

SYNTHÈSE / REVIEW

Evolution des populations du tétràs lyre *Tetrao tetrix* L. en Europe un essai de synthèse

par

Michèle LONEUX¹ et Jean-Claude RUWET²

ABSTRACT : Evolution of Black Grouse (*Tetrao tetrix*) populations in Europe : an overview.

The Black Grouse population of south-eastern Belgium is relatively isolated from other populations scattered over western and central Europe. It has nevertheless succeeded in maintaining small numbers and so far in avoiding extinction. During the three past decades, numbers of cocks censused in spring in the Hautes-Fagnes have fluctuated within limits characterized by an exceptional peak of two hundreds in 1971-72 and a floor of some twenty-five male individuals in the mid-sixties as well as now, with less pronounced recoverings and lowerings meanwhile. The situation of that local population is very similar to what has been observed in populations elsewhere in Europe : more or less regular fluctuations and a long lasting decline trend. We have therefore investigated the bulk of European papers published on the population ecology of tetraonid species. The aim is to update a previous review published in 1982, by comparing our local situation with other ones as well as with the global situation on the continent, in order to identify key factors affecting populations numbers, and finally, to precise research targets and improve conservation tools. Fragmentation and modifications of the habitats turning from open landscapes to more wooded ones, and disturbance by human activities — exploitation of peatland or of boreal and alpine forests, overgrazing in moorlands and development of recreational activities — are considered to be the main factors affecting level and survival of populations, particularly sensitive while nesting and wintering. Important charges of domestic or wild ungulates — sheep, cattle, red deer, boar — have negative effects. Tetraonid populations are considered able to resist interactions with predators — fox, raptors, corvids — but this is to be considered cautiously as far as very small relictual populations are concerned. Considering these different influences, any management programme aiming to enhance the populations of Black Grouse in Europe should pay attention to several actors to preserve or restore the quietness of the birds during all critical stages of their life cycle, and essentially during courting, nesting and over wintering. Finally, effects of short-term and long-term variations and evolution of climate are to be investigated over decades.

¹ Musée de Zoologie de l'ULg, Institut de Zoologie, quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège. Michele.Loneux@ulg.ac.be

² Laboratoire d'Éthologie et de Psychologie animale, Institut de Zoologie, quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège. JC.Ruwet@ulg.ac.be

Introduction

La population de tétras lyre des Hautes-Fagnes de Belgique est une population assez isolée par rapport à celles des Ardennes françaises, de la Campine belgo-néerlandaise, des landes de l'Est et du Nord des Pays-Bas, du Danemark et de l'Allemagne du Nord, et *a fortiori* de celles d'Ecosse, de Fennoscandie, d'Europe centrale, et des régions alpines. Malgré les craintes d'extinction qu'entretient depuis des décennies sa taille réduite, elle se maintient vaillamment. Ses effectifs, en réalité ceux des coqs recensés au printemps depuis 30 ans, ont varié entre un pic exceptionnel de 200 mâles en 1971-72, et un plancher de quelque 25 coqs au milieu des années 60 comme présentement, et des remontées et des creux moins marqués entre-temps (RUWET *et al.*, 1997).

Ces fluctuations — et une tendance continue à l'érosion des effectifs alors même que le domaine habitable de l'espèce est cristallisé en réserve naturelle — semblent conformes à l'évolution de la plupart des populations sous surveillance en Europe. Les causes sous-jacentes à cette situation, qu'explorent les chercheurs, et les soucis des conservationnistes et des gestionnaires, sont de même nature dans les différents pays concernés.

Après une première décennie de recensements, le statut des tétras lyres des Hautes-Fagnes avait été présenté en le situant dans le cadre européen (RUWET et FONTAINE, 1978 ; RUWET, 1982). Depuis lors, les recherches dans les Hautes-Fagnes se sont poursuivies, tandis que les travaux sur les tétraonidés en général et sur le tétras lyre en particulier se sont multipliés en Europe. Il convenait donc, après deux décennies supplémentaires d'étude, de recadrer les problèmes de la population fagnarde locale par rapport à l'ensemble des populations européennes et des travaux qui leur sont consacrés.

Des populations généralement en déclin

Le tétras lyre est une espèce boréo-montagnarde dont les populations sont connues pour présenter d'importantes fluctuations plus ou moins périodiques, auxquelles se superpose généralement un déclin prolongé des effectifs, qui se vérifie depuis plus de vingt ans sur l'ensemble de son aire de répartition, et qui a même conduit à la disparition de certains noyaux locaux ; quelques populations paraissent toutefois relativement stables en France, en Autriche et en Suisse, essentiellement dans les zones alpines, tandis que d'autres montrent des remontées incroyables, dans des forêts gravement touchées par les pluies acides (**fig. 1**) et dans certains terrains militaires proches de la frontière germano-tchèque (GLUTZ, 1973 ; CRAMP et SIMMONS, 1980 ; RUWET, 1982 ; ELLISON *et al.*, 1984 ; BERGMANN et KLAUS, 1994 ; BERNARD-LAURENT *et al.*, 1994 ; DEL HOYO *et al.*, 1994 ; KLAUS, 1996 ; NIEWOLD, 1996 ; POTAPOV, 1988).

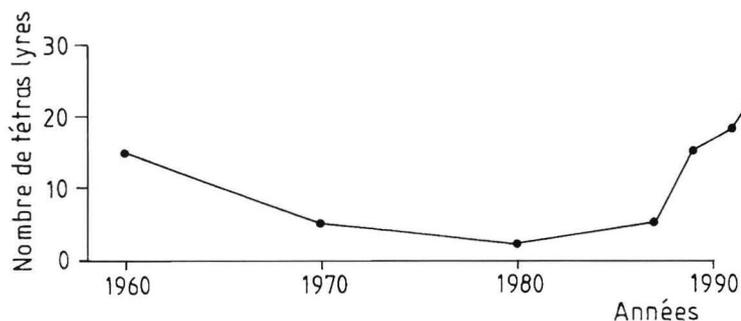


Fig. 1. Evolution du nombre de coqs du tétras lyre *Tetrao tetrix*, comptés au printemps sur les places de chant dans l'Est des Monts Métallifères (frontière entre l'Allemagne et la Tchéquie) (adapté d'après SCHULENBURG, 1991 in BERGMANN et KLAUS, 1994). *Annual census of Black Grouse Tetrao tetrix cocks counted in spring on the lek, in the Erzgebirge (between Germany and Tschekia) (adapted after SCHULENBURG, 1991, in BERGMANN et KLAUS, 1994).*

Plusieurs écoles tentent d'élucider les causes de ce déclin et s'affrontent sur l'importance à accorder aux différents facteurs invoqués classiquement dans les études de dynamique des populations (DAJOZ, 1974 ; ANGELSTAM, 1988) : production de jeunes, ressources alimentaires, sites de nidification, facteurs de mortalité, comportement, dérangements par l'Homme, mauvaises conditions climatiques, prédation, pression de chasse... Les interrelations entre ces facteurs sont évidemment nombreuses. Des travaux expérimentaux ont permis de préciser l'action réelle de certains d'entre eux, et de montrer que leur importance respective varie grandement selon les situations et les populations. Les différents facteurs incriminés sont présentés et discutés un à un ci-après, mais déjà, il est important de souligner l'immense part de responsabilité attribuée par tous les auteurs à la modification de l'habitat de l'espèce.

Les graphiques présentés ci-après illustrent les fluctuations des populations recensées dans différents pays ou régions. Le **tableau I**, qui compare l'évolution relative des effectifs annuels de différentes populations géographiques du tétras lyre (diminution ou augmentation d'une année à l'autre), ne permet guère de visualiser d'éventuelles tendances communes à toutes les populations représentées. Ceci renforce la conviction que l'évolution de chaque population locale doit être suivie de façon propre.

Le déclin enregistré au **Danemark** depuis 1941 est particulièrement drastique (**fig. 2**). Les comptages effectués de 1979 à 1993 (**fig. 3**) montrent une évolution moins radicale, mais plus que préoccupante du fait du très faible nombre d'oiseaux recensés (DEGN, 1992 ; HOLST-JØRGENSEN, 1995, 1996).

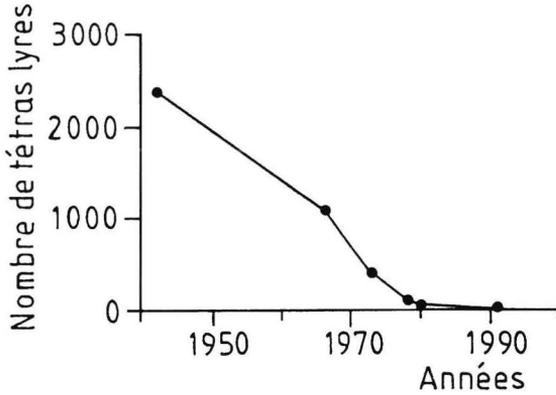


Fig. 2. Effectifs du tétras lyre *Tetrao tetrix* au Danemark de 1941 à 1991 (adapté d'après DEGN, 1992).

Annual census of Black Grouse Tetrao tetrix males counted in spring on the leks in Denmark from 1941 to 1991 (adapted after DEGN, 1992).

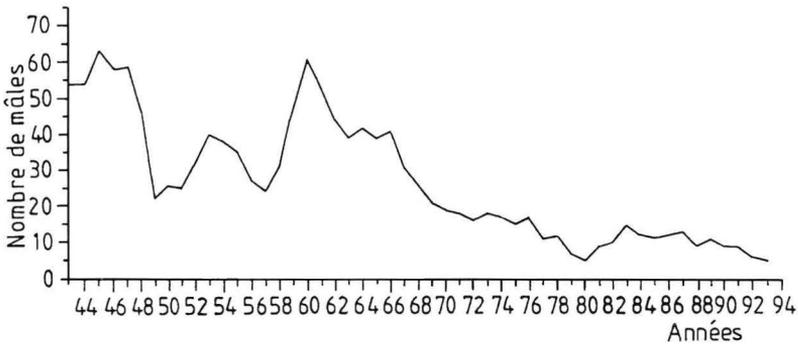


Fig. 3. Effectifs du tétras lyre *Tetrao tetrix* au Danemark de 1943 à 1993 (adapté d'après HOLST-JØRGENSEN, 1995).

Annual census of Black Grouse Tetrao tetrix males counted in spring on the leks in Denmark from 1943 to 1993 (adapted after HOLST-JØRGENSEN, 1995).

Aux **Pays-Bas**, le déclin est tout aussi dramatique (**fig. 4**) : les tétras lyres des zones nord du pays (Frise, Drenthe et Groningue), rendus célèbres par les travaux de l'équipe de KRUIJT de l'Université de Groningue (KRUIJT et HOGAN, 1967 ; DE VOS, 1983), ont disparu au cours des dix dernières années par suite de l'enclavement de plus en plus resserré — et résultant de l'intensification de l'occupation humaine — des tourbières qui constituaient le point central de leur habitat. L'espèce n'est plus représentée aujourd'hui, par quelques dizaines de coqs, que dans la partie orientale de la province de l'Overijssel, où une politique énergétique et exemplaire d'ouverture du paysage et de conversion de sites boisés en landes à bruyères vise à favoriser prioritairement le milieu de prédilection du tétras lyre et des espèces associées afin de garantir leur survie. L'effectif des tétras y est passé d'un minimum de 15 coqs en 1989 à 30 en 1997 (HERINGA et NIEWOLD, com. pers. ; NIEWOLD, 1982, 1996 ; NIEWOLD et NIJLAND, 1987 ; SOVON, 1987, 1988).

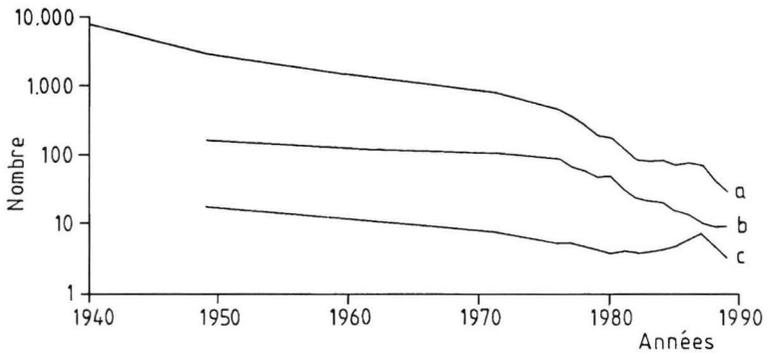


Fig. 4. Evolution des effectifs du tétras lyre *Tetrao tetrix* aux Pays-Bas de 1940 à 1989 (adapté d'après NIEWOLD, 1990, in BERGMANN et KLAUS, 1994).

a : nombre de coqs au printemps

b : nombre de populations

c : nombre moyen de coqs par population

Evolution of the Black Grouse Tetrao tetrix cocks numbers counted from 1940 to 1990 in The Netherlands (adapted after NIEWOLD, 1990, in BERGMANN et KLAUS, 1994).

a : census of males in spring on the lek

b : number of populations

c : mean number of males by population

En **Europe orientale**, l'évolution montre des effectifs importants en 1971, 1972, 1973 et 1974, mais une chute rapide intervient jusqu'à la fin des années 70 ; le niveau de la population évolue ensuite sans fortes variations mais avec une légère tendance à la baisse. Les informations s'arrêtent en 1985 (d'après VIHT, 1987, cité in KLAUS *et al.*, 1990, **fig 5**).

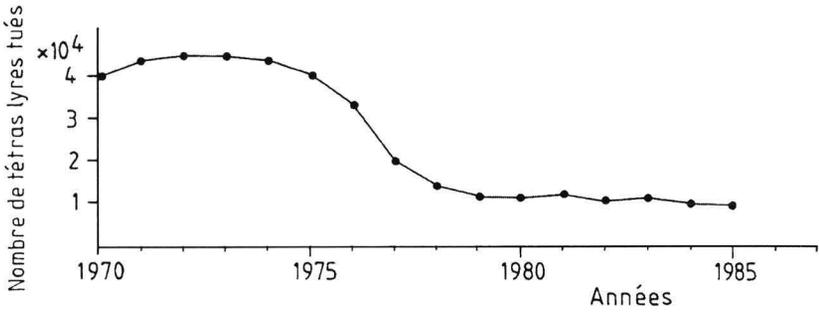


Fig. 5. Evolution des effectifs printaniers du tétras lyre *Tetrao tetrix* dans les pays de l'Est de 1970 à 1985 (adapté d'après VIHT, 1987, cité dans KLAUS *et al.*, 1990).

*Annual census of Black Grouse Tetrao tetrix counted in spring on the lek from 1970 to 1985 in the Eastern Europe (adapted after VIHT, 1987, in KLAUS *et al.*, 1990).*

Les graphiques suivants, repris et adaptés de la monographie sur le tétras lyre de KLAUS *et al.* (1990), illustrent la grande variabilité du nombre de tétras lyres tirés en **Autriche** et en **Suisse**, telle qu'elle apparaît sur base des tableaux de chasse : en Autriche (**fig. 6**), depuis le début du siècle, pour le pays entier et les régions de Salzburg et de Oberösterreich ; en Suisse (**fig. 7**), depuis 1936 ou 1963 pour quatre cantons et pour le pays entier. Si l'évolution des effectifs tirés (en automne) reflète bien l'évolution des effectifs réels, comme c'est le cas en Finlande, il apparaît clairement que le sort des tétras lyres est différent selon les cantons et les régions : déclin voire disparition ici, maintien voire augmentation là.

Les tétras sont toutefois suivis également sur le terrain au printemps, comme en témoignent les comptages effectués aux arènes de la réserve d'Aletsch (Suisse) (**fig. 8**, MARTI et PAULI, 1983).

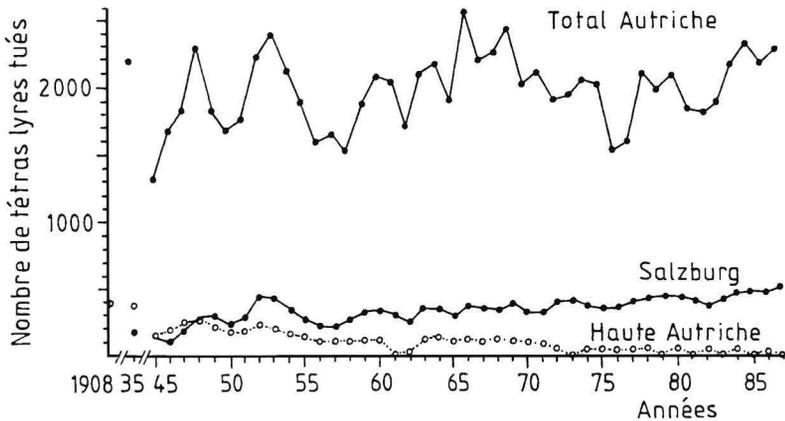


Fig. 6. Evolution des effectifs du tétras lyre *Tetrao tetrix* en Autriche d'après les tableaux de chasse (adapté d'après KLAUS *et al.*, 1990).

*Annual bags of Black Grouse Tetrao tetrix in Austria (adapted after KLAUS *et al.*, 1990).*

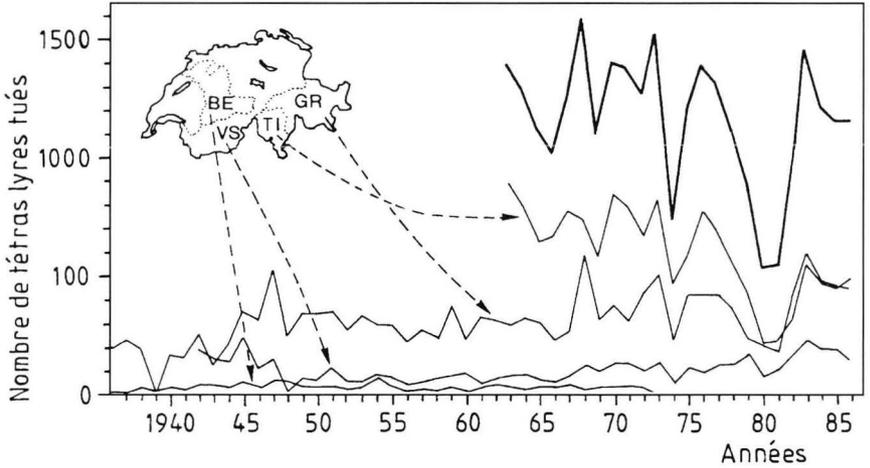


Fig. 7. Evolution des effectifs du tétras lyre *Tetrao tetrix* dans quatre cantons de Suisse sur base des tableaux de chasse. BE Bern, GR Graubünden, TI Tessin, VS Wallis, la courbe plus épaisse totalise les données pour le pays (d'après KLAUS *et al.*, 1990). *Annual bags of Black Grouse Tetrao tetrix in four cantons (BE Bern, GR Graubünden, TI Tessin, VS Wallis) and in the whole Switzerland (after KLAUS *et al.*, 1990).*

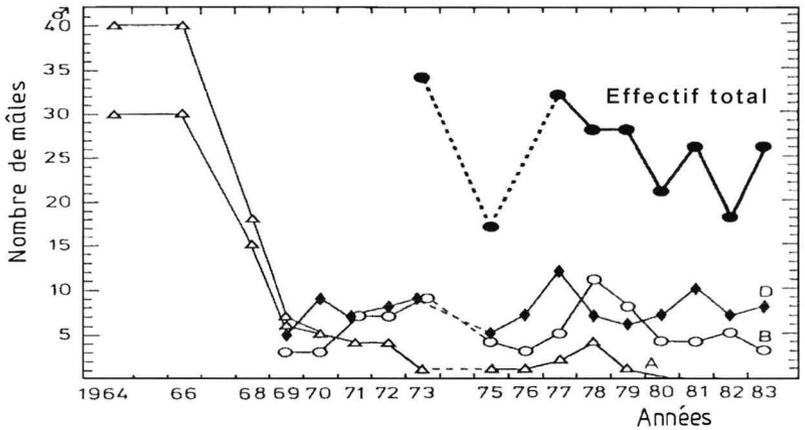


Fig. 8. Evolution des effectifs de tétras lyres mâles dénombrés au printemps sur leurs arènes dans la réserve d'Aletsch (Suisse, surface de $\pm 5\text{km}^2$). Effectif total dès 1973 et détails des arènes A, B, D lors de comptages simultanés ; de 1964 à 1969, les estimations maximum et minimum sont indiquées pour l'arène A (d'après MARTI et PAULI, 1983). *Annual census of Black Grouse cocks on the arenas in the Aletschwood reserve (Swiss, $\pm 5\text{km}^2$). Total number since 1973 and details of the arenas A, B, D during simultaneous census ; for the arena A, from 1964 to 1969, maximum and minimum values of the estimated number are indicated (after MARTI and PAULI, 1983).*

Dans les **Alpes italiennes**, l'analyse des tableaux de chasse annuels des coqs montre des fluctuations également variables selon les districts concernés (**fig. 9 A, B et C** ; adapté de DE FRANCESCHI, 1994).

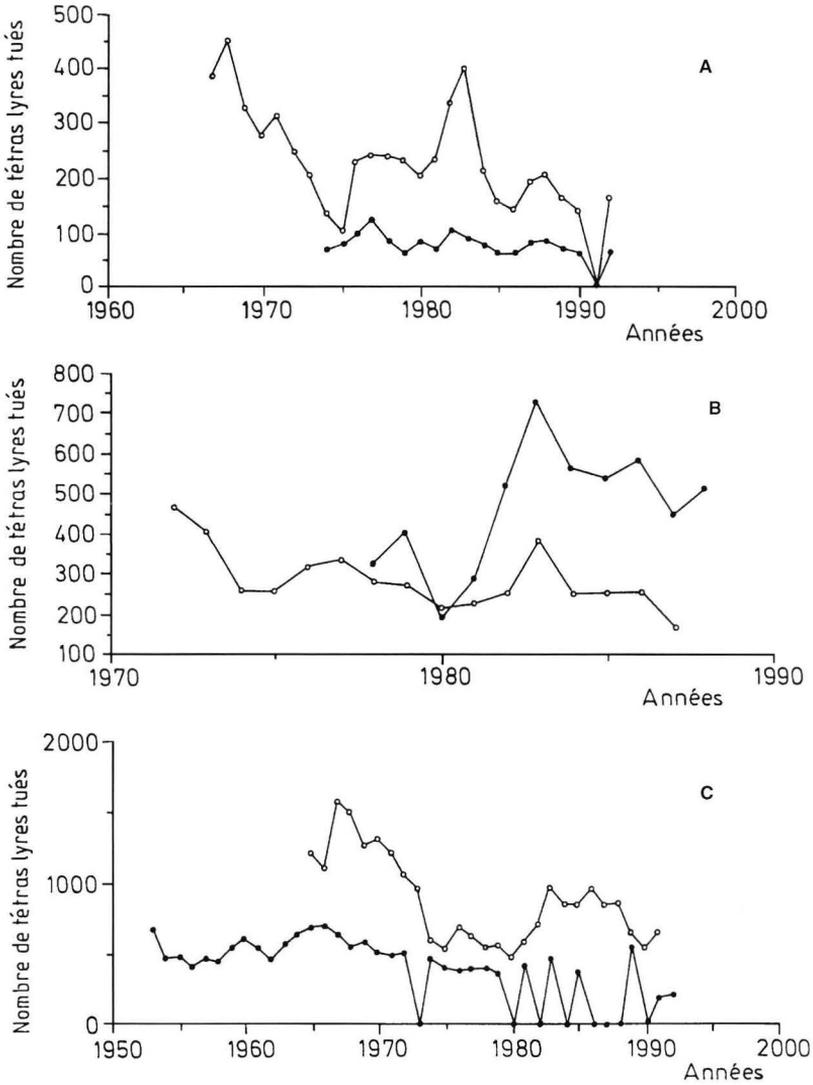


Fig. 9. Evolution des effectifs du tétras lyre *Tetrao tetrix* dans les Alpes italiennes sur base des tableaux de chasse (adapté d'après DE FRANCESCHI, 1994). Les tableaux de chasse nuls correspondent aux années d'interdiction de la chasse dans le Tyrol méridional.

