de la femelle, qu'ils poursuivaient en cherchant parfois à s'accoupler. À l'arrivée du mâle nourrissant, ils étaient prestement chassés. Nous avons donc tou-

jours considéré que le mâle nourrissant était le parent de la nichée. Des nourrissages avec un deuxième mâle ont pu bien sûr nous échapper. Par ailleurs, l'existence de cas de paternité hors couple a pu être mise en évidence chez le Gobemouche noir. Par observation directe, ALATALO *et al.* (1987) ont pu dénombrer 7 cas sur 24 (29 %) où la copulation impliquait un autre mâle que celui qui défendait le territoire. Depuis lors, l'application des techniques de génétique moléculaire a révolutionné nos connaissances dans ce domaine. Seuls 4 % de 135 poussins issus de 27 pontes montraient une origine clairement attribuable à une fécondation hors couple selon LIFJELD *et al.* (1991), qui considéraient qu'il s'agissait d'un phénomène rare chez cette espèce. Toutefois, dans une autre étude plus récente conduite dans la région de Tomsok dans l'ouest de la Sibérie, GRINKOV *et al.* (2022) ont observé la présence de poussins issus de copulations extra couples dans 21,2 % des nichées. D'autres études montrent que la proportion de nichées contenant des poussins issus de fécondation hors couple peut varier de 6,5 % à 40 % (GRINKOV *et al.* 2018). Les copulations liées à une fécondation hors couple n'aboutissent à une paternité que durant la période où les œufs sont fécondables – c'est-à-dire de deux jours avant la ponte du premier œuf jusqu'au jour de la ponte du dernier (LIFJELD *et al.* 1997). Notre méthode de suivi ne permettait donc pas de les déceler.

La fréquence globale de la polygnie certaine (18,4 %) et probable (9 %) dans la population de Baulmes représente une valeur relativement



P.-A. Ravussin

Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* femelle avec une becquée constituée de larves d'insectes. Kiilopää FI, 4 juillet 2023.

élevée parmi celles observées en Europe. Les plus élevées atteignent près de 40 % de mâles polygynes (ASKENMO 1977), mais la plupart des suivis traitant de la polygynie donnent des taux compris entre 10 et 20 % (LUNDBERG & ALATALO 1992; WINKEL & HUDDE 1993), avec également parfois des taux très faibles conformes à ceux qu'on observe sur la rive nord du lac de Neuchâtel, comme par exemple dans la région de Brunswick D en Basse-Saxe, très bien suivie de 1963 à 1993 où cette fréquence n'est que de 1,9 % (WINKEL 1994), alors qu'elle varie entre 6,1 % et 28,3 % à Lingen D, toujours en Basse-Saxe de 1974 à 1983 (WINKEL & HUDDE 1993). De très nombreux facteurs sont susceptibles d'intervenir dans cette valeur. Il y a en premier lieu le nombre et la densité de nichoirs disponibles. À Baulmes, ce nombre est bien supérieur à leur utilisation par les différentes espèces d'oiseaux cavicoles. Ainsi, entre 2000 et 2016, le nombre moyen de nichoirs présents sur le site est de 129 et, en moyenne 33,5 de ceux-ci (min. 12, max. 70) restent inoccupés durant la saison. La probabilité pour un mâle de pouvoir défendre

deux territoires dépend également de la date de son arrivée sur les lieux de nidification et de celle des femelles. Le mâle arrivant tôt sur les sites de reproduction a probablement plus de chances de trouver et de défendre un second territoire et d'y attirer une femelle. Toutefois, cette capacité est sérieusement affectée par le nombre de femelles présentes et disponibles. En effet, chaque année, on a l'occasion de constater que des nichoirs inoccupés sont choisis par des mâles qui y chantent assidûment durant toute la saison, sans parvenir à attirer une femelle. Le nombre de femelles de cette petite population isolée est probablement un de ses facteurs limitants les plus marquants. Toutefois, ces différents éléments (densité de nichoirs, nombre de nichoirs vides et sexe-ratio déséquilibrée) sont à peu de choses près les mêmes au bord du lac de Neuchâtel qu'à Baulmes et ne semblent donc pas être des facteurs explicatifs des différences de taux de polygynie. On notera cependant que, comme on a pu le montrer dans un précédent travail, la survie des oiseaux nés au bord du lac est

meilleure que celle qui prévaut au pied du Jura (RAVUSSIN *et al.* 2007) et ce, malgré peu de différences observées au niveau de la réussite de la nidification. Les oiseaux du bord du lac pourraient être en meilleure condition physique que ceux du pied du Jura, peut-être en bénéficiant de meilleures conditions trophiques.