Annual bags of Black Grouse Tetrao tetrix in the Italian Alps (adapted after DE FRANCESCHI, 1994).

- A :** Provinces d'Udine (1967-1992) et de Pordenone (1974-1991)
- B :** Vallée d'Aoste (1972-1987) et province de Sondrio (1978-1988).
- C :** Trentin (1965-1991) et Tyrol méridional (1953-1992).

En **Allemagne**, depuis les chiffres publiés en 1966, les effectifs se sont effondrés en Basse-Saxe (**fig. 10**) et au Bade-Würtemberg, où la population s'est éteinte à la fin des années 70, et ont très fortement diminué en Bavière ; seules les Alpes bavaroises montrent des effectifs relativement stables (**fig. 11**). En forêt de Thuringe et dans la Rhön (**fig. 12 et 13**), la population tend à diminuer fortement depuis la fin des années 60, et cette évolution est intimement liée à l'évolution de l'habitat (voir page ...). Dans la réserve naturelle de Lange Rhön (Bavière), la diminution est forte également, mais depuis 1982, un plan d'aménagement a permis une stabilisation des effectifs, jusqu'à présent, à 50-70 oiseaux (KLAUS et BERGMANN, 1994 ; KLAUS, 1996 ; KOLB, 1996 ; MÜLLER, 1982, 1983, 1988, 1996).

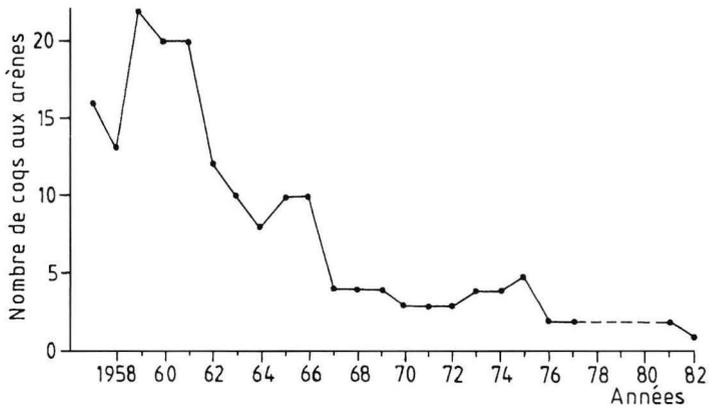


Fig. 10. Evolution des effectifs printaniers de coqs tétras lyre *Tetrao tetrix*, dénombrés aux arènes de Hahnenmoor (Basse-Saxe, Allemagne) (tiré et adapté de KLAUS *et al.*, 1990).

*Decline of spring numbers of Black Grouse cocks on their arenas in Hahnenmoor (Low Saxony, Germany) (adapted from KLAUS *et al.*, 1990).*

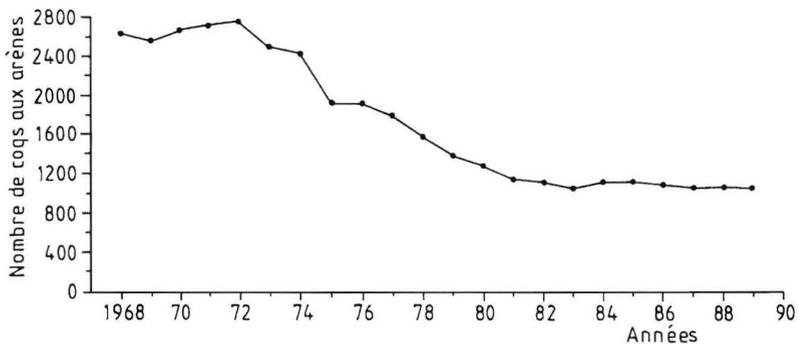


Fig. 11. Evolution des effectifs de coqs *Tetrao tetrix* aux arènes en Bavière entre 1968 et 1989, d'après les estimations des chasseurs (adapté de GLÄNZER, 1992, in BERGMANN et KLAUS, 1994).

Evolution of Black Grouse cocks numbers in Bavaria from 1968 to 1989, after estimates of hunters (after GLÄNZER, 1992, in BERGMANN et KLAUS, 1994).

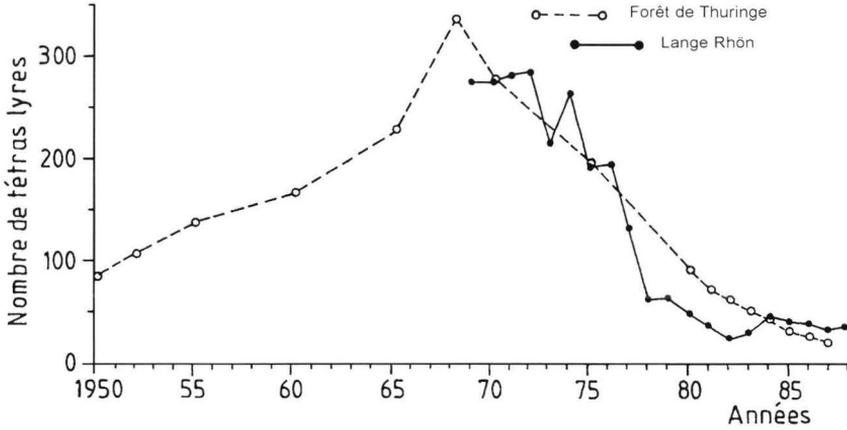


Fig. 12. Evolution des effectifs printaniers des tétras lyres *Tetrao tetrix* mâles dans la forêt de Thuringe (Thüringer Wald) de 1945 à 1989 et dans la réserve de Lange Rhön (adapté de BERGMANN et KLAUS, 1994).
Evolution of spring numbers of Black Grouse cocks counted on the arenas in the Thuringian Forest and in the Nature Reserve Lange Rhön (after BERGMANN and KLAUS, 1994).

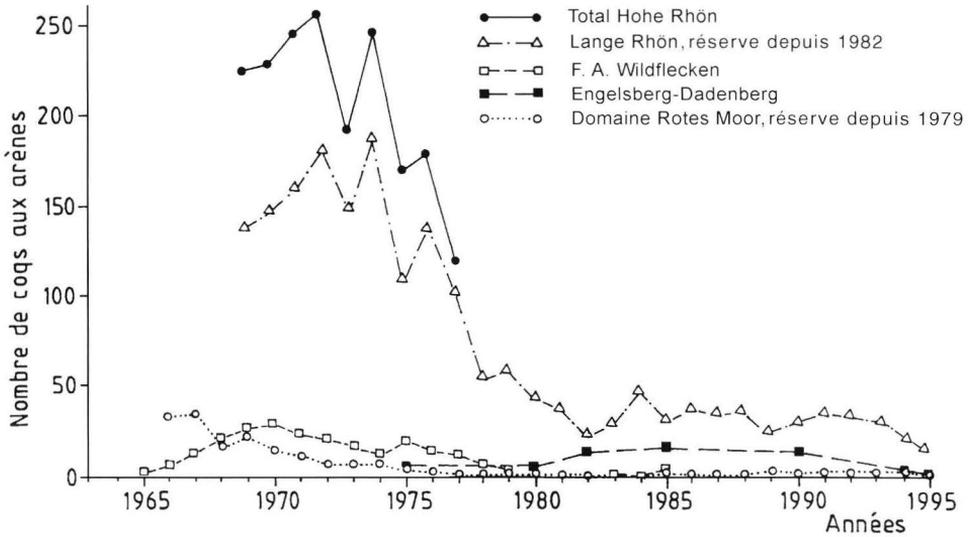


Fig. 13. Evolution des effectifs printaniers du tétras lyre (*Tetrao tetrix*), d'après le nombre de coqs comptés aux arènes dans la Rhön (adapté d'après MÜLLER, 1996).
Evolution of spring numbers of Black Grouse cocks counted on the arenas in the Rhön (after MÜLLER, 1996).

Pour la **France**, où les études se sont multipliées, les représentations graphiques de synthèse sont rares (ELLISON *et al.*, 1984 ; ELLISON et MAGNANI, 1985 : **fig. 14**). L'Office National de la Chasse s'investit dans la poursuite à long terme d'études sur l'habitat et la démographie du tétras lyre dans les Alpes. Une mise à jour récente (BERNARD-LAURENT, 1994) révèle, dans l'ensemble, une relative stabilisation des effectifs, avec toutefois des différences selon les populations locales (**fig. 15**). La population relique du département des Ardennes françaises (MIQUET, 1994) est considérée comme perdue par les gestionnaires de l'O.N.C., qui préfèrent privilégier, dans cette région, la restauration de la gélinotte des bois (BERNARD-LAURENT *et al.*, 1994).

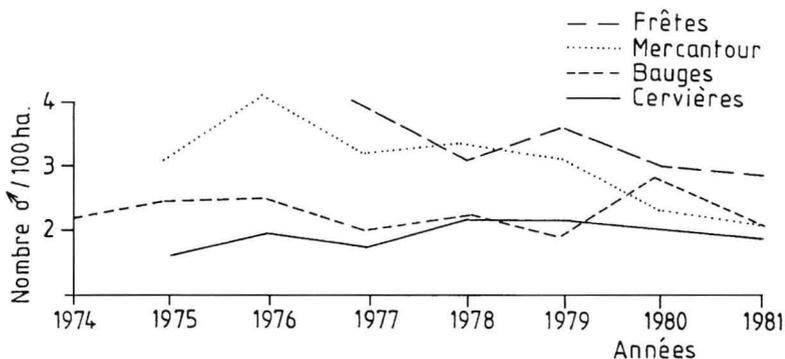


Fig. 14. Comparaison de l'évolution des effectifs de tétras lyres *Tetrao tetrix* mâles sur une zone chassée (Cervièrès) par rapport à trois zones non chassées (Frêtes, Mercantour et Bauges) des Alpes françaises (adapté d'après ELLISON *et al.*, 1984).

*Evolution of Black Grouse numbers in a hunted area (Cervièrès) and in three non hunted areas (Frêtes, Mercantour et Bauges) in the French Alps (after ELLISON *et al.*, 1984).*

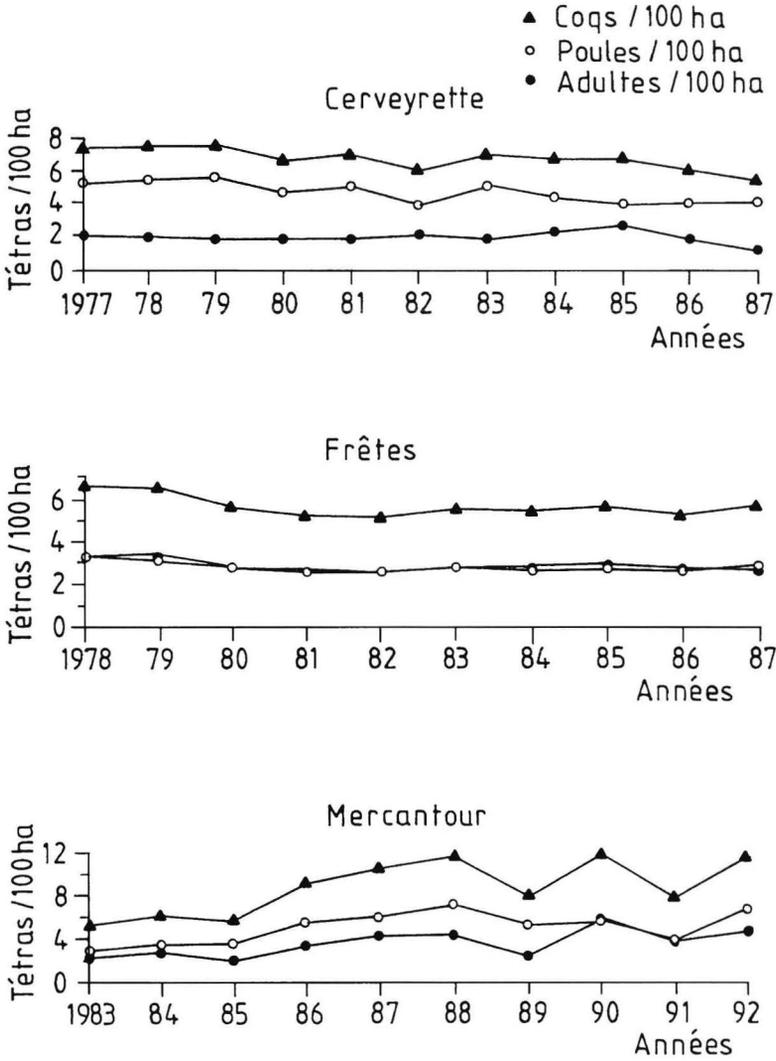


Fig. 15. Effectifs du tétras lyre *Tetrao tetrix* dans trois zones des Alpes françaises, de 1977 à 1987 (adapté d'après BERNARD-LAURENT, 1994).
Black Grouse numbers in three areas of the French Alps, from 1977 to 1983 (after BERNARD-LAURENT, 1994).

En **Belgique** enfin (**fig. 16**), les populations représentées en Région Flamande se sont éteintes petit à petit au cours des années 80 (GABRIELS, 1989), et celles en Région Wallonne se sont réduites à la seule population des Hautes-Fagnes. Aucun suivi régulier n'est plus assuré dans les zones sud du pays (Croix-Scaille, Fagnes de la Baraque Fraiture,...), mais le morcellement et la réduction des zones habitables et le boisement spontané y sont tels qu'il est improbable que le tétras lyre puisse y survivre sans une politique volontariste d'inverser le processus (RUWET, 1985a, 1988).

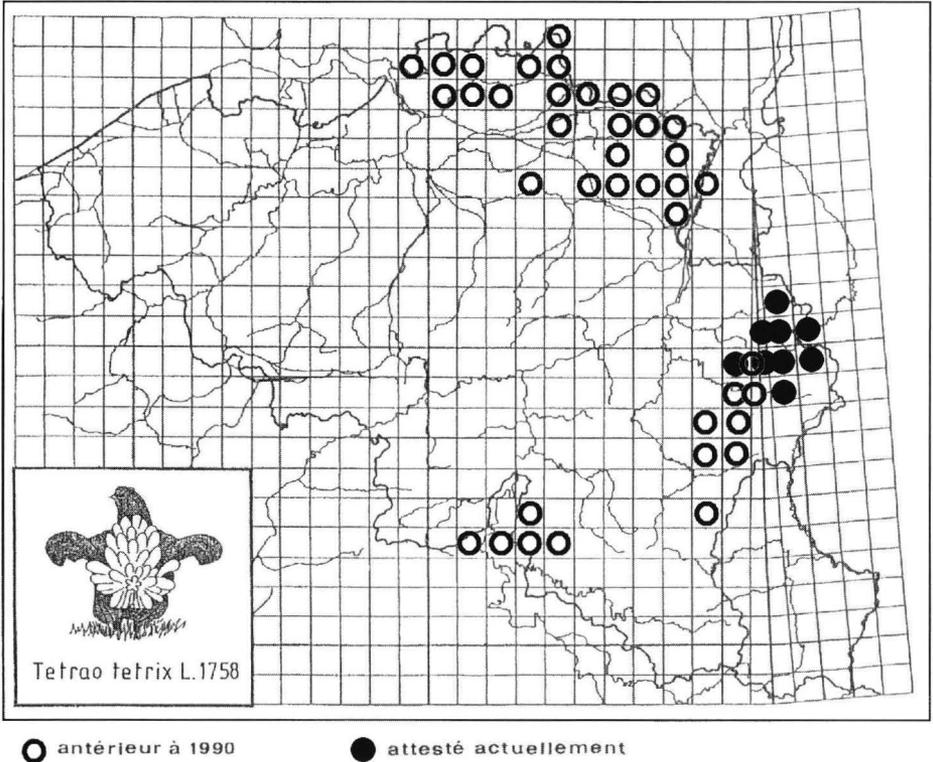


Fig 16. Répartition du tétras lyre *Tetrao tetrix* en Belgique, en cartographie UTM. Les cercles traduisent les lieux de présence ancienne, d'où l'espèce a disparu au cours des années 80, tandis que les points traduisent les zones où l'espèce est présente encore actuellement. Les Hautes-Fagnes représentent apparemment le dernier bastion viable pour l'espèce.

Distribution of the Black Grouse Tetrao tetrix in Belgium on a UTM map. The circles are the old places, from where the species has disappeared during the eighties ; the dots are the places where the species is nowadays still present. The Hautes-Fagnes Nature Reserve seems to be the last area where this grouse can still survive.

Plus au nord : le cas particulier des populations cycliques

Dans le nord de l'Europe (Suède, Finlande, Écosse), certaines populations animales présentent une dynamique de fluctuations cyclique¹, qui ne se retrouve pas ailleurs, chez d'autres populations de la même espèce. Les cycles couvrent un nombre d'années variable selon : les espèces — 3 à 4 ans pour les campagnols, les hermines et les belettes, 6 à 7 ans pour les tétras lyres (fig. 17) ; la latitude géographique, les plus nordiques présentant des cycles plus courts que les populations plus méridionales (LINDEN, 1988) ; et la densité des populations, les plus denses présentant des cycles plus marqués (LINDEN, LAURILA et WIKMAN, 1990).

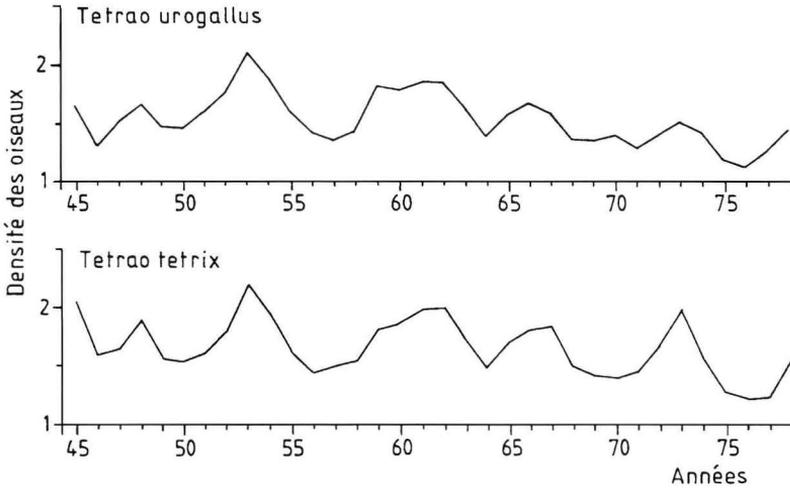


Fig. 17. Exemple de fluctuations cycliques synchrones de la densité automnale de tétras lyres (*Tetrao tetrix*) et de grands tétras (*Tetrao urogallus*) en Finlande (adapté d'après RAJALA, 1979). Valeurs ordinales : 3 : fréquent ; 2 : densité moyenne ; 1 : rare.

Example of synchronous cyclic fluctuations of the autumn density of Black Grouse and Capercaillie in Finland (after RAJALA, 1979).

Plusieurs auteurs étudient ce problème et essayent d'en comprendre les ressorts, mais les opinions divergent quant à la validité des résultats obtenus et la pertinence des hypothèses et explications avancées (HÖRNFELDT *et al.*, 1986 ; LINDEN, 1988, 1989 ; WATSON et MOSS, 1979, 1988 ; PAGE et BERGERUD, 1984 ; BERGERUD, MOSSOP et MYRBERGET, 1985).

¹ Habituellement, une population est qualifiée de cyclique si elle est, de façon significative, l'objet de fluctuations numériques répétées à des intervalles de temps plus réguliers que ce qui pourrait être attendu par le fait du hasard (WATSON et MOSS, 1979).

Pour WATSON et MOSS (1979, 1988), ce mécanisme cyclique serait auto-régulateur, même si des facteurs externes, comme le climat, ou la nourriture disponible, ou les prédateurs, ou les maladies..., peuvent affecter la densité de la population concernée (WATSON, MOSS et PARR, 1984 ; WATSON *et al.*, 1988), sans toutefois être indispensables à la cyclisation des fluctuations des effectifs. Leur synthèse se fonde sur la comparaison d'études très diverses, et dont certaines remontent à la fin des années 40. Ils y discutent les hypothèses, parfois fort anciennes, énoncées par les uns ou les autres. Ils en concluent que le rôle de facteurs intrinsèques est certainement sous-estimé : le phénomène de la cyclisation aurait ses origines dans les changements de comportement d'espace-ment des oiseaux (*spacing behaviour*) qui interviennent lors des fortes densités. Cette notion constitue la base de l'hypothèse génétique de CHITTY (1967), à l'appui de laquelle s'ajoutent également les résultats de PAGE et BERGERUD (1984).

Selon CHITTY, les animaux plus agressifs — génétiquement parlant selon lui — seraient avantagés et sélectionnés en cas de forte densité de population ; ils provoqueraient beaucoup d'interactions, ce qui engendre un stress, qui entraînerait l'élimination (ou la non-reproduction ou l'émigration) des sujets les plus fragiles ; il en résulterait dans un premier temps que la population comporterait une plus grande proportion d'animaux agressifs. Il s'ensuivrait dans un second temps une faible densité, où il n'y a plus avantage à être agressif ; les animaux moins agressifs seraient sélectionnés et la population augmenterait de nouveau.

S'il est vrai qu'une sélection des géniteurs en faveur d'une agressivité accrue a permis de créer des variétés domestiques de gallinacés de combat, il n'est pas nécessaire d'invoquer la génétique pour expliquer l'alternance de populations à plus ou moins forte expression de comportements agressifs. Comme l'ont souligné les travaux de l'équipe de l'Université de Liège, l'activité des coqs sur une arène de parade en période de forte densité de population se caractérise par le nombre et l'intensité des interactions agressives des coqs aux frontières de leurs territoires concentrés sur de petites surfaces. Ces interactions, qui se traduisent souvent en combats réels, impliquent surtout les coqs centraux, les plus anciens, soumis à une forte pression centripète de la part des coqs des nouvelles générations installés en périphérie et qui les pressent de toutes parts. Lorsque la densité approche de son maximum, les interactions sont telles qu'elles peuvent perturber le succès des accouplements au centre de l'arène, tandis que les coqs marginaux, moins stressés, accumulent les succès. Dans de telles conditions, elles peuvent provoquer l'éviction et la disparition, au jour le jour, des coqs les plus centraux, soit ceux qui sont les plus anciens, les plus actifs et les plus stressés par la pression sociale, et qui apparaissent comme les plus agressifs ; ces oiseaux surmenés manifestent une mortalité accrue. Sans doute, l'antagonisme entre les axes hormonaux hypothalamo-hypophyso-surrénalien et hypothalamo-hypophyso-gonadal entraîne-t-il chez les animaux stressés une diminution de la sexualité et de la fécondité. La population chute. Les coqs sont alors plus espacés, plus calmes, plus mobiles, moins

rivés à un territoire à défendre à tout prix sous peine de le perdre. Si les conditions de climat et de milieu le permettent, la population peut se reconstituer. Il faut toutefois relativiser encore ces considérations générales, car dans un groupe donné de coqs centraux soumis à une forte pression de concurrence et dès lors fort agressifs du fait des circonstances, le succès de chacun quant au nombre de copulations réussies varie fortement en fonction des personnalités individuelles : l'un est habile à ne pas effaroucher la poule qui a pénétré sur son territoire et à attendre le moment propice pour tenter son essai, un autre se montre hésitant et maladroit, un troisième est trop pressé, l'effraie et la chasse... (RUWET et HANON, 1980 ; RUWET, 1981, 1985b, 1986a, 1986b, 1986c ; RUWET *et al.*, 1997).

Il reste que, au sein d'une espèce, certaines populations présentent des cycles et d'autres pas. Les différentes comparaisons suggèrent que la répartition de l'habitat (sur une grande échelle par rapport au territoire d'un oiseau) et la dispersion (ou la densité) des animaux sont des éléments clefs (WATSON et MOSS, 1979, 1988 ; LINDEN, LAURILA et WIKMAN, 1990).

La régularité des cycles observés a poussé les chercheurs à tenter de prévoir l'évolution de la population grâce à des modèles mathématiques construits sur base de tel ou tel facteur comme élément explicatif. Les résultats obtenus sont encourageants vis-à-vis de l'emploi de ces méthodes mathématiques et réjouissent les gestionnaires des populations chassées, car ils disposent alors d'un outil prévisionnel (WATSON *et al.*, 1984 ; ROTHERY, MOSS et WATSON, 1984 ; LINDEN, LAURILA et WIKMAN, *op. cit.*). Mais la relative robustesse des modèles dépend du choix et du nombre des variables prises en compte (POTTS, 1979).

Principal facteur limitant : l'étendue et la qualité de l'habitat

Le tétras lyre est une espèce des milieux ouverts et diversifiés (RUWET et FONTAINE, 1978 ; RUWET, 1985b ; CRAMP et SIMMONS, 1980). Comme le souligne MAGNANI (1987), il occupe *grosso modo* trois types de milieux dans son aire de répartition européenne :

1. la limite supérieure de la forêt en zone alpine (France, Italie, Suisse, Autriche, Tchéquie, Carpates, Balkans,...) ;
2. les landes, tourbeuses ou sèches (Allemagne, Belgique, Danemark, Grande-Bretagne, Pays-Bas) ;
3. les forêts claires boréales (Finlande, Norvège, Suède).

La structure de la végétation influence sa répartition (MÜLLER, 1982 ; ELLISON *et al.*, 1984 ; BEICHLER, 1987 ; HUARD et MURE, 1987 ; GLÄNZER, 1988). Tous les auteurs s'accordent pour juger l'altération de l'habitat prépondérante

en regard des autres facteurs invoqués pour justifier un déclin des effectifs, et tous assurent que **l'avenir de l'espèce passe par des mesures de préservation, de restauration ou de gestion du milieu qu'elle fréquente** (CRAMP et SIMMONS, 1980 ; MAGNANI 1987 ; REYDELLET, 1989 ; LÉONARD, 1989 ; BERNARD-LAURENT, 1994, pour la France ; PARR et WATSON, 1988 ; ROBINSON *et al.*, 1993, pour l'Écosse ; NIEWOLD, 1982 et 1996, pour les Pays-Bas ; MÜLLER, 1982 et 1996 ; KLAUS, 1996, KLAUS *et al.*, 1990, pour l'Allemagne ; PORKERT, 1979, pour la Tchécoslovaquie, et plus généralement en Europe, revue in BERGMANN et KLAUS, 1994).

Sur les sols à dominante tourbeuse, il préfère les landes à callune ou autres végétations de landes pour se nourrir, se reposer et nicher ; par temps de neige abondante, il quitte les tourbières et les landes pour se nourrir aux alentours dans les arbres et les broussailles (PICOZZI et HEPBURN, 1986 ; PARR et WATSON, 1988).

En Europe centrale, dans une acception de l'expression qui comprend l'Allemagne, la Belgique, les Pays-Bas et la Suisse, le constat du déclin ou de la disparition de certaines populations de basse altitude par rapport à la relative stabilité des populations alpines va de pair avec le constat de **déclin de la qualité de l'habitat** des zones concernées, dominées par les *Calluna spp.*, *Erica tetralix* et *Empetrum nigrum* (BERGMANN et KLAUS, 1994).

Dans les landes écossaises qui couvrent de vastes étendues, il existe un équilibre dynamique entre des zones devant supporter une lourde charge d'herbivores — moutons, cerfs, et autres ongulés — et où on recourt à l'incendie pour susciter la repousse de la végétation, et des zones où un pâturage plus léger ouvre le paysage tout en maintenant un certain couvert végétal. La politique idéale pour assurer le maintien des populations du tétras lyre y tient à une gestion équilibrée de l'utilisation de la lande, car le surpâturage et les incendies excessifs peuvent détruire l'habitat (MOSS, 1989).

EYGENRAAM (1965) avait déjà signalé qu'aux Pays-Bas, les tétras lyres affectionnent les landes à structure hétérogène, résultant d'une gestion par incendie volontaire, tôt dans l'année et en rotation, de petites parcelles de bruyère représentant annuellement 7 à 10 % de la superficie totale disponible. En Campine belge, DELSUPEHE (1978) avait également rappelé l'intérêt du contrôle ordonné et systématique, par le feu, de petites parcelles de vieille bruyère, afin de stimuler la régénération de celle-ci et d'augmenter les possibilités de nourrissage pour le tétras. Rappelons à cette occasion que dès 1947, analysant sur plus d'un demi siècle, en cumulant l'expérience de son père et la sienne propre, l'évolution de l'avifaune de la Campine anversoise, DE BONT situait l'âge d'or de celle-ci au moment où régnait un équilibre idéal entre la variété et la structure d'un habitat offrant des zones de reproduction et d'autres de nourrissage, sous forme d'une mosaïque de parcelles de landes à bruyères, de prés et de champs cultivés : les premiers défrichements et conversions en cultures et pâturages de l'immense bruyère favorisèrent les oiseaux

caractéristiques de la Campine — barges, courlis, chevaliers, pluviers, vanneaux et tétras lyres ; l'accélération des transformations signifia leur déclin.

Les forêts que le tétras lyre affectionne sont des forêts claires de type ouvert et généralement mixtes, telles qu'elles se rencontrent à l'état naturel dans les pays nordiques. En montagne, le tétras lyre se rencontre à la limite supérieure des zones boisées, là où les peuplements forestiers sont également clairs et peu denses, et où le tapis végétal est bien développé en myrtilles.

L'exploitation des forêts claires boréales pour l'industrie du bois pose des problèmes aux gestionnaires de la faune sauvage et suscite de nombreuses études (MARCSTRÖM, BRITTAS et ENGREN, 1982). HELLE *et al.* (1987) font la synthèse des recherches menées en Finlande sur les exigences des tétraonidés quant à leur habitat, en relation avec l'exploitation forestière moderne (plantations plus denses, rotations de culture courtes). Ils constatent, de 1930 à 1970, un déclin général et simultané des tétras lyres et des forêts dominées par les feuillus, mais ils ne trouvent pas de relation satisfaisante dans le cas du grand tétras *Tetrao urogallus* et l'attribuent à un mauvais choix des indices descripteurs utilisés. Ils insistent dès lors sur l'importance et la précision des paramètres à employer pour identifier les habitats types de chacune des espèces. En outre, ces paramètres doivent bien évidemment tenir compte des exigences écologiques des espèces étudiées au cours de leur cycle de vie complet. Aussi, et contrairement à une tendance à la facilité des gestionnaires de forêts, landes et réserves naturelles, protéger des sites d'arènes ne suffit pas : il faut étendre les mesures de protection aux zones utilisées par les oiseaux pour se nourrir, se reposer, nicher ou hiverner, soit à l'ensemble de leur aire vitale. Dès lors, une cartographie des points de contact avec les tétras est nécessaire, comme outil de travail, pour cerner les zones fréquentées et préférées par les oiseaux au cours des différents moments de l'année, afin d'envisager une saine gestion des lieux (*cf.* BOUVIER, 1989).

Dans une étude plus récente, HELLE et HELLE (1991) constatent que le déclin du tétras lyre paraît tout à fait indépendant des changements dans la structure des forêts (mesurés selon 8 paramètres et analysés par régression multiple). Contrairement à l'hypothèse précédemment avancée par STORAAS et WEGGE (1986), ce déclin ne serait donc pas dû à une plus forte prédation, elle-même induite par un accroissement des prédateurs en rapport avec une multiplication des petits rongeurs consécutive aux éclaircies forestières. HJELJORD et FRY (1995) ont alors comparé l'hétérogénéité du paysage forestier dans un rayon de 1,5 km autour des arènes de parades : ils ne trouvent pas de relation satisfaisante pouvant aider à expliquer les différences de densité selon les arènes ; la qualité de l'habitat de nidification pourrait dès lors être le facteur le plus déterminant dans la zone d'étude.

SWENSON et ANGELSTAM (1993), comparant la répartition des effectifs des tétraonidés forestiers (Tétras lyre *Tetrao tetrix*, Grand tétras *Tetrao urogallus* et Gélinotte *Bonasa bonasia*) selon les différents stades de succession de

la forêt boréale, concluent que le tétras lyre paraît naturellement bien adapté aux techniques modernes de coupes forestières appliquées en Fennoscandie. En effet, que ce soit en hiver ou en été (pour la nidification), il préfère les premiers stades de recolonisation forestière avec une importante végétation au sol, riche en *Vaccinium* (SEISKARI, 1962 ; BØRSET et KRAFFT, 1973 ; MARCSTRÖM, BRITTAS et ENGREN, 1982 ; MÜLLER, 1982 ; ANGELSTAM, 1983). Ce milieu se développe, en conditions naturelles, après le passage d'un incendie, et est déserté par les deux autres espèces au profit de peuplements plus vieux et spécifiques (SWENSON et ANGELSTAM, 1993).

KLAUS (1991) résume deux cas de figure qui démontrent l'effet indéniable de la qualité de l'habitat et de ses capacités d'accueil sur les populations de tétraonidés « forestiers » au sens large (dont le tétras lyre). L'un est l'évolution des peuplements dans la forêt de Thuringe en Allemagne orientale, l'autre dans la forêt de Bohême (district Klatovy, Tchéquie). Les aménagements forestiers qui profitent le mieux aux tétraonidés sont la régénération forestière naturelle et l'abattage à petite échelle, qui assurent une végétation très hétérogène. Au contraire, les pratiques forestières modernes (plantations homogènes et denses, coupes à grande échelle, faible temps de rotation, utilisation de biocides et de fertilisants), combinées (pour le petit tétras) à l'agriculture moderne et au tourisme, se font à leur détriment.

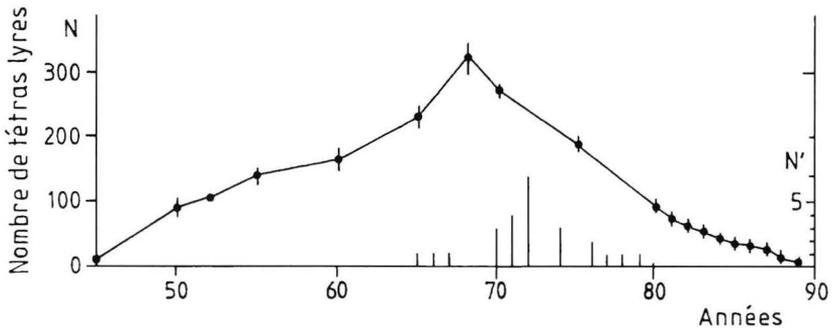


Fig. 18. Effectifs totaux de tétras lyres (coqs et poules) *Tetrao tetrix* (points noirs) comptés aux arènes de la forêt de Thuringe (de 1945 à 1989 ; N, axe de gauche) et nombre de tétras lyres tués par les prédateurs dans toute la région (N', barres verticales axe de droite) (adapté d'après KLAUS *et al.*, 1991).
*Numbers of Black Grouse Tetrao tetrix cocks and hens counted on the arenas in the Thuringian Forest and number of Black Grouse killed by predators in the whole area (N', right axis) (adapted from KLAUS *et al.*, 1991).*

Ainsi, le cas de la forêt de Thuringe (voir **fig. 18**) démontre qu'une population réduite à une dizaine de sujets (10) peut être à l'origine d'une population abondante de plusieurs centaines d'individus (300) en 20 ans, à la faveur de modifications accidentelles de l'habitat favorisant les milieux recherchés par

le tétras lyre (chablis importants résultant d'un ouragan en 1946, dégâts aux arbres résultant de la prolifération de scolytes, incendies). Les larges zones ouvertes dans la forêt d'épicéas initialement dense furent petit à petit recolonisées spontanément par des sorbiers (*Sorbus acuparia*) et bouleaux (*Betula pubescens* et *B. carpatica*), accompagnés de quelques jeunes épicéas (*Picea abies*) et d'un tapis de myrtilles (*Vaccinium spp.*) ou d'herbes, habitat optimal du tétras lyre (MÜLLER, 1982). Le déclin général observé depuis la fin des années 60 dans cette même zone s'expliquerait par la détérioration de l'habitat (les replantations d'épicéas entreprises depuis 1953 ont lentement grandi, les bouleaux et les sorbiers ont été coupés) et par la pression de prédation plus forte depuis la fin des années 60 également (KLAUS, 1991, 1994 ; BERGMANN et KLAUS, 1994).

Le deuxième exemple est l'augmentation, depuis 1987, de la population de tétras lyre dans les forêts des Monts Métallifères (Erzgebirge) à la frontière entre l'Allemagne et la Tchéquie. Cette zone est touchée dramatiquement par la pollution de l'air et les pluies acides. Les plantations d'épicéas sont détruites sur de grandes surfaces et remplacées par les sorbiers, les bouleaux et les mélèzes (*Larix decidua*). La population de cervidés est réduite, ce qui permet le développement d'un tapis végétal plus dense, de myrtilles notamment. La zone compte environ 50 km² et accueillait déjà une vingtaine de coqs recensés aux arènes en 1991. En 1994, 50 à 100 coqs seraient présents dans la partie saxonne de cette zone (SCHÜLENBURG, 1991, et KLAUS, non publié, in BERGMANN et KLAUS, 1994 : **fig. 1** reproduite page ...).

Dans les deux cas, il est évident que c'est le facteur qualité de l'habitat — en particulier l'éclaircissement du couvert, l'hétérogénéité de la végétation, l'abondance et la qualité de la nourriture disponible — qui est décisif et qui permet à une petite population de tétras lyres de se développer rapidement, les autres facteurs demeurant favorables par ailleurs. La grande qualité de la nourriture que l'on note sur les zones récemment incendiées relèvent, elles aussi, d'une modification de l'habitat. Il ressort de ces cas que le tétras lyre apparaît comme un exemple d'espèce à stratégie de reproduction de type « r » (BERGMANN et KLAUS, 1994), alors qu'une analyse comparative des Galliformes avait fait attribuer aux tétraonidés une stratégie plus proche du type « k » (LEBRETON, 1982).

BROSSEAU-MARCHANDEAU (1992) a fait le point des études sur la modification des habitats due aux activités pastorales (pâturage) et sur leurs conséquences pour les espèces sauvages. Elle conclut que, « en France et à l'étranger », les tétraonidés semblent bien être les animaux les plus sensibles à l'altération de leur habitat, notamment pendant les périodes de nidification et d'élevage des jeunes. Une réduction trop importante du couvert végétal (suite à un pâturage trop précoce ou trop intensif) leur est néfaste. Par contre, une ouverture des milieux leur est favorable. Dans les paysages subalpains, l'abandon de l'activité pastorale, bénéfique dans un premier temps, a favorisé à terme la fermeture du milieu ; pour favoriser le tétras lyre, il convient de limiter la

progression des épicéas et des aulnes en pratiquant des coupes fortes par bouquets (MAGNANI, 1989). Au sein des zones de présence des tétras lyres, une cartographie précise des différents « faciès de végétation » (*cf.* page suivante) est un outil de gestion indispensable (BLANC, 1989).

Plusieurs études menées sur d'autres continents — en Amérique du Nord, en Australie et en Afrique — ont démontré l'intérêt des **feux contrôlés** comme moyen efficace et économique de débroussaillage, alternatif aux moyens mécaniques ou chimiques (revue *in* BROUSSEAU-MARCHANDEAU, *op. cit.*). Les feux prescrits sont bénéfiques pour la faune sauvage s'ils sont utilisés pour créer des petites ouvertures de 20 à 35 ha, spécialement dans les zones les plus denses et les moins appétentes ; par contre, les incendies ou des feux prescrits sur de trop grandes surfaces (> 400 ha) n'offrent pas un rapport couvert-disponibilité fourragère adapté (revue *in* BOCK et BOCK, 1988, cité *in* BROUSSEAU-MARCHANDEAU, 1992). Plus près de nous, en Écosse, la bruyère à callune est maintenue sur de grandes étendues comme bruyère traditionnelle à tétraonidés par des **rotations d'incendies** (ROBINSON *et al.*, 1993). KLAUS (1991, 1994, 1997) a également démontré les effets bénéfiques des incendies et autres « calamités forestières » sur la croissance des populations de tétras lyres, en Allemagne notamment.

Comme il faut envisager la relation animal-milieu tout au long du cycle annuel et selon les sexes, diverses études ont cherché à préciser les déplacements des oiseaux et l'utilisation qu'ils font de l'habitat en les équipant d'émetteurs et en les pistant à distance. Il apparaît bien que l'exploitation de l'espace varie selon les sexes et les saisons (PICOZZI et HEPBURN, 1986 ; MAGNANI, 1988 ; BAINES, 1994).

En hiver, dans les Alpes, les tétras lyres recherchent des zones d'hivernage où la neige est poudreuse, suffisamment profonde pour creuser un tunnel, sur un versant en pente moyenne (10 à 50 %) exposé au Nord ou dans une combe ombragée ; ils fréquentent des boisements clairs composés de pins cembro, de mélèzes, de bouleaux, d'aulnes verts et de sorbiers et ne recherchent pas les épicéas (PAULI, 1974 ; ZETTEL, 1974 ; MARTI, 1985 ; MIQUET, 1986a). Au printemps, le site des places de chant correspond à des critères topographiques bien précis : dans les Alpes, pente faible et vue dégagée sont recherchées ; buttes, plateaux herbeux, crêtes sont des sites caractéristiques, notamment s'il existe quelques arbres à proximité (MEILE, 1981, 1982 ; MIQUET, 1986b). BOCCA (1995) arrive aux mêmes conclusions dans les Alpes italiennes.

Les auteurs norvégiens (STORAAS et WEGGE, 1987 ; STORAAS, 1988) sont d'avis que, en période de nidification, et puisque les nids subsistent de manière assez égale dans tous les types d'habitat, et qu'il n'y a pas un seul prédateur qui dépende exclusivement des oeufs de tétras pour sa survie (*cf.* ANGELSTAM, 1983), il se pourrait qu'il n'y ait pas, de la part des poules, de sélection du site de nidification en fonction de caractéristiques rigides et bien typées. Ces auteurs ne trouvent en effet pas de relation entre la perte du nid (due aux prédateurs) et le type d'habitat, la densité forestière ou la couverture végétale aux

alentours du nid (camouflage). Mais, comme l'importance de la couverture végétale dépend de l'état du développement de la végétation, l'effet de la couverture pourrait être différent selon que l'on s'intéresse à des nichées précoces ou plus tardives (STORAAS, WEGGE et LARSEN, 1982).

Au contraire, une étude plus large menée en France a permis de mettre en évidence une relation très nette entre site de nidification et structure de l'habitat : les poules choisissent certains types d'habitats plutôt que d'autres (MAGNANI, 1987, 1988 et 1989), et l'on devrait d'ailleurs plutôt parler de faciès de végétation (au sens de GODRON et LEPART, 1973, cité *in* ELLISON *et al.*, 1984). En effet, le faciès de végétation est caractérisé à la fois par une expression de sa structure, la formation végétale², et par les espèces dominantes. Sur le terrain, la formation végétale rend compte de la stratification du couvert végétal (nombre de strates, hauteur et recouvrement de chaque strate) et des formes de croissance (ligneuse, herbacée). Selon MAGNANI (*op. cit.*), les poules sont très sensibles à la fermeture du milieu et très exigeantes vis-à-vis de la structure de la végétation pendant la période de reproduction. Elles recherchent des zones de nutrition où la biomasse en arthropodes est la plus grande, en liaison avec une végétation plus riche. Il leur faut assurer la survie des jeunes qui ont besoin de grandes quantités d'arthropodes comme nourriture les premières semaines de leur vie (PULLIAINEN, 1982 ; KOLSTAD, BØ et WEGGE, 1985 ; PICOZZI et HEPBURN, 1986 ; KASTDALEN et WEGGE, 1986 ; MAGNANI, 1989). MAGNANI (1989) affirme que « les exigences écologiques des poules pour se reproduire constituent un facteur limitant à leur établissement et jouent donc un rôle déterminant dans le processus de régulation des effectifs ».

Une étude menée en Suède a pareillement montré que les poules, jeunes ou vieilles, choisissent leur site de nidification dans des jeunes peuplements de 0,5 à 3,0 m de haut plutôt que dans des forêts « matures » (BRITTAS et WILLEBRAND, 1991).