Les mêmes remarques peuvent être énoncées quant à la distance entre deux sites de mâles polygynes. Si la distance maximale observée en Europe entre deux territoires d'un même mâle est de 3,5 km (SILVERIN 1980), la plupart se situent à une valeur comprise entre 200 et 250 m (LUNDBERG & ALATALO 1992). Dans la région du Brunswick en Allemagne, WINKEL (1994) a observé 347 cas de bigynie de 1963 à 1993; 32% d'entre eux étaient distants de 40 m ou moins, 36% de 40 m à 100 m et 32% à des distances supérieures à 100 m, la distance maximale étant 1750 m. Dans notre cas, la distance moyenne est de 287 m (± 208). La médiane, qui sépare ces valeurs de distances par la moitié se situe à 200 m. Les distances de 40 m ou moins ne sont représentées que par un cas (1,9%). On peut considérer qu'il s'agit là d'une bigynie monoterritoriale. Nous n'observons que 5 cas entre 40 et 100 m (9,4%), si bien que près de 90% sont supérieures à 100 m. La valeur médiane de 60 m obtenue par WINKEL (1994), est bien différente de ce que nous observons. Les valeurs moyennes données par LUNDBERG & ALATALO (1992) sont comprises entre 155 m et 582 m, les médianes entre 112 m et 480 m, beaucoup plus proches de nos propres observations.

VON HAARTMANN (1951) distinguait les cas de bigynie simultanée lorsque l'intervalle de ponte des deux femelles est de trois jours au maximum de ceux de bigynie successive avec un intervalle de ponte plus élevé, situation beaucoup plus courante. C'est aussi le cas chez nous, où seuls 10 cas correspondent à de la polygynie simultanée sur 59 observés (16,9%). Selon WINKEL & HUDDE (1993), sur les 321 cas de bigamie enregistrés dans le Brunswick, 3,7% des cas étaient du même jour, 17,5% avaient un écart de 1 à 3 jours, 28% un écart de 4 à 6 jours, 19% un écart de 7 à 9 jours, 18,1% un écart de 10 à 12 jours et 13,4% un écart de 13 à 21 jours. Dans notre cas, ces valeurs sont respectivement de 1,7%, 15,3%, 15,3%, 32,2%, 15,3% et 20,3%. On est frappé par la

relative similitude des deux séries de valeurs. Dans notre échantillon, comme dans celui de la région de Brunswick, le maximum est de 21 jours. Au-delà de cette valeur, il ne s'agit plus de polygynie, mais plus probablement de deux nichées successives du même mâle, phénomène fort rare que nous n'avons observé qu'en une seule occasion, avec 40 jours d'écart entre les pontes, alors que la deuxième nichée de la part d'une femelle lors de la même saison a été constatée en six occasions (BOTH *et al.* 2019).

Les paramètres de la reproduction, qu'il s'agisse de la grandeur de ponte ou du taux d'éclosion, ne sont que peu affectés par le statut du couple reproducteur. Tout au plus, on relève les hautes valeurs obtenues par les couples polygynes primaires. La différence notable tient dans le succès d'envol considérablement affecté chez les couples où la femelle assure seule le ravitaillement de la nichée. Le nombre moyen de jeunes à l'envol passe de 4,7 chez les couples où deux parents nourrissent à 3,0 chez ceux où seule la femelle pourvoit au nourrissage. Il convient de préciser qu'il s'agit là de moyennes obtenues sur 35 années et que la réussite des nichées élevées par la femelle seule est très variable d'une année à l'autre. Lorsque les conditions météorologiques sont favorables, la femelle parvient sans trop de difficultés à élever tous les jeunes éclos. En revanche, lors de printemps très pluvieux où les conditions de nourrissage sont contrariées, cet élevage est beaucoup plus problématique. On en a un exemple frappant avec le printemps 2007 caractérisé par un mois d'avril chaud qui a favorisé le développement précoce du feuillage, entraînant une accélération du cycle de développement des insectes. Mai, juin et juillet connurent ensuite des conditions atmosphériques exécrables pour les oiseaux chasseurs d'insectes, avec de longues périodes de pluie. Sur les 21 nichées tentées à Baulmes ce printemps-là, 7 ont été élevées par la femelle seule avec une grandeur de ponte moyenne de 5,57 œufs (SD: 1,51), mais avec seulement 1,71 jeune à l'envol en moyenne (SD: 2,06). Ajoutons que les nids ravitaillés par la femelle seule sont très généralement ceux de mâles polygynes secondaires, donc parmi les plus tardifs.

Dans ces conditions, on peut se demander ce qui pousse ces femelles à s'apparier avec

un mâle déjà occupé dans un autre couple, ce d'autant plus que les chanteurs célibataires qui ne parviennent pas à attirer une femelle restent présents chaque année dans notre population. Plusieurs hypothèses ont été émises pour tenter d'expliquer ce paradoxe. On se contentera ici de donner celle de la « duperie » (deception hypothesis) qui a été proposée par ALATALO *et al.* (1981). Elle suggère que les femelles sont trompées et s'accouplent alors avec un mâle déjà apparié, en supposant que les mâles tentent de cacher leur statut réel d'appariement. La poly-territorialité des mâles contribuerait à tromper les femelles pour qu'elles acceptent la polygynie et les femelles n'ayant pas le temps ou la possibilité de découvrir l'état matrimonial des mâles seraient dupées. Le modèle du « seuil de polygynie » propose que les femelles auraient un intérêt à s'installer sur le territoire de très bonne qualité d'un mâle déjà apparié, plutôt que de choisir le territoire de médiocre qualité d'un mâle célibataire (VERNER & WILLSON 1966; ORIAN 1969). Un autre modèle, celui dit du « sexy son » (WEATHERHEAD & ROBERTSON 1979) stipule que le statut des mâles déjà accouplés est connu des femelles polygynes secondaires, qui décideraient de s'accoupler avec eux malgré tout et en tireraient avantage dans la qualité génétique de leurs descendants. Le polymorphisme du plumage des mâles de Gobemouche noir pourrait être un indicateur de leur « qualité ». À ce propos, on relèvera que le Gobemouche noir n'acquiert son plumage nuptial que durant l'hiver après une mue partielle. La mue complète des adultes a lieu en juillet, après quoi les Gobemouches noirs adultes muent à nouveau et acquièrent tous un plumage semblable à celui des femelles.

Relevons que nos résultats relatifs à l'âge des partenaires du couple fournissent d'intéressants arguments dans cette problématique. En effet, pratiquement seuls les mâles âgés, donc expérimentés, parviennent à établir des couples polygynes (92,3 % des mâles polygynes sont âgés de deux ans et plus). À l'inverse, les femelles de ces couples ne sont qu'à 35% des femelles expérimentées âgées de deux ans et plus. De même pour la coloration, nous avons pu montrer dans un précédent travail (RAVUSSIN 2000) qu'elle variait signifi-

cativement entre l'âge d'un an (4,9 SD : 0,9) et l'année suivante (3,8 SD : 1,3), mais pas par la suite. La coloration différente des mâles monogynes et polygynes est donc clairement reliée à leur âge et pourrait être un indicateur de leur « qualité ».

Remerciements

Ce travail à très long terme a bénéficié de l'aide de nombreux collaborateurs, en particulier issus du COSNY (Cercle ornithologique et de sciences naturelles d'Yverdon) et du GOBE (Groupe ornithologique de Baulmes et environs) pour la confection et le contrôle des nichoirs. Nous tenons à remercier Daniel Trolliet, Ludovic Longchamp, Jacques Roch et de nombreuses autres personnes qu'il est impossible de toutes mentionner ici. Le manuscrit a fait l'objet d'une relecture attentive de la part des membres de la commission de lecture de *Nos Oiseaux*, qui par leurs remarques et suggestions, ont permis d'en améliorer le contenu. Merci à Bertrand Posse, Olivier Biber, Jacques Laesser, Fabrice Helfenstein, Laurent Vallotton et Alain Barbalat pour leurs précieuses contributions.

Résumé

La polygynie chez le Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* dans l'ouest de la Suisse.