Les **conclusions** de tous ces travaux doivent être sérieusement considérées lors de l'établissement de mesures de gestion de l'habitat, car celles-ci se doivent d'intégrer les exigences des oiseaux à chaque moment clef de leur cycle annuel de vie : arènes de parades, nidification, élevage des jeunes, repos hivernal, nutrition saisonnière,.... Les raisons discutées par les uns et les autres illustrent par ailleurs toute la relativité des différentes études : d'une part, tout dépend des critères utilisés pour définir les différents types d'habitat ; d'autre part, à habitats différents, biocénoses et relations éventuelles différentes. Une chose ressort en tout état de cause de l'ensemble de ces recherches : **pour sauver les populations qui subsistent, il faut améliorer à leur avantage l'état de leur habitat.** Sans mesure en ce sens, nous pouvons très facilement les mener à l'extinction (KLAUS, 1994).

² La formation végétale est « un ensemble de végétaux qui peuvent appartenir à des espèces différentes, mais qui présentent pour la plupart des caractères convergents dans leurs formes et parfois dans leurs comportements » (GODRON *et al.*, 1968, cité *in* ELLISON *et al.*, 1984).

La qualité et la quantité de nourriture : facteur limitant lié à l'habitat

L'étude du régime alimentaire des tétras lyres selon les saisons repose sur l'analyse des contenus de jabots prélevés sur des oiseaux tirés en période de chasse, ou sur l'analyse des crottes intestinales, méthode donnant d'excellents résultats (MARTI, 1982 ; PONCE, 1991). Si le régime alimentaire a été beaucoup étudié, la plupart des travaux se sont concentrés sur la période allant de l'automne au printemps, et ce pour trois raisons (PONCE, 1987) :

- l'hiver semblait être la saison la plus critique, avec le printemps ;
- il fallait pouvoir déterminer les zones d'hivernage afin de les préserver, si possible, des dérangements ;
- ce sont les mois où la récolte du matériel est la plus aisée.

Dans les Alpes françaises, PONCE (1991, 1992) s'est efforcée d'étudier le régime alimentaire pour toutes les phases du cycle biologique de l'espèce, en distinguant le régime des deux sexes et celui des adultes et des jeunes. Le tétra lyre y est essentiellement phytophage, mais il consomme également des invertébrés. Ceux-ci apparaissent dans son régime alimentaire en mai, leur part augmente en juin, stagne en juillet-août et diminue en septembre pour devenir presque nulle en octobre ; le régime est exclusivement végétal en hiver (considéré de novembre à avril inclus).

La nourriture est sélectionnée selon sa qualité nutritive, sa disponibilité et sa digestibilité, et selon le sexe et l'âge des oiseaux. En effet, les femelles ont une alimentation plus variée que les mâles, et les jeunes consomment une plus grande fraction animale que les adultes, d'autant plus importante qu'ils sont plus jeunes (PONCE, 1987). La nourriture des poussins est composée d'insectes jusqu'à ce que leur poids atteigne 100 g (CRAMP et SIMMONS, 1980) ou jusqu'à l'âge de deux semaines (PONCE, 1987) ; aussi, lorsque les insectes sont peu nombreux, assiste-t-on à une diminution du taux de survie des poussins (BAINES, 1990).

Le choix de l'habitat, pendant l'hiver ou pendant la reproduction, serait donc dicté par ses disponibilités alimentaires. Les pins, les bouleaux et les myrtilles sont les plantes les plus appréciées et recherchées. Une végétation basse riche en arthropodes est essentielle pendant la reproduction.

Envisagée sous l'aspect de son impact sur la reproduction, seule l'alimentation des poules en mai, dans les Alpes, apparaît significativement liée au pourcentage de poules reproductrices en août la même année. Comme la nature qualitative et quantitative du régime alimentaire évolue selon la phénologie d'apparition des sources de nourriture exploitées, ce serait donc la précocité d'apparition de ces jeunes pousses qui influencerait sur la reproduction (PONCE, 1992). Le lecteur comprendra bien que la période critique pendant laquelle l'alimentation des poules est déterminante varie selon les régions géographiques et le climat local.

En Finlande, le tétras lyre se nourrit sur les bouleaux pendant 5 mois de l'année ; la production de chatons de bouleaux varie d'année en année et les couronnes des arbres peuvent être recouvertes de glace. Il se nourrit également d'aiguilles de pins et de cônes de première année. En cas de disette, les oiseaux peuvent quitter le site à la recherche d'un autre site de nourrissage. La glace qu'ils ingèrent avec les bourgeons diminuerait l'efficacité de leur digestion et pourrait être tenue responsable d'une certaine malnutrition (PULLIAINEN, 1982). HJELJORD *et al.* (1995) ont confirmé l'exploitation du bouleau comme source de nourriture hivernale par les tétras lyres en Norvège, et ils ont pu déterminer les types d'arbres préférés : grands, à larges canopées et portant beaucoup de chatons.

En Allemagne, l'importance du bouleau (g. *Betula*) est mise en exergue également, comme source de nourriture et site de dortoir (BEICHLER, 1988 ; MÜLLER, 1993), mais les sorbiers (g. *Sorbus*) sont également mis à l'honneur (KLAUS et BOOCK, 1989 ; SAEMANN et HEINRICH, 1996).

Dans les Hautes-Fagnes de Belgique, en hiver, le tétras lyre recherche préférentiellement les chatons de bouleaux et les pousses de myrtilles, retrouvés en très grande majorité (90 % PS) dans les crottes intestinales analysées par RENARD (1988) pendant l'hiver 86-87 ; l'épicéa n'est pas consommé avant le mois de mai.

Les gestionnaires finlandais pratiquent largement le **nourrissage hivernal** à base d'avoine depuis la fin des années 60. Cette mesure a suscité pas mal d'études comparatives : succès reproducteur selon l'âge des poules nourries ; entre oiseaux nourris ou non nourris ; impact d'un site de nourrissage sur la présence des prédateurs aux alentours ; qualité nutritionnelle des ressources distribuées (VALKEAJÄRVI et IJÄS, 1989 ; MARJAKANGAS, 1986 ; MARJAKANGAS et ASPEGREN, 1991 ; HUHTA, SIEKKINEN et KERÄNEN, 1994).

PULLIAINEN (1982), faisant une revue des connaissances sur les stratégies de nidification, d'hivernage et de recherche de la nourriture du tétras lyre dans la taïga finlandaise, avait rappelé les carences en manganèse et sélénium du nourrissage artificiel à base d'avoine, par rapport aux teneurs mesurées dans les aiguilles de pin prisées naturellement par ces oiseaux. Toutes les études qu'il citait suggéraient que le régime artificiel proposé devrait contenir d'autres éléments que l'avoine et les baies de sorbiers. Il semble pourtant qu'il n'y ait pas eu de modification.

VALKEAJÄRVI et IJÄS (1994) ont comparé, de 1988 à 1992, le succès reproducteur de populations de tétras lyres nourries et non nourries, grâce au suivi précis par radiotélémetrie de femelles capturées en hiver au site de nourrissage (79 oiseaux), et début mai aux arènes de parade (37 oiseaux témoins, distants de 10 à 30 km du site de nourrissage). Les résultats significatifs mettent en évidence des oeufs de volume plus gros (mais ce facteur n'est pas lié au succès reproducteur) et une plus forte mortalité des poules chez les populations

nourries. Ils n'arrivent pas à déceler une différence significative entre les deux populations du point de vue du succès reproducteur (envisagé selon les critères « taille des nichées », « date d'éclosion », « nombre de poussins par femelle »). Ils doivent enfin conclure à un plus grand taux de prédation, dans leur zone d'étude, sur les poules des populations nourries, que ce soit par des mammifères carnivores au site de nourrissage ou par l'autour (*Accipiter gentilis*) dans les biotopes de nidification. Par contre, les populations non nourries ont subi une plus forte prédation sur les nichées de la part des mammifères. Ils insistent toutefois sur le fait que les problèmes de prédation sont différents d'une contrée à l'autre, et que le bénéfice du nourrissage doit être envisagé cas par cas par les gestionnaires.

Au printemps, les poules ont besoin d'apports riches en protéines pour la bonne fabrication des oeufs. Dès les premiers beaux jours, et en avril particulièrement, elles recherchent, pour se nourrir, les zones où la végétation est libérée de la neige. Les jeunes pousses en croissance, qui ont une valeur nutritive beaucoup plus intéressante, sont systématiquement exploitées (PAULI, 1974 ; NIEWOLD, 1982 ; PICOZZI et HEPBURN, 1986 ; PONCE, 1992).

Malheureusement, dans certaines contrées, la concurrence des grands mammifères (cervidés) pour la nourriture en hiver et au printemps est telle que les bourgeons de linaïgrettes (*Eriophorum*), de myrtilles (*Vaccinium*) ou de bruyères (*Calluna et Erica*) sont broutés à outrance ; elle constitue alors un facteur limitant la densité des populations de tétras lyre (PARR et WATSON, 1988 ; MOSS, 1989). Nous avons fait une constatation identique dans divers secteurs (principalement Nord-Est et Grande Fange) des Hautes-Fagnes de Belgique.

Le problème se pose également en été et en automne, car les zones broustées, à végétation rase ou basse, offrent moins de possibilités de camouflage pour les nids, contiennent beaucoup moins d'arthropodes indispensables au bon développement des jeunes poussins et contiennent beaucoup moins de réserves de nourriture pour les adultes ; les buissons de myrtilles en particulier sont une source de nourriture de première importance pour les tétras tout au long de leur cycle de vie (PICOZZI et HEPBURN, 1986 ; BAINES *et al.*, 1994). Les études comparatives de BAINES *et al.* (1995) ont mis en évidence une plus forte densité de mâles et de femelles de tétras lyres dans les zones où les effectifs de cervidés avaient été réduits, et leur permettent d'affirmer que la présence d'une bonne couverture végétale, en hauteur et en pourcentage de recouvrement, peut permettre le camouflage et la survie des tétras dans des situations où ils seraient autrement tués par des prédateurs.

Il faut encore mentionner qu'en plus, une forte régression de la couverture en *Vaccinium* et autres Ericacées est enregistrée dans certaines régions touchées par les pluies acides (SAEMANN et HEINRICH, 1996 ; MÜLLER, com. pers.).

Plus récemment, BAINES *et al.* (1996) ont mis en évidence un certain degré de synchronisation entre le pic des éclosions de couvées de tétras lyres et

le pic d'apparition des arthropodes préférés des poussins dans leur milieu de chasse : des chenilles en Ecosse (Perthshire) et des larves de symphytes en Angleterre (Pennines). La même synchronisation est suggérée par les données recueillies sur le grand tétras *Tetrao urogallus*, vis-à-vis des chenilles sur myrtille. Ce phénomène n'est pas tout à fait étonnant, ayant déjà été mis en évidence, entre autres en forêt par BLONDEL (1995 : pp. 197-198) pour les mésanges.

Le succès des nichées et le recrutement des jeunes

Le succès des nichées, mesuré en automne juste avant la dispersion des jeunes, est le plus souvent utilisé comme variable réponse, et mis en relation avec d'autres paramètres supposés causaux. La production en jeunes détermine principalement et assez logiquement l'abondance et la santé des populations.

BAINES (1991) formule et discute trois hypothèses pouvant expliquer un déclin des effectifs en Grande-Bretagne : — (1) le temps qu'il fait au mois de juin, pendant les éclosions et les premières semaines de vie des poussins ; — (2) une augmentation du nombre de prédateurs ; — (3) une diminution de l'abondance des insectes.

Comparant plusieurs populations nicheuses dans le nord-est de l'Écosse, PICOZZI et HEPBURN (1986) concluent que le meilleur taux de survie des nichées dans une des zones étudiées est dû à la plus grande richesse de celle-ci en arthropodes disponibles pour les poussins.

Mais plus généralement, comme MOSS et WATSON (1984) l'ont démontré chez le lagopède d'Ecosse *Lagopus mutus*, la qualité de la nutrition maternelle au printemps affecte directement le succès de la nichée par la qualité des oeufs produits : la mortalité des poussins est partiellement prédéterminée avant l'éclosion. SIIVONEN (1957) l'avait déjà énoncé pour le tétras lyre.

D'après LINDÉN (1981a et b), comme les individus âgés chez le tétras lyre ont un succès reproducteur plus élevé que les jeunes, la proportion de vieux et de jeunes influence le succès reproducteur de la population. WILLEBRAND (1988) a pu confirmer que les jeunes femelles ont un succès reproducteur beaucoup moindre que les femelles adultes. LINDÉN (1989) le signale également pour les femelles de grand tétras *Tetrao urogallus*.

Cependant, comme les tétraonidés en général sont des oiseaux longévifs (plus de 4 ans), ils sont plus sensibles à moyen terme à la survie des adultes qu'aux paramètres de reproduction ; dès lors, des mesures qui favorisent directement la survie des oiseaux adultes (protection des zones d'hivernage, suspension de la chasse) ont un meilleur effet pour le maintien, voire pour le développement des populations (LEBRETON, 1982 ; TROUVILLIEZ *et al.*, 1988).

La prédation

Le devenir de nids de tétras lyres a été contrôlé pendant six ans en Suède (ANGELSTAM, 1979, 1983), et trois et six ans en Norvège (STORAAS et WEGGE, 1986) en suivant des poules par radiopistage. Ces auteurs concluent que la prédation sur les pontes est un facteur limitant le succès reproducteur du tétras lyre en Scandinavie.

Dans les Alpes françaises, plusieurs études contribuent à confirmer cette conclusion. ELLISON et MAGNANI (1985) ont suivi le devenir de 21 couvées à Cervières, et ont évalué le taux de survie des nids à 53 % ou 40 % selon qu'ils considèrent la seule période d'incubation ou toute la nidification. L'analyse des traces laissées par les prédateurs sur des oeufs artificiels ou non a permis d'identifier les coupables. Il s'agit d'espèces généralistes : le renard *Vulpes vulpes*, la martre *Martes martes*, l'hermine *Mustela erminea* et la corneille noire *Corvus corone*, auxquels il faut ajouter le blaireau *Meles meles* et le grand corbeau *Corvus corax* (MAGNANI, 1987). Ces espèces sont aussi incriminées en Allemagne, ainsi que le sanglier *Sus scrofa*, comme acteur supplémentaire (BERGMANN et KLAUS, 1994). L'autour *Accipiter gentilis*, dans les contrées où il est abondant, est également reconnu comme prédateur, particulièrement des femelles et des jeunes (DE GRELING, 1971 ; LINDEN et WIKMAN, 1980 ; TORNBERG et SULKAVA, 1990 ; BERGMANN et KLAUS, 1994).

Dans le massif des Frêtes, MAGNANI (1987) a suivi le devenir de 205 pontes artificielles, composées de 3 oeufs de poules remplis de paraffine, mis en place de façon échelonnée entre le 25 mai et le 20 juin, et exposés 37 jours pendant la période de nidification. Plus d'un tiers de celles-ci ont été détruites par prédation. Ce résultat élevé tend à confirmer l'importance du facteur prédation sur les pontes. Les empreintes laissées dans la paraffine ont permis, grâce à la constitution d'une collection de référence préalable (avec la « collaboration » d'animaux captifs), d'identifier les coupables présumés. Les carnivores (renard-blaireau, hermine-belette, et surtout fouine-martre) interviennent pour 62 % des cas, les corvidés (corneille noire et grand corbeau) pour 12 % des cas et 26 % sont non identifiés. Une analyse des données sur la répartition des nids selon 7 faciès de végétation démontre un indéniable effet de la localisation du nid sur son devenir. Les nids situés en forêt tombent sous la dent de la martre, qui exerce la plus forte pression de prédation, tandis que les nids implantés en prairie ou en lande sont soumis plutôt à la prédation des corvidés et des grands carnivores (renards), dont l'impact est en général moins important ; très logiquement, l'impact respectif des différentes catégories de prédateurs paraît lié à leur abondance.

Par ailleurs, une étude menée dans le massif des Bornes (Haute-Savoie), avait mis en évidence une plus forte prédation sur les nids de tétras lyres situés en zone touristique par rapport à ceux situés en zone non aménagée, suggérant un effet positif indirect de la fréquentation humaine et des déchets associés sur l'abondance des prédateurs généralistes comme le renard et les corvidés (MAGNANI, 1986).

En Norvège, PARKER (1984) a mené sur une île une étude expérimentale de 4 ans au cours de laquelle les corneilles mantelées (*Corvus c. cornix*), les grands corbeaux et les pies (*Pica pica*), reconnus comme prédateurs des oeufs, ont été éliminés (!). Il a comparé les résultats de la nidification sur cette zone d'étude et sur une zone contrôle sans élimination des prédateurs potentiels, et a trouvé que la perte de nids était effectivement plus faible pendant les 4 années dans le premier cas, mais que la production de poussins et leur mortalité n'étaient pas affectées, tant chez le tétras lyre que chez la lagopède. Le contrôle des populations de corvidés forestiers ne constituerait donc pas une mesure de gestion efficace pour augmenter les densités de production ou de nidification, contrairement à l'opinion répandue en Norvège, et en tout cas pendant une période d'augmentation des populations.

Le problème de la prédation est beaucoup étudié dans les pays nordiques, où des cycles d'abondance des tétraonidés sont observés en synchronisation décalée avec ceux de micromammifères, de lièvres et de prédateurs (LINDÉN, 1988). Le renard *Vulpes vulpes*, prédateur généraliste, se nourrit principalement de campagnols, mais lorsque la densité de ces derniers est trop faible, il se rabat sur le tétras lyre et donc influence les fluctuations de ses populations : c'est l'**hypothèse de la proie alternative**, abondamment documentée (ANGELSTAM, 1979, 1983 ; ANGELSTAM *et al.*, 1984 ; HÖRNFELDT, LÖFGREN et CARLSSON, 1986 ; STEEN *et al.*, 1988 ; WEGGE et STORAAS, 1990).

LINDSTRÖM, ANGELSTAM, WIDÉN et ANDRÉN (1987), testant cette hypothèse par une expérience sur le terrain lors d'une chute des populations de campagnols, observent que lorsqu'ils suppléent au manque de proies principales (campagnols) des prédateurs généralistes, la prédation sur les tétraonidés diminue. Dès lors, ils concluent que la prédation est un facteur nécessaire mais peut-être pas suffisant pour former le trait d'union entre les fluctuations à court terme des populations de micromammifères et de tétras. Il faut bien dire que l'hypothèse avait déjà été testée et réfutée par des études américaines du début des années 70, rapportées et commentées par WATSON et MOSS (1979).

Signalons encore une autre expérience menée sur une île en Suède, où renards et martres ont été tués systématiquement de 1976 à 1980 (!). MARCSTRÖM, KENWARD et ENGREN (1988) y constatent une augmentation du nombre de nichées et de poussins par poule, et donc une augmentation de la population au cours de l'automne et du printemps suivants, alors que les cycles d'abondance de micromammifères, eux, ne sont pas significativement affectés. En présence des prédateurs, ils constatent une certaine augmentation de nichées chez le tétras lors de la phase croissante du cycle des micromammifères ; cette augmentation s'expliquerait par une moins forte pression de prédation sur les nichées lorsque les micromammifères sont abondants. Toutefois, la population baisse deux ans plus tard, ce qui, d'après ces auteurs, est à mettre en relation avec une plus grande densité des prédateurs suite au pic des micromammifères. Ils concluent que la prédation est le facteur principal qui synchronise la productivité des tétras lyres avec les pics d'abondance des micromammifères, mais qu'elle peut aussi empêcher la croissance des populations de tétras les années qui suivent les pics d'abondance des rongeurs.

LINDEN (1988), analysant en Finlande les cycles de fluctuations de populations de différentes espèces animales, dont le tétras lyre, renchérit sur le fait que l'hypothèse de la proie alternative ne peut pas expliquer l'origine des cycles de tétraonidés, du fait du faible synchronisme entre les cycles des campagnols et des autres espèces et de la dysharmonie dans la distribution des longueurs de cycles ; mais il est indéniable que l'action des prédateurs peut approfondir la vague de fluctuation en cours et, d'après WILLEBRAND (1988), contribuer même à réduire la densité printanière suivante de près de 50 %.

STORAAS (1988) a étudié le devenir de nids naturels et artificiels pendant 4 ans et trouve des résultats variables selon les années. Il en conclut que la perte des nids artificiels ne reflète pas la réalité, car elle est le fait de prédateurs qui chassent plutôt à la vue : l'effet du couvert végétal est prédominant. Mais les prédateurs chassant à l'odorat sont moins influencés par le couvert végétal. En France, MAGNANI (1987) n'avait pas trouvé de relation entre la densité du couvert végétal à l'emplacement du nid choisi par la poule et le taux de prédation des nids.

En Grande-Bretagne, BAINES (1990) observe également que l'augmentation de la prédation par le renard et les corvidés sur les oeufs et les jeunes poussins entraîne une diminution du succès reproducteur.

Toutes ces études attestent que la prédation est un facteur important, et plus particulièrement dans les pays nordiques (WILLEBRAND, 1988), mais d'une façon générale, on peut considérer que la condition *sine qua non* d'une population viable est bien qu'elle doit pouvoir résister à une pression de prédation normale, dans des conditions d'habitat favorables (BERGMANN et KLAUS, 1994). Vu leurs grandes potentialités de reproduction (nombre élevé de jeunes et relativement longue espérance de vie), les populations de tétras lyres paraissent à même de résister à la pression de prédation **si les autres facteurs sont normaux**. Dans le cas des populations reliques réduites à quelques dizaines de sujets, il est évident toutefois que tout acte de prédation, quel qu'il soit, prend une importance d'autant plus grande que l'effectif survivant est petit...

Les prélèvements par la chasse

La chasse au tétras lyre est autorisée en Finlande, en Écosse, en Suisse, en Italie, et partiellement en France : le tir des mâles est autorisé dans 7 départements des Alpes, mais est interdit dans les Ardennes, le Var et le Vaucluse ; le tir est pratiqué en automne en fonction de la réussite de la reproduction ; les femelles sont protégées en tout temps (BERNARD-LAURENT *et al.*, 1994). Elle est interdite en Allemagne et n'est plus pratiquée en Belgique depuis 1967 ; l'espèce y a été retirée de la liste des oiseaux gibier en 1983 et est totalement protégée depuis 1992.