La nidification du Gobemouche noir dans deux réseaux de nichoirs de l'ouest de la Suisse a été étudiée durant près de 40 ans. 577 nids ont été suivis entre 1980 et 2016 à Baulmes VD et 663 entre Grandson VD et Concise VD entre 1989 et 2016. Le taux global de polygynie est relativement élevé à Baulmes avec 27,4 % des nids, alors qu'il n'atteint que 7,8 % des nids dans la région de Grandson. La distance entre deux nids d'un même mâle polygyne varie entre 40 m et 860 m, avec une majorité des cas entre 100 et 200 m. Les nids successifs d'un même mâle polygyne montrent un écart variant entre 0 et 21 jours dans leur date de ponte. Les grandeurs de ponte et taux d'éclosion ne présentent que peu de variations entre les couples monogynes et polygynes. Le succès d'élevage est en revanche affecté négativement chez les couples polygynes secondaires, particulièrement lorsque le mâle ne contribue que peu ou pas du tout au nourrissage. Par rapport à la structure d'âge chez les couples monogynes qui représentent la grande majorité, l'accès à la polygynie semble être plutôt l'apanage des mâles âgés de plus d'un an. En revanche, ce sont surtout les jeunes femelles d'un an qui constituent majoritairement les couples polygynes secondaires.



Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* mâle apportant une becquée. Les d'insectes adultes deviennent largement majoritaires dans la nourriture des jeunes en fin de saison. Kiilopää FI, 4 juillet 2023.

Zusammenfassung

Polygynie des Trauerschnäppers *Ficedula hypoleuca* in der Westschweiz. Die Polygynie des Trauerschnäppers wird seit fast 40 Jahren in zwei Nistkastensystemen in der Westschweiz untersucht. Zwischen 1980 und 2016 wurden 577 Nester in Baulmes und zwischen 1989 und 2016 663 Nester bei Grandson und Concise überwacht. Der Anteil polygynen Bruten war in Baulmes mit 27,4 % der Nester relativ hoch, während in Grandson nur 7,8 % der Nester polygyn waren. Der Abstand zwischen zwei Nestern desselben polygynen Männchens lag zwischen 40 m und 860 m, in den meisten Fällen zwischen 100 und 200 m. Aufeinanderfolgende Bruten desselben polygynen Männchens wiesen einen Unterschied im Legedatum von 0 bis 21 Tagen auf. Gelegegrösse und Schlupferfolg zeigten kaum Unterschiede zwischen monogynen und polygynen Paaren. Der Bruterfolg war jedoch bei sekundär polygynen Paaren geringer, insbesondere wenn das Männchen wenig oder gar nicht zur Fütterung der Nestlinge beitrug. Verglichen mit der Altersstruktur der monogynen Paare, die die überwiegende Mehrheit ausmachten, schienen vor allem Männchen, die älter als ein Jahr waren, polygyn zu sein. Die meisten sekundär polygynen Paare bestanden aus einjährigen Weibchen.

Summary

Polygyny of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in western Switzerland. The polygyny in Pied Flycatchers has been studied for almost 40 years in two nest box networks in western Switzerland. 577 nests were monitored in Baulmes between 1980 and 2016, and 663 nests were monitored near Grandson and Concise between 1989 and 2016. The overall rate of polygyny was relatively high in Baulmes, with 27.4 % of nests, but only 7.8 % of nests in the Grandson region. The distance between two nests of the same polygynous male varied between 40 m and 860 m, with most cases between 100 and 200 m. Successive nests of the same polygynous male showed a difference in laying date between 0 and 21 days. Clutch sizes and hatching success showed little variation between monogynous and polygynous pairs. Breeding success, however, was lower in secondary polygynous pairs, especially when the male made little or no contribution to feeding. Compared to the age structure of monogynous pairs, which made up the vast majority, access to polygyny seemed to be the prerogative of males over one year old. On the other hand, most secondary polygynous pairs were composed of yearling females.