Comme élément de prédation, la chasse a été mise en examen en France par ELLISON, LÉONARD et MENONI (1988). Cette équipe a mené diverses études, portant notamment sur des comparaisons entre la structure et l'évolution des populations dans des zones ouvertes ou non à la chasse. En application de leurs recherches, ils ont établi un modèle expérimental de prélèvement qui devrait permettre de quantifier les prises maxima à concéder aux chasseurs, dans un souci de gestion durable de la population concernée. Ceci sous-entend le comptage des coqs en mai sur les places de chant et le suivi des nichées en août chaque année (avec des chiens d'arrêt bien dressés) pour évaluer le succès reproducteur des populations, base du modèle. Le taux de survie des coqs non tirés, estimé à 65 % dans un premier temps, devrait toutefois être vérifié pour chaque zone d'étude (ELLISON, 1989b). La chasse conduit à un déséquilibre du *sex-ratio* en faveur des poules, sans que cela affecte pourtant le succès reproducteur, étant donné que les oiseaux tirés sont en majorité des jeunes, qui ont un potentiel reproductif moindre et un taux de mortalité hivernale plus élevé que les adultes (ELLISON *et al.*, 1984, 1988). Pour compenser les effets négatifs de la chasse, les chercheurs français de l'Office National de la Chasse ont cependant recommandé la généralisation d'actions visant à améliorer les conditions de vie et la réussite de la reproduction des téttras lyres, notamment l'aménagement des habitats, la visualisation des câbles de remontée mécanique des pentes dans les zones de sports d'hiver, qui sont cause d'une mortalité non négligeable par collision, et la fixation des dates de pâturage en fonction de la reproduction des oiseaux (BERNARD-LAURENT *et al.*, 1994 ; ELLISON *et al.*, 1994).

Au Tessin (Suisse), dans les milieux favorables et pour la période 1980 à 1984, les comptages donnent entre 3 et 12 coqs par km². De 1981 à 1984, les densités de population de téttras lyres fluctuent en moyenne entre 4,3 et 6,3 coqs par km² et sont plus élevées dans les zones non chassées que dans les zones chassées (ZBINDEN, 1985).

De nombreuses études sont menées en Finlande, où, surtout dans le Nord, la chasse au téttras lyre est un sport populaire. Les populations de tétraonidés sont suivies et recensées chaque année au mois d'août depuis 1964. Elles ont un développement cyclique ou quasi cyclique et sont synchronisées sur de grandes régions (LINDEN et RAJALA, 1981 ; LINDEN, 1988, 1989, 1991). Cependant, la densification du réseau des routes forestières permet aujourd'hui aux chasseurs d'atteindre les coins sauvages les plus reculés, privant les oiseaux, initialement chassés aux alentours des villages, de leurs aires naturellement protégées (LINDEN et RAJAS, 1986, cité dans LINDEN, 1991). Alors que, de 1964 à 1972, la taille des prélèvements suivait l'évolution de la population des téttras, pendant la décennie 1973-1982, la forte pression de chasse immédiatement après la chute de densité des oiseaux aurait empêché la phase naturelle d'augmentation de la population (LINDEN, 1991). La province de Laponie, la plus septentrionale de la Finlande, a protégé tous les tétraonidés à partir de 1984 avec un certain succès. LINDEN (1981a) avait déjà constaté que les tendances naturelles à la cyclisation des fluctuations de populations sont plus

encouragées dans les zones protégées que dans les zones chassées, où elles sont perturbées. Toutefois, même une protection totale des grands tétras pendant 9 ans n'a pas empêché une tendance à la diminution de la population. De plus, les corrélations obtenues entre l'évolution des populations de tétraonidés et le nombre d'oiseaux tirés entre 1973 et 1984 ne sont pas significatives : en 1991, l'étude confirme la faible corrélation qui existe entre le niveau de l'effectif (évalué au mois d'août) et l'intensité de la chasse.

En 1992, LINDEN et SORVOJA rapportent les résultats d'une expérience menée entre 1987 et 1990, de façon à mettre en évidence l'influence de différents taux de prélèvement sur l'évolution des populations de tétraonidés : ils ne trouvent de résultats significatifs que pour le tétras lyre, espèce la plus répandue sur les zones d'étude. Plus le taux de prélèvement est élevé, plus importante est la diminution du nombre d'oiseaux, mais ils ne peuvent mettre en évidence une subséquente augmentation compensatoire du taux de reproduction (supposée par hypothèse) et l'attribuent à la trop petite taille de leur échantillon de données.

Dans certaines contrées, la chasse excessive peut conduire à la disparition de l'espèce, alors même que l'habitat est toujours de bonne qualité (HÖLZINGER, 1980). C'est dans ce seul cas qu'une réintroduction pourrait trouver une justification, après un délai de réflexion en faveur d'une recolonisation spontanée.

La chasse est plus perturbatrice quand elle est pratiquée au printemps sur les arènes. Là où le tir des tétras est toujours pratiqué (France, Finlande, Écosse), il ne doit ou devrait être autorisé qu'en automne, lorsque la population est la plus abondante (BAINES et LINDÉN, 1991 ; ELLISON, 1991). Enfin, le facteur chasse ajoute ses effets à ceux des autres facteurs de déclin, surtout là où l'habitat est réduit, et où les prédateurs sont en augmentation (BERGMANN et KLAUS, 1994 ; KLAUS, 1996). Cela légitime pleinement les mesures compensatoires recommandées par les chercheurs de l'ONC en France.

Les déplacements des oiseaux

De manière générale, les espèces européennes de tétraonidés sont considérées comme sédentaires. En hiver, les individus se regroupent en bandes qui se déplacent assez peu (GLUTZ et coll., 1985).

Depuis les années 80, les techniques de radiopistage sont de plus en plus utilisées pour étudier les déplacements des tétras lyres, le repérage des individus marqués se faisant à pied, en véhicule 4x4 ou même, depuis une décennie, et avec une grande efficacité, en avion (MAGNANI, 1983 ; HUARD et MURE, 1987 ; LÉONARD, 1988 ; WILLEBRAND, 1988 ; MARJAKANGAS et ASPEGREN, 1991). Cette dernière possibilité apporte de meilleures informations et confirme que les oiseaux, réputés sédentaires, se déplacent tout de même, et parfois bien plus loin qu'on ne le croit.

Des différences se marquent selon le sexe : en Suède, les jeunes femelles se dispersent davantage vers de « nouvelles » arènes que les jeunes mâles, favorisant par là le brassage des (sous)-populations, et montrent, d'année en année, une fidélité au site de nidification qu'elles choisissent et qu'elles « défendent » vocalement vis-à-vis des autres femelles, témoignant par là d'une certaine territorialité : les nids-mêmes sont assez distants les uns des autres (ANGELSTAM *et al.*, 1985 ; WILLEBRAND, 1988).

En Finlande, des femelles capturées en hiver au site de nourrissage artificiel et équipées d'un émetteur furent retrouvées grâce à l'emploi de l'avion : elles s'étaient installées pour la plupart dans des sites de nidification distants de 20 à 35 kilomètres (!) du point de nourrissage-capture hivernal (MARJAKANGAS, et ASPEGREN, 1991) ; mais il est vrai qu'elles disposent de vastes étendues de leurs habitats types pour se déplacer.

Dans les Alpes françaises, ELLISON et son équipe (ELLISON, 1989a ; ELLISON *et al.*, 1989) se sont rendu compte que « certains tétras lyres se déplacent en automne d'au moins 9 km vers une zone d'hivernage, alors que d'autres hivernent à proximité de leur zone estivale. Mais ces derniers peuvent se déplacer de plusieurs kilomètres également pour, semble-t-il, rechercher des sites riches en nourriture et visiter des places de chant ». Pour ces auteurs, les poules effectuent une vraie migration entre une aire de reproduction et une zone d'hivernage, ce qui n'est pas le cas des coqs, qui retournent quelquefois dans leur zone d'été ou sur leur arène de parade au cours de l'hiver. Dès lors, comme le soulignent les auteurs, « **le maintien d'une population locale peut dépendre des biotopes situés dans un rayon de 10 km ou plus de sa zone de reproduction** », ce qui remet en question l'efficacité d'une mise en réserve de la seule zone de reproduction.

Une étude des déplacements d'oiseaux porteurs d'émetteur dans le Parc National du Mercantour (France, HOUARD et MURE, 1987), a par contre montré que les coqs suivis étaient bel et bien, et heureusement, cantonnés dans le périmètre du Parc. Le même genre d'étude, menée dans les Alpes italiennes, a permis d'évaluer la surface exploitée par quelques tétras (DE FRANCESCHI et MATTEDI, 1995) : leur domaine vital varie selon les saisons et oscille entre 51 à 66 ha, ce qui est plus petit que pour les tétras suivis par l'équipe d'ELLISON. Toutefois, il apparaît que les jeunes utilisent un espace vital 2,5 à 5 fois plus grand que les adultes.

On ne peut que souhaiter que des études complémentaires amènent des réponses aux questions inévitablement soulevées : quelles sont les distances parcourues par les jeunes avant qu'ils ne s'installent sur une arène ? quelle est la proportion de jeunes immigrants sur une arène, venant même de lointains territoires ? quels sont les liens de parenté entre les coqs d'une arène ? Les réponses nous aideraient à comprendre les mécanismes qui régissent le maintien d'une population locale (*cf.* études sur le lagopède d'Écosse par MOSS et WATSON, 1991).

Les maladies

Outre une énumération des maladies dont peut souffrir le tétras lyre, en captivité notamment, KLAUS *et al.* (1990) ont publié une liste impressionnante de tous les types de parasites (ecto- ou endo-) déjà rencontrés chez cette espèce d'après la littérature, majoritairement antérieure à 1980 (tabl. 9 pp. 174-176 in KLAUS *et al.*, 1990). Les effets pathogènes en sont très variables et ne doivent pas être négligés.

Plus récemment, BELLEAU a consacré sa thèse en sciences vétérinaires à la situation sanitaire de quelques populations de tétras lyres dans les Alpes françaises (Université de Lyon, 1991), et nous cite les parasites rencontrés alors : Helminthes : *Syngamus trachea*, *Ascaridia compar*, *Capillaria caudinflata* ; Cestodes : genres *Raillietina* et *Hymenolepis* ; Coccidies : *Eimeria lyruri*, *Eimeria nadsoni*, *Isoospora lyruri*. L'aspergillose, quant à elle, s'avère être une maladie sporadique touchant essentiellement les animaux déficients ou affaiblis, lors de conditions atmosphériques défavorables.

BELLEAU et LÉONARD (1991) ont fait un inventaire comparatif des parasites digestifs de tétras lyres *Tetrao tetrix*, de perdrix bartavelles *Alectoris graeca saxatilis* et de lagopèdes alpins *Lagopus mutus* tirés au cours des saisons de chasse 1988 à 1990. Des helminthes sont récoltés chez 36,4 % du total des oiseaux examinés, et des coccidies chez 29,5 %. Le tétras lyre est fréquemment parasité par un cestode du genre *Hymenolepis*, mais les intensités d'infestation sont très faibles. Il n'est parasité qu'à raison de 15,2 % par les coccidies (contre 29,9 % pour la bartavelle et 38,6 % pour le lagopède). Il est difficile d'évaluer l'impact de ces parasites sur la santé des animaux. D'après ces auteurs, il est toutefois possible de conclure que l'infestation parasitaire des galliformes étudiés est faible et ne suggère qu'un effet pathogène réduit.

Faisant le point de la situation sanitaire du tétras lyre dans les Alpes françaises, BELLEAU (1991) conclut : « Il semblerait bien que la situation est globalement correcte et que les maladies influencent peu la dynamique de la majorité des populations étudiées. Dans les grandes populations en équilibre avec leur milieu, la pathologie joue de toutes façons un rôle mineur par rapport à la prédation ou aux conditions atmosphériques. En revanche, dans les petites populations isolées et menacées par les activités humaines, il semblerait que certaines maladies, dont la capillariose (*Capillaria caudinflata*, Helminthe) soient capables, en agissant de concert avec d'autres facteurs défavorables, d'entraîner la disparition de ces petites populations. » En pratique, il recommande donc de maintenir un biotope favorable aux tétras lyres et de limiter le dérangement des oiseaux lors des périodes critiques de leur cycle annuel afin d'éviter l'émergence de cette maladie, potentiellement présente dans la plupart des massifs alpins concernés par l'étude. De plus, il insiste bien sur le danger que constitue l'introduction de gibier de tir en zone de montagne en raison du risque d'apport de maladies parasitaires et surtout infectieuses dont les galliformes sauvages sont jusqu'ici présumés indemnes.

Comme le soulignent WATSON et MOSS (1979) à propos des populations cycliques, les parasites ou d'autres maladies peuvent réduire les populations de la même façon que les prédateurs, c'est-à-dire d'une manière plus marquée en période de forte densité, mais avec un décalage d'un an ou deux par rapport au pic du cycle d'abondance. Ce sont des facteurs régulateurs de populations, étant entendu qu'une faible densité de l'hôte réduit le nombre de contacts et donc le nombre de possibilités de transmettre les parasites ou les maladies (EIBERLE, 1987 ; HUDSON et DOBSON, 1988). Mais par ailleurs, HUDSON *et al.* (1992), travaillant sur le lagopède d'Ecosse (*Red Grouse = Lagopus lagopus scoticus*), ont mis en évidence que la prédation par les mammifères s'exerçait davantage sur les animaux parasités que sur les animaux sains.

DE GRELING (1971) rapporte qu'en Finlande, les parasites ne semblent pas affecter gravement les populations de tétraonidés, même si les maladies parasitaires manifestent une recrudescence tous les 3 ans (d'après LAMPIO, 1946, *in* DE GRELING).

Le dérangement par l'Homme, deuxième cause générale de déclin

Le développement du tourisme dans des zones occupées par les tétras conduit à un dérangement certain, mesuré directement par la comparaison de leurs densités dans des zones vierges ou touristiquement exploitées (ELLISON, 1986 ; HOUARD et MURE, 1987 ; BOUVIER, 1989).

Dans les Alpes, le plus gros problème provient de l'installation des stations de sports d'hiver et de leurs équipements dans des zones exploitées par les tétras (ELLISON, 1986 ; MIQUET, 1989). Les effets négatifs directs et indirects ont été répertoriés et démontrés notamment dans le Parc National de la Vanoise : dérangements par les skieurs hors piste, envols provoqués répétés, mortalité par percussion dans les câbles de remontée, déplacement des oiseaux vers des zones refuges écologiquement moins adéquates par rapport aux zones d'hivernage initiales, fréquentées en dehors de la saison de ski (DELMAS, 1986 ; MIQUET, 1986a, 1986b, 1986c, 1986d, 1987, 1988, 1989). De plus, les caractéristiques topographiques des places de chant fréquentées au printemps correspondent à celles recherchées pour la construction des bâtiments et des pylônes, entraînant la disparition des sites pour les oiseaux, la désorganisation de leurs relations sociales et la perturbation des parades (MEILE, 1981, 1982 ; MIQUET, 1986b, 1986d). En plus de ces aspects à valeur de catastrophe pour les tétras, MIQUET met également l'accent sur le dérangement aux arènes par certains photographes animaliers, par les skieurs en fin de saison, et par le ski de randonnée (ski de fond), qui se pratique d'avril à mai et tôt le matin.

Le ski de fond de randonnée pose un gros problème aussi sur la commune de Cervières, dans les Hautes Alpes, où une place d'hivernage sur cinq est traversée par un itinéraire très fréquenté. Certaines places d'hivernage importantes et connues étaient régulièrement perturbées par les skieurs, d'autant plus que les zones les plus propices aux tétras (exposition généralement Nord,

neige poudreuse non soufflée grâce à la présence d'arbres épars) sont très appréciées également par les skieurs qui s'y dispersent, provoquant la levée des oiseaux hors de leurs igloos (MENONI, 1986). Des solutions sont pourtant envisageables pour limiter ce dérangement, si la volonté de protéger les tétras sait s'imposer : canalisation des skieurs, balisage de pistes loin des zones refuges fréquentées préférentiellement par les tétras lyres (ce qui suppose une bonne connaissance et une cartographie des lieux, cf. BOUVIER, 1989), interdiction de passage aux abords de ces zones (DELMAS et MIQUET, 1986 ; MIQUET, 1989).

Au Parc National du Mercantour, une étude a permis d'évaluer l'impact du tourisme estival (HOUARD et MURE, 1987). La conclusion de l'analyse est que « la présence d'un sentier de promenade dans un biotope favorable aux tétras lyres peut provoquer une diminution de l'ordre de 40 à 50 % de leur fréquentation du lieu dans une bande de 50 m de part et d'autre du sentier, l'impact étant probablement plus fort pour un sentier très fréquenté ». Même si tous les sentiers ne sont pas dans des biotopes favorables aux tétras, on peut facilement quantifier la surface perturbée. Elle représente 21 % de la zone étudiée au Mercantour. Cette réduction des potentialités réelles d'utilisation des biotopes par les tétras lyres réduit certainement *ipso facto* la densité potentielle du nombre d'adultes. Dans un souci de protection de l'espace vital de l'espèce, il est préférable de baliser des chemins qui orienteront le flux touristique vers des zones nettement moins favorables aux tétras, non seulement quant aux places de chant, mais aussi quant aux zones de nidification, de repos, d'alimentation et d'hivernage.

L'accroissement du tourisme dans la réserve naturelle de la lande de Lunebourg (Lüneburger Heide, couvrant 200 km² à 60 km au sud de Hambourg, Allemagne du Nord) est considéré par BERGMANN et KLAUS (1994) comme cause principale du déclin du tétras dans ce site, en combinaison avec la modification de l'habitat (lande). MÜLLER (1982, **fig. 19**) met également le dérangement touristique en cause pour la population de tétras lyres de « Rotes Moor » (partie Hessienne de la Rhön, Allemagne).

L'effet des dérangements hivernaux est particulièrement grave, car les oiseaux dérangés dépensent plus d'énergie que prévu par leur stratégie naturelle (métabolisme bas, repos la plus grande partie de la journée, courtes périodes de prise de nourriture le matin et le soir). En fait, les oiseaux ont fait des réserves et ont pris du poids en automne (hyperphagie caractérisée, GREMMELS, 1991) ; ils entretiennent leur métabolisme de base avec la nourriture disponible, peu énergétique mais suffisante pour couvrir leurs besoins réduits (MARJAKANGAS, 1986). Leur poids tend toutefois à diminuer continuellement à partir du milieu de l'hiver (MARTI et PAULI, 1985 ; MARTI, 1988), pour remonter dès que la nourriture printanière est disponible, atteignant un nouveau niveau maximum en mars-avril, alors qu'ils doivent aborder la période de reproduction. Dans ces conditions, il est évident que tout surcroît de dépense énergétique en hiver (envols des oiseaux dérangés) peut leur être fatal ou nuire à leur bonne condition physique. Sans cesse dérangés dans leurs zones d'hivernage — parce que skieurs et tétras recherchent de la neige de même qualité : poudreuse, profonde et sur pentes exposées au Nord (MEILE, 1981, 1982 ; MENONI, 1986) —, les oiseaux des secteurs alpins skiés sont en moins bonne condition physique, ce

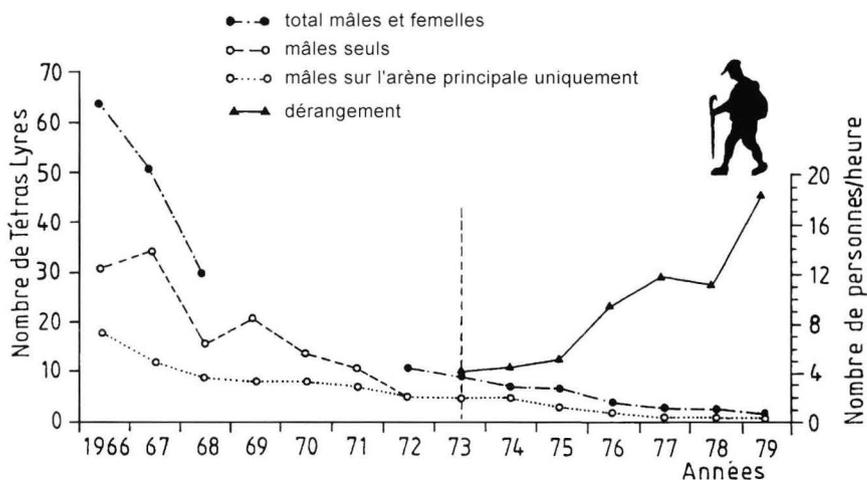


Fig. 19. Evolution du nombre de tétras lyres *Tetrao tetrix* (mâles et femelles, mâles seuls et mâles sur l'arène principale uniquement) et du nombre de promeneurs par heure (critère quantifiant le dérangement) dans la réserve naturelle « Rotes Moor » et à sa proximité immédiate, de 1966 à 1979 (d'après MÜLLER, 1982).
Evolution of Black Grouse numbers (males and females, isolated males, and males on the main arena only) and of walkers numbers per hour (as disturbance) in the natural reserve « Rotes Moor » and around (after MÜLLER, 1982).

qui les rendrait plus sensibles à la capillarirose dans ces secteurs, par rapport aux secteurs non skiés où la population est moins atteinte par cette maladie, pourtant présente (BELLEAU, 1986).

Autres facteurs de risque

Il semble qu'il ne faudrait pas négliger l'effet négatif de l'introduction du faisan *Phasianus colchicus*, par les chasseurs, dans l'aire habitée par le tétras lyre. D'une part, les deux espèces auraient des préférences très proches, si pas les mêmes ; il se pourrait également que le faisan colonise des habitats qui deviennent de plus en plus inappropriés pour le tétras lyre (REICHHOLF, 1982, *in* BERGMANN et KLAUS, 1994). La transmission de maladies du premier au second n'est pas non plus à exclure.

Par ailleurs, les conséquences directes et indirectes de l'acidification des milieux par les pluies acides et la pollution atmosphérique, sur l'étendue et la qualité de la végétation des sols pauvres en particulier (accumulation de métaux lourds et déficit en calcium) et sur la composition de la glace qui recouvre la nourriture hivernale des oiseaux, agissent également *in fine*, par le jeu des chaînes alimentaires, sur l'état de santé et le métabolisme des oiseaux et compromettent notamment la qualité des oeufs, la réussite de la couvée, la survie des jeunes et la survie des adultes, empoisonnés petit à petit par des métaux lourds, cadmium par exemple (MARJAKANGAS et MOSS, 1991 ; PORKERT, 1991 ; NIEWOLD, 1996 ; SAEMANN et HEINRICH, 1996).

Les facteurs climatiques

En 1971, DE GRELING rapporta, dans un article en français, les conclusions de différentes études sur l'écologie des tétraonidés, publiées jusqu'alors en langue finnoise. Il apparaît que SILVONEN (1957) a déjà explicitement montré que les conditions climatiques sont les plus déterminantes pour expliquer les fluctuations à court terme des populations de tétraonidés, parce qu'elles régissent les conditions nutritives rencontrées en hiver et au printemps. Il mit en évidence l'effet crucial de conditions climatologiques sur le succès reproducteur et, en particulier, la relation entre les fluctuations de populations et la température moyenne de la période précédant la ponte (mois d'avril en Finlande). D'après ses analyses, la condition physique de la femelle qui aborde la saison de reproduction régit le succès reproducteur, évalué par des recensements automnaux. Apparemment et au moins dans les régions les plus septentrionales, le facteur le plus déterminant est la nourriture printanière. Les températures pendant la période précédant la ponte déterminent la croissance des jeunes pousses riches en protéines que recherchent les femelles dès les premiers « beaux jours » printaniers. Elles doivent en effet reprendre jusqu'à 20 % de leur poids afin d'aborder la saison de reproduction dans de bonnes conditions. Ce dernier aspect a été mis en évidence également en Ecosse pour les deux espèces de lagopèdes (*Lagopus mutus* et *Lagopus lagopus scoticus*), confirmant par là l'importance de la qualité de la nourriture printanière des poules avant la fin de la ponte sur la qualité des oeufs produits. Le taux de survie des poussins dans les quinze jours qui suivent leur éclosion en captivité dans des conditions d'élevage standards varie selon les années et les zones d'études, mais le succès reproducteur des populations dont les oeufs sont issus, mesuré début août sur le terrain, évolue de façon parallèle. La qualité des oeufs produits par la poule détermine donc le taux de survie des poussins et influence directement le succès reproducteur (MOSS et WATSON, 1984).

PAULI (1974) a recherché si les conditions météorologiques hivernales dans les Alpes suisses peuvent causer une disette critique. Il apparaît que l'écologie hivernale des tétras traduit leur excellente adaptation aux conditions hivernales sévères de la haute montagne : ils limitent leurs dépenses énergétiques en passant la majeure partie de la journée au repos dans des tunnels creusés dans la neige poudreuse profonde (30 cm au moins) et en sortent deux fois par jour pendant une heure ou deux, pour une prise de nourriture minimum, au voisinage des zones de repos. D'après ses résultats, les conditions météorologiques **pendant la période suivant l'éclosion des poussins** influenceraient davantage l'évolution de la population à court terme que n'importe quel autre facteur en dehors de la période de reproduction. L'écologie hivernale du tétras lyre avait déjà été étudiée en Finlande par SEISKARI (1962), qui arrive aux mêmes conclusions quant à l'adaptation des oiseaux aux conditions hivernales. La qualité de la couverture neigeuse est de première importance.

Dans les Alpes suisses, de mauvaises conditions climatiques ont un impact plus grand sur le succès reproducteur qu'en Fennoscandie, du fait d'adaptations écologiques particulières à chacune des deux populations géographiques (GLUTZ *et al.*, 1985 ; MARTI et PAULI, 1985 ; MARTI, 1988). Dans le Tessin (ZBINDEN, 1987) le succès reproducteur, mesuré en août par recensement des nichées à l'aide de chiens d'arrêt dressés, se révèle éminemment variable d'une année et d'une région à l'autre, et l'auteur trouve une étroite corrélation positive avec la température moyenne du mois de juillet, et une corrélation négative avec le total des précipitations du mois de juillet.

MAGNANI (1987) a étudié, pendant six ans, une population de tétras lyres en déclin dans une réserve de chasse de Haute-Savoie. Il trouve que les variations annuelles de production de jeunes sont partiellement dues aux conditions météorologiques qui affecteraient la survie des poussins pendant la période d'éclosion. En effet, ceux-ci ne sont pas homéothermes à la naissance, et ce pendant les trois premières semaines de leur existence. Un été sec et chaud leur est préférable à un été pluvieux. Cependant, sur la zone d'étude, la production de jeunes, même lors des plus mauvaises années, paraît suffisante pour compenser la faible mortalité des adultes. Des études de coqs marqués et suivis aux arènes pendant plusieurs années ont montré une longévité possible d'au moins 8 ans et 8 mois (GLUTZ *et al.*, 1985). Pour MAGNANI, et selon toute vraisemblance, le déclin de la population étudiée résulte d'un déficit du recrutement des jeunes individus, à mettre en relation avec une **altération de l'habitat de reproduction** ; ceci résulterait d'une part de l'extension de peuplements forestiers de plus en plus fermés, et d'autre part de la destruction précoce du couvert herbacé dans les pelouses, suite aux modifications des pratiques pastorales.

Le même auteur trouve une relation entre la date où la somme des températures moyennes journalières (comptées à partir de la date du déneigement) atteint le seuil des 10 °C au printemps, donc **avant** l'incubation, et le nombre de poules accompagnées de jeunes dans la région des Bauges. Par contre, dans les Frêtes, cette relation n'est pas significative. Par ailleurs, aucune relation significative n'a été mise en évidence entre le nombre de poules accompagnées de jeunes ou la taille des nichées et la température moyenne durant l'incubation, ou le nombre de jours avec la T° moyenne sous zéro (pris comme indicateur de la rigueur de l'hiver). Du point de vue des pluies, une relation est mise en évidence, aux Frêtes, entre la hauteur d'eau cumulée de juillet, mois des éclosions, et la taille moyenne des nichées, mais pas entre la somme des précipitations de la période d'incubation (mois de juin) et le nombre de poules accompagnées de jeunes.

EIBERLE (1987) montre qu'en Suisse, des précipitations importantes au mois de septembre et répétées plusieurs années consécutivement affaiblissent les tétras lyres, surtout les jeunes, d'autant plus que ces précipitations sont accompagnées de températures saisonnières basses. En Suisse toujours, selon GLUTZ *et al.* (1985), des précipitations importantes durant les premiers jours de vie des poussins de tétras lyres entraînent une mortalité importante de ceux-ci

pour deux raisons : réduction de l'activité alimentaire des poussins et réduction de l'activité des insectes dont les poussins se nourrissent. Dans le Tessin, ZBINDEN (1987) observe enfin qu'il existe une corrélation négative entre la somme des précipitations du mois suivant l'éclosion et le succès reproducteur. Dans les Alpes françaises, ELLISON et MAGNANI (1985) arrivent à la même conclusion. Cependant, la relation n'est pas significative dans toutes les zones d'étude. Ceci est dû aux différences locales du climat, plus sec ou plus humide suivant les zones étudiées.

BAINES (1990) trouve également qu'un temps pluvieux après l'éclosion est néfaste, mais son étude ne porte que sur deux ans. Par contre en Écosse, MOSS (1986) ne trouve pas de relation entre les précipitations après la naissance et la survie des jeunes mais il utilise une période de 10 jours débutant le 1^{er} juin.

BERNARD-LAURENT (1994) a fait une synthèse bibliographique sur l'évolution des populations de tétras lyres en France : selon elle, il n'existe pas de données, en France, mettant en cause les variations climatiques dans le déclin à **long terme** des populations. Les conditions météorologiques peuvent cependant influencer le succès de la reproduction et être à l'origine de fluctuations annuelles d'effectifs, comme l'a montré MAGNANI (1987).

L'enneigement : quantité, qualité, fréquence, durée

En Suisse, dans les Grisons, EIBERLE et MATTER (1985) et EIBERLE (1987) montrent que l'enneigement précoce, au mois de novembre, est bénéfique au tétras lyre, car cette couverture neigeuse protège les plantes nourricières des gelées et permet déjà l'enfouissement des oiseaux dans un tunnel pour se protéger du froid. Mais des chutes de neige importantes en mars et avril sont néfastes aux femelles qui abordent la reproduction dans de moins bonnes conditions de réserves et de résistance. Notons que les résultats de MAGNANI (1987) dans les Alpes françaises ne lient pas le nombre de poules accompagnées de jeunes et la taille des nichées à la qualité de la neige en hiver.

Les modèles de changement climatique prévoient une élévation substantielle des températures hivernales dans le nord de l'Europe. HENTTONEN (1991) discute les conséquences de cette prévision sur la dynamique des populations du « petit gibier » et des petits mammifères : le changement le plus manifeste serait la disparition ou le raccourcissement des périodes d'enneigement traditionnellement très longues en Finlande (4-5 mois au Sud, 7 mois au Nord) ; ceci posera problème aux tétraonidés, adaptés à passer la majeure partie de leur temps dans des tunnels de neige (stratégie hivernale typique à cette famille ; cf. SEISKARI, 1962 ; PAULI, 1974). La prédation, augmentée par l'accroissement

prévu des prédateurs généralistes, pourrait les affecter davantage. Au lieu de 4-5 mois de neige actuellement, le sud de la Finlande aurait un type d'hiver comparable à celui prévalant normalement dans le sud de la Suède, au Danemark et au nord de l'Allemagne, où la neige n'est qu'occasionnelle. Les 200 jours ou plus d'enneigement du nord de la Finlande seraient réduits de moitié. Or, la couverture neigeuse et ses caractéristiques jouent un rôle capital dans les diverses communautés de proies et de prédateurs. Dans le sud de la Scandinavie, libre de neige, la dynamique de population des micromammifères et du « petit gibier » est stable, et la communauté de prédateurs spécialistes dépend de quelques groupes-proies, alors que dans le nord de la Fennoscandie enneigée, la dynamique des populations est fortement fluctuante.

On peut s'attendre à ce qu'effectivement, des hivers plus doux et moins enneigés nuisent aux tétras, dans la mesure où la perte énergétique sera plus importante vis-à-vis du froid et de la pluie, le manque de neige ne leur permettant pas d'appliquer la stratégie économique habituelle.

D'après une étude finlandaise portant sur 293 tunnels d'enfouissement dans la neige dans une région de lande tourbeuse ou de tourbière (Hochmoor), l'épaisseur de neige minimum rencontrée aux sites occupés est de 25 à 45 cm (21 tunnels), mais la grande majorité des abris sont creusés dans des épaisseurs de 50 à 60 cm ou plus, en bordure de la tourbière ; le plus fréquemment, la chambre de l'oiseau commence à 5 cm sous la surface de neige et mesure 27 cm de hauteur ; les longueurs extrêmes mesurées sont 23 et 160 cm, mais la majorité des tunnels ont une longueur comprise entre 25 et 95 cm (STÜWE, 1989). Pour convenir à l'enfouissement, la neige doit être poudreuse sur une certaine épaisseur (MARTI, 1985 ; STÜWE, *op. cit.*). Dans les Alpes françaises, ce sont les versants nord qui sont les plus utilisés, mais ce sont également ceux recherchés par les skieurs (MEILE, 1981, 1982 ; MARTI, 1986a ; MENONI, 1986).

Conclusions

Il s'agit maintenant de confronter la situation particulière de la population de tétras lyres en déclin dans les Hautes-Fagnes de Belgique à la situation générale de l'espèce en Europe. Quelles sont les chances de maintien d'une si petite population, quelles sont les tâches prioritaires de recherche ou de gestion — aménagements de l'habitat, restriction des dérangements, contrôle des prédateurs — susceptibles d'en éviter l'extinction ?

Il existe des informations objectives sur la taille de petites populations isolées, — certaines d'entre elles parfois éclatées et réparties sur plusieurs arènes de parade — qui se maintiennent, avec des effectifs recensés de 20 à 100 coqs. Il existe également des exemples de populations qui ont persisté durant plusieurs années à des tailles très faibles, puis qui se sont multipliées rapidement pour atteindre des effectifs importants, et ce à la faveur d'une

amélioration, fortuite ou voulue, de la qualité de l'habitat. C'est le cas de plusieurs petites populations de tétras lyres, comme c'est aussi le cas d'une population de grand tétras *Tetrao urogallus* située dans la forêt du massif montagneux de Fichtelgebirge, en Allemagne (Bavière).

Il ressort par ailleurs de la lecture de l'abondante littérature sur le statut des populations européennes du tétras lyre, qu'indépendamment du climat, sur lequel nous ne pouvons pas agir à court terme, **la détérioration de l'habitat et le dérangement lié aux activités humaines** sont les deux facteurs impliqués avec le plus de responsabilité dans le déclin des populations, le dérangement hivernal étant particulièrement lourd de conséquences néfastes.

Dans la mesure où les dérangements les plus évidents sont ceux qui perturbent le bon fonctionnement des rencontres entre coqs et poules sur les arènes de parade au printemps, on a, dans un premier temps et à juste titre, insisté sur l'absolute tranquillité qui doit être accordée à ces lieux, dûments répertoriés. Cela n'autorise pas à négliger l'habitat de reproduction choisi par les poules qui, dans la phase suivante du cycle annuel, devient de première importance.

L'habitat de nidification potentiel dans les Hautes-Fagnes n'a pas été jusqu'à présent systématiquement cartographié, dans un souci louable d'ailleurs de respecter la tranquillité des couveuses. C'est la raison pour laquelle un chapitre de l'enquête que mène le Service d'éthologie de l'Université de Liège (KEULEN *et al.*, 1997) et portant sur l'analyse de la physionomie et de la végétation des arènes de parade s'efforce de déborder vers les zones voisines susceptibles d'intéresser et de fixer les oiseaux pour les autres phases de leur cycle de vie annuel. A cet effet, il serait urgent de dresser pour les Hautes-Fagnes, et pour l'ensemble de la Réserve Naturelle comme pour les nombreuses petites fagnes satellites, une carte précise et actualisée des faciès de végétation (*cf.* les études françaises). Ce genre de carte est un outil de travail indispensable, puisque la structure de la végétation influence la répartition du tétras lyre. Les espèces végétales et les hauteurs de végétation préférées et recherchées par les tétras sont relativement bien connues pour les différents moments de leur cycle vital. La confrontation de ces acquis avec la situation existant dans les Fagnes est nécessaire aux décisions de gestion, dans la mesure où l'on manifesterait la volonté de gérer celles-ci pour favoriser cet oiseau. De plus, les fauchages doivent être bien pensés et programmés en dehors des périodes de nidification, puisque les poules recherchent des strates herbacées et de zones d'éricacées, aptes à camoufler leur nichée et, surtout, riches en arthropodes.

Les zones d'hivernage en période de neige sont également vitales. Les études suisses, allemandes et nordiques ont démontré l'excellente adaptation des oiseaux à cette épreuve physique, pour autant qu'ils ne soient pas perturbés par d'autres facteurs. Les biotopes potentiellement favorables à l'hivernage des tétras lyres en Hautes-Fagnes sont connus dans les grandes lignes, mais n'ont pas été systématiquement inventoriés et cartographiés. Ils pourraient faire l'objet d'une recherche approfondie, car il est crucial de voir si les pistes de ski

et de promenade balisées ne passent pas justement dans ou près des zones propices aux tétras, les contraignant à abandonner ces places pour des zones moins propices, comme cela a été établi dans les Alpes françaises. Notons qu'en dehors des périodes d'enneigement, les oiseaux ne peuvent appliquer leur stratégie d'hivernage. Ils doivent trouver de la nourriture plus énergétique (baies), pour compenser leurs plus grandes dépenses. Les zones à myrtilles et à airelles devraient leur être réservées.

La cartographie de la végétation des Hautes-Fagnes n'a jamais été réalisée d'une façon permettant de délimiter les zones utilisables par le tétras lyre au cours de son cycle annuel. Les échelles utilisées sont soit trop vagues pour être d'une quelconque utilité, soit très précises (1/1 000) et dès lors appliquées à des surfaces trop restreintes. Une cartographie au 1/5 000, voire au 1/10 000 devrait être réalisée sans délai, et dans cette perspective.

Dès lors que les problèmes-clé sont identifiés, on peut se demander pourquoi les mesures de gestion préconisées depuis tant d'années dans la réserve des Hautes-Fagnes n'ont pas porté leurs fruits. Étaient-elles bien adéquates ? Et surtout, ont-elles été réellement et bien appliquées ? La volonté existe-t-elle vraiment de les mettre en pratique ? Il est permis d'en douter devant certaines attitudes de défaitisme ou de désintéret déclaré, comme devant les lourdeurs administratives qui mettent un frein aux bonnes volontés, et qui ne permettent aucune souplesse dans l'application et l'adaptation aux circonstances des mesures de gestion.

Avant toute chose, il faut être clair quant aux objectifs à atteindre : favoriser la végétation caractéristique des tourbières et des landes ouvertes ou semi-ouvertes et la faune particulière qui y est liée, et dont le tétras, s'il en est le fleuron, n'est pas le seul à bénéficier, ou favoriser une régénération avancée de la forêt et l'augmentation subséquente des cervidés, qui ont l'un et l'autre un effet négatif sur la population des tétras... L'expression de ces deux tendances apparaît nettement lorsque l'on parcourt ce qui reste du domaine fagnard dans les zones mises en réserve, spécialement dans les Fagnes du Nord-Est où la disparition du tétras pourrait se produire si on n'inverse pas la tendance au boisement excessif. Les quatre mille hectares de fagnes en réserve représentent très peu de chose pour permettre un développement harmonieux de ces deux options mutuellement exclusives.

Pour nous, il est évident que les milieux de type ouvert optimaux pour le tétras lyre doivent être entretenus comme tels, au détriment d'une régénération forestière vers des milieux fermés. C'est à cette seule condition que l'espèce, symbole du Parc Naturel Hautes-Fagnes/Eifel, parviendra à maintenir encore longtemps des effectifs suffisants et viables. Le jour où elle disparaîtra, c'est que les Fagnes — et toutes les possibilités d'accueil qu'elles réservent au cortège des espèces animales et végétales des paysages ouverts de tourbières et de landes — ne seront plus les Fagnes, et la réserve naturelle aura perdu sa principale raison d'être, celle qui avait présidé à sa création.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGELSTAM P. (1979). — Black Grouse *Lyrurus tetrrix* reproductive success and survival rate in Peak and crash small-rodent years in central Sweden : a preliminary report. 101-111 in : Lovel T.M.I. (Ed.) : *Woodland Grouse Symposium*, 1978. W.P.A.
- ANGELSTAM P. (1983). — Population dynamics of tetraonids, especially the black grouse *Tetrao tetrrix* L., in boreal forests. *Acta Universitatis Upsaliensis Abstracts of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science*, **675** : 1-33.
- ANGELSTAM P. (1988). — Population Dynamics in Tetraonids : the Role of Extrinsic Factors. 2458-2477 in : *Proceedings of the XIX International Congress Ornithology*.
- ANGELSTAM P.K., M. JAAROLA et N.E. NORDH (1985). — Are female Black Grouse *Tetrao tetrrix* territorial ? *Ornis Fennica*, **62** : 124-129.
- ANGELSTAM P., E. LINDSTRÖM et P. WIDEN (1984). — Role of predation in short-term population fluctuations of some birds et mammals in Fennoscandia. *Oecologia* (Berl.), **62** : 199-208.
- BAINES D. (1990). — Factors affecting Black Grouse breeding success. *Game Conservancy Annual Review*, **22** : 159-161.
- BAINES D. (1991). — Factors contributing to local and regional variation in Black Grouse breeding success in northern Britain. *Ornis Scandinavica*, **22** (3) : 264-269.
- BAINES D. (1994). — Seasonal differences in habitat selection by Black Grouse *Tetrao tetrrix* in the northern Pennines, England. *Ibis*, **136** : 39-43.
- BAINES D., M.M. BAINES et R.B. SAGE (1995). — The importance of large herbivore management to woodland grouse and their habitats. 93-100 in : Jenkins D. (Ed.) : *Proceedings of the 6th International Grouse Symposium*, Udine, Italy, 20-24 September 1993. World Pheasant Association and Instituto Nazionale per la Fauna Selvatica.
- BAINES D. et H. LINDÉN (1991). — Workshop summary : The impact of hunting on grouse population dynamics. *Ornis Scandinavica*, **22** (3) : 245-246.
- BAINES D., R.B. SAGE et M.M. BAINES (1994). — The implications of red deer grazing to ground vegetation and invertebrate communities of Scottish nature pinewoods. *Journal of Applied Ecology*, **31** : 776-783.
- BAINES D., I.A. WILSON et G. BEELEY (1996). — Timing of breeding in black grouse *Tetrao tetrrix* and capercaillie *Tetrao urogallus* and distribution of insect food for the chicks. *Ibis*, **138** (2) : 181-187.
- BEICHLÉ U. (1987). — Untersuchungen zur Struktur von Birkhuhnhabitaten in Schleswig-Holstein. *Zeitung für Jagdwissenschaft*, **33** : 184-191.
- BEICHLÉ U. (1988). — Die Bedeutung der Birke für das Birkhuhn. In : Möglichkeiten, Probleme und Aussichten der Auswilderung von Birkwild : Schutz und Status der Raufussshühner in Niedersachsen. *Norddeutsche Naturschutzakademie Berichte*, **1** (2) : 97-98.
- BELLEAU E. (1991). — Situation sanitaire du Tétrasylyre *Tetrao tetrrix* dans les Alpes françaises. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **157** : 32-36.
- BELLEAU E. et P. LÉONARD (1991). — Le parasitisme digestif chez la perdrix bartavelle (*Alectoris graeca saxatilis*), le lagopède alpin (*Lagopus mutus*), le tétras-lyre (*Tetrao tetrrix*) dans le département des Hautes-Alpes. *Gibier Faune Sauvage*, **8** : 161-173.
- BERGERUD A.T., D.H. MOSSOP et S. MYRBERGET (1985). — A critique of the mechanics of annual changes in ptarmigan numbers. *Canadian Journal of Zoology*, **63** (10) : 2240-2248.

- BERGMANN H.H. et S. KLAUS (1994). — Distribution, Status and limiting factors of Black Grouse (*Tetrao tetrix*) in Central Europe, particularly in Germany, including an evaluation of reintroductions. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **11** (Special number, Part 2) : 99-122.
- BERNARD-LAURENT A. (1994). — Statut, evolution et facteurs limitant les populations de tétras lyre *Tetrao tetrix* en France : synthèse bibliographique. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **11** (Hors série, Tome 1) : 205-239.
- BERNARD-LAURENT A., Y. MAGNANI et L. ELLISON (1994). — Plan de restauration pour le tétras lyre *Tetrao tetrix* en France. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **11** (Hors série, Tome 1) : 241-263.
- BLANC Y. (1989). — Pastoralisme et petit tétras dans le département des Hautes-Alpes. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **133** : 25-29.
- BLONDEL J. (1995). — *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Collection d'Ecologie, n° 27. Masson, Paris, 297 p.
- BOCCA M. (1995). — Dispersion and habitat selection of displaying male Black Grouse in the Mont Avic Natural park, western Italian Alps. 54-58 in : Jenkins D. (Ed.) : *Proceedings of the 6th International Grouse Symposium*, Udine, Italy, 20-24 September 1993. World Pheasant Association and Instituto Nazionale per la Fauna Selvatica.
- BOCK C.E. et J.H. BOCK (1988). — Effect of fire on wildlife in southwestern lowland habitats. 50-64 in : Tuscon A.Z. (Ed.) : *Proceedings of Symposium on effect of fire in management of southeastern natural resources*, November, 14-18, 1988.
- BORSET E. et A. KRAFFT (1973). — Black grouse, *Lyrurus tetrix*, and Capercaillie, *Tetrao urogallus*, brood habitats in a Norwegian spruce forest. *Oikos*, **24** : 1-7.
- BOUVIER M. (1989). — Le Tétrás-lyre (*Tetrao tetrix*) dans le Parc National des Ecrins. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **133** : 18-21.
- BRITTAS R. et T. WILLEBRAND (1991). — Nesting habitats and egg predation in Swedish Black Grouse. *Ornis Scandinavica*, **22** (3) : 261-263.
- BROCHIER B., F. COSTY, V. DE CONINCK, L. HALLET, H. BOURHY, D. PEHARPRE, F. MOSSELMANS, R. BEYER, L. LECOMTE, P. MULLIER, B. BAUDUIN et P.-P. PASTORET (1995). — Epidémiologie de la rage en Belgique : recrudescence en 1994. *Annales de Médecine vétérinaire*, **139** : 263-273.
- BROCHIER B., F. COSTY, A. MARCHAL, D. PEHARPRE, F. MOSSELMANS, R. BEYER, B. BAUDUIN et P.-P. PASTORET (1994). — Epidémiologie de la rage en Belgique : bilan 1993. *Annales de Médecine vétérinaire*, **138** : 199-204.
- BROSSEAU-MARCHANDEAU F. (1992). — Interaction Milieu-Faune sauvage au travers des activités pastorales : une synthèse bibliographique. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **9** : 269-279.
- CHITTY D. (1967). — The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations *Proc. Ecol. Soc. Aust.*, **2** : 51-78.
- CRAMP I.S. et K.E.L. SIMMONS (1980). — *Tetrao tetrix* Black Grouse. 416-428 in : *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa : Vol II : Hawks to Bustards*.
- DAJOZ R. (1974). — *Dynamique des populations*. Collection d'Ecologie n° 6. Masson et Cie, Editeurs, 301 p.
- DE BONDT A.F. (1947). — Evolution de la faune ornithologique de la campine turnhoutoise. *Le Gerfaut*, **37** : 172-187.