Bibliographie

- ALATALO, R. V., A. CARLSON, & S. LUNDBERG (1981): The conflict between male polygamy and male monogamy: the case of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Am. Nat.* 117 : 738-753.
- ALATALO, R. V., K. GOTTLANDER & A. LUNDBERG (1987): Extra-Pair Copulations and Mate Guarding in the Polyterritorial Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Behaviour* 101 : 139-155.
- ASKENMO, C. (1977): *Some aspects of the reproduction strategy of the pied flycatcher Ficedula hypoleuca (Pallas)*. Thèse de Doctorat, Université de Göteborg, Göteborg Suède.
- BOTH, C., R. UBELS & P.-A. RAVUSSIN (2019): Life-history innovation to climate change: can single-brooded migrants birds become multiple breeders? *J. Avian Biol.* 50 : e01951. doi: 10.1111/jav.01951.
- DROST, R. (1936): Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenschnäpper, *Muscicapa hypoleuca*. *Vogelzug* 7 : 179-186.
- GRINKOV, V. G., A. BAUER, S. I. GASHKOV, H. STERNBERG & M. WINK (2018): Diversity of social-genetic relationships in the socially monogamous pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) breeding in Western Siberia. *PeerJ* 6 : e6059. <https://doi.org/10.7717/peerj.6059>.
- GRINKOV, V. G., A. BAUER, H. STERNBERG & M. WINK (2022): Understanding Extra-Pair Mating Behaviour : A Case Study of Socially Monogamous European Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Western Siberia. *Diversity* 14 : 283. <https://doi.org/10.3390/d14040283>.
- HAARTMANN, L. VON (1949): Der Trauerfliegenschnäpper. I. Ortstreue und Rassenbildung. *Acta Zool. Fenn.* 56 : 1-104.
- HAARTMANN, L. VON (1951): Successive polygamy. *Behaviour* 3 : 256-274.
- LACK, D. (1968): *Ecological adaptations for breeding in birds*. Menthuen & Co Ltd, London.
- LIFJELD, J. T., T. SLAGSVOLD & H. ELLEGREN (1997): Experimental mate switching in pied flycatchers: Male copulatory access and fertilization success. *Anim. Behav.* 53 : 1225-1232.
- LIFJELD, J. T., T. SLAGSVOLD & H. M. LAMPE (1991): Low frequency of extra-pair paternity in pied flycatchers revealed by DNA fingerprinting. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29 : 95-101.
- LUNDBERG, A. & R. V. ALATALO (1992): *The Pied Flycatcher*. T. & A. D. Poyser, London.
- MØLLER, A. P. (1986): Mating systems among European passerines: a review. *Ibis* 128 : 234-250.
- OLOFSSON, F. (1939): Svart och vitflugsnappare (*Muscicapa hypoleuca*) bigamist. *Fauna och Flora* 34 : 190.
- ORIAN, G. H. (1969): On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.* 103 : 589-603.
- RAVUSSIN, P.-A. (2000): La coloration du plumage du Gobemouche noir mâle *Ficedula hypoleuca* dans une population de l'ouest de la Suisse. *Nos Oiseaux* 47 : 149-155.
- RAVUSSIN, P.-A., D. ARRIGO & J. ROCH (2009): Un nouveau cas de trigynie chez le Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca*. *Nos Oiseaux* 56 : 99-104.
- RAVUSSIN, P.-A., D. ARRIGO, M. SCHAUB & A. ROULIN (2007): Succès de la reproduction et taux de survie du Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* dans l'ouest de la Suisse, en marge de son aire de répartition. *Nos Oiseaux* 54 : 29-40.
- RAVUSSIN, P.-A. & C. NEET (1995): Facteurs affectant la ponte d'une population de Gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*) dans l'ouest de la Suisse. *Nos Oiseaux* 43 : 163-178.
- SILVERIN, B. (1980): Effect of long-acting testosterone treatment on free-living pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, during the breeding period. *Anim. Behav.* 28 : 906-912.
- VERNER, J. & M. F. WILLSON (1966): The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology* 47 : 143-147.
- WEATHERHEAD, P. J. & R. J. ROBERTSON (1979): Offspring quality and the polygyny threshold: « The sexy son hypothesis ». *Am. Nat.* 113 : 201-208.
- WINKEL, W. (1994): Polygynie des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) im Braunschweiger Raum. *Vogelwarte* 37 : 199-205.
- WINKEL, W. & H. HUDE (1993): *Ficedula hypoleuca* (Pallas 1764) – Trauerfliegenschnäpper, Trauerschnäpper. In: GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. 13. Aula Verlag, Wiesbaden. 165-263.

Pierre-Alain Ravussin, Rue du Theu 12, CH-1446 Baulmes,
ravussinpa@bluewin.ch

Daniel Arrigo, Hofmattenstrasse 12, CH-2560 Nidau,
daniel.arrigo@bluewin.ch

Michael Schaub, Station ornithologique suisse, Seerose, CH-6204 Sempach