- DE FRANCESCHI P.F. (1994). — Status, geographical distribution and limiting factors of Black Grouse (*Tetrao tetrix*) in Italy. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **11** (Special number, Part 2) : 185-205.
- DE FRANCESCHI P.F. et S. MATTEDI (1995). — Home range of male Black Grouse *Tetrao tetrix* from summer to winter in the eastern Alps (Friuli, Italy). 59-62 in Jenkins D. (Ed.) : *Proceedings of the 6th International Grouse Symposium*, Udine, Italy, 20-24 September 1993. World Pheasant Association and Istituto Nazionale per la Fauna Selvatica.
- DE GRELING C. (1971). — Biologie des tétras *Tetrao urogallus* L. et *Lyrurus tetrix* L. en Finlande. *Alauda*, **39** (1) : 7-28.
- DE VOS G.J. (1983). — Social behaviour of Black Grouse : an observational and experimental field study. *Ardea*, **71** : 1-103.
- DEGN H.J. (1992). — Bestanden af urfugl (*Lyrurus tetrix*) i Danmark i 1992 [= The population of Black Grouse (*Lyrurus tetrix*) in Denmark in 1992]. *Flora og Fauna*, **98** (1-2) : 3-4.
- DEL HOYO J., A. ELLIOTT et J. SARGATAL (1994). — Eurasian Black Grouse *Tetrao tetrix* Linnaeus, 1758. 404-405 in : Del Hoyo J., Elliott A. et Sargatal J. (Eds.) : *Handbook of the Birds of the World : New World Vultures to Guinea-fow*, **2** (1). Lynx Edicions, Barcelona.
- DELMAS M. (1986). — Tétras-lyre et stations de ski. I. Résultats de six années de dénombrement de Tétras-lyre au chant en Haute-Tarentaise (Savoie). *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **99** : 17-21.
- DELMAS M. et A. MIQUET (1986). — Tétras-lyre et stations de ski. V. Propositions méthodologiques pour l'étude des populations de Tétras-lyre en montagne : consignes pratiques pour la sauvegarde de l'espèce dans le cadre d'aménagements touristiques. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **99** : 37-44.
- DELSUPEHE L. (1978). — Le coq de bruyère et son mystère (*Lyrurus tetrix*). *L'homme et l'oiseau*, **1** : 33-38.
- EIBERLE K. (1987). — Influence de la température de l'air et des précipitations sur les tableaux de chasse des tétraoninés. *Cah. Ethol. appl.*, **7** (2) : 109-128.
- EIBERLE K. et J.F. MATTER (1985). — Zur Bedeutung einiger Witterungselemente für das Birkhuhn (*Tetrao tetrix*) im Alpenraum. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, **156** (6/7) : 101-105.
- ELLISON L. (1986). — Tétras-lyre et ski à Prorel (Hautes-Alpes). Résultats de 5 années de comptage au chant. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **99** : 3-4.
- ELLISON L. (1989a). — Déplacements saisonniers : le Tétras-lyre affectionne les grands espaces. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **133** : 14-15.
- ELLISON L. (1989b). — Prélèvement admissible par la chasse : méthode provisoire pour tenir compte de la réussite de la reproduction. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **133** : 30-31.
- ELLISON L. (1991). — Shooting and compensatory mortality in tetraonids. *Ornis Scandinavica*, **22** : 229-240.
- ELLISON L.N., A. BERNARD-LAURENT, Y. MAGNANI, R. GINDRE et R. CORTI (1984) (retirage 1987). — *Le Tétras lyre (Lyrurus tetrix) : dynamique des populations, chasse et biotope de reproduction dans les Alpes françaises*. Résultats d'étude et recommandations pratiques. Section Faune de Montagne, Office National de la Chasse, 80 p.

- ELLISON L.N., P. LÉONARD et E. MENONI (1988). — Evolution des effectifs de Tétràs lyre sur un territoire de chasse. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **5** : 309-320.
- ELLISON L.N. et Y. MAGNANI (1985). — Eléments de dynamique de population du Tétràs-lyre *Tetrao tetrix* dans les Alpes françaises. *Gibier Faune Sauvage*, **4** : 63-84.
- ELLISON L.N., E. MENONI et P. LEONARD (1989). — Déplacements d'adultes de Tetras-lyre *Tetrao tetrix* en automne et en hiver. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **6** : 245-260.
- ELLISON L.N., E. MENONI, A. BERNARD-LAURENT et Y. MAGNANI (1994). — Participation des chasseurs français à la gestion des galliformes de montagne. *Gibier Faune Sauvage - Game Wildlife*, **II** (Hors série, Tome 1) : 333-348.
- EYGENRAAM J.A. (1965). — Ecologie van het Korhoen (*Lyrurus tetrix*). Mendeling n° 66. Instituut voor Toegepast Biologisch Onderzoek in de Natuur, Arnhem, 25 p.
- GABRIELS J. (1989). — Korhoen *Tetrao tetrix*. p. 140 in : Vlavoico : *Vogels in Vlaanderen : Voorkomen en verspreiding*. Vlaamse avifauna commissie - Bornem : IMP, 1989, 448 p. : ill., 24 cm.
- GLÄNZER U. (1988). — Die Bedeutung der Vegetationsstruktur für die Qualität der Lebensraume des Birkhuhns *Tetrao tetrix*. Möglichkeiten, Probleme und Aussichten der Auswilderung von Birkwild : Schutz und Status der Rauhfusshühner in Nierdersachsen. *Norddeutsche Naturschutzakademie Berichte*, **1** (2) : 102-109.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. (1962). — *Lyrurus tetrix*. 237-238 in : Glutz von Blotzheim U. (Ed.) : *Die Brutvögel der Schweiz*. Verlag Aargauer, Tagblatt AG Aarau, 648 p.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. (1973). — *Handbuch des Vögel Mitteleuropas - Vol. 5 : Galliformes et Gruiformes*. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt/Main, 699 p.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. et coll. (1985). — *Les Tétræonidés*. Rapport de la Station Ornithologique Suisse de Sempach : 1-32.
- GODRON M., Ph. DAGET, L. EMBERGER, G. LONG, E. LE FLOC'H, J. POISSONET, Ch. SAUVAGE et J.P. WACQUANT (1968). — *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu* (Principes et transcription sur cartes perforées). C.N.R.S., Paris, 292 p.
- GODRON M. et J. LEPART (1973). — Sur la représentation de la dynamique de la végétation au moyen de matrices de succession. 269-287 in : Rinteln, Weser, Cramer, Valduz (Ed.) : *16^e Symposium de l'Ass. Intern. Phytosoc.*
- GREMELS H.D. (1991). — Saisonale Unterschiede im Futter- und Energieverbrauch des Birkhuhns *Lyrurus tetrix* L., 1758 gemessen unter Volierenbedingungen. *Zeitung Jagdwissenschaft*, **37** : 221-231.
- HELLE P. et HELLE T. (1991). — How do changes in forest structure explain recent changes in Finnish grouse populations ? *Suomen Riista*, **37** : 56-66.
- HELLE T., E. TASKINEN, H. LINDEN et P. HOKKA (1987). — Tetraonid habitats and forestry. *Suomen Riista*, **34** : 77-95.
- HENTTONEN H. (1991). — Climatic change and population dynamics of small game and small mammals in northern Europe. *Suomen Riista*, **37** : 79-85.
- HJELJORD O. et G. FRY (1995). — The size of Black Grouse lek populations in relation to habitat characteristics in southern Norway. 67-70 in : Jenkins D. (Ed.) : *Proceedings of the 6th International Grouse Symposium*, Udine, Italy, 20-24 September 1993. World Pheasant Association and Instituto Nazionale per la Fauna Selvatica.

- HJELJORD O., T.K. SPIDSØ, F. BJORMYR, E. MEISINGSET et J.G. DOKK (1995). — Selection of birch by Black Grouse *Tetrao tetrix* in winter. 63-66 in : Jenkins D. (Ed.) : *Proceedings of the 6th International Grouse Symposium*, Udine, Italy, 20-24 September 1993. World Pheasant Association and Instituto Nazionale per la Fauna Selvatica.
- HOLST-JØRGENSEN B. (1995). — The Black Grouse in Denmark, 1978-1993. 163-164 in : Jenkins D. (Ed.) : *Proceedings of the 6th International Grouse Symposium*, Udine, Italy, 20-24 September 1993. World Pheasant Association and Instituto Nazionale per la Fauna Selvatica.
- HOLST-JØRGENSEN B. (1996). — The black grouse in Denmark 1978-1993. *NNA-Berichte*, **9** (1) : 21-24.
- HÖLZINGER J. (1980). — Des Untergang des Birkhuhns *Lyrurus tetrix* in Baden-Württemberg und dessen Ursachen. *Beih. Veröff. Natursch. Landsch.pfl. Baden-Württ.*, **16** : 123-134.
- HÖRNFELDT B., O. LÖFGREN et B.-G. CARLSSON (1986). — Cycles in voles and small game in relation to variations in plant production indices in Northern Sweden. *Oecologia* (Berlin), **68** : 496-502.
- HOUARD Th. et M. MURE (1987). — Les tétras-lyres des vallons de Salèse et Mollières, Parc National du Mercantour. Domaine vital et influence du tourisme. 165-171 in : Thiollay J.M. (Ed.) : *Biologie et Gestion des populations d'oiseaux*. Recherches françaises actuelles, Compte-Rendu du Colloque S.R.E.T.I.E., 4-5 décembre 1986. Revue d'Ecologie (Terre et Vie), Supplément 4.
- HÖVI M., R.V. ALATALO et P.T. RINTAMÄKI (1996). — Habitat differences and variability in the lek mating system of blackgrouse. *Behaviour*, **133** (7-8) : 561-578.
- HUDSON P.J. et A.P. DOBSON (1988). — The ecology and control of parasites in gamebird populations. 98-133 in : Hudson et Rands (Eds) : *Ecology and management of gamebird*, Oxford.
- HUDSON P.J., A.P. DOBSON et D. NEWBORN (1992). — Do parasites make prey vulnerable to predation ? Red grouse and parasites. *Journal of Animal Ecology*, **61** : 681-692.
- KASTDALEN L. et P. WEGGE (1986). — Animal Food in Capercaillie and Black Grouse Chicks in South East Norway : A preliminary report. 499-513 in : *3rd International Grouse Symposium*, 1984, York. W.P.A. et C.I.C.
- KEULEN C., S. HOUBART et J.C. RUWET (1997) [1998]. — Les arènes de parade des tétras lyres (*Tetrao tetrix*) dans les Hautes-Fagnes de Belgique : caractéristiques paysagères et propositions de gestion. *Cah. Ethol.*, **17** (2-3-4) : 387-529.
- KLAUS S. (1991). — Effects of forestry on grouse populations : Case studies from the Thuringian and Bohemian forests, Central Europe. *Ornis Scandinavica*, **22** (3) : 241-244.
- KLAUS S. (1994). — To Survive or to Become Extinct : Small Populations of Tetraonids in Central Europe. 137-152 in : Remmert H. (Ed) : *Minimum Animal Populations, Ecological Studies*, **106**. Springer Verlag.
- KLAUS S. (1996). — Birkhuhn - Verbreitung in Mitteleuropa, Rückgangsursachen und Schutz. *NNA-Berichte*, **9** (1) : 6-11.
- KLAUS S. (1997). — Bedeutung von Feuer für Lebensräumen der Rauhfußhühner (*Tetraoninae*). *NNA-Berichte*, **5** : 46-54.
- KLAUS S. et H.H. BERGMANN (1994). — Restoration Plan for the Black Grouse *Tetrao tetrix* in Germany. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **11** (Special number, Part 2) : 125-140.

- KLAUS S., H.H. BERGMANN, C. MARTI, F. MÜLLER, O.A. VITOVIC et J. WIESNER (1990). — Die Birkhühner *Tetrao tetrix* und *Tetrao mlokosiewiczzi*. A. Ziemsen Verlag Die Neue Brehm Bücherei, **397**, 288 pages.
- KLAUS S. et BOOCK W. (1989). — Die Eberesche (*Sorbus aucuparia*) als begrenzender Faktor in der Winternahrung des Birkhuhns (*Tetrao tetrix*). *Acta ornithoecol. Jena*, **2** : 49-57.
- KOLB K.-H. (1996). — Die Situation des Birkhuhns (*Tetrao tetrix*) in der Bayerische Rhön gestern und heute. *NNA-Berichte*, **9** (1) : 32-42.
- KOLSTAD M., T. BØ et P. WEGGE (1985). — The Habitat Ecology of Black Grouse *Tetrao tetrix* L. during Spring and Summer in East Norway. *Meddelelser Fra Norsk Viltforskning*, **3** (13) : 1-43.
- KRUIJT J.P. et J.A. HOGAN (1967). — Social Behaviour on the lek in Black Grouse *Lyrurus tetrix tetrix* (L.). *Ardea*, **55** : 203-240.
- LEBRETON P. (1982). — Quelques remarques d'ordre écologique et biologique formulées à propos des Gallinacés européens. *Alauda*, **50** (4) : 260-277.
- LÉONARD P. (1988). — Test de l'efficacité de l'avion dans la recherche du Tétrás-lyre par radiopistage. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **128** : 19-21.
- LÉONARD P. (1989). — Le tétras-lyre. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **133** : 7-9.
- LÉONARD P. (1991). — Etude des causes de régression du Tétrás-lyre sur la commune de Ristolas (Hautes-Alpes). *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **157** : 23-27.
- LINDÉN H. (1981a). — Changes in Finnish tetraonid populations and some factors influencing mortality. *Finnish Game Research*, **39** : 3-11.
- LINDÉN H. (1981b). — Estimation of juvenile mortality in the capercaillie, *Tetrao urogallus*, and the black grouse, *Tetrao tetrix*, from indirect evidence. *Finnish Game Research*, **39** : 35-51.
- LINDÉN H. (1988). — Latitudinal gradients in predator-prey interactions, cyclicity and synchronism in voles and small game populations in Finland. *Oikos*, **52** : 341-349.
- LINDÉN H. (1989). — Characteristics of Tetraonid cycles in Finland. *Finnish Game Research*, **46** : 34-42.
- LINDÉN H. (1991). — Patterns of grouse shooting in Finland. *Ornis Scandinavica*, **22** (3) : 241-244.
- LINDÉN H., A. LAURILA et M. WIKMAN (1990). — Predictability of the capercaillie and black grouse density of the next year - wisdom after the event. *Suomen Riista*, **36** : 82-88.
- LINDÉN H. et M. RAJAS (1986). — Do we overharvest our grouse populations ? An educated guess. *Suomen Riista*, **33** : 91-96.
- LINDÉN H. et P. RAJALA (1981). — Fluctuations and long-term trends in the relative densities of tetraonid populations in Finland, 1964-1977. *Finnish Game Research*, **39** : 13-34.
- LINDÉN H. et V. SORVOJA (1992). — Harvesting grouse in Finland : a detailed analysis of national statistics and an experimental harvesting study in Oulainen. *Suomen Riista*, **38** : 69-78.
- LINDÉN H. et M. WIKMAN (1980). — Brood size of the goshawk in relation to tetraonid densities. *Suomen Riista*, **27** : 63-69.

- LINDSTRÖM J. (1996). — Weather and grouse population dynamics. *Wildlife Biology*, **2** (2) : 93-99.
- LINDSTRÖM E., P. ANGELSTAM, P. WIDEN et H. ANDREN (1987). — Do predators synchronize vole and grouse fluctuations ? An experiment. *Oikos*, **48** : 121-124.
- LINDSTRÖM E., RANTA E., et LINDEN H. (1996). — Large-scale synchrony in the dynamics of capercaillie, black grouse and hazel grouse populations in Finland. *Oikos*, **76** : 221-227.
- MAGNANI Y. (1983). — Application du radiopistage dans le cadre des études conduites sur le tétras lyre dans le réserve des Frêtes (Haute Savoie). *S.F.E.C.A.*, **1** : 75-79.
- MAGNANI Y. (1986). — Influence directe des infrastructures touristiques sur la prédation des nids de tétras-lyre (*Lyrurus tetrix* L.). *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **99** : 7-11.
- MAGNANI Y. (1987). — Réflexions sur la dynamique des populations de Tétras lyre *Tetrao tetrix* L. des Alpes françaises Thèse de doctorat, Université Claude Bernard, Lyon.
- MAGNANI Y. (1988). — Sélection de l'habitat de reproduction et influence de l'évolution des pratiques sylvo-pastorales sur la population de Tetras-lyre *Tetrao tetrix* L. de la réserve des Frêtes (Haute-Savoie). *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **5** : 289-307.
- MAGNANI Y. (1989). — Incidences de l'évolution des pressions sylvo-pastorales sur le Tétras-lyre. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **133** : 22-24.
- MARCSTRÖM V., R. BRITTAS et E. ENGREN (1982). — Habitat use by tetraonids during summer : A pilot study. 148-153 in : Lovel T.W.I. (Ed.) : *Proceedings of the Second International Symposium Grouse*, 16-20 March 1981. World Pheasant Association.
- MARCSTRÖM V., R.E. KENWARD et E. ENGREN (1988). — The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles : an experimental study. *Journal of Animal Ecology*, **57** : 859-872.
- MARJAKANGAS A. (1986). — The Effect of Artificial Feeding on the Mineral Nutrition of the Black Grouse *Lyrurus tetrix* in Winter. 514-5.. in : *3rd International Grouse Symposium*, 1984, York. W.P.A. et C.I.C.
- MARJAKANGAS A. (1996). — Forest ditches - pitfalls for young grouse chicks ? 402 in : *Proceedings of the International Union of Game Biologists*. (IUGB) XXII Congress.
- MARJAKANGAS A. et H. ASPEGREN (1991). — Responses of Black Grouse *Tetrao tetrix* hens to supplemental winter food. *Ornis Scandinavica*, **22** (3) : 282-283.
- MARJAKANGAS A. et R. MOSS (1991). — Workshop summary : The role of the nutrition in population regulation of grouse. *Ornis Scandinavica*, **22** (3) : 295-296.
- MARTI Ch. (1982). — Accuracy of fecal analysis for identifying foods of black grouse. *Journal of Wildlife Management*, **46** (3) : 773-777
- MARTI Ch. (1985). — Unterschiede in der Winterökologie von Hahn und Henne des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im Aletschgebiet (Zentralalpen). *Der Ornithologische Beobachter*, **82** (1) : 1-30.
- MARTI Ch. (1986a). — Situation énergétique du Tétras-lyre en période d'hivernage. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **99** : 12-15.
- MARTI Ch. (1986b). — Tétras-lyre et stations de ski — Les travaux de Peter Meile. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **99** : 16.
- MARTI Ch. (1988). — Das Birkhuhn in den Alpen : ein ökologischer Vergleich mit fennoskandischen und norddeutschen Populationen. Möglichkeiten, Probleme und Aussichten der Auswilderung von Birkwild : Schutz und Status der Raufusshühner in Niedersachsen. *Norddeutsche Naturschutzakademie Berichte*, **1** (2) : 117-120.

- MARTI Ch. et H.R. PAULI (1983). — Bestand und Altersstruktur der Birkhuhnpopulation im Reservat Aletschwald (Aletschgebiet, VS). *Bull. Murithienne*, **101** : 23-38.
- MARTI Ch. et H.R. PAULI (1985). — Gewicht und Alterskriterien alpiner Birkhühner. *Der Ornithologische Beobachter*, **82** : 23 -241.
- MEILE P. (1981). — Wintersportanlagen in Alpinen Lebensräume des Birkhuhns *Tetrao tetrix*. Dissertation, Institut für Zoologie, Universität Innsbruck : 1-137.
- MEILE P. (1982). — Skiing Facilities in Alpine Habitat of Black Grouse and Capercaillie. 87-93 in : Lovel T.W.I. (Ed.) : *Proceedings of the Second International Symposium Grouse*, 16-20 March 1981. World Pheasant Association.
- MENONI E. (1986). — Tétrás-lyre et ski de randonnée dans la vallée de Cervières (Hautes-Alpes). *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **99** : 5-6.
- MIQUET A. (1986a). — Tétrás-lyre et stations de ski. II. Impacts de la pratique du ski sur une population de Tétrás-lyre en période d'hivernage. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **99** : 22-25.
- MIQUET A. (1986b). — Tétrás-lyre et stations de ski. III. Impacts des aménagements des stations de ski sur une population de Tétrás-lyre en période de reproduction. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **99** : 26-32.
- MIQUET A. (1986c). — Tétrás-lyre et stations de ski. IV. Premiers résultats d'une enquête sur la mortalité du Tétrás-lyre par percussion dans les câbles. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **99** : 33-36.
- MIQUET A. (1986d). — Contribution à l'étude des relations entre tétras lyre (*Tetrao tetrix* L., Tetraonidae) et tourisme hivernal en Haute Tarentaise. *Acta Oecologica Oecol. Appl.*, **7** (4) : 325-335.
- MIQUET A. (1987). — Impacts du tourisme hivernal sur une population de tétras lyre (poster). 115 in : Thiollay J.M. (Ed.) : *Biologie et Gestion des populations d'oiseaux*. Recherches françaises actuelles, Compte-Rendu du Colloque S.R.E.T.I.E. 4-5 décembre 1986. Revue d'Ecologie (Terre et Vie), Supplément 4.
- MIQUET A. (1988). — Effets du dérangement hivernal sur les déplacements et la reproduction du Tétrás Lyre *Tetrao tetrix*. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **5** : 321-330.
- MIQUET A. (1989). — Effets du dérangement hivernal sur une population de tétras-lyre. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, **133** : 16.
- MIQUET A. (1994). — Tétrás lyre *Tetrao tetrix*. 218-219 in : Yeatman-Berthelot D. et Jarry G. (Ed.) : *Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France, 1985-1989*. Société Ornithologique de France.
- MOSS R. (1986). — Rain, breeding success and distribution of Capercaillie *Tetrao urogallus* and Blackgrouse *Tetrao tetrix* in Scotland. *Ibis*, **128** : 65-72.
- MOSS R. (1989). — Management of Heather for game and livestock. *Bot. J. Linn Society*, **101** : 301-306.
- MOSS R. et A. WATSON (1984). — Maternal nutrition, egg quality and breeding success of Scottish Ptarmigan *Lagopus mutus*. *Ibis*, **126** : 212-220.
- MOSS R. et A. WATSON (1991). — Population cycles and kin selection in Red Grouse *Lagopus l. scoticus*. *Ibis*, **133** (suppl. 1) : 113-120.
- MÜLLER F. (1982). — Experience and conservation strategy projects for capercaillie and black grouse in the Rhön Hills (West Germany). 49-59 in : Lovel T.W.I. (Ed.) : *Proceedings of the Second International Symposium Grouse*, 16-20 March 1981. World Pheasant Association.

- MÜLLER F. (1983). — Kulturfolger, aber Zivilisationsflüchter—das Birkhuhn (*Lyrurus tetrix* L.) in der Rhön und die Problematik seines Schutzes. *Vogel und Umwelt* (Zeitschrift für Vogelkunde und Naturschutz in Hessen), **2** : 303-312.
- MÜLLER F. (1988). — Über die Rückgangsursachen beim Birkhuhn und zur Frage der Wiedereinbürgerung in der Hochrhön. Möglichkeiten, Probleme und Aussichten der Auswilderung von Birkwild : Schutz und Status der Raufusshühner in Niedersachsen. *Norddeutsche Naturschutzakademie Berichte*, **1** (2) : 109-114.
- MÜLLER F. (1993). — Welche Schlafbäume benutzen Birkhühner (*Tetrao tetrix*) im Winter ? Beobachtungen im Naturschutzgebiet "Rotes Moor" (Hessische Hochrhön). *Artenschutzreport*, Heft 3 : 38-41.
- MÜLLER F. (1996). — Zur Situation des Birkhuhns (*Tetrao tetrix*) in Hessen. *NNA-Berichte*, **9** (1) : 28-31.
- NI EWOLD F.J.J. (1982). — Hypotheses on the causes of the decline in the Black Grouse populations in the Netherlands. 107-116 in : Lovel T.W.I. (Ed.) : *Proceedings of the Second International Symposium Grouse*, 16-20 March 1981. World Pheasant Association.
- NI EWOLD F.J.J. (1996). — Das Birkhuhn in den Niederlanden und die Problematik des Wiederaufbaus der Population. *NNA-Berichte*, **9** (1) : 11-20.
- NI EWOLD F.J.J. et H. NIJLAND (1987). — Die Chancen des westeuropäischen Moor- und Heidebirkhuhns *Zeitung für Jagdwissenschaft*, **33** : 227-241 .
- PAGE R.E. et A.T. BERGERUD (1984). — A genetic explanation for ten-year cycles of grouse. *Oecologia* (Berlin), **64** : 54-60.
- PARKER H. (1984). — Effect of Corvid Removal on Reproduction of Willow Ptarmigan and Black Grouse. *Journal of Wildlife Management*, **48** (4) : 1197-1205.
- PARR R. et A. WATSON (1988). — Habitat Preferences of Black Grouse on Moorland Dominated Ground in North East Scotland. *Ardea*, **76** : 175-180.
- PAULI H.R. (1974). — Zur Winterökologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. *Der Ornithologische Beobachter*, **71** (4) : 247-278.
- PICOZZI N. et L.V. HEPBURN (1986). — A Study of Black Grouse in North East Scotland. 462-480 in : *3rd International Grouse Symposium*, 1984, York. W.P.A. et C.I.C.
- PONCE F. (1985). — Régime alimentaire hivernal du Tétrás lyre, *Tetrao tetrix*, sur deux zones des Alpes françaises. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **3** : 75-98.
- PONCE F. (1987). — Le régime alimentaire du Tétrás lyre *Tetrao tetrix* : synthèse bibliographique. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **4** : 407-428.
- PONCE F. (1991). — Impact de l'alimentation sur la dynamique des populations de tétrás lyre (*Tetrao tetrix*), dans les Alpes françaises (résumé de la thèse de doctorat). *Bulletin de l'Office national de la Chasse*, **157** : 47-48.
- PONCE F. (1992). — Régime alimentaire du Tétrás lyre *Tetrao tetrix* dans les alpes françaises. *Alauda*, **60** (4) : 260-268.
- PORKERT J. (1979). — The influence of human factors on tetraonid populations in Czechoslovakia. 74-82 in : Lovel T. (Ed.) : *Proc. 1. Int. Symp. Grouse, Inverness 1978 - The Ecology of Woodland Grouse*. World Pheasant Association.
- PORKERT J. (1991). — Hoarfrost deposits as a factor contributing to the extinction of tetraonids in the eastern Sudetes. *Ornis Scandinavica*, **22** (3) : 292-293.
- POTAPOV R.L. (1988). — Gattung *Lyrurus* Swainson, 1831. 179-190 in : Il'Icev V.D. et Flint V.E. (Eds) : *Handbuch der Vögel der Sowjetunion. Band 4 : Galliformes*. Aula Verlag, Wiesbaden, 427 p.

- POTTS G.R. (1979). — Mathematical models as an aid to studies of gamebird populations. 115-119 in : T.M.I. Lovel : *Woodland Grouse Symposium*, 1978. W.P.A.
- PULLIAINEN E. (1982). — Breeding, foraging and wintering strategies of the Black Grouse, *Lyrurus tetrix* L., in the Finnish taiga — a review. *Aquila Ser. Zool.*, **21** : 68-75.
- RAJALA P. (1979). — Status of Tetraonid populations in Finland. *Woodland Grouse Symposium, Inverness, Scotland, December 4-8, 1978*. LOVEL T.W.I. (Ed.), World Pheasant Association : 32-34.
- REICHHOLF J. (1982). — Verdrängte der Fasan das Birkhuhn ? *Anz. orn. Gesellschaft Bayern*, **21** : 3-19.
- RENARD F. (1988). — Premières données sur le régime alimentaire hivernal du tétras lyre *Tetrao tetrix* dans les Hautes-Fagnes (Belgique). *Aves*, **25** (1) : 1-15.
- REYDELLET M. (1989). — La protection du petit coq (tétras-lyre). Texte présenté en assemblée générale de la Fédération, le 21 avril 1985 à Aiguilles. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*, n° 133, mars : 10-13.
- ROBINSON M.C., D. BAINES et W. MATTINGLEY (1993). — A Survey of Black Grouse leks in Perthshire. *Scottish Birds*, **17** : 20-26.
- ROTHERY P., R. MOSS et A. WATSON (1984). — General properties of predictive population models in red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *Oecologia* (Berlin), **62** : 382-386.
- RUWET J.C. (1981). — Behavioural ecology and social dynamics of Black grouse (*Tetrao tetrix*) at the arena during a long term study. *Abstracts of the XVIIth International Ethological Conference*, Oxford.
- RUWET J.C. (1982). — Statut et évolution, dans le contexte européen, des populations de tétras lyre *Tetrao tetrix* L. dans les Ardennes belges. *Cah. Ethol. appl.*, **2** (1) : 29-104.
- RUWET J.C. (1985a). — Situation dramatique des populations de tétras lyres. *Hautes-Fagnes*, **51** (4) 1985 : 99.
- RUWET J.C. (1985b) [1986]. — Une démonstration par l'absurde de l'importance du territoire pour le succès des accouplements chez le tétras lyre (*Tetrao tetrix*) : il en faut un ! *Aves*, **22** (4) : 249-256.
- RUWET J.C. (1986a). — Ecologie, éthologie, conservation du tétras lyre *Tetrao tetrix* sur le plateau des Hautes-Fagnes : le point de la situation 1966-1985. *Hautes-Fagnes*, **181** (1) : 11-20 (avec la collaboration de S. Fontaine, L. Hanon et S. Houbart).
- RUWET J.C. (1986b). — Expériences avec des poules naturalisées sur les tactiques territoriales et sexuelles des coqs de bruyère (*Tetrao tetrix*). *Cah. Ethol. appl.*, **6** (1) : 81-89 (avec la collaboration de S. Fontaine, L. Hanon et S. Houbart).
- RUWET J.C. (1986c). — Une expérience naturelle sur la reconnaissance des limites territoriales sur l'arène de parade chez les tétras lyres (*Tetrao tetrix*). *Cah. Ethol. appl.*, **6** (1) : 84-100 (avec la collaboration de S. Fontaine).
- RUWET J.C. (1988). — Tétras lyre, *Tetrao tetrix*. 94-96 in : Devillers et al. (Ed.) : *Atlas des oiseaux nicheurs de Belgique*. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles.
- RUWET J.C. et S. FONTAINE (1978). — Inventaire des arènes de parade et dénombrement des Tétras Lyres *Tetrao tetrix* sur le plateau des Hautes-Fagnes de Belgique. In : Problèmes liés à l'étude et à la gestion de la faune des Hautes-Fagnes et de la Haute-Ardenne RUWET, J.C. (Ed.) Colloque de l'Université de Liège, S.S.H.F., Mont-Rigi, 15-18 octobre 1975. : 103-135.
- RUWET J.C., S. FONTAINE et S. HOUBART (1997) [1998]. — Inventaire et évolution des arènes de parade, dénombrement des tétras lyres *Tetrao tetrix* L. et évolution de leurs effectifs sur le plateau des Hautes-Fagnes : 1966-1997. *Cah. Ethol.*, **17** (2-3-4) : 137-210.

- RUWET J.C. et L. HANON (1980). — Les arènes de parade du tétras lyre (*Tetrao tetrix*). Film 16 mm, couleurs, sonore, 30 minutes. Production-Réalisation Institut de Zoologie, Service d'Ethologie, Liège.
- SAEMANN D. et U. HEINRICH (1996). — Probleme des Birkhuhn-Schutzes im Erzgebirge. *NNA-Berichte*, **9** (1) : 24-27.
- SCHULENBURG J. (1991). — Zur Bestandsentwicklung des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in einem immissionsbelasteten Gebiet des Östlichen Erzgebirges. *Artenschutzreport* (Jena), **1** : 47-51.
- SEISKARI P. (1962). — On the winter ecology of the capercaillie, *Tetrao urogallus*, and the black grouse, *Tetrao tetrix*, in Finland. Papers on *Game research = Finnish Game Research*, **22** : 1-119.
- SHARROCK J.T.R. (1976). — Black Grouse *Lyrurus tetrix*. In : *The Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland*. British Trust of Ornithology, 477 p.
- SIVONEN L. (1957). — The problem of the short-term fluctuations in number of Tetraonids in Europe. Papers on *Game Research = Finnish Game Research*, **19** : 1-44.
- SOVON (1987). — Korhoen *Tetrao tetrix*. 184-185 in : *Atlas van de Nederlandse Vogels*. Sovon, Arnhem, 595 p.
- SOVON (1988). — Korhoen in 1986 en 1987. *Limosa*, **61** (3-4) : 193-194.
- STEEN J.B., H. STEEN, N.Ch. STENSETH, S. MYRBERGET et V. MARCSTRÖM (1988). — Microtine density and weather as predictors of chick production in willow ptarmigan, *Lagopus l. lagopus*. *Oikos*, **51** (3) : 367-373.
- STORAAS T. (1988). — A comparison of losses in artificial and naturally occurring capercaillie nests. *Journal of Wildlife Management*, **52** (1) : 123-126.
- STORAAS T. et P. WEGGE (1986). — High Nest Losses in Capercaillie and Black Grouse in Norway. 481-498 in : *3rd International Grouse Symposium*, 1984, York. W.P.A. et C.I.C.
- STORAAS T. et P. WEGGE (1987). — Nesting habitats and nest predation in sympatric populations of Capercaillie and Black grouse. *Journal of Wildlife Management*, **51** (1) : 167-172.
- STORAAS T., P. WEGGE et B. LARSEN (1982). — Nest Predation among Capercaillie and Black Grouse as affected by Habitat Location and Cover. 131-138 in : Lovel T.W.I. (Ed.) : *Proceedings of the Second International Symposium Grouse*, 16-20 March 1981. World Pheasant Association.
- STÜWE G. (1989). — Von Schneegängen und Schneehöhlen des Birkwildes (*Lyrurus tetrix* L.) in Finnland. *Zeitung für Jagdwissenschaft*, **35** : 164-173.
- SWENSON J.E. et P. ANGELSTAM (1993). — Habitat separation by sympatric forest grouse in Fennoscandia in relation to boreal forest succession. *Canadian Journal of Zoology*, **71** : 1303-1310.
- TORNBERG R. et S. SULKAVA (1990). — The effect of fluctuations in tetraonid populations on the nutrition and breeding success of the goshawk in Oulu district in 1965-1988. *Suomen Riista*, **36** : 53-61.
- TROUVILLIEZ J., J.M. GAILLARD, D. ALLAINE et D. PONTIER (1988). — Stratégies démographiques et gestion des populations chez les oiseaux : particularités des galliformes. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **5** : 27-41.
- VALKEAJÄRVI P. et L. IJÄS (1989). — The winter ecology of the black grouse and the effects of artificial winter feeding in Finland. *Suomen Riista*, **35** : 43-60.

- VALKEAJÄRVI P. et L. IJÄS (1994). — Comparison of breeding success between fed and unfed black grouse in Central Finland. *Suomen Riista*, **40** : 98-109.
- VIHT E. (1987). — Teder. Valgus, Tallinn (estn.).
- WATSON A. et R. MOSS (1979). — Population cycles in the Tetraonidae. *Ornis Fennica*, **56** : 87-109.
- WATSON A. et R. MOSS (1988). — Spacing Behaviour and Population Limitation in Red Grouse. *The Auk*, **105** (1) : 207-208.
- WATSON A., R. MOSS et R. PARR (1984). — Effects of food enrichment on numbers and spacing behaviour of red grouse. *Journal of Animal Ecology*, **53** : 663-678.
- WATSON A., R. MOSS, R. PARR, I.B. TRENHOLM et A. ROBERTSON (1988). — Preventing a population decline of red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) by manipulating density. *Experientia*, **44** (3) : 274-275.
- WATSON A., R. MOSS, P. ROTHERY et R. PARR (1984). — Demographic causes and predictive models of population fluctuations in red grouse. *Journal of Animal Ecology*, **53** : 639-662.
- WEGGE P. et T. STORAAS (1990). — Nest loss in capercaillie and black grouse in relation to the small rodent cycle in southeast Norway. *Oecologia* (Berlin), **82** : 527-530.
- WILLEBRAND T. (1988). — Demography and Ecology of a Black Grouse (*Tetrao tetrix* L.) Population. *Acta Universitatis Upsaliensis*, **148** : 44 p.
- ZBINDEN N. (1985). — Zur Verbreitung, Siedlungsdichte und Balzgruppengrösse des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im Tessin. *Der Ornithologische Beobachter*, **82** : 107-115.
- ZBINDEN N. (1987). — Zum Aufzuchterfolg des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im Tessin. *Der Ornithologische Beobachter*, **84** : 49-61.
- ZETTEL J. (1974). — Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. *Der Ornithologische Beobachter*, **71** (4) : 186-246.

RESUME

1. - La petite population de tétras lyres des Hautes-Fagnes de Belgique est distante d'au moins 100 km des îlots populationnels subsistant dans les pays voisins, Pays-Bas et Allemagne principalement et, *a fortiori*, de ceux d'Europe centrale, des Alpes, de Fennoscandie et de Grande-Bretagne. Les populations des autres sites belges, encore occupés il y a deux décennies, ont aujourd'hui disparu. Cette petite population a réussi jusqu'à présent à éviter l'extinction ; la Réserve Naturelle Domaniale des Hautes-Fagnes constitue donc le dernier refuge de l'espèce en limite occidentale de son aire de répartition continentale. Au cours des trois dernières décennies, les effectifs des coqs recensés au printemps sur les arènes de parade y ont fluctué dans des limites caractérisées par un pic exceptionnel d'abondance en 1971-72 (198 coqs), et un plancher de quelque 25 exemplaires au milieu des années 60 et 90, entrecoupés par des remontées plus ou moins marquées des effectifs au cours des années 70 et 80. La situation est aujourd'hui très préoccupante.

2. - Le profil des fluctuations de la population fagnarde présente bien des points communs avec celui d'autres populations qui ont été étudiées ailleurs en Europe, soit des variations régulières des effectifs s'inscrivant dans une tendance générale au déclin. Cette similitude avait déjà été esquissée dans une synthèse publiée en 1982. La masse de travaux consacrés aux populations sauvages et naturelles des tétras lyres, la qualité des données récoltées, les efforts consentis ici et là pour inverser la tendance à la baisse justifiaient qu'une nouvelle analyse soit faite des données de la bibliographie, et qu'une nouvelle synthèse en soit présentée au bénéfice de tous ceux qui s'impliquent dans des efforts de conservation de cette espèce. Les buts en sont de comparer plus finement la situation de notre population locale par rapport aux autres populations européennes, de façon à identifier les facteurs-clé affectant les effectifs, de préciser les priorités de recherche et d'affiner les outils de gestion et les politiques de conservation.

3. - Les populations de tétras lyre des régions nordiques se portent mieux que celles d'Europe occidentale et centrale qui s'apparentent à des petites populations insularisées, relativement éloignées les unes des autres. S'il est vrai que des tétras peuvent effectuer des déplacements de quelques dizaines de kilomètres, leur sédentarisme foncier ne laisse pas espérer des échanges spontanés entre les îlots qui subsistent ; plusieurs ont d'ailleurs disparu au cours des deux dernières décennies en Allemagne, en Belgique, aux Pays-Bas... Les facteurs responsables de cette situation, clairement identifiés par tous les chercheurs, sont : le morcellement, l'éparpillement, voire la disparition des sites habitables ; la modification de la structure des milieux indispensables à l'ensemble du cycle de vie des tétras ; l'évolution généralisée des habitats de type ouvert qu'affectent les tétras lyres vers des paysages fermés plus boisés ; l'augmentation consécutive des ongulés sauvages — cerfs et sangliers —, liés l'un et l'autre négativement aux effectifs des tétras du fait du piétinement et de la concurrence alimentaire exercée sur les éricacées ; la destruction dans les landes ouvertes des sites de nidification et la concurrence alimentaire exercée par le surpâturage dont sont responsables les trop fortes charges en ovins et bovins ; et, enfin, le dérangement lié aux activités humaines, essentiellement le tourisme estival et les sports de neige, ceux-ci se révélant spécialement néfastes.

4. - D'autres facteurs invoqués dans la littérature pour expliquer le déclin des populations sont : la pression de chasse, dans les pays où l'espèce n'est pas encore totalement protégée ; les maladies parasitaires, qui ne jouent un rôle que sous les très fortes densités ; la disponibilité en nourriture, qui dépend de la qualité de l'habitat, des conditions météorologiques, et de la concurrence avec d'autres herbivores ; le succès reproducteur insuffisant, le succès dépendant de la qualité de la nourriture disponible pour les poules au printemps, de la qualité du couvert où nicher, du temps qu'il fait lors de la croissance des jeunes ; l'introduction d'espèces concurrentes, comme le faisan, qui tend à occuper les mêmes niches. Notons que le climat n'a pas fait récemment l'objet d'études de longue haleine, et n'est pas désigné, dans les études publiées, comme un facteur de déclin à long terme des populations. Dans la majorité des études, la

prédation n'est pas mise en cause comme facteur responsable du déclin des effectifs du tétras lyre. Des expériences n'ont pas réussi à mettre en évidence à ce sujet la responsabilité des corvidés, renards, rapaces. Une population saine doit d'ailleurs être à même de faire face aux pressions de prédation, qui jouent un rôle dans le maintien des qualités de l'espèce. Il reste que, dans le cas de très petites populations réduites à quelques dizaines d'exemplaires, la moindre capture, le moindre prélèvement effectués par un prédateur prennent une importance disproportionnée.

5. - S'agissant de telles petites populations, il existe des exemples de recouvrement et d'expansion inespérée des effectifs, à des niveaux supérieurs à ce qui était connu antérieurement dans ces régions, et ce par la grâce de modifications profondes, voulues ou fortuites — incendies, pluies acides ou tempêtes réouvrant des paysages boisés —, de la structure de l'habitat. Il faudrait — et certains le font avec succès — oser des mesures de restauration des habitats aussi radicales ! Rappelons que l'habitat favorable au tétras lyre est le milieu de transition entre le paysage ouvert de landes et tourbières et les premiers stades de recolonisation forestière. L'espèce affectionne spécialement les zones à *Vaccinium* et les landes à bruyères ; sorbiers, bouleaux, pins et mélèzes sont également appréciés et interviennent dans son alimentation, surtout en automne et en hiver. Un milieu trop boisé est néfaste par manque de végétation au sol où se nourrir et nicher, situation aggravée par la charge en ongulés sauvages ; un milieu trop ouvert, notamment les landes surpâturées par les ovins et bovins domestiques, est néfaste par manque de sites de nidification et possibilités de s'alimenter. L'habitat du tétras lyre, par définition constitué de stades de transition, était entretenu jadis par des activités agropastorales diluées sur de grandes surfaces. L'abandon de ces pratiques signifie un boisement irréversible, obligeant les gestionnaires de réserves naturelles à un entretien continu de la diversité des milieux. Celles-ci doivent pourvoir aux besoins vitaux des téttras à tous les stades de leur cycle annuel : aires de parade pour la rencontre des sexes et des accouplements ; zones de nidification et d'élevage des jeunes assurant couvert de protection et nourriture ; remises hivernales assurant une tranquillité absolue en période de stress énergétique ainsi que la nourriture indispensable pour y faire face.

6. - En conclusion, l'avenir du tétras lyre en Europe, et son maintien dans ses postes avancés en limite ouest de son aire de répartition, impliquent d'importants efforts de restauration de ses habitats sous tous les aspects indispensables à la satisfaction de ses besoins, et des mesures strictes propres à assurer sa tranquillité et sa sécurité, et ce, dans un cas comme dans l'autre, à tous les stades cruciaux de son cycle annuel : parade, nidification, élevage des jeunes, hivernage.